© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

noch ein ungegliederter Zellkörper ist (*Hepatica nobilis*, *Eranthis*, *Stylidiaceen* u. a.). Auch hierin liegt also kein für die Parasiten und Saprophyten charakteristisches Merkmal. Allerdings reift bei den letztgenannten Pflanzen der Embryo noch im Samen heran, aber bei *Juncus glaucus* z. B. ist er noch zur Zeit der Keimung ein so gut wie ungegliederter Zellkörper. 3. Vereinfachung im Bau der Samenanlagen. Diese findet sich zwar bei Parasiten und Saprophyten nicht allgemein, aber doch sehr verbreitet; von selbständig lebenden Pflanzen besitzt *Crinum* integumentlose Samenanlagen wie manche Parasiten resp. Saprophyten. Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Lebensweise und Bau der Sexualorgane lässt sich demnach zwar vermuten, aber er ist bis jetzt ganz dunkel, denn dass die saprophytische resp. parasitische Lebensweise, wie Möbius annimmt, dem „eigentlichen Wesen" der Pflanze widerspreche, kann ich um so weniger als zutreffend betrachten, als ja jede Keimlingspflanze, ehe sie selbst assimiliert, genau dieselbe Ernährung wie ein Parasit (auf Kosten der im Samen vorhandenen Reservestoffe) aufweist. Aehnliche Erwägungen gelten für die Pilze. Dass bei manchen ein Zeugungsverlust stattgefunden hat, ist wohl unbestritten, aber der Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Ernährungsweise durchaus unklar, so unklar, wie die phylogenetische Ableitung der Pilze. [67]

Zur Phylogenie der Säugetierhaare.

Von Prof. Dr. **Alexander Brandt** in Charkow.

Der Eifer, mit welchem gerade in der neuesten Zeit das im Titel genannte Thema diskutiert wird, veranlasst mich im Nachstehenden zu einer kurzen zusammenfassenden Darstellung der verschiedenen einschlägigen Theorien und Hypothesen. Als weiteres Motiv zum gegenwärtigen Aufsatze verweise ich auf den Wunsch, nicht unwesentliche Berichtigungen und Ergänzungen zu vorhergegangenen eigenen Publikationen zu geben.

Die bisher aufgestellten Theorien und Hypothesen über die Phylogenie, bezw. Homologie, der Haare wären etwa folgende:

1. Die Haare sind von den Hornschuppen der Reptilien abzuleiten. Sie stellen cylindrisch abgerundete, in die Tiefe versunkene und von dort lang herauswachsende Schuppen dar. Es ist dies die älteste, bis vor kurzem herrschende Theorie, welche durch ihre Einfachheit bestach und durch das Vorkommen — wenigstens scheinbarer — Uebergangsformen zwischen Schuppen und Haaren gestützt wurde. Auch einzelne neuere Autoren blieben dieser Theorie treu, so z. B. Reh, welcher die phylogenetische Aufeinanderfolge der fraglichen Epidermoidalgebilde durch die Formel ausdrückt: „Schuppe — Stachel — Borste — Haar". Die Ableitung auch der Federn von Hornschuppen, und mithin eine nahe Verwandtschaft der ersteren mit den Haaren, ist fast selbstverständlich mit der Schuppentheorie verknüpft.

2. Die Haare sind Bildungen, welche mit gewissen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur ausnahmsweise oder an beschränkten Stellen bei Kaltblütern vorkommenden Gebilden in verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Nach Leydig gehörten hierher der Perlausschlag gewisser Fische, namentlich der Cyprinoiden, und ferner die Schenkelporen der Eidechsen, resp. die aus ihnen hervorsprossenden Hornzapfen, als vermutliche Uebergangsformen zwischen Epidermiswucherungen gewöhnlicher Art und den Haaren.

3. Die Haare sind modifizierte Hautsinnesknospen der Amphibien. Dieser von Maurer vorgebrachten und mit so großem Erfolg verfochtenen Auffassung gemäß herrschte eine große bauliche und genetische Uebereinstimmung zwischen Hautsinnesknospe und Haar. Die Umwandlung der ersteren in das letztere bestände in einer Degeneration der Sinneszellen zu Markzellen, in einem Versinken der Knospe in die Tiefe und schließlich in einem Auswachsen ihrer centralen Partie zum Haarschaft.

4. Die Haare sind baulich und genetisch mit den Zähnen verwandt und von den Placoidstacheln der Selachier abzuleiten. Diese Theorie oder Hypothese ist es, für welche ich hier von neuem in die Schranken treten möchte.

Eine gewisse Uebereinstimmung der Haare und Zähne konnte schon lange nicht unbemerkt bleiben. Man vergleiche z. B. die Aeußerungen von Gurlt (p. 413), Kölliker (p. 784) und O. Hertwig (1888, p. 391 u. 392). Interessant ist folgende Andeutung von Beard: „Haare und Federn sind schließlich den Hornschuppen verwandt, und die Bildung eines Haarsackes hat mindestens Analogien zur Bildung eines Hornzahns bei *Petromyzon*. Man darf daher die Hypothese wagen, dass Haare und Federn Ersatzgebilde für die Fischschuppen seien. Keine direkten Ersatzgebilde, wie es die Zähne von *Petromyzon* sind, sondern indirekt, aus Zwischenstufen entsprungene, von denen einige bis jetzt als Hornschuppen der Reptilien existieren, während andere vielleicht unbekannt sind".

Im Anschluss an diese Stelle spricht sich Emery (p 732) mit voller Bestimmtheit für eine Homologie der Haare und Hautzähne aus. Im Gegensatz zu Beard betrachtet er die Haare nicht als homolog mit Federn und Schuppen, erblickt jedoch in diesen verschiedenen Horngebilden Substitutionsderivate der verschiedenen Elemente des Hautskeletts der Fische. „Ist diese Anschauung richtig, so sind die Haare sehr alte Bildungen, welche schon bei den Uramnioten, ja sogar bei den ersten Landwirbeltieren, ihre Homologa gehabt haben müssen. Und nehmen wir an, dass die Haare den Hautzähnchen der Fische entsprechen, so dürfen die Hornschilder der Haut, sie mögen einen Knochenkern enthalten oder nicht, aus Knochenschuppen, richtiger aus der die Cementsockel der Hautzähne bedeckenden Epidermis entstanden sein; ihre fibröse oder knöcherne

© Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unterlage aus dem Cementsockel selbst. Für die Haare wie für die Schuppen würden wir, gerade wie für die Hornzähne der Cyklostomen, eine Substitution von Knochengebilden durch Horngebilde anzunehmen haben.

Der Ideengang, welcher mich auf die wahrscheinliche oder wenigstens denkbare Homologie der Haare und Zähne brachte, gehört einem für biologische Zwecke verhältnismäßig noch selten herangezogenen Gebiete, dem der Teratologie, an. Die abnorme Behaarung der sogen. Hundemenschen als Foetal-, resp. Promammalhaar deutend, welches, infolge einer pathologischen Abschwächung der formativen Hautthätigkeit stehen bleibt, statt durch Maturitätshaar ersetzt zu werden, — versuchte ich es die den Hundemenschen stets zukommenden Zahndefekte dadurch zu erklären, dass die Zähne demselben Mutterboden wie die Haare entsprießen[1]). Die Auskleidung der Mundbucht mit einer Einstülpung des Integuments, ein im Wesentlichen ähnlicher Bau, eine analoge Entwicklungsweise, brachten mich (p. 172) bei dieser Veranlassung, unabhängig von Vorgängern, auf die Vorstellung von einer Homologie der Haare und Zähne. Diesem Thema widmete ich darauf (1898) einen besonderen Artikel, zu welchem hauptsächlich der gegenwärtige Berichtigungen und Ergänzungen liefern soll.

I. Bauliche Aehnlichkeit der Haare und Zähne.

Eine solche lässt sich allerdings nicht aus einem direkten, unmittelbaren Vergleich beiderlei Gebilde allein, sondern erst unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Entwicklungsweise, erschließen. Ein notorisch einfacher (einwurzeliger), typischer Säugetierzahn mit sogen. unbegrenztem Wachstum mag uns beim Vergleich mit einem Haar zunächst vorschweben, da er sich schon in seinen Proportionen und seiner Wachstumsweise gewissermaßen einem Haare nähert. Haar wie Zahn kommt ein epithelialer, dem Ektoderm entspringender und ein bindegewebiger, dem Mesoderm entspringender Anteil zu. Letzterer wird seit altersher hier als Papilla oder Pulpa, dort gleichfalls als Papilla bezeichnet und stellt den gefäßhaltigen, ernährenden Anteil des Ganzen dar. Gehen, wie angenommen wird, der Haarpapille sensitive Nervenfasern ab, so möchte ich darin kein störendes Moment für unseren Vergleich erblicken. — Dem Augenschein nach macht das Zahnbein, diese kolossale Ansammlung von Hartsubstanz, jeglichen Vergleich zwischen Zahn und Haar illusorisch. Trotzdem beruht gerade die Anwesenheit des Zahnbeins lediglich auf einer nicht zu überschätzenden Modifikation im Bauder Pulpa, welche sich lediglich übermäßig vergrößert und an ihrer Peripherie in eine der Formen des Knochengewebes übergeht.

1) Als weiterer Beleg für eine Verwandtschaft beiderlei Gebilde lassen sich die Fälle anführen, in denen bei hochbejahrten Personen eine dritte Dentition von einem Ersatz des ergrauten Haares durch solches von jugendlicher Farbe begleitet wurde. Aehnliche Fälle stellte bereits Haller zusammen (Burdach, Bd. IV, p. 431 u. 432).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was den andern knöchernen Bestandteil des Zahnes, das Cement anbetrifft, so geht etwas ihm Entsprechendes dem Haare allerdings ab. Doch bildet ja das Cement, genau genommen, einen heterogenen Bestandteil des Zahns, indem es ein besonderes Hautknöchelchen darstellt, welches dem benachbarten Bindegewebe angehört und erst sekundär mit dem Zahne verwächst, ja ihn bisweilen sogar, wie bei manchen Huftieren, vollständig überzieht. Bei Selachiern und gewissen andern Fischen tritt es ja als selbständige Basalplatte oder Sockel, als eigentliche Schuppe auf, mit welcher erst sekundär ein Hautzähnchen zur sogen. Placoidschuppe verwächst. Die Selbständigkeit des Knochenplättchens wird bekanntlich noch dadurch bekräftigt, dass in verschiedenen Fischgruppen die Zähnchen verloren gehen können, während die Plättchen, durch Auswachsen und Verschmelzung unter einander, große Cycloid- und Ctenoidschuppen,sowie ausgedehnte Hautknochen erzeugen können.

Nun folgt der epitheliale Anteil von Haar und Zahn. Hier entspricht die Schicht von Epithelzellen, welche die Haarpapille unmittelbar überzieht, dem Schmelz mit seinen zu langen, versteinerten Prismen ausgezogenen Zellen. Schwieriger, weniger augenscheinlich, ja nur mit Zuhilfenahme von Entwicklungsschemata demonstrierbar, ist der Nachweis, welchem Anteil des Zahnes der Haarschaft entsprechen möchte. Einen dem Schmelzoberhäutchen korrespondierenden Anteil werden wir nicht am Haarschaft, sondern an der Haarscheide zu suchen haben. (Ich verweise hier auf meine früher (1898) gegebenen Schemata.) Der wesentlichste Unterschied in der Entwicklungsweise von Zahn und Haar besteht ja darin, dass die epitheliale Anlage des ersteren sich von einer Einstülpung als Säckchen (Schmelzkeim, Schmelzorgan) abschnürt, während bei letzterem die entsprechende Einstülpung sich zu einer offenen, röhrenförmigen Scheide gestaltet. Diese Verhältnisse berücksichtigend, werden wir in der Schmelzpulpa, welche sich zunächst in eine Art von Bindegewebe umwandelt und darauf schwindet, ein Homologon jenes Zellenmaterials erblicken, welches am Grunde der Haaranlage liegt, den Haarknopf bildet und unter steter Vermehrung, sowie nachträglicher Verhornung seiner Elemente, den Haarschaft erzeugt. Für die so viel besprochene innere Wurzelscheide des Haares werden wir, dem soeben Erörterten gemäß, am Zahn kein Homologon zu suchen brauchen. Diesem Gebilde, als einem Abschuppungs- oder Häutungsprodukt der äußern Haarscheide, bezw. auch des Haarknopfs, ist so wie so kaum eine wesentliche morphologische Bedeutung beizumessen.

Die Hautzähnchen der Haie als gemeinsamen Ausgangspunkt für Kieferzähne und Haare der Säugetiere betrachtend, liegt es uns ob auch sie hier nochmals vergleichsweise zu berücksichtigen. Je größer die baulichen Verschiedenheiten zwischen zwei notorisch homologen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bildungen wie es der Hautzahn eines Haies und der Kieferzahn eines Säugetieres sind, um so geringer können uns die Verschiedenheiten zwischen Säugetierzahn und Haar erscheinen.

Das Cement, welches als integrierender Teil des Säugetierzahns beschrieben wird, bildet, wie bereits oben gedacht, am Haizahn eine unterhalb gelegene, deutlich umschriebene, selbständige Basalplatte. Diese unterscheidet sich vom Cement auch in histologischer Beziehung, und zwar durch die Abwesenheit von Zellen; indem die den letzteren entsprechenden sternförmigen Elemente unterhalb der Platte, im Bindegewebe liegen und von hieraus ihre Ausläufer in die Platte selbst senden (Hertwig, 1874, p. 375).

Auch die Pulpa der Hautzähnchen pflegt anders als die der Säugetierzähne geformt zu sein. Sie erscheint meist in die Länge gezogen und mehr oder weniger verästelt. In histologischer Beziehung lassen sich gleichfalls mannigfache Unterschiede namhaft machen. Dasselbe gilt in noch höherem Grade für das Dentin.

Wohl der wesentlichste bauliche Unterschied zwischen Hai- und Säugetierzahn liegt in ihrer äußeren Hartsubstanz. Owen, Milne Edwards, Leydig u. a. betrachteten letztere nicht als wahren Schmelz, sondern als schmelzartig modifiziertes Zahnbein, als Vitrodentin. Erst Hertwig, welchem es gelang, diese Substanz künstlich in radiäre Fasern zu spalten, deutet dieselbe als richtigen Schmelz, welcher von den Cylinderzellen der Epidermis centralwärts, durch die Basalmembran hindurch abgeschieden würde. Neuere Forscher, so namentlich Röse, kehren zu der früheren Auffassung zurück und zwar, meinen Erfahrungen an den Hautzähnchen von *Selache maxima* gemäß, mit vollem Recht. Ein Netzwerk feiner, gegen die Peripherie ausstrahlender Röhrchen (Dentinröhrchen) durchzieht kontinuierlich das Zahnbein und den vermeintlichen Schmelz. Letzterer unterscheidet sich vom Zahnbein durch seine hellere Beschaffenheit, was zum Teil damit zusammenhängt, dass ihm die sternförmigen Pigmentzellen fehlen, welche in der benachbarten Schicht des Zahnbeins vorhanden sind. Gleich den Edentaten besitzen die Haie schmelzlose Zähne, wobei, wie Röse (p. 62) gewiss richtig bemerkt, der Schmelz bei letzteren noch nicht, bei ersteren nicht mehr vorhanden ist. Derselbe Verfasser vindiziert übrigens den Haizähnen ein Schmelzoberhäutchen, eine Angabe, welcher ich nicht beizustimmen vermag. Die den Hautzahn eines Haies überziehende Cuticula ist nämlich keine zellige, sondern eine strukturlose Membran, und zwar eine Fortsetzung der Grenzmembran zwischen Epidermis und Corium. Als solche Fortsetzung käme sie, falls wirklicher Schmelz vorhanden wäre, nicht oberhalb, wie es sich für ein Schmelzoberhäutchen gebührt, sondern unterhalb desselben zu liegen[1]).

1) Auch die von Jentsch (p. 29) dargestellte dünne, homogene Schicht kann ich nicht als Schmelz gelten lassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dem soeben Erörterten gemäß bestehen zwischen den Hautzähnen der Haie und den ihnen als homolog anerkannten Kieferzähnen der Säugetiere kaum minderwertige bauliche Unterschiede als zwischen Säugetierzahn und Säugetierhaar. Da dem Haizahn ein epithelialer Anteil noch abgeht, so nimmt er eine andere Entwicklungsstufe ein und entfernt sich etwa in gleichem Maße vom Säugetierzahn und vom Haar.

II. Genetische Uebereinstimmung der Haare und Zähne.

Beiderlei Gebilde entstehen aus einer lokalen Wucherung der Epidermis und der Cutis, beziehungsweise ihrer Fortsetzungen in die Mundhöhle. Ueber die Aufeinanderfolge beiderlei Wucherungen bei der Bildung der Haare sind die Forscher geteilter Ansicht, indem die Einen die Wucherung der Cutis, die Andern die der Epidermis zeitlich vorangehen lassen, noch Andere eine vermittelnde Stellung einnehmen, und entweder beiderlei Wucherungen gleichzeitig, resp. fast gleichzeitig, auftreten lassen, oder nur an den im Gesicht stehenden embryonalen Erstlingshaaren die Bildung einer Cutisverdickung vorangehen lassen. Diese soll, die Epidermis vor sich hertreibend, ein die Hautoberfläche etwas überragendes Höckerchen bilden. Erst auf einem nunmehr folgenden Stadium träte nach den betreffenden Forschern (Stieda-Feiertag) eine Verdickung der Epidermis auf und wachse zapfenartig in die Tiefe. Die später, an anderen Stellen der Haut auftretenden Haare hingegen sollen, den genannten Forschern nach, in ihren ersten Anlagen aus einer Verdickung der Epidermis bestehen. Die letztgenannte Entwicklungsweise ist es, welche meist von neueren Forschern, wie Maurer, Römer vertreten wird. Eine hübsche, kritische Beleuchtung der Kontroversen giebt Keibel. Derselbe hat gewiss Recht, wenn er hierbei vor einer Ueberschätzung der zeitlichen Aufeinanderfolge von Entwicklungserscheinungen als phylogenetisches Kriterium warnt.

Die Entstehung des Haarschaftes, bezw. der Haarwurzel, dachte man sich bekanntlich ehemals als eine Art von Zerspaltung inmitten der epithelialen zapfenförmigen Haaranlage. Heutzutage bezweifelt wohl niemand mehr, dass von Anfang an die Bildung des Haarschaftes vom flaschenförmig eingedrückten Boden der epithelialen zapfenförmigen Anlage ausgeht. Die die Haarpapille kappenförmig überziehenden, von ihr genährten Epithelzellen vermehren sich energisch, schieben die früher gebildeten empor und bedingen, etwa durch Druck und eigentümliche Ernährungsverhältnisse, die Verhornung derselben. Alle Einzelheiten bei Seite lassend, bleibt die Grundauffassung bestehen, das Haar selbst stelle eine Rückstülpung dar innerhalb der zwar als massiver Zapfen auftretenden, doch als werdender Schlauch aufzufassenden ersten Haaranlage. Während der eingedrückte Boden des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schlauches zunächst den Haarknopf liefert, liefern seine Wandungen die äußere, und, wohl gleichsam als Abschuppungsprodukt der letzteren, die innere Wurzelscheide.

Im Gegensatz zu den Haaren entstehen die Säugetierzähne nicht direkt von der Mundschleimhaut, dieser topographischen und genetischen Fortsetzung des Integumentes, aus, sondern als Knospen einer besonderen, die Kieferbögen umrahmenden Leiste, der Plica dentalis primitiva. Obgleich ein massives Gebilde, ist diese Leiste als Einstülpung der Schleimhaut zu betrachten, berechnet auf Entwicklung einer größeren Oberfläche längs der schmalen Kieferbögen. Wir dürfen uns demnach die Zähne gleichsam unmittelbar von der glatt ausgebreiteten Mundschleimhaut aus entstehend denken, wie es ja bei Säugetieren in abnormen Fällen, bei Kaltblütern normal an verschiedenen Stellen der Mund- und Rachenhöhle geschieht.

Die erste, der Bildung kalkiger Hartsubstanzen vorangehende Entwicklungsperiode stimmt mit der des Haares vor Bildung der hornigen Hartsubstanzen im Wesentlichen überein. Nun erst tritt die wohl am meisten auffallende Abweichung auf. Dieselbe besteht darin, dass der Epithelzapfen, statt zu einem Hohlschlauch zu werden, sich an seinem unteren, kolbenförmigen Ende als geschlossenes Säckchen abschnürt. Letzteres, genannt Schmelzorgan, liefert keine Hornzellen, sondern wird zunächst gallertig, indem sich zwischen seinen Innenzellen eine wenig konsistente Zwischensubstanz ansammelt, in welche die Zellen Ausläufer senden. Diese Schmelzpulpa ist bekanntlich dem Untergange geweiht und wird von den in die Länge wachsenden, zu Schmelzprismen versteinernden, am flaschenförmig eingedrückten Boden des Schmelzorgans gelegenen Epithelzellen verdrängt. Eine Verhornung im Bereich des Schmelzorgans ist übrigens insofern nicht absolut ausgeschlossen, als die äußere Schicht derselben bei ihrer Umbildung zum Schmelzoberhäutchen nicht bloß versteinert, sondern zugleich auch verhornt.

Haare sowohl wie Zähne, unterliegen dem Durchbruch, welcher auf einem basalen Nachwuchs von Substanz beruht. Den baulichen Modifikationen gemäß ist das neu Anwachsende beim Haar Horngewebe, beim Zahn Zahnbein und zum Teil — bei den Zähnen mit sogen. unbegrenztem Wachstum — auch Schmelz.

Nun zum Vergleich die Entwicklung der Placoidzähnchen, welche ich mir als phylogenetische Vorläufer für Haar und Säugetierzahn vorstelle. Die Entwicklung derselben beginnt mit der Bildung einer hügelartigen Hervorragung, die einer Verdickung beider Hautschichten ihren Ursprung verdankt. Wir wollen hier nicht näher erörtern, ob — wie es Heineke (p. 515, Taf. XXIX, Fig. 27—29) angiebt — eine Cutispapille die Epidermis höckerförmig hervortreibt oder ob — wie es Klaatsch findet — die ursprüngliche hügelartige Hervorragung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in erster Linie einer Verdickung der Epidermis ihren Ursprung verdankt und erst in zweiter Linie, wenn auch fast gleichzeitig „eine lokale Verdickung der Cutis entsteht“ und uns damit begnügen, auf analoge Kontroversen für die Haare (s. o.) hinzuweisen. Was uns momentan besonders interessiert, ist ein weiteres Stadium. Auf einem solchen fand Heincke (p. 585) beim Embryo von *Mustelus vulgaris*, dass sich der untere Teil des „Schmelzorgans“ etwas unter die Grenze des Epithels in das Bindegewebe hineinsenkt. Ferner schreibt Hertwig (p. 353): „Während bei *Heptanchus* die Papille ganz frei auf der Oberfläche des Coriums aufsitzt, ist sie bei einigen Haien, z. B. bei *Acanthias americanus*, mit der sie bekleidenden Epithellage zur Hälfte in das unterliegende Bindegewebe eingesenkt.“ Und schließlich Klaatsch (p. 110): „die Schuppenpapille wächst mit ihrem Spitzenteil in die Länge und senkt sich hierbei bei manchen Formen (*Scymnus, Scyllium*) in die Haut, während bei andern, wie *Heptanchus*, die Einsenkung gänzlich fehlt. Hier bleibt die innere Fläche der Epidermis außerhalb des Bereiches der Papille; eben darin liegt ein einfacherer Zustand vor im Vergleich mit *Scymnus*, wo die basale Epithelschicht umbiegt in eine dünne Zellenlage, welche in der Nähe der Spitze die Verbindung mit der übrigen Epidermis vermitteln hilft...“ Besonders stark senkt sich später bei *Scyllium canicula* die ganze Anlage in die Tiefe (p. 112). — Eine sich in die Tiefe senkende Anlage nähert den Hautzahn eines Haies dem Säugetierzahn und gleichzeitig auch dem Haar, möchte ich meinen.

Am Aufbau des Hautzähnchens beteiligt sich, als Pulpa und Hartsubstanz, nur das Corium, ein Satz, welcher auch dadurch nicht eingeschränkt wird, wenn wir die Grundsubstanz des Vitrodentins als Ausscheidung von Epithelzellen betrachten. Am Säugetierzahn kommt noch ein epithelialer, verkalkter, in seiner äußersten Schicht gleichzeitig verhornter Bestandteil hinzu. Der Säugetierzahn nimmt daher, wie es die Theorie verlangt, gewissermaßen eine Uebergangsstellung zum Haare ein, bei welchem die kalkigen Hartsubstanzen hornigen, rein epithelialen gewichen sind.

III. Denkbare Uebergangsformen zwischen Zähnen und Haaren und ihnen ähnelnde Gebilde.

Die Richtigkeit der hier verfochtenen Hypothese zugegeben, wird man wahre Uebergangsformen bei jenen längsverschollenen Promammalien oder Protamnioten vermuten müssen, welche sich zuerst dem Landleben anpassten und hierbei ihr sprödes Stachelkleid durch ein elastisches, auch Wärmeschutz bietendes vertauschten. Sind, meines Wissens, selbst in den feinkörnigsten Sedimentärgesteinen bisher noch keine Spuren eines zarten Stachelkleides fossiler Haie nachgewiesen, so ist ein solcher Nachweis immerhin denkbar. Für die vermuteten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

noch zarteren Uebergangsformen zu kurzen Hornfäden lässt sich in dieser Richtung auch in Zukunft kaum Aufschluss erhoffen. Wir werden daher unser ganzes Augenmerk auf recente Bildungen zu richten haben, welche als solche Uebergangsformen oder etwas mit ihnen mehr oder weniger Verwandtes gedeutet werden könnten.

1. Die von mir (1898) als borstenartig bezeichneten, bisher nach äußerst mangelhaften Präparaten untersuchten Gebilde am Rostrum eines Haies (vermutlich *Selache maxima*) konnten neuerdings, dank weiteren Pröbchen, welche durch einen glücklichen Zufall dem Mikrotom entgangen waren, an wohlgelungenen Präparaten nachuntersucht werden. Das am angeführten Orte über ihren Bau allerdings — in Anbetracht der Beschaffenheit der Präparate — mit größter Reserve Ausgesprochene bin ich im stande nunmehr wesentlich zu berichtigen. Die fraglichen Gebilde erwiesen sich nämlich als wahre Placoidzähnchen, an welchen sich übrigens stellenweise ein Epithelüberzug erhalten hatte. Derselbe besteht aus einer tiefen Schicht kurzcylindrischer und einer oberflächlichen, doppelten bis vierfachen Lage abgeplatteter, polygonaler, im Durchschnitt breitspindelförmiger Zellen von etwa 0,016 Längs- und 0,0048 mm Dickendurchmesser. Sie enthalten einen rundlichen Kern und kleine dunkle Pigmentkörnchen, besonders im Umkreis des Kernes. Ob dieser Epithelüberzug des Vitrodentins etwa verkalkt war und sich deshalb an einer ausgestopften Haut erhalten hat, bleibt unentschieden.

Residuen von Epithelzellen an Hautzähnchen sind auch sonst beobachtet. So fand Klaatsch (p. 115) bei *Scyllium canicula* neben der hervorbrechenden Spitze Haufen losgelöster, abgeplatteter Epithelzellen, welche er naturgemäß für Reste der, durch von innen wirkenden Druck zerstörten, Oberhaut ansieht. Sollten nun die Hautzähnchen von *Selache maxima* samt und sonders oder nur einzelne derselben an der Schnauze ihren Epithelüberzug auch nach dem Durchbruch bewahren, so hätten wir an ihnen immerhin eine gewisse bauliche Annäherung an die Haare. Ich sehe den Epithelüberzug nicht bloß an der Spitze, sondern auch an andern Partien des Zahns, und zwar zum Teil dem Vitrodentin dicht anliegend.

Im Sommer 1898, während des Fischereikongresses in Bergen, hatte ich Gelegenheit das im dortigen Museum aufgestellte Exemplar von *Selache maxima* in Augenschein zu nehmen. Es ist ein statiöses Weibchen von 8,37 m Länge. In den anliegenden Gewässern erbeutet, gelangte es frisch in den Besitz des Museums und lässt an Konservierung und naturgetreuer Aufstellung nichts zu wünschen übrig. Auch der Anstrich des Balges mit grauer Oelfarbe dürfte mit Vorsicht bewerkstelligt sein, da sich am ganzen Körper feine, spitze Zahnstacheln von etwa 2—3 mm Länge erhalten haben. Sie bilden gleichsam einen dichten Pelz. Wenn sie nicht regelmäßig rückwärts, sondern struppig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach allen Seiten gerichtet sind, so möchte dies durch ein ungleichmäßiges, runzeliges Eintrocknen der Haut beim Ausstopfen bedingt sein. Am Rostrum und Unterkieferbogen fanden sich die von mir vor fast 30 Jahren an einem in Leipzig öffentlich zur Schau gestellten Exemplar gesehenen „borstenartigen Gebilde“ vor. Sie mögen etwa 2 mm und darüber hoch und etwa 6 mm dick sein, falls der Oelfarbenüberzug ihre Dimensionen nicht gar zu sehr entstellt. Am freien, oberen Ende anscheinend abgerundet, stehen sie streng perpendikulär zur Hautoberfläche. Ihre Gesamtzahl dürfte nach Tausenden zu rechnen sein. Am Rostrum finden sie sich vorn, unten und seitlich bis gegen die Augengegend; jedoch nicht an der dorsalen Fläche. Ihre Anordnung ist eine durchaus unregelmäßige. Hier zu Gruppen von etwa hundert und mehr zusammengedrängt, sehen wir sie dort zu kleineren Anhäufungen vereint, ja auch mehr oder weniger vereinzelt. Stellenweise lässt sich auch von einer netzförmigen Anordnung reden. Im Bereich der fraglichen Gebilde sind auf dem Rostrum auch Oeffnungen von Schleimkanälen in geringerer Anzahl vorhanden, welche jedoch in keinerlei Beziehung zu ersteren stehen.

In einer brieflichen Mitteilung bestätigt Dr. A. Appellöf, Direktor von Bergen's Museum, welcher — gemeinschaftlich mit Dr. J. A. Grieg — eine Monographie der *Selache maxima* in Arbeit hat, das Vorkommen der uns interessierenden Gebilde. Er findet sie „von anderer Form als die Hautzähne auf dem Körper, was aber nicht allzu eigentümlich ist, da sich auf dem Körper von *Selache* mehrere verschiedene Formen von Hautzähnen finden, unter diesen solche, die bedeutend größer und dicker als diejenigen der Schnauze sind“. Ich will gern zugeben, dass mir bei meinem bloß zweimaligen Besuch des Museums diese Uebergangsformen entgangen sind, obgleich ich mich nach solchen umgesehen habe. Auch eine mikroskopische Untersuchung der fraglichen Gebilde wurde in Veranlassung unserer Korrespondenz von Dr. Appellöf unternommen, wobei — wesentlich in Uebereinstimmung mit meiner gleichzeitigen Nachuntersuchung — die Gebilde sich „in ihrer Struktur als typische, vollständig verkalkte Hautzähne“ erwiesen.

Aus dieser freundlichen Mitteilung des geschätzten Kollegen lässt sich immerhin folgern, dass auch er eine lokale Differenzierung und Gruppierung von Hautzähnen an der Schnauze der *Selache* zuzulassen nicht abgeneigt ist. Ich hoffe, dass derselbe uns in Kürze weitere Auskunft über die „borstenartigen“ Gebilde bringen wird. Zunächst erwarte ich Bestätigung des Vorkommens eines Epidermisüberzugs, und zwar ob an den differenzierten Schnauzenzähnchen allein oder auch an den Zähnchen des übrigen Körpers. Ferner verdient der Oelfarbenanstrich des Balges genauere Berücksichtigung. Durch denselben können Form und Größe der Hautzähnchen nicht unerheblich entstellt sein. Namentlich könnte ein energischeres Betupfen der Schnauze

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit dem Pinsel gerade deren Hautzähnchen mehr oder weniger betroffen haben. Ein dickerer Anstrich hätte möglichenfalls dazu beitragen können, dass sich an dem weiland in Leipzig zur Schau ausgestellten, seines Stachelkleides sonst durchaus beraubten Exemplar der *Selache* einzelne borstenartige Zähnchen merkwürdigerweise gerade an der äußeren Insulten am meisten exponierten Körpergegend, der Schnauze, erhalten hatten. (An dem Riesenexemplar der *Selache maxima*, welches ich — im Anschluss an das Bergener — im Museum zu Kopenhagen besichtigen konnte, ist die Haut allerwärts, auch am Rostrum, abgescheuert.)

Das bisher über die „borstenartigen" Gebilde von *Selache maxima* Vorgebrachte lässt folgende provisorische, einer eingehenden Kontrolle bedürftige Thesen zu. Am Rostrum, namentlich auch im Umkreis der Mundspalte, differenzieren sich nach Form und Grösse Hautzähnchen, welche als Vorläufer der Spürhaare bei Säugetieren betrachtet werden können. Es wäre dies kein vereinzelt dastehendes Beispiel einer numerischen Einschränkung und bestimmten Umanordnung von Gebilden. Es sei hier erinnert an die Tracheen der Onychophoren, im Vergleich zu denen der wahren Tracheaten, an die Differenzierung von Talgdrüsen zu Milchdrüsen, an die Differenzierung der Hautzähne anderer Wirbeltiere zu Kieferzähnen der Säugetiere.

2. Vom Gesichtspunkte einer möglichen Uebergangsform von den Zähnen zu Haaren aus könnten ferner die den Reusenapparat der *Selache* bildenden Borsten betrachtet werden. Sollte sich ihr Bau auch in nichts Wesentlichem von dem der Zähne unterscheiden, so ist an ihnen schon das Auswachsen zu langen, fadenförmigen Gebilden bemerkenswert. Die grosse Biegsamkeit und Elasticität, in Verbindung mit einer gewissen Transparenz, lässt mindestens einen geringeren Grad der Verkalkung vermuten.

3. Abgesehen von den Zahnstäben des Reusenapparates der *Selache* beobachtet man bekanntlich auch sonst auf der Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle von Haien und Rochen Zähnchen: „Nach Leydig sollen sie bei *Scyllium* und *Scymnus* durch warzen- oder auch fadenförmige unverkalkte Papillen ersetzt sein, welche dieselbe dreispitzige Gestalt wie die Zähne dieser Tiere besitzen[1]) und überhaupt vollkommene Zähne darstellen würden, wenn sie wie diese mit einer Kappe von Kalksalzen überzogen wären." (Citiert nach Hertwig, p. 364).

4. Wagen wir noch einen Schritt weiter, so können wir die Frage aufstellen, ob nicht etwa eine entferntere Homologie der fadenförmigen

1) Die dreispitzige Gestalt erinnert unwillkürlich an die neuerdings so vielfach besprochenen Drei-Haar-Gruppen. Sollten wir es hier mit einer bloß zufälligen äusserlichen, einer tieferen Bedeutung entbehrenden Aehnlichkeit zu thun haben?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zungenpapillen mit Zähnen und Haaren bestehe? Gleich den typischen Hautzähnchen der Selachier sind es recht primitive, als direkte Auswüchse einer Haut ohne vorangehende Einstülpung entstehende Gebilde. Ihre beträchtliche Verhornung bei Raubtieren möchte an die Haare anklingen.

5. Auf der unteren, schuppenfreien Fläche des Kopfes, zwischen den Unterkieferhälften von *Lepidosteus* fand Hertwig (p. 3) Hautzähnchen; während am Rande des Unterkieferknochens sich das sonst glatte Corium in zahlreiche kleine Papillen erhebt, in denen man nach ihm vielleicht rückgebildete Hautzähnchen erblicken könne, d. h. Papillen, bei denen es zu keiner Verknöcherung gekommen. — Auch hier interessiert uns die — allerdings nur vermutliche — Entkalkung von Zahnanlagen.

6. Die Hornzähne der Petromyzonten könnten als Substitutionsgebilde für Kalkzähne hier gleichfalls, sei es im positiven, sei es im negativen Sinne, in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden.

7. Seit die embryonalen, bezw. auch postembryonalen, wahren Zähne bei echten Walen und neuerdings auch bei Monotremen bekannt geworden, hält man eine Homologisierung sowohl der Barten, als auch der bleibenden Hornzähne mit den wahren Kalkzähnen für endgültig beseitigt. Nichtsdestoweniger scheint mir vorderhand noch die Hypothese offen, dass Hornzähne und Barten (genauer die dieselben zusammensetzenden Organindividuen) als neue, schwache, vereinfachte Generation von Zähnen aufzufassen sei. Uns an die erste Anlage der Barten, wie sie Tullberg vorführt, haltend, sehen wir uns durch die betreffenden, in Längs- und Querreihen angeordneten Schleimhautpapillen verleitet, in ihnen eine modifizierte Wiederholung von Kieferzähnen, insbesondere der der *Selachier*, zu erblicken. (S. o., Punkt 3).

Die Abweichungen der Barten von Kieferzähnen beständen zunächst in dem Mangel einer Plica dentalis primitiva, also in der Bildungsweise nach einem ursprünglichen, den Hautzähnen eigentümlichen Typus. Ferner hätten wir es, als coenogenetische weitere Abweichung, mit einer die Verknöcherung ersetzenden Ablagerung von Horngewebe zu thun. Als weitere, gleichfalls coenogenetische Eigentümlichkeit wäre zu nennen eine Verschmelzung der Papillen verschiedenen Datums zu quergestellten Platten. Letzteren Prozess könnte man sich durch die Vorstellung von Kieferzähnen eines Haies veranschaulichen, bei denen keine reihenweise Ausstoßung der Zähne erfolgt, sondern sämtliche Ersatzreihen mit ihren Vorgängern zu einem Ganzen von „unbegrenztem" Wachstum verschmelzen. Zusammengesetzte, durch Verschmelzung von Einzelindividuen entstandene Zähne sind ja zur Genüge bekannt.

8. Als modifizierte Haare gedeutet, können noch anderweitige Gebilde, wenn auch mehr indirekt, bei der Klarlegung der Haarphylogenie in Betracht kommen. So die Taststäbe oder Tastkegel am Flötzmaul

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Rindes und am Schnabel von *Ornithorhynchus* und die von einem Drüsengang (ob ähnlich dem Giftzahn der Schlangen, nur scheinbar?) durchbohrten haarförmigen Organe, gleichfalls am Schnabel des letztgenannten Tieres. (Man vergleiche die Arbeiten von Leydig [1898] und Paulton.) Ferner sei hier gedacht der von Kükenthal 1890) auf der Haut des Zahnwals *Neomeris phocaenoides* nachgewiesenen kurzen, stabförmigen Körper, sowie der von mehreren Autoren für verschiedene Cetaceen beschriebenen Grübchen am Mundwinkel, in welchen Hornzapfen (Haarrudimente?) stecken. (s. Kükenthal, 1889, p. 12—16.) Ich erwähne dieser Gebilde insbesondere in Rücksicht auf den Umstand, dass sich bei Walen manche coenogenetische Züge finden, welche an längst verschollene anknüpfen, im gewissen Sinne als atavistische oder pseudoatavistische zu deuten sind. Lassen sich die in diesem Punkte namhaft gemachten Gebilde auch nicht zu Gunsten einer phylogenetischen Abstammung der Haare von den Zähnen direkt verwerten, so widersprechen sie wenigstens derselben nicht.

9. Topographische Verhältnisse ins Bereich der Betrachtungen ziehend, scheint es angemessen auch der Behaarung auf der Innenfläche der Wangen bei manchen Säugetieren[1]) zu gedenken, weist sie doch darauf hin, dass gleich den Zähnen auch die Haare zu einer Immigration in die Mundhöhle befähigt. Obgleich — wenigstens beim Hasen — durch einen scharfen, wulstigen Rand von der unbehaarten übrigen Schleimhaut der Mundhöhle abgegrenzt, erscheint die behaarte Insel immerhin als Uebergangsgebilde von der äusseren Haut zur Schleimhaut der Mundhöhle. Auch der Vergesellschaftung von Haaren und Zähnen in Dermoidcysten mag hier Erwähnung geschehen.

IV. Kritische Bemerkungen und Zusammenfassung.

Das oben Vorgebrachte dürfte die Berechtigung einer Ableitung der Haare von den Zähnen als Hypothese beweisen und auch die ihr nicht beistimmenden Forscher zu einer eingehenden Kritik herausfordern. Im Nachstehenden sollen dieser Hypothese andere, neuerdings vornehmlich kultivierte und propagandierte gegenübergestellt werden.

Die Hypothese von Maurer über den Ursprung der Haare aus Hautsinnesknospen der Amphibien hat vor der „Zahntheorie“ unstreitig das eine voraus, dass sie an Gebilde anknüpft, welche noch bei den Amphibien, also Tieren, die den Promammalien jedenfalls näher als die Haie stehen, vorhanden sind. In ihrer Ausführung fußt sie zunächst

1) Die bekanntesten Beispiele wären Hase und Kaninchen. Zu ihnen gesellen sich noch manche andere Nager, — so nach der Erfahrung von Leydig — *Hypudaeus terrestris*, ferner der *Dugong*. Der soeben genannte Forscher (1898) deutet als unentwickelte Haare auch die epidermoidalen Tastkegel, welche beim *Ornithorhynchus* von der Ober- und Unterlippe des Schnabels in die Mund- und Rachenhöhle hereingehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf einem baulichen Vergleich des Haares mit einer Hautsinnesknospe, wie man sie namentlich bei aufs Land gegangenen Tritonen findet. An einem anderen Orte (1898, S. 265) erlaubte ich mir einen Einwand, welchen ich aufrecht erhalte, da er das Gekünstelte in der Maurer'schen Hypothese hervorhebt. Bei der Umwandelung der Hautsinnesknospen zu Haaren wären die Sinneszellen verkümmert, wobei ihre Reste zu Markzellen geworden. Hier besticht die übereinstimmende zentrale Lage beiderlei Elemente. Als unerlässlicher, essentieller, und mithin auch ältester, Anteil einer Sinnesknospe dürften aber die Sinneszellen derselben auch im embryonalen Haar als Markzellen früh und unerlässlich auftreten müssen: ein zwingendes Postulat des biogenetischen Grundgesetzes. Dem ist aber nicht so: das Embryonalhaar unterscheidet sich gerade durch seine Marklosigkeit von dem vorwiegend markhaltigen postembryonalen.

Maurer stützt sich ferner auf eine grosse Uebereinstimmung einer frühen Entwicklungsphase des Haares mit einer Sinnesknospe. Die Epithelwucherung, mit welcher die Bildung eines Haares beginnt, besitzt nach den Befunden des Verfassers eine Knospenform. In dieser Epithelwucherung sind besonders die langgezogene Form und die meilerförmige Anordnung der Cylinderzellen bemerkenswert, da sie an die Elemente der Sinnesknospen erinnern. Zahlreiche Abbildungen illustrieren dies in vorzüglicher Weise. Nichtsdestoweniger können sie auch anders gedeutet werden. Ein zapfenförmiges Tiefenwachstum einer Zellengruppe setzt, so sollte ich meinen, eine zur Oberfläche senkrechte Verlängerung der Zellen, behufs ihrer Querteilung, voraus. Dass eine solche in der That stattfindet, dürften die Abbildungen von Maurer (so z. B. 1892, Fig. 5) lehren. Die meilerförmige Neigung der Zellen scheint mir aus veränderten Niveau- und Druckverhältnissen verständlich. Von Nervenfasern werden die Zellen der knospenartigen Haaranlagen nicht erreicht. Letzterer Umstand ist insofern wichtig, als uns hier eine direkte Stütze seitens des biogenetischen Grundgesetzes entzogen wird und wir zur Voraussetzung einer coenogenetischen Abkürzung unsere Zuflucht nehmen müssen. Die ursprünglichen Elemente der Hautsinnesknospen erblicken wir in den zerstreuten Neuroepithelzellen der einschichtigen Epidermis von *Amphioxus*. Bei ihrer späteren Gruppierung zu Hautsinnesorganen behalten, wie in der Natur der Sache, diese Zellen ihre oberflächliche Lage und ursprüngliche Entstehung aus der obersten Epidermisschicht bei. Die ihnen ähnlich sehenden, nach Maurer homologen, Zellen der Haaranlagen hingegen entstehen wesentlich später, wenn dieselbe bereits mehrschichtig, für künftige Markzellen nichtsdestoweniger viel zu früh. So offenbar und auf der Hand liegend, wie Maurer und seine Anhänger es wollen, scheint mir die Uebereinstimmung der Sinnesknospen mit den Haaren immerhin nicht zu sein. Auf eine nähere Kritik der Maurer'schen Lehre wage ich nicht hier einzugehen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

um so mehr als eine solche bereits von verschiedenen Autoren geübt worden, und zwar besonders vielseitig von Keibel (p. 709).

Das letzte Decennium brachte uns eine Reihe von Arbeiten, welche sich mit der Frage beschäftigen, ob die Ursäuger ein horniges Schuppenkleid besaßen und in welchen topographischen, etwa auch genetischen Beziehungen dasselbe zur Behaarung steht. Es sind hier besonders die Arbeiten von M. Weber, Emery, Keibel, de Meijere, Maurer, Reh und Römer zu nennen. Letzterer (1898, p. 236-48) fasst die allgemeinsten Ergebnisse dieser Arbeiten etwa folgendermaßen zusammen. Aus dem ganzen großen Thatsachenmaterial, meint er, sei eine sichere gemeinsame Basis gewonnen: die jetzt schuppenlosen Säugetiere, resp. die schuppenlosen Teile ihrer Haut, haben früher Schuppen getragen. Die Anordnung der Haare weist auf ihr früheres Vorhandensein bei den Vorfahren der Säugetiere. Wenig Uebereinstimmung herrscht in allen speziellen Fragen, so besonders darin, ob die Beziehungen zwischen Schuppen und Haaren nur topographischer Natur oder ob hier ein tieferer phylogenetischer Zusammenhang besteht.

Emery fand bei Embryonen und erwachsenen Tieren mehrerer Species die Haare stets auf den Schuppen (wenn auch gelegentlich bedenklich nahe von ihrem Rande) sitzen. An den hinteren Extremitäten eines Embryo von *Dasypus* konstatierte er Gruppen von je drei Haaren mitten auf den Hautschildern. Weber und Reh sahen gar in den Schuppenpapillen wurzelnde Haare. Wir dürften es hier mit selteneren Fällen zu thun haben, da die Mehrzahl der Forscher die Haare am hinteren Rande der Schuppen sitzen und entstehen lässt. Am Schwanz der Ratten konnte sich Römer (1896) davon überzeugen, dass die Haare viel früher als die Schuppen auftreten, und zwar in ganz regelmäßiger Anordnung, die man unbedingt auf alte Zustände zurückführen muss.

Aus diesen und anderen Thatsachen lässt sich folgern, dass die Haare oder ihre Vorläufer phylogenetisch früher als die Hornschuppen bei Pro- oder Propromammalien (Protamnioten?) aufgetreten; die Hornschuppen lagerten sich erst später zwischen ihnen oder zum Teil wohl auch in ihrem Umkreis ab, wobei die Haaranlage auch ins Bereich der emporwachsenden Schuppenpapille gezogen werden konnte. (Letztere Möglichkeit spreche ich keineswegs als Einwand gegen Römer aus, welcher, wie ich glaube, mit Recht die von Emery bei *Dasypus* beobachtete Stellung von Haaren mitten auf Schuppen durch die sekundäre Natur des Panzers von *Dasypus* erklärt.)

Aus dieser kurzen Zusammenfassung ergiebt sich, dass die Lehre von dem Bestehen eines hornigen Schuppenkleides bei den Vorfahren der Säugetiere sehr wohl vereinbar mit der Vorstellung, dass die Vorläufer der Haare nicht aus Hornschuppen hervorgegangen, sondern

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

früher als letztere bestanden. Dieselben könnten unter anderem aus entkalkten, von verhornten Epidermiszellen überzogenen Placoidzähnchen hervorgegangen sein. Eine solche Annahme löste ein naturgemäßes Befremden über das anscheinend spurlose Verschwinden der Placoidzähnchen bei höheren Vertebraten, selbst in deren Ontogenese. Die Haut der Selachier bietet sowohl Zähnchen, als Hautsinnesknospen. Welche von beiden den Haaren baulich näher stehen, darüber lässt sich kaum streiten. Damit ist, natürlich, die Möglichkeit immerhin noch nicht direkt widerlegt, dass gerade die den Haaren baulich näher stehenden Gebilde den Propromammalien abhanden gekommen und die Haare aus ursprünglich ihnen weiter stehenden Gebilden hervorgingen.

Mitrophanow, welcher, wenn ich nicht irre, zuerst eingehender die Bildung der Hautsinnesknospen an Amphibienlarven studierte, lässt sie samt und sonders durch Teilung auseinander entstehen, und zwar längs Nervenverzweigungen. Zugegeben, dass auch Haaranlagen sich vervielfältigen, so geschieht es mindestens auf eine andere Art und Weise und müsste, behufs Aufrechterhaltung der Maurer'schen Lehre, eine stark modifizierte und abgekürzte Ontogenese der Haare vorausgesetzt werden.

Die Frage, ob überhaupt eine Vermehrung von Haaranlagen vorkommt, scheint übrigens noch nicht einmal zum Austrag gebracht. Ich verweise hier namentlich auf die Kontroverse zwischen Römer und de Meijere (1899). Letzterer spricht sich gegen eine ursprünglich gemeinsame Anlage der Haare eines Bündels aus, um so mehr, als er in mehreren Fällen den entgegengesetzten Prozess beobachtet habe, nämlich das Zusammenkommen ursprünglich getrennter Haare zu Bündeln. Behält er hierin recht, so könnte die von Römer (1898, p. 214) gegebene hübsche „schematische Darstellung der Lösung der Nebenhaare vom Mittelhaar" umgekehrt, von rechts nach links, gelesen gleichzeitig auch die Bildung von Zahnkomplexen, von sogen. mehrhöckerigen und mehrwurzeligen Zähnen, zu illustrieren.

Der Maurer'schen Lehre, wenn auch keineswegs direkt zuwider, so doch immerhin auch nicht sonderlich günstig, ist ferner die Verbreitung der Sinnesknospen bei den Amphibien, wo sie gruppenweise auf bestimmte Reihen beschränkt sind, und nur bei einzelnen Formen (z. B. *Cryptobranchus*) reichlicher entwickelt erscheinen. Ihre Verteilung über den ganzen Körper gerade bei den entschieden abseits stehenden Knochenfischen lässt sich phylogenetisch kaum verwenden.

Als charakteristisch citiere ich hier noch die Aeusserung Römer's, eines eifrigen Verteidigers der Maurer'schen Lehre. Derselbe (1898, p. 239) betont den hypothetischen Charakter dieser Lehre und meint sogar, dass ein auf Thatsachen gestützter Beweis, welcher zeigt, wie eine Sinnesknospe eines Amphibiums zu einem Haar auswächst, niemals dafür zu erbringen ist."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

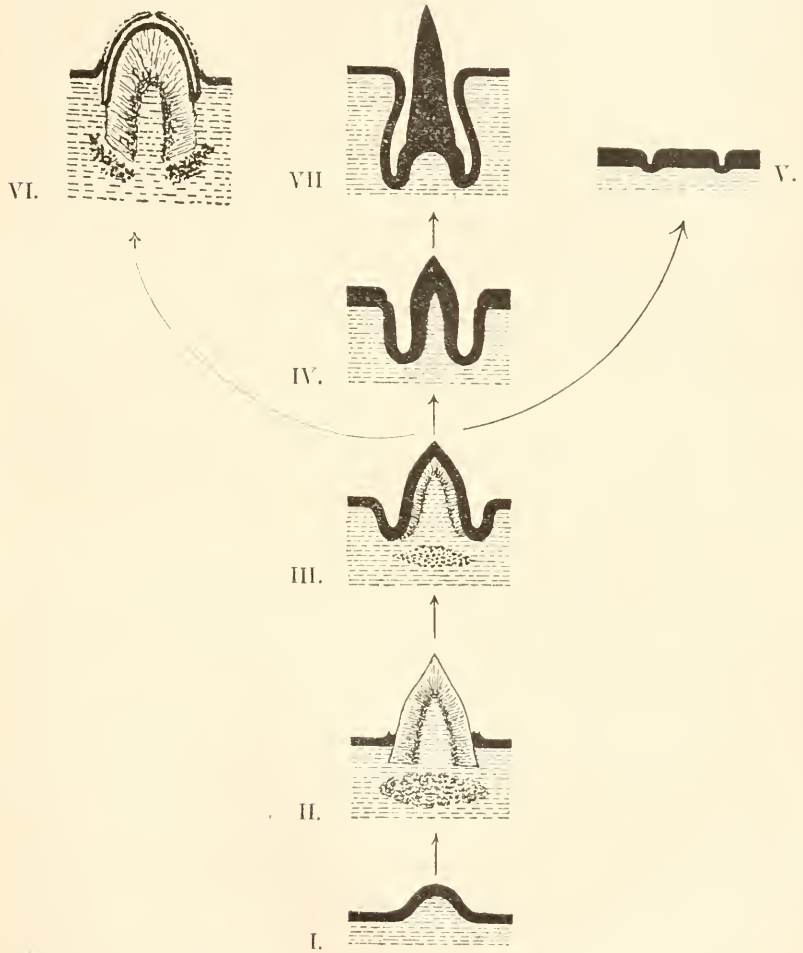
Zum Schluss eine kurze Zusammenfassung der von mir vertretenen Hypothese über die Phylogenese der Behaarung.

Die längst verschollenen Vorfahren der Promammalien, eines der Endzweige der Protamnioten, besaßen als Wassertiere ein aus Placoidzähnchen bestehendes Stachelkleid, wie es die heutigen Haie aufweisen. Mit der späteren sonstigen Anpassung derselben als Promammalien zum Landleben Hand in Hand ging eine Abänderung des Stachelkleides: die spröden und schwachen Wärmeschutz bietenden verknöcherten Stacheln mussten durch elastische, die Wärme schlecht leitende ersetzt werden. In der That finden sich spröde, faden- und stachelförmige Körperbesätze, wie die Stacheln der Seeigel, die vorstehenden Nadeln mancher Schwämme, die Stacheln mancher Dekapoden nur bei Tieren, welche sich im Wasser aufhalten, wo das Gesetz des Archimedes herrscht und daher jeder Stoß abgeschwächt wird. Ein Landtier mit ähnlichem spröden und dabei schwerem Pelz wäre ein Unding. Während die Temperatur des Wassers sich stets über dem Nullpunkt hält und ihre Schwankungen nur unbedeutend sind, sehen wir das Gegenteil in der Luft. Schon deshalb bedürfen die dem Landleben angepassten Säugetiere eines aus lockeren schlechten Wärmeleitern bestehenden Pelzes. Derselbe soll auch zur leichteren Erhaltung einer hohen Eigenwärme das Seinige beitragen.

Die Entstehung der Haare aus Placoidzähnchen können wir uns in ihren Hauptzügen lebhaft vorstellen, und zwar als Teilerscheinung eines im Großen und Ganzen genügend phylogenisch begründeten Prozesses, nämlich einer allmählichen Entkalkung, bezw. Entknöcherung, und gleichzeitigen Verhornung des Integuments (s. die Schemata). Bei diesem Prozess wird die Sklerosierung vom bindegewebigen auf den epithelialen Anteil des Integuments verlegt. Die Placoidzähnchen setzen weniger Vitrodentin und Zahnbein als ursprünglich ab; beiderlei ein Ganzes bildende Substanzen nehmen weniger Kalksalze in sich auf. Die Ernährung des Epithelüberzuges, welche früher durch die ursprünglich langen Saftröhrchen von Dentin und Vitrodentin nur dürftig vor sich gehen konnte, wird eine ergiebigere. Infolgedessen geht beim Emporwachsen des Zähnchens über die Hautoberfläche, dem sogen. Durchbruch, sein in der Anlage vorhandener Epithelüberzug nicht mehr zu Grunde. Der Erhaltung des Epithels günstig ist auch eine sich bereits bei manchen Haien bemerkbar machende Versenkung der Zähnchenanlagen in die Tiefe (III). Diese Versenkung progressierte phylogenetisch von Stufe zu Stufe; galt es doch ein solider befestigtes, langauswachsendes Organ von dauernder Existenz zu schaffen. Die peripherische Sklerosierung der Zahnpapille blieb später gänzlich aus (IV) unter gleichzeitiger Reduktion derselben. Infolgedessen gelangten die zugehörigen Epidermiszellen in nähere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Berührung mit den Gefäßen der Papille und wurde somit ihre Ernährung und Vermehrung begünstigt. Zu ihrer Massenanhäufung gesellte sich Verhornung in den oberflächlichen Schichten. Von dieser Stufe der Umbildung an ist der bisherige Zahn in „Haare" umzunennen.



Phylogenetisches Schema für die Haare und Zähne der Säugetiere.

I. Unbekanntes Organ der Uramnioten. II. Knöcherner Hautzahn der Selachier. III. Knöchern-horniger Hautzahn der Uramnioten. IV. Haare und Schuppen der Ursauger. V. Schuppen der Reptilien. VI. Säugetierzahn. VII. Säugetierhaar.

Die weitere phylogenetische Umbildung des Haares macht, in allgemeinsten Zügen betrachtet, keine Schwierigkeiten, namentlich, wenn man wie es oben geschah der inneren Wurzelscheide und den später inkonstant hinzukommenden Markzellen keine wesentliche morpho-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

logische Bedeutung zuerkennt. Die Bildung der gegenwärtigen Säugetierhaare innerhalb langer, zapfenförmiger, in die Cutis versenkter Epidermisauswüchse bereitet unserer Deutung nicht die mindesten Schwierigkeiten; entstehen doch die Mundzähne der Vertebraten auf ähnliche Weise. Hier wie dort haben wir es mit Einstülpungen der Oberhaut, bezw. „Oberschleimhaut" zu thun, welche prinzipiell als Hohlcylinder aufgefaßt werden müssen[1]). Hier wie dort wird durch die Tiefenlagerung eine solidere Befestigung erzielt. Ueber das phylogenetische Schicksal des den Placoidzähnchen als Sockel dienenden Knochenplättchens, der Basalplatte, glauben wir zuversichtlich zu wissen, dass dasselbe bei höher differenzierten Zähnen als Cement beschrieben wird. Ferner dürfte gleichfalls zur Genüge festgestellt sein, dass aus einer Verschmelzung solcher Platten größere Hautknochen, das knöcherne Exoskelet, hervorgegangen, welches seinerseits — mit lokalen Ausnahmen — bei höheren Vertebraten zu Grunde gegangen. An den Säugetierhaaren würde man daher Basalplatten vergeblich suchen[2]).

Von dem Gesichtspunkte aus, dass zwischen Haaren und Hornschuppen gar keine, oder im besten Falle eine nur entfernte Homologie bestehe, machen wir uns folgende Vorstellung über die Phylogenie der Hornschuppen und Hornschilder. Da wir dieselben bei den recenten Amphibien noch vermissen, so ist ihr erstes Auftreten bei den Protamnioten vorauszusetzen. Es ist, wie unsere Reptilien vermuten lassen, das Resultat einer Anpassung an das Landleben von wechselwarmen Tieren, nicht sowohl für den Wärmeschutz, als für eine möglichste Beschränkung der Verdunstung der wässerigen Körperbestandteile in trockenen Lokalitäten. Die hypothetische Rekonstruktion des Beschuppungsvorganges gestaltet sich so oder anders, je nachdem man eine Homologie der Hornschuppen und Haare zulässt oder nicht. Schließen wir uns der letzteren, der negativen Auffassung an, so kommen wir zu folgender Vorstellung. Die Hornplatten oder Schuppen entstanden als Neubildungen im Bereiche der Haut, und zwar bei den zu den Reptilien neigenden Formen als Substitutionen für die zu Grunde gehenden Hautzähnchen, bei den zu den Säugetieren, zunächst zu den Promammalien, neigenden Formen hingegen zwischen, oder wohl auch im Umkreis, der zu Haaren verhornenden Hautzähnchen. (IV). Letztere Ansicht sucht der neuesten Lehre gerecht zu werden, nach welcher den Promammalien neben der Behaarung ein Schuppenkleid zukam, welches durch den an Dichtigkeit zunehmenden Pelz noch jetzt nicht durchweg verdrängt ist.

1) Die in meinem vorhergehenden Aufsatz (1898, p. 266) citierte Behauptung von Poulton, das Haar von *Ornithorhynchus* entstehe in einer offenen Röhre, beruhte auf einer Vermutung und hat sich nicht bestätigt (Römer, Spencer und Sweet).

2) Als solche könnten übrigens die Kalkablagerungen in den Tuberkeln der Haut gewisser erwachsener *Delphine* gedeutet werden. (S. o. und Kükenthal 1889, p. 251—258).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteraturverzeichnis.

1 Beard, J. Morphological studies. Nr. 3. The nature of the teeth of the Marsipobranch fishes. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. III. 1889, p. 727—752.

2 Brandt, A. Ueber die sogen. Hundemenschen, bezw. über Hypertrichosis universalis. Biol. Centralbl. Bd. XVII. 1897, p. 161—179.

3 Derselbe. Ueber borstenartige Gebilde bei einem Hai und eine mutmaßliche Homologie der Haare und Zähne. Biol. Centralbl Bd. XVIII. 1898, p. 257—272.

4 Burdach, K. F. Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Leipzig 1835—1840.

5 Emery, C. Ueber die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893, p. 731—738.

6 Derselbe. Ueber regelmäßig auftretende Hautfalten bei Embryonen und Jungen der Ratte (*Mus decumanus*). Verh. d. Schweiz. naturf. Ges. 1896, p. 174.

7 Gurlt, E. F. Vergleichende Untersuchungen über die Haut des Menschen und der Säugetiere etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1835, p. 399 bis 417.

8 Heincke, Fr. Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1873, p. 495—591, Taf. XXVII bis XXIX

9 Hertwig, O. Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. (N. F. Bd. I) 1874, p. 331—402 Taf. XII und XIII.

10 Derselbe. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1888.

11 Jentsch, B. Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne. Dissert. Leipzig 1897. 8. 38 S. 2 Taf.

12 Keibel, Fr. Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebn. d. Anat. v. Entwg. Bd. V. 1895. 1896. p. 619—719. 73 Fig.

13 Klaatsch, H. Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890, p. 97—202; 209—258. Taf. VI—VIII.

14 Kölliker, A. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. II. Aufl. Leipzig 1879.

15 Kükenthal, W. Ueber die Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz. Bd. V. 1890, p. 237—240.

16 Derselbe. Vergl.-anat. und entwicklungsgesch. Untersuchungen an Waltieren. Jena 1889.

17 Leydig, Fr. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

18 Derselbe. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

19 Derselbe. Die Deutung der epidermoidalen Organe im Integument von Säugetieren. Archiv für mikr. Anat. Bd. 52. 1898, p. 156—166.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

20 Maurer, F. Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. 1892, p. 717—804, Taf. XXIV bis XXVI.

21 Derselbe. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. 9 Taf.

22 Derselbe. Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenese der Säugetierhaare. Morphol. Jahrb. Bd. XXVI. 1898, p. 61—73.

23 Meijere, J. C. H. de. Ueber die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. Bd. XXI. 1894, p. 312—424.

24 Derselbe. Ist die Gruppenstellung der Säugetierhaare eine Stütze für die Maurer'sche Hypothese von der Ableitung des Haares von Hautsinnesorganen niederer Vertebraten? Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. p. 249—256. 2 Fig.

25 Mitrophanow, P. Ueber die Organe des sechsten Sinnes bei Amphibien. Warschau 1888 (russisch; Vorl. Mitt. hierzu im Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887, p. 174—178).

26 Poulton, E. B. The Structure of the Bill and Hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a Discussion of the Homologies and Origin of Mammalian Hair. Quart. Journal of Micr. Sc., Vol. 36, N. S., 1894, p. 143—199, Pl. 14—15 A.).

27 Reh, L. Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. Bd. XXIX. (N. F. Bd. XXII) 1895, p. 157—220.

28 Römer, F. Studien über das Integument der Säugetiere:

I. Die Entwicklung der Schuppen und Haare am Schwanze und an den Füßen von Mus decumanus etc. Jen. Zeitschr. Bd. XXX (N. F. Bd. XXIII) 1896, p. 604—622. Taf. XXVII u. XXVIII.

II. Das Integument der Monotremen. Denkschr. Med.-Nat. Gesch. Jena, Bd. VI, 1898, p. 189—241. 3 Fig.

III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) swinderianus Tem. Jen. Zeitschr. Bd. XXXI, 1898, p. 606—622, Fig. T. 27.

29 Röse, C. Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Anatom. Hefte. II. Abth. Bd. IV, 1896, p. 542—591.

30 Derselbe. Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898, p. 21—31; 33—69. 28 Fig.

31 Spencer, B. and G. Sweet. The Structure and Development of the Hairs of Monotremes and Marsupials. P. I. Monotremes. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 41 (N. S.) 1899, T. 4, p. 549—588.

32 Tullberg, T. Bau und Entwicklung der Barten bei Balaenoptera Sibbaldii. Nova Acta Reg. Soc. Upsal. Ser. III. 1883. 36 S. 7 Taf.

33 Weber, M. Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893, p. 413—423.

Verlag von Arthur Georgi in Leipzig. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Brandt Alexander

Artikel/Article: Zur Phylogenie der Säugetierhaare. 572-592