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

Das Integument eines Embryo von Ursus Arctos.

Ein Beitrag zur Frage der Haare und Hautdrüsen bei Säugetieren.

Von

Dr. F. Maurer

o. Professor der Anatomie und Direktor der anatomischen Anstalt in Jena.

Mit Tafel XV und 4 Figuren im Text.

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

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

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Ernst Haeckel stand mir ein Embryo von Ursus Arctos von 4,5 cm Becken-Steißlänge zu wissenschaftlicher Verwertung zur Verfügung. Derselbe bietet schon bei äußerlicher Brtrachtung ein überraschendes Bild, so daß ich gerne die Veranlassung nehme auf von mir schon früher erörterte Fragen zurückzukommen. Es ist mir eine ganz besondere Freude die hierbei gewonnenen Resultate gerade an dieser Stelle der Oeffentlichkeit zu übergeben. In der neuesten Auflage der Anthropogenie gibt Herr Prof. Haeckel auf S. 700, Bd II eine bildliche Darstellung des Embryo. Ich bringe die Figuren hier wieder (Textfig. 1). Man erkennt darauf, daß das Integument am Kopf sowie an der ventralen Körperhälfte glatt aussieht. Bei oberflächlicher Betrachtung und schwacher Vergrößerung sieht man noch nichts von Haarbildungen. Dagegen zeigt sich auf der ganzen Dorsalfläche des Körpers, von der Scheitelhöhe des Kopfes an, ein deutliches Stachelkleid, etwa in der Ausdehnung wie es bei Igel- und Echidna-Embryonen bekannt ist. Da der erwachsene Bär keine Andeutung eines Stachelkleides mehr besitzt, vielmehr ein dichtes Haarkleid allenthalben ausgebildet zeigt, so forderte der auffallende Befund zu genauerer Untersuchung auf.

Ursus Arctos als Sohlengänger stellt eine primitive Form unter den Carnivoren dar. Bekanntlich zeigen aber gerade die niederen Säugetiere hinsichtlich des Integumentes Verhältnisse, welche keineswegs als primitive aufgefaßt werden dürfen. Der Stachel ist keine niedere Form des Säugetierhaares, wie von manchen Seiten heute noch angenommen wird, sondern stellt in seiner voluminösen Ausbildung, wenn auch ein echtes Haar, so doch einen modifizierten Zustand desselben dar. Nun finden wir ein Stachelkleid gerade bei einem der niedersten Säugetiere: Echidna, ferner bei Erinaceus und Hystrix. Bei so verschiedenen Säugetieren tritt diese Form des Epidermoidalorgans auf, daß es fraglich ist, ob es überhaupt als ein monophyletisches Gebilde aufgefaßt werden darf.

Bei Ornithorhynchus zeigt das Haarkleid ebenfalls durchaus keine primitiven Verhältnisse. Die abgeplatteten, an ihrem Ende kolbenartig verdickten Haare stecken sehr tief in der Lederhaut, d. h. ihr Haarfollikel sinkt verhältnismäßig tief ins subkutane Bindegewebe ein. Daneben besitzt Ornithorhynchus feine Büschelhaare, es bestehen also reichliche Teilungen ursprünglich einfacher Haaranlagen.

Auch bei Marsupialiern bestehen sehr verschiedenartige Haarbilduugen, die bei einigen Formen bekanntlich mit Hautschuppen zusammen vorkommen. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß trotz aller Verschiedenheiten doch im Bau des Haares und Stachels stets ein Grundplan nachweisbar ist,

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

insofern man stets eine Rindenschicht, ein Oberhäutchen und eine Markschicht unterscheiden kann. Die relative Stärke der drei Schichten wechselt dagegen sehr. Bei Edentaten, besonders den Faultieren ist das Oberhäutchen sehr mächtig entwickelt, so daß dadurch das trockene Aussehen des Haares (wie Heu) veranlaßt wird. Bei Nagetieren (Maus) und manchen Karnivoren (Katze) ist die Markschicht ungemein mächtig, während die Rindenschicht nur eine relativ geringe Dicke besitzt. Bei wieder anderen Formen bestehen die Verhältnisse wie beim Menschen, d. h. die Rindenschicht ist der wesentliche Teil des Haarschaftes und das Mark ist gering entwickelt, kann sogar ganz fehlen. Beim Stachel findet man ebenfalls eine starke Entfaltung des Markes und daneben läßt die Haarpapille eine stärkere Ausbildung und Längsfaltenbildung an ihrer Oberfläche erkennen. Letztere Komplikation fehlt allerdings den Stacheln von Echidna, die dadurch einfacher erscheinen als die von Erinaceus und Hystrix. Bei den zahlreichen untersuchten Säugetieren vermißt man niemals den gleichen Bau des Haarfollikels. Stets ist der Haarschaft unmittelbar umgeben von der Haarscheide, welche mit freiem Rande unter der Talgdrüsenzone des Follikels endigt und sich bei allen Formen gleichartig erhält. Sie wird nicht abgeworfen wie die Scheide der Feder, die einem Epitrichium der Reptilienschuppe vergleichbar ist. Die Haarscheide läßt stets die beiden als Henlesche und Huxleysche Schicht unterscheidbaren Lagen erkennen. Die Wurzelscheide des Haares ist stets die Fortsetzung der Epidermis in den Haarfollikel. Von diesem aus bildet sich die Talgdrüse, meist dicht unter der Austrittsstelle des Haarschaftes über die Oberfläche der Haut. Der epitheliale Teil des Haarfollikels ist durch die membrana hyaloidea, eine Basalmembran, abgegrenzt. Am Grunde des Follikels besteht die Haarpapille, welche lediglich ernährende Bedeutung hat, insofern sie eine Blutgefäßschlinge in ihrer bindegewebigen Grundlage enthält. Markhaltige Nerven fehlen in ihr zum Unterschied von den Papillen der Reptilienschuppe und Vogelfeder. Das Vorhandensein von spärlichen sympathischen Fasern ist selbstverständlich, da Blutgefäße sich in der Papille finden, die ohne sympathische Nerven nicht denkbar sind.

Fig. 1. Totalansicht eines Embryo von Ursus Arctos von 4,5 cm Länge. (Nach E. Haeckel.)

Der bindegewebige Teil des Follikels ist durch die Haarbalgscheiden dargestellt. Dieselben sind in ihrer der membrana hyaloidea unmittelbar angelagerten Schicht durch eine Lage zirkulärer Fibrillenbündel gebildet, während nach außen längsverlaufend sich Bündel anschließen. Am Grund des Follikels umziehen die Fibrillenbündel bogenförmig die Basis der Papille. Durch die Haarbalgscheiden treten an der Länge des Follikels die markhaltigen sensiblen Nerven zum Epithel der Wurzelscheide. Glatte Muskelzellen verlaufen zu Bündeln vereinigt zum Haarfollikel. Sie stellen den Arrector Pili dar, der von der Pars papillaris der Lederhaut entspringt, schräg abwärts etwa zur Mitte des Follikels durch die

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

Haarbalgscheiden hindurch zur Wurzelscheide tritt. Diese ist an der Ansatzstelle des Arrector meist zapfenförmig ausgezogen. Diese Stelle (der Wulst) ist schon lange beachtet worden, da sie schon frühzeitig bei der embryonalen Haaranlage auftritt und ebenso wie später mit der Anlage des Arrector pili in Verbindung steht. Einige Autoren haben diese Stelle so gedeutet, daß hier eine Ausbildung glatter Muskelzellen aus dem Epithel der Wurzelscheide stattfinden solle. Gegen diese Auffassung der ektodermalen Herkunft glatter Muskelzellen hat sich in neuester Zeit Stöhr gewendet. Er gibt zwar an, daß die glatten Muskelzellen so unmittelbar aus den hier langgezogenen Elementen der Haarwurzelscheide hervorgingen, daß er selbst eine Zeit lang an die ektodermale Herkunft der glatten Muskelzellen geglaubt habe. Dann aber fährt er fort, er habe beobachtet, daß zweifellos die Muskelzellen außerhalb des Haarfollikels „schon früher auftraten, als die Epithelzellen des Wulstes jenes verdächtige Aussehen zeigen.“ (Anat. Hefte B. 23, 1903, S. 52.) Die unendlich verschiedenen Deutungen, die der Wulst schon erfahren hat, sind von Stöhr ausführlich dargestellt worden. Später komme ich noch darauf zurück.

Die Anordnung der Haare ist bekanntlich ebenfalls in letzter Zeit vielfach untersucht worden. Ich nenne de Meijere und F. Römer. Es ist bekannt, daß die Haare vielfach eine Gruppenstellung zeigen. Dieselbe ist für die einzelnen Tierspezies meist charakteristisch, sie besteht aber nicht bei allen Tieren. De Meijere hat die Gruppe von 3 Haaren als Norm angegeben, sodaß ein Mittelhaar zu beiden Seiten je ein Nebenhaar zeigt. Haargruppen und Haarbüschel sind zu unterscheiden. Diese Gruppenstellung kommt zum Teil daher, daß aus der ersten einfachen Haaranlage noch jederseits Nebenanlagen aussprossen. Dabei handelt es sich um eine wirkliche Teilung der Haarfollikel. In anderen Fällen entstehen die Anlagen der Nebenhaare selbständig neben der ersten Anlage des Haupthaares. Dann ist die Anordnung durch andere Verhältnisse begründet. Die Beziehung zu Hautschuppen ist hierbei das wesentliche Moment. Dadurch, daß Haare mit Schuppen zusammen vorkommen, werden die Haare auf den Schuppen und an ihrem hinteren Rande angeordnet und finden sich stets in Mehrzahl auf einer Schuppe. Die hierdurch bedingte Gruppenstellung bleibt auch nach Schwund der Schuppe erhalten.

Außer den Haaren sind von Epidermisorganen noch die Drüsen von besonderem Interesse. Die Talgdrüsen gehen wohl stets von den Haaranlagen aus. Die Schweißdrüsen entwickeln sich oft selbständig, nicht selten aber findet man auch sie in Haarbälge einmünden. Immerhin sind sie selbständige Organe, während die Talgdrüsen allgemein als Hilfsorgane der Haare, von diesen aus entstanden, aufgefaßt werden. Gerade diese bei vielen Säugetieren bestehende genetische Beziehung zwischen Haarfollikeln und tubulösen Hautdrüsen ist in den letzten Jahren mehrfach beobachtet worden, ich komme später darauf zurück.

Das sind die Punkte, welche von den Säugetierhaaren und Drüsen bekannt, auch an dem vorliegenden Embryo von Ursus Arctos zu prüfen waren. Im Folgenden seien nun die Befunde dargestellt. Zuvor gebe ich noch an, daß die Tragzeit der Bären nach Brehm 180 Tage dauert. Ferner wird bei Brehm von neugeborenen Jungen von Ursus arctos angegeben, daß sie mit einem silbergrauen sehr kurzen Pelz bekleidet seien, also von einem Stachelkleid ist hier nicht die Rede. Die Augen bei der Geburt geschlossen, sollen sich erst nach 4—5 Wochen öffnen (Brehm). Nach der Tragzeit und den allgemeinen Verhältnissen des vorliegenden Embryo schätze ich dessen Alter auf 5—6 Wochen.

Befunde.

Bei Betrachtung mit der Lupe zeigen sich auf der ganzen Dorsalfläche des Embryo in geringen Abständen voneinander kleine papillenartige Erhebungen des Integumentes, welche nach hinten gerichtet

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

sind und zuerst den Eindruck von Schuppenbildungen machen. Dann erkennt man aber an der Spitze einer jeden solchen Erhebung einen kleinen spitzen, gerade eben frei hervortretenden Stachel[1]). Diese Gebilde zeigen sich im allgemeinen in Längsreihen angeordnet, doch ist dabei keine strenge Regelmäßigkeit erkennbar (Textfig. 2). Wenn ich die früher von mir gegebene Darstellung von 2 Katzenembryonen damit vergleiche, so ist es bei diesen freilich ein viel jüngeres Stadium gewesen, das die Reihen der Haaranlagen zeigte und bei einem Embryo schon ihre Auflösung erkennen ließ. Man kann also aus der bei dem vorliegenden Bärenembryo fehlenden regelmäßigen Reihenanordnung nicht etwa den Schluß ziehen, daß eine solche Anordnung in früheren Entwickelungsstadien ebenfalls nicht bestanden hätte. Im allgemeinen ist eine Reihenanordnung jedenfalls erkennbar. Etwas vor der Sakralgegend weichen die beiderseitigen Stachelanlagen seitlich stark auseinander, so daß hier ein breiter längsgestellter ovalärer Bezirk frei von ihnen ist. Dadurch erscheinen die beiderseitigen Stachelanlagen in der Form von 2 (einer linken und einer rechten), Fluren über den Rücken ausgebreitet zu sein. Bei Betrachtung eines einzelnen solchen Gebildes ist noch ersichtlich, daß aus jeder Papille nur ein einziger feiner Stachel hervorragt, Andeutung einer Gruppenbildung ist äußerlich jedenfalls nicht erkennbar (Textfig. 3 u. 4); ich habe fast alle diese Gebilde mit der Lupe angesehen und der Befund zeigte sich bei allen durchaus übereinstimmend. Ferner aber erkennt man zwischen den Stachelanlagen allenthalben zerstreut kleine helle Knötchen und Grübchen am Integument, die man unschwer als Anlagen von Haaren deuten kann. Dieselben sind, nach der verschiedenen Größe und dem verschiedenen Grade von Durchsichtigkeit zu urteilen, auf sehr ungleichen Stadien der Entwickelung. Daraus war zu schließen, daß hier das Haarkleid gerade in der vollen ersten Entwickelung begriffen ist und man alle frühen Entwickelungsstadien hier nebeneinander finden werde, was die mikroskopische Untersuchung dann auch bestätigt hat. Die angeführten größeren Stachelanlagen stehen an dem Embryo nicht alle auf dem ganz gleichen Entwickelungsstadium, doch ist der Unterschied nicht sehr groß. Hier und da besteht eine Anlage noch als geschlossener Höcker, d. h. die Stachelspitze ist noch nicht durchgebrochen. An der ganzen Bauchfläche des Embryo, sowie an den Extremitäten fehlen die Stachelanlagen gänzlich, man erkennt nur feine undurchsichtige weiße Punkte, ganz junge Haaranlagen. Wenn ich an der Bauchfläche die Haut vorsichtig ablöste, so blieben die Haaranlagen an der Oberhaut hängen und das Flächenbild zeigte, daß hier eine Gruppenstellung in den ersten Entwickelungsstadien bereits nachweisbar ist. Es sprossen nicht mehrere Haarfollikel von einem Punkte aus, sondern dicht nebeneinander wachsen 3 oder mehr Epithel-

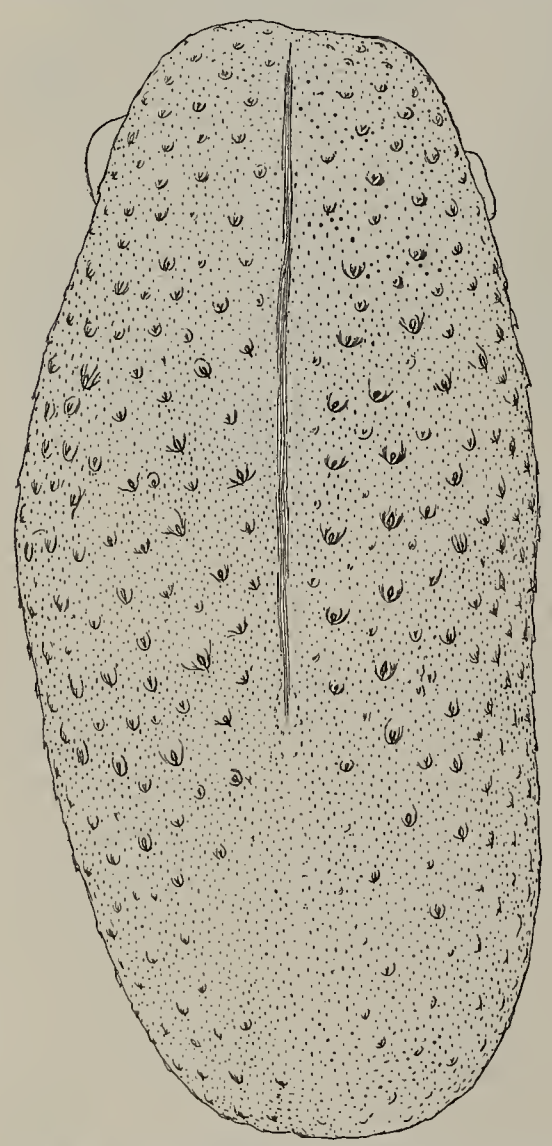


Fig. 2. Dorsalansicht des Embryo von Ursus Arctos, zur Demonstration der Anlagen der Stacheln und Haare.

1) Die Textfiguren sind alle von Herrn Giltsch genau nach dem natürlichen Objekt unter sorgfältigster Berücksichtigung des Details ausgeführt worden.

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

schläuche in die Tiefe. Die Zahl ist nicht gleich, sondern schwankt. Zuweilen fand ich ein einziges Haar, öfter 3, oft auch 5 und mehr. Ferner stehen mit den Anlagen der Haare auch die Anlagen von tubulösen Drüsen in Verbindung, die als leicht gewundene Schläuche erschienen. Das Schnittbild ergänzte diese Befunde, worauf ich sofort zurückkomme. Auch an den Extremitäten fand sich die genannte Gruppenstellung. Vom Kopfe führe ich noch an, daß die Anlagen von Tasthaaren in charakteristischer Anordnung wie bei allen Säugetieren außer Monotremen, denen sie überhaupt fehlen, nachweisbar sind (Textfig. 4). Doch treten sie hier nur an der Oberlippe jederseits in 6 Reihen auf und ebenso an der Unterlippe jederseits in mehreren Reihen.

Die meisten der Haare sind schon mit feiner Spitze durchgebrochen. In der Submentalgegend fand ich 2 solcher Sinushaare. Ueber dem Auge und in der Gegend des Jochbogen fehlen Sinushaare gänzlich, während sie bei so vielen Säugetieren gefunden werden. Vom Igel wurden sie außer anderen Säugetieren früher von mir abgebildet. Auch fehlen sie gänzlich an den Extremitäten, wo solche bekanntlich bei vielen Marsupialiern und anderen gefunden werden. Dagegen ist auch am Vorderkopf sonst allenthalben zerstreut die Anlage des Haarkleides in Form heller Punkte erkennbar. Aber an diesen jungen Anlagen ist am Kopfe eine Gruppenstellung nicht nachweisbar. Zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung nahm ich ein etwa Quadratzentimeter großes Hautstück von der seitlichen Rückenregion heraus, auf welchem eine größere Anzahl Stachelanlagen angeordnet waren und dazwischen zahlreiche Haarkeime bestanden. Ferner wurden an der Ventralfläche des Rumpfes, sowie an der Streckfläche der Vorder- und Hinterextremität kleine Hautstückchen zum Zwecke mikroskopischer Untersuchung exstirpiert. Da der Embryo schon vor längerer Zeit in Alkohol konserviert war, so brachte ich das Objekt in Müllersche Flüssigkeit für 2 Tage, behandelte dann wieder mit Alkohol und färbte mit Boraxkarmin durch. Nach Einbettung in Paraffin führte ich zum Teil senkrechte Schnitte aus, welche möglichst genaue Längsschnitte durch Stachel- und Haaranlagen gaben, außerdem fertigte ich schräge Tangentialschnitte an, um genaue Querschnitte der genannten Anlagen zu erhalten. An den Schnitten führte ich verschiedene Nachfärbungen aus.

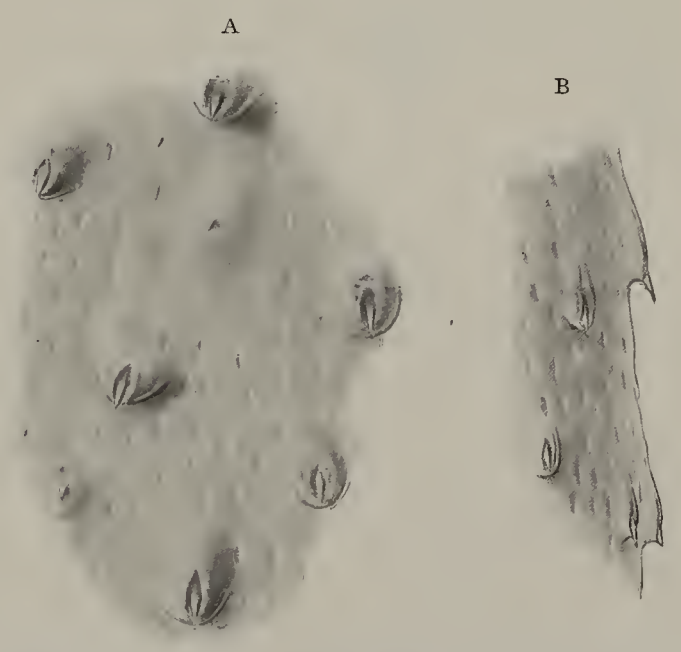


Fig. 3. Einige Anlagen der Stacheln und Haare des Bärenembryo bei stärkerer Vergrößerung. A in Flächenansicht, B in Profilansicht.

Allgemeines Verhalten des Integumentes. Bei der Untersuchung des Integumentes fielen mir einige Verhältnisse auf, so daß ich den allgemeinen Befund hier in Kürze anführen will: Das Epithel der Oberhaut ist sowohl am Rücken wie an der Bauchfläche auf den ersten Blick ganz eben gegen die bindegewebige Lederhaut abgegrenzt. An vielen Punkten bestanden aber doch schon feine Fortsätze von Bindegewebszellen und Fasern zwischen den basalen Epidermiszellen, die ich als erste Anfänge von Papillenbildungen deuten muß. Auch lassen sich von der Basis der Epidermiszellen feine Fortsätze abwärts ins Bindegewebe verfolgen, wo ihre Endigungsweise auf Schnittbildern nicht festgestellt werden konnte.

Die Epidermis ist schon recht schichtenreich. Das Stratum Malpighi besteht aus 4—6 Zellenlagen. Ein Stratum granulosum konnte ich nicht nachweisen, doch ist daran wohl der Konservierungs-

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

zustand schuld. Das Stratum corneum war schon stark ausgebildet und bestand aus mindestens 8—10 Lagen kernloser gänzlich verhornter Zellen.

Die Lederhaut ließ eine obere, der Epidermis unmittelbar angeschlossene Schicht von ziemlicher Dicke unterscheiden, in welcher große spindelförmige Zellen in verschiedenster Anordnung sich fanden, die sich durchkreuzten. Die Intercellularsubstanz war schon reich an feinen sich durchflechtenden Fibrillen, die aber noch keine stärkeren Bündel formierten; auch war dazwischen noch reichliche schleimige Grundsubstanz. Diese Schicht ging ziemlich plötzlich in eine tiefere Lage über, in welcher größere Zellen mit nach allen Seiten ausstrahlenden vielfach verästelten Fortsätzen lagen. Die Grundsubstanz war noch ganz schleimig, nur wenige äußerst zarte Fibrillen durchsetzen sie. Diese Schicht ist sehr reich an glatten Muskelzellen, die durchaus nicht alle etwa mit Haar- oder Stachelanlagen in Beziehung stehen. Sie sind teils einzeln, teils in Zügen angeordnet und leicht von den Bindegewebszellen, auch der oberflächlichen Lederhautschicht, unterscheidbar. In der Tiefe dieser Schicht treten schon die ersten Anlagen des Panniculus auf in Form kleiner kompakter Zellgruppen, welche zerstreut, ohne jeden Zusammenhang untereinander, weit auseinander liegend nachweisbar sind. In den Zellkörpern treten die ersten Fetttröpfchen auf. Dieselben erreichen in vielen Zellen schon die Größe des Kernes. Der letztere ist aber stets noch kugelig, zeigt noch keine Andeutung einer beginnenden Abplattung.

Fig. 4. Kopf des Bärenembryo in seitlicher Ansicht. Anordnung der Tasthaare.

Die ersten Anlagen der Haare und Stacheln finden sich als undurchsichtige Flecken im Flächenbild der Haut. Der senkrechte Schnitt zeigt bei den jüngsten Zuständen, die ich fand, das Bild der Fig. 1 (Taf. XV). Es ist einem senkrechten Schnitt durch die Rückenhaut entnommen.

Es unterscheidet sich in nichts von den Haaranlagen anderer Säugetiere gleichen Stadiums, d. h. ein kleiner Epithelzapfen beginnt sich in die Lederhaut zu senken. Am Grunde ist er abgerundet und hier in der Tiefe zeigen die Epithelzellen längliche Form, die Andeutung einer meilerartigen Anordnung. Es besteht nicht die geringste Andeutung einer Lederhautpapille, noch liegen unter dem Grunde der Anlage Gruppen von dichtgelagerten rundlichen Bindegewebszellen, wie sie sonst die Coriumpapillen vorzubereiten pflegen. Diese Haaranlage ist also rein epithelial, obgleich sie sicher nicht mehr das erste Bildungsstadium darstellt.

Im folgenden Stadium (Fig. 2) ist der Epidermiszapfen weiter in die Tiefe gewachsen und es zeigt sich unter demselben ein Komplex dicht angeordneter rundlicher Bindegewebszellen, die erste Vorbereitung der Haarpapille. Das untere Ende der epithelialen Haaranlage ist aber noch nach der Tiefe zu gleichmäßig abgerundet, es ist noch keine Andeutung einer Abflachung als Beginn der Papillenbildung vorhanden. Auf eine Erscheinung möchte ich noch hinweisen: Bei allen diesen jüngsten Haaranlagen (Fig. 1 und 2) zeigt sich im Bereich der mittleren Schichten der Epidermis gerade über dem Epidermiszapfen eine unregelmäßige Lücke zwischen den Epidermiszellen, die ich nicht als Kunstprodukt auffassen kann. Der Beginn etwa der Abhebung des Stratum corneum ist es deshalb nicht, weil die Lücke noch zwischen den Zellen des Stratum Malpighii liegt. Auch sonst ist kein Grund er-

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

sichtlich, etwa durch Schrumpfung der umliegenden Elemente. Die Zellen sind alle durchaus gleichmäßig gut konserviert und es besteht nirgends sonst wo in der Epidermis eine ähnliche Veränderung. Ich kann diese Bildung nur als eine Lockerung des Zusammenhangs der Zellen auffassen unter Vermehrung der interzellularen Flüssigkeit. Ich lege diesem Raum deshalb eine größere Bedeutung bei, weil er ganz konstant nachweisbar ist. Daß er den Weg für den aufwärtswachsenden Haarschaft vorbereitet, dem er das Hervortreten aus der Epidermis erleichtern würde, glaube ich nicht, weil er, ehe der Haarschaft sich bildet, schon geschwunden ist. Er zeigt vielmehr, wie der Grund des Epidermiszapfens der wichtigste Teil der Haaranlage ist. In der Tiefe vermehren sich die Zellen am reichlichsten und bei dem raschen Tiefenwachstum halten die oberflächlicheren Zellen in ihrer Vermehrung damit nicht gleichen Schritt, so kommt es zur Spaltenbildung zwischen ihnen. Neben diesen mechanischen Gründen sehe ich aber als wesentlicher noch einen phylogenetischen Grund an. (Schon bei den ersten Haaranlagen von Talpa habe ich hervorgehoben, daß die noch in der glatten Epidermis liegende erste Haaranlage, welche als ein Komplex hoher cylindrischer Zellen in meilerartiger Anordnung besteht, von den seitlich angrenzenden Epidermiszellen durch einen Spaltraum deutlich abgetrennt ist. Auch Leydig hat dies schon beschrieben und diese Erscheinung findet sich auch bei den ersten Anlagen der Hautsinnesorgane der Fische und Amphibien. Solche Lymphspalten grenzen die knospenförmigen Gebilde scharf gegen die Umgebung ab, stellen für dieselbe auch günstigere Ernährungsverhältnisse dar. Mit diesem Raum hat der auf Fig. 1 und 2 abgebildete Spaltraum nichts zu tun. Ich führe ihn nur an, weil er zeigt, daß bei der Entwickelung epidermoidaler Organe solche Räume in verschiedener Weise auftreten.) Betrachten wir die Verhältnisse eines in die Tiefe gesunkenen Hautsinnesorgans von Triton, so sehen wir, daß über demselben stets ein feiner Kanal besteht, der mit Schleim erfüllt bis zur freien Oberfläche der Epidermis reicht. Bei der sich entwickelnden Haaranlage ist nun die Epitrichialschicht gleichmäßig alle tieferen Teile der Epidermis deckend ausgebildet. Die genannte Lücke ist aber die Andeutung eines Kanals, der über der in der Tiefe sich findenden knospenartigen Haaranlage besteht, die Vergleichung mit dem Hautsinnesorgan macht ihn verständlich. Die rasch nachfolgende reichlichere Vermehrung der höher gelegenen Epidermiszellen im Zapfen läßt diesen Raum bald schwinden.

So ist auf Fig. 3, einer etwas älteren Haaranlage nichts mehr davon nachweisbar. An diesem Schnitt erkennt man, wie sehr tief die epitheliale Haarfollikelanlage in die Lederhaut einsproßt, bevor die erste terminale Abflachung und geringe Erhebung als Beginn der Papillenbildung eintritt. Eine dichte mesodermale Zellenmasse bildet die Anlage der Papille und das abgeflachte und leicht in die Höhe gebuchtete Ende der epithelialen Haaranlage zeigt eine leichte Anschwellung. Dieselbe enthält die Keimschicht des Haarschaftes, welche aus sehr hohen, fast fadenförmigen Zellen besteht. Diese setzen sich auch in der bekannten Weise eine Strecke weit aufwärts in die Achse des Follikels fort, die erste Andeutung eines sich bildenden Haarschaftes darstellend. Die peripheren Zellen dieses tiefen Teiles des Follikels sind rundliche kleine Elemente. Etwas über der Mitte des ganzen Epidermiszapfens besteht eine kurze spindelförmige Verdickung desselben, die veranlaßt ist durch lokale Vergrößerung und beginnende stärkere Vermehrung der peripheren, basalen Zellen. Dieselben sind cylindrisch und besitzen hohe, fast stäbchenförmige Kerne. Dies ist die erste Anlage der Talgdrüsen.

Aeltere Stadien von Haaren habe ich an dem vorliegenden Embryo nur vereinzelt gefunden, die meisten weiter ausgebildeten Epidermisorgane sind als Stacheln entfaltet. Ob aus den seither besprochenen Anlagen ebenfalls später Stacheln werden, kann ich natürlich nicht entscheiden, doch möchte ich es mit Hinblick auf das dichte Haarkleid des neugeborenen Bären bezweifeln.

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

Als nächstes Stadium schilderte ich die Verhältnisse eines Gebildes, von dem ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob es sich später zum Haar oder zum Stachel weiter entwickelt (Fig. 4). Eine ähnliche Abbildung gibt Davies von der Anlage eines Igelstachels. Die Anlage ist in Vergleichung mit dem Stadium der Fig. 3 nicht viel tiefer gewachsen. Vielmehr beruht die Weiterbildung in einer enormen Entwickelung der Papille und infolgedessen einer starken Vermehrung der Zellen des Keimlagers des Haares, das schon sehr komplizierte Zustände aufweist. Die zellenreiche Haarpapille enthält schon reichlich Blutkapillaren. Die Zellen des epithelialen Keimlagers des Haares, welche unmittelbar über der Papille liegen, sind kleine rundliche Elemente mit kugeligen stark tingiblen Kernen in reichlicher Schichtung. Dieselben gehen in lang gestreckte Zellen über, in welchen der blasse Kern gestreckte Form hat. Der Zellkörper zeigt bereits Hornfibrillen in größerer Zahl. Solche Zellen formieren einen kurzen Kegel, über dessen stumpfer Spitze kappenförmig die aus ganz verhornten Zellen bestehende Haarscheide aufsitzt. Dieselbe erscheint nach oben spitz ausgezogen, erstreckt sich aber auch abwärts den Haarkegel überlagernd bis ganz in die Tiefe des Follikels, wo man schon die erste Andeutung ihrer doppelten Lage, der Henleschen und Huxleyschen Schicht, sowie die Differenzierung eines Oberhäutchens nachweisen kann. Die Wurzelscheide des Haares ist hier in der Tiefe soweit die Anlage des Haarschaftes sich erstreckt, ein mehrschichtiges Epithel. Dieser ganze untere Teil des Follikels ist beträchtlich verdickt und setzt sich nach der Oberfläche zu in einen viel schmächtigeren Teil fort, an welchem ebenfalls mehrere weitere Komplikationen aufgetreten sind. Zunächst ist dieser oberflächliche Teil des epithelialen Follikels nicht mehr kompakt, sondern besitzt ein Lumen, den Haarkanal. Derselbe ist nicht mehr durch ein Epitrichium, das Stratum corneum, überdeckt, sondern mündet frei an der Oberfläche der Haut aus. Ferner sind die Talgdrüsen zu stärkeren Alveolen ausgewachsen und enthalten im Inneren bereits mit Talgtröpfchen erfüllte kugelige Zellen. Gerade unter den Talgdrüsen ist ein fast horizontaler, leicht abwärts geneigter solider Zellzapfen von der Wurzelscheide seitlich ins Bindegewebe eingewachsen. Um diesen gruppieren sich Bündel von glatten Muskelzellen in radiärer Anordnung. Nicht nur von oben, der basalen Fläche der benachbarten Oberhaut, treten Bündel solcher Zellen zur oberen Fläche dieses Epithelzapfens, sondern zu seinem freien Ende treten außerdem horizontal verlaufende, und zu seiner Unterfläche gelangen schräg und vertikal aus der Tiefe aufsteigende Muskelbündel. Die Muskelzellen erreichen den Epithelzapfen nicht, sondern sie endigen in dem den Zapfen umgebenden Bindegewebe, welches denselben in langen Zügen umkreist. Es besteht also in diesem Stadium hier kein Grund, die glatten Muskelzellen als aus den Zellen dieses Fortsatzes entstehend anzusehen. Hinsichtlich des speziellen Verhaltens der Muskelzellbündel findet man eine dichte Masse derselben, welche alle parallel in der Lederhaut verlaufen, und zwar schräg von der Basalfläche der Epidermis abwärts. Solche Bündel erreichen die obere Fläche des genannten Zellenzapfens. Aehnliche Fasern treten aber auch zum freien Ende dieses Zapfens, indem sie in der Nähe desselben angelangt, bogenförmig umbiegend zu demselben in horizontaler Richtung herantreten. Die von der Unterfläche des Zapfens ausgehenden Zellbündel ziehen in gleich schräger Richtung abwärts in die Lederhaut, wo ich ihr letztes Ende nicht mit Sicherheit nachweisen konnte. Die Menge der Muskelbündel ist so groß, daß ich nicht glaube, daß sie alle zu Haaranlagen in Beziehung stehen, sondern zum Teil sicher einfache glatte Hautmuskeln darstellen. Ihre Beziehung zur Basalfläche der Epidermis ist im vorliegenden Stadium eine viel innigere, als zu dem Haarfollikelzapfen. Sie üben an Stellen, wo sie von der Epidermis aus in die Tiefe treten, einen Zug auf die Oberhautzellen aus, der deutlich an der Form der basalen Epidermiszellen zum Ausdruck kommt. Dieselben senden lange Fortsätze hier in die Tiefe und die Grenze gegen die Muskelzellen ist nicht immer scharf. Auf die

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

daraus eventuell zu ziehenden Schlüsse komme ich später zurück, hier seien nur die Tatsachen vorerst angeführt.

Was die Natur des oben angeführten Zellzapfens betrifft, so ist es klar, daß wir in ihm den vielfach beschriebenen und sehr verschieden gedeuteten Wulst vor uns haben. Derselbe liegt stets unter der Talgdrüsenanlage und ist schon in früheren Stadien der Haaranlage genau ebenso erkennbar, wie ihn Stöhr in letzter Zeit vom Wollhaar des Menschen dargestellt hat. Er bildet bei dem vorliegenden Bärenembryo eine rundliche, längliche Ausbuchtung der in die Tiefe wachsenden Haaranlage, welche stets von der abwärts gekehrten Seite des schräg in die Lederhaut einrückenden Haarfollikels ausgeht.

Von älteren Stadien der Haargebilde führe ich noch einige Abbildungen an, welche an Längs- und Querschnitten zeigen, daß neben weitgebildeten typischen Haaren auch ebensolche Stacheln bestehen. Die großen Gebilde der Textfigur 3, welche gleichsam an der Spitze von Hautschuppen liegen, sind alle als Stacheln erkennbar, während zwischen ihnen schon Haare sich finden, die in ihrer Ausbildung gleichweit fortgeschritten sind. Von einem solchen Haare sind die Figuren 6 und 7 entnommen. Der Querschnitt (Figur 7) zeigt erstens, daß die Scheiden genau die gleichen Bestandteile unterscheiden lassen, wie wir sie sonst von Haaren kennen. Der epitheliale Teil zeigt eine Wurzelscheide aus lebenden protoplasmatischen Zellen bestehend. Nach innen davon, durch einen Spaltraum davon getrennt, folgt die Haarscheide, an welcher die äußere aus gänzlich verhornten Zellschüppchen bestehende Henlesche (Fig. 7 und 9) und die innere Huxleysche Schicht, deren Zellen noch mit Keratohyalinkörnchen erfüllt sind, leicht unterscheidbar sind. Eine den epithelialen Teil des Haarfollikels abgrenzende Membrana hyaloidea konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen. Dagegen waren leicht 2 Schichten der bindegewebigen Haarbalgscheiden zu erkennen. Den Wurzelscheiden dicht angeschlossen besteht eine mehrfache Lage von zirkulär verlaufenden kurzen und breiten stark abgeplatteten Bindegewebszellen und außerhalb dieser folgt eine Lage längsverlaufender ebensolcher Zellen, die eine sehr langgestreckte, abgeplattete Spindelform besitzen. Am Haarschaft selbst ist Mark, Rinde und Oberhäutchen wohl unterscheidbar. Das Mark besteht aus einigen rundlichen Zellen mit Kern und feinkörniger Struktur des Plasmakörpers, unvollkommen verhornten Elementen. Es ist sehr schwach ausgebildet. Die Rinde ist der beträchtlichste Teil des Schaftes und läßt auf dem Querschnitt ein Mosaik von kleinen polygonalen Feldern erkennen, die zuweilen einen zentralen Kern zeigen, zuweilen nicht, stets aber um den Kern, oder wo derselbe nicht getroffen ist, in ihrer ganzen Masse dicht mit punktförmigen, stark glänzenden Querschnitten von Hornfibrillen erfüllt sind. Es sind dies die Querschnitte der spindelförmigen in Verhornung begriffenen Zellen des Haarschaftes, wie sie bei jugendlichen Haaren in der Tiefe, über der Keimschicht des Haares sich finden (Fig. 4 und 5). Nach außen an diese Rindenzellen des Schaftes schließt sich das Oberhäutchen in Form sichelartiger verhornter Schüppchen in einfacher Lage an.

Der Schnitt (Fig. 7) geht durch den Haarfollikel ziemlich tief, etwas über dem Keimlager, also auch wenig über der Papille. Das erkennt man auch an dem, den Querschnitt ergänzenden Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 6). Hier bestehen die Verhältnisse, wie sie von allen Säugetierhaaren bekannt sind. Die Haarscheide allein geht kontinuierlich in die Epidermis über. Von ihr aus haben sich Talgdrüsen *(t)* etwas unter der Haarmündung ausgebildet. Der Haarschaft, aus den 3 Teilen Mark *(ma)*, Rinde *(r)*, und Oberhäutchen *(o)* bestehend, tritt frei aus der Haut hervor. Er überragt sie aber nicht weit, sondern endet in einer rasch sich verjüngenden Spitze. Die Rinde erscheint fein längsgestreift, doch lassen sich Zellgrenzen nicht mehr deutlich nachweisen. Pigment fehlt gänzlich. In der Tiefe des Follikels ist dem Oberhäutchen die Haarscheide angeschlossen *(h. s.)*. Dieselbe zeigt sich an diesem oberen

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

Abschnitt des Follikels aus ganz verhornten Zellen gebildet. Die Zellen der Huxleyschen Schicht sind hier ebenso völlig verhornt, wie die Elemente der Henleschen Schicht, beide sind nicht mehr zu unterscheiden. Diese Haarscheide endigt mit freiem Rande und zwar schon ebenso tief unter den Talgdrüsen, wie diese unter der Austrittsstelle des Haares liegen.

Von einem großen Stachelgebilde gebe ich ebenfalls einen Querschnitt (Taf. XV, Fig. 8), welcher in gewissem Sinne den Haarschnitt ergänzt. Er ist höher wie dieser, in der Talgdrüsenzone, angelegt.

Hier ist von der Haarscheide nichts mehr zu erkennen. Die Wurzelscheide umgibt den Schaft des Stachels und ist durch einen Spaltraum von ihm getrennt. Die Anlagen der Talgdrüsen finden sich in der ganzen Zirkumferenz des Stachels in verschiedenen Stadien der Ausbildung. Der Schaft des Stachels selbst ist von einem Oberhäutchen aus kleinen Hornschüppchen umgeben. Die Rindenschicht von mittlerer Dicke läßt ihre Zusammensetzung aus einzelnen spindelförmigen Hornzellen nicht mehr erkennen. Diese sind so fest miteinander verschmolzen, daß dieser Stachelteil eine einheitliche Masse zu bilden scheint. Die Markschicht ist wie bei allen bekannten Stachelbildungen (Echidna, Erinaceus) stark ausgebildet und besteht aus großblasigen kernhaltigen Zellen, die dicht zusammengeschlossen sind. Aus der Kombination des Quer- und Längsschnittbildes ergibt sich ihre Form als eine kugelige. Von der Stachelpapille ist nichts mehr zu erkennen. Doch zeigt die wellig verlaufende Grenzlinie zwischen Rinde und Mark noch die Fortsetzung der Papillenform. Dieselbe hat im Querschnitt ein sternförmiges Aussehen, indem eine große Zahl lamellöser bindegewebiger Fortsätze von ihr radiär ausstrahlen. Das Längsschnittbild (Taf. XV, Fig. 5), das den terminalen Teil des Stachelfollikels mit der Papille und dem Keimlager des Stachels darstellt, ergänzt wiederum den geschilderten Querschnitt. Die mächtige Papille, deren lamellöse radiäre Fortsätze auf dem Schnitt nicht getroffen sind, tritt breit in die Stachelanlage ein, verdickt sich mächtig zwiebelförmig und erstreckt sich, allmählich sich verjüngend, weit in den Stachel hinauf. Daß sie nicht bis zur Austrittsstelle des Stachels reicht, lehrt das vorhin geschilderte Querschnittbild Fig. 8. Sie besteht aus zartem fibrillären Bindegewebe mit reichlichen Zellen und enthält zahlreiche Blutkapillaren. Markhaltige Nervenfasern sind nicht darin nachweisbar. Betrachten wir das epitheliale Keimlager des Stachels, so ist dasselbe durch dicht angeordnete rundliche Zellen dargestellt, welche aufwärts allmählich Spindelform annehmen. Während in den rundlichen Zellen die kugeligen Kerne stark gefärbt sind und die Plasmakörper hell erscheinen, sind die Kerne in den spindelförmigen Zellen blasser gefärbt, länglich und in den Zellkörpern treten feine Hornfibrillen auf. Je weiter wir nach oben gehen, umso blasser werden die Kerne, umso reichlicher die Hornfibrillen, bis dann die Zellen homogen werden unter Verschmelzung der Fibrillen und Schwund des Kernes am Abschluß des Verhornungsprozesses. Dann sind auch die Zellgrenzen nicht mehr erkennbar. Daß die längsstreifige stark glänzende fast homogen erscheinende Substanz der Stachelrinde sich aus einer großen Zahl verhornter fadenförmiger Zellen gebildet hat, ist nur aus der Bildung von der Tiefe aufwärts zu ersehen. An der Peripherie der Rinde sieht man über dem Keimlager, ebenfalls aus dessen Zellen hervorgehend, das Oberhäutchen angeschlossen, aus langen spindelförmigen, nach oben dachziegelförmig sich deckenden Zellen bestehend. In der Tiefe sind sie kernhaltig, mit Plasmakörper, lebhaft gefärbt, während sie aufwärts fortschreitend rasch ganz verhornen und zu kernlosen Schüppchen werden. Sie zeigen dabei keine Hornfibrillen, auch keine Keratohyalinkörner in ihrem Zellkörper auftreten. Der Verhornungsprozeß spielt sich somit anders als in den Rindenzellen des Stachels ab. Die Hornsubstanz entsteht hier von vornherein als homogene Substanz durch gleichmäßige chemische Veränderung des Zellkörpers. Der Vorgang ergreift auch rasch den Kern. In Fig. 9 habe ich einige verhornte Zellen der Haarscheide abgebildet, wie sie auf dem Längsschnitt erscheinen. Außerhalb des Oberhäutchens sehen wir die Stachelscheide

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

sich aus dem Keimlager erheben, welche zunächst aus lebenden plasmatischen Zellen besteht. Von diesen verhornen zuerst die äußeren Elemente unter vorbereitender Bildung von Keratohyalinkörnern in den Zellkörpern (Henlesche Schicht), weiter aufwärts verhornen in der gleichen Weise die inneren, dem Oberhäutchen zunächst liegenden Zellen (Huxleysche Schicht). Am tangentialen Längsschnitt der Stachelanlage trifft man auch die Elemente der Haarbalgscheiden und von ihnen gebe ich in Taf. XV, Fig. 10 und 11 eine Darstellung. Die innerste Schicht besteht aus zirkulär angeordneten kurz spindelförmigen platten Zellen mit centralem ovalem Kern (Fig. 10). Die äußere Lage, die sich dicht an letztere anschließt, besteht aus langgestreckten, spindelförmigen, längsverlaufenden Zellen, in deren Zellkörper schon feine Fibrillen auftreten (Fig. 11). So stimmt also der Bau dieses embryonalen Stachels, der schon einen vollkommen verhornten Schaft besitzt, aber noch kaum über die Oberfläche der Haut mit seiner feinen Spitze hervorragt, vollkommen mit den Stachelbildungen anderer Säugetiere überein und auch seine Scheiden zeigen ganz das gleiche Verhalten wie diese Bildungen bei anderen Stacheln und Haaren.

In betreff des Wulstes und der Ausbildung der Arrectores pilorum füge ich noch hinzu, daß jener als langausgezogener Zellenzapfen, wie ich ihn oben schilderte (Taf. XV, Fig. 4), seine größte Ausbildung erreicht hatte. Bei den Haaren auf dem Stadium der Fig. 7 ist er an der gleichen Stelle d. h. unter den Talgdrüsen etwas tiefer als der Schnitt gelegt ist, noch nachweisbar, aber er stellt nur noch eine kleine unbedeutende in der Richtung des Arrector pili schräg aufwärts gerichtete ganz kurze und spitz ausgezogene Prominenz der Wurzelscheide dar. Ich würde dies Gebilde gar nicht auf jenen Zapfen bezogen haben, wenn nicht die Verbindung mit dem Arrector pili hier wie dort bestände. Etwas anders stellt sie sich allerdings in dem späteren Stadium dar, denn nun bestehen nicht mehr zwischen den Enden der glatten Muskelzellen und dem epithelialen Wurzelscheidenfortsatz trennende Bindegewebszüge, sondern die Muskelzellen schließen sich unmittelbar an die spitz ausgezogenen Epithelzellen an. Aus der Vergleichung mit dem früheren Stadium geht indessen mit Sicherheit hervor, daß diese innige Verbindung zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen sekundär erworben ist. Man wird also kein Recht haben, die Muskelzellen aus jenem Epithelzapfen heraus entstanden aufzufassen. Kompliziert wird die Frage allerdings durch das Schwinden des Zellenzapfens. Was wird aus seinen Elementen? Werden sie einfach wieder in die auswachsende Wurzelscheide während der Ausbildung des Haar- resp. Stachelschaftes zurückgezogen, oder treten sie doch aus dem Verband des Epithels in das Bindegewebe aus? An den vorliegenden Objekten kann ich diese Frage zunächst nicht entscheiden.

Nicht an allen größeren Haaren und ebensowenig an den Stacheln bleibt der oben geschilderte Rest des Wulstes bestehen. Bei vielen derselben sieht man, daß der Arrector pili schräg an die ganz glatte Follikelwand herantritt. Die Zellen treten durch die bindegewebige Haarbalgscheide hindurch, sind bis zur membrana hyaloidea verfolgbar. Man kann also füglich sagen, daß auch hier der Wulst in der Entwickelung der Haare und Stacheln auftritt, in einem mittleren Entwickelungsstadium dieser Horngebilde das Maximum seiner Ausbildung erreicht und dann rasch schwindet, ohne merkbaren Rest zu hinterlassen. Ferner ist zu betonen, daß er von seiner ersten Bildung an mit den Muskelbündeln der Arrectores pilorum in Verbindung steht: Während bei seinem ersten Auftreten diese Verbindung keine innige ist, sondern die Muskelzellen von den Epithelzellen durch Bindegewebe getrennt sind, findet später ein inniger Anschluß der Muskelzellen an die basalen Epithelzellen des verkümmernden Zapfens statt. Stets fand ich den Wulst nur als einfachen Zapfen, oft von beträchtlicher Länge ausgebildet, niemals konnte ich Teilungen in mehrere Sprossen nachweisen. Auch waren niemals Verbindungen dieses Gebildes mit anderen Teilen erkennbar, etwa daß es in Drüsenanlagen übergegangen wäre.

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

Von **Drüsen** sind hier die zwei bekannten Formen vorhanden. Die Talgdrüsen zeigen nichts Besonderes. Sie bilden sich sowohl an Haar- wie Stachelanlagen in der bekannten Weise aus. An dem in die Tiefe sprossenden Haarfollikel findet sich, schon ehe der Haarschaft sich bildet, zur Zeit der ersten Abflachung des Endes des Follikels zu Beginn der Papillenbildung, die Andeutung der Talgdrüsenanlagen. Sie liegen etwas unter der Stelle, wo die Follikelanlage in die Epidermis übergeht und liegen somit von vornherein an dem Punkte, wo sie auch später gefunden werden. (Taf. XV, Fig. 3, 4 und 6.) Einige mittlere Zellen der epithelialen Anlage vergrößern sich und nehmen eine trübere Färbung an unter Ausbildung kleiner Talgtröpfchen in ihrem Zellkörper. Diese wenigen Zellen veranlassen schon eine leichte rundliche Auftreibung der Follikelanlage. Sehr rasch vermehren sich nun diese talgbildenden Zellen, indem die nächst benachbarten Zellen dieselbe Umwandlung erfahren. So buchtet sich die Drüsenanlage als kleines rundliches Säckchen aus dem Follikel aus und nimmt allmählich Birnform an (Taf. XV, Fig. 6). Dann bilden sich von einem solchen Gebilde weitere Ausbuchtungen, so daß eine aus mehreren Alveolen gebildete Drüse entsteht (Taf. XV, Fig. 8). Dabei befindet sich zu äußerst stets eine einfache Lage rundlicher Epidermiszellen und erst innerhalb derselben erkennt man die Talgzellen. Dieselben treten aber hier noch nirgends aus der Drüse gegen das Haar hin aus, sondern sie sind von abgeplatteten Epithelzellen überlagert und dadurch von der Berührung mit dem den Haarschaft umgebenden Spaltraum noch ausgeschlossen. In Funktion stehen also diese Drüsen noch nicht. Ich hebe dies besonders hervor mit Hinblick auf die zweite Drüsenform, die hier besteht.

Während die Talgdrüsenanlagen außer in den Haarbälgen nirgends zur Ausbildung kommen, zeigen die tubulösen Hautdrüsen, die den Schweißdrüsen des Menschen entsprechen, ein anderes Verhalten. Dieselben sind bei diesem kleinen Embryo schon auffallend weit entwickelt. Beziehungen zu Haaranlagen lassen sich in vielen Fällen erkennen und zwar so wie es Taf. XV, Fig. 4 und 12 zeigen, d. h. gerade hinter der Haarfollikelanlage mündet die tubulöse Drüse aus, doch so, daß sie an der freien Oberhaut zur Mündung kommt. Diese tubulösen Drüsen sind aber nicht einfach und knäuelförmig gewunden, sondern sie teilen sich in auffallend gleichartiger Weise, so daß ich das Bild wie es die Drüse der Fig. 12 zeigt, auf den mir vorliegenden Schnitten an allen Organen ganz gleich fand. In gleich schräger Richtung wie der Haarbalg senkt sich von der Epidermis aus ein mit weitem Lumen versehener Drüsenschlauch in die Tiefe. Nach langem Verlauf teilt er sich gabelig und von dieser Teilungsstelle an ändert sich das auskleidende Epithel. Im einfachen oberen Schlauch, der einen Ausführgang darstellt, besteht kubisches Epithel mit hellen Zellkörpern und kugeligen Kernen. Von der Teilungsstelle an werden die Zellen größer, ihre Zellkörper trübkörnig, der Kern bleibt kugelig. Da auch das Lumen weiter wird, sind die Drüsenschläuche beträchtlich dicker als der Ausführgang. Jeder der beiden durch Gabelung aus dem einfachen Ausführgang entstandenen Schläuche teilt sich nach kurzem leicht gebogenen Verlauf nochmals gabelig, so daß schließlich 4 Drüsenschläuche bestehen, welche gestreckt oder leicht gewunden verlaufend im allgemeinen die Verlaufsrichtung des Ausführgangs fortsetzen und tief in das subkutane Bindegewebe einragen, bis sie dann abgerundet blind endigen. Auf Taf. XV, Fig. 13, 14 und 15 gebe ich ein Stück des Ausführgangs, die Gabelung desselben und den Querschnitt eines Endschlauches, um das Drüsenepithel zu zeigen. Als Uebereinstimmung mit Schweißdrüsen anderer Säugetiere und des Menschen erkennt man deutlich außerhalb der einfachen Lage der Drüsenzellen, diesen unmittelbar angeschlossen, eine einfache Lage längsverlaufender glatter Muskelzellen (Fig. 13, 14 und 15), erst außerhalb dieser folgt die bindegewebige Hülle des Drüsenschlauchs. Diese Drüse secerniert schon in diesem frühen Embryonalstadium, was ich besonders hervorheben möchte. Dies ergibt sich aus verschiedenen Tatsachen: Erstens besteht allenthalben ein weites

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

Lumen, daß auch frei bis zur Mündung sich erstreckt. Zweitens ist die gegen das Lumen gerichtete Oberfläche der Drüsenzellen nicht glatt, sondern zeigt zarte Fortsätze, fast amöboider Art. Endlich erkennt man einen an diesem konservierten Objekte feinen Detritus im Lumen, der wohl nur als Sekret gedeutet werden kann.

Besonders fiel mir auf, daß diese geschilderten weit ausgebildeten Drüsen sich, genau so weit entwickelt, in gleicher Lagebeziehung zu Haar- und Stachelbildungen in deren verschiedensten Ausbildungszuständen fanden. Bei der ganz jungen Haaranlage (Taf. XV, Fig. 12) fand sich eine solche Drüse, ebenso wie neben den größten Stacheln und den dazwischen liegenden Stadien, wie es Fig. 4 darstellt. Aus Fig. 12 ist mit Sicherheit zu schließen, daß die Drüse sich viel früher ausgebildet hat, wie Haar- und Stachelanlagen. Jüngere Drüsenanlagen konnte ich nur als einfache kurze Schläuche nachweisen, die aber noch nicht mit Haaranlagen in Beziehung standen, weil letztere eben noch nicht angelegt waren. Indessen ergibt sich aus Fig. 1 u. 2, daß nicht allen Haaranlagen die Anlage einer Drüse vorauseilt. Man findet zahlreiche Haaranlagen frühester Stadien, welchen keine Drüse angeschlossen ist, ebenso wie sich Drüsenschläuche ohne Beziehung zu Haarfollikeln nachweisen ließen.

Die Pigmentbildung im Integument fehlt noch gänzlich, Tastballen und Schnauze sind noch vollkommen pigmentfrei. Der einzige Punkt, wo ich die ersten Spuren einer Pigmentbildung erkennen konnte, sind die Keimlager einiger Stacheln und stärkeren Haaranlagen.

Viele Stacheln waren noch ganz pigmentfrei. An einigen fand ich aber ganz in der Tiefe in den der Papille unmittelbar angeschlossenen kugeligen Epithelzellen des Keimlagers feine braune Pigmentkörnchen in reichlicher Menge und ebenso fand sich der Farbstoff in den Zellen der Kanellierungen, welche an der Innenfläche des Stachelschafts sich finden. Es sind immer nur die Epithelzellen, die den von der Grundpapille ausstrahlenden lamellösen Bindegewebsfortsätzen unmittelbar anlagern, welche das Pigment enthalten. Der ganze verhornte Teil des Stachels, sowohl die Rinde wie das Mark, sind noch pigmentfrei. Daß Bindegewebszellen der Papille Farbstoffkörnchen enthielten, war nirgends zu finden. Ebenso zeigte sich an den stärkeren Haaren die erste Pigmentbildung in Form kleiner brauner Körnchen im Zellkörper der über der Papille befindlichen Massen kugeliger Epithelzellen, welche das Keimlager des Haares darstellen. Doch beschränken sie sich auf die tiefsten Lagen und setzen sich nicht in die höher gelegene Zone der spindelförmigen Zellen fort, welche, die Anlage der Haarrinde darstellend, die ersten Hornfibrillen enthalten. Hier fehlt jedes Pigment.

Von weiteren Tatsachen über das Integument von Embryonen des Ursus Arctos kann ich keine Angaben aus eigener Beobachtung machen, doch finde ich bei de Meijere einige Angaben über einen Bärenembryo von 22 cm Länge, der also beträchtlich älter war, als der mir vorliegende. de Meijere findet bei dem älteren Embryo die Haaranlagen der Bauchfläche in Gruppen. Von Stachelgebilden sagt er nichts. Die Haargruppe besteht aus 3 Haaren, von welchen nur das mittelste Stammhaar durchgebrochen ist, die beiden lateralen Haare waren erst in der Anlage vorhanden. Ob de Meijere die Rückenfläche dieses Embryo untersucht hat, kann ich nicht sagen. Ob also hier noch Stachelbildungen bestanden, weiß ich nicht.

Auch vom neugeborenen Bären macht de Meijere Angaben, und zwar über die Haaranordnung an der Bauchfläche. Hier fand er Haargruppen aus 3 Haaren in linearer Anordnung bestehend. Jedem dieser 3 Haare waren noch 3—5 feinere Haare im gleichen Follikel angeschlossen, so daß jede Gruppe aus 3 Haarbündeln bestand. Ueber die Drüsen macht de M. die Angaben, daß an der Basis der allgemeinen Follikel tubulöse Drüsen ausmünden, die sich mehrmals dichotomisch teilen. Auch unterscheidet

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

er einen Ausführgang und Drüsenschläuche. Die Talgdrüsen münden dicht unter dem Anfang des allgemeinen Follikels aus.

Ich selbst hatte Gelegenheit noch einen halbwüchsigen Bären zu untersuchen und finde auf dem ganzen Rücken nirgends eine Spur von stachelartigen Gebilden, dagegen stehen in weiteren Abständen voneinander stärkere einzelne Haare. Im übrigen besteht der Rückenpelz ganz aus linearen Gruppen feiner Wollhaare. Die stärksten Haare bestehen an der Streckseite der Extremitäten, wo mächtige Stichelhaare sich finden, die in einer gewissen Dicke aus dem Follikel heraustreten, dann eine spindelförmige Anschwellung zeigen und endlich in einer feinen Spitze endigen. Auch zwischen diesen Haaren stehen lineare Gruppen von Wollhaaren. Hinsichtlich der Tasthaare am Kopf fand ich vollkommene Uebereinstimmung mit dem Befunde des oben geschilderten Embryos. In Betreff des feineren Baues ist dem oben Gesagten nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Ich fertigte von der Haut des Rückens, des Bauches und der vorderen Extremität senkrechte — und Flächenschnitte an. Dabei fand ich meist Gruppen von Haarbündeln, wie sie de Meijere im Querschnitt abgebildet hat. Nicht immer waren es lineare Gruppen von 3 Haaren, ebenso häufig solche von 5—7 Bündeln. Auch fand ich nicht in jedem Bündel ein größeres Mittelhaar umgeben von mehreren kleineren Nebenhaaren, sondern in manchen Bündeln waren alle Haare von gleich geringer Dicke, in anderen fanden sich 2 stärkere Haare von 4—5 kleineren umgeben. Es bestanden also im Detail sehr mannigfaltige Zustände. Die senkrechten Schnitte, welche die Haarfollikel im Längsschnitt zeigten, ließen an den stärkeren Haaren sehr lang ausgezogene, weit in den Schaft emporragende Papillen erkennen. An den feinen Haaren sind die Papillen sehr kurz zwiebelförmig. Jene lang gezogenen Papillen sind vielleicht noch als Reste stärkerer Papillen, wie sie im embryonalen Stachel sich fanden, aufzufassen. Von Drüsen zeigten sich die Talgdrüsen an allen Haarbündeln, aber nur schwach ausgebildet in bekannter Anordnung. Die tubulösen Drüsen waren sehr schmächtig, zeigten aber eine gabelige Teilung ebenso wie beim Embryo. Ihre Zahl in den Haargruppen fand ich verschieden, niemals bestand an einem Haarbündel mehr als e i n e tubulöse Drüse. Dagegen fand ich an Gruppen zuweilen daß jedes Bündel einer solchen eine tubulöse Drüse besaß, ebenso oft fehlte einem oder mehreren Bündeln eine solche Drüse, so daß an manchen Gruppen nur ein einziges Bündel eine tubulöse Drüse besaß.

Bei der auffallenden Aehnlichkeit, welche das Verhalten des mir vorliegenden Bärenembryo hinsichtlich seines Integumentes mit den Befunden von Erinaceus zeigte, erschien es geboten, Igelembryonen vergleichungsweise zu untersuchen. Aus der Anatomischen Anstalt zu Heidelberg wurde mir eine größere Anzahl von solchen Embryonen freundlichst zur Verfügung gestellt. Hier zeigte sich nun, daß die Igelembryonen, bei welchen die Integumententwickelung im gleichen Stadium sich befand, wie bei dem geschilderten Bären, etwa eine Länge von 3 cm besaßen. Der Kopf zeigte sich ferner anders gebildet. Ich fertigte auch Schnitte durch die Haut verschiedener Regionen an: Rücken, Bauch und Extremitäten. Den schon von Davies, Römer und Sprenger gegebenen Schilderungen kann ich nichts Neues zufügen. Die Stachelanlagen beim Igel sind sehr ähnlich den vom Bären geschilderten. Die tubulösen Drüsen sind nicht in gleicher Regelmäßigkeit vorhanden. Man findet viele Stachelanlagen ohne Drüsenanlage. Doch fand ich sie nicht so spärlich, wie es Leydig vom erwachsenen Igel angibt, vielmehr waren sie an vielen Stachelanlagen vorhanden, nur nicht so regelmäßig wie beim Bären, wo sie an keiner älteren Stachel- und Haaranlage fehlten. Auch muß ich in einer Beziehung die Angaben Sprengers ergänzen. Er beschreibt die tubulösen Drüsen von Igelembryonen als einfache aufgeknäuelte Schläuche. Ich finde sie sehr wenig gewunden, dagegen gabelig geteilt, wie es auch schon de Meijere von er-

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

wachsenen Tieren angab. Den Wulst fand ich an vielen Stacheln, so wie ich ihn oben vom Bären schilderte. Zwischen den Anlagen der Stacheln bestehen auch hier jüngere Anlagen, Epidermiszapfen, die bekannter Weise später ebenfalls zu Stacheln werden, da der Igel am Rücken keine Haare zwischen den Stacheln besitzt.

Jedenfalls besteht eine große Aehnlichkeit zwischen dem embryonalen Integument von Ursus Arctos und Erinaceus europaeus.

Beurteilung der Befunde.

Der oben beschriebene Embryo von Ursus Arctos bietet hinsichtlich des Befundes seines Integumentes in mehrfacher Beziehung ein überraschendes Bild.

Zunächst ist auffallend, daß hier bei einem Carnivoren, als Sohlengänger einem der primitivsten Vertreter dieser Klasse, in früh embryonalem Zustand ein Stachelkleid angelegt ist, das sowohl von dem Befund bei Echidna, wie bei Erinaceus charakteristische Verschiedenheiten zeigt, während doch der erwachsene Bär davon keine Andeutung mehr erkennen läßt. Schon bei dem Embryo findet man, daß zwischen den Stachelanlagen, die sich auf den Rücken beschränken, eine sehr große Zahl Haaranlagen vom verschiedensten Grade der Ausbildung bestehen und daß eben solche in noch sehr jungen Zuständen an der Bauchfläche und an den Extremitäten nachweisbar sind. Es ist also festzustellen, daß in der Ontogenese hier dem Haarkleid die Anlage eines Stachelkleides vorausgeht. Ein naheliegender Schluß wäre nun, daß infolgedessen das Stachelkleid etwas primitiveres als das Haarkleid sei. Indessen wäre dies doch sehr voreilig und wir haben zuvor noch die anderen Verhältnisse des Integumentes ins Auge zu fassen. Da zeigt sich der Drüsenreichtum und die eigentümliche Anordnung der Drüsen, sowie deren Bau und sehr weit fortgeschrittene Ausbildung als beachtenswert. Die Stacheln treten auf der nach hinten gerichteten Spitze von schuppenförmigen mächtigen Hautpapillen hervor und gerade hinter ihnen mündet eine Schweißdrüse aus. Diese ist nicht einfach tubulös, sondern mehrfach gegabelt stellt sie eine zusammengesetzte Drüsenform dar. Aus der Anordnung der Drüse zu einer einen Stachel tragenden Schuppe könnte man schließen, daß der Stachel aus der Schuppe hervorgegangen sei, und die Drüse etwa der Schuppentasche entspricht. Das würde aber für die Drüse einen primitiven Zustand voraussetzen lassen, während dieselbe in ihrer Verästelung gerade im Vergleich zu den Hautdrüsen anderer Säugetiere phylogenetisch einen späteren Zustand darstellt. Auch der so fortgeschrittene Entwickelungszustand der tubulösen Drüse mahnt zur Vorsicht in der Deutung der allgemeinen Verhältnisse. Völlig ausgebildete Drüsen, die bereits Sekret bilden, stehen in Beziehung zu ganz jungen Haaranlagen, an welchen eben erst die Bildung der Haarpapille beginnt.

Die Verschiedenheit von Echidna zeigt sich sofort in der Anordnung der Stacheln, die bei letzterer wie wir durch die Untersuchungen Römers wissen von der Mittellinie aus in schräg lateralwärts verlaufenden Reihen angeordnet sind. Von Erinaceus ist das ganze Bild dadurch verschieden, daß zwischen den Stachelanlagen auch Anlagen von gröberen und feineren Haaren auf der Rückenfläche bestehen, während dem Igel hier nur Stachelanlagen zukommen. Diese zwischen den Stacheln befindlichen Haaranlagen bereiten wohl das spätere bleibende Haarkleid vor. Auch sind die Drüsen bei Erinaceus im gleichen Stadium noch nicht so weit ausgebildet. Sie sind hier überhaupt auch späterhin nur einfach gegabelt. Ferner sind beim Igel die Tasthaare am Kopf von anderer Anordnung. Ich habe dies schon früher abgebildet. Dem Igel kommen außer den Ober- und Unterlippentasthaaren auch solche in der Jochbogenregion sowie in der regio submentalis zu.

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

Die Entwickelung der Igelstacheln kennen wir genau durch die Untersuchungen von Davies. Daraus ergibt sich, daß bei dem Embryo von Ursus Arctos die histologischen Details früherer Entwickelungsstadien mit den Zuständen bei Erinaceus übereinstimmen. Der einzige Unterschied zeigt sich in der Anordnung der Papillenleisten, oder wie Davies es auffaßt, der gegen die Papille einwachsenden epithelialen Längleisten der Stachelanlage. Diese treten beim Igel an der Dorsalseite des schräggestellten Stachels zuerst auf, während die Grenze des Epithels gegen die Papille an der Ventralfläche glatt ist. Davies gibt ein Querschnittbild davon (Morph. Jahrb. B. 15 Taf. 25, Fig. 42). Ich finde hier bei Ursus diese Leisten gleichmäßig in der ganzen Circumferenz der Stachelanlagen angeordnet. Die Stacheln von Echidna zeigen nach Römers Angaben ein wesentlich anderes Verhalten. Hier fehlen solche Leisten überhaupt. Auch die bei dem Igelstachel wohl ausgebildeten Markzellen fehlen hier gänzlich. Die Stacheln vom Igel besitzen stark entwickelte Arrectores pilorum, solche fehlen Echidna, bei welcher die Stachelfollikel in den aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden Hautmuskel sich erstrecken.

Hinsichtlich der Hautdrüsen verhalten sich die stacheltragenden Säugetiere sehr verschieden. Bei Echidna konnte Römer weder Talg- noch Schweißdrüsen in Beziehung zu den Stacheln nachweisen. Bei Echidnahaaren sind Talgdrüsen bekannt (Leydig). Eggeling hat die Hautdrüsen der Monotremen später untersucht und findet bei Ornithorhynchus wie Echidna Talg- und Schweißdrüsen in wechselnder Verbreitung. Wenn bei Echidna die Drüsen später in stärkerer Verbreitung fehlen, so hat man das Recht diesen Zustand des Drüsenverlustes als sekundär zu betrachten. Ich füge noch bei, daß die Anlagen der Schweißdrüsen sehr frühzeitig auftreten, weit früher als die der Talgdrüsen. Beim Igelstachel treten nach Davies Talgdrüsen frühzeitig auf, doch von Schweißdrüsen sagt er nichts aus. Dagegen wissen wir, daß solche Drüsen beim Igel sehr vereinzelt in der Haut gefunden werden. Der Vollständigkeit halber führe ich noch an, daß bei Hystrix die Stachelfollikel Talgdrüsen besitzen, daß dagegen Schweißdrüsen hier sowohl zwischen den Stacheln, als auch zwischen den Haaren fehlen (Leydig), daß sie jedoch hier rückgebildet sind, ergibt sich daraus, daß bei Hystrix Schweißdrüsen an den Zehenballen bestehen. Die Vergleichung dieser verschiedenen Befunde ergibt nun, daß der hier geschilderte Bärenembryo seine scharf hervortretenden Besonderheiten zeigt. Nicht nur reichlich ausgebildete Talgdrüsen kommen den Haar- und Stacheldrüsen zu, sondern beiden sind auch Schweißdrüsen beigesellt in der oben geschilderten charakteristischen Anordnung und komplizierten Ausbildung.

In dem von W. Krause bearbeiteten Kapitel über die Entwickelung der Haut und ihrer Nebenorgane in O. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre finde ich im Abschnitt „Schweißdrüsen" (Bd. II, S. 314) die überraschende Angabe: (K. spricht von den Knäueldrüsen an den Zehen der Kaninchen) „Ueber ihre Entwickelung ist so wenig, wie über die Entwickelung der Schweißdrüsen bei Tieren überhaupt etwas bekannt." Ein solcher Ausspruch an so wichtiger Stelle kann doch falsche Vorstellungen über unser Wissen erwecken, und vielleicht jüngere Autoren veranlassen, Dinge zu untersuchen, die längst bekannt sind. Wir wissen über die Entwickelung der tubulösen Drüsen bei vielen Säugetieren schon recht viel. Wenn ich nur die neuesten Arbeiten anführe, so hat Marks (1895) die Entwickelung der Schweißdrüsen bei Haussäugetieren untersucht und beim Schaf, Rind, Pferd und Schwein überall am Körper bestehende Beziehungen zwischen Schweißdrüsen- und Haaranlagen erkannt. Schon Leydig, Bonnet, Nathusius, Harms, Chodakowski haben dies ebenfalls erkannt. Meist wird die Mündung der Schweißdrüsen entweder oberhalb der Talgdrüsen in den Haarbalg selbst, oder neben dem Haarbalg unmittelbar an dessen Mündung angegeben.

Bonnet schildert die ersten Anlagen als solide Epidermissprossen, die sich schlängeln und aufknäueln. Chodakowsky schildert sie sich aufknäulend bei Pferd und Schwein, während bei Rind und

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

Schaf kein Knäuel entsteht. Marks gibt betreffs der oben genannten Haustiere an, daß die Schweißdrüsen sich am frühesten vom primären Epithelkeim des Haares abspalten und zu schlanken Zapfen werden, fast von der Länge des Haarkeims. Ihr Lumen erhalten sie vom blinden Ende aus. Beim Schwein allein hat M. Teilungen des Schweißdrüsenschlauches gefunden. Auch kommen beim Schwein frei zwischen den Haaren mündende Schweißdrüsen vor, bei den anderen genannten Tieren aber nur ganz ausnahmsweise. Die Talgdrüsenanlage entsteht viel später als die Anlage der Schweißdrüse. de Meijere hat ebenfalls die Entwickelung der Schweißdrüsen vom Haarbalg aus bei Säugetieren erkannt. Er findet Teilungen derselben beim Igel und mehrfache Teilungen beim Bären (Ursus arctos und Ursus marinus); beim Igel speziell an der Dorsalfläche der vorderen Extremität. Auch bei Hippopotamus finden sich nach Max Weber verzweigte tubulöse Drüsen auf dem ganzen Rücken und an der Dorsalfläche des Kopfes. Dies wurde von de Meijere bestätigt, der noch bei Talpa, canis familiaris caraibaeus, ferner bei Cebus, Midas, Simia satyrus in der Haut des Rückens und des Schwanzes die Einmündung von Schweißdrüsen in Haarbälge, nahe deren oberer Mündung nachweisen konnte. Eine Teilung von Drüsenschläuchen wurde bei diesen Formen nicht beobachtet. Bei Cercopithecus fand er wie beim Menschen nur in der Achselhöhle verzweigte Schweißdrüsen, welche in Haarbälge einmünden.

de Meijere hat ferner die Frage untersucht, wie viele Schweißdrüsen von einem Haarfollikel aus entstehen und findet nie mehr wie eine einzige. Bei Gruppen von drei Haaren kann jedes Haar eine solche Drüse besitzen (Auchenia paco.), bei den Gruppen von Tragulus besitzt jedes gröbere Haar eine solche Drüse, an feineren Haaren fehlt sie. Bei Haargruppen, welche ein isoliertes stärkeres Mittelhaar und einige Bündel dünnerer Haare enthalten (Ornithorhynchus, Dasyurus, Phascolomys) besitzt meist nur das starke Mittelhaar eine Schweißdrüse. Ferner findet sich bei den Gruppen von Phoca, Ursus und anderen Karnivoren, wo die Stammhaare alle gleich sind, an jedem Stammhaare eine tubulöse Drüse. Auch bei den falschen Haarbündeln von Lemur catta fand de Meijere nur an den dickeren Mittelhaaren je eine Schweißdrüse (Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894, S. 346).

Römer hat dann diese Befunde für Ornithorhynchus bestätigt und knüpft daran auch auf Grund der Beobachtungen von de Meijere und Marks noch weitere Betrachtungen, die hier erwähnt seien. Er ist der Meinung, daß Schweißdrüsen und Haare, abgesehen von der topographischen und ontogenetischen Zusammengehörigkeit, auch phylogenetisch miteinander in Beziehung stünden. Wenn Schweißdrüsen außer Beziehung zu Haarbälgen sich finden, so faßt Römer dies als einen sekundären Zustand auf.

Römer gibt für die Hand in Hand gehende Ausbildung des Haares mit der Schweißdrüse physiologische Gründe an: Wie das Haarkleid sich erst bei warmblütigen Tieren ausbilden kann, so wird mit der stärkeren Ausbildung des Haarkleides auch ein wärmeregulierender Apparat nötig, das sind die Schweißdrüsen. Doch halten wir die entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen zunächst fest: Marks hat in dem ersten Epithelzapfen, den man schlechthin als Haaranlage zu bezeichnen pflegt, die anatomische Grundlage nicht nur des Haares, sondern auch der Talg- und Schweißdrüse erkannt und, wenn dies wohl auch viele andere vor ihm beobachtet haben, so hat er doch diese Tatsache zuerst besonders hervorgehoben. Er hat diese noch indifferente erste Anlage als „primären Epithelkeim“ bezeichnet. Nicht immer läßt dieser Keim alle drei Organe entstehen. Dies ist nur die Regel an dicht behaarten Körperstellen. An nackten oder spärlich dünnbehaarten Stellen entwickelt sich aus dem Keim nur eine Talgdrüse. Ferner kann sich ein Haar mit einer Talgdrüse oder endlich blos ein Haar oder ein Stachel aus dem primären Keim entwickeln.

Alle diese durch de Meijere, Römer und Marks bekannt gewordenen Verhältnisse sind jedenfalls bedeutungsvoll. Ich habe stets die Ansicht vertreten, daß die Schweißdrüsen etwas von den Haaren

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

ganz unabhängiges seien und daß die etwa auftretende Beziehung eine sekundäre, rein topographische sei. Das ist nun eine Frage, die nicht aus den Verhältnissen bei Säugetieren allein gelöst werden kann. Das ist, glaube ich, von den genannten Autoren zu wenig berücksichtigt worden. Die Schweißdrüse der Säugetiere ist nicht erst in dieser Tiergruppe entstanden, sondern stellt ein stammesgeschichtlich sehr altes Organ dar, das seine Grundlage in den Hautdrüsen der Amphibien findet. Ich betone, wie schon früher, daß der äußere Belag glatter Muskelzellen hierfür ein sehr wertvolles und nicht hoch genug anzuschlagendes Zeugnis ist. Die Natur des Sekretes kann nicht maßgebend sein für die phylogenetische Auffassung einer Drüse. Sehen wir doch, daß die tubulösen Drüsen der Säugetiere, die doch jeder für homologe Gebilde halten wird, sehr mannigfaltige Sekrete liefern. Bei Hund und Kamel ist ihr Sekret ein fettig öliges. Das Haar bildet sich in den Talgdrüsen, welche des Belages glatter Muskelzellen entbehren, einen besonderen Drüsenapparat, der bei niederen Wirbeltieren Homologa nicht hat. Diese sind also bei den Säugetieren entstanden. Die Hautdrüsen der Amphibien zeigen keinerlei Beziehungen zu anderen Integumentgebilden, sie liegen ebenso selbständig in der Haut, wie die Hautsinnesorgane. Eine phylogenetische Beziehung der Hautdrüsen zu den Hautsinnesorganen in topographischer Beziehung ist unverständlich. Erst wenn Schuppen im Integument auftreten, kann eine solche Beziehung erworben werden, indem beide Organe in ein topographisches Verhältnis zu den Schuppen treten müssen. Während die Hautsinnesorgane auf den Schuppen angeordnet sind, werden die Hautdrüsen wohl zwischen den Schuppen sich entwickeln. Sie erwerben dann ebenso eine besondere Anordnung, wie sie die Derivate der Hautsinnesorgane, als welche ich die Haare auffasse, erworben haben. Wenn dann die Schuppen schwinden, so bleibt nicht nur die Gruppenstellung der Haare als Rest dieser Beziehung übrig, sondern auch die Drüsen bleiben diesen auf Schuppen gebildeten Organen angeschlossen. Der Anschluß ist nur ein loser, die Schweißdrüse mündet meist unmittelbar neben (hinter) dem Haarbalg aus. Wenn sekundäre Haare von der ersten Anlage aussprossen, so findet keine Vermehrung der Schweißdrüsen mehr statt. Es kann aber jedes Haar einer 3-Haargruppe eine Schweißdrüse angeschlossen erhalten, denn es braucht ja hinter einer Schuppe nicht nur eine, sondern es kann hier eine Mehrzahl von Schweißdrüsen bestehen. Alle diese Verhältnisse werden meines Erachtens verständlich, wenn man eine topographische Beziehung zwischen Hautdrüsen und Hautsinnesorganen durch Schuppen vermittelt annimmt. Dann stellt sich eine phylogenetische Zusammengehörigkeit von Schweißdrüsen und Haaranlagen heraus, die aber sekundär erworben und morphologisch begründet ist. Eine Stütze erhält diese Auffassung auch daraus, daß an Stellen, wo die Haare dünn stehen, die Schweißdrüsen unabhängig von ihnen zwischen denselben auftreten. Daraus erhellt schon, daß die Bildung der Schweißdrüsen nicht notwendig an die Bildung der Haare geknüpft ist. Man darf in ihnen also auch nicht einfach Drüsen, die als Hülfsorgane der Haare von diesen aus entstanden sind, erblicken. Dies Verhältnis zeigen dagegen die Talgdrüsen, die nicht ohne Haare entstehen. Wenn sie scheinbar selbständig in der Haut liegen, so kann man immer nachweisen, daß der zugehörige Haarfollikel eine Rückbildung erfahren hat.

So komme ich also zu einer Ansicht über die Beziehung der Schweißdrüsen zu den Haaren, die gegen meine frühere Ansicht modifiziert erscheint. Doch bleibt dabei meine alte Grundanschauung bestehen, daß die tubulösen Drüsen der Säugetierhaut in den Hautdrüsen der Amphibien eine ganz selbständige Grundlage besitzen, die von der ersten Grundlage der Haare, wenn wir in diesen die Hautsinnesorgane erblicken, unabhängig waren.

Kehre ich nach diesen Ausführungen über die Hautdrüsen wieder zu den Stachelgebilden zurück so finden wir, daß die embryonalen Stacheln von Ursus denen von Erinaceus näher stehen als denjenigen von Echidna. Auch hinsichtlich des Pigmentmangels stimmen die Stacheln beider überein, während nach

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

Römer bei Echidna sehr frühzeitig in den ersten Stachel- und Haaranlagen Pigment gebildet wird. Die Haarscheide zeigt bei Echidna eine starke Mächtigkeit, sodaß sowohl die Huxleysche, als auch die Henlesche Schicht aus mehreren Zellenlagen besteht. Ueber den Wulst, resp. lang auswachsenden Epithelzapfen unter den Talgdrüsen, an welchem die Arrectores pilorum ihre Insertion nehmen, finde ich weder bei Davies betreffs Erinaceus, noch bei Römer betreffs Echidna eine Angabe. Bei letzterer Form, welche der Arrectores pilorum entbehrt, wäre der Nachweis eines solchen Wulstes besonders von Interesse. Wenn er vorhanden wäre, ginge daraus zur Evidenz hervor, daß er mit der Bildung glatter Muskelzellen nichts zu tun habe. Daß bei Erinaceusstacheln eine dem Zapfen bei Ursus entsprechende Bildung noch bestehen mag, vermute ich aus einer Zeichnung von Davies (Morph. Jahrb. B. XV, Taf. 25, Fig. 44). Hier findet man an einem Stück Längsschnitt der Wurzelscheide eines Igelstachels zwei übereinander gelegene Epithelsprossen der Wurzelscheide, welche Davies beide als Talgdrüsen bezeichnet. Die obere dieser Sprossen ist entschieden eine schon Talgzellen enthaltende Talgdrüse, dagegen zeigt der untere Sproß sich aus noch indifferenten Epithelzellen bestehend. Seiner Lage und seinem Bau nach stehe ich nicht an, diese untere Bildung als den Wulst anzusprechen. Daß es keine Talgdrüsenanlage ist, ergibt sich wohl auch aus seiner Lage. Es ist mir bei keinem Säugetierhaar oder Stachel bekannt, daß Talgdrüsen übereinander in dem Follikel einmünden, dieselben liegen viel mehr alle rings um den Follikel in einer einzigen Zone.

Der Befund bei dem Ursusembryo regt in Vergleichung sowohl mit den Stacheln, als mit den Haaren anderer Säugetiere zu weiteren Ueberlegungen an. Seither nahm ich an, daß der Stachel, ein voluminös entfaltetes Haar, jedenfalls keinen primitiven, sondern einen sekundären Zustand darstelle. Wenn nun aber in der Ontogenese Stacheln zuerst auftreten und später ein Haarkleid an deren Stelle sich entwickelt, so ist die Frage aufzuwerfen, ob der Stachel nicht vielleicht doch als etwas primitives in Vergleichung zum Haar aufgefaßt werden müsse.

Vergleichen wir zunächst die Stacheln verschiedener Säugetiere, so verhalten sich die Stacheln von Echidna entschieden einfacher als die von Erinaceus und zwar in mehrfacher Beziehung: Die Scheiden sind im wesentlichen gleichartig, d. h. man findet an beiden eine Stachelscheide (mit Henlescher und Huxleyscher Schicht) und eine Wurzelscheide, aber es fehlen bei Echidna die Talgdrüsen, die bei Erinaceus bestehen. Wenn der Drüsenverlust etwas sekundäres ist, so wäre also Echidna fortgeschrittener als Erinaceus, Hystrix und der Embryo von Ursus. Dagegen fehlt dem Stachel von Echidna eine Markschicht und die charakteristischen Längsleisten, welche in die Stachelpapille einwachsen bei Erinaceus, Hystrix und Ursusembryo sind gleichfalls bei Echidna nicht vorhanden. In dieser Hinsicht stellt also der Echidnastachel einen einfacheren (primitiveren?) Zustand dar. Auch die Arrectores Pilorum fehlen Echidna und lassen deren Stachel als einfacher erscheinen. Danach würden unter den Stacheln diejenigen vom Ursusembryo also keine primitive Stellung einnehmen, denn der Bau des Stachels, durch seine Längsleisten kompliziert, ist jedenfalls ein höherer Zustand als der von Echidna und dies Moment hat wohl größere Bedeutung als das Fehlen von accessorischen Organen, wie sie die Drüsen darstellen. Diese Drüsen spielen aber bei einer anderen Frage eine Rolle: Der Stachel wäre in dem Falle als eine primitivere Form der Hautorgane aufzufassen, wenn die Vogelfeder oder die Reptilienschuppe die stammesgeschichtliche Grundlage der Haare darstellen würde, wie ja von einigen Autoren noch angenommen wird (neuerdings Krause, der diese Auffassung sogar für die allgemein anerkannte und einzig richtige hält). Dann könnten die Haare als schwächer ausgebildete Stacheln, d. h. durch Reduktion aus diesen hervorgegangen, betrachtet werden. Ebenso wie die bei Vögeln bestehenden Borstenbildungen ja mit Recht als Verkümmerungen von Federn beurteilt werden. Hier tritt nun der Drüsenapparat

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

dazwischen: Weder bei Reptilienschuppen noch bei Vogelfedern besteht ein Drüsenapparat, während bei den Stacheln von Erinaceus und Hystrix ebenso wie bei dem hier behandelten Embryo von Ursus bei jeder Stachelanlage eine größere Zahl von Talgdrüsen, sowie eine komplizierte tubulöse Drüse (Schweißdrüse) ausgebildet ist. Hierdurch entfernen sich die Stacheln der Säugetiere sehr beträchtlich von den Schuppen der Reptilien und Federn der Vögel. Die so sehr verschiedene phylogenetische Stellung der alveolären Talg- und tubulösen Schweißdrüsen ist schon vielfach hervorgehoben worden, kann aber nicht genug betont werden. Die tubulösen Drüsen sind die ältesten Hautdrüsen. Sie fehlen gänzlich bei Sauropsiden und finden nur in den Amphibienhautdrüsen ihresgleichen. Dabei bieten die glatten Muskelzellen, welche der Außenfläche der Drüsenzellen angeschlossen sind, ein wesentliches Merkmal. In schroffem Gegensatz steht hierdurch das Integument der Sauropsiden, dem sie ganz fehlen, zu der Haut der Säugetiere, die so enorm reich mit diesen Drüsen versehen ist. Diesen letzteren schreibe ich eine weitaus größere Bedeutung zu als den Talgdrüsen. Letztere sind phylogenetisch viel jüngere Organe. Nur sie sind wohl, als im Dienste der Haare entstandene, den Säugetieren somit allein zukommende Drüsen aufzufassen. Doch ist durch sie der Gegensatz zwischen Säugetieren und Vögeln nicht so scharf wie durch die Schweißdrüsen ausgeprägt. Wenn auch den Reptilien solche Gebilde gänzlich abgehen (die Schenkelporen der Eidechsen haben mit ihnen sicherlich nichts zu schaffen), so kommen sie doch in bestimmter Form den Vögeln zu. Nicht nur in der bei Vögeln in so weiter Verbreitung zu findenden Bürzeldrüse ist ein Komplex von Talgdrüsen gegeben, sondern DE MEIJERE hat auch, allerdings nur sehr vereinzelt, Andeutungen von Talgdrüsen an einzelnen Federbälgen gefunden. Dieser letztere Befund zeigt, daß die Anschauung, die Talgdrüsen der Vogelfedern seien sekundär verloren gegangen, infolge der mächtigen Ausbildung der Bürzeldrüse, nicht ganz von der Hand zu weisen ist. Demgegenüber muß aber auch wieder darauf hingewiesen werden, daß bei vielen Vögeln die Bürzeldrüse fehlt und trotzdem keine Talgdrüsen an den Federfollikeln bestehen.

Uebersieht man alle diese Verhältnisse und vergleicht die so sehr mannigfaltigen Zustände der Säugetiere untereinander, so ergibt sich die große Schwierigkeit diese in eine phylogenetische Reihe zu bringen. Ich bin darum auch der Ansicht, daß man den so auffallenden Befund bei dem Embryo von Ursus Arctos nur mit der größten Vorsicht aufzufassen hat. Man findet eben bei einer Säugetierform oft scheinbar sehr primitive Verhältnisse neben sehr fortgeschrittenen und so erscheint hier eine Umkehrung bei Ursus, insofern ein sehr fortgeschrittener Befund in den embryonalen Stacheln zuerst auftritt und einem einfacheren, dem Haarkleid Platz macht, das einen primitiveren Zustand darstellt. Auch dafür sollte es aber wohl eine Erklärung geben, wenn man für sich das Recht beansprucht, die klar zu Tag liegenden Tatsachen dem Verständnis näher zu bringen. Diese führe ich aber nur als Privatmeinung an und gestehe Jedem das Recht zu, sie zu verwerfen: Der Bär hatte wie wohl alle Säugetiere zuerst ein Haarkleid. Aus diesem bildete sich ein Stachelkleid am Rücken aus, wie dies auch bei anderen Säugetieren sich findet. Doch ist dasselbe niemals soweit entwickelt gewesen, daß es das Haarkleid auf dem Rücken ganz verdrängte. Bei Echidna bestehen ja bekanntlich an der Basis der Stacheln ebenfalls noch feine Haare. Indem nun die Stacheln beim Bär wieder geschwunden sind (die Ursache dafür ist unbekannt, wir können hier nur die Tatsache hinnehmen) sind die dazwischen noch bestehenden Haare wieder zu mächtiger Entfaltung gelangt und nur embryonal in früher Periode kommt noch das Stachelkleid zur Anlage. Die Haare aber treten in der Ontogenese erst später auf. Dies stimmt auch damit überein, daß bei allen mit Stacheln bedeckten Säugetieren diese in der Ontogenese viel früher als die Haare auftreten. Ich erinnere hier nur an die Vorgänge beim Igel, der als neugeborenes Tier bekanntlich nur die Rückenstacheln besitzt, während die späterhin behaarte Ventralfläche des Rumpfes sowie Vorderkopf

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

und Extremitäten noch nackt erscheinen. Die Haarfollikel liegen an diesen Körperstellen noch in der Haut, im Zustand erster Anlagen. Am Kopfe sind nur die Tasthaare, wie bei allen Formen, die solche besitzen, sehr früh angelegt und beim neugeborenen Tier bereits durchgebrochen.

Es fragt sich nun weiter, ob die Befunde bei dem Bärenembryo geeignet sind, unsere Auffassung vom Haarkleid der Säugetiere zu ändern. Ich habe schon früher hervorgehoben und meine Ansicht durch eigene Untersuchungen an einer größeren Zahl von Säugetieren begründet, daß, trotz der großen Mannigfaltigkeit in dem speziellen Bau der Haare, doch ein Grundplan stets erkennbar ist. Dieser Plan ist nun auch sowohl bei den Stacheln wie Haaranlagen des Bärenembryo vollkommen beibehalten. Es reiht sich also der Befund hier, trotz seiner speziellen Eigentümlichkeit zwanglos in die auch von anderen Säugetieren bekannten Verhältnisse ein. Somit kann unsere Auffassung vom Haarkleide dadurch keine Aenderung erfahren.

Eine Frage kann ich leider aus dem vorliegenden einen Objekte nicht entscheiden. Das betrifft das Schicksal der Stachelanlagen. Werden sie beim Embryo schon nach kurzem Bestand abgeworfen, etwa wie das Wollhaar des Menschen beim Embryo ausfällt und im Fruchtwasser zu Grunde geht? oder bilden die Stacheln weiter wachsend sich zu Haaren um und ein jeder wird zum Stammhaar einer späteren Haargruppe. Diese Möglichkeit ist deshalb nicht ganz von der Hand zu weisen, weil wir Haare kennen, die in ihrer Ausbildung sehr verschiedene Zustände zeigen, was nur aus einem wechselnden Verhalten der Papille erklärt werden kann. Ich erinnere hier nur an die Haare von Ornithorhynchus Tamandua und Myrmecophaga jubata. Bei diesen durchdringt das Haar mit feiner Spitze die Haut Dann verdickt sich der Schaft konisch sehr rasch bei letzteren, bei ersteren zu einer breiten Platte, um sich dann wieder sehr zu verschmächtigen und als feines drehrundes Haar schließlich auf einer kleinen Papille zu sitzen. Aehnlich könnten auch die Stachelanlagen des Bärenembryo bei weiterem Wachstum wieder schmächtiger werden und als Haare am Grund des Follikels eine kleine Papille besitzen. Wie sich das verhält, kann erst die Zukunft lehren, wenn man etwas ältere Embryonen vom Bär daraufhin zu untersuchen Gelegenheit hatte.

Ich komme endlich noch auf die Bedeutung des Wulstes zu sprechen, der hier an den Stachelanlagen ebenso nachweisbar ist, wie bei den Haaren anderer Säugetiere. Ich habe ihn hier sogar von seiner ersten Entstehung bis zu seinem völligen Schwund verfolgen können und muß ihn für eine rein embryonale vorübergehende Bildung des sich entwickelnden Stachels halten. Die verschiedenen Auffassungen, welche über dieses Gebilde bestehen, hat Stöhr genau auseinander gesetzt. Eine Beziehung zum Arrector des Stachels besteht unzweifelhaft, doch ist mir sehr unwahrscheinlich, daß seine epithelialen Zellen sich zu Muskelzellen umbilden resp. an der Bildung der Muskelzellen teilnehmen. Ich stimme darin mit Stöhr vollkommen überein. Der Höhepunkt seiner Ausbildung fällt bei dem Bärenembryo in die Zeit, wo der Stachel im Follikelgrund schon angelegt ist, aber noch weit vom Hervortreten über die Haut entfernt ist. Wenn der Stachel so weit ausgewachsen ist, daß er durch die Oberhaut hervortritt, ist der Wulst gänzlich geschwunden. Ich halte es demnach für ganz ausgeschlossen, daß dieses Gebilde hier etwa die Bedeutung eines Haarbeetes hat. Ob der auszustoßende Stachel einen ähnlichen Zustand wie das Beethaar durchläuft, kann ich nicht angeben. Ich will hier nicht auf die Frage des Beethaares eingehen. Meine Auffassung, die ich mir an zahlreichen Objekten früher gebildet habe, geht dahin, daß das Haar, nachdem es eine Zeit lang bestand, seine Papille verliert, die sich abflacht. Es sproßt dann am Grunde des Follikels die Anlage des Ersatzhaares als kompakter, zuerst schmächtiger Zellzapfen in die Tiefe. Das alte Haar, das noch lange in seinem Follikel eingelagert bleibt, steckt dann mit auseinanderstehenden Zellen zwischen den Elementen der Wurzelscheide, als Beethaar. Es wird später abgestoßen. Daß unter Umständen bei dem Austreten des Haares sein

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

unteres Ende an die Stelle zu liegen kommt, wo die Anlage des Wulstes sich befand, ist nicht ausgeschlossen. Daß aber der Wulst stets als Anlage des Haarbeetes aufgefaßt werden dürfe, dazu sehe ich keine Berechtigung, denn der Wulst schwindet schon, bevor in unserem Fall der Stachel ganz ausgebildet ist, vollkommen. Die Stelle, wo er bestand, ist nur erkennbar, weil sie der Insertionsstelle des Arrector des Stachels entspricht. Mit den Beethaaren ist ein mir stets unverständlicher Kultus getrieben worden. Man hat fast ganz vergessen, daß dies doch nur die erste Absterbungserscheinung des Haares ist, an welche sich die Bildung des Ersatzhaares unmittelbar anschließt.

Ueber die Bedeutung des Haarwulstes kann ich nach meinen Befunden nur sagen, daß man dieselbe nicht überschätzen darf. Ich schließe mich den Autoren an, welche in ihm lediglich eine Arrectorwirkung erblicken.

Es ist endlich noch die Beziehung der Stachel- resp. Haaranlagen zu Schuppen zu erörtern. Von solchen erkennt man an dem vorliegenden Embryo nichts, wenigstens insofern keine Schuppenbildungen nachweißbar sind, weder an dem Schwanzstummel, noch an den Streckseiten der Extremitäten.

Die Anlagen der einzelnen großen Stacheln sind zwar von starken, schräg nach hinten gerichteten Hautwülsten umgeben. Ob in diesen, wie sie hier vorliegen, Schuppenäquivalente zu erblicken sind, kann ich nicht entscheiden. Doch erscheint mir die Deutung zwangloser, daß es einfache Folge des mechanischen Einflusses von seiten der voluminösen Stachelanlage auf ihre unmittelbare Umgebung sei. Diese Deutung ziehe ich aus dem Grunde vor, weil die sichtbare Erhebung erst in dem Maße zur Ausbildung kommt, als der Stachel sich entwickelt: sie geht der Stachelanlage nicht voraus. Dies ist ganz deutlich bei den jüngsten Anlagen der Stacheln erkennbar. Auch die jungen Haaranlagen zeigen keinerlei Erhebung des Integumentes in ihrer Umgebung, welche als Schuppenanlage aufgefaßt werden könnte, sie bilden sogar gerade im Gegenteil kleine flache längliche Grübchen. In einem solchen Grübchen liegt kranialwärts die schräg in die Tiefe tretende Haaranlage, dahinter die weniger schräg sich einsenkende Anlage der tubulösen Drüse. Höchstens in dieser Anordnung kommt vielleicht zum Ausdruck, daß diese beiden Organe einmal früher zu einer Schuppe in Beziehung standen, das Haar saß auf einer Schuppe, die Drüse hinter derselben. An der Ventralfläche zeigt sich in der Gruppenstellung der Haaranlagen ebenfalls, wie das de Meijere von so vielen Säugetieren geschildert hat, der Rest einer Beziehung zu Schuppen, aber auch nur in topopraphischem Sinne. Man darf daraus nicht das Recht ableiten, die Haare als aus Schuppen hervorgegangen zu deuten. Wie ich schon öfter hervorgehoben habe: wenn Schuppen und Haare bei der gleichen Tierart nebeneinander auftreten, so müssen sie sich naturgemäß in einander schicken. Die Haare liegen entweder zwischen den Schuppen, oder, da die letzteren voluminöse Gebilde sind, liegen sie auf denselben, in größerer Zahl, so daß einem Schuppengebiet eine Gruppe von Haaren zugeteilt ist. Schwinden nun die Schuppen, so bleiben die Haargruppen erhalten, als letztes Zeugnis dafür, daß Schuppen an den betreffenden Stellen vorhanden waren. de Meijere hat diese Dinge an zahlreichen Säugetieren in ausführlicher Weise geschildert und es heißt, bekannte Dinge unnötiger Weise wiederholen, wollte ich darauf näher eingehen. Auffallend erscheint mir nur, daß bei dem Embryo an der ganzen Dorsalfläche des Rumpfes jede Andeutung einer Gruppenstellung der Stachel- und jungen Haaranlagen fehlt, während eine Gruppenstellung an den Haaranlagen der Ventralfläche des Rumpfes und an den Extremitäten deutlich zu Tage tritt. Man darf daraus nicht den Schluß ziehen, es hätten am Rücken niemals Schuppen bestanden, sondern nur an der Bauchfläche des Tieres. Dies wäre deshalb durchaus falsch, weil ja späterhin beim Bären eine ausgesprochene Gruppenstellung auch bei den Haaren des Rückens erkennbar wird. Es zeigt aber dieser erste Befund wohl, daß nicht alle Haar- oder Stachelanlagen mit Schuppen zusammen auftreten, sondern auch selbständig vorkommen. Daraus erhellt dann noch weiter die phylogenetische Verschiedenheit und Unabhängigkeit der Haare von den Schuppen.

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

Trotz des eigentümlichen Befundes den das Integument des hier geschilderten Embryo vom Bären bot, wird hierdurch doch nur das, was ich früher stets betont habe, wiederum erwiesen, daß die Phylogenese des Haares nicht aus den Befunden der Säugetiere gelöst werden kann. Nicht nur, daß diese Befunde eine Fülle von mannigfaltigsten Besonderheiten zeigen, finden wir noch dazu an ganz primitiven Säugetierformen, wie gerade z. B. bei den Monotremen, die Haarbildungen des Integumentes in sehr abgeändertem weit vom primitivsten Verhalten entfernten Zustande. Darüber habe ich schon früher berichtet, ich erinnere hier nur daran, wie sehr verschiedene Bildungen die Stacheln und Haare von Echidna und die Haare von Ornithorhynchus darstellen. Wenn solche Differenzen schon bei den tiefstehenden Säugetieren hervortreten, so ist bei der Frage nach der Phylogenese der Haare ein Heranziehen niederer Wirbeltiere unerläßlich.

Es sei mir nun erlaubt in Folgendem nochmals auf diese Fragen zurückzukommen, mit Hinblick auf verschiedene Stimmen, die auch in der letzten Zeit gegen die von mir begründete Auffassung laut geworden sind.

Die verschiedenen Auffassungen über die Phylogenie der Haare.

In dem Handbuch der Entwickelungslehre von O. Hertwig, gibt W. Krause, der das Integument bearbeitet hat, als Resultat seiner Betrachtungen an, daß „Schuppen, Federn, Borsten, Stacheln und Haare homologe Bildungen sind. Die Haare haben mit Seitenorganen nichts zu tun. Ihre Verschiedenheiten von der Feder sind ganz nebensächlicher Art. Sie erklären sich zum größten Teil aus den verschiedenen absoluten Dimensionen der Anlagen und verschwinden, wenn die Dimensionen einander mehr gleich werden. Zum Teil kommt auch die saftreichere Beschaffenheit des Corium der Mammalien, gegenüber den Sauropsiden in Betracht. Die Theorie von Gegenbaur und Maurer ist nicht länger haltbar".

Nach der ganzen Art der Schilderung und Beweisführung, die Krause in dem angeführten Kapitel vorträgt, würde es mir nicht notwendig erscheinen, überhaupt darauf zurückzukommen, wenn eben nicht der Platz, wo diese Schilderung sich findet, doch eine Berücksichtigung verlangte. Schon längst geht neben der von Alters her, ich möchte sagen aus Bequemlichkeit, immer wieder hervorgeholten Anschauung, daß Schuppe, Feder und Haar einander homologe Bildungen seien, stets das Bestreben der Autoren, die sich eingehender mit diesen Problemen beschäftigt haben, einher, für die Haare einen anderen Anschluß zu finden. Bei äußerlicher Betrachtung erscheint es am einfachsten, wenn man bei Reptilien Schuppen, bei Vögeln Federn, bei Säugetieren Haare im Integument findet, daß man diese 3 Horngebilde auch im ganzen für einander gleichwertig hält: es sind eben Horngebilde der Haut und als solche homolog. Wenn man diesen entschieden bequemsten Standpunkt einnimmt, so ist es auch leicht verständlich, daß man etwa bestehende Unterschiede, mögen sie in entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen oder im feineren Bau der Organe hervortreten, als nebensächlich bezeichnet und damit aufs Einfachste beseitigt.

Eine ganze Reihe von Forschern aber, die sich mit den Hautgebilden beschäftigten, fanden doch die Besonderheiten in der Anlage und im späteren Verhalten der Haare und des Haarkleides derart bedeutungsvoll, daß ihre stammesgeschichtliche Ableitung von Schuppen und Federn für nicht haltbar erklärt wurde. Die ganze Frage nach der phylogenetischen Ableitung der Haare ist in zwei besonderen Etappen zu behandeln, wie ich dies auch früher schon öfter betont habe. In erster Linie ist die Frage zu entscheiden, ob wirklich die Haare von Schuppen und Federn phylogenetisch zu trennen sind und erst wenn dies in bejahendem Sinne beanwortet ist, tritt die zweite Frage heran, ob die Haare etwa aus anderen Hautgebilden niedererer Wirbeltiere entstanden sind und aus welchen, oder ob sie über-

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

haupt keine phylogenetischen Vorläufer besitzen und als selbständige Neubildungen der Säugetiere betrachtet werden müssen.

Als Besonderheiten der Haare sind folgende Tatsachen zu nennen: erstens ist die erste Anlage eine rein epidermoidale und die Anordnung der Zellen in dieser Epidermisbildung ist eine charakteristische. Die Beteiligung der Lederhaut in Form einer Papillenbildung tritt erst spät ein, nachdem die epidermoidale Anlage als solider Sproß in die Tiefe gewachsen ist. Eine weitere Besonderheit liegt in dem Bau des Haares und seiner Scheiden, sowie im Verhalten der Haarpapille. Am Haarschaft ist Mark, Rinde und Oberhäutchen unterscheidbar. Von den Scheiden ist hervorzuheben, daß die Haarscheide mit dem Haarschaft weiter wächst und nicht abgestoßen wird. Sie tritt nicht aus dem Follikel auf die freie Hautoberfläche heraus, sondern hört mit freiem Rande noch im Follikel auf. Die Wurzelscheide besitzt unter der Follikelmündung Talgdrüsen, die nur bei den Stacheln und Haaren weniger Säugetiere fehlen. Die Verschiedenheiten der Stacheln und Haare und der verschiedenen Haarformen ist nur durch verschiedene Ausbildung der einzelnen Bestandteile bedingt. Die Haarpapille ist nur aus Bindegewebe mit Blutgefäßen und deren vasomotorischen marklosen Nervenfasern gebildet. Sensible markhaltige Nerven fehlen gänzlich, auch in den Papillen der Stacheln. Endlich zeigen die Haare bei den meisten Säugetieren eine Gruppenstellung, indem bald mehrere Haare gleichwertig in linearer Anordnung sich finden, bald eine Drei-Haargruppe aus einem stärkeren Mittelhaar und zu jeder Seite einem schwächeren Nebenhaar besteht. Endlich können die Haare in Form von Bündeln angeordnet sein und auch diese Bündel können eine Gruppenstellung zeigen. Alle diese hier angeführten Tatsachen stehen in Widerspruch mit den Verhältnissen bei Schuppen und Federn und es fragt sich, ob man sie als rein nebensächlicher Natur betrachten darf. Die Art der ersten Anlage des Haares war für Gegenbaur bestimmend, das Haar nicht für homolog der Schuppe und der Feder zu halten. Gegenbaur hat aber niemals eine andere phylogenetische Ableitung der Haare gefunden. Ich hebe dies im Interesse der Sache hervor, denn es ist hier zunächst auf Grund der besonderen Form der embryonalen Anlage dem Haar eine Sonderstellung gegenüber Schuppe und Feder zuerkannt, obgleich ein anderer Anschluß noch nicht erkannt war. Desgleichen wurde die Tatsache, daß die Papille des Haares frei von sensiblen Nerven ist als ein wesentlicher Unterschied gegenüber der Schuppen- und Federpapille erkannt, von allen Untersuchern bestätigt, aber nicht erklärt. Krause führt im genannten Handbuche an (Bd. II, S. 289), daß die Haare nicht ganz geeignet erscheinen, meiner Hypothese als Stützpunkt zu dienen, denn es seien in den fötalen Haarpapillen vom Meerschweinchen (Orru 1894) und anderen Säugetieren (Ksjunin 1898) und zwar an Tasthaaren feine marklose angeblich vasomotorische Nervenfasern nachgewiesen worden. Diese Beweisführung gegen meine Auffassung ist unverständlich. Es handelt sich doch in der Haarpapille um das Fehlen starker markhaltiger sensibler Nervenfasern, wie sie in reichlichster Ausbildnng in der Schuppen- und Federpapille gefunden werden. Diese fehlen in den Haarpapillen immer. Daß zarte marklose vasomotorische Fasern vorhanden sind ist selbstverständlich, denn wo Blutgefäße sind, müssen auch deren Nerven hingelangen.

Was nun endlich die Gruppen- und Bündelanordnung der Haare betrifft, die zum Teil entwickelungsgeschichtlich begründet ist, so möchte ich auch darauf den größten Wert in doppelter Hinsicht legen.

Erstens: Wir wissen, daß ein Haarbündel zu Stande kommt, dadurch, daß von einem primären Haarbalg seitlich weitere hervorsprossen. Teilungen treten also in der Entwickelung der Haaranlagen auf. Das ist bei Schuppen-, sowie bei Federanlagen nirgends beobachtet und auch undenkbar.

Zweitens: Die Gruppenstellung der Haare im fertigen Zustand ist nicht allein aus Teilung einfacher Anlagen ableitbar, denn bei vielen Gruppen tritt für jedes Haar eine besondere Anlage auf.

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

Diese Gruppenanordnung ist von de Meijere und Römer mit Recht auf ein Verhältnis der Haare zu Schuppen bezogen worden. Es ist aber doch völlig undenkbar, daß, wenn im Bereich einer Schuppe eine größere Anzahl von Haaren zu liegen kommen, ein Haar einer Schuppe homolog ist. de Meijere, Schwalbe und Wiedersheim halfen sich dieser Tatsache gegenüber allerdings durch die Angabe, daß ein Haar nicht einer ganzen Schuppe, sondern nur einem Teile einer solchen entspreche. Diese Auffassung ist eine halbe Sache und läßt uns ganz im Unklaren. Wo sehen wir auch nur irgend eine Andeutung der Sonderung einer Schuppe in mehrere Teile? Bei keiner Wirbeltiergruppe ist derartiges beobachtet; auch nicht bei Säugetieren, die neben dem Haarkleid ein Schuppenkleid tragen. Wenn Haare und Schuppen zusammen vorkommen, so sind sie vollkommen scharf von einander getrennt. Das Haar ist, wie ich schon oft hervorhob, ein ganz charakteristisches Organ. Trotz der mannigfaltigen Ausbildung, in welcher uns die Haare bei verschiedenen Säugetieren begegnen, ist der Grundplan doch stets der gleiche. Die wesentlichen Modifikationen sind nur durch stärkere oder schwächere Ausbildung des einen oder anderen seiner Bestandteile dargestellt. Eben infolge dieser Gleichartigkeit im Grundplan des Haarbaues habe ich des öfteren betont, daß man mit Sicherheit daraus schließen müsse, daß das Haar als ein fertig vorbereitetes Gebilde von Säugetieren übernommen ist, denn innerhalb dieser Tiergruppe läßt es keine wesentliche Weiterbildung mehr erkennen. Ich schließe hier auch den Stachel mit ein. Die Anlage des Stachels (Echidna und Erinaceus) ist, völlig gleich mit der Anlage des Haares, eine rein epidermoidale, und nachdem der Epithelzapfen in die Lederhaut eingewachsen ist, bildet sich an seinem Grunde eine Papille, genau wie beim Haare: zwiebelförmig, aus Bindegewebe mit Blutgefäßschlinge, aber ohne sensible Nerven. Der Stachel bildet sich auch genau wie der Haarschaft aus: Mark, Rinde, Oberhäutchen und seine Scheiden verhalten sich wie beim Haare. Wenn später eine Vergrößerung der Papille und eine Vermehrung der Markzellen eintritt, die dem Gebilde in Vergleichung mit dem Haare eine voluminösere Beschaffenheit verleihen, so verliert dadurch noch lange nicht der Stachel seinen Haarcharakter und wird in keiner Beziehung der Feder ähnlicher, mit der er ebenso wenig wie mit der Schuppe in phylogenetische Beziehung gebracht werden darf. Es ist mir unerfindlich, warum man diesen so klaren Verhältnissen nicht die naturgemäßen Konsequenzen zugestehen sollte. Krause ist in seiner Schilderung auf diese Dinge überhaupt nicht eingegangen, deshalb führe ich sie nochmals ausführlicher aus.

Die Beziehung der Haare zu den Schuppen ist eine rein topographische. Wir kennen durch Römer einen sehr lehrreichen Befund von einem Embryo von Thryonomys (Aulacodus) Swinderianus. Ich führe hier an, daß Römer auf Grund seiner Untersuchungen am Integument der Monotremen, Edentaten und der zuletzt genannten Form meine Auffassung von der Phylogenese der Haare für richtig hält. Bei dem genannten Embryo besteht eine regelmäßige Anordnung großer Haare an Rücken, Kopf und Extremitäten, in regelmäßigen alternierenden dorsoventral verlaufenden Reihen, so daß Schuppen geradezu vorgetäuscht werden. Indessen besteht, wie Römer betont, keine Spur einer Andeutung von Schuppen an jenen Stellen. Jedes Gruppenhaar hat den bekannten für das Haar charakteristischen Bau und nichts, außer der Anordnung deutet auf Schuppen hin. Diese Anordnung ist aber nur zu verstehen, wenn man annimmt, daß hier früher Schuppen waren, auf welchen die Haare saßen. Nach dem Schwund der Schuppen behielten die Haare die Reihenanordnung bei. Der Befund an diesem Tiere ist aber noch besonders interessant dadurch, daß zwischen den in Reihen angeordneten Haaren noch ganz embryonale Haaranlagen in großer Zahl bestehen, die ohne Beziehung zu Schuppen stehend, wieder die Selbständigkeit der Haare gegenüber den Schuppen erweisen. Ich verdanke der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Römer eine Originalphotographie des genannten Tieres, an welcher man die geschilderte Anordnung der Haare

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

aufs schärfste erkennt, noch viel deutlicher als es auf dem Abdruck (Jen. Zeitschr., Bd. XXXI, N. F. XXIV, 1898, S. 608) hervortritt.

Ebenso wie die Beziehung der Haare zu den Schuppen eine topographische ist, ist wohl auch die Beziehung zu den Schweißdrüsen eine solche. Auch diese treten in ein Verhältnis zu Schuppen, standen zwischen ihnen, und da die Haare auf, resp. am hinteren Rande der Schuppen liegen, so finden sich die Schweißdrüsen hinter den Haaren, auch nachdem die Schuppen geschwunden sind.

Alle diese angeführten Tatsachen sprechen dafür, daß man die Haare von Schuppen und Federn trenne. Das ist auch nicht nur von Gegenbaur, sondern auch von Götte, Leydig und Emery erkannt worden. Die Auffassung der oben angeführten Autoren, de Meijere, Schwalbe und Wiedersheim, daß die Haare nur Teilen von Schuppen entsprechen, ist insofern bedeutungsvoll, als mit diesem halben Zugeständnis immerhin zugegeben wird, daß die Sache mit der Homologie des Haares und der Reptilienschuppe nicht so recht stimmen will. Wenn man aber die oben angeführten Gründe ihrer Bedeutung entsprechend voll gelten läßt, so ist die Homologie von Haar einerseits und Schuppe und Feder andererseits nicht nur halb, sondern ganz fallen zu lassen, und für das Haar ergibt sich die Notwendigkeit zu prüfen, ob es eine eigene Neubildung der Haut der Säugetiere ist. Diese Auffassung hat Götte ausgesprochen. Er betrachtet die Papille als die erste Anlage eines Haares. Die Papille mit ihrer Gefäßschlinge setzt einen kleinen Epidermisbezirk unter günstigere Ernährungsverhältnisse. Hierdurch wird eine lokale stärkere Vermehrung der Epidermiszellen und eine intensivere Verhornung veranlaßt. Damit wird dem Haare alle Besonderheit abgesprochen, die doch durch seinen komplizierten Bau so klar zu Tage tritt. Auch wird vergessen, daß in der Säugetierhaut zahllose mit Blutgefäßschlingen versehene fingerförmige Papillen auftreten, über welchen kein Haar zur Entwickelung kommt. Die lokale gute Ernährung bestimmter Abschnitte der Epidermis ist also nicht allein genügend um ein Haar hervorzubringen.

Wenn dieser Versuch, das Haar als eine besondere Neubildung der Säugetierhaut darzustellen, nicht glücklich gelöst wurde, und diese Ansicht wohl auch von keinem Autor mehr geteilt wird, so ergibt sich weiterhin die Aufgabe, zu erforschen, ob nicht andere Hautorgane niederer Wirbeltiere die anatomische Grundlage für die Säugetierhaare darstellten. Dieser Frage ist man denn auch von verschiedener Seite näher getreten und es sind verschiedene Hautorgane dafür in Anspruch genommen worden.

So hat Emery zunächst die Hautzähnchen der niederen Wirbeltiere, speziell der Fische, als Vorläufer der Haare bezeichnet. Diese Auffassung hat besonders die Entwickelung der Haare ins Auge gefaßt. Wie von einer epithelialen Zahnanlage nach Bildung ihrer Papille die Anlage eines folgenden Ersatzzahnes in Form eines Epithelzapfens sich ausbildet, so tritt auch die Anlage eines neuen Haares an Stelle des alten, in Form eines Epithelsprosses am Grund des alten Haarfollikels auf. Wie jede Zahnanlage sich eine neue eigene Papille bildet, so bildet jedes Haar sich ebenfalls eine neue solche. Wie beim Zahn, geht auch beim Haar der Entwickelung des eigentlichen Organes und dessen Papille die Bildung eines kompakten Epithelzapfens (Zahnleiste) voraus. Darin ist aber nun auch die Uebereinstimmung beider Organe erschöpft. Die Zahnpapille mit ihrem Nervenreichtum entspricht keineswegs der nervenlosen Haarpapille. Ferner ist in Schmelz und Dentin des Zahnes nichts gegeben, was dem Haarschaft des Haares irgendwie vergleichbar wäre, und wenn wir die Hornzähnchen in der Amphibienhaut und die Wärzchen etwa als phylogenetische Uebergänge von den Hautzähnchen der Fische zu den Säugetierhaaren ansprechen wollen, so sind doch jene Organe in der Amphibienhaut keine so fixierte Gebilde und ihre Erneuerung stellt keinen so komplizierten Vorgang dar, wie der Wechsel der wirklichen Zähne oder der Haare. Mit dieser Homologisierung kommt man also nicht weiter.

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

Es hat fernerhin Leydig in den Perlorganen gewisser Knochenfische die Vorläufer der Haare erblickt. Auf diese Auffassung bin ich früher schon näher eingegangen. Ich kann mich darüber hier deshalb kurz fassen. Doch komme ich deshalb darauf zurück, weil sie uns zu meiner schon des öfteren angeführten eigenen Auffassung von der phylogenetischen Ableitung des Haarkleides der Säugetiere hinführt.

Leydig hat den bei Cyprinoiden in der Paarungszeit auftretenden Perlausschlag genauer untersucht und gefunden, daß es sich hier um Horngebilde handelt, die am Kopf in bestimmter Reihenanordnung, am Rumpf aber auf den Schuppen auftreten. Am Grund dieser Gebilde finden sich bei einigen Formen lange fadenförmige Papillen, welche in die Organe emporragen. Solche vorübergehend bei einigen wenigen Formen der Fische nur zur Brunstzeit erscheinende kurze konische Hornzapfen als Vorläufer der Haare zu betrachten, hat nicht viel Berechtigung, denn es fehlt jede Anknüpfungsmöglichkeit. Ich habe aber darauf hingewiesen, auf Grund eingehender Untersuchungen über diese interessanten Hautgebilde bei Barbus, Rhodeus und Phoxinus, daß diese Gebilde an Stelle von rückgebildeten Hautsinnesorganen auftreten. Dies war nicht nur direkt zu beobachten, sondern trat auch später zu Tage durch die Tatsache, daß man am Kopf und auf Schuppen an korrespondierenden Stellen bald ein Perlorgan, bald ein Hautsinnesorgan nachweisen kann. Ich verweise hierüber auf meine früheren Angaben (24), füge nur das Ergebnis dieser Untersuchung hier an, daß die Perlorgane nicht eigene Gebilde darsellen, sondern daß sie in Elementen der Umgebung von Hautsinnesorganen ihre Vorläufer besitzen. Es verschwinden also diese letzteren nicht spurlos, sondern nach ihrem Untergang entstehen an ihrer Stelle andere neue Organe, allerdings sehr hinfälliger Art. Wenn somit die Leydigsche Auffassung, daß die Perlorgane der Knochenfische die stammesgeschichtlichen Vorläufer der Haare darstellen nicht haltbar erschien, so bestand immer noch das Problem der Haarphylogenese. Dies habe ich nun in dem Sinne zu lösen versucht, daß die Hautsinnesorgane die Grundlage der Haare darstellen sollen und ich meine, es hat bis jetzt noch keine Auffassung der Phylogenese der Haare so weitgehend die Besonderheiten des Haares erklärt als gerade diese Lehre. Es ist nicht meine Absicht, dieselbe hier nochmals ausführlich darzulegen, ich möchte nur gerade mit Hinblick auf die Beurteilung, die sie in der letzten Zeit von einigen Seiten erfahren hat, nochmals darauf hinweisen, wie vieles durch sie erklärt wird, was durch keine andere Auffassung, auch nicht durch die Ableitung der Haare von Reptilienschuppen, und Vogelfedern eine einigermaßen verständliche Erklärung finden konnte. Ich gehe dabei außer auf die Ausführungen Krauses auch auf neue Angaben von Pincus und auf die letzten Mitteilungen von Stöhr ein, der allerdings die Phylogenese der Haare nicht berührt hat. Bei der ganzen Behandlung der Frage habe ich zwei wichtige Punkte streng auseinander gehalten: die Entwickelung und den Bau des einzelnen Haares als Organ und zweitens die Verteilung der Haare auf dem Körper, d. h. das Haarkleid.

Die erste Frage, die Verhältnisse des Einzelhaares, bot den Ausgangspunkt. Ich will nicht alle die Einzelheiten wiederholen, die hier in Frage kommen, ich betone die schon öfter hervorgehobenen Punkte. Die erste Anlage stimmt mit der Anlage der Hautsinnesorgane der wasserlebenden Wirbeltiere überein und das Haar läßt sich in seinem Schaft und seinen Scheiden vollkommen klar aus dem Hautsinnesorgan ableiten. Krause sagt (l. c. S. 290 u. f.): Die ganze Hypothese leidet an der noch hier und da verbreiteten älteren Vorstellung von Sinnes- und Stützzellen, während es doch sicher ist, daß die nervösen Endfasern zwischen den sogenannten Sinneszellen aufhören und nicht in deren Protoplasma eindringen. Die Logik dieses Satzes suchte ich vergebens zu ergründen. Es ist sicher, daß in einem Endhügel der Fische und der Amphibien zweierlei Zellen zu unterscheiden sind: erstens in der Achse des Gebildes gelegene birnförmige Elemente, zu welchen von der Basis des Epithels her markhaltige

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

Nervenfasern treten. Ob diese Nervenfasern in die birnförmigen Zellen direkt übergehen oder sie umspinnen ist zunächst gleichgiltig (ich bin überzeugt, daß sie in kontinuierlichem Zusammenhang mit jenen Zellen stehen), jedenfalls stehen sie aber lediglich in Beziehung zu diesen inneren birnförmigen Elementen und nicht zu der zweiten Zellform, die in Form von fadenförmigen Zellen in größerer Zahl die inneren Zellen umlagern und sehr scharf von ihnen unterscheidbar sind. Diese äußeren Zellen, die wohl von allen Autoren nachgewiesen wurden, ändern ihre Beschaffenheit besonders bei Tritonen, welche auch nach der Metamorphose die fraglichen Organe behalten. In manchen Fällen wird ihr Zellkörper glashell, es treten Schleimtropfen darin auf, in anderen Fällen verhornen sie: nur die zentralen birnförmigen Zellen behalten ihre Struktur. Aus diesen Tatsachen schloß ich, daß diese äußeren Zellen mit der Sinnesfunktion direkt nichts zu tun haben, sondern als modifizierte Epithelzellen den empfindlichen Sinneszellen angeschlossen seien und lediglich eine schützende Bedeutung für letztere besitzen. So scheint mir diese, wie Krause sich ausdrückt, „ältere Vorstellung" doch mit Recht noch hier und da verbreitet zu sein. Jedenfalls halte ich sie fest und füge noch hinzu, daß die Schilderung Krauses, wonach in einem solchen Hautsinnesorgan nur Sinneszellen bestehen, die von Nervenendfasern umsponnen werden, für gewisse Sinnesknospen in der Haut der Fische und ebenso für die Geschmacksknospen in der Zungenschleimhaut aller höheren Wirbeltiere, auch der Säugetiere und des Menschen wohl völlig stimmt. Von solchen Knospen sind aber die viel komplizirteren Endhügel in der Haut vieler Fische und Amphibien wesentlich verschieden. Ich habe auch früher die Mannigfaltigkeit in der Ausbildung derartiger Organe genau geschildert und hervorgehoben, daß ich nicht in jenen einfachen Sinnesknospen, sondern in den komplizierteren Endhügeln die Grundlage für die Haare erblicke.

Es wird weiter von Krause wieder ausgesprochen, daß die Haare nur modifizierte Federn oder Schuppen darstellen, von denen sie nur in der Größe ihrer ersten Anlage verschieden seien. Die Unterschiede zwischen den Anlagen sind wohl genügend oft hervorgehoben worden. Auch ist die Anlage des voluminösen Igelstachels ebenso verschieden von der kaum größeren ersten Anlage einer Feder oder Schuppe, wie die Anlage eines kleineren Haares. Es besteht eben, abgesehen von der Größe, eine ganz spezifische nicht wegzuleugnende Differenz.

Auch wird wieder darauf hingewiesen, daß die Federscheide der Haarscheide gleiche. Ich betone nochmals, daß die Federscheide völlig abgeworfen wird und nach dem Durchbruch der Feder schwindet. Die Haarscheide aber bleibt erhalten während der ganzen Dauer des Bestehens eines Haares und wächst mit dem Haarschaft sogar weiter. Das Abwerfen der Federscheide entspricht etwa einem einfachen ersten Häutungsprozesse, wie er auch an der Reptilienschuppe auftritt, während die Haarscheide stets in der Tiefe in der Huxleyschen Schicht eine Lage lebender Zellen besitzt, die an dem weiteren Wachstum des Haares teilnehmen. Deshalb ist die Haarscheide etwas von der Federscheide grundverschiedenes. Sie zeigt aber eine völlige Uebereinstimmung mit dem Epithelwall, welcher ein in die Tiefe gesunkenes Hautsinnesorgan eines älteren Triton umgibt, wie ich dies früher abgebildet habe. Ich verstehe nicht, warum man diesen Dingen nicht die gebührende Beachtung schenken soll. Die Bildung des Follikels eines Sinnesorganes, indem es beim Uebergang zum Landleben in die Lederhaut sich einsenkt, ist ein so leicht verständlicher Vorgang und alle sich daran anknüpfenden Ausbildungen, auch die Entstehung der Papille, wie ich sie bei Tritonen und bei älteren Cryptobranchi fand, sind ja für diese Organe selbst ohne Weiteres verständlich, aber sie gewannen für mich erst wirkliches Interesse, weil sie in allen Teilen so zwanglos mit dem Befunde am Haar vergleichbar sind. Doch ist es überflüssig, hierauf nochmals genauer einzugehen, ich verweise darüber auf meine frühreren Arbeiten.

Eine weitere Schwierigkeit erblickt Krause, und das wurde auch von anderen ausgesprochen, in der Verteilung der Haare über den ganzen Körper, während die Hautsinnesorgane bei Amphibien

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

doch nur in den wenigen Reihen bestehen, besonders an den Extremitäten aber ganz fehlen! Auch hierüber kann ich auf früher Gesagtes verweisen. In der Haut der Fische sind die Hautsinnesorgane ungemein reich über den ganzen Körper verbreitet und sie finden sich bei diesen auch auf den Flossen. Von einer Barbe habe ich dies auch teilweise abgebildet (Epidermis, Taf. III, Fig. 2). Wir kennen also jedenfalls wasserlebende Wirbeltiere, die über den ganzen Körper, auch die Extremitäten, verbreitete Hautsinnesorgane besitzen. In Vergleichung damit ist der Hautsinnesapparat der Amphibien ein kümmerlicher Rest. Schon häufig habe ich aber betont, daß die heute lebenden Amphibien überhaupt nicht als direkte Vorfahren höherer Wirbeltiere aufgefaßt werden dürfen. Sie sind in den meisten Organsystemen reduziert. Aber die Stegocephalen bieten die Grundlage. In dieser formenreichen Gruppe dürfen wir auch eine noch viel reichlichere Verbreitung von Hautsinnesorganen vermuten. Aus allen diesen Instanzen ist es wohl nicht schwer, sich die Verbreitung der Haare, auch wenn sie von Hautsinnesorganen abgeleitet werden, über den ganzen Körper und auch die Extremitäten, verständlich zu machen.

Zum Schlusse möchte ich noch auf eine Beobachtung von Pincus verweisen, die derselbe in Freiburg gemacht hat: Pincus hat beim Menschen Gebilde hinter den Haaren gefunden, welche er als Haarscheiben bezeichnete. Dieselben stellen kleine Vorragungen der Haut dar, die reichlich mit sensiblen Nerven versehen sind. Diesem Befund hat Pincus eine sehr weitgehende Bedeutung zugeschrieben. Er vergleicht die Gebilde infolge der reichlichen Nervenverbreitung mit den Tastflecken der Reptilien (Crocodilus und Hatteria), und meint damit meine Ableitung der Haare von Hautsinnesorganen zu wiederlegen, weil diese Gebilde eben neben den Haaren liegen. Ich bin erstaunt, daß Pincus sofort neben diesen Befund beim Menschen die Tastflecken von Crocodilus und Hatteria stellt. Ich dächte, es wäre doch richtiger zuerst zu untersuchen, ob man ähnliche Gebilde nicht auch an den Haaren anderer Säugetiere findet und wie ihre Verteilung am Körper ist. Wenn man den Sprung vom Menschen herab zu Hatteria so ohne weiteres tut, so sollte man wenigstens vorsichtig sein in der Verurteilung anderer Auffassungen, die nicht auf „äußeren Aehnlichkeiten“ beruhen, sondern auf einer breiteren Basis sich aufbauen.

Literatur-Verzeichnis.

(Außer den hier angeführten Werken verweise ich auf das Literatur-Verzeichnis meiner sub 24 zitierten Arbeit.)

1) Chodakowsky, Anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen einiger Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1874.
2) Davies, Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu anderen Integumentgebilden. Morphol. Jahrb., Bd. XV, 1889.
3) Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Mitteilung: Die Entwickelung der Mammardrüsen, Entwickelung und Bau der übrigen Hautdrüsen der Monotremen. Jenaische Denkschriften, Bd. VII, 1901.
4) Emery, Ueber die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
5) Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
6) Götte, Zur Morphologie der Haare. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. IV, 1868.
7) Graff, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugetiere und des Menschen. 1879.

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

8) Haacke, Ueber die systematische und morphologische Bedeutung bisher unbeachtet gebliebener Borsten am Säugetierkopf. Berichte der Senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft Frankfurt a. M., 1890.
9) Haeckel, Anthropogenie. V. Auflage, 1903, (Bd. II, S. 700).
10) Hörschelmann, Anatomische Untersuchungen über die Schweißdrüsen des Menschen. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.
11) Keibel, Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1896.
12) Krause, W., Die Entwickelung der Haut und ihrer Nebenorgane, in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Fntwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. II, Jena 1902.
13) Leydig, Ueber die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. Müllers Archiv, 1859.
14) — Das Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralblatt, 1892.
15) — Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Ebenda, 1892,
16) — Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zoolog. Jahrbücher, Bd. VIII, 1894.
17) Lwoff, Beiträge zur Histogenie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder. Bullet. Soc. Natur. Moscou, 1884.
18) Malbranc, Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wissensch, Zoologie, Bd. XXVI.
19) Marks, Untersuchungen über die Entwickelung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. Inaug.-Diss. 1895.
20) Martin, Beitrag zur Entwickelung der Sinneshaare unserer Haussäugetiere. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin, Bd. X.
21) Maurer, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlage, ein Beitrag zar Phylogenie der Säugetierhaare. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.
22) — Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Ebenda, Bd. XX, 1893.
23) — Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugetiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere. Ebenda, B. XX, 1893.
24) — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
25) — Zur Kritik meiner Lehre von der Phylogenie der Säugetierhaare. Morphol. Jahrb., Bd. XXVI, 1898.
26) de Meijere, Over de Haren der Zoogdieren. Inaug.-Diss. Amsterdam. Leiden 1893.
27) — Ueber die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
28) — Ueber die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Ebenda, Bd. XXIII, 1895.
29) v. Nathusius. Das Wollhaar des Schafes in histologischer und technischer Beziehung mit vergleichender Berücksichtigung anderer Haare und der Haut. Berlin 1866.
30) Okamura, Zur Lehre über die Wachstumsrichtung der Haare in der ersten Anlage. Monatschr. f. prakt. Dermatologie, Bd. XXVIII, 1899.
31) Pinkus, Zur Kenntnis des Haarsystems des Menschen. Dermatolog. Zeitschr., Berlin, Bd. X, 1903.
32) Reh, Die Schuppen der Säugetiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. XXIX, N. F. 22.
33) Römer, Ueber den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. XXVII, 1893.
34) — Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anzeiger, Bd. VIII.
35) — Studien über das Integument der Säugetiere. I. Entwickelung der Schuppen, Haare am Schwanze und den Füßen von Mus decumanus und einigen anderen Muriden. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. XXX, Neue Folge Bd. XXIII, 1896.
36) — Studien über das Integument der Säugetiere. II. Das Integument der Monotremen. Jenaische Denkschriften, Bd. VI, 1898.
37) — Studien über das Integument der Säugetiere. III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) Swinderianus. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXI.
38) Schwalbe, Ueber den Farbenwechsel winterweißer Tiere. Schwalbe, Morphologische Arbeiten, Bd. II, Heft 3.
39) — Die Entstehung des Haarkleides bei Säugetieren. Berichte d. naturwiss. Vereins in Straßburg i. E., 1893.
40) Sprenger, Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Stacheln von Erinaceus europaeus. Zool. Jahrbücher, Bd. XI, 1898, Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere.
41) Stöhr, Entwickelungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Anatom. Hefte, Bd. XXIII, 1903.
42) — Ueber Intercellularbrücken zwischen äußerer und innerer Wurzelscheide. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Heidelberg 1903.
43) Weber, Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, Bd. II. Leiden 1892.
44) — Bemerkungen über den Ursprung der Haare und der Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
45) Wiedersheim, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. IV. Auflage, 1898.

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

Tafel XV.

Alle Figuren entstammen dem Integument eines Embryo von Ursus Arctos von 4,5 cm Länge.

Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch eine junge Haaranlage von der seitlichen Rückengegend des Embryo.

„ 2. Dasselbe von einer etwas älteren Anlage.

„ 3. Das gleiche, wiederum älter. Am Grunde der epithelialen Anlage beginnt die Bildung der Haarpapille *p*.

„ 4. Ein gleicher Schnitt durch eine ältere Anlage eines Stachels. *p* Papille; *s* Anlage des Schaftes; *hs* Stachelscheide; *h* Wurzelscheide; *t* Talgdrüse; *e* Epithelzapfen der Wurzelscheide (Wulst); *m* glatte Muskelzellen, arrector des Stachels; *dr* tubulöse Hautdrüse (Schweißdrüse).

„ 5. Senkrechter Schnitt durch das tiefe Ende einer älteren Stachelanlage. *p* Papille; *ma* Mark *r* Rinde des Stachelschaftes; *o* Oberhäutchen; *hus* Huxleysche Schicht; *hes* Henlesche Schicht der Stachelscheide; *ws* Wurzelscheide; *hbs* bindegewebige Stachelbalgscheide.

„ 6. Senkrechter Schnitt durch das obere Ende eines jungen Haares. Bezeichnungen s. Fig. 4 u. 5.

„ 7. Querschnitt durch ein junges Haar in der Tiefe des Follikels, wenig über der Papille. Bezeichnungen s. Fig. 5.

„ 8. Querschnitt durch einen jungen Stachelfollikel nahe der Oberfläche in der Region der Talgdrüsen *(t)*. Bezeichnungen s. Fig. 5.

„ 9. Einige Zellen der Stachelscheide nahe deren oberem freien Ende.

„ 10. Einige Zellen der bindegewebigen inneren Stachelbalgscheide, zirkulär angeordnet.

„ 11. Einige Zellen der bindegewebigen äußeren Stachelbalgscheide, longitudinal angeordnet.

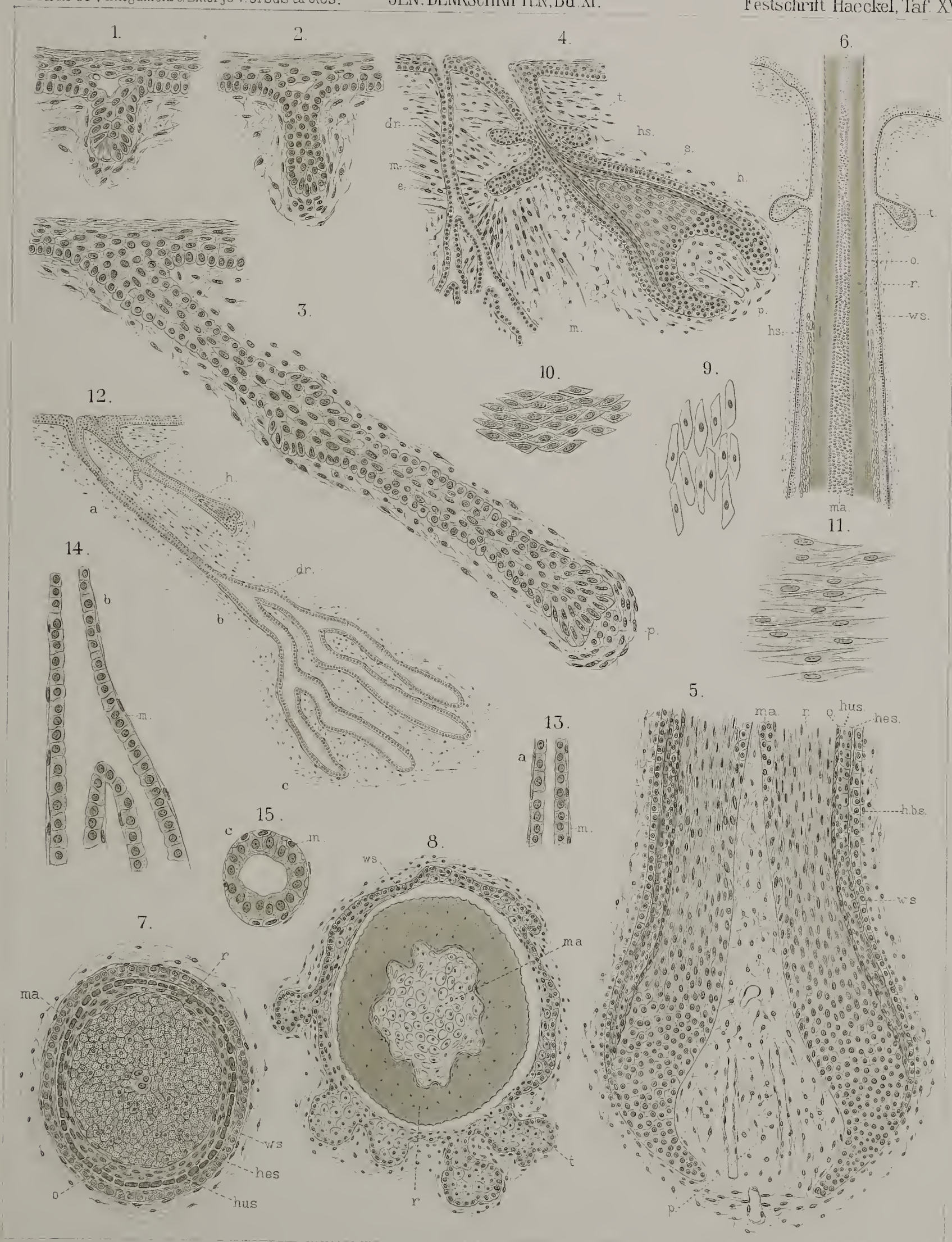
„ 12. Senkrechter Schnitt durch eine tubulöse Hautdrüse *(dr)* in ihrer Beziehung zu einer jungen Haaranlage *(h)* (aus 5 Schnitten kombiniert). *a b c* s. Figg. 13—15.

„ 13. Längsschnitt eines kurzen Stückes des Ausführgangs einer embryonalen Schweißdrüse, entsprechend der Stelle *a* der Fig. 12. *m* glatte Muskelzellen.

„ 14. Längsschnitt durch die Teilungsstelle einer Schweißdrüse, entsprechend der Stelle *b* der Fig. 12.

„ 15. Querschnitt eines Schweißdrüsenschlauches nahe seinem blinden Ende, entsprechend der Stelle *c* der Fig. 12. *m* glatte Muskelzellen im Querschnitt.

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Maurer F.

Artikel/Article: Das Integument eines Embryo von Ursus Aretos. Ein Beitrag zur Frage der Haare und Hautdrüsen bei Säugetieren. 507-538