

AUG 10 1899

Studien über das Integument der Säugethiere.

II. Das Integument der Monotremen.

Von

Dr. phil. Fritz Römer,

Assistenten am Zoologischen Institute der Universität Jena.

Mit Tafel I und 3 Figuren im Text.

Einleitung.

Die eigenartige Körperbedeckung der *Monotremen*, besonders des stachelbewehrten Ameisenigels ist mehrfach erörtert worden. LEYDIG (59) und WELCKER (64) untersuchten schon die Haarstellung von *Echidna*. Beide beschreiben die regelmässige Anordnung der Haare in Büscheln oder Trupps, deren jeder in einem gemeinschaftlichen Haarbalge ein stärkeres Mittelhaar (Stammhaar) und 8—10 dasselbe umgebende Nebenhaare enthält.

Späterhin hat dann DE MEIJERE (94) auf die Bedeutung dieser Gruppenstellung der Haare bei *Echidna* und den meisten übrigen Säugethieren für die Annahme eines einheitlichen Princips in der Anordnung der Haare hingewiesen. Obschon DE MEIJERE nur die Haut des erwachsenen Thieres untersuchen konnte, war seine phylogenetische Deutung des Haar- und Stachelkleides der *Monotremen* doch zutreffend. Das Haarkleid hält er schon für ziemlich complicirt und nicht für einen primitiven Zustand des Integuments. Die Stacheln fasst er als ausserordentlich starke Stammhaare auf.

Diese Auffassung hat dann auch MAURER (95) in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Epidermis und ihre Abkömmlinge bestätigt und befestigt, besonders für die Haare von *Ornithorhynchus*. Der histologische Bau dieser Haare lässt ihn mit Sicherheit schliessen, dass *Ornithorhynchus* keineswegs mit einer primitiven Haarform bekleidet ist, dass dieses Thier vielmehr die allercomplicirtesten Befunde darbietet, welche für die Phylogenie des Haarkleides keine Aufklärung geben.

Bei *Echidna* hat MAURER auch die Entwicklung der Stacheln und Haare untersucht. Er fand hierbei keine Abweichungen wesentlicher Art von den Befunden, die beim Igel bekannt sind. Die erste Anlage ist eine rein epidermoidale, wie bei den Haaren anderer Säugethiere.

Ferner hat PARKER (94) noch embryologisches Material von *Echidna* gehabt, zwei Exemplare von 12,5 und 25,5 cm Länge; doch berichtet er nur über die nackte Hornhaut des Schnabels und ihre drüsenähnlichen Gebilde.

Die Haare von *Ornithorhynchus* sind verschiedentlich bearbeitet worden. Ausser LEYDIG (59), WELCKER (64) und SOUZA FONTES (79), welche die Haargruppen und die Schweissdrüsen genau erkannt und beschrieben haben, sind noch POULTON (94) und WILSON et MARTIN (94) zu erwähnen. Die letzteren Arbeiten beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Integument und den Integumentalgebilden des Schnabels, den eigenthümlichen Tastorganen, die zum Theil selbständige Gebilde sind, zum Theil in der Umgebung von Schweissdrüsenmündungen sich ausbilden. Diese Organe sind epidermoidale Zapfen, unter denen reichliche Tastkörperchen nachweisbar sind. POULTON hatte ein junges Exemplar von 8,5 cm Länge, aber in diesem Alter sind die

fraglichen Gebilde schon vollständig entwickelt, so dass wir über ihre erste Anlage nichts erfahren. Es ist schwer zu sagen, als was man sie auffassen soll. Immerhin spricht bei ihrem rein epidermoidalen Charakter manches für ihre Entstehung durch Umbildung von Haaren. Jedenfalls sind es complicirte Gebilde, deren secundäre Natur ausser Frage steht. Sie liefern natürlich keine Unterlage für die phylogenetische Ableitung des Haarkleides.

Die Drüsen des Schnabels lassen nach POULTON ebenfalls an eine Umbildung aus Haaren denken. Ihr hohler Epithelcylinder ist von einer Epithelschicht umgeben, welche einer äusseren Wurzelscheide ähnlich sieht; proximal steht diese Schicht mit einer der Haarzwiebel vergleichbaren Epithelmasse in Verbindung.

Alle diese Befunde müssen uns darauf hinführen, dass die Haut der Monotremen durchaus keine primitiven Zustände repräsentirt, und führen uns somit zu den schon erwähnten Ansichten von DE MEIJERE und MAURER.

Ich schicke diese Erörterungen voraus, um von vornherein allen weittragenden Erwartungen und Hoffnungen entgegenzutreten, welche man vielleicht bei den vielen anderen anatomischen Merkmalen niederer Organisation an eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Integumentes der Monotremen stellen möchte. Ich selbst durfte daher mit nicht zu grossen Hoffnungen an diese Arbeit herantreten.

Um so mehr war ich überrascht, trotz des specialisirten Hautkleides, noch Anklänge an frühere Zustände zu finden, welche wichtige Zeugnisse für die Abstammung der Säugethiere von Proreptilien- oder Amphibien-Ahnen abgeben.

Die Monotremen haben trotz ihrer Specialanpassungen doch noch in frühen Stadien wie im späteren Leben primitive Zustände bewahrt, von denen ich die Anordnung der Stacheln bei ihrer ersten Anlage in Längsreihen, den frühen Durchbruch der Stacheln an den Seiten des Körpers, die Entstehung der Haargruppen durch Theilung von einer einheitlichen Anlage aus und die papillären Erhebungen hinter den grösseren Stacheln — die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides — hervorheben möchte, Befunde, welche geeignet sind, die MAURER'sche Hypothese von der Ableitung des Haares aus den Hautsinnesorganen der niederen Wirbelthiere auf das nachdrücklichste zu stützen.

Das Material der vorliegenden Arbeit entstammt der SEMON'schen Ausbeute und bestand aus *Echidna*-Embryonen, welche der Schale von Beuteleiern entnommen wurden, und aus Beuteljungen. Es stellt somit eine lückenlose Serie von der ersten Anlage der Haut bis zur Ausbildung der Stacheln dar. Es sind dies die Stadien 40—53 der SEMON'schen Serie. Ich behalte im Folgenden diese Nummern der SEMON'schen Embryonen bei; sie ermöglichen ohne weiteres eine Bezugnahme auf die von SEMON abgebildeten ganzen Embryonen und erleichtern dadurch den Vergleich mit diesen Tafeln. Die Stadien 40—45 erhielt ich bereits als fertiggestellte Schnittserien der ganzen Embryonen. Von älteren Stadien standen mir die Embryonen resp. Jungen selbst zur Verfügung, denen ich nach der äusserlichen Inspection an geeigneten Stellen Hautstücke zur Anfertigung von Schnittserien entnehmen konnte.

Zur Färbung benutzte ich ein Gemisch von GRENACHER's Boraxkarmin und Bleu de Lyon, welches sich für das Studium der Haut stets am besten bewährt hat.

Ferner hatte ich noch ausgewachsene Exemplare von *Echidna*, in Alkohol und ausgestopft, zur Controle der Haar- und Stachelstellung im erwachsenen Zustande zur Verfügung.

Von *Ornithorhynchus* war kein embryologisches oder jugendliches Material in der Reise-Ausbeute. Meine Untersuchung konnte sich daher nur auf die Haut des erwachsenen Thieres erstrecken, die im Wesentlichen zur Bestätigung der schon bekannten Ansichten führte.

1. *Echidna aculeata* var. *typica* Thomas.

Den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen will ich zur besseren Orientirung eine Beschreibung der Haut des erwachsenen Thieres vorausschicken.

Die dem Lichte zugekehrten Hautflächen des Ameisenigels, Nacken, Rücken, Seiten und Schwanz, sind mit Stacheln bedeckt. Zwei Sorten von Stacheln¹⁾ sind zu unterscheiden. Erstlich kleinere, welche die Hauptmasse ausmachen und unregelmässig zerstreut stehen; zweitens grössere, stärkere, denen man eine gewisse Regelmässigkeit nicht absprechen kann. Sie sind doppelt so lang und dick wie die kleineren Stacheln und überragen sie weit. Sie sind es, die bei der Betrachtung eines Ameisenigels am ersten in die Augen springen und durch ihre Farbe die Gesamtfarbe des ganzen Thieres ausmachen. Ihre Hauptfarbe ist blassgelb bis orange mit schwarzer Spitze. Diese Spitze variirt aber ausserordentlich in ihrer Farbe und Länge und bedingt dadurch die Gesamtfarbe des Thieres. Sie kann bei einzelnen Thieren tief schwarz und bis 15 mm lang sein, bei anderen dagegen völlig fehlen oder auf ein Minimum reducirt sein. Die Stacheln sind bei diesen Exemplaren in der grösseren Mehrzahl hellgelb, und diese Thiere möchte man als gelbe Varietäten, die ersteren als schwarze bezeichnen. Natürlich finden sich dazwischen alle Schattirungen. Mit der Farbe der Spitze wechselt auch die Grundfarbe der Stacheln; je kleiner und heller die Spitze, desto heller sind auch die Stacheln selbst. Die Farbe des Schwanzes ist durchschnittlich etwas heller als die des übrigen Körpers, denn auch bei den schwarzen Exemplaren sind meist einige Stacheln des Schwanzes völlig gelb und ohne schwarze Spitze.

Alle Stacheln, die grossen sowohl wie die kleinen, sind natürlich mit ihrer Spitze schwanzwärts gerichtet, doch läuft ihre Richtung nicht parallel mit der Längsaxe des Körpers. Sie convergiren nach innen, nach der Mittellinie des Körpers, und zwar die Stacheln der rechten Körperhälfte nach links und die der linken Körperhälfte nach rechts. In der Mittellinie berühren sich die Grenzstacheln beider Körperhälften, und ihre Spitzen kreuzen sich. Es markirt sich hier eine deutliche Scheidung beider Stachelfelder, einer Schneise im Hochwalde vergleichbar, in der zwar keine Bäume stehen, die aber oben überdacht wird von den Kronen der Bäume aus den ersten Baumreihen der rechten und linken Seite. Diese Mittellinie lässt sich vom Nacken bis zur Schwanzbasis überall deutlich wahrnehmen; in der hinteren Körperhälfte ist sie aber am schönsten ausgebildet, weil hier die Stacheln länger sind als vorn und daher auch weiter über einander greifen.

Die Stacheln des Schwanzes haben eine den Körperstacheln entgegengesetzte Richtung und durchkreuzen sich mit ihnen an dem Grenzgebiet.

Die Anordnung und Vertheilung der grösseren Stacheln, welche am ersten die Aufmerksamkeit auf sich lenken, ist, wie schon erwähnt, eine regelmässige. Diese Regelmässigkeit ist allerdings an Spiritus-Exemplaren, deren Körper im Todeskampfe sowie durch den Transport und die Verpackung verzerrt und verbogen ist, schwer zu erkennen. Jedoch an ausgestopften Exemplaren oder an Spiritus-Thieren, welche man erst aufweicht und in Position bringt, sieht man gleich, dass die grossen Stacheln regelmässig in mehr oder weniger gleich grossen Abständen stehen und deutliche Längsreihen bilden. Jederseits sind etwa 12

1) In der Literatur wird nur immer von Stacheln im Allgemeinen gesprochen. Die Grössenunterschiede und die Beziehungen der beiden Sorten zu einander sind nirgends erwähnt. Ich muss sie ausführlicher besprechen, weil im entwicklungsgeschichtlichen Theil immer wieder darauf zurückgegriffen wird.

solcher Längsreihen zu constatiren. Sie beginnen auf dem Nacken oder auch auf den Schultern und verlaufen auf beiden Seiten des Körpers bis zur Mittellinie, ebenfalls wieder nach der Mitte convergirend, so dass sich dort die Längsreihen der beiden Seiten unter spitzen Winkeln treffen. In der ersten, der Mittellinie zunächst liegenden Reihe stehen etwa 5 bis 6 solcher starken Stacheln, in den am weitesten von ihr entfernten, an den Seiten des Körpers verlaufenden, 10 bis 12. Die Entfernung der einzelnen Stacheln einer Längsreihe von einander ist, wenn auch nicht immer absolut gleich, so doch regelmässig. Meist deckt ein Stachel mit seiner Spitze noch das erste Drittel des nächstfolgenden. Manchmal sind die Längsreihen dadurch etwas unterbrochen oder undeutlich, dass ein Stachel nicht genau in derselben Richtung steht wie sein Vorder- oder Hintermann. Es ist dies reiner Zufall, da ja die Stacheln im Leben beweglich sind und sowohl aufgerichtet als auch seitlich hin und her bewegt werden können. Die Basen der Stacheln stehen immer in regelrechten Längsreihen. Besonders schön sind diese Längsreihen an den Embryonen beim Durchbruch der Stacheln zu sehen, wie später bei der Entwicklung der Stacheln nach näher besprochen werden soll.

Alle diese Erscheinungen, die regelmässige Vertheilung der grossen Stacheln und ihre Anordnung in Längsreihen, präsentiren sich weit schöner am lebenden Thier, wie ich im hiesigen physiologischen Institut, wo in diesem Sommer eine *Echidna* lebend gehalten wurde, des öfteren beobachten konnte. Sobald die *Echidna* sich gegen äussere Angriffe zusammenkugelt, werden sämmtliche Stacheln gespreizt und in Positur gebracht. Sie bilden eine Schutzwehr von solcher Schönheit und Vollkommenheit, dass nirgends eine unbedeckte Stelle übrig bleibt. Die Stacheln werden um ihre Axen so weit gedreht, dass sie mit ihren Spitzen nach den Seiten des Körpers gerichtet sind und so auch die Weichen und die zusammengezogene Unterseite genau so schützen, wie den übrigen Körper. Die Anordnung der grossen Stacheln in Längsreihen und ihre regelmässige Vertheilung tritt aber dabei noch schöner zu Tage.

Zwischen den Stacheln des Rückens kommen zahlreiche Haarbündel vor, die wie die vielen kleineren Stacheln keine bestimmte Anordnung zeigen. Dieses Haarkleid wird aber bei den meisten Thieren von den Stacheln völlig bedeckt, so dass man es erst nach Entfernung der Stacheln zu Gesicht bekommt. Nur in der Mittellinie, in welcher die Stacheln der beiden Seiten den erwähnten schmalen Gang zwischen sich lassen, kommen die Haare zum Vorschein. Hierdurch unterscheidet sich nach THOMAS¹⁾ die australische Form *Echidna aculeata* var. *typica*, von der papuanischen *Echidna aculeata* var. *larvesi*, bei welcher die Haare theilweise zwischen den Stacheln sichtbar sind. Doch ist dieser Unterschied nicht durchgreifend, denn von den 25 Exemplaren der australischen Varietät der SEMON'schen Sammlung fanden sich immerhin 11, bei denen das Haarkleid zwischen den Stacheln deutlich sichtbar war. Ich weiss nicht, in welcher Jahreszeit diese Thiere erbeutet wurden. Wenn nun aber auch hierbei an Verschiedenheiten zwischen Sommer- und Winterpelz zu denken wäre, so würden diese mehr behaarten Thiere immerhin schon zu der papuanischen Varietät überleiten und zeigen, wie berechtigt THOMAS war, diese früher als besondere Arten aufgefassten Formen zu einer Art zu vereinigen und höchstens als locale Varietäten zu unterscheiden.

Die Unterseite, Brust, Bauch und Extremitäten, sind mit dunkelbraunem Haarpelz bedeckt. Er besteht aus Haarbündeln, deren jedes ein Mittelhaar von stärkerem Kaliber und 8—10 dasselbe umgebende Nebenhaare enthält. Die Bündel stehen an der Brust bald unregelmässig durch einander, bald scheinen sie in deutlichen Reihen oder Bogen angeordnet. Doch erscheint diese Regelmässigkeit immer nur auf kürzere Strecken. Alle Haare sind abgeplattet, und das ist eine der auffälligsten Erscheinungen im Kleide des Ameisenigels, zumal die Stacheln, die kleinere Sorte sowohl wie die grössere, kreisrund sind. Diese platte

1) O. THOMAS, Catalogue of the Marsupialia and Monotremata of the British Museum. London 1883.

Form fällt bei den stärkeren Mittelhaaren natürlich am meisten auf. Die Stärke der Mittelhaare ist nämlich sehr verschieden. An der Brust und am Bauch ist das Stammhaar in jedem Bündel deutlich zu unterscheiden; am Rücken dagegen findet man in den meisten Bündeln kaum noch einen Unterschied in der Stärke der Stamm- und Nebenhaare. Am Kopf aber und auf der Oberseite der vorderen Extremität ist dies ganz anders; dort überwiegen die Stammhaare so sehr an Stärke und Länge, dass man zunächst von den Nebenhaaren gar nichts bemerkt. Sie überdecken die letzteren vollständig, man glaubt, nur platte Borsten vor sich zu haben und sieht die Nebenhaare erst, wenn man die Borsten auseinanderlegt. Am Kopf sind alle Uebergänge vorhanden vom feinsten Nebenhaar bis zum grössten Stachel. Die Continuität dieser Gebilde steht hier ausser Zweifel.

Sie veranlasst mich, die Frage aufzuwerfen, was man eigentlich unter einem Stachel zu verstehen hat? Wann hört die Borste auf, und wann fängt der Stachel an? Mit dem Begriff „Stachel“ verbinden wir wohl stets den Gedanken an etwas Spitzes, etwas Stechendes. Etwas Stechendes muss aber eine bestimmte Festigkeit und Härte haben, um den sich entgegengesetzten Widerstand, z. B. den der Haut, beim Stechen überwinden und in den Gegenstand eindringen zu können. Diese Festigkeit ist aber relativ, denn sie bezieht sich auf die Härte des anderen Gegenstandes. Ein Stachel mag fest genug sein, in eine weiche Haut einzudringen; zum Eindringen in härtere Gegenstände reicht seine Festigkeit nicht aus, er biegt sich um. Wir sehen, dass die Fassung des Begriffs „Stachel“ schwierig ist; die Spitze allein genügt nicht, um einen Stachel auszumachen, und die Festigkeit kann nur im Hinblick auf den zu durchstechenden Gegenstand als Characteristicum des Stachels angenommen werden. Bei der *Echidna* sind auch schon die stärkeren Borsten spitz und verursachen bei leiser Berührung mit dem Finger eine leichte Empfindung auf der Haut. Bei stärkerem Druck geben sie nach, sie knicken um, sind also für die Haut noch keine Stacheln. Erst erheblich stärkere Kaliber vermögen den Widerstand der Haut zu überwinden. Damit kommen wir auf die dritte, vielleicht die Haupteigenschaft, die erst den Stachel von anderen spitzen Gegenständen (z. B. Nagel, Nadel) unterscheidet, den Zweck und die Bedeutung im Leben des Thieres als Vertheidigungswaffe.

Die Botanik unterscheidet zwischen Stacheln und Dornen auf Grund des verschiedenen morphologischen Ursprungs. Die Stacheln der Pflanzen sind Auswüchse, die an beliebiger Stelle auf der Oberfläche der Pflanze entstehen können. Die Dornen dagegen sind verwandelte Stammtheile. Die Stacheln der *Echidna* und der anderen stachelbewehrten Thiere sind ebenfalls Anhänge der Epidermis. Aber das sind die Haare auch, und somit bleibt die Schwierigkeit der Abgrenzung zwischen Stachel und Haar bestehen. Eine Unterscheidung zwischen Haar und Stachel lässt sich also nicht präcis aufstellen. Sie ist aber auch ganz belanglos, denn Stacheln sind ja weiter nichts als stark gewordene Haare. Wir werden im weiteren Verlauf der Arbeit sehen, dass man beide Gebilde in ihren Anlagen nicht unterscheiden kann.

Aber auch schon die vorstehende Auseinandersetzung zeigt die innige Continuität dieser Hautgebilde, die für die phylogenetische Ableitung derselben ebenfalls von Wichtigkeit ist.

Erwähnenswerth ist noch, dass mit der Zunahme der Stärke der Haare eine Abnahme der Färbung verbunden ist. Die Nebenhaare, sowie die schwächeren Borsten am Kopf sind dunkelbraun, die stärkeren Borsten bedeutend heller und manche kräftigeren Gestalten schon fast weiss mit kleiner schwarzer Spitze wie die Stacheln. Man könnte sie fast Stacheln nennen, denn sie vermögen schon einen ordentlichen Druck auszuhalten, ohne umzuknicken.

Es scheint also der Farbstoff der Haut nicht auszureichen, die stärkeren Borsten und Stacheln ganz zu färben; die Haut hat bei der Spitze ihren Vorrath an Pigment schon völlig ausgegeben.

Die Stacheln des Ameisenigels fasst DE MEIJERE (94), wie eingangs bereits erwähnt, als ausserordentlich starke Stammhaare auf; das Haarkleid hält er für ziemlich complicirt. Er stimmt darin überein

mit MAURER (95), POULTON (94), WILSON et MARTIN (94), welche auf Grund verschiedener Befunde sich dahin äusserten, dass die Haut der Monotremen durchaus keine primitiven Zustände repräsentirt. Auch ich bin mit DE MEJERE und MAURER der Ansicht, dass die Stacheln der *Echidna* Specialanpassungen sind und stark entwickelte Haare vorstellen.

Doch lässt diese Auffassung verschiedene Deutung zu. Erstlich, ob alle Stacheln oder nur die stärkeren, regelmässig vertheilten einem Stammhaar entsprechen, während die kleineren Stacheln aus den Nebenhaaren hervorgingen. Zweitens, ob ein Stachel nur dem Stammhaar oder der ganzen Haargruppe entspricht.

Wenn nur die stärkeren Stacheln einem Stammhaar entsprächen, so müssten sich auch unter den Stacheln regelrechte Gruppen, aus einem Hauptstachel und mehreren ihn umgebenden Nebenstacheln bestehend, unterscheiden lassen. Das ist aber nicht der Fall. Die kleineren Stacheln stehen unregelmässig vertheilt. Man sieht dies deutlich, wenn man sie auf einer grösseren Fläche dicht über der Haut abschneidet. Mag man auch vereinzelt eine Gruppierung zwischen einem Hauptstachel und 2—3 kleineren Stacheln zu sehen glauben, so steht diesen isolirten Befunden doch die bei weitem überwiegende regellose Vertheilung der Stacheln gegenüber. Ferner spricht auch die geringe Anzahl der grossen Stacheln dagegen. Wir müssen somit alle Stacheln als stärker entwickelte Stammhaare auffassen, zumal ja auch am Kopf die Uebergänge von einem Stammhaar durch die platte Borste und die kleineren Stacheln zu den Hauptstacheln zu verfolgen waren.

Die zweite Frage soll entscheiden, ob ein Stachel nur einem Stammhaar oder einem ganzen Haarbüschel entspricht. Im ersteren Fall müsste der Stachel noch von kleineren Nebenhaaren umgeben sein. Davon ist aber auf dem Rücken nichts zu sehen; die Stacheln stehen völlig isolirt; zwischen ihnen finden sich allerdings Haarbüschel, aber stets in respectvoller Entfernung. Ihre Anordnung ist ebenso wie die der Stacheln unregelmässig. Man kann auch nicht finden, dass eine bestimmte Anzahl von Haarbüscheln auf einen Stachel kommt. Die meisten Bündel lassen noch das stärkere Mittelhaar erkennen, wenn auch dessen Stärke sich von der Stärke der Nebenhaare so wenig abhebt, dass man es meist nur noch mit der Lupe wahrnehmen kann. Einzelne Büschel haben wieder ein viel stärkeres Stammhaar. Ich glaube daher, dass einzelne Haarbüschel stehen blieben, während andere zu Stacheln wurden, und dass jeder Stachel einem Haarbüschel entspricht.

Diese Auffassung lässt sich sogar direct beweisen. Am Kopfe sind die Stammhaare von 8—10 Nebenhaaren umgeben. Die stärkeren, schon borstenartigen Stammhaare und die kleineren Stacheln haben ebenfalls noch Nebenhaare, welche mit ihnen in demselben Haarbalge zu einem Büschel vereinigt stehen. Aber ihre Zahl ist schon viel geringer, es sind nur noch 5—6 oder gar 4. Etwas stärkere Stacheln haben keine Nebenhaare mehr. Mit der Zunahme der Stärke der Stacheln geht somit eine Abnahme der Nebenhaare Hand in Hand; das ganze Haarbündel ist zu einem Stachel verschmolzen. Diese Verschmelzung ist etwa so zu denken, dass das Stammhaar auf Kosten der Nebenhaare immer stärker wurde. Es wird ja viel früher angelegt und dominirt daher stets in der Haargruppe; es konnte also leicht den Nebenhaaren die Nahrung entziehen und zur eigenen Vervollkommnung verwenden. Warum allerdings dann die eine Haargruppe bestehen blieb, während die andere zu einem Stachel verschmolz, ist schwer zu verstehen.

Die Verschmelzung, zunächst bestehend in Nahrungs- und Substanzentziehung, hat erst nur ein Haarbüschel betroffen, dann aber auch die Nachbarbüschel ergriffen, denn wir sehen, dass auf dem Rücken zwischen dem dichten Stachelkleid die Haarbüschel schwächer werden; ihr Stammhaar sinkt fast auf die Stärke des Nebenhaares herab, und auch diese sind spärlicher und kleiner als in den Bündeln der Unterseite. Vielleicht sind auch sie hier zwischen dem starren Stachelkleid überflüssig und dem Untergange geweiht.

Die Büschel des Bauches und der Brust hält DE MEIJERE (94) für die einfacheren und ursprünglicheren, weil man hier deutlich an jedem Büschel das Stammhaar unterscheiden kann, weil die Büschel in Reihen gestellt sind und weil die Stacheln fehlen.

Den entgegengesetzten Standpunkt wie DE MEIJERE nimmt REH (94) ein. Wenn er auch im Anfang seiner Arbeit schwankt, bezüglich der Stacheln zu entscheiden, „ob wir es hier thatsächlich mit einschlägigen Gebilden zu thun haben, oder mit Specialanpassungen, die ja an solcher Stelle nicht auffallen würden“, so hält er doch andererseits [die Stacheln für primitive Gebilde von hoher phylogenetischer Bedeutung. Er glaubt sie direct auf die Schuppen der Reptilien zurückführen zu sollen und sieht sie als Uebergangsstufe zwischen Schuppen und Haaren an. „Schuppe — Stachel — Borste — Haar“ skizzirt er den muthmaasslichen phylogenetischen Weg, für die Ableitung des Haares. REH stützt sich dabei besonders auf die ovalen Haare und Stacheln, die bei niederen Säugethieren sehr häufig sind. *Monotremen*, *Edentaten* und *Insectivoren* haben abgeplattete Haare, die Greifstachler und die Stachelschweine haben flache Stacheln. Merkwürdigerweise sind oft nur die Endtheile flach, also die zuerst entstandenen. Ich möchte dem entgegenhalten, dass die Stacheln von *Echidna* durchaus nicht flach oder oval sind. Sie sind drehrund und haben auch eine konisch zulaufende, nicht platte Spitze. Freilich kann man bei älteren Echidnen Stacheln finden, die an der Spitze platt sind. Aber diese Stacheln sind nicht von Hause aus so geformt, sondern sie sind durch Berührung mit harten Gegenständen abgerieben.

Nach SEMON¹⁾ bewohnt *Echidna* neben den australischen Dickichten von gewissen Eucalyptus-, Acacia- und Melaleuca-Arten auch zerrissene, unzugängliche Felsgegenden und hält sich in solchen Felsverstecken oder in selbst gegrabenen Höhlen auf. Es ist also reichlich Gelegenheit vorhanden, mit harten Gegenständen in Berührung zu kommen. Besonders an den Stacheln der Seiten zeigen sich die Spuren dieser Berührung da einzelne Stacheln so weit flach abgeschliffen sind, dass die Stachelhöhle frei zu Tage tritt. Dass die Stacheln solchen Verletzungen vielfach ausgesetzt sind, beweisen auch die vielen abgebrochenen Stacheln; namentlich der Schwanz ist reich an Stacheln mit abgebrochener Spitze. Sie haben, wie schon erwähnt, eine den Körperstacheln entgegengesetzte Richtung, stehen nach vorn und auswärts und kommen daher beim Durchzwängen durch enge Erdgänge oder Felsspalten bei geeigneter Haltung des Körpers in die Gefahr, zu sperren und bei der Weiterbewegung nach vorn abgebrochen zu werden. Welche Kraft hierbei in Anwendung kommen muss und wie wenig Rücksicht der Ameisenigel bei solchen Versuchen, ein Versteck zu erreichen, auf seinen Pelz nimmt, versteht man, wenn man einen *Echidna*-Stachel durchzubrechen versucht. Es bedarf dazu schon grosser Anstrengung. Die abgebrochenen Schwanzstacheln lassen somit die Zweckmässigkeit ihrer Richtung höchst zweifelhaft erscheinen.

Hierbei möchte ich noch eine andere Erscheinung erwähnen an den Borsten und Haaren der Bauchseite sowie an wenigen Stacheln der Weichen an der Uebergangsstelle zwischen Haar- und Stachelkleid. Sie haben an ihrer Spitze kleine Verdickungen oder Knöpfchen; sie sehen ähnlich so aus wie Haare, welche mit Flammen in Berührung gekommen sind. Durch die ständige Berührung mit dem Erdboden beim Laufen u. s. w., denn es betrifft nur die Gebilde der Unterseite und der Weichen, welche dieser Berührung ständig ausgesetzt sind, werden diese Knöpfchen erzeugt, ebenso wie z. B. an Pfählen, selbst an eisernen Gegenständen, Meissel u. s. w. durch beständiges Aufschlagen überhängende Knöpfe entstehen. Diese erwähnten Verletzungen der Stacheln, die abgeschliffene platte Spitze und die durch Aufstossen auf den Erdboden entstandene Verdickung, trifft man besonders an grösseren Thieren; kleinere sind viel weniger

1) R. SEMON, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Zoolog. Forschungsreisen, Bd. II, Jena 1894.

damit behaftet. Da wir doch im Allgemeinen die grösseren Exemplare für älter halten müssen als die kleineren, so ist es klar, dass diese Verletzungen mit dem zunehmenden Alter sich mehr und wir ersehen daraus, dass es sich hier um eine äussere, auf ein mechanisches Moment zurückzuführende Erscheinung handelt, die nicht mit der Natur der Stacheln in Zusammenhang gebracht werden kann.

Die Stacheln der *Echidna* sind also nicht platt, sondern rund, wovon man sich auf Querschnitten auch hinlänglich überzeugen kann, und damit fällt eine Hauptstütze der REH'schen Ableitung der Stacheln aus Schuppen. Die Borsten dagegen sind abgeplattet und wir stossen somit, wenn wir den phylogenetischen Weg REH's, Schuppe — Stachel — Borste — Haar, weiter betreten, auf die grosse Schwierigkeit, dass aus den bilateralsymmetrischen Schuppen runde Stacheln und aus den runden Stacheln wiederum platte Borsten hervorgingen. Für unsere Auffassung, dass die Stacheln stark entwickelte Haare sind, besteht allerdings dann die umgekehrte Schwierigkeit der Ableitung der runden Stacheln aus platten Borsten, sowie der Erklärung der platten Form der Borsten. GOETTE (68) behauptet, dass die flachen Haare entstanden seien durch den Druck, den die Haarwurzel durch ihre Umgebung zu erleiden hat. Dieser Druck ist aber doch bei allen Haaren der gleiche, und es ist nicht einzusehen, weshalb dann platte und runde Haare so ganz planlos neben einander vorkommen. Das Ueberwiegen der platten Haare bei niederen Säugethieren lässt sich vielleicht auf die einstigen engen topographischen Beziehungen zwischen Haaren und Schuppen zurückführen. Die Haare, die doch höchst wahrscheinlich unter dem Schutze eines Schuppenkleides entstanden zu denken sind, haben unter dem Druck der platten und eng auf einander liegenden Schuppen ihre platte Form erhalten. Die platten Haare der tiefer stehenden Thiere haben sich von diesem ehemaligen Einfluss der Schuppen noch nicht so weit frei gemacht, wie die runden Haare der höheren Thiere. Dagegen liesse sich einwenden, dass z. B. am Schwanz der Ratten und Mäuse, wo heute noch Haare unter dem hinteren freien Rande der Schuppen stehen, nur runde Haare vorkommen. Aber hier legen sich ja die Haare früher an als die Schuppen!

REH scheint die Schwierigkeiten seines phylogenetischen Weges auch nicht verkannt zu haben, denn er nennt seine Ableitungsversuche der Stacheln und Schuppen „mehr oder minder wahrscheinliche Vermuthungen, für die sich triftige Gründe nicht anführen lassen“. Ich glaube aber durch diese Arbeit triftige Gründe dagegen anführen zu können.

Ich möchte hier noch die ausserordentliche Dicke und Festigkeit der *Echidna*-Haut erwähnen, die man wohl ungezwungen auf die eigenartige Bedeckung zurückführen kann. Die Stacheln sind tief in die Haut eingesenkt. SEMON (l. c.) erwähnt, dass „die feste Haut wie ein Panzer gegen die Bisse der Ameisen schützt. Dagegen bietet dieser Panzer gegen die zahlreichen Zecken des australischen Busches keinen Schutz, denn selten trifft man ein Exemplar ohne diesen Parasiten an“. Dazu kann ich erwähnen, dass die Zecken in so unglaublichen Mengen vorkommen, dass es nicht möglich ist, ihre Zahl an einer *Echidna* festzustellen. Auf einem Stück Haut von ca. 5 cm im Quadrat zählte ich über 100 dieser Schmarotzer; der ganze Rücken war dicht damit bedeckt! Man findet sie auch an solchen Körperstellen, welche die *Echidna* ganz gut mit ihren Extremitäten oder mit der Schnauze erreichen kann. Aber die Stacheln hindern sie mit der Schnauze eine Reinigung der Haut vorzunehmen. Wir sehen somit, dass das gegen andere Feinde so nützliche Stachelkleid der *Echidna* auch zum Nachtheil gereichen kann. Die kleinen Parasiten finden ihren Weg zur Haut trotz des Stachelkleides und die *Echidna* kann sich ihrer wegen des Stachelkleides nicht erwehren! Nur mit dem langen Nagel der 2. Zehe ist der *Echidna* die Möglichkeit gegeben, auch zwischen den Stacheln ihren Pelz zu bearbeiten, und sie macht von diesem Kratz- und Reinigungsorgan auch ausgiebigen Gebrauch, wie ich wiederum an der lebenden *Echidna* öfters beobachten konnte. Dass aber die Bearbeitung des Pelzes mit dem Nagel allein nicht ausreichend ist, beweisen die vielen Zecken; auch kann

sie mit den hinteren Extremitäten nicht alle Körperstellen erreichen. Ausserdem muss sie bei diesen Reinigungsversuchen immer noch vorsichtig zu Werke gehen und sorgfältig an der Stelle, die sie bearbeiten will, ihre Stacheln auseinanderlegen. Es zeigt aber immerhin diese Benutzung des langen Nagels der 2. Zehe als Kratzorgan seine Bedeutung in noch anderem Lichte denn nur als Graborgan.

Wenn wir nun nach dieser Schilderung des Kleides der australischen *Echidna* einen Vergleich anstellen mit dem Kleide anderer stachelbewehrter Thiere, des *Erinaceus europaeus* L., *Hystrix cristata*, L. und *Cercolabes prehensilis* BRDT., so ergibt sich, dass alle die anderen Stacheln, so gewiss sie phylogenetisch alle gleichmässig als stark entwickelte Haare aufzufassen sein werden, wenn dies auch für *Hystrix* und *Cercolabes* durch die Entwicklungsgeschichte noch nicht nachgewiesen ist, doch in Form, Grösse und Anordnung erheblich von einander abweichen. Eine auffällige Uebereinstimmung aller anderen Stacheln gegenüber den *Echidna*-Stacheln besteht darin, dass sie an der Spitze weiss sind. Die *Echidna*-Stacheln haben, abgesehen von den wenigen ganz gelben, eine schwarze Spitze. Bei *Erinaceus*, *Hystrix* und *Cercolabes* sind alle Stacheln mit Ausnahme der wenigen ganz weissen, an der Spitze schneeweiss. Dann erst folgt eine in ihrer Länge variirende schwarze Partie, und der untere Theil ist wiederum weiss. Die Stacheln der Igel sind eigentlich alle gleichmässig gefärbt. Bei dem Stachelschwein nimmt die weisse Färbung der Stacheln nach dem hinteren Körperende zu. Auf den Schultern trifft man fast nur tiefschwarze Stacheln, im Schwanz einzelne ganz weisse. *Cercolabes* hat auf dem Kopf und Schwanz gänzlich weisse Stacheln. Die alten Stachelschweine haben auf dem Kopf einen Schopf von weissen Borsten.

Betrachten wir nun die Anordnung der Stacheln zunächst einmal an unserem einheimischen Igel etwas genauer, so fällt als Erstes die scharfe Grenze auf, mit der sich das Stachelkleid überall an den Weichen und auch am Kopfe von dem Haarkleide abhebt. Es sind nicht die continuirlichen Uebergänge vorhanden. Der Igel hat nur eine Sorte von Stacheln, welche, von ganz minimalen, nur mit Instrumenten messbaren Schwankungen abgesehen, alle gleich gross und wie schon erwähnt, gleich gefärbt sind. Höchstens am Kopf findet man einige wenige feinere Stacheln, aber ohne allmählichen Uebergang. Zwischen den Stacheln fehlt jegliches Haar; es scheint also hier schon das ganze Haarkleid in den Stacheln aufgegangen zu sein. Die Richtung der Stacheln ist nicht regelmässig; sie stehen kreuz und quer durch einander, lassen keine bestimmte Gruppierung oder Stellung erkennen und liefern somit einen vorzüglichen Schutz. Das Haarkleid bildet Gruppen von 12—15 Haaren.

Die auffallendste Bedeckung ist wohl die des südeuropäischen Stachelschweines. Die Stacheln können bei alten Thieren mehr als $\frac{1}{2}$ m Länge erreichen und sind wegen ihrer praktischen Bedeutung ein Handelsartikel geworden.

Nicht minder auffällig als ihre Länge ist auch ihre platte Form und ihre Stellung. Die kleineren Stacheln sind wie die Borsten völlig platt, die grossen Stacheln aber höchstens an der Spitze etwas abgeplattet, sonst rund. Zwischen den Borsten und Stacheln sind auch hier alle Abstufungen ausgebildet. Die Stellung der Stacheln und Borsten ist eine äusserst regelmässige. Stets werden Gruppen gebildet von 5—8 oder gar 10—12 Stück. Doch stehen in diesen Gruppen grosse und kleine Stacheln oder Borsten in keinem besonderen Zahlenverhältniss. In jeder Gruppe können beliebig viele grosse oder kleine Stacheln vorhanden sein. Sie gruppieren sich auch nicht um einen bestimmten Stachel, sondern alle Stacheln einer Gruppe, gleichviel welcher Grösse sie sind, stehen in einer geraden Linie neben einander. So entsteht der Anblick eines nach Schuppen sich regelnden Stachelkleides, dem die Schuppen aber entschwunden sind. Die Gruppen sind 1—2 cm von einander entfernt und die Haut dazwischen völlig nackt. Die wenigen Borsten, welche mit dem Stachelkleid untermischt sind, stehen stets dicht vor oder dicht neben den Stacheln.

wenn auch in besonderen Hautöffnungen. Ein eigentliches feineres Haarkleid aus Wollhaaren fehlt; selbst der Kopf und die Beine sind mit steifen, platten Borsten besetzt, welche derselben Anordnung und Gruppierung unterliegen wie die Stacheln des Rückens.

Der dritte Vertreter der Stachelthiere, der südamerikanische Greifstachler, *Cercolabes prehensilis* BRDT., hat wieder ein ganz anderes Aeussere. Bei ihm beginnen die Stacheln gleich über der Nase, schon vor den Augen, so dass die Schnauze bis auf die Spürhaare frei von jeglichem Haarkleid ist. Die Stacheln setzen sich weit auf die Bauchseite, bis auf die Mitte des Schwanzes und an den Extremitäten bis auf die Unterschenkel fort und gehen ganz allmählich in kurze, starre und spitze Borsten über. Die Stacheln sind zwar klein, stehen aber sehr dicht und bilden dieselben breiten Gruppen, wie bei *Hystrix*, nur treten die Gruppen bei dem dichten Stachelkleid nicht so klar zu Tage.

Eine andere Art Greifstachler, *Cercolabes villosus*, hat, wie schon sein Name sagt, ein dichtes, langes Haarkleid. Aber unter den Haaren steht ein wohlausgebildetes Stachelkleid aus gelben und braunen Stacheln, ebenfalls in breiten Gruppen angeordnet, welche an ein Schuppenkleid erinnern.

Alle diese Verschiedenheiten in der Stachelbekleidung der besprochenen Thiere vermögen unsere einheitliche phylogenetische Auffassung nicht zu erschüttern. Es sind Verschiedenheiten wie sie die Thiere auch in der Organisation anderer Körperteile aufzuweisen haben. Ich betrachte sie nur als Variationen ein und desselben Themas, als Verschiedenheiten in der Form und Construction, genau so, wie sich Entwürfe mehrerer Baumeister oder Handwerker, die unabhängig von einander denselben Auftrag ausgeführt haben, von einander unterscheiden würden.

Der Haut des erwachsenen Thieres, dem Stachel- und Haarkleid, musste ich eine ausgedehntere Besprechung widmen, weil wir im Verlaufe der Entwicklungsgeschichte, zu der ich nunmehr übergehe, öfters darauf zurückgreifen müssen.

Die Entwicklung der Stacheln und Haare von Echidna.

Die Stadien 40—45 sind Embryonen, welche der Schale von Beuteleiern entnommen wurden. Die weiteren Stadien sind Beuteljunge. Die jüngsten Stadien, 40—43 zeigen weder Haar- noch Stachelanlage. Es beginnt in diesem Alter erst die Ausbildung der verschiedenen Epidermisschichten. Stadium 40 hat erst eine 2 Zellenlagen dicke Epidermis, deren Zellen, im Grossen und Ganzen kuglig, noch keine bestimmte Lage einnehmen und noch keinen Unterschied in der Form erkennen lassen. Die Kerne der tiefsten Zelllage präsentiren sich noch nicht als basale Cylinderzellenschicht der Epidermis. Erst im Stadium 43 erfolgt die deutliche Abgrenzung dieser Cylinderzellenlage, die Kerne liegen regelrecht neben einander, haben mehr ovale Formen angenommen und sind senkrecht zur Oberfläche gestellt. Darüber liegen noch 2 Zellenlagen, deren oberste sich von der anderen dadurch deutlich abhebt, dass ihre Kerne wagrecht zur Oberfläche der Haut liegen und schon spindelförmig oder gar abgeplattet sind. Die Epidermis besteht somit in diesem Alter erst aus 3 verschiedenen Lagen, einer basalen mit Cylinderzellen, einer mittleren mit runden und einer oberen mit spindelförmigen Zellen. Sie bilden aber zusammen nur eine einheitliche Schicht.

Irgendwelche Veränderungen in der basalen Zellenlage, welche man als Stachel- oder Haaranlage deuten könnte, sind noch nicht aufgetreten. Erst im folgenden Stadium 44 zeigen sich an einzelnen Stellen geringe Verdickungen der Epidermis nach innen, Epithelzapfen, die ersten Anlagen der Stacheln oder Haare. Die Epidermis umfasst an solchen verdickten Stellen 5—6 Zellenlagen, von denen die oberste schon deutlich abgeplattet ist, der erste Anfang eines *Stratum corneum*. Zur feineren mikroskopischen Untersuchung ist dieses Stadium jedoch weniger werthvoll; der Embryo war vor der Conservirung bereits abgestorben,

infolge dessen sich die ganze Epidermis abgelöst hat und Schrumpfung zeigt, die besonders die Kerne der basalen Reihe betroffen hat, die protoplasmareichsten und lebensfrischesten Kerne.

Ebenso ist der folgende Embryo, in der Grösse „etwa wie 45“ bezeichnet, stark geschrumpft und gerunzelt, so dass auf der Oberfläche der Haut allerhand Zacken und Erhebungen entstanden sind, die wenn auch meist höchst unregelmässig, stellenweise doch regelmässig bogenartig neben einander folgen und den Eindruck richtiger Cutispapillen machen können.

Sie müssen unsere Aufmerksamkeit zunächst fesseln, um so mehr als auf ihnen vielfach die Stachelanlagen liegen, so dass ähnliche Bilder hervorgerufen werden, wie sie GOETTE (68) und FEIERTAG (75) für die Haaranlagen mancher Säugethiere abbilden. Die Regelmässigkeit dieser Gebilde ist auffällig, denn die mächtigen Anlagen liegen meist in der Mitte der scheinbaren Cutispapillen, nur einzelne sind seitlich gelagert. Viele Bogen haben freilich überhaupt keine Anlagen. Diese bogenartigen Erhebungen könnte man für höchst bedeutungsvoll halten und in ihnen die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides erblicken. Dieser Auffassung kann ich aber nicht beipflichten, denn mir scheinen diese ganzen schönen Cutispapillen mit den auf ihnen liegenden Stachelanlagen rein zufällige Schrumpfungsercheinungen zu sein. Ich stütze mich dabei erstlich auf die Angaben von HOCHSTETTER, welcher die Embryonen 40—47 in Schnittserien zerlegt hat und bei diesem Embryo „etwa wie 45“ ausdrücklich bemerkt, dass er stark geschrumpft und die Haut überall gerunzelt gewesen sei. Es sind ferner diese Erhebungen nur bei diesem einen stark geschrumpften Embryo zu sehen, nicht aber in späteren Stadien, weder bei dem vorzüglich erhaltenen Embryo 45, welcher dem geschrumpften in der Grösse entspricht, noch bei den grösseren Embryonen. Drittens, und dieser Grund ist der wichtigste, zeigt sich bei starker Vergrösserung, dass die Cutis nirgendwo eine Zellveränderung aufweist. Den Erhebungen der Cutis müsste aber eine Vermehrung der Cutiszellen zu Grunde liegen. Allerdings bleibt immer noch auffällig, dass die Stachelanlagen gerade auf der Mitte der Cutiserhebungen liegen. Ich glaube aber, auch diese Erscheinung lässt sich ohne weiteres aus der Schrumpfung der Haut erklären. An den Stellen, wo die Epidermis durch die Stachelanlagen stark verdickt ist, kann die Schrumpfung der Haut weniger leicht einsetzen als zwischen den Anlagen an der dünneren Epidermis. Und da die Stachelanlagen in ziemlich gleichmässigen Abständen liegen, müssen solche regelmässige Bogen, die Cutispapillen nicht unähnlich sehen, zu Stande kommen.

Stadium 45 bietet bei seinem guten Erhaltungszustand ein besonders hohes Interesse, weil hier schon äusserlich an der Haut Erscheinungen wahrzunehmen sind, welche zu mannigfacher Deutung Anlass geben könnten. Ich bitte daher zunächst die SEMON'schen Abbildungen der ganzen Embryonen, Fig. 45 und 46 auf Taf. X des II. Bandes dieses Werkes, zu betrachten. Die Embryonen sind auf der Oberseite dicht mit hellen Flecken bedeckt, welche im Stadium 45 deutlicher sind und unregelmässig vertheilt liegen, im Stadium 46 dagegen kleiner erscheinen, schärfer hervortreten und regelrechte Längsreihen erkennen lassen. Es liegt sehr nahe diese Flecke für Erhebungen der Haut zu halten und auch SEMON (94) bemerkt dazu: „Im Stadium 45 machen sich auf der Haut die flachen Protuberanzen bemerklich, deren Auftreten bekanntlich bei den Säugethierembryonen die Haar- beziehentlich Stachelbildung einleitet, obwohl später noch Haarkeime ohne Höckerbildung auftreten können. Auf jüngeren Stadien (45, 46) kann ich eine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung der Höckerchen nicht wahrnehmen; auf mittleren Entwicklungsstadien aber herrscht eine gewisse Regel in ihrer Aufstellung und Vertheilung.“ SEMON ist auf diese interessante Erscheinung in der Haut nicht näher eingegangen, um meiner Untersuchung über die Haut nicht weiter vorzugreifen; er erwähnt sie nur kurz bei der Abbildung der Embryonen und bei der Beschreibung der Entwicklung der äusseren Körperform.

Wenn nun solche Höckerchen auf der Haut stehen, so müssen sie natürlich unter dem Mikroskop

in den Schnitten wiedererscheinen. Aber die Untersuchung der Schnittserien der Stadien 45 und 46 zeigt überall eine glatte, ebene Oberfläche der Epidermis und nirgendwo Erhebungen auf der Haut.

In diesen Stadien 45 und 46 ist nichts von jenen Bogen und Papillen zu sehen, welche uns am Embryo „etwa wie 45“ interessirten. Damit ist also meine Annahme, es seien Kunstproducte der Schrumpfung, zur Genüge erwiesen.

In diesen fraglichen Stadien mit den von SEMON erwähnten Protuberanzen liegen nur Einsenkungen der Epidermis, die Anlagen der Stacheln, und ich halte diese Anlagen (Fig. 1—3 meiner Tafel) für identisch mit den äusserlich auf dem Embryo sichtbaren hellen Flecken, den Protuberanzen SEMON's. Eine Erklärung dafür, dass sich die Epidermiszapfen dem Auge als weisse Flecke präsentiren, lässt sich unschwer geben. Der kleine Embryo ist transparent, bis zu einem gewissen Grade durchsichtig. Die verdickten Stellen der Epidermis, die Stachelanlagen, sind weniger transparent als die anderen dünneren Strecken. Man kann hier, wo die Zellschichten des Epithels doppelt so zahlreich sind und die Kerne viel dichter liegen, nicht so tief in den Embryo hineinsehen; die Strahlen werden reflectirt und daher erscheinen die hellen Flecke.

SEMON sagt: „auf jüngeren Stadien (45, 46) kann ich eine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung der Höckerchen nicht wahrnehmen.“ Ich glaube, dass man in dem Stadium 46 (Taf. X, Fig. 46) ohne Weiteres alternirende Längsreihen erkennen kann. In der Abbildung 45 treten diese Längsreihen allerdings noch wenig hervor, sie sind aber jedenfalls schon vorhanden, denn man kann nicht sagen, dass hier die hellen Flecke völlig regellos angeordnet sind. Die Flecke sehen in beiden Stadien verschieden aus. Im jüngeren Alter (Fig. 45) sind sie grösser, unregelmässiger geformt und treten nicht so scharf hervor. Beim Embryo 46 sind sie präciser ausgebildet, sie sind zwar kleiner, aber dafür schärfer und distincter. Diese Erscheinung lässt sich auf das fortschreitende Wachstum der Stachelanlagen beziehen. Letztere beginnen zunächst mit einer Wucherung der Epithelzellen, welche einen verhältnissmässig grossen und breiten Bezirk der Epidermis ergreift und zur Vorwölbung nach unten treibt (Fig. 1—3 meiner Tafel). Diese Vorwölbung hat aber noch keine bestimmte Form, sie hebt sich noch nicht scharf ab und somit erscheint sie auf dem Stadium 45 als heller Bezirk von unregelmässiger Begrenzung. Erst mit der fortschreitenden Wucherung der Epidermiszellen wird die Anlage weiter in die Tiefe getrieben und scharf herausmodellirt, sie erscheint alsdann als schärfer begrenzter runder Fleck (Fig. 46). Im späteren Alter geht diese runde Form freilich wieder entsprechend der fortschreitenden Schrägstellung der Stachelanlagen in eine ovale über (Fig. 47).

Ich habe diese Flecke immer als Stachelanlagen bezeichnet, was noch erst bewiesen werden muss. Es könnten doch ebenso gut Haaranlagen sein, denn den Anlagen selbst kann man das nicht ansehen, ob Haare oder Stacheln aus ihnen hervorgehen. Aber die Frage lässt sich dennoch schon jetzt entscheiden, durch Vergleich der Abbildungen 45 und 46. Embryo 45 hat nur auf der Oberseite solche hellen Flecke, die Bauchseite ist noch frei davon. Erst im nächstfolgenden Stadium 46 treten die Flecke auf der Bauchseite auf. Ich glaube schon aus diesem Umstand schliessen zu dürfen, dass sich die Stacheln zuerst anlegen und dass die Flecke auf der Rückenseite die Anlagen der Stacheln sind, während die Haaranlagen auf der Bauchseite erst später auftreten. Diese Annahme wird auch bestätigt durch die Untersuchung der späteren Stadien. Wie ein Blick auf die Abbildungen 47—53 der Tafel XI lehrt, brechen die Stacheln auch zuerst durch. Stadium 53 ist bereits mit einem dichten Kleide feiner Stachelspitzen bedeckt, während auf der Bauchseite die Haare noch nicht zum Vorschein gekommen sind.

Die Anordnung der hellen Flecke in Längsreihen ist auf Stadium 46 unverkennbar. Die Stacheln sind auch noch beim Durchbruch (Stad. 53) in deutlichen Längsreihen angeordnet, während, wie wir eingangs sahen, am erwachsenen Ameisenigel sich diese Längsreihen nur noch in der Anordnung der starken

Stacheln, welche vor den anderen auffallen, aussprechen. In der Anlage sind beide Stachelnarten zunächst nicht von einander zu unterscheiden. Die Abbildungen 45--47 zeigen nur eine Sorte von weissen Flecken. Erst vom Stadium 52 tritt hierin ein Unterschied ein. Die Stachelanlagen, die hier schon stark verhornt sind und mit ihrer Spitze die Haut zu durchbrechen beginnen, sieht man als feine dunkle Punkte; unter ihnen treten einzelne grössere hervor, die in bestimmten Abständen stehen und an Zahl gegen die anderen feineren bei weitem zurückbleiben. Es sind dies die grösseren Stacheln. In der Fig. 52 der SEMON'schen Tafel XI ist dieses Verhältniss nicht zu sehen, weil nur die grösseren Stacheln eingezeichnet sind. Die nebenstehende Textfigur 1 zeigt uns ein Stückchen Haut des Embryo 52, um das Verhältniss der grossen und kleinen Stacheln zu zeigen. Die Längsreihen in ihrer Anordnung sind erkennbar.

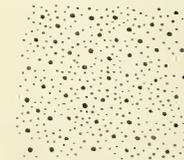


Fig. 1. Anordnung der Stachelanlagen im Stadium 48, von oben gesehen. Nat. Grösse.

Doch kehren wir zunächst noch einmal zurück zum Stadium 45, um uns die Haut mikroskopisch bei starker Vergrösserung näher anzuschauen. Die Fig. 1 und 2 geben zwei solcher Stachelanlagen in diesem Alter wieder. Die Veränderungen in der Epidermis haben zunächst die basalen Zellen betroffen; sie sind grösser geworden, ihre Kerne haben eine deutliche ovale oder cylindrische Form angenommen und gruppieren sich meilerartig, wie MAURER (92) für die Haaranlagen verschiedener Säugethiere abgebildet hat. Sie convergiren leicht gegen das Centrum der Stachelanlage und werden von 4—5 Schichten runder oder leicht abgeplatteter Kerne überlagert. Zu äusserst liegt darüber eine Schicht ganz platter Epithelzellen, die zum Theil (Fig. 2) ihre Kerne schon verloren haben. Doch sind alle Schichten über der Stachelanlage nicht wesentlich anders geformt und geordnet als an den übrigen Stellen der Epidermis, wo sich keine Stachelanlagen finden. Wir sehen also daraus, dass es ausschliesslich die Zellen der tiefsten Lage der Epidermis sind, welche eine Vermehrung und Veränderung erleiden, und diese heben sich in der Stachelanlage deutlich von den anderen runden Kernen ihrer eigenen Schicht und der darüber liegenden Schichten ab. Die Cutis hat sich bisher an der Anlage des Stachels nicht betheilig; bei der Mehrzahl der Anlagen ist eine Vermehrung der Cutiszellen nicht zu constatiren, wie Fig. 2 zeigt. In Fig. 1 scheint eine solche Vermehrung der Cutiszellen eingetreten zu sein, denn die Kerne lagern unter der Epithelknospe dichter als anderswo. Aber dadurch, dass die Epidermis durch die Stachelanlage gegen die Cutis prominirt, werden die Zellen der letzteren etwas zusammengedrückt und liegen infolge dessen hier dichter zusammen. Selbst wenn an dieser Stelle auch wirklich eine Vermehrung der Cutiszellen stattgefunden hat, so kann man sie doch auch darauf zurückführen, dass die Cutis durch den Druck, welchen sie unter der sich einsenkenden Epidermis erleidet, zur erhöhten Zellwucherung veranlasst wird. Jedenfalls erblicke ich in dieser Wucherung der Cutis nichts Primäres, denn sie beginnt erst, nachdem schon die Epidermis sich gegen sie vorgewölbt hat und wird erst mit der fortschreitenden Tieferlagerung der Stachelanlagen beträchtlicher. In Fig. 4 sind 3 Stachelanlagen neben einander abgebildet, um ihre regelmässige Anordnung zu zeigen. Die Cutis hat hier schon ein verändertes Aussehen, aber nur unter den Stachelanlagen, nicht zwischen ihnen, und die scheinbaren Erhebungen der Cutis zwischen diesen 3 Anlagen sind nur durch die Einsenkung der Epidermis entstanden, ebenso wie ich früher (96) für die Haaranlagen am Rattenschwanz nachgewiesen habe. Sie sind gewissermassen die 3 Negative zu den 3 Positiven der Stachelanlagen. Die Einsenkung der Epidermis ist der active Vorgang, und die Cutis ist erst in zweiter Linie daran betheilig.

Wirkliche Cutispapillen, wie sie GOETTE (68), FEIERTAG (75) und DAVIES (89) für die Haut mancher Säugethiere nachgewiesen haben, habe ich beim Ameisenigel in solchen jungen Stadien weder bei der Stachel- noch bei der Haaranlage gefunden. DAVIES (89) betrachtet bei unserem einheimischen Igel solche Coriumerhebungen, „eine kleine Ansammlung von Dermazellen unmittelbar unter einer leichten Erhebung der Epi-

dermis“ schon als erstes Stadium der Stachelanlage und bildet sie als solches ab. MAURER (92) hat ihr diese Bedeutung eines ersten Stadiums mit vollem Recht abgesprochen. Denn die Ansicht GOETTE's (68), dass die erste Anlage eines Haares in einer kleinen Erhebung der Cutis, welche mit dem nunmehr auf ihr entstehenden Epithelzapfen wieder in die Masse der Lederhaut zurücksinke und dort die Haarpapille darstelle, dass also somit den Haaren ebenso wie der Schuppe und Feder eine papilläre Erhebung zu Grunde liege, ist schon von FEIERTAG (75) zur Genüge eingeschränkt worden, welcher nachwies, dass die Entstehung der Haare mit solchen Cutishöckern in keinem ursächlichen Zusammenhang stehe, sondern vielmehr ein zufälliges topographisches Zusammentreffen sei, da sich viele solcher Papillen ohne Haaranlagen finden und da ferner sich die meisten Haare ohne Papillenbildung anlegen. Für die Phylogenie der Hautbedeckung im Allgemeinen sind diese Coriumerhebungen jedenfalls bedeutungsvoll, nicht aber für die Ontogenie des Haar- oder Stachelkleides. Ich erblicke in ihnen die letzten Reste eines ehemaligen Hautpanzers der Vorfahren der Säugethiere und möchte sie daher als „primäre Cutispapillen“ bezeichnet wissen, erstlich um damit die hohe Bedeutung anzugeben, welche ihnen als Erbstück aus einer früheren Periode zukommt, und zweitens um sie vor Verwechslungen mit phylogenetisch weniger wichtigen Gebilden, anderer morphologischer Bedeutung, als Epidermishöcker, Haarpapille u. s. w. zu schützen. Solche primäre Cutispapillen halte ich mit WEBER, MAURER und REH unzweifelhaft für homolog mit der ersten Federpapille und der Anlage der Reptilenschuppe. Sie sind aber nicht zu identificiren mit der Haarpapille, die sich erst später zur Befestigung und Ernährung des Haares gebildet hat, ebenso wie z. B. die Zahnpapille. Hautpapille und Haarpapille sind wohl physiologisch gleichwerthig, da sie beide der Ernährung dienen.

WEBER (93 p. 414 Anm.) glaubt das Fehlen der Cutispapillen bei den meisten Haaranlagen darauf zurückführen zu sollen, dass sich die hohe specialisirte Leistung, welche der epitheliale Theil des Haares im Laufe seiner langen Entstehungsgeschichte erlangte, auch schliesslich bei der ersten Anlage des Haares durch vorschnelle Bethätigung des epitheliale Theiles bemerkbar machte, wodurch der bindegewebige Theil allmählich zurücktrat. Er meint also, die spätere Anlage der Cutispapillen nach der Epithelknospe sei cänogenetisch. Es wäre das nicht der erste Fall, dass ein Organ allmählich eine ontogenetische Entwicklung erlangte, die mit seiner phylogenetischen nicht mehr in Einklang steht. Aber in einer solchen Cänogenese liegt eben schon eine secundäre Veränderung. Die Haarpapille ist dann nicht mehr die Hautpapille. Das einzig Primäre bleibt dann nur noch das Vermögen der Haut, solche Papillen zu bilden, das ja ein altes Erbstück ist. Aber die Papille liegt an ganz anderer Stelle, tritt später auf und dient einem ganz anderen Gebilde als Befestigungsorgan. Die Papillen der Haut können stets nur in derselben Weise gebildet werden, als Erhebungen. Dass solche Bildungen aber öfter statthaben können, sieht man schon daraus, dass für das Haar bei jedem Haarwechsel eine neue Papille gebildet wird.

Solche „primären Cutispapillen“ werden uns auch bei *Echidna* noch begegnen, aber erst im späteren Alter. In dem bisher besprochenen Alter war jedoch nichts davon zu finden, und bei den lückenlosen Serien der ganzen Embryonen, an denen die Haut noch zart und nicht weiter differenzirt war, wären mir diese Cutiserhebungen nicht entgangen, zumal ich besonders darauf geachtet habe. Wohl sah ich mehrmals ganz minimale Erhebungen der Epidermis nach aussen und zwar an solchen Anlagen, unter denen schon früh eine Vermehrung der Cutiszellen aufgetreten war und deren Epidermiszellen besonders dicht und zahlreich waren. Ich denke, diese starke und schnelle Vermehrung der Epithelzellen in den Stachelanlagen müsste eine solche kleine Prominenz an der Oberfläche hervorrufen, zumal wenn ihnen unten durch Vermehrung der Cutiszellen ein grösserer Widerstand entgegengesetzt wird! Diese Höckerchen auf der Oberfläche der Haut sah ich nur ganz vereinzelt, sie sind meines Erachtens nicht auf einen activen Vorgang der Cutis zurückzuführen.

An den Haaranlagen des Maulwurfs fand MAURER (92) auf der Höhe der Haaranlage eine centrale Einziehung des Epithels. Auf Fig. 1 meiner Tafel könnte man eine kleine eingesenkte Stelle an der Oberfläche der Epidermis über der Stachelanlage finden, aber ich glaube, sie kann bei der mehrschichtigen Epidermis über der Stachelanlage nicht mit dieser in Zusammenhang gebracht werden. Bei *Talpa* ist die basale Cylinderzellenlage zweischichtig und durchbricht die anderen darüber liegenden Schichten der Epidermis, so dass die Haaranlage zuweilen die freie Oberfläche erreicht. Die Haaranlage ist dadurch vielmehr als Knospe herausmodellirt, welche sich durch die ganze Epidermis hindurch von der basalen Zellenreihe bis zum Niveau der Haut scharf abhebt. Das ist aber bei den Stachelanlagen von *Echidna* nicht der Fall. Die scharfe Abgrenzung betrifft nur die Zellen der basalen Reihe, welche in der Stachelanlage länglich und spindelförmig sind. Aber schon in der nächsten darüber folgenden Schicht liegen nur noch vereinzelt längliche Kerne, welche sich zwischen die untersten einkeilen, und dann folgen Zellschichten, welche sich von der übrigen Epidermis nur in der Anzahl, nicht aber in der Form unterscheiden. Die Stachelanlage ist von einer vollschichtigen Epidermis überdeckt, sie ist von vornherein mehr in die Tiefe gerückt, so dass ein so typisches Knospenbild wie bei der Haaranlage des Maulwurfs nicht zu Stande kommt. Es geht daraus hervor, dass allein die tiefste Zellenlage der Epidermis den ersten Anstoss zur Bildung der Stachelanlage giebt.

Bei einem Embryo der SEMON'schen Sammlung, der erst nach dem Absterben in der Mutter conservirt worden war, hatte sich die ganze Epidermis mit allen daranhängenden Epithelzapfen, den Stachelanlagen, völlig abgehoben. Auch diese glatte Trennung von der Cutis spricht dafür, dass die Stacheln in ihrer ersten Anlage rein epidermoidale Gebilde sind, an denen die Cutis völlig unbetheiligt ist. Natürlich ist diese Loslösung erst bei der Conservirung erfolgt, nachdem durch das Absterben des Embryos die Epidermis bereits gelockert war. Aber ich meine, diese Loslösung wäre eben nicht eingetreten, wenn nicht hier von Natur schon eine scharfe Trennung existirte.

Die an den wenigen bisher untersuchten Embryonen gewonnenen Resultate können wir dahin zusammenfassen, dass die erste Anlage der Stacheln des Ameisenigels ausschliesslich ausgeht von einer scharf umgrenzten, knospenartigen Wucherung der basalen Zellenlage der Epidermis, an denen von einer Cutispapille nichts nachzuweisen ist. Die Stachelanlagen zeigen sich schon äusserlich an den kleinen Embryonen als helle Flecke in der Anordnung regelmässiger Längsreihen.

Im Stadium 46 hat die Anlage der Stacheln insofern Fortschritte gemacht, als die Epithelzapfen länger geworden sind, tiefer in die Cutis eindringen und schon eine schräge Stellung einzunehmen beginnen. Einzelne Zapfen überragen die untere Grenzlinie der Epidermis bereits um 7–8 Zellenlagen (Fig. 5). Es scheint hier die ganze Anlage noch mehr unter das untere Niveau der Epidermis gesunken zu sein, denn die über sie hinwegziehende Epidermis, von der Höhe der basalen Cylinderzellenlage ab, unterscheidet sich durchaus nicht von der übrigen Epidermis. Letztere lässt in diesem Alter schon eine deutliche Differenzirung in scharf unterscheidbare Schichten erkennen. Zu unterst das Stratum Malpighii mit der schon oft erwähnten Cylinderzellenschicht in der Tiefe und 3 Lagen cubischer Zellen darüber. Dann ein Stratum lucidum, aus 3 Lagen abgeplatteter Zellen, die stark lichtbrechend sind, im Innern aber den stäbchenförmigen und immer noch tingirbaren Kern enthalten. Diese beide Schichten sind wirklich scharf gegen einander abgesetzt und beim ersten Anblick sofort zu unterscheiden. Die untere Schicht aber ist einheitlich; man kann wohl 4 Zellenlagen an ihr unterscheiden, doch halte ich alle Versuche, sie in verschiedene Schichten aufzulösen, für verfehlt. Das Stratum lucidum hebt sich durch seine Färbung schön ab, es ist

lichtblau gefärbt; aber in dieser lichtblauen Schicht liegen noch die roth gefärbten Kerne, wenn sie auch schon stark zusammengeschrumpft sind und wie kleine Stäbchen aussehen. Man kann daher hier noch nicht von einem Stratum corneum reden.

Nicht alle Stachelanlagen sind schon so weit vorgeschritten. Viele stehen noch auf der Ausbildungsstufe der Fig. 1 und 2. Die Betheiligung der Cutis hat selbst an den schon tiefer eingesenkten Anlagen noch keine besonderen Fortschritte gemacht (Fig. 5). Eine Stachelanlage war schon so weit schräg in die Tiefe gerückt, dass ihr unterer Theil als Querschnitt ohne Zusammenhang mit der Epidermis getroffen wurde. Sie war rings umgeben von einem Saume dichtgelagerter Cutiszellen, aber die Betheiligung der Cutis ist durchaus nicht stärker, als bei den Haaranlagen anderer Thiere.

Einen Unterschied zwischen der Haut des Rückens und der des Bauches konnte ich in diesem Alter nicht mehr constatiren. Schon bei dem Embryo 46 (siehe Fig. 46 der SEMON'schen Tafel) ist auch die Bauchseite mit hellen Flecken bedeckt, wie sie beim Embryo 45 nur den Rücken zieren. Auf den Schnitten zeigen sich dieselben Anlagen wie auf den Schnitten durch die Haut des Rückens; sie unterscheiden sich in nichts von den Anlagen der Stacheln, und wir können nur daraus, dass die erwachsene *Echidna* auf der Unterseite mit Haaren und nicht mit Stacheln bedeckt ist, schliessen, dass wir hier die Anlagen dieser Haare vor uns haben. Dass die Anlagen von Haar und Stacheln völlig gleich sind, kann man leicht feststellen, wenn man von den Weichen ein Stückchen Haut aus dem Grenzgebiet zwischen Haar- und Stachelkleid schneidet.

Von dem nächstfolgenden Stadium 47 ist vor allem zu bemerken, dass sich zwischen die grösseren, schon weiter vorgeschrittenen Anlagen noch neue, jüngere einschieben, welche den ersteren an Grösse nicht nachstehen, aber infolge des jüngeren Alters nicht auf gleicher Ausbildungsstufe mit ihnen stehen. Die ersteren sind bereits in die Tiefe gerückt und auf den Schnitten als runde Querschnitte getroffen. Die neuen Anlagen ragen eben erst knospenförmig in die Cutis hinein. Besondere Regelmässigkeit ist darin ausgesprochen, dass sie meist zwischen den ersten Anlagen erscheinen. Diese neuen Anlagen unterscheiden sich jedoch in ihren histologischen Details gar nicht von den zuerst gebildeten Anlagen. Die Betheiligung der Cutis geschieht in derselben schwachen Weise. Junge Keime können schon von einer schwachen Wucherung der Cutis umgeben sein, weiter vorgeschrittene dagegen noch nicht.

Im Uebrigen ist von dem Stadium 47 nur noch erwähnenswerth, dass sich die Epithelkeime manchmal von der Cutis vollständig abgehoben haben. Es entsteht dann ein deutlicher Spalt um den unteren Rand und die Seiten der Knospe. Wenn hier auch die Schrumpfung bei der Conservirung mitgewirkt hat, die ja doch auch bei der vollkommensten Conservirung immer noch in geringem Maasse eintritt — die Conservirung dieses Embryos lässt übrigens nichts zu wünschen übrig — und also der Spalt immerhin als ein Kunstproduct anzusehen ist, so zeigt er doch deutlich die scharfe Abgrenzung dieser Anlagen gegen die Cutis.

Während ich die ersten Stadien bereits als fertiggestellte Schnittserien erhielt und die Untersuchung der äusseren Verhältnisse nur nach den Abbildungen der Embryonen vorgenommen werden konnte, habe ich vom folgenden Stadium 48 an die Embryonen selbst mit der Lupe studiren und mich über die Anordnung der Stachel- und Haaranlagen orientiren können, ehe ich die Hautstückchen zur Herstellung der Schnittserien entnahm. Die mikroskopische Untersuchung ergänzt sich also hier mit der äusseren Inspection.

In diesem Alter sind die Stachelanlagen noch deutlich als helle Flecke zu sehen. Zunächst scheinen sie namentlich beim Anblick von der Seite keine besondere, regelmässige Anordnung zu haben; beschaut man aber den Embryo von der Rückenseite, so scheint hier der Ausgangspunkt für die Anordnung der Anlagen zu liegen (Textfig. 2). In der Mitte des Rückens ist, etwa 1 mm breit, eine völlig fleckenfreie Stelle,

gleichsam wie ein Scheitel, von dem aus die Gruppierung der Anlagen in parallelen, nach den Seiten des Embryos verlaufenden Bogen beginnt, so dass dadurch vollständige Reihen entstehen, welche den ganzen Embryo gleichsam quergeringelt erscheinen lassen. Auf die Unterseite setzen sie sich nicht fort, sie hören an den Weichen auf. Die Haaranlagen der Unterseite und der Extremitäten sind noch im Rückstande; es bedarf schon einer schärferen Lupe, um sie wahrnehmen zu können. Beim Embryo 49 lässt die weniger plastische, wenn auch sonst ebenso gute Conservirung die Linien nicht so deutlich hervortreten. Allerhand Falten und Furchen der Schrumpfung verwischen die Reihen. Im Uebrigen zeigt sich aber dieselbe Anordnung, wie beim Stadium 48.

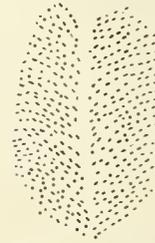


Fig. 2. Stachelanlagen im Stadium 48, vom Rücken gesehen. 2 mal vergr.

Mit dem fortschreitenden Alter des Embryos sind natürlich auch die Anlagen der Integumentalgebilde fortgeschritten. Eine scharfe Linie markirt sich an den Weichen zwischen bestachelter und unbestachelter Hautdecke. Auf der Rückenseite tauchen zwischen den grösseren Stachelanlagen, die infolge der hier schon beträchtlicheren Tiefagerung und Schrägstellung der Keime oval und verhältnissmässig gross aussehen, neue runde Flecke auf, welche stellenweise ebenfalls in Längsreihen, wenn auch in wenig durchgehenden, oft unterbrochenen liegen¹⁾. Es sind dies vermuthlich die Anlagen weiterer Stacheln, welche jetzt erst mit dem Auswachsen der Haut Platz zwischen den älteren Anlagen finden. Eine besondere Gruppierung zu letzteren vermag man nicht zu erkennen, sie schieben sich zwischen ihre Längsreihen, aber ohne in bestimmte Lagerungsverhältnisse zu ihnen zu treten. Ich halte diese kleineren hellen Bezirke für die Knospen der kleineren Stacheln, welche am Rücken des erwachsenen Thieres überall unregelmässig vertheilt zwischen den grösseren stehen. Daraus ergibt sich von selbst, dass die zuerst beschriebenen Anlagen, welche schon vom Stadium 45 an als helle Flecke äusserlich wahrnehmbar waren, die Anlagen der grossen Stacheln darstellen, die am erwachsenen Thier noch eine regelmässige Stellung einnehmen. Es spricht dafür erstens die regelmässige Anordnung in Längsreihen, sowie in von der Mittellinie des Rückens ausgehenden Bogenlinien. Diese bogenförmigen Querreihen sind an jeder erwachsenen *Echidna*, wenn man sie von oben und von rückwärts betrachtet, zu sehen. Sie kommen nur bei der manchmal recht verschiedenen Richtung der Stachelspitzen nicht immer deutlich zum Vorschein. Es spricht dafür zweitens die Anzahl der Stacheln grösster Sorte beim Embryo und beim erwachsenen Thier. Natürlich lassen sich diese Zahlen nicht unmittelbar mit einander vergleichen, da man ja nicht dasselbe erwachsene Thier auch als Embryo vor sich hat und bei einzelnen Individuen entsprechend der verschiedenen Grösse und der sonstigen Variation des Körpers diese Zahl eine recht verschiedene sein kann. Aber wenn man die Anlagen einer Längsreihe zählt und die Stacheln einer entsprechenden Reihe beim erwachsenen Thier, so erhält man immer nur wenig differirende Zahlen. Ich glaube daher auch annehmen zu müssen, dass sich die Zahl der Stacheln grösster Sorte mit der zunehmenden Grösse des Embryos nicht wesentlich vermehrt, sondern dass vielmehr der Embryo schon ungefähr die gleiche Anzahl grosser Stacheln hat, wie das erwachsene Thier. Bei den kleinen Embryonen liegen diese Anlagen dicht zusammen; mit der zunehmenden Grösse und dem

1) Auf der SEMON'schen Abbildung 47 ist der Unterschied zwischen den Anlagen der zuerst angelegten grossen Stacheln und der nunmehr erst zwischen ihnen auftretenden Anlagen der kleinen Stacheln nicht deutlich zu sehen. Alle hellen Bezirke sehen mehr oder weniger gleich aus. Es kommt diese Uebereinstimmung daher, dass, wie schon oben p. 202 erläutert wurde, die anfangs noch nicht scharf hervortretende Epithelknospe äusserlich als grösserer unregelmässiger Fleck erscheint, als später, wenn der Keim sich in die Cutis weiter einsenkt und nun zapfenförmig wird. Mit der weiteren Schrägstellung des Zapfens erscheinen die Flecke auf der Oberfläche wieder grösser und ovaler. In diesem Alter rufen nun die Anlagen der grossen Stacheln, die schon in die Tiefe gerückt sind und schräg stehen, wieder grössere Flecke hervor; die Anlagen der kleineren Stacheln erscheinen, da sie erst im ersten Stadium der Knospenform stehen, noch gross und oval. Bei Betrachtung mit einer scharfen Lupe kann man die Anlagen beider Stachelsorten aber wohl von einander unterscheiden. Es ist bei der Abbildung nicht genau auf dieses Verhältniss geachtet worden.

Wachstum der Haut rücken sie mehr und mehr auseinander, aber immer unter Beibehaltung eines regelmässigen Abstandes. Man betrachte dazu die Abbildungen 40—52 der SEMON'schen Tafeln X und XI. Die Abstände der einzelnen Anlagen sind nicht absolut gleich, aber doch immer ausserordentlich gleichmässig und annähernd dieselben, wie ein Blick auf die Figuren 46 und 47 ohne weiteres zeigt. In den folgenden Figuren 48—51 sind sie nicht mit eingezeichnet worden. In Fig. 52 erkennt man aber die Regelmässigkeit wieder. Aber auch diese Zeichnung entspricht nicht genau der Wirklichkeit, denn es sind nicht alle Anlagen gezeichnet worden. In diesem Alter sieht man die Anlagen schon als dunkle Pünktchen, da im Innern bereits die Verhornung des Stachels ihren Anfang genommen hat. Aber die Pünktchen sind durchaus nicht alle gleich gross wie in der Fig. 52, sondern man muss hier grössere, deutlicher sichtbare, die regelmässige Abstände inne halten, unterscheiden von dazwischen weniger regelmässig vertheilten feineren Pünktchen, den Anlagen der kleineren Stacheln, die wir im Stadium 47 zuerst erscheinen sahen. Meine Textfigur 1 p. 203 giebt das richtige Verhältniss der beiden Anlagen wieder. Die Anlagen der grösseren Stacheln unterscheiden sich hier schon deutlich von denen ihrer kleineren Kameraden.

Diese Erscheinung lässt die Frage gerechtfertigt erscheinen: woher kommt der Unterschied der beiden Stachelsorten?

Wir sahen in der Haut des erwachsenen Thieres eine Anzahl von Stacheln durch ihre regelmässige Anordnung, ihre Stärke und Länge vor den übrigen auffallen. Diese Stacheln der grossen Sorte werden beim Embryo zuerst und zwar schon sehr früh angelegt, und es ist daher die Frage aufzuwerfen, ob das spätere Prävaliren über die jüngeren Kameraden allein durch das frühere Erscheinen hervorgerufen wird oder ob tiefere Gründe phylogenetischer Natur dafür anzurufen sind. In der Anlage unterscheiden sich beide Stachelsorten nicht von einander; man kann es ihnen nicht ansehen, ob sie grosse Stacheln, kleine Stacheln oder Haare werden wollen. Die grösseren Stacheln werden früher angelegt, sie sind somit stets älter als ihre kleineren Geschwister; sie geniessen auch in ihrer frühesten Jugend eine bessere Ernährung, da sie ja zunächst die einzigen und später immer noch die stärkeren Kostgänger der Epidermis sind. Der spätere Grössenunterschied wäre also demnach auf das grössere Alter und die bessere Ernährung zurückzuführen. Bei ihrem ersten Auftreten sind die Anlagen durchaus nicht von einander unterschieden, die zu zweit auftretenden Anlagen könnten zu Stacheln derselben Grösse auswachsen, wenn sie dieselbe Wachstumsdauer und dieselbe Ernährung in frühester Jugend genossen hätten. Aber die Haut kann später bei der grossen Masse ihrer Abkömmlinge nicht mehr so viel für jeden einzelnen ausgeben.

Diese Erklärung möchte ich für alle Haargruppen gelten lassen und das stärkere Mittelhaar als den Erstgeborenen unter einer Gruppe von Geschwistern ansehen. Man wird hier nun einwenden können, dass solche Mittelhaare, ebenso wie die grossen Stacheln, ausfallen und damit Lücken und Unregelmässigkeiten in ihrer Vertheilung hervorrufen können. Gewiss wird solcher Wechsel stattfinden, namentlich bei Thieren mit einem ausgesprochenen Sommer- und Winterpelz. Es finden sich dafür auch genug Beispiele an einem beliebigen Exemplar eines Ameisenigels oder jedes anderen Thieres mit stark hervortretenden Mittelhaaren. Man findet Stacheln der grösseren Sorte, welche hinter der allgemeinen Durchschnittsgrösse zurückstehen. Sie sind entweder zufällig in ihrem Wachstum etwas zurückgeblieben, ebenso wie manche Mittelhaare, welche ihre Nebenhaare weniger im Kaliber übertreffen als die Mittelhaare benachbarter Gruppen, oder sie sind ausgefallen und dann durch einen Nachfolger ersetzt. Ob nun dieser Ersatz beim Stachel dadurch stattfindet, dass auf einer neuen Papille ebenso wie beim Haarwechsel ein neuer Stachel entsteht oder dass irgend ein anderer Stachel an die Stelle des ausgefallenen tritt, kann ich nicht entscheiden. Es könnte ja aus der Nachbarschaft irgend ein Stachel an seine Stelle treten, vielleicht der zu zweit angelegte. Der Grössenunterschied würde immer mehr und mehr schwinden und auch dieser

Stachel wieder unter den später angelegten dominieren. Es müssten dann im späteren Leben immer noch neue Stacheln nach demselben Modus wie die embryonalen entstehen. Doch sind dies nur Vermuthungen meinerseits; einen Stachelersatz oder eine postembryonale Stachelanlage habe ich an der Haut erwachsener Echidnen nicht gesehen. Dieser negative Befund schliesst natürlich ihr Vorhandensein nicht aus; man bedenke nur, wie lange es gedauert hat, bis man darüber klar war, ob beim Menschen oder den Säugethieren neue Haare nach dem Modus der embryonalen entstehen können!

Das sind ontogenetische Fragen, von welchen die Frage nach der Herkunft des ersten Haares gar nicht berührt wird. Dass man die bestimmte Anordnung und Gruppierung der Stacheln bei ihrem ersten Auftreten, ebenso wie die der Haare, als ein altes Erbstück ihrer phylogenetischen Entwicklung auffassen muss, bedarf keiner besonderen Betonung. Durch DE MEIJERE'S (94) und REH'S (94) umfassende Untersuchungen ist einwandfrei erwiesen, dass die Anordnung der Haare in allen Klassen der Säugethiere auf das frühere Vorhandensein eines Schuppenkleides hinweist und dass diese beiden Gebilde in engen topographischen Beziehungen gestanden haben. Dieser Auffassung habe ich mich früher schon mehrfach angeschlossen (94, 96), und sie gilt auch für stark entwickelte Haare, für die Stacheln. Die phylogenetische und histogenetische Ableitung des Haares als Einzelorgan bleibt dabei immer noch unerklärt. Diese Frage wird uns im weiteren Verlauf der Arbeit noch näher beschäftigen, wenn wir erst die ontogenetische Entwicklung der Stacheln und Haargruppen von *Echidna* näher angesehen haben, wozu wir nunmehr übergehen wollen.

Beim Embryo 48 giebt die Haut des Rückens zu weiteren Bemerkungen keinen Anlass; die Stachelanlagen bieten dieselben Bilder wie im vorhin besprochenen Stadium 47. Die Haut der Unterseite ist dagegen noch nicht so weit in der Entwicklung vorgeschritten, sie macht noch einen embryonalen Eindruck. Die Epidermis ist dicker als die des Rückens, lebhafter gefärbt, zeigt aber noch nicht den blau gefärbten äusseren Saum, das Anzeichen einer beginnenden Verhornung. Die Haaranlagen stehen auf dem ersten, theilweise noch rein epidermoidalen Knospstadium und sind gering an Zahl. Besonders ist noch die Haut des Brutbeutels zu erwähnen, die vom Stadium 47 an (siehe die SEMON'SCHEN Abbildungen) als eine bei ihrem ersten Auftreten paarige Anlage zu bemerken ist. Die Epidermis ist auf Schnitten durch diese Anlage besonders gut entwickelt und übertrifft die Haut der Brust an Dicke und Zahl der Zellschichten. In der Beutelanlage senken sich ebenfalls vereinzelt Haarkerne als meilerartige Knospen in die Tiefe. Da vereinzelt auch schon die Cutis die Kerne mit einer Zellwucherung umgiebt, kann man, auch ohne die späteren Stadien zum Beweis heranzuziehen, schliessen, dass es Haar- und nicht Drüsenanlagen sind. Die Oberfläche der Haut in der Beutelanlage ist reich an Zacken und Falten, denen aber bei ihrer grossen Unregelmässigkeit und Ungleichheit keine weitere Bedeutung beigemessen werden kann, zumal im nächstfolgenden Stadium 49 diese Unregelmässigkeiten gering sind und wieder ganz anders aussehen. Die Haaranlagen im Beutel sind hier nicht weiter entwickelt. Die Epidermis ist an manchen Stellen von der darunter liegenden Cutis, wie schon öfters beobachtet wurde, völlig abgehoben, so dass zwischen beiden Hautschichten ein kleiner Zwischenraum etwa von der Dicke der Epidermis entstanden ist. Auch diese Erscheinung wird aus der Schrumpfung der Haut infolge der Conservirung oder Alkoholbehandlung resultiren; aber es verdient dabei bemerkt zu werden, dass die Cutis, die ja das Negativ zur Epidermis bildet und daher deren Einsenkungen mitmacht und zwischen ihnen Erhebungen stehen lässt, den Eindruck hervorruft, als ob ihr oberes Niveau nicht mehr zum unteren Niveau der Epidermis passe. Man hat unwillkürlich die Befürchtung, dass die Epidermis mit ihren Einsenkungen, wollte man sie auf die Cutis zurückdrücken, sich nicht mehr hineinlegen würde in die Vertiefungen der Cutis. Sie erscheint viel länger und gedehnter als jene. Man könnte nun diese Erscheinung damit erklären, dass die Schrumpfung der Conservirung beide Hautschichten nicht gleichmässig betroffen habe; die Cutis hat sich stärker zusammengezogen und dadurch

ist die Abhebung und der Unterschied in der Ausdehnung erfolgt. Bis zu einem gewissen Grade mag das zutreffen. Ich glaube aber nicht, dass die Contractionsfähigkeit der in diesem Alter schon recht faserigen und straffen Cutis so erheblich viel höher sein wird, als die der kernreichen Epidermis, deren lebhaftere Färbung ihre Lebensfrische documentirt. Dieser Zellenreichtum scheint mir es aber verständlich zu machen, dass die Epidermis stärker wächst als die Cutis und daher auch eine grössere Ausdehnung hat. Damit würden zugleich die vielen Falten verständlich, welche man so oft auf der Haut vom Embryonen und namentlich hier im Beutel der *Echidna* beobachtet. Die kleinen Erhebungen über Haaranlagen suchten wir auch auf die rasche Zellvermehrung in ihnen zurückzuführen.

Dass die Intensität des Wachsthumms an den verschiedenen Körperabschnitten und Organen in einem gegebenen Zeitmoment eine verschiedene ist, braucht nicht weiter aufzufallen. His¹⁾ hat nachgewiesen, dass sich der embryonale Körper in bestimmten Zeiten aus Zonen verschieden regen Wachsthumms zusammensetzen kann, und die Zusammenstellung von MEHNERT²⁾ beweist, dass auch in der Entwicklung und Ausbildung der einzelnen Organe eine bedeutende Variation platzgreifen kann.

Bei *Echidna* hat diese Variation vornehmlich die Haut betroffen, indem die Epidermis als ein Organ, das schon frühzeitig durch die Lieferung der mannigfachen Anhangsgebilde — Stacheln, Haare, Drüsen — zu grossen Leistungen herangezogen wird, sich in einer viel intensiveren Wachstumsperiode befindet als die Cutis. Sie nimmt daher eine grössere Ausdehnung an, die sich darin zeigt, dass mancherlei Wellen und Falten nach aussen entstehen, und dann bei künstlichen Eingriffen, z. B. bei der Conservirung, zur Lösung beider Hautschichten führt.

Vom Stadium 48 ist sonst noch nachzutragen, dass die Stacheln des Schwanzes ebenfalls schon angelegt sind, die Haaranlagen der Unterseite dagegen noch nicht. Sie nehmen vornehmlich die Seiten des Schwanzes ein und convergiren gegen die Mittellinie, so dass hier auch eine schmale, stachelfreie Gasse bleibt. Die äusserste Schwanzspitze, etwa die letzten 40—50 Schnitte sind frei von Stachelkeimen. Merkwürdigerweise sind die Stachelanlagen des Schwanzes in ihrem Wachsthum denen des Rückens vorausgeeilt; sie sind schon weit in die Tiefe gerückt, sodass man auf Querschnitten bereits 2 Reihen von Stachelquerschnitten über einander sieht, im nächstfolgenden Stadium 49 sogar schon 3 und 4 Reihen. Dagegen ist die Unterseite des Schwanzes auch bei diesem Embryo noch völlig frei von Haaranlagen, während sie in der Haut der Brust schon überall auftauchen.

Stadium 50. Die Fortschritte in der Entwicklung der Anlagen machen sich in erster Linie in ihrem Tiefen- und Breitenwachsthum bemerkbar. Es haben aber nicht beide Anlagen, der Stacheln und der Haare, gleichmässig zugenommen, sondern die Anlagen des Rückens treten vor denen des Bauches deutlich hervor und machen sich als Anlagen der Stacheln kenntlich. Die histologischen Veränderungen sind nicht bedeutend. Vereinzelt beginnt sich die Ausbildung eines centralen Stachelschaftes bemerkbar zu machen. Auch umgibt den ganzen Epithelkeim eine lebhafte Wucherung der Cutiszellen, welche an seiner Basis besonders auffällig ist und stellenweise zur Einstülpung einer mächtigen Papille geführt hat. Letztere tritt an den Haaranlagen der Bauchseite noch nicht hervor, obschon auch hier schon der bindegewebige Haarbalg angelegt ist.

Zwischen den Stachelanlagen des Rückens treten immer noch neue, junge Anlagen auf (Fig. 6), welche sich meistens im ersten Stadium einer Epithelknospe befinden. Obschon sie bestimmte, meist ziemlich gleiche Abstände innezuhalten scheinen, lassen sich doch keine Beziehungen zu den älteren Anlagen

1) W. HIS, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.

2) E. MEHNERT, Die individuelle Variation im Wirbelthierembryo. Eine Zusammenstellung. Morphologische Arbeiten, Heft 2, V. Band, 1895.

nachweisen, sie liegen ebenso wie diese einzeln für sich, und eine Gruppenbildung tritt nirgends hervor. Dasselbe lässt sich von den Haaren der Bauchseite sagen (Fig. 7); auch hier schieben sich vereinzelt neue Anlagen zwischen die älteren, aber ohne jegliche Gruppierung zu ihnen.

Alle diese Keime möchte ich als die Anlagen der stärkeren Mittelhaare ansprechen und auch in den eben erst als Epithelknospen in die Erscheinung tretenden Anlagen nur das Auftauchen fernerer Mittelhaare erblicken, welche sich mit dem Grösserwerden des Embryos zwischen die ersten, nunmehr auseinandergerückten Haare schieben. Die seitlichen Nebenhaare der Haargruppen sind noch nicht angelegt. Bezüglich der neu auftretenden Anlagen des Rückens ist die Erklärung schwieriger. Sind es die Anlagen kleiner Stacheln oder der Mittelhaare jener Haargruppen, welche, wie wir sahen, am erwachsenen Thier überall zwischen dem Stachelkleid des Rückens auftauchen? Eine Entscheidung können erst die späteren Stadien geben; ich möchte aber auch jetzt schon die Vermuthung aussprechen, dass es der Mehrzahl nach Stacheln, vereinzelt aber auch schon Haare sein können. Bei dem ausserordentlich mächtigen Stachelkleid, welches so sehr vor den Haaren prävalirt, dass sie bei den meisten Thieren gar nicht sichtbar sind, wird die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass sich diese auch erst später als die Stacheln entwickeln, zumal das Haarkleid an der Bauchseite und an der Unterseite des Schwanzes auch erheblich viel später sich anlegte.

Am Schwanze lernten wir schon bei dem vorigen Stadium eine regelrechte Anordnung der Stachelanlagen kennen, indem die neuen Anlagen sich allemal in der Mitte zwischen je zwei älteren Anlagen einsenkten. Diese Gruppierung ist im Stadium 50 noch schöner ausgeprägt. Die Stacheln stehen in alternirenden Längsreihen.

Für die weitere Entwicklung der Integumentalorgane ist der nächstfolgende von SEMON abgebildete Embryo 51 weniger wichtig als ein etwas grösseres Stadium, welches zwischen den abgebildeten Embryonen 51 und 52 steht und daher am besten als Stadium 51a bezeichnet werden mag. Den Fortschritt vermag man schon äusserlich bei der Inspection des ganzen Embryos mit blossem Auge wahrzunehmen. Die Stachelanlagen des Rückens präsentiren sich deutlich als schwarze Pünktchen, da die Verhornung des Stachels und die Ablagerung von Pigment schon begonnen hat. Der Unterschied zwischen den grossen und kleinen Stacheln tritt dabei schon scharf zu Tage (s. Textfigur 1 p. 203). Erstere sind dunklere, schärfere Pünktchen und liegen in regelmässigen Abständen weit auseinander. Dazwischen sieht man dichter und weniger regelrecht die Anlagen der kleinen Stacheln als feinere Pünktchen. Die Schärfe aller Pünktchen nimmt von der Mitte des Rückens nach den Seiten zu, so dass hier schon deutliche Längsreihen in die Augen springen. Die Haaranlagen der Bauchseite sind nur mit der schärfsten Lupe wahrzunehmen.

Die mikroskopische Untersuchung der Hautschnitte bestätigt diese makroskopische Beobachtung und ergiebt, dass die Anhäufung des Pigments besonders in den grossen Stachelanlagen, den an weitesten vorgeschrittenen, stattgehabt hat und zwar zunächst erst in der unteren Partie. Die Verhornung hat aber schon in der ganzen Stachelanlage eingesetzt und ist bis zum Rande der Epidermis vorgedrungen; sie betrifft die centralen Zellenlagen, deren Kerne geschwunden sind und deren Zellen keinen Farbstoff mehr angenommen haben. Eine weitere Pigmentansammlung finden wir in den oberen 2—3 Zellreihen des Str. lucidum, während das an vielen Stellen abgehobene Str. corneum noch völlig pigmentfrei ist.

Die Haare der Unterseite sind wiederum gegen die Stacheln zurückgeblieben. Die Ausbildung des Haarschaftes nimmt kaum ihren Anfang, und die Entwicklung des Pigments liegt noch eine Periode zurück. Es ist noch nicht bis an die Oberfläche der Epidermis ins Str. lucidum vorgedrungen, sondern füllt erst die untersten Zellreihen des Str. Malpighii, zum Theil erst den oberen Rand der Cutis, seinen Entstehungsbezirk.

Haben auch somit histologische Veränderungen an den Stachel- und Haaranlagen Platz gegriffen, die beide gefördert und ihnen ein verschiedenes Aussehen verliehen haben, so ist doch andererseits der ganze

Ausbildungsprocess auf einer Stufe stehen geblieben, die bereits der Embryo 50 einnahm, eine Stufe, die man als „Stachel- und Haaranlage als Einzelorgan“ bezeichnen könnte. Ueberall lagen bisher die Stacheln wie die Haare einzeln und zeigten noch keine Neigung zur Gruppenbildung. Diese Periode hat nunmehr mit dem Embryo 51a ihr Ende erreicht, und wir können ihren Entwicklungsgang vom Embryo 46 bis 51a kurz dahin zusammenfassen, dass die knospenartige Wucherung der basalen Zellenlage der Epidermis (p. 205) allmählich in die Tiefe wächst und sich schon sehr bald durch ihre verschiedenartige Dicke und Länge auf dem Rücken als Stachel- und auf der Bauchseite als Haaranlage zu erkennen giebt. Um diese Anlagen liefert eine Zellwucherung der Cutis einen bindegewebigen Stachel- resp. Haarbalg, welcher an seiner Basis die Stachel- resp. die Haarpapille entstehen lässt und sich in die Anlage einstülpt. Die Papille ist somit erst nach der Einsenkung des Epithelkeimes entstanden und nicht zu vergleichen mit den primären Cutispapillen, die auf der Haut mancher Säugethierembryonen Höckerchen hervorrufen. Ihre Bedeutung ist eine ausschliesslich ernährende für den wachsenden Stachel und das wachsende Haar. Es beginnt alsdann im Innern der Anlagen die Ausbildung des Stachel- und Haarschaftes und die Anhäufung von Pigment.

Wir kommen nunmehr zur zweiten Periode in der Entwicklung des Integumentes des Ameisenigels, in welcher die Haare aus ihrer Einsamkeit als Einzelorgan gleichsam heraustreten in einen grösseren Wirkungskreis und einen bedeutungsvollen Mittelpunkt darstellen für eine Gruppe von Anhangsgebilden, Nebenhaare und Drüsen, welche nicht nur in engster topographischer Beziehung mit ihnen stehen, sondern sogar ontogenetisch aus ihnen hervorgegangen sind. Es sind die Haare einer Haargruppe nicht nur die Glieder einer Gemeinde, welche sich um ein Oberhaupt gruppieren, sondern sie bilden eine Familie, in der sich die Nebenhaare um das Mittelhaar, wie die Kinder um ihren Vater schaaren.

Diese zweite Periode, in welcher die Ausbildung der erwähnten Haargruppen erfolgt, ist die phylogenetisch wichtigere. Es spielen sich nämlich in ihr ontogenetische Prozesse ab, an welche sich Vergleiche und Betrachtungen anknüpfen lassen, die für die ganze Auffassung der Phylogenie der Integumentalorgane von grosser Bedeutung sind.

Schon beim Embryo 51a sieht man auf Schnitten, welche der Beutelgegend entnommen sind (Fig. 8), einige Haaranlagen an ihrem oberen Ende seitliche Ausstülpungen treiben, welche den Anlagen von Talgdrüsen ähnlich sehen und daher zunächst für diese gehalten werden müssen. Jedoch musste bei der fortschreitenden Entwicklung dieser seitlichen Sprossen auffallen, dass sie eine ausserordentliche Länge annehmen und fast ebenso weit in die Cutis hineinrücken, wie der erste Haarkeim, aus dem sie entsprungen sind. Auf jeden Haarfollikel kommen zwei solcher Ausstülpungen, die sich von ihm nur durch die geringere Dicke und Länge unterscheiden. Auf Querschnittsserien trifft man daher 3 getrennte Querschnitte, die nicht weit unter der Epidermis in einander fliessen und durch einen gemeinsamen Hals mit der Epidermis verbunden sind. Diese Gruppierung ist eine allgemeine; man trifft überall diese Dreiergruppen, die sich um so schöner ausnehmen, als ihre Reihen mehr oder weniger alternierend angeordnet sind. Die Bilder erinnern sehr an die Haargruppen, wie ich sie für den Schwanz der Muriden abgebildet habe (96), und lassen somit einigen Zweifel entstehen an der Richtigkeit ihrer Deutung als Anlagen der Talgdrüsen. Diese Zweifel mussten noch an Boden gewinnen, als sich fand, dass vereinzelt Anlagen schon mehr als zwei solcher Sprosse getrieben haben (Fig. 10), 4 bis 5, und dass ihre Zahl mit dem Wachsthum der Embryonen stetig zunimmt. Als nun aber diese Anlagen sehr bald in ihrem Innern zu verhornen begannen und an ihrer Basis von einer Papille eingestülpt wurden, da konnte kein Zweifel mehr daran sein, dass in ihnen keine Drüsenanlagen

zu erblicken sind, sondern die Anlagen der Nebenhaare. Die Haargruppen kommen demnach bei *Echidna* dadurch zu Stande, dass der erste Haarkeim an seinem oberen Ende Sprossen treibt, die zur Bildung von Nebenhaaren führen.

Diese Vermehrungsweise der Haare durch Sprossenbildung des ersten Epithelzapfens könnte bei oberflächlicher Betrachtung zunächst befremden, ist aber sehr verständlich, sobald man sich klar macht, dass der Epithelzapfen genau denselben Bau besitzt wie das Stratum Malpighi der Epidermis, aus welcher er sich eingesenkt hat. Die Haare können demnach ebenso gut aus der Epidermis selbst, wie auch aus einem schon als Haarbalg differenzirten Theile der Epidermis hervorgehen. Zudem ist dieser Vermehrungsmodus nicht absolut neu; schon DE MEIJERE (94) war der Ansicht, dass sich bei einigen Haargruppen die Follikel der Beihaare von Anfang an als Anhänge des Hauptfollikels entwickelt haben müssten. Es war ihm aufgefallen, dass, während bei den meisten Haarbündeln der allgemeine Follikel sehr kurz ist und nur die oberen Enden der Haarfollikel auf einer kurzen Strecke vereinigt sind, bei einer zweiten Art von Bündeln, die sich besonders bei den Carnivoren entwickelt fanden, ein langer allgemeiner Follikel vorhanden ist, der sich in seinem untern Ende in gerade so viel kleinere Follikel ausstülpt, als Haare aus der Balgöffnung heraustreten. Er unterschied diese Bündel, bei denen die Follikel der Beihaare „wie eine Art Knospen am Follikel des Stammhaares entstanden zu sein scheinen“, als echte Bündel im Gegensatz zu den falschen Bündeln, die durch Vereinigung ursprünglich getrennter Follikel entstanden sind. Obschon DE MEIJERE diesen Entstehungsmodus ontogenetisch nicht beobachten und beweisen konnte, hatte er ihn aus der Form der Bündel doch richtig geschlossen und auch bezüglich der phylogenetischen Deutung dieser Haarbündel das Richtige getroffen, indem er die echten Bündel als primitiver ansieht, in denen die Haare seit ihrem ersten Auftreten mit ihren Stammhaaren verbunden gewesen sind.

MAURER (95) hat dann einige Zeit später gefunden, dass beim Hund in der That die Haarbündel in der von DE MEIJERE vermutheten Weise entstehen. Aus dem Mittelhaarfollikel sprossen seitliche Nebenfollikel und zwar entweder jederseits einer, so dass eine Gruppe aus 3 Haaren entsteht, einem Mittel- und 2 Nebenhaaren, oder jederseits mehrere, so dass 3—6 Nebenhaare gebildet werden.

Dieser Befund war für MAURER sehr wichtig.

Ausser den Haargebilden giebt es nur eine einzige Art von Epidermoidalorganen, welche sich durch Theilung aus sich selbst heraus vermehren und deren Theilungsproducte dabei den ganz gleichen Bau zeigen, wie ihn der erste Mutterkeim besitzt. Das sind die Hautsinnesorgane der wasserlebenden, niederen Wirbelthiere. Die Gruppenstellung dieser Organe ist ebenfalls die Folge ihrer Vermehrung durch Theilung. Aus diesen Hautsinnesorganen versuchte MAURER bekanntlich auf Grund der Uebereinstimmung in der Entwicklung, in dem Verhalten der Nerven und Papillen und in dem Bau der Wurzelscheiden oder des Haarschaftes die Entstehung der Haare abzuleiten. Diese Hypothese erhielt eine ungemein schwerwiegende oder gar wohl die schwerwiegendste Stütze, als es ihm gelang, auch bei den Haargruppen den gleichen Entstehungsmodus zu finden, wie bei den Hautsinnesorganen. MAURER hat mit Recht auf die hohe Bedeutung dieses einen Befundes genügend hingewiesen, nicht nur weil er das wichtigste Glied in der Kette seiner Beweisgründe ausmachte, sondern auch weil er einen ganz fundamentalen Unterschied gegenüber den Schuppen- und Federgebilden, welche niemals eine solche Vermehrungsweise zeigen, festlegte.

Allerdings stand dieser Befund beim Hunde ganz isolirt und man hätte leicht einwenden können, dass auch, da doch alle Säugethiere mit gleichem Haarkleid bedeckt sind, noch andere Formen, namentlich tiefer stehende, sich in der Entwicklung ihrer Haargruppen ebenso verhalten müssten wie der Hund. Diesem Bedenken ist jedoch entgegenzuhalten, dass erstlich nach DE MEIJERE's umfassenden Untersuchungen das Haarkleid der Säugethiere in den einzelnen Gruppen, ja sogar bei nahe verwandten Arten in seiner An-

ordnung und Gruppierung recht verschieden und stellenweise sehr complicirt ist, und dass zweitens bisher die Entwicklungsgeschichte der Haare nur bei verschwindend wenigen Gruppen genau studirt ist und ganz grosse Ordnungen, so z. B. die Monotremen und Marsupialier, noch gar nicht in Angriff genommen sind, was wohl in der schwierigen Beschaffung geeigneten Materials seinen Grund hat. Namentlich die Monotremen, die niedrigst organisirten Säugethiere, die in ihrer ganzen Organisation primitive Charaktere bewahrt haben, müssten doch in ihrer Ontogenese eine Recapitulation des phylogenetischen Weges, den die Haare einmal bei ihrem ersten Auftreten genommen haben, durchmachen. Aber ihre Hautgebilde wurden ja gerade, wie wir in der Einleitung sahen, als besonders complicirt und secundär angesehen! Um so mehr musste es überraschen, dass *Echidna* in der Entstehung ihrer Haargruppen trotzdem noch ein so primitives Verhalten zeigt, dass es den innigen Anschluss der Haare an die Hautsinnesorgane der Amphibien gestattet. Es ist diese Thatsache meines Erachtens doppelt werthvoll; erstens, weil sie mehr als der isolirte Befund beim Hunde geeignet ist, MAURER's Hypothese zu stützen, und zweitens, weil sie zeigt, dass *Echidna* trotz der Specialisirung ihres Stachelkleides noch primitive Charaktere bewahrt hat.

Ich halte daher die Entstehung der Haargruppen durch Theilung oder Sprossung aus der Anlage des Mittelhaares für den wichtigsten Befund in der Entwicklungsgeschichte der Haut von *Echidna*, um so mehr, als gerade in diesem Punkte MAURER's Hypothese scharfe Angriffe widerfahren hat. KEIBEL (96) sagt neuerdings in seinem Referat über die „Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder“, es ständen die von verschiedenen Autoren bestätigten Angaben, dass sich neue Haare auch noch in späterer Zeit vollkommen selbständig anlegen können, sowie meine Befunde am Schwanze der Muriden, wo die seitlichen Haare der Dreihaargruppen nicht durch Theilung von den Haarkeimen des Mittelhaares aus, sondern selbstständig rechts und links von dem zuerst entstandenen Mittelhaar sich anlegten, mit MAURER's Ableitung der Gruppenbildung der Haare in directem Widerspruch. Meiner Ansicht nach ist dieser Widerspruch aber gar nicht vorhanden.



Fig. 3. Schematische Darstellung der Loslösung der Nebenhaare vom Mittelhaar.

Wenn wir auch die Gruppenbildung der Haare durch Theilung, sowie ihre alternirende Anordnung als primitive Zustände betrachten, die histogenetisch einen innigen Anschluss an die Hautsinnesorgane, topographisch an das Schuppenkleid niederer Wirbelthiere, Amphibien- oder Reptilienanhnen, gestatten, so brauchen doch diese primitiven Zustände durchaus nicht bei allen Säugethieren erhalten zu sein. Mag auch im Allgemeinen nach dem biogenetischen Grundgesetz die Ontogenie eine Recapitulation des phylogenetischen Processes, den ein Organ bei seinem ersten Auftreten durchgemacht hat, geben, so muss doch diese Recapitulation immer geringer und unvollkommener werden, je mehr sich die betreffenden Thiere von ihren Ahnen entfernen, zumal noch in der Entwicklung des Thieres neue Erscheinungen auftreten, welche an der Verwischung der Recapitulation mitarbeiten.

Ursprünglich entstanden die Haargruppen durch Theilung aus einer einheitlichen Anlage. Ihre Vertheilung über den Körper war geregelt durch die Schuppen, welche den Haargruppen ihren Platz am hinteren freien Rande der Schuppen anwiesen. Mit dem allmählichen Rückgange des Schuppenkleides gewannen die Haare an Ausdehnungsmöglichkeit. Sie waren nicht mehr an die Schuppen gebunden, konnten sich über den ganzen Körper verbreiten und verloren ihren Gruppencharakter. Die Ausdehnung zeigte sich zunächst darin, dass sich die Nebenhaare, die zuerst wie Knospen am Follikel des Mittelhaares sassen, mehr und mehr vom Mittelhaar ablösten (Textfigur 3). Die Knospen rückten immer mehr nach oben, nach der Epidermis

zu und wurden schliesslich ganz vom Mittelhaar abgelöst. Ganz gleichgültig, ob die Loslösung zum ersten Mal bei der Anlage der Haare erfolgt ist oder zuerst die ausgebildeten Haare betroffen hat — die Nebenhaare erwarben sich das Recht, sich anstatt von dem Keim des Mittelhaares selbständig von der Epidermis aus anzulegen. Die autonomen Bestrebungen der Haare führten dann weiter zu einer allgemeinen Ausbreitung, einer Multiplication, die auch auf der übrigen Haut Haare entstehen liess, welche nicht mehr mit den Haargruppen in Beziehungen standen. Je mehr sich nun das Haarkleid ausbreitete und verdichtete, desto mehr schwand die regelmässige Anordnung, und die Längsreihen wurden undeutlich. So giebt es heute eine Anzahl von Säugethieren, deren Haare keine besondere Anordnung mehr erkennen lassen. Die meisten zeigen aber noch die charakteristische Anordnung in alternirenden Gruppen.

Einen ähnlichen Vorgang kann man bei den tubulösen Drüsen der Haut constatiren. Ursprünglich mündeten die Drüsen in die Haarfollikel, wie es bei der überwiegenden Mehrzahl der Säugethiere noch heute geschieht. Nur bei einigen wenigen Thieren sind sie im Laufe der Zeit selbständig geworden und münden direct in die Haut ein. Während also der primitive Zustand hier noch vorherrschend ist und die Unabhängigkeit vom Haar nur ausnahmsweise vorkommt (bei *Talpa*, *Sus*, *Hippopotamus*, mehreren Affen und dem Menschen [DE MEIJERE]), verhält es sich mit der Entstehung der Haargruppen durch Sprossung gerade umgekehrt. Nur wenige Formen (soweit bisher bekannt, *Echidna* und *Canis familiaris*) haben den primitiven Zustand bewahrt, bei den meisten legen sich die Nebenhaare direct an. Wir wissen aber, dass auch dort die Mittelhaare meist zuerst, also vor den Nebenhaaren auftreten und diese seitlich dicht neben ihnen erscheinen. Es spricht aber das noch lange nicht gegen die MAURER'sche Ableitung des Haares, denn gerade bei einem niedrigsten Säugethiere, *Echidna*, wiederholt die Ontogenese noch heute den phylogenetischen Entwicklungsgang. Von anderen höher stehenden Thieren kennen wir denselben Process nur vom Hund. Ich bin aber überzeugt, dass sich auch bei anderen Formen, sowohl tiefer wie höher stehenden, noch dieselben Verhältnisse nachweisen lassen werden, wenn nur erst mehr darauf geachtet wird. Warum sich gerade bei einem Carnivoren ein solch primitiver Zustand erhalten hat, ist nicht einzusehen. Wir finden auch keinen Grund dafür, dass gewisse Säugethiere ein Schuppenkleid tragen, während andere, ganz nahe verwandte Arten mit ähnlicher Lebensweise keine Schuppen haben. Es kann nicht weiter auffallend sein, dass ein höher stehendes Thier in einem Punkte einen primitiveren Zustand bewahrt hat, als ein im Allgemeinen für tiefer organisirt geltendes Thier. Wir kennen dafür mehrere Beispiele; ich erinnere z. B. an die Chorda dorsalis und das vorwiegend knorpelige Skelet der Dipneusten.

Die selbständige Anlage der Nebenhaare am Schwanze der Muriden spricht ferner bei näherer Betrachtung durchaus nicht gegen MAURER, wie KEIBEL annehmen wollte. Fig. 18 meiner Arbeit (Jenaische Zeitschrift, Bd. XXX, Taf. XXVIII) zeigt unter 12 Haaren einer Schuppenreihe 4, welche 2 Haarschäfte in einem gemeinsamen Haarbalg aufweisen. Ich habe damals nicht weiter darauf geachtet, weil ich in der genannten Arbeit nicht auf die MAURER'sche Hypothese eingegangen bin, und erwähnte nur kurz, dass man darin vielleicht auch einen Ausdruck der überreichen Hornbildung am Rattenschwanze erblicken könnte. Jetzt aber nach MAURER's Befund beim Hund und nach dem meinigen bei *Echidna* bin ich überzeugt, dass die 4 kleinen Haarschäfte durch Sprossung aus dem grösseren, älteren hervorgegangen sind. Ich habe meine Schnittserie durch die Rattenhaut noch einmal daraufhin durchgesehen und fand, dass sich hier gerade sehr schön das Selbständigwerden der Nebenhaare in der oben (S. 214) angedeuteten Weise verfolgen lässt. Fast allgemein legen sich die Nebenhaare direct von der Epidermis aus an. Am Schwanze sind sie schon ziemlich weit vom Mittelhaar abgerückt und unterscheiden sich auch nicht sonderlich von ihm durch ein dünneres Caliber. Am Kopfe aber ist die Gruppierung noch eine viel innigere. Die Nebenhaare gehen allerdings auch von der Epidermis aus, aber sie liegen dicht neben dem Mittelhaar und sind viel schwächer als dieses.

Zwischen den einzelnen Gruppen ist ferner ein gewisser Zwischenraum, wodurch die Gruppen viel schärfer hervortreten. Nun fand ich aber auch Gruppen, bei denen die Nebenhaare hart am Mittelhaar, in dem Winkel, welchen dieses mit dem unteren Rande der Epidermis bildet, angelegt waren. Die Keime der Nebenhaare sind hier schon weit nach oben gertickt, aber noch nicht völlig vom Mittelhaarkeim getrennt. Solche Bilder lassen mit Sicherheit schliessen, dass einstmals auch hier die Nebenhaare durch Sprossung aus dem Mittelhaar hervorgegangen sind. Das spricht also entschieden für MAURER!

Zu der Sprossenbildung der Haare bei *Echidna* tritt noch eine andere Thatsache hinzu, welche nicht minder wichtig zu sein scheint. Es ist dies die Anordnung der Haare und Stacheln in Längsreihen. Wie bei der Besprechung der Haut des erwachsenen Thieres erwähnt wurde, lassen sich an den Haarbündeln der Bauchseite noch auf kürzere Strecken Längsreihen erkennen, weshalb DE MEIJERE glaubt, dass hier das einfachste Verhältniss vorliege. Auf dem Rücken stehen die grossen Stacheln in Längsreihen, die man besonders schön an einer lebenden *Echidna* sehen kann. Diese Längsreihen treten bei Embryo 53, bei dem die Stacheln die Haut schon theilweise durchbrochen haben, deutlich zu Tage. Die Stacheln sind aber nicht auf dem ganzen Rücken sichtbar, sondern nur an den Seiten des Körpers, und unter den 3—4 Längsreihen, welche man hier schon constatiren kann, sticht jederseits eine besonders in die Augen, weil ihre Stacheln viel stärker und länger sind als die der übrigen. Sie verläuft nicht weit oberhalb der Grenze, an der Stachelkleid des Rückens und Haarkleid des Bauches in einander übergehen. Es entsteht dadurch eine überraschende Aehnlichkeit mit den Längsreihen der Hautsinnesorgane niederer Wirbelthiere!

Auch die kleinen Stacheln sind hier an den Seiten schon mehr sichtbar als auf dem Rücken, sie nehmen von den Weichen nach der Mitte des Rückens allmählich an Deutlichkeit ab. Während aber beim erwachsenen Thier eine besondere Regelmässigkeit in ihrer Vertheilung nicht nachweisbar war, sind auch sie beim Embryo 53 in deutlich hervortretenden Längsreihen geordnet; sie beginnen an den Seiten und verlaufen leicht gebogen nach dem Rücken zu. Die Embryonen bieten also hierin ein anderes Bild als die erwachsenen Thiere. Auch das ist bei der secundären Natur des Stachelkleides von *Echidna* sehr wichtig.

MAURER (95) fasst die Reihenbildung in der Anordnung der Säugethierhaare als Reste der regelmässigen Anordnung der Hautsinnesorgane bei Amphibien auf. „Dass es sich hier um ein den Haaren primär zukommendes Verhalten handelt, ergiebt die Thatsache, dass ausser bei Monotremen dieser Zustand bei allen Säugethieren besteht“ (p. 313). Um so wichtiger war es nun, dass *Echidna* trotz seines specialisirten Kleides noch embryonal diese charakteristische Reihenanordnung zeigt. Freilich sind es besonders die Stacheln; aber ich habe oben schon erörtert, dass ich mit DE MEIJERE die Stacheln als stark entwickelte Stammhaare auffasse, in denen die ganze Haargruppe aufgegangen ist. Obschon in den Haargruppen grosse Veränderungen vor sich gegangen sind, haben sie doch ihre ursprüngliche Anordnung bewahrt oder aber vielmehr konnten sie gerade infolge dieser Veränderungen die Reihenanordnung besser bewahren. Denn bei gruppenbildenden Organen, bei denen die Möglichkeit einer Ausbreitung viel grösser ist als bei einem Einzelorgan, hätte es viel eher zu einer Verwischung der Längsreihen kommen können als bei den starren Stacheln. Diese sind morphologisch die Mittelhaare der Haargruppen, in denen die Nebenhaare aufgegangen sind; sie haben daher auch topographisch die schöne Vertheilung der Mittelhaare, welche diese bei ihrem ersten phylogenetischen Auftreten hatten, innegehalten.

MAURER hat dann ferner auch besonders auf die Anordnung der Tasthaare am Kopf in Reihen, welche mit den Reihen der Hautsinnesorgane übereinstimmen, so grossen Werth gelegt. Davon ist aber bei *Echidna* nichts mehr zu finden, denn Tasthaare fehlen vollkommen, und ihren Dienst hat die in ihrer Form stark modificirte Schnauze mit ihren vielen Tastkörperchen übernommen. Schon früh ist die Schnauze zu ihrer späteren Form umgebildet, wie die SEMON'schen Abbildungen 51—53 zeigen. Somit haben sich

auch unter den Monotremen, deren Hautkleid von allen Autoren als ganz besonders specialisirt angesehen wurde, so dass MAURER es nicht als beweisend für seine Hypothese heranziehen konnte, bei näherer Untersuchung ihrer Entwicklungsgeschichte Thatsachen gefunden, welche zwischen beiden Extremen, den Hautsinnesknospen der Amphibien und dem Haarkleid der Säugethiere, vermitteln und daher ein bedeutungsvolles Wort für diese Ableitung des Säugethierhaares reden. Das Bedeutungsvolle liegt aber nicht in der Anlage der Haargruppen durch Sprossung aus der Anlage des Mittelhaares allein, auch nicht in der Anordnung der Stacheln in Längsreihen, von denen eine an den Seiten, der Seitenlinie vergleichbar, zuerst durchbricht, sondern beide Erscheinungen zusammengenommen liefern eine Stütze der MAURER'schen Hypothese.

Aber noch eine andere Erscheinung in der Entwicklungsgeschichte des Hautkleides von *Echidna* muss in diesem Stadium unser Interesse beanspruchen, weil sie geeignet ist, in ihrer Weise mindestens ebenso viel Licht auf die Phylognese dieses Hautkleides zu werfen, wie die besprochenen Haargruppen. Es sind dies kleine, runde, tuberkelartige Erhebungen, welche sich schon beim Embryo 52, namentlich aber beim Embryo 53 überall dem blossen Auge bemerklich machen (Fig. 11). Ist diese Erscheinung schon an und für sich auffällig, so gewinnt sie noch an Bedeutung durch die grosse Regelmässigkeit, welche die Tuberkel in ihrer Vertheilung innehalten, und durch ihre nicht zu leugnenden Beziehungen zu den Stacheln. Die Abbildung 11 zeigt ein Stückchen Haut von der Schultergegend des Embryos 53. Die Tuberkelchen liegen stets hinter den Stacheln, so dass diese mit ihren Spitzen über sie hinwegragen. Es scheinen nun aber besonders die grossen Stacheln von ihnen bevorzugt zu sein, und damit ergibt sich ja von selbst die Regelmässigkeit ihrer Anordnung. In der Figur 11 sieht man nur wenige Tuberkel hinter kleinen Stacheln liegen und nur ein einziger (unten links) liegt ganz isolirt, ohne Beziehung zu einem Stachel zu haben. Die Abbildung giebt ein gutes Bild dieser Verhältnisse, denn auch auf dem übrigen Körper trifft man ganz dieselbe Gruppierung. Unter den Tuberkeln überwiegt nun bei weitem die Zweizahl; meistens liegen 2 solcher runder Erhebungen hinter einem Stachel, von denen allerdings vielfach eine erheblich kleiner ist als die andere. Andererseits giebt es aber auch Einzel-Tuberkel und Gruppen zu mehreren, 3—5, die im Halbkreis um die Stacheln gelagert sind. Die stärksten Gruppen liegen aber immer hinter starken Stacheln. Mit diesen runden Erhebungen, die ich kurzweg Tuberkel genannt habe, ist der ganze Embryo bedeckt, die Oberseite sowohl wie die Unterseite, aber nicht überall gleichmässig. Auch kommt lange nicht auf jede Stachel- und jede Haargruppe eine Tuberkelgruppe. Sie sind zunächst, ebenso wie die Stacheln beim Durchbruch, an den Seiten des Körpers am schönsten ausgebildet und daher auch am deutlichsten. Nach dem Rücken zu werden sie ebenso schwächer, wie nach dem Bauche, doch in verschiedener Weise. Auf dem Rücken sind sie weniger sichtbar, weil sie unscheinbarer und kleiner sind und weil sie weiter auseinanderliegen. Doch ist ihre Gruppierung keine andere; höchstens sind mehr Einzel-Tuberkel zu treffen. Am Bauche dagegen überwiegen die Einzel-Tuberkel, und schon Zweiergruppen sind höchst selten. Die Vertheilung ist zudem viel ungleichmässiger, da bestimmte Beziehungen zu den Haaren, deren verhornten Schaft man auch schon als feines schwarzes Pünktchen durchschimmern sieht, nicht existiren. Ob diese in Wahrheit nicht existiren oder nur nicht weiter auffallen, vielleicht weil die Haare noch nicht das Niveau der Haut überragen, auch nicht eine so bestimmte Anordnung haben wie die Stacheln, und weil die Bauchseite stark gefaltet und geringelt ist, das lässt sich schlecht entscheiden.

Diese Tuberkel bedecken ebenso die Vorderseite der Extremitäten, den Kopf und den Schwanz. Letzterer ist besonders dicht mit ihnen bedeckt. Sie erscheinen zuerst im Stadium 52, sind aber hier noch

nicht so scharf ausgebildet wie im Stadium 53. Ihre ausserordentlich regelmässige Vertheilung über den ganzen Körper und ihre Lagebeziehungen zu den Stacheln deuten schon darauf hin, dass ihnen eine grössere Bedeutung beizumessen ist als etwaigen zufälligen Bildungen auf der Haut des Ameisenigels. Um diese Bedeutung zu ergründen, habe ich zunächst Stückchen Haut mit Einzel-Tuberkeln und mit Tuberkelgruppen herausgeschnitten und nach vorheriger Zeichnung in Schnittserien zerlegt. Solche Schnitte (Fig. 12 und 13) ergeben, dass die Epidermis auf diesen Erhebungen keinerlei Veränderung erlitten hat; sie unterscheidet sich weder durch ihre Dicke noch durch ihre Zellenlagen von der übrigen Epidermis. Dagegen hat sich die Cutis an solchen Stellen zu verhältnissmässig breiten Erhebungen aufgeschwungen, in denen ihre Zellen viel zahlreicher und dichter liegen als anderswo. Diese Cutisbildungen überragen mit ihrer oberen Grenze noch das allgemeine Niveau der Hautoberfläche. Sie sind einem activen Vorgang der Cutis entsprungen und somit echte Cutispapillen. Hier haben wir jene vielbesprochenen Höckerchen, die „primären Cutispapillen“ vor uns, welche auf der Haut so mancher Säugethierembryonen auftreten (GOETTE, FEIERTAG) und in nahen topographischen Beziehungen stehen mit den Haar- und Stachelanlagen. Sie sind die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides. Für diese Deutung spricht in erster Linie ihre regelmässige Anordnung und Vertheilung über den ganzen Körper. An mikroskopischen Schuitten allein würde, wenn auch die Cutis starke Zellwucherung zeigt, die regelmässige Anordnung bei den mannigfachen Falten und Runzeln nicht zu erkennen gewesen sein. In diesem Falle hat die äussere Inspection wesentlich zur Deutung der Befunde beigetragen. Zweitens spricht dafür ihre innige Beziehung zu den Stacheln. Die Höckerchen zeigen ja allenthalben bei Säugethierembryonen eine Beziehung zu den Haaren dadurch, dass Haaranlagen auf ihnen entstehen. Aber es giebt genug Höckerchen ohne Haaranlagen, und nirgendwo ist ihre Gruppierung zu diesen eine so regelrechte wie bei *Echidna*.

Die bisher besprochene Periode in der Entwicklung des Hautkleides des Ameisenigels hatte uns mit ihren eigenartigen Erscheinungen in der Entstehung der Haargruppen und der Vertheilung der Stacheln in Längsreihen auf die Ableitung des Haares als Einzelorgan aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere geführt. Nunmehr bringt uns die Deutung der Tuberkelchen als die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides auf die Frage nach den phylogenetischen Beziehungen zwischen Haar und Schuppe.

Wo Haare und Schuppen an Säugethieren gleichzeitig neben einander vorkommen (*Manis*, *Dasybus*, an den Schwänzen verschiedener Thiere), sitzen die Haare auf oder unter dem hinteren Rande der Schuppen. Auch dort, wo keine Schuppen mehr vorhanden sind, weist die Anordnung der Haargruppen fast allgemein noch auf ihr früheres Vorhandensein hin. Das ist durch ein reichliches Material in vielen sorgfältigen Arbeiten zur Genüge erwiesen und von allen Autoren einwandsfrei anerkannt worden. Freilich sind diese Beziehungen nur topographischer Natur, wie MAURER mehrfach betont hat und worin ich ihm schon anderwärts zugestimmt habe. Aus allen diesen Arbeiten geht mit Bestimmtheit hervor, dass die Vorfahren der Säugethiere unter schuppentragenden Ahnen zu suchen sind, welche unter dem Schutze der Schuppen Haare entwickelten.

Dafür, meine ich, liefern uns die Cutispapillen bei *Echidna*, die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides, noch eine neue Stütze, die deshalb von Wichtigkeit ist, weil sie an primitiven Formen, welche der Ahnenform nahe stehen, gefunden wurde. Bisher war es nämlich noch nicht möglich, gerade diese tiefstehenden Thiere zum Beweise in dieser Frage heranzuziehen. Man hielt die Haut für secundär modificirt, und das ist sie ja auch insofern, als ich die Stacheln mit DE MEIJERE und MAURER als starke Stammhaare resp. Haargruppen auffasse. Diese secundäre Veränderung finden wir aber auch in den Resten des Schuppenkleides wieder, die auch nicht in der typischen Weise zu den Stacheln liegen wie bei anderen Thieren. Die Höckerchen liegen unter, d. h. hinter den Stacheln, nicht aber die Stacheln unter ihnen.

Ich glaube aber, diese Lage lässt sich leicht verstehen, wenn man bedenkt, dass die Stacheln ausserordentlich kräftige Gebilde sind, welche bei ihrer Entwicklung viel Material für sich beanspruchen und bei deren Befestigung die Cutis schon frühzeitig stark betheiligt ist, da sie tief in die Cutis hineinwurzeln. An diesen Stellen traten neue und schwerere Aufgaben an die Cutis heran; sie musste sich ihnen anpassen und ihre ganze Kraft zusammennehmen, um ihnen gewachsen zu sein. Daher mussten alle nebensächlichen Dinge, und das wurden ja die Schuppen und ihre Rudimente mit der weiteren Ausbildung des Haar- und Stachelkleides, der einen grossen Aufgabe geopfert werden. Wir sehen dies auch daraus, dass sich vor einem stärkeren Stachel stets ein grösserer, völlig stachelfreier Bezirk findet. Hier schwanden die Schuppenrudimente gänzlich, während sie hinter den Stacheln, in einem für die Cutis weniger arbeitsreichen Bezirk, erhalten bleiben konnten. Nur ganz vereinzelt fand ich einige Tuberkel, unter denen ein kleiner Stachel hervortrat; hier ist also der ursprüngliche Zustand noch mehr bewahrt geblieben. Es wird ja hier auch die Cutis nicht so sehr in Anspruch genommen, wie bei den grossen Stacheln. In der Periode vor der Umwandlung des Haarkleides in die starren Stacheln werden die Schuppenrudimente allenthalben viel mehr erhalten gewesen sein, als dies heute der Fall ist. Die Thiere haben keinesfalls ihr Schuppenkleid verloren und dann erst Haare entwickelt, sondern die Haare traten unter dem Schutze der Schuppen auf. Mit der fortschreitenden Ausbildung der Stacheln schwanden die Schuppenreste aus dem angeführten Grunde mehr und mehr, namentlich an solchen Stellen, wo die starken Stacheln besondere Anforderungen an die Cutis stellten.

Während sich nun die Lage der kleinen, runden Erhebungen durch die secundären Veränderungen, von denen die Haut betroffen ward, verstehen lässt, ist ihre Form und ihre verschiedenartige Zahl nicht so leicht damit in Zusammenhang zu bringen. Ihre Zahl wechselt ebenso wie ihre Grösse, ihre Form ist dagegen durchweg rund, meist sogar kreisrund, bei den grösseren sowohl wie bei den kleinen Höckern. Aus dieser runden Form darf man wohl nicht auf runde Schuppen der Vorfahren schliessen. Sie würden zu schuppenfreie Zwischenräume zwischen sich fassen und daher keinen dichten Panzer darstellen. Auch sind die Schuppen anderer Säugethiere viereckig oder polygonal. Die wenigen Formen mit runden Schuppen haben keine kreisrunden Schuppen, sondern länglich-runde oder ovale. Es ist ferner wohl nicht jeder einzelne Tuberkel als Rest einer ehemaligen Schuppe anzusehen. Ich möchte vielmehr annehmen, dass jede Tuberkelgruppe für sich, seien es nun 2, 3 oder 4—5 Erhebungen, einer ehemaligen Schuppe, oder ich will lieber sagen einem ehemaligen Schuppenbezirk, entspricht. Diese Schuppen lösten sich mit der eintretenden Rückbildung in eine Anzahl kleinerer Bezirke auf, die Reduction, welche die Cutis ebenso oder vielleicht bei den grossen Stacheln noch mehr als die Epidermis betraf, liess eine einheitliche grosse Papille nicht mehr aufkommen. Es kam allmählich nur noch zu kleineren Erhebungen, die dann im Laufe der Zeit entsprechend der Zunahme des Stachelkleides immer schwächer an Umfang sowohl wie an Zahl wurden.

Der hier skizzirte Gang der Rückbildung des Schuppenkleides ist aus der Form und Vertheilung der runden Tuberkel am Embryo 53 unmittelbar abzulesen. Die vereinzelt liegenden Erhebungen sind als die am meisten von der Rückbildung betroffenen die kleinsten; in den Zweiergruppen ist der eine gewöhnlich erheblich viel kleiner als der andere, und die der Zahl nach stärksten Gruppen haben auch die grössten Erhebungen. Die grössten Gruppen liegen nun stets hinter einem starken Stachel gruppiert. Das hängt mit dem starken Stachel direct nicht zusammen, wohl aber indirect, weil gerade um einen solchen ein grösserer stachelfreier Bezirk bleibt, während zwischen den kleineren Stacheln, die dicht an einander schliessen, viel weniger Raum liegt. Hier wurden also die Schuppen und ihre Reste von den Umwälzungen, die sonst in der Haut vor sich gingen, weniger betroffen und konnten noch lange ein beschauliches Dasein fristen, während ihre mehr im regen Leben stehenden Brüder den Neuerungen Platz schaffen mussten und im Kampf

ums Dasein erlagen. Andererseits könnte in der Auflösung der Schuppen in kleinere Bezirke auch eine Rückkehr zu primitiven Verhältnissen zu erblicken sein, und die Schuppen könnten bei ihrem Schwunde denselben Process rückläufig durchgemacht haben, den sie bei ihrem ersten phylogenetischen Auftauchen genommen haben. Die Auflösung würde dann ein Fingerzeig sein für die Entstehung der grösseren Schuppen durch Verschmelzung aus einer Anzahl kleinerer.

Es erübrigt nun noch, die weitere Entwicklung der Haare und Stacheln, ihren histologischen Aufbau, zu verfolgen. Beim Embryo 52 sind schon am ganzen Körper, zwischen den Stacheln des Rückens, wie auf der unbestachelten Bauchseite, auf dem Kopfe wie auf dem Schwanze, jene besprochenen Haargruppen zu sehen, und alle sind in derselben gleichen Weise durch Sprossung aus der ersten Anlage des Mittelhaares entstanden. In diesem Alter tritt die regelmässige Vertheilung der Haare und Stacheln noch deutlich zu Tage (Fig. 10), was, wie wir eingangs sahen, beim erwachsenen Thier weniger auffällt. Es mag dies daher kommen, dass die Haare in ihrer ersten Jugend deutlich regelmässiger gestellt sind und später durch das verschiedenartige Wachsthum und durch die sich immer wieder dazwischen schiebenden Haargruppen diese Regelmässigkeit verwischt wird, oder aber dadurch, dass sie zwischen dem dichtem Haar- und Stachelkleid nicht so in die Augen springt. Dass jedoch diese regelmässige Vertheilung nicht absolut genau ist, zeigt Fig. 10 sehr schön. In der obersten Reihe sind zwei Querschnitte von Haargruppen getroffen und rechts davon statt einer dritten Haargruppe ein Stachelquerschnitt. Dann folgen zwei Reihen mit 4 und 2 Querschnitten von stärkeren Mittelhaaren, die weiter unten an ihrer Wurzel getroffen sind, dort, wo die noch kürzeren Follikel der Nebenhaare bereits aufgehört haben. Dann folgen zu unserst 3 Stachelquerschnitte. Haare und Stacheln sind bereits in der Anlage bei einiger Uebung zu unterscheiden; erstere sind dünner und wurzeln nicht so tief in der Haut, wie die letzteren, die tief in den allgemeinen Hautmuskel eingesenkt sind.

Der nächste Fortschritt besteht in der Zunahme der Zahl der Nebenhaare, welche in manchen Gruppen schon 5 und 6, bei Embryo 53 sogar schon 8—10 erreicht. Nunmehr setzt auch allenthalben in den Nebenhaaren die Verhornung ein und beginnt die Ausbildung eines Haarschaftes, welcher ja die Deutung dieser Anlagen ausser Zweifel stellt. Fig. 14 giebt einen Querschnitt einer Haargruppe aus der Stirngegend. Der Haarbalg ist an seinem oberen Ende, dicht unter der Epidermis getroffen, wo bereits die Follikel der Nebenhaare mit dem gemeinsamen Haarbalg vereinigt sind. In diesem liegen um den Schaft des Mittelhaares 5 kleine Schäfte von Nebenhaaren, die wenn auch im Caliber noch bedeutend schwächer, doch schon deutlich den Haarschaft erkennen lassen. Späterhin nehmen die Nebenhaare an Dicke zu, so dass der Unterschied zwischen ihnen und dem Mittelhaar immer mehr verwischt wird und an manchen Gruppen, z. B. am Rücken, kaum noch hervortritt. Alle Haare eines Bündels, Mittelhaare sowohl wie Nebenhaare, treten aus einer gemeinsamen Oeffnung hervor und haben an ihrem oberen Ende einen gemeinsamen Haarfollikel, der sich weiter unten in so viel kleinere Follikel ausstülpt, als Haare aus der Balgöffnung hervortreten, ein Verhalten, das schon von früheren Autoren (LEYDIG, 59, WELCKER, 64) beschrieben worden ist.

Ueber die feineren histologischen Einzelheiten am ausgebildeten Haar kann ich nur auf die ausführliche Darstellung von MAURER (95) verweisen, der ich neue Beobachtungen oder Deutungen nicht hinzuzufügen vermag. MAURER giebt auch eine stark vergrösserte Abbildung von einem Quer- und Längsschnitt des *Echidna*-Haares, von dem meine Schnitte keine wesentlichen Abweichungen zeigen. MAURER zeichnet in der Mitte des Haarschaftes eine kleine Gruppe von Zellen, welche er als Markschrift bezeichnet, „die aus geschrumpften Zellen besteht“. Dagegen habe ich einzuwenden, dass bei den *Echidna*-Haaren und -Stacheln ebenso wie an den Haaren von *Ornithorhynchus* keine Markschrift im Schaft zu unterscheiden ist. Die Papille ist sehr lang und reicht weit in den Stachel und das Haar hinein. Wenn man daher ein Haar an

seinem unteren Ende im Bereich der Papille schneidet, erhält man im Innern noch die Zellen der Cutispapille, die äusserst dicht liegen, grosse Kerne haben und lebhaft gefärbt sind. Schneidet man dagegen etwas höher über der Papille, so bekommt man nur die schon vollkommen verhornte Rindenschicht, welche dicht mit Pigment vollgepfropft ist, aber keine centrale Markschiebt erkennen lässt. Der ganze Haarschaft ist ein hohler schwarzer Stab, welcher sich kappenförmig auf die Papille mit einer geringen zwiebelartigen Verdickung an seinem unteren Ende aufstülpt.

Es mag hier noch kurz erwähnt sein, dass die einzige Eigenthümlichkeit des *Echidna*-Haares gegenüber dem Typus des Säugethierhaares in der dicken Haarscheide besteht, welche aus vielen Lagen von Zellen zusammengesetzt ist, sowohl die HENLE'sche wie die HUXLEY'sche Schicht, die sich aber bei der schnell eintretenden Verhornung meist nicht von einander unterscheiden lassen. Schnitte durch die Haare der Embryonen lassen nun klar erkennen, dass die beiden Schichten lange einschichtig sind und erst mit dem Dickerwerden des Haares die starke Wucherung dieser Zellenlagen eintritt. Wir werden darauf noch später bei der Entwicklung des Stachels zurückkommen.

Es wäre von den Haaren ferner noch zu erwähnen, dass ihre Talgdrüsen durchaus nicht so klein und winzig sind, wie LEYDIG (59) gefunden zu haben glaubt. GEGENBAUR (70) schreibt darüber ganz richtig, dass jede Haargruppe ihre grossen, schön ausgebildeten Talgdrüsen habe. Sie bilden längliche grosse Läppchen mit kräftigem und deutlich sichtbarem Ausführungsgang. Und zwar kommen sie nicht nur der gemeinsamen Strecke des Haarbalges zu, sondern jedes einzelne Haar einer Haargruppe hat seine besonderen Talgdrüsen. Ihre Anlage erfolgt ziemlich spät. Ich glaube bestimmt behaupten zu können, dass beim Embryo 53, dem ältesten mir zu Gebote stehenden Stadium, noch keine Talgdrüsen angelegt sind. Bei den Nebenhaaren kann man das mit Sicherheit feststellen, denn sie haben in diesem Alter noch keine Ausstülpungen getrieben. Für die Mittelhaare ist es schwerer nachzuweisen. Die Talgdrüsen legen sich ebenso an wie die Nebenhaare als Ausstülpungen des Epithelzapfens. Da sie in ihrer frühesten Jugend ebenso wie diese aussehen, sind sie schwer von ihnen zu unterscheiden, solange wenigstens noch keine Verhornung und keine Papilleneinstülpung an ihnen eingetreten ist. Aber auch für die Anlagen, wo diese fehlt, glaube ich mit Sicherheit aus ihrer grossen Länge, die weit bis zum Haupthaar herunterreicht, schliessen zu sollen, dass es ebenfalls Nebenhaare und keine Talgdrüsen werden, weil die Talgdrüsen am erwachsenen Thier kaum die halbe Länge des Mittelhaares erreichen. Die Haare sind ja auch in diesem Alter noch nicht durchgebrochen und die Talgdrüsen deshalb noch nicht von Wichtigkeit.

Die Entwicklung der Stacheln ist von der Entwicklung der Haare in principieller Hinsicht durchaus nicht unterschieden. Die genauen Vergleiche zwischen den einzelnen Stadien beider Gebilde haben mit Sicherheit ergeben, dass eine Verschiedenheit zwischen ihnen ausser in der Grösse der einzelnen Schichten nicht besteht. Die Stacheln sind weiter nichts als Haare, bei denen die einzelnen Schichten kräftiger entwickelt sind.

Es bestätigt somit die Untersuchung die schon mehrfach erwähnte Ansicht DE MEIJERE's (94) und MAURER's (95), dass die Stacheln ausserordentlich stark entwickelte Stammhaare seien.

Für die Stacheln von *Erinaceus europaeus* L. ist DAVIES (86) derselben Ansicht; er hält sie ebenfalls für stark entwickelte Haare, aber in ganz anderem Sinne als ich. Er sagt: „Der Stachel selbst bietet also in seinem complicirteren Bau keine primitivere Einrichtung. Seine Vorläufer waren Haare, wie er denn nicht nur alle Uebergänge zu solchen zeigt, sondern auch in seiner ersten Anlage mit einem marklosen Haar beginnt.“ DAVIES nimmt an, dass dem Stachelkleid ein Haarkleid vorausgegangen sei und „dass die leichte Cutispapille auf der Hautoberfläche, welche das erste Stadium in der Entwicklung des Stachels

und anderer starker Haare bildet, das letzte Rudiment eines primitiven embryonalen Haares ist, welches sich wie die embryonale Dune auf einer auf der Hautoberfläche gebildeten Cutispapille entwickelte“, während ich das Stachelkleid als Fortentwicklung des ersten Haarkleides ansehe. Die Haare sind durch allmähliches Dickerwerden zu Stacheln ausgewachsen. — Es hat ferner die Untersuchung keine Anhaltspunkte ergeben, welche die von REH (94) ausgesprochene phylogenetische Ableitung des Stachels aus der Schuppe (s. oben S. 197) zu stützen geeignet wären.

Es lag nun nahe, die Hartgebilde des Ameisenigels mit denen anderer Stachelträger, die daraufhin ausführlich untersucht worden sind, z. B. des europäischen Igels, zu vergleichen. Eigene Untersuchungen konnte ich über die Entwicklung der Igelstacheln nicht anstellen, da mir das nöthige Material nicht zu Gebote stand. Es bedarf solcher Untersuchung auch nicht, da eine eingehende Arbeit von DAVIES über diese Entwicklung vorliegt (86). Ich stützte mich bei dem Vergleich auf dessen Resultate und Ansichten.

Ein solcher Vergleich ergibt zwar keine principiellen Verschiedenheiten, welche uns zwingen, beiden Gebilden eine verschiedene phylogenetische Deutung zu geben, wohl aber einige Verschiedenheiten in der Construction.

Gegen die von DAVIES ausgesprochene Deutung der in der Haut des Igels auftretenden Cutispapillen als erstes Stadium der Stachelanlage habe ich mich schon S. 204 ausgesprochen. Die Beziehungen der Stachelanlagen zu den Cutiszellen sind rein topographischer Art, ebenso wie bei manchen Säugethieren FEIERTAG dies für die Haaranlagen nachgewiesen hat. DAVIES schliesst sich auch mehr an FEIERTAG an, wenn er auch ausdrücklich hervorhebt, dass er niemals vor dem Auftreten der Papillen eine Spur von Stachelanlagen gefunden habe. Hier liegt eben schon der erste Unterschied zwischen den Stacheln beider Thiere. *Erinaceus* hat die alten topographisch-phylogenetischen Beziehungen zwischen Stachel und Schuppe mehr bewahrt als *Echidna*, indem die Stachelanlage nie vor der Papille, wohl aber später ohne dieselbe auftreten kann. Bei *Echidna* dagegen fanden wir, dass sich die Stachelanlage als rein knospenartige Wucherung der basalen Zellanlage der Epidermis weit vor den Papillen anlegt. Letztere sind auch vorhanden, treten aber erst viel später auf, wenn die Stacheln schon die Oberfläche der Haut zu durchbrechen beginnen. Sie sind trotzdem viel schöner und zahlreicher vorhanden, so dass sie schon dem blossen Auge am Stadium 52 und 55 auffallen müssen.

Die weiteren Unterschiede der Stacheln beider Thiere bestehen ausser in der oben schon besprochenen Verschiedenheit in ihrer Anordnung und Stärke:

1) In der Musculatur. Während nämlich die *Erinaceus*-Stacheln eine eigene, glatte Musculatur besitzen, die sich an ihre Wurzeln anheftet, sind die *Echidna*-Stacheln mit ihrer Basis tief in den querstreiften Hautmuskel eingesenkt.

2) In der Form. Der *Erinaceus*-Stachel hat ein deutlich verdicktes Wurzelende, eine Zwiebel, welche, wenn auch stark verlängert, doch scharf gegen den Schaft des Stachels abgesetzt ist. Der *Echidna*-Stachel ist aber ein regelmässig conisches Gebilde, das von seiner Basis nach der Spitze zu allmählich sich verjüngt. Nur das äusserste Ende zeigt eine kleine zwiebelartige Anschwellung, die aber nicht mehr hervortritt als bei anderen Haaren.

3) In der Stachelpapille, die bei *Echidna* viel weiter in den Stachel hineinragt als bei *Erinaceus* und mindestens $\frac{2}{3}$ seiner ganzen Länge ausfüllt.

4) In der inneren Auskleidung des Stachels. Der *Echidna*-Stachel hat keine Markschrift, bleibt im Querschnitt kreisrund, und der ganze Hohlraum wird von der unten in den Stachel eintretenden Papille mit ihren Gefässen gleichmässig ausgefüllt. Bei *Erinaceus* treten auf den Wänden des Stachelkeimes im Innern Längsleisten auf, deren Entstehungsweise genau derjenigen der Leisten beim Federkeim gleicht.

In gewissen Stadien hat daher ein Querschnitt durch einen *Erinaceus*-Stachelkeim grosse Aehnlichkeit mit einem Querschnitt durch einen Federkeim. Diese Längsleisten wachsen mit ihren freien Kanten gegen einander, verschmelzen schliesslich und verdrängen die ganze Papille. Mit beginnender Verhornung treten innerhalb dieser Leisten hornige Stellen auf, die von der Rindenschicht ausgehen. Sie ragen, da sie mit ihren Spitzen nicht verwachsen, auf Querschnitten wie Zacken in das Innere des Stachels hinein. Dass es sich hier um Constructionsverschiedenheiten secundärer Natur handelt, welche unsere morphologische Auffassung des Stachels nicht zu erschüttern vermögen, brauche ich wohl nicht besonders hervorzuheben.

5) In der Art der Pigmentirung. Schon frühzeitig mit dem ersten Auftreten eines Schaftes beginnt bei *Echidna* in Haaren und Stacheln eine starke Pigmentablagerung. Bei *Erinaceus* sind die zuerst gebildeten Stacheln völlig pigmentfrei, die späteren erst sind dunkel gefärbt. Sie treten aber bald nach der Geburt auf, so dass der junge Igel eine Bedeckung von schwarzen und weissen Stacheln auf seinem Rücken trägt, während der untere Theil seines Körpers noch nackt ist. Die dunkeln Stacheln nehmen dann rasch an Zahl zu, und bevor noch der Igel die Hälfte seiner vollen Grösse erreicht hat, sind die kleineren weissen Stacheln völlig ausgefallen.

6) Die Talgdrüsen legen sich bei *Erinaceus* sehr früh beim Beginn der Verhornung des Stachels an. Die *Echidna*-Stacheln haben überhaupt keine Talgdrüsen und bei den Haaren werden sie erst sehr spät angelegt.

Wenn wir nunmehr nach diesem Vergleich mit anderen Stachelgebilden die *Echidna*-Stacheln mit den *Echidna*-Haaren noch einmal näher vergleichen, so ergibt sich, dass zwischen beiden eine so völlige Uebereinstimmung in allen histologischen Einzelheiten ausser in der Dicke herrscht, dass man nicht weiss, ob man Querschnitte von Stacheln oder Haaren vor sich hat, wenn man das nicht aus der Lage, Ober- oder Unterseite, unbedingt schliessen kann. Die einzelnen Schichten des Stachels sind stärker als die des Haares, und darin besteht der einzige Unterschied.

Ich habe schon früher erörtert (S. 195), dass es schwer ist, eine Abgrenzung in der Bezeichnung der drei Gebilde, Haar, Borste und Stachel, zu finden, wenn man, wie z. B. am Kopfe des Ameisenigels, alle Mittelstufen zwischen diesen drei Extremen vom feinsten Haar bis zum stärksten Stachel vor sich hat. Dieselbe Schwierigkeit entsteht bei Schnitten dort, wo die Körperstelle kein sicheres Deutungsmittel abgibt, z. B. an den Seiten im Grenzgebiet zwischen dem Stachelkleid des Rückens und dem Haarkleid des Bauches. Dass dieselben Zweifel bei der Deutung der ersten Anlage, der Epidermisknospe, bestehen, habe ich schon oben erläutert. Man muss sich auf die Schulung des Blickes einigermaassen verlassen.

In den Figuren 15—18 sind Stachelschnitte abgebildet. In der Fig. 15, einem Querschnitt aus dem oberen Ende eines Stachels, wo die Papille schon fast zu Ende geht, erkennt man um die Zellen der Papille (*P*) die stark pigmentirte Rindenschicht (*R*) des Stachelschaftes. Das Pigment ist nicht gleichmässig in der ganzen Rindenschicht vertheilt, sondern an beiden Grenzen stärker angehäuft, wodurch sie nicht gleichmässig aussieht. Sie bleibt aber trotzdem eine einheitliche Schicht, an welcher eine besondere Markschrift nicht erkannt werden kann. Das sieht man auch schon an der anderen Vertheilung des Pigments der Rindenschicht in der unteren Stachelpartie (Fig. 16); die Papillenhöhle ist hier noch viel grösser, sie verjüngt sich nach oben conisch. Der Stachelschaft wird durch ein ziemlich derbes Oberhäutchen umschlossen (Fig. 15 *O*). Irgendwelche Zellgrenzen sind an ihm auch mit den schärfsten Vergrösserungen nicht zu erkennen. In der unteren Partie des Stachels zeigen sich in dieser Schicht aber noch lebhaft gefärbte Kerne (Fig. 16 *O*), wenn auch Zellgrenzen nicht mehr sichtbar sind. Den Stachelschaft umgiebt eine mehrschichtige Stachelscheide (*W*) oder innere Wurzelscheide. Trotzdem ihre Zellen schon stark verhornt sind,

liegen noch kleine, aber deutlich wahrnehmbare Kerne in ihnen (Fig. 15 *Wi*). Diese Schicht entspricht, wie schon bei der Besprechung der Haare erwähnt wurde, der HUXLEY'schen und HENLE'schen Schicht der Säugethierhaare. Die beiden Schichten sind aber am verhornten Stachel nicht mehr von einander zu unterscheiden. Auf dem Schnitt der unteren Stachelgegend und namentlich auch an jüngeren Stacheln ist ihre Abgrenzung noch scharf ausgeprägt. Die Zellkerne (Fig. 16) sind intensiv gefärbt und gut zu erkennen. Die Schichten bestehen aber auch hier schon aus mehreren Zellenlagen. Diese Mehrschichtigkeit ist nichts Primitives, da sie den jungen und kleinen Haaren nicht zukommt; sie hat ihre Begründung in dem Stärkerwerden der Haare zu Borsten und Stacheln. Die dem Stachelschaft zunächst liegenden Lagen (HUXLEY'sche Schicht, Fig. 16) scheinen grössere Kerne zu haben und nicht so festgefügt zu sein wie die äusseren. Die Verhornung muss hier von aussen nach innen vor sich gehen. Auf diese mehrschichtige innere Wurzelscheide (Stachelscheide) folgt, scharf gegen sie abgegrenzt, die äussere Wurzelscheide (*Wa*), die aus 3—5 Lagen schön ausgebildeter Zellen mit grossen Kernen besteht, die nicht von der Verhornung ergriffen sind. In dieser Schicht steht die äussere Zellenreihe als Cylinderzellenlage, deren Kerne grösser und länglicher sind und senkrecht auf die Peripherie stehen, scharf gegen die übrigen 3—4 Lagen, wie an der gewöhnlichen Epidermis oder einem sich einsenkenden Haar- und Stachelkeime, ab. Die äussere Begrenzung des ganzen epidermoidalen Stachels bildet eine dicke Glashaut (*Gl*).

Der Stachel wird nun ringsum noch umzogen von einer, wenn auch nicht dicken, so doch festgefügt bindegewebigen Scheide, welche unten an der Wurzel des Stachels in die Papille übergeht und den ganzen inneren Hohlraum des Stachels ausfüllt (Fig. 17). Die Papille ist von Gefässen reichlich durchzogen, die sich durch die von dem krepfenartig umgebogenen Stachelende verengte Oeffnung dicht gedrängt ins Innere hineinzwängen, dann in der Papille sich strahlenförmig ausbreiten und bis an ihr oberes Ende verfolgen lassen. Die Papille ist auch schon bei den dickeren Haaren mächtig entwickelt; sie nimmt mit der Stärke des Haares an Grösse und Dicke zu und lässt somit die ihr schon von LEYDIG zugesprochene Bedeutung als eines Ernährungs- und Befestigungsorganes in schöner Weise erkennen. Die stärkeren Stacheln brauchen zu ihrer Ernährung und Erhaltung auch eine grössere Papille als die schwächeren Haare.

Man hat mehrfach versucht die Haarpapillen mit den primären Cutispapillen zu homologisiren, weil letztere in vielen Fällen zuerst d. h. vor den Haaren auftreten und mit den auf ihnen sich anlegenden Haaren resp. Stacheln in die Tiefe sinken sollen. Ich habe mich schon gegen diese Ansicht ausgesprochen. Die primären Cutispapillen sind alte Erbstücke von hoher phylogenetischer Bedeutung. Die Haar- resp. Stachelpapillen sind viel jüngeren Datums, deren Entstehung mit der Ausbildung des Haares verknüpft ist. Und für diese Ansicht, meine ich, hat uns auch die Untersuchung der *Echidna*-Haut wichtige Beweise geliefert, denn die primären Cutispapillen erscheinen erst viel später, wenn die Stachelpapille sich schon angelegt hat.

Betrachten wir nun noch einen Längsschnitt durch das untere Ende eines Stachels, durch die Stachelkrempe (Fig. 18), so sehen wir, dass die einzelnen Schichten nach der Spitze der Wurzel zu allmählich auslaufen, in einander übergehen und sich zu einem gleichartigen Keimlager vereinigen. Die äussere Wurzelscheide (*Wa*) wird immer dünner und ist schliesslich nur noch einschichtig. Die spindelförmigen Kerne ihrer äussersten Zellenlage werden nach unten zu rundlich und haben dieselbe Form wie die Kerne der Rindenschicht. Die innere Wurzelscheide (*Wi*) (HUXLEY'sche und HENLE'sche Schicht) nimmt immer mehr an Dicke ab und keilt schliesslich aus; sie hat hier noch deutliche Kerne und ist erst wenig verhornt. Glashaut und Oberhaut sind nicht bis unten hin zu verfolgen, und die Rindenschicht ist nur auf ihrer inneren, der Papille zugekehrten Seite mit Pigment vollgefropft. Das allgemeine Keimlager der Schichten ist frei von Pigment.

Die Talgdrüsen der Stacheln. Die Frage, ob den Stacheln des Ameisenigels Talgdrüsen zukommen oder nicht, ist bisher noch eine offene. Alle Autoren, die sich mit der *Echidna*-Haut befassten,

scheinen diese Frage geflissentlich umgangen zu haben. Auch LEYDIG (59), welcher die Talgdrüsen der Haargruppen von *Echidna* beschreibt und die Talgdrüsen an den Stacheln von *Hystrix cristata* L. abbildet, sagt nichts über diese Anhangsgebilde bei den *Echidna*-Stacheln. Beim Igel legen sich nach DAVIES (86) die Talgdrüsen schon frühzeitig an, wenn kaum noch die erste Verhornung im Stachelkeime eingesetzt hat, sie zeigen aber nur eine geringe Entwicklung.

Obschon nun diese beiden stachelbewehrten Thiere, der Igel und das Stachelschwein, Talgdrüsen an ihren Stacheln haben, glaube ich sie doch für die Stacheln des Ameisenigels direct in Abrede stellen zu müssen.

Bis zum Stadium 52 ist mit Sicherheit zu constatiren, dass Anlagen von Talgdrüsen an den Stacheln ebensowenig vorhanden sind wie an den Haaren. Für den Embryo 53 lässt sich das aber nicht mit absoluter Genauigkeit feststellen. Die Grösse der Stacheln und ihre starke Verhornung — der Stachel ist bis auf seine Länge schon definitiv ausgebildet — machen es unmöglich, lückenlose Schnittserien durch die Stacheln herzustellen. Trotzdem glaube ich aber behaupten zu können, dass an den Stacheln des Embryo 53 keine Talgdrüsen sitzen. Ich habe nirgends auf den Schnitten eine Spur davon gefunden, und es müsste ein merkwürdiger Zufall sein, wenn in der Schnittserie durch mehrere Stacheln überall gleichmässig die Schnitte mit den Talgdrüsen ausgefallen seien. Zudem fehlt immer nur ein Theil des Stachels oder ist stark zerrissen; die äussere Wurzelscheide, welcher die Talgdrüsen doch anhängen, ist fast überall vollkommen erhalten. Um die Frage mit Sicherheit zu entscheiden, habe ich einen Stachel des Embryo 53 mit seiner Stachelscheide und Umgebung herauspräparirt, die Stachelscheide aufgeschnitten und nach Färbung und Aufhellung mit Nelkenöl auf dem Objectträger ausgebreitet. Auch an diesem Präparat fand ich, trotzdem es völlig durchsichtig und zu übersehen war, keine Talgdrüsen.

Nicht so sicher lässt sich die Frage entscheiden, ob den fertigen Stacheln des erwachsenen Thieres Talgdrüsen zukommen oder nicht. Auch hier habe ich durch Präparation Klarheit zu bekommen versucht. Aber dieser Versuch führte zu einem negativen Resultat, es gelang bei der festen Verwachsung des Stachels mit der Haut nicht, die Stachelscheide unverletzt herauszupräpariren. Auch führte Aufhellung derselben bei ihrer Dicke und Festigkeit nicht zum Ziele.

Dieser negative Befund schliesst natürlich das Vorhandensein kleiner, schwer sichtbarer Talgdrüsen nicht aus. Ihr gänzlich Fehlen ist aber wohl denkbar und nicht weiter auffällig, zumal die Schweissdrüsen dem Ameisenigel ebenfalls mangeln. LEYDIG (59) fand die Schweissdrüsen weder am Rücken und Bauch, noch an der Fusssohle, wo sie fast immer noch, auch bei sonstigem Fehlen, erhalten sind. GEGENBAUR (86) fand sie nur auf der Haut des Drüsenfeldes, wo sie bekanntlich die Grundlagen für die Mammarydrüsen abgeben.

Die grossen Stacheln der *Echidna*, die wir für stark entwickelte Stammhaare ansehen, haben nicht nur die sämtlichen Nebenhaare einer Gruppe, sondern auch ihre sämtlichen Talg- und Schweissdrüsen in sich aufgenommen. Der Igel hat so wie Talgdrüsen auch Schweissdrüsen. Aber sie stehen sehr vereinzelt, und LEYDIG sagt deshalb, dass man schon ein grösseres Hautstück durchmustern müsse, um solche zu finden. Sie sind auch nur klein und spärlich. Der Igel hat also auch in den Drüsen seiner Stacheln Sonderheiten bewahrt. Sie haben aber auch schon unter den Stacheln gelitten, wenn auch nicht in dem Maasse, wie bei *Echidna*.

Das Stachelschwein hat nach LEYDIG nur an den Zehenballen Schweissdrüsen; zwischen den Haaren und Stacheln fehlen sie.

Von der allgemeinen Haut des Ameisenigels ist noch zu bemerken, dass die beiden Hautschichten der Epidermis und Cutis nicht mit glatten Flächen auf einander ruhen, sondern durch kürzere oder längere

Hervorragungen von warzenförmiger oder fadenförmiger Gestalt fest mit einander verknüpft sind. Die Epidermis senkt wurzelartige Ausläufer in die Cutis, und die Cutis erhebt sich mit papillären Zapfen in die Epidermis. Diese Erhöhungen sind niedriger, weniger spitz und gleichmässig auf der behaarten und bestachelten Haut. An der nackten Fusssohle jedoch senkt sich die Epidermis mit langen, palissadenartigen Zapfen in die Cutis, die in äusserst regelmässiger Grösse und Gestalt dicht geschlossen neben einander liegen. Die dazwischen bleibenden spitzen Zacken der Cutis sind mit kräftigen Gefässschlingen überall durchsetzt.

Die Bedeutung dieser Einrichtung lässt sich unschwer erkennen. Die harte, dicke und festgefügte Fusssohle bedarf bei ihrer starken Reibung und dem Druck, welcher durch das Gewicht des Körpers ständig auf sie ausgeübt wird, einer besonders guten Ernährung und Befestigung, welche von einer der Epidermis glatt und locker anliegenden Cutis nicht erreicht werden würde. Der Druck und die Reibung sind der äussere mechanische Einfluss, der diese feste Verbindung entstehen liess. Die Papillen der Cutis sind somit secundäre Bildungen und ebensowenig wie die Haar- und Stachelpapillen zu homologisiren mit den Erhebungen in der Säugethierhaut, welche wir oben mit dem Namen „primäre Cutispapillen“ belegt haben. Sie sind mit ihnen nur insofern zu vergleichen, als sie von derselben Hautschicht gebildet werden; aber sie sind aus anderen physiologischen Ursachen entstanden und auch in anderer Weise.

Wenn man die Sohlenhaut der Embryonen studirt, so findet man, dass die Cutis durchaus nicht allein das treibende Agens bei der Bildung dieser Papillen ist. Die Epidermis zeigt in ihrer untersten Lage schöne, lange, spindelförmige Kerne, welche überall in starker Vermehrung begriffen sind und knospenartige Verdickungen gegen die Cutis entstehen lassen, ähnlich wie bei der Anlage der Haare. Die Epidermis scheint an dem Vorgang viel mehr activ betheiligt zu sein als die Cutis; denn diese füllt nur die zwischen den Einsenkungen bleibenden Zwischenräume mit Gefässen aus. Später allerdings erheben sich diese noch in die Epidermis hinein und lassen sich bis an das Stratum corneum verfolgen. An manchen Stellen ist die Cutis schon in starker Zellvermehrung begriffen und von Gefässen allenthalben durchsetzt, aber sie sind noch nicht in die Epidermis eingedrungen. Es ist also zum mindesten schwer zu entscheiden, welche von beiden Hautschichten die erste und grösste Rolle bei der Bildung dieser Sohlenpapillen spielt. Bei der Bildung der „primären Cutispapillen“ erhebt sich die Cutis jedoch weit in die Epidermis hinein, so dass die Papillen mit ihren oberen Grenzen das allgemeine Niveau der Haut überragen.

2. *Ornithorhynchus anatinus* Gray.

Der Pelz des Schnabelthieres besteht aus zwei Sorten von Haaren, aus einem kurzen, wolligen Unterpelz, dessen weiche Haare in der Tiefe grau, an der Spitze aber braun sind, und aus dieselben überragenden, dichten, groben Granen von dunkelbrauner Färbung. Beide Haarsorten stehen in inniger Beziehung zu einander und bilden Gruppen, aber in etwas anderer Weise, als wir dies beim Ameisenigel kennen lernten. Die Mittel- oder Stachelhaare, wie sie auch genannt worden sind, werden nicht von einzelnen Nebenhaaren umgeben, sondern von Büscheln von Nebenhaaren. Jedes Büschel hat für sich ebenso wie das Mittelhaar eine besondere Hautöffnung, aus der die feinen Nebenhaare dicht gedrängt heraustreten. Schnitte durch solche Haargruppen lehren nun, dass zwar jeder für sich, das Mittelhaar sowohl wie die einzelnen Büschel, eine besondere äussere Wurzelscheide hat, einen besonderen Follikel, der sich bei den Nebenhaaren nach

unten in so viel kleinere Follikel einstülpt, als eben Haare aus der jeweiligen Balgöffnung heraustreten, dass aber alle zusammen von einem gemeinsamen bindegewebigen Haarbalg eingeschlossen sind. Vereinzelt bemerkt man auch, dass die äusseren Wurzelscheiden einer Gruppe dicht unter der Haut sich zusammen vereinigen. Die Mittelhaare sind breit und lanzettförmig und wurzeln tiefer in der Haut als die drehrunden Nebenhaare. Die Haare eines Haarbüschels sind alle gleich stark und äusserst dünn, so dass wohl erst 5–6 zusammen ein Mittelhaar ausmachen.

Ein jedes Mittelhaar hat seine eigenen, verhältnissmässig schwachen Talgdrüsen, die Nebenhaare dagegen nicht. Alle Haare eines Büschels haben vielmehr nur ein Paar gemeinschaftlicher Talgdrüsen, welche dem gemeinsamen Büschel seitlich wie zwei grosse Ohren ansitzen. Auf jede Haargruppe, bestehend aus einem Mittelhaar und mehreren dasselbe umgebende Büschel von Nebenhaaren, kommt eine einzige lange, vielfach geschlängelte Schweissdrüse. Sie mündet in das obere Ende des Follikels des Stachelhaares aus und zieht doppelt so tief in die Haut hinab wie die Haare. Zu jeder grossen Haargruppe gehört also nur eine tubulöse Drüse.

Die Haargruppen stehen am Rücken ziemlich regelmässig in alternirenden Längsreihen. Jede Gruppe besteht aus einem Mittelhaar und jederseits 1–3, meistens 2 Büscheln, welche bis 12 und mehr feine Nebenhaare enthalten. An der Brust findet man meist jedoch 6 Bündel Nebenhaare um jedes Mittelhaar.

Am Schwanz nun ist das Verhältniss etwas anders. Die Oberseite ist dicht behaart, die Unterseite dagegen nur bei jüngeren Thieren, bei älteren ist sie mehr oder weniger nackt und hat nur am Rande einen schmalen Saum von abgeschlissenen kurzen Haaren. Besieht man aber das Haarkleid der Oberseite etwas genauer mit der Lupe, so findet man, dass die Büschel der Nebenhaare von der Basis des Schwanzes nach seinem Ende zu allmählich abnehmen, so dass in der unteren Schwanzhälfte nur noch isolirte Stachelhaare, selten noch ein Paar vereinzelter Nebenhaare zwischen ihnen stehen. Auf der Unterseite hören die Haargruppen schon in der Umgebung des Afters auf; es folgt noch eine kleine Strecke mit kurzen Stümpfen von Stachelhaaren, ebenso wie rings am ganzen Rande der Unterseite, und die ganze übrige Fläche ist haarlos und nackt. Mustert man aber die nackte Fläche mit der Lupe, so sieht man deutlich noch allenthalben die Poren mit den abgeriebenen und abgerissenen Haarstümpfen; ab und zu ragen noch Haarreste von einigen Millimetern Länge über die Haut hervor. Auf Schnitten durch die nackte Schwanzhaut eines erwachsenen Schnabelthieres findet man überall schön entwickelte Stachelhaare mit wohl ausgebildeten Schweiss- und Talgdrüsen. Die Haare haben die Haut wohl noch durchbrochen, ragen aber nicht mehr oder nur ganz wenig über ihre Oberfläche hervor; sie sind abgerieben und abgebrochen. Wir haben hier also eine typische secundäre Reduction eines Haarkleides vor uns, welche sich an jungen Schnabelthieren mit zunehmendem Alter verfolgen lässt. Sicherlich hängt diese Reduction mit der Lebensweise des Schnabelthieres zusammen, aber eine Erklärung dafür ist schwer zu geben, ebensowenig wie für das unregelmässige Auftreten beschuppter Schwänze bei nahe verwandten Arten mit ähnlicher Lebensweise.

Bei den vier grossen und typisch ausgebildeten Schwimmfüssen des *Ornithorhynchus* wird der Schwanz nicht eine besondere Rudertätigkeit auszuüben haben. Ich denke mir, dass hauptsächlich beim Aufsteigen vom Grunde der Flüsse, wo das Schnabelthier seine aus Muscheln, Schnecken und anderen kleinen Thieren bestehende Nahrung sucht, der Schwanz in Function tritt. Ein Schlag mit der breiten Schwanzplatte nach unten wird die Thiere leicht wieder an die Oberfläche bringen. Dass Reibung als äusseres mechanisches Moment die Haare zum Verschwinden bringen kann, hat KÜKENTHAL für die Sirenen kürzlich nachgewiesen (97). Ich glaube aber, dass diese Reibung beim Schnabelthier zu gering ist. Die abgeschlissenen Haare an der Unterseite des Schwanzes machen mehr den Eindruck, als ob sie mit harten Gegenständen in Berührung gewesen seien. Solche Reibung kann nun eintreten bei dem Aufenthalt auf dem Grunde der Flüsse, besonders aber beim Aufsteigen aus dem Wasser auf die Flussufer.

Nach SEMON¹⁾ bevorzugen die Schnabelthiere gerade die steiler ansteigenden, baumwuchstragenden Ufer; hier legen sie ihre Baue an, die mit einer unter dem Wasserspiegel mündenden, schief ansteigenden Röhre beginnen und eine Höhe von mehreren Metern über dem Wasserspiegel erreichen. Man kann nun öfters beobachten, dass Thiere beim Aufsteigen aus dem Wasser, z. B. die Biber in zoologischen Gärten, den Schwanz etwas nach sich ziehen und mit der Unterseite über den Boden schleifen. Ich vermute, dass das Schnabelthier eine ähnliche Gewohnheit hat und beim Passiren der schräg ansteigenden Kanäle die Unterseite des Schwanzes häufiger mit dem Boden in Berührung bringt, und darin möchte ich hauptsächlich die äussere mechanische Ursache für den Schwund der Haare erblicken.

Das Haarkleid ist dadurch allmählich in den Hintergrund gedrängt worden und begann schliesslich rudimentär zu werden. Dieses Rudimentärwerden hat damit begonnen, dass zunächst die Nebenhaare geschwunden sind. Sie haben sich noch eine Zeit lang angelegt, sind dann aber schliesslich, weil doch gänzlich bedeutungslos, fortgeblieben. Ich betrachte auch die Nebenhaare des *Ornithorhynchus*, wie weiter unten erläutert werden soll, als durch Sprossung aus dem Mittelhaar entstanden. Das Mittelhaar ist somit das phylogenetisch und ontogenetisch zuerst angelegte, während die Nebenhaare erst später in die Erscheinung traten. Da sie erst später angelegt wurden, musste bei ihnen auch die Reduction zuerst einsetzen. Wir hätten auch hier wiederum einen Fall vor uns, in dem ein Organ bei seinem Schwunde rückläufig denselben Process durchmacht, den es bei seinem ersten phylogenetischen Auftreten genommen hat.

Auf der Oberseite des Schwanzes kann man ja direct verfolgen, wie die Nebenhaare von der Basis des Schwanzes nach der Spitze zu allmählich abnehmen. Auch diese Haare betrachte ich als in secundärer Rückbildung begriffen, nur ist sie noch nicht so weit vorgeschritten wie auf der Unterseite. Doch sind hier wohl auch die Ursachen der Rückbildung andere als auf der Unterseite. An eine Berührung mit dem Erdboden ist nicht zu denken, es bleibt daher nur die Reibung im Wasser als äusseres mechanisches Moment übrig. Oder aber es bedarf solcher äusserer Einflüsse gar nicht; man könnte sich auch denken, dass die Reduction des Haarkleides auf der Unterseite aus den oben vermutheten Gründen eingesetzt und von dort aus allmählich auch die Oberseite ergriffen habe.

Einen ähnlichen Vorgang der Reduction wie am Schwanz des Schnabelthieres finden wir wiederum in der Sirenenhaut. Nach KÜKENTHAL tritt hier ebenfalls der Schwund des Haarkleides zuerst in den Nebenhaaren ein, während die Haupthaare noch zum Durchbruch gelangen und in grossen regelmässigen Zwischenräumen über die ganze Oberfläche vertheilt stehen. Die Nebenhaare sind hier jedoch nicht gänzlich geschwunden, sondern sie wandeln sich in einfache Epidermiseinsenkungen um, welche zur Befestigung der Oberhaut an der Unterhaut dienen.

Natürlich wäre auch daran zu denken, dass die Behaarung des Schwanzes von *Ornithorhynchus* stets eine spärliche gewesen und es noch nicht einmal zur Anlage der Nebenhaare gekommen sei. Aber ich glaube, dieser Gedanke liegt bei der allgemeinen secundären Natur des Haarkleides von *Ornithorhynchus*, worin ja alle Forscher, welche die Haare genauer studirten, einig sind, und bei der abweichenden Form des Schwanzes, die zweifellos eine secundäre Anpassungserscheinung ist, nicht so nahe.

Darüber kann mit Sicherheit nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden, sobald es gelingt, an den nackten Stellen des Schwanzes embryonale Reste der Nebenhaare nachzuweisen.

Die Haarstellung von *Ornithorhynchus* haben schon LEYDIG (59), WELCKER (64), SOUZA FONTES (79) und DE MEIJERE (94) untersucht und gut abgebildet. POULTON (94), WILSON und MARTIN (94), sowie MAURER (95) studirten die feinere Histologie des Haares. Alle vier Forscher stimmen darin überein, dass

1) p. 10 Bd. II dieses Reisewerkes.

Ornithorhynchus keineswegs mit einer primitiven Haarform bekleidet ist, sondern charakteristische Haargebilde besitzt, die man nur von einfacheren Haaren ableiten kann. Ich kann diesen Arbeiten nichts Neues hinzufügen. Ich unterlasse es auch, Abbildungen von *Ornithorhynchus*-Haaren zu geben, die MAURER genau abgebildet hat. Nur über die Phylogenese der Haargruppen möchte ich noch einiges bemerken. Ich habe zwar, wie schon in der Einleitung erwähnt, kein embryologisches Material von *Ornithorhynchus* gehabt. Aber ich glaube, auch die Haut des erwachsenen Thieres giebt einige Aufschlüsse über die Entstehung der Haargruppen, die mehr als Vermuthungen sind und ihrerseits auch für die Phylogenese dieses Haarkleides von Bedeutung sein können. Die regelmässige Lagerung und die innige Gruppierung der Nebenhaarbüschel mit dem Mittelhaar spricht entschieden dafür, dass zwischen beiden enge ontogenetische und phylogenetische Beziehungen noch bestehen und einst bestanden haben. Nachdem wir bei *Echidna* die Entstehung der Nebenhaare durch Sprossung aus einer einzigen Anlage, der Anlage des Mittelhaares, constatirt haben, liegt es sehr nahe, für die Haare des Schnabelthieres denselben Entstehungsmodus zu vermuthen. Hier ist freilich die Gruppierung eine andere; das Mittelhaar ist nicht von einzelnen Nebenhaaren umgeben, sondern von Büscheln von Nebenhaaren, welche, wenn auch alle zusammen mit ihm in einem gemeinsamen, bindegewebigen Haarbalg eingeschlossen, doch getrennte äussere Wurzelscheiden und besondere Hautöffnungen haben. Dass aber alle zusammen ein Ganzes bilden, beweist ausser dem einheitlichen Haarbalg noch die gemeinsame Schweissdrüse. Eine jede Gruppe hat nur eine einzige Schweissdrüse!

Wie sind aber nun die einzelnen Gruppen entstanden zu denken? Sind alle Haare einer Gruppe, Mittelhaare sowohl wie Nebenhaare, nebst der gemeinschaftlichen Schweissdrüse aus einer Anlage, dem Keim des Mittelhaares, durch Sprossung hervorgegangen? Oder sind nur die ersten Anlagen eines jeden Nebenhaarbüschels aus der Einsenkung des Mittelhaares durch Sprossung entstanden, welche dann ihrerseits wiederum auf demselben Wege je ein Nebenhaarbüschel lieferten? Oder sind endlich die ersten Anlagen eines jeden Nebenhaarbüschels selbständig wie der Keim des Mittelhaares direct von der Epidermis aus angelegt, aus denen erst durch Sprossung dieses einen Epithelzapfens je ein Nebenhaarbüschel hervorging? Solche drei Möglichkeiten können in der Entstehung dieser Haargruppen stattgehabt haben. Es muss natürlich einem grösseren Material vorbehalten bleiben, diese Fragen ontogenetisch wie phylogenetisch aufzudecken. Es unterliegt für mich jedoch keinem Zweifel, dass der Keim des Mittelhaares als der phylogenetische Stammvater der ganzen Haargruppen anzusehen ist. Ontogenetisch denke ich mir die Entstehung der Haargruppen auf Grund des innigen Zusammenschlusses der Haare eines Nebenhaarbüschels — die äusserst feinen Haare liegen dicht an einander, haben eine gemeinsame äussere Wurzelscheide, welche sich ganz unten erst in so viele kleine Follikel ausstülpt, als Nebenhaare in einem Büschel vorhanden sind, und treten schliesslich aus einer Oeffnung an die Oberfläche —, auf Grund der gleichmässigen Entfernung der einzelnen Büschel vom Mittelhaar und auf Grund ihrer getrennten Austrittsöffnung in der Haut, in der Weise, dass sich nach Anlage des Mittelhaares dicht neben ihm direct von der Epidermis aus so viele weitere Haarkeime anlegen, als Büschel um ein Mittelhaar stehen. Diese lassen nachher ebenso wie bei *Echidna* die gesammten Anlagen der Haare eines Büschels, sowie die jedem Büschel gemeinsame Talgdrüse durch Theilung aus sich hervorgehen. Man kann das unbedingt aus dem festen Zusammenschluss des Bündels schliessen, dessen Haare wie zusammengeschnürt aussehen. Schwerer zu entscheiden ist nur die Frage, woher kommt die erste Anlage eines solchen Bündels? Die regelmässige, fast überall gleiche Entfernung von dem Mittelhaare spricht dafür, dass sie nicht von der Anlage des Mittelhaares, sondern direct von der Epidermis aus sich einsenkt. Es wäre ja auch denkbar, dass sie sich trotzdem von dem Keime des Mittelhaares aus anlegt, aber dicht an seinem oberen Ende und dann in der weiteren Entwicklung,

vielleicht um mehr Platz für das ganze Bündel zu gewinnen, von diesem sich loslöst und abrückt. So ist zweifellos phylogenetisch dieser Vorgang zu denken, und man wird gewiss embryonal noch vereinzelt solche Gruppen finden, in denen die ersten Anlagen der Büschel mit der Anlage des Mittelhaares dicht unter der Epidermis noch zusammenhängen. Sie wären alsdann die Stammhaare für die Bündel. An den Bündeln des erwachsenen Thieres sind allerdings Stammhaare nicht mehr zu erkennen, denn die Haare eines Bündels sind alle gleich stark oder gleich dünn. Man kann hier nicht wie bei *Echidna* nach der Stärke der Haare verschiedene Altersstufen unterscheiden. Freilich sah ich nur Haargruppen eines erwachsenen Thieres; in jüngeren Stadien wird man sie gewiss ebenso finden, wie bei *Echidna*, denn es ist nicht anzunehmen, dass alle Anlagen eines Bündels auf einmal gleichzeitig angelegt wurden.

Bei *Echidna* verglichen wir die Nebenhaare einer Gruppe mit Kindern, welche sich um ihren Vater schaaren. Bei *Ornithorhynchus* können wir die Haarbündel mit Familien vergleichen, deren Väter Geschwister sind. Sie haben selbst schon Kinder erzeugt und schaaren sich mit diesen familienweise um ihren Vater oder — Ahnherrn!

Die gemeinsame Schweissdrüse hat, wie bei der grösseren Mehrzahl der Säugethiere, ihren Ursprung in dem Keime des Mittelhaares, was aus ihrer Einmündung in dessen oberen Haarbalg unbedingt zu schliessen ist.

Allgemein ist über die Haut des Schnabelthieres noch zu bemerken, dass sie zwischen den Haargruppen stark gefaltet ist. Diese Falten haben sicher nicht die Bedeutung von Lederhautpapillen, da, wie MAURER (95) richtig hervorhebt, die ganze Epidermis, auch ihr Stratum corneum, diese Falten mit bilden hilft. Die Haut des Rückens ist weniger reich an Faltenbildungen, als die des Bauches; sie ist aber schichtenreicher und besonders mit einer mässigeren Hornschicht bedeckt.

Die nackte Haut des Schwanzes und der Extremitäten ist ebenso wie bei *Echidna* mit der Lederhaut durch Epidermiszapfen fest verbunden. Doch erreichen sie lange nicht die Grösse und Feinheit wie diejenigen der *Echidna*. Am schönsten sind sie auf der Oberseite der Extremitäten ausgebildet; an deren Unterseite jedoch, wie auch auf der kahlen Unterseite des Schwanzes, sind es stellenweise nur unansehnliche, warzige Buckel. In der Sohlenhaut der hinteren Gliedmaassen stecken noch vereinzelt Mittelhaare mit ihren Schweissdrüsen, deren Haarschaft in die Epidermis hineinragt, aber nicht mehr an die Oberfläche kommt. Die Oberseite der hinteren Gliedmaassen ist noch bis zum Nagelrande dicht mit Stachelhaaren besetzt. Die vorderen Gliedmaassen erscheinen von der Basis der Phalangen an völlig nackt, und auch auf Schnitten sind hier keine Haarreste mehr zu finden.

Die innige Verbindung von Epidermis und Cutis ist sicherlich die Folge der starken Reibung, welche die Ruderextremitäten bei der Vorwärtsbewegung im Wasser zu erleiden haben. Eine nur locker mit der Cutis verbundene Epidermis vermochte diese Reibung nicht auszuhalten. Wir erblicken in ihr das äussere mechanische Moment, welches diese Verbindung mittels der wurzelartigen Ausläufer der Epidermis unter gleichzeitiger Reduction des Haarkleides hervorrief, und schliessen uns damit der von KÜKENTHAL (97) für die Haut der Sirenen gegebenen Erklärung an. Auch mir scheinen die Epidermiszapfen umgebildete Nebenhaare zu sein, eine Ansicht, welche freilich, weil allein an der Haut des erwachsenen Thieres gewonnen, zunächst nur eine Vermuthung sein kann, die aber meiner Ueberzeugung nach sich bestätigen wird, sobald es gelungen sein wird, eine Serie von *Ornithorhynchus*-Embryonen der Untersuchung zugänglich zu machen.

Die Wirkung des äusseren mechanischen Momentes ist an den vorderen Extremitäten am grössten gewesen, denn an ihnen sind auch die Mittelhaare geschwunden, welche die hinteren Extremitäten noch dicht bedecken. Wir müssen somit annehmen, dass erstere bei der Schwimmbewegung am meisten in Action treten. Die Extremitäten lassen die secundäre Rückbildung des Haarkleides stufenweise verfolgen und vervollständigen somit ihrerseits die Kette von Beweisen für die secundäre Natur des Hautkleides von *Ornithorhynchus*.

Die nackte Haut am Kopfe des Schnabelthieres.

Der Kopf des Schnabelthieres ist durch seinen breiten Entenschnabel so eigenthümlich gestaltet, dass er einzig unter den Säugethieren dasteht. Die Haut dieses Schnabels ist völlig nackt; schon mit blossen Auge sieht man überall feine, dunkle Pünktchen, die Ausmündungsstellen von „Schleimdrüsen“¹⁾, welche in ziemlich regelmässigen Abständen von einander liegen. Auf Schnitten durch die Schnabelhaut zeigt sich, dass die Epidermis des ganzen Schnabels in mächtige Fortsätze ausläuft, welche tief in die Cutis hinabsteigen und einen äusserst gleichmässigen Anblick in Bezug auf ihre Länge und Anordnung gewähren. Sie verjüngen sich nach unten ein wenig, sind aber nicht sonderlich spitz, wie an den Fusssohlen von *Echidna*. Dazwischen stehen nun in ziemlich gleichen Abständen anders geformte Epithelzapfen, welche tiefer in die Cutis ziehen als die übrigen. Sie endigen unten mit einer kolbigen Anschwellung und zeigen auch in ihrem oberen Drittel noch eine leichte Verdickung jederseits. Sie gleichen in ihrer Form einem gewöhnlichen Haar, welches unten eine Haarzyebel bildet und oben ein Paar Talgdrüsen auszustülpen beginnt. Im Innern sind sie von einem hellen, vielfach geschlängelten Drüsenkanal durchzogen, der unten aus der Mitte der kolbigen Anschwellung austritt, noch weit in die Cutis hinein sich fortsetzt und hier in einem Knäuel dichter Drüsenschlingen endigt. LEYDIG (59) nannte solche Drüsen Schleimdrüsen, *Glandulae labiales*, und fand, dass sie sehr an Schweissdrüsen erinnern. Nach POULTON (94) lassen diese Epidermiszapfen bei ihrer haarähnlichen Form und ihrer histologischen Uebereinstimmung mit einer äusseren Wurzelscheide an eine Umbildung aus Haaren denken. Ontogenetische Beweise sind dafür bisher nicht erbracht. Die kleinsten Schnabelthiere, welche bislang untersucht werden konnten (POULTON), hatten eine Länge von 8,5 cm und zeigten diese Gebilde schon vollständig entwickelt. Die Aehnlichkeit zwischen diesen Epithelzapfen und Haaren ist in der That eine frappante, und ich möchte daher der POULTON'schen Ansicht beipflichten, aber in etwas modificirter Weise.

POULTON scheint die Schleimdrüsen selbst für modificirte Haare zu halten.

Die Schleimdrüsen hängen stets zusammen mit den beschriebenen haarähnlichen Epithelkolben, in deren verdicktes Ende sie eintreten. Sie halten, wie man auch schon mit blossen Auge an den Drüsenporen sehen kann, ziemlich gleiche Abstände inne. Zwischen ihnen liegt nun entweder ein einziger breiter Epithelzapfen, der nur an seinem unteren Ende mehrere seichte Einschnitte hat, die aber niemals bis an die Epidermis heranreichen, oder mehrere Epithelzapfen von auffallend gleichartiger Form und Grösse. Beide gewähren den Eindruck von Gruppen, deren Mitglieder mehr oder weniger innig mit einander verwachsen sind, und legen den Gedanken nahe, in ihnen die umgewandelten Nebenhaarbüschel zu erblicken, deren Mittelhaare die Form der kolbigen Epithelcylinder annahmen und die Schleimdrüsen in sich aufnahmen. Die Schleimdrüsen sind nicht modificirte Haare, sondern sie sind die umgewandelten Schweissdrüsen der früheren Haargruppen, die in den oberen Haarbalg des Mittelhaares einmündeten. Das Mittelhaar wandelt sich in den haarähnlichen Epithelkolben um, während die Nebenhaare zu wurzelartigen Befestigungsorganen der Epidermis wurden.

Die eigenthümlich verbreiterte Schnauze des *Ornithorhynchus*, der sog. Entenschnabel, wird doch gewiss als eine Anpassungserscheinung an die Lebensweise, speciell an die Gewohnheit des „Gründelns“, anzusehen sein. Bei dieser Gewohnheit hatte die Haut des Schnabels einen grösseren Druck und Reibung

1) Ich behalte hier für die Drüsen am Kopfe des Schnabelthieres die von LEYDIG (59) eingeführte Benennung „Schleimdrüsen“ bei, ohne aber damit irgend etwas über die chemische Beschaffenheit des Sekretes dieser Drüsen sagen zu wollen, worüber ich Untersuchungen nicht anstellen konnte.

zu erleiden, und aus denselben äusseren mechanischen Ursachen wie an den Ruderextremitäten oder auch an der Haut der Sirenen musste eine innigere Verbindung von Epidermis und Cutis geschaffen werden. Zunächst wurden bei der erhöhten Thätigkeit des Schnabels die Haare überflüssig oder gar hinderlich. Sie wurden vielleicht anfangs nur äusserlich abgerieben, ähnlich wie an der Unterseite des Schwanzes, erlitten dann aber auch Einbusse an ihrer Ausbildung und Entwicklung und wurden mehr und mehr rudimentär. Aber sie gingen nicht gänzlich verloren, sondern wandelten sich in dicht gedrängte Epithelzapfen um und lieferten damit die feste Verbindung mit der Cutis. Zuerst sind von diesen Umwälzungen die Nebenhaare betroffen worden, als die schwächeren und jüngeren Gebilde. Die Hornabscheidung und die histologische Differenzirung unterblieb, sie verharrten auf dem Stadium eines einheitlichen Epithelzapfens und veränderten nur ihre Form ein wenig, indem sie spitzer wurden. Die kräftigen Mittelhaare mit ihren Schweissdrüsen, die phylogenetisch und ontogenetisch älteren, mögen länger Stand gehalten haben. An der Haut des Schwanzes und der hinteren Extremitäten bleiben die Mittelhaare ja auch im höheren Alter noch erhalten, und es mag auch noch darauf hingewiesen sein, dass bei den Sirenen die Haupthaare zeitlebens in grösserer (*Halicore*) oder geringerer Ausdehnung (*Manatus*) bestehen bleiben. Schliesslich konnten die Veränderungen, welche in der Haut des *Ornithorhynchus*-Schnabels vor sich gingen, auch nicht ohne Einfluss auf die Mittelhaare und die mit ihnen gepaarten Schweissdrüsen bleiben. Dieses innige Paar epidermoidaler Gebilde ist aber durchaus nicht bedeutungslos und rudimentär geworden, es hat sich sogar noch weiter ausgebildet.

In der behaarten Haut ist das Mittelhaar die Hauptperson, welche die Schweissdrüse aus sich hervorgehen lässt und in ihr oberes Ende aufnimmt. In der nackten Haut des Schnabels hat sich dieses Verhältniss zu Gunsten der Drüsen etwas verschoben: die Haarfunction dieser Gruppe verlor, die Drüsenfunction gewann an Bedeutung. Es will mir nun scheinen, als ob hier nicht mechanische, sondern physiologische Ursachen in erster Linie einschneidend wirkten. Die Schweissdrüse verlor an der nackten, haarlosen Schnauze die Bedeutung eines Wärmeregulationsapparates. Es entstanden ihr aber dafür neue und grössere physiologische Aufgaben, den Schnabel mittels eines fettigen oder öligen Secretes einzuölen und gegen die Aufnahme von Wasser zu schützen. An der behaarten Haut der temporären Wassersäugethiere liefert bekanntlich das Haarkleid einen trefflichen Schutz gegen Benetzung der Haut nicht nur durch die Fettigkeit der Haare, sondern mehr noch durch deren innigen Zusammenschluss und die dadurch unter ihnen festgehaltene Luftschicht. Das Mittelhaar musste dieser erhöhten Leistung sich unterordnen, es schwand aber nicht, sondern trat in den Dienst der Drüse, wie diese ehemals in dem Dienste des Haares gestanden hat, und wurde zu einer Stütze und Aufnahme der Drüse in Gestalt der besprochenen Epithelcylinder, deren kolbige Form noch die ehemalige Haarnatur erkennen lässt. Dadurch wurde die Drüse zugleich gegen äussere Einflüsse besser geschützt, als wenn sie direct mit einem einfachen Drüsenkanal in die Haut ausmündet. Soweit die dicht gedrängten Zapfen der Epidermis reichen, so weit (oder ein wenig weiter) ist auch die Drüse von einem dicken und festen Epidermismantel umgeben; an ihrem unteren Ende ist sie nackt. Die morphologische Veränderung, welche hier mit den ehemaligen Schweissdrüsen vor sich gegangen ist, ist durchaus nicht gross. Nur eine geringe Verschiebung ihrer Ausmündungsstelle ist nothwendig gewesen; anstatt in den oberen Theil eines Haarbalges, mündet sie nunmehr in sein unteres Ende ein und durchzieht ihn seiner ganzen Länge nach. Diese Lagerungsveränderung kann man sich leicht entstanden denken. Die Drüsenanlage, welche sich ja aus dem Keim des Mittelhaares ausstülpt, ist mehr und mehr nach abwärts gesunken und schliesslich an seinem unteren Ende angelangt. Es ist dies der umgekehrte Weg, wie wir ihn oben für das Selbständigwerden der Nebenhaare annahmen, deren Keime allmählich nach oben rückten und sich nunmehr direct von der Epidermis aus anlegen. Die Ursache dieser Veränderung wird in mechanischen Momenten, vielleicht in der Einengung und dem Platzmangel zu suchen sein, welcher für die Drüse entstand, als die Nebenhaare anfangen sich in Epidermisausläufer umzuwandeln und gleichmässig auszubreiten.

Die veränderte physiologische Thätigkeit der Drüsen kann nicht weiter auffallen, seitdem durch GEGENBAUR (86) die Mannigfaltigkeit der Secrete der tubulösen Hautdrüsen der Monotremen bekannt geworden ist, deren Mammardrüsen ja ebenfalls aus denselben Schweissdrüsen entstanden sind. Es lassen sich ferner auch noch analoge Beispiele aus den höheren Säugethieren anführen. Den Ratten und Mäusen fehlen Schweissdrüsen im behaarten Fell gänzlich; man findet nur an ihren Sohlenballen tubulöse Drüsen, welche wie Schweissdrüsen aussehen. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die Drüsen hier auch nicht mehr die Bedeutung von Wärmeregulatoren haben. Sie liefern wahrscheinlich den Ballen der Füße den nöthigen fettigen Ueberzug, verleihen ihnen dadurch Geschmeidigkeit und schützen sie vor Feuchtigkeit.

Es verlohnt sich, hier noch mit einigen Worten der allgemeinen Verbreitung der Schweissdrüsen innerhalb der Säugethiere und ihrer Beziehungen zu den Haaren und Haargruppen zu gedenken. Das Vorkommen und Fehlen der Schweissdrüsen hat LEYDIG zuerst in seiner Arbeit „Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere“ aus dem Jahre 1859 behandelt. Er führt eine ganze Anzahl von Säugethieren an, bei denen er keine Schweissdrüsen nachweisen konnte; er hält sie daher für das Leben der Säugethiere nicht für unumgänglich nothwendig. Wenn sich auch einige der hier aufgezählten Thiere später als schweissdrüsenführend herausgestellt haben, so z. B. der Maulwurf (CHODAKOWSKI) und das Gürtelthier (RÖMER), so hat die LEYDIG'sche Arbeit doch eigentlich den Grund gelegt zu unserer heutigen Kenntniss über die Verbreitung der Schweissdrüsen. Mit den Beziehungen der Schweissdrüsen zu den Haaren hat sich eingehend DE MEIJERE (94) befasst, und MARKS (95) untersuchte ihre Entwicklung bei den Haus-säugethieren genauer. Diese beiden Arbeiten zwingen uns, der herrschenden Meinung entgegenzutreten, welche behauptet, die Drüsen seien im Allgemeinen selbständig und nur in einzelnen Fällen mit den Haar-follikeln verbunden, wie heute noch in den meisten Lehrbüchern der Zoologie zu lesen ist. Sie haben vielmehr einwandfrei erwiesen, dass die selbständige Ausmündung der Schweissdrüsen die Ausnahme bildet und in den allerwenigsten Thiergruppen vorkommt. Bei den meisten Thieren münden sie in den Haarbalg ein, aus dem sie auch ihre Entwicklung nehmen. MARKS glaubte daraus das allgemeine Gesetz aufstellen zu können, dass die Art der Entwicklung der Schweissdrüsen abhängig ist von der Dichtigkeit des Haarkleides. Während dieselben bei Thieren mit dichtem Haarkleid ausschliesslich von dem Haarkeim aus entstehen, bilden sie sich bei schwach behaarten Thieren, z. B. beim Schwein, ausser von diesen Stellen auch von der freien Fläche der Epidermis aus, um an haarlosen Stellen ausschliesslich von der Epidermis aus ihren Ursprung zu nehmen.

Ferner kommt im primitivsten Zustand jeder Haargruppe nur eine Schweissdrüse zu, und wenn auch ihre Ausmündung selbständig geworden ist, so sieht man doch an ihrer Lage noch, dass sie ursprünglich an die Haargruppen gebunden war. Bei den höheren Affen und dem Menschen scheint die selbständige Ausmündung die Regel zu sein. Dass es sich hier aber auch nur um abgeänderte Zustände handelt, erhellt daraus, dass wieder bei anderen Affen, *Cebus*, *Midas*, selbst *Simia satyrus*, die Schweissdrüsen regelmässig in die Haarfollikel münden. Alle diese Beziehungen beweisen den ausserordentlich innigen Zusammenhang sowohl der Haare und Schweissdrüsen, als auch der Haargruppen und Schweissdrüsen. Sie bilden ein Ganzes. Ich muss daher die MAURER'sche Auffassung für nicht haltbar erklären, welche die Schweissdrüsen als selbständig auftretende Gebilde hinstellt, die nur gelegentlich in topographische Beziehungen zu den Haarbälgen treten, in secundäre Beziehungen, die nicht auf einer phylogenetischen Zusammengehörigkeit beider Organe zu beruhen brauchen. Meiner Ansicht nach sind Haare und Schweissdrüsen nicht nur topographisch, sondern auch ontogenetisch und phylogenetisch mit einander verknüpft, und gerade dort, wo diese Beziehungen heute nicht mehr sichtbar sind, liegen secundäre Verhältnisse vor! Eine einfache biologische Erwägung spricht auch schon dafür. Das Haarkleid müssen wir uns doch wohl entstanden

denken in einer Zeit, als das Klima eine erhebliche Abkühlung erlitt. Thiere mit einem schlecht wärmeleitenden und deshalb warmhaltenden Haarkleid konnten dieser Abkühlung besser trotzen. Die reptilienähnlichen Vorfahren der Säugethiere mit ihrem pökilothermen Blut hätten aber doch dieses Kälteschutzes gar nicht bedurft, denn sie konnten doch ebenso wie heute noch die Amphibien und Reptilien durch Winterschlaf und Erstarrung die kühlere Zeit überdauern. Es wird daher der Entstehung des Haarkleides eine Erwärmung des Blutes voran, oder mindestens mit ihr Hand in Hand gegangen sein. Aber mit der Erhöhung der Körperwärme und ihres Schutzes allein war nichts gewonnen, es bedurfte auch noch eines Wärmeregulationsapparates, und das waren die Schweissdrüsen. Entstehung des Haarkleides, Erwärmung des Blutes und Entwicklung der Schweissdrüsen sind drei wichtige, unzertrennliche Stufen in der Phylogenie der Säugethiere, welche einzeln, für sich genommen, nicht zu erklären und zu verstehen sind. Sie bilden eine zusammenhängende Gruppe!

Somit wird uns der innige Zusammenhang zwischen Haar und Schweissdrüse, der heute noch bei den meisten Säugethieren derselbe ist, verständlich. Die Drüse ist ein Anhangsgebilde oder vielmehr ein Zwilling des Haares, denn ihre Ausstülpung erfolgt, ebenso wie die der Talgdrüsen, zu einer Zeit, wo der Epidermiszapfen noch wenig differenzirt ist, in einem Stadium, in dem seine einzelnen Schichten noch ohne weiteres mit den einzelnen Schichten der Epidermis verglichen und homologisirt werden können. Derselbe Epidermiszapfen enthält die gemeinschaftlichen Anlagen für Schweissdrüsen, Haare und Talgdrüsen, und an den behaarten Körpertheilen entwickeln sich meistens alle drei Gebilde aus ihm. Er kann aber auch gerade so gut nur eine Schweissdrüse (an unbehaarten Stellen und dort, wo die Schweissdrüsen selbstständig sich anlegen) oder nur eine Talgdrüse (in der Achselhöhle, MEIBOM'sche Drüsen) oder ein Haar mit Talgdrüsen oder endlich (dort, wo letztere fehlen, z. B. beim Schwein, an den Stacheln von *Echidna*, bei Wassersäugern u. s. w.) bloss ein Haar oder einen Stachel aus sich hervorgehen lassen (MARKS). Bis zu einem gewissen Alter kann man das dem Epidermiszapfen gar nicht ansehen. MARKS (95) hat in der Erwägung solcher Möglichkeiten diesen ursprünglich einfachen Epidermisfortsatz nicht als Haarkeim, sondern sehr zutreffend als „primären Epithelkeim“ bezeichnet, aus dem sich Haarkeim, Schweissdrüsen- und Talgdrüsenanlagen abscheiden können.

Ursprünglich sind alle drei Anlagen gleich; der Unterschied tritt erst später zu Tage. Zunächst in der äusseren Form. Das Haar bleibt gerade, und die Schweissdrüse rollt sich auf. Sodann in der physiologischen Bedeutung. Es ist schwer einzusehen, was hier das Ausschlaggebende war, ob infolge der sich schon frühe bemerkbar machenden Function, d. h. des Secernirens, die verschiedene Gestaltung erfolgte, oder ob schon die Form eine andere wurde, ehe die physiologische Thätigkeit in Betracht kam. Ich glaube zwar, dass die physiologische Bedeutung die Hauptsache war und den Ausschlag gab für das verschiedenartige Aussehen. Sie haben alle drei eine gemeinsame Mutter, die Epidermis, von der sie sich direct oder indirect anlegen können. Und auch die mittelbare Anlage der Schweiss- und Talgdrüsen aus dem primären Epithelkeim erfolgt zu einer Zeit, wo sich dieser noch gar nicht von der Epidermis unterscheidet. Sie sind, um noch einmal den Vergleich der Familie zu gebrauchen, drei Geschwister, welche ein verschiedenes Handwerk erlernen. Sie bleiben zeitlebens in innigem Verkehr stehen, und es braucht uns nicht Wunder zu nehmen, wenn sie schliesslich sogar für einander eintreten können. Es hat mir schon öfters der Gedanke nahe gelegen, dass Haar- und Schweissdrüsen-Anlagen sich ersetzen oder wenigstens in einander aufgehen können.

Wir sahen oben schon, dass nach KÜKENTHAL die Nebenhaare der Sirenen sich in einfache wurzelartige Epidermisausläufer umwandeln, während die Haupthaare zeitlebens erhalten bleiben, aber ohne Schweissdrüsen zu entwickeln, während Reste von Talgdrüsen noch vorhanden sind. Im ersteren Fall bleibt der

„primäre Epithelkeim“ also secundär auf einem frühen, indifferenten Stadium stehen und verändert nur seine Form ein wenig. Im letzteren Fall entwickelt er sich zu drüsenlosen Haupthaaren. Dass hierin kein primitiver Zustand zum Ausdruck kommt, beweisen die Reste von Talgdrüsen und Schweissdrüsen bei den Embryonen der Sirenen. An der Schnauze von *Ornithorhynchus* liefern die Nebenhaare ebenfalls die Befestigungsorgane der Epidermis. Die Haupthaare dagegen treten in den Dienst der Schleimdrüsen und bilden um diese schützende Epithelcylinder. Es sind das alles zweifellos Fälle, in denen ein Form- und Functionswechsel der Epidermisgebilde stattgehabt hat.

An den Sohlenballen verschiedener Thiere, z. B. der Ratten und Mäuse, liegen mächtige tubulöse Drüsen, die meistens für Schweissdrüsen angesprochen werden. Bei sonst schweissdrüsenlosen Thieren pflegen sie an diesen exponirten Stellen vielfach noch vorhanden zu sein. Ich halte sie nicht für Schweissdrüsen und habe mich über ihre muthmaassliche biologische Bedeutung und ihre physiologische Function schon ausgesprochen.

Sie haben nun an manchen Stellen eine äusserst regelmässige Anordnung, wie sie sonst nur den Mittelhaaren zukommt. Die Erscheinung führte mich zu dem Gedanken, dass hier ursprünglich Haare gestanden haben, welche später zu diesen Drüsen geworden sind und noch die regelmässige Vertheilung bewahrt haben. Das Vorkommen von Haaren an solchen Stellen hat nichts Befremdendes, nachdem wir gesehen haben, dass bei *Ornithorhynchus* an den Sohlen der hinteren Extremitäten die Mittelhaare sammt ihren tubulösen Drüsen noch gut entwickelt sind. Die Drüsen gewannen an den Füssen der Muriden nun aus irgend welchen Ursachen das Uebergewicht über die Haare und zogen diese schliesslich ganz in ihren Dienst, so dass der „primäre Epithelkeim“ schliesslich nur noch zu einer mächtigen tubulösen Drüse sich entfaltete. Welche biologischen Momente da mitgespielt haben, vermag ich nicht zu sagen. Zu derartigem Schlusse bedarf es einer grösseren Basis, als sie bisher durch die Untersuchungen über die Schweissdrüsen gegeben ist.

Im Einzelnen bleibt hier noch Vieles zu untersuchen. Besonders müssen genaue embryologische Studien zeigen, wie weit das gänzliche Fehlen der Schweissdrüsen bei gewissen Thieren ein secundärer Zustand ist und welche physiologischen Momente aus der Regulation des Wärmehaushaltes dieser Thiere damit in Zusammenhang gebracht werden können.

Jedenfalls ist es nicht undenkbar, dass drei so nahe verwandte Gebilde der Epidermis, wie Haar, Schweissdrüse und Talgdrüse, deren Anlagen sich ursprünglich nicht von einander unterscheiden lassen und denen man es zunächst nicht ansehen kann, wozu sie prädestinirt sind, auch gelegentlich einander ergänzen und in einander aufgehen können, zumal ihre physiologische Function ursprünglich ebensowenig verschieden ist, wie die Mannigfaltigkeit der Drüsensecrete bei den Monotremen beweist.

Zur Phylogenie der Haare und Schuppen.

Die nähere Untersuchung des Hautkleides der Monotremen, besonders die Entwicklungsgeschichte der Stacheln und Haare des Ameisenigels hat eine Reihe von Thatsachen ergeben, welche für die phylogenetische Auffassung der Haare und Schuppen von Bedeutung sind. Wenn diese Befunde auch keine Veranlassung gegeben haben, die bisherigen Anschauungen erheblich zu ändern und neue Hypothesen in den gegenwärtigen Stand der Haar- und Schuppenfrage hineinzutragen, so sind sie doch ungemein wichtig; erstlich, weil es dadurch gelungen ist, auch für die Monotremen, trotz ihres nach dem Urtheil aller Hautforscher specialisirten und abseitsstehenden Hautkleides, primitive Charaktere nachzuweisen, die in dieser interessanten Frage als beweisend herangezogen werden müssen, und zweitens, weil dadurch manche Ansichten,

so besonders die MAURER'sche Hypothese von der Ableitung des Haares aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere, befestigt und auf eine breitere Basis gestellt werden.

Es mag daher im Folgenden gestattet sein, die allgemeine Bedeutung dieser Befunde und ihre Verwerthung für den gegenwärtigen Stand der Haar- und Schuppenfrage noch einmal kurz hervorzuheben.

Die Veranlassung zu allen neueren Untersuchungen über die Haare und Schuppen ist in MAX WEBER's Arbeit „Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*“ aus dem Jahre 1891 zu suchen. Sie war grundlegend für die Haar- und Schuppenfrage, denn alle weiteren Arbeiten, welche sich mit diesem Thema befassen, sind direct oder indirect auf WEBER's Arbeit aufgebaut. Es sind dies vornehmlich die Arbeiten von EMERY, KEIBEL, MAURER, DE MEIJERE, REH und RÖMER. Wenn sich auch in diesen Arbeiten in manchen Fragen total entgegengesetzte Ansichten noch schroff gegenüberstehen, so ist aus dem ganzen grossen Thatsachenmaterial, welches diese Studien zu Tage gefördert haben, doch wenigstens eine sichere gemeinsame Basis gewonnen, auf der alle Forscher übereinstimmend fussen. Diese lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass die jetzt schuppenlosen Säugethiere resp. die schuppenlosen Theile ihrer Haut früher gleichfalls Schuppen getragen haben; die Schuppen selbst gingen verloren. Die Anordnung der Haare weist aber noch auf ihr früheres Vorhandensein. Das heisst mit kurzen Worten: „die Vorfahren der Säugethiere sind unter schuppentragenden niederen Wirbelthieren zu suchen“.

Die Anordnung und Vertheilung der Haare und Stacheln bei den Monotremen, besonders aber die papillären Erhebungen hinter den Stacheln der jungen Echidnen, die wir als die letzten Reste eines ehemaligen Schuppenkleides ansehen müssen, bestätigen diese Ansicht vollauf und dauernd.

So einwandsfrei diese allgemeine Basis von allen Hautforschern auch anerkannt sein mag, so wenig Uebereinstimmung herrscht andererseits in allen weiteren specielleren Fragen, so besonders darin, ob die Beziehungen zwischen Schuppen und Haaren nur topographischer Natur sind, oder ob hier ein tieferer phylogenetischer Zusammenhang besteht.

Es handelt sich dabei um die Frage: deutet die heute noch an schuppentragenden Säugern vorhandene Stellung der Haare zwischen, unter und in den Schuppen darauf hin, dass die Haare sich ehemals aus irgend welchen Integumentalgebilden nur zwischen oder unter den Schuppen entwickelten, oder sind die Haare als umgewandelte Schuppen anzusehen, die aus diesen selbst oder aus Theilen derselben hervorgingen?

Ich habe mich schon mehrfach zu der ersten Ansicht bekannt und damit an WEBER, MAURER und DE MEIJERE angeschlossen, welche die Beziehungen der Haare zu den Schuppen nur als topographische aufgefasst wissen wollen. Zu dieser Ansicht führte mich besonders eine biologische Erwägung, welche oben schon bei den Beziehungen zwischen Haaren und Schweissdrüsen in ähnlichem Sinne geltend gemacht wurde. Danach haben wir uns das Haarkleid mit seinen Wärmeregulatoren, den Schweissdrüsen, als einen Wärmeschutz gegen die immer mehr zunehmende Abkühlung der Temperatur entstanden zu denken. Da man sich nun nicht vorstellen kann, dass erst nach einem Schwund des Schuppenkleides der erste Schritt zur Entwicklung des Haarkleides gethan würde, ist man zu der Annahme gezwungen, dass die Entstehung der Haare wahrscheinlich mit dem Schwund der Schuppen Hand in Hand ging und dass die Haare bereits auftraten, als die Schuppen noch vorhanden waren. Die Haare konnten natürlich die harten und festen Schuppen nicht durchbrechen, sondern konnten sich nur zwischen denselben oder unter ihrem hinteren freien Rande entwickeln. Gerade hier, wo die Schuppen über einander ragen und infolge dessen eine Einsenkung der Epidermis entsteht, wird die Entwicklungsmöglichkeit die grösste gewesen sein; die Haare wurden hier in ihrer Entwicklung am wenigsten gestört, weil ihre Stellung und Richtung mit der der Schuppen übereinstimmte. Wir sehen auch heute noch überall da, wo Schuppen und Haare zusammen vor-

kommen, die Haare unter oder auf dem hinteren freien Rande der Schuppen zum Vorschein kommen. Ich erinnere nur an *Manis*, an den Schwanz der Muriden, des Bibers u. a. Bei *Hystrix cristata* stehen die Stacheln und bei *Thryonomys (Aulacodus)* die Haare einer jeden Gruppe noch am erwachsenen Thier in einer breiten Reihe neben einander, welche unbedingt den Anschein gewähren, als ob sie hinter Schuppen stünden. Die Schuppen selbst sind aber nicht mehr vorhanden. Es lassen sich dafür noch eine Reihe von Beispielen anführen; ich verweise nur auf die zahlreichen Abbildungen DE MEIJERE's. Die Haargruppen sind an solchen Thieren in die Breite entwickelt, eine Ausdehnung, die ihnen ehemals von den Schuppen vorgeschrieben wurde.

REH hat besonders darauf hingewiesen, dass die Haare in den Schuppenpapillen wurzeln, und aus dieser Stellung eine engere phylogenetische Beziehung der Haare und Schuppen schliessen zu können geglaubt. EMERY fand an einem Embryo von *Dasyppus* an den hinteren Extremitäten eine Gruppe von drei Haaren mitten auf den Hautschildern. Dieser Befund will mir bei der eigenthümlichen secundären Natur des Panzers der Gürtelthiere nicht besonders beweiskräftig erscheinen. Auf den Gürteln des Rückens stehen die Haare embryonal und in der Jugend zwischen den eine grössere Schuppe zusammensetzenden Haupt- und Furchungsschuppen. Es reiht sich also dieser Fall allen anderen an. Dasselbe gilt von *Chlamydomorphus*. Und weiter ist kein Thier bekannt, bei dem die Haare mitten in der Schuppe aus der Haut heraustreten. Sondern überall da, wo die Haare in der Schuppenpapille wurzeln, durchbrechen sie die Haut doch stets auf dem hinteren freien Rande der Schuppen. Man kann sich diese Stellung dadurch erklären, dass die Haare, die zuerst aus den oben entwickelten Gründen unter dem hinteren Rande der Schuppen zum Vorschein kamen, nachdem sie an allgemeiner Bedeutung und somit auch an Ausdehnung gewonnen und infolge dessen kräftiger und grösser wurden, auch einer besseren Befestigung und Ernährung in der Haut bedurften und tiefer in die Schuppenpapille eindringen, zuerst mit ihrer Wurzel, dann aber auch mit ihrer Ausmündungsstelle an den oberen Rand der Schuppe vorrückten. Es ist dies um so mehr verständlich, als ja wahrscheinlich mit der Ausbildung des Haarkleides ein Schwund der Schuppen Hand in Hand ging. Vielleicht ist für diese veränderte Stellung auch die REH'sche mechanische Erklärung heranzuziehen, welche meint, die Wurzeln der Haare seien durch den mechanischen Druck der Schuppen auf die Haare unter diese, d. h. in deren Papille gedrängt worden.

Die Ausbreitung der Haare und Haargruppen ist aber nicht weiter in die Schuppe hinein, sondern zunächst nur über ihren hinteren freien Rand erfolgt. Denn die Haare liegen bei vielen der heute noch schuppentragenden Säugethiere und auch bei manchen nicht mehr beschuppten in breiten Reihen. Hierin könnte zugleich eine Erklärung dafür liegen, warum sich die Haargruppen nur noch bei so wenig Thieren durch Theilung aus der Anlage des Mittelhaares anlegen. Die Haare konnten sich nur über den hinteren Rand der Schuppe ausbreiten, wurden somit nach den Seiten auseinander und vom Mittelhaar, ihrem ursprünglichen Mutterboden, abgedrängt. Als dann späterhin die Schuppen immer mehr an Bedeutung verloren und schwanden, haben sich die Haare ihrer Plätze bemächtigt und allgemein über die ganze Haut ausgebreitet. *Thryonomys (Aulacodus)* und *Hystrix* repräsentiren daher eine primitive Stufe der Haarentwicklung, weil die allgemeine Ausbreitung über den Körper hier noch nicht oder nur theilweise erfolgt ist. Bei *Hystrix* mag die Ausbildung der mächtigen Stacheln jegliche weitere Entwicklung von Haaren verhindert haben. Auch könnte man, da ja die Stacheln ebenso wie bei *Echidna* stark entwickelte Haare darstellen, in dieser Specialbekleidung, in der das ganze frühere Haarkleid aufgegangen ist, eine Rückkehr zu ursprünglicheren Verhältnissen erblicken. Für *Thryonomys (Aulacodus)* ist eine Erklärung für die Erhaltung eines primitiven Haarcharakters nicht zu finden. Ich habe diese eigenthümliche Anordnung der Haare zum Gegenstand einer besonderen kleinen Abhandlung gemacht (Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXI), auf die hier verwiesen sei (98).

Bei den Monotremen sind in die Breite entwickelte Haargruppen nicht vorhanden; sie geben daher in der Frage nach der ersten Ausbreitung der Haare keine directen Aufschlüsse. Es findet das seine Begründung in dem besonderen, abseits stehenden Charakter ihres Hautkleides. Doch haben bei *Echidna* die Stacheln als Einzelorgane die ursprüngliche Anordnung, welche sich direct auf ehemalige Schuppen beziehen lässt, um so schöner bewahrt und die Lagebeziehungen der in gewissem Alter auftretenden Hautpapillen zu den Stacheln liessen sich, wie wir sahen, ungezwungen im Sinne obigen Gedankenganges deuten. Jedenfalls hat die Untersuchung von *Echidna* mit Sicherheit ergeben, dass die Stacheln weiter nichts als stark entwickelte Haare vorstellen, und es fanden sich absolut keine Anhaltspunkte, welche für den tieferen phylogenetischen Zusammenhang der Stacheln und Schuppen, für den von REH vermutheten Entwicklungsgang, Schuppe — Stachel — Borste — Haar, sprächen, und das fällt bei der anerkannt primitiven Organisation der Echidnen schwer ins Gewicht.

Waren somit die topographischen Beziehungen der Haare und Schuppen, d. h. die Frage nach dem Ort der Haarentstehung, schon einigermaassen verständlich, so wird andererseits die phylogenetische Ableitung des Haares und der Haargruppen, die Frage, welche Organe niederer Wirbelthiere den Boden für die Entstehung des Haares geliefert haben, davon wenig berührt. Die Arbeiten von WEBER, DE MEIJERE, REH und RÖMER haben keine positiven Anhaltspunkte, welche auf vergleichenden Untersuchungen beruhen, ergeben. Dann die Ansichten, welche die Entstehung der Haare direct oder indirect aus Schuppen annehmen, haben nur den Werth „mehr oder minder wahrscheinlicher Hypothesen“, wie sie von REH selbst bezeichnet wurden.

Man kann alle diese Arbeiten unter der Bezeichnung „vergleichend-topographische“ zusammenfassen, weil sie den Schwerpunkt der Frage nach der Herkunft des Haarkleides in der Vertheilung und Gruppenanordnung der Haare auf dem Körper suchen.

In ganz anderen Bahnen bewegen sich aber die Arbeiten von MAURER, für den der Ausgangspunkt das Haar als Einzelorgan war und der dadurch einen ganz neuen Gedanken und ganz neue Arbeitshypothesen in die Haar- und Schuppenfrage brachte.

Bekanntlich hat MAURER die Ableitung des einzelnen Haares und der Haargruppen aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere auf Grund des Zusammenwirkens einer ganzen Reihe von Uebereinstimmungen in der Histologie und Entwicklung der Hautsinnesorgane und der Haare — die grosse Aehnlichkeit der ersten Entwicklungsstadien, das Verhalten der Nerven und der Papille, der Bau der Wurzelscheiden und des Haarschaftes — nachzuweisen versucht. Den Hauptwerth legt er dabei darauf, dass die Haare und die Hautsinnesorgane reine Epidermoidalgebilde sind, bei welchen die Cutis erst in zweiter Linie als stützender und ernährender Apparat in Mitleidenschaft gezogen wird, während die mannigfachen Schuppenbildungen niederer und höherer Wirbelthiere, sowie die Federn der Vögel, ihren Ausgangspunkt in einer Cutispapille finden.

Es sind gegen die MAURER'sche Hypothese von WEBER und namentlich auch von KEIBEL mancherlei Bedenken und Einwände erhoben worden. Es liegt nicht im Rahmen dieses kurzen Schlussabschnittes, darauf näher einzugehen, auch dürfte es schwer sein, nach KEIBEL's erschöpfender Kritik noch neue Gedanken dagegen geltend zu machen. Es waren das hauptsächlich Bedenken histologischer und histogenetischer Art, die aber trotzdem MAURER ihre Anerkennung nicht versagen und die Möglichkeit einer solchen Anknüpfung der Haare an die Hautsinnesorgane nicht erschüttern konnten. Ich citire hier WEBER, welcher sagt: „Der Weg von einem rudimentären Hautsinnesorgan der Amphibien, das Neigung zeigt zur Hornbildung, zu einem Haare ist gewiss ein langer, aber für den hypothetisirenden Gedankengang zurücklegbar.“

Mir scheinen die MAURER'schen Arbeiten vollkommen erwiesen zu haben, dass in der Hautsinnesknospe alle Theile des Haares in einfachster Weise vorgebildet sind, so dass man danach leicht versteht auf welchem Wege es zur Bildung eines Haares kam. Die bis ins Einzelne gehende Uebereinstimmung der verschiedenen Schichten eines Haares mit denen der Sinnesknospen machen alle Besonderheiten im Bau des Haares verständlich. Die phylogenetische Ableitung des Haares als Einzelorgan aus einem Hautsinnesorgan hat damit eine genügend sichere Basis erhalten, die natürlich immer nur einen hypothetischen Charakter haben kann, weil ein auf beobachteten Thatsachen gestützter Beweis, welcher zeigt, wie eine Sinnesknospe eines Amphibiums zu einem Haar auswächst, niemals dafür zu erbringen ist.

Aber auch für das Zustandekommen der Haargruppen hat die MAURER'sche Hypothese eine genügende Erklärung geliefert. Der ontogenetischen Entstehung der Haargruppen war bisher wenig Beachtung geschenkt worden; man begnügte sich damit, ihr Vorhandensein am erwachsenen Thier mit den Schuppen in Beziehung zu bringen. Von den Hautsinnesorganen war es längst bekannt, dass sie sich theilen können, und die Gruppenstellung dieser Organe ist eine Folge ihrer Vermehrung durch Theilung. Von grosser Bedeutung ist es nun, dass die Haare zuerst alle einzeln auftreten, und dass die Gruppenstellung in der Ontogenie erst später auftritt, wenn die Haaranlage schon zur Follikelbildung in die Tiefe gerückt ist. Um so mehr musste es wichtig erscheinen, dass MAURER bei einem Säugethier, beim Hund, denselben Entstehungsmodus der Haargruppen durch Theilung fand, der bisher nur für die Hautsinnesorgane bekannt war. Dieser Befund bildete nicht nur ein bedeutungsvolles Glied in der Kette der thatsächlichen Uebereinstimmungen der Hautsinnesorgane und Haare, sondern er lieferte auch den Schlüssel für die Entstehung der Haargruppen. Und gerade in diesem Punkt hat *Echidna*, eines der niedrigst organisirten Säugethiere, trotz der secundären Natur seiner Haut, noch primitive Charaktere bewahrt, welche direct an die Hautsinnesorgane anknüpfen lassen. Die Entstehung seiner Haargruppen durch Sprossung aus einer einheitlichen Anlage und ihre Anordnung in Längsreihen ist ein überraschender Beweis für MAURER, und eine grosse Schwierigkeit, welche seiner Hypothese in den Weg gelegt wurde, ist damit sicher beseitigt, wie im entwickelungsgeschichtlichen Theil dieser Arbeit schon des Näheren erläutert wurde. Auch wird dadurch der schon von MAURER betonte Unterschied der Hautsinnesorgane und Haare, die einzig und allein diesen Entstehungsmodus der Gruppen durch Theilung haben, gegenüber den Schuppenbildungen und Federn noch schärfer.

Ist somit für die Möglichkeit der Entstehung eines Haares und einer Haargruppe aus einem Hautsinnesorgan durch die vergleichende Histologie und Ontogenie eine genügend sichere Basis gewonnen, so bleibt noch übrig, die Stammesgeschichte des Haarkleides und seiner Träger, der Säugethiere, kurz zu erörtern, d. h. der Frage nachzugehen, in welcher Periode und in welcher Gruppe der Wirbelthierphylogenie diese Umwandlung vor sich gegangen sein mag.

Es ist natürlich ein gewagtes Unternehmen, auf Grund eines einzigen Organes, wie die Haut, ein so grosses Problem, wie die Entstehung der Säugethiere, der Lösung näher bringen zu wollen. Aber es ist dabei zu bedenken, dass es sich ja zunächst nur um eine Phylogenie der Haut handelt, welche uns die recht verschiedenartigen Bedeckungen der Säugethiere verständlich machen soll! Bei der grossen Rolle aber, welche dieses Organ als Bedeckungs- und Schutzmittel gegen die äusseren Einflüsse im Leben der Thiere spielt, das trotz seiner mannigfachen Wechselfälle, welchen es in dem bewegten Leben der Thiere unterliegt, doch bis in die höchsten Ordnungen viele ursprüngliche Eigenschaften bewahrt hat, so dass es wohl eines der conservativsten Organe genannt worden ist, muss es bei der Beurtheilung der phylogenetischen Ableitung der Säugethiere ein bedeutungsvolles Wort mitreden, zumal ja auch eine derartige

Phylogenie nur dann Anspruch auf Vollständigkeit und bleibenden Werth haben kann, wenn alle Organe dabei in Rücksicht gezogen sind.

MAURER hat dieser Frage in seiner ersten Arbeit zu wenig Bedeutung beigelegt; er ging dabei immer nur von den Hautsinnesorganen nackter Amphibien aus, so wie wir sie heute noch an ihnen entwickelt finden können. Freilich vermögen gerade sie uns eine genügende Vorstellung davon zu geben, wie die Hautsinnesorgane sich zu Haaren umändern können. Mit dem Uebergang zum Landleben senken sich diese Gebilde in die Tiefe, in die Lederhaut, wobei die Sinneszellen von einer beträchtlichen Wucherung der Stützzellen umschlossen werden, welche einen dicken, konischen, oft über das Niveau der Oberhaut vorspringenden Zapfen bildet. Aber für die Anordnung der Haare über den Körper vermögen die Amphibien keine Erklärung zu geben. Diese weist überall in der Reihe der Säugethiere nach dem übereinstimmenden Urtheil aller Hautforscher auf das ehemalige Vorhandensein von Schuppen hin. Daher konnten die Einwände von WEBER und DE MEIJERE hier gerade mit gutem Recht einsetzen, weil sie auf die topographischen Beziehungen den Schwerpunkt legten.

Nachdem aber MAURER in seiner Hauptarbeit, „Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895“ welche überhaupt eine vielumfassendere Begründung seiner Hypothese liefert, besonders auf diese Frage eingegangen ist, scheint mir auch diese Schwierigkeit, wenn auch nicht ganz beseitigt, so doch erheblich gemildert zu sein. Ihre gänzliche Beseitigung muss so lange als ausgeschlossen gelten, als nicht die Paläontologie die empfindlichen Lücken in der Phylogenie der Säugethiere auszufüllen vermag!

Bei den heutigen Amphibien beschränken sich die Sinnesknospen auf bestimmte Reihen, in diesen allerdings Gruppenstellung zeigend. Nur bei einzelnen Formen, z. B. bei *Cryptobranchus*, sind sie viel reichlicher entwickelt und bei den Teleostiern über den ganzen Körper vertheilt und stehen selbst an der Oberfläche der Flossen, immer bestimmte Beziehungen zu den Schuppen einnehmend. Die heutigen Amphibien sind schuppenlos, aber die bekannt gewordenen fossilen Formen beweisen, dass ihnen die Schuppenlosigkeit nicht von vornherein zukommt. Die Schuppen sind geschwunden, während die Hautsinnesorgane sich noch in Resten erhalten haben.

Unter Berücksichtigung dieser Thatsachen folgert MAURER, dass in paläozoischen Zeiten eine Wirbelthiergruppe existirte, welche den heutigen Amphibien nahe stand, ein wohlentwickeltes Schuppenkleid und zugleich über den ganzen Körper verbreitete Sinnesorgane, ähnlich den Teleostieren, besass. Als diese Thiere zum Landleben übergingen, nahmen die Sinnesorgane einen Bau an, wie man ihn heute noch an unseren Amphibien entstehen sehen kann, an denen uns MAURER die Umwandlung zu Haaren verständlich gemacht hat.

Diese hypothetischen Voraussetzungen sind in den Stegocephalen oder diesen sehr nahe stehenden Formen erfüllt. Freilich sind Hautsinnesorgane an ihnen nicht nachgewiesen. Es ist dieser Nachweis aber ebensowenig zu erbringen, wie der, dass gelegentlich an einem Amphibium ein Hautsinnesorgan zu einem Haar auswächst. Somit kann natürlich auch diese Annahme nie ihren hypothetischen Charakter verlieren. Dabei ist aber zu bedenken, dass die Hypothese sich auf eine Reihe von Thatsachen der vergleichenden Morphologie stützt, welche ihr vollkommene Berechtigung verleihen.

Die MAURER'sche Hypothese liefert uns gleichmässig den Schlüssel zum Verständniss aller Integumentalgebilde der Säugethiere. Die Hautsinnesorgane der Stegocephalen haben den Boden für die Entstehung der Haare und Haargruppen abgegeben; ihre Lagebeziehungen zu den Schuppen erklären die eigenthümliche, regelmässige Anordnung der Haare, welche auf ein ehemaliges Schuppenkleid hinweist, und die Schuppen der Stegocephalen haben sich in dem Schuppenkleid und seinen Resten, an Schwänzen u. s. w., erhalten, bei einzelnen Formen sich sogar durch Anpassung weiter ausgebildet.

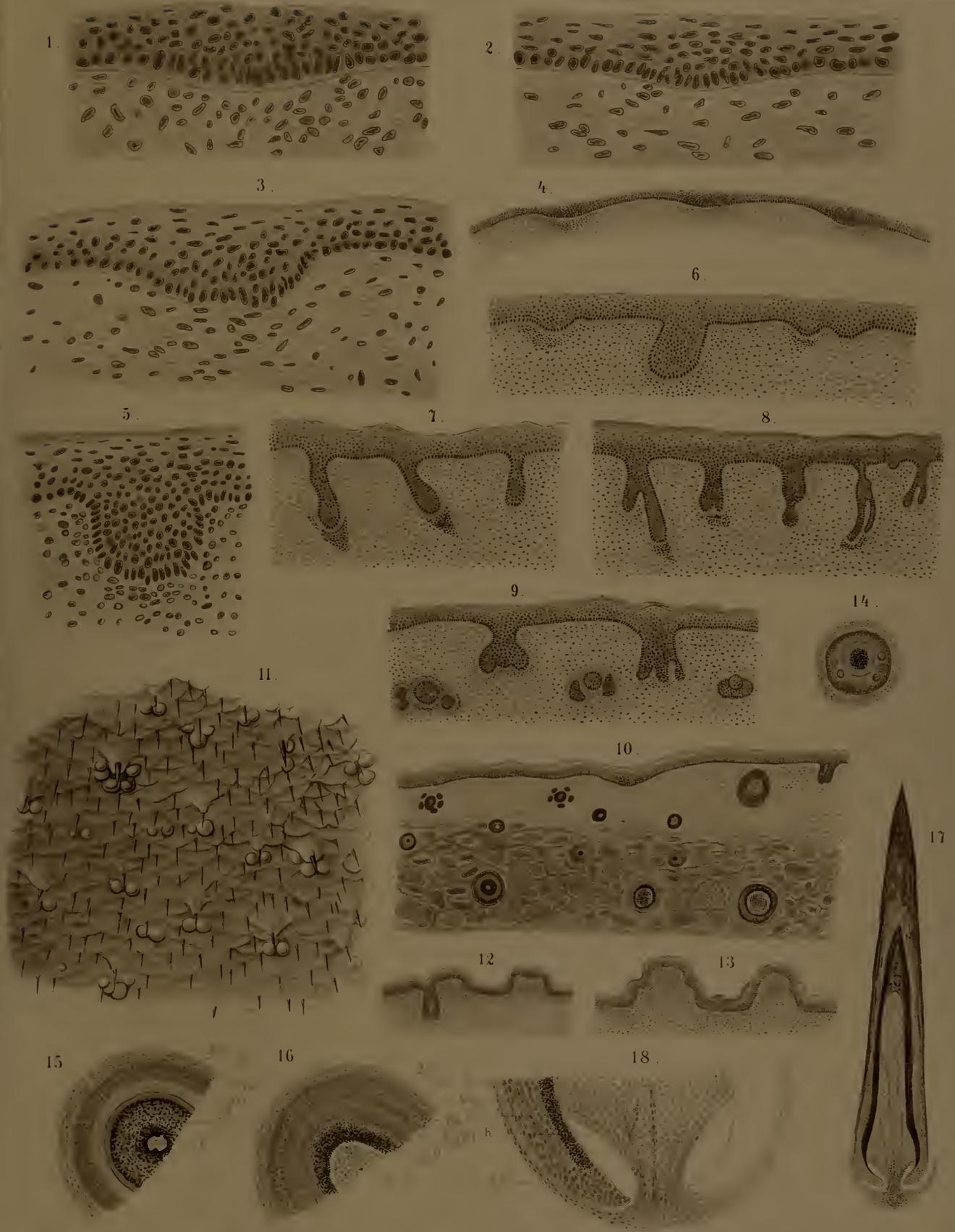
Literatur-Verzeichniss.

1859. F. LEYDIG, Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Phys., Jahrgang 1859, Leipzig.
1864. H. WELCKER, Ueber die Entwicklung und den Bau der Haut und Haare bei *Bradypus*. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. IX.
1868. A. GOETTE, Zur Morphologie der Haare. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. IV, Bonn.
1875. J. FEIERTAG, Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat.
1879. L. R. DE SOUZA FONTES, Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke des *Ornithorhynchus paradoxus*. Inaug.-Diss. Bonn.
1886. K. GEGENBAUR, Zur Kenntniss der Mammorgane der Monotremen. Leipzig.
1889. H. R. DAVIES, Zur Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Morphol. Jahrb., Bd. XV, Leipzig.
1892. M. WEBER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien, Leiden, Bd. II.
1892. F. MAURER, Hautsinnesorgane, Feder und Haaranlage. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII.
- 1893 a. F. RÖMER, Ueber den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürtelthiere. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXVII, Jena.
1893. M. WEBER, Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugethieren. Anat. Anz., Bd. VIII, Jena.
- 1893 b. F. RÖMER, Zur Frage nach dem Ursprunge der Schuppen der Säugethiere. Anat. Anz., Bd. VIII, Jena.
1893. C. EMERY, Ueber die Verhältnisse der Säugethierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz., Bd. VIII, Jena.
1893. F. LEYDIG, Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biol. Centralbl., Bd. XIII, Leipzig.
1893. G. SCHWALBE, Entstehung des Haarkleides bei Säugethieren. Ber. d. Naturw. Vereines in Strassburg i. E.
1894. J. C. H. DE MEJERE, Ueber die Haare der Säugethiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, Leipzig.
1894. L. REH, Die Schuppen der Säugethiere. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXIX, Jena.
1894. R. SEMON, Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. II, Jena.
1894. W. N. PARKER, On some points in the structure of the young of *Echidna aculeata*. Proc. Zool. Soc., London.
1894. E. B. POULTON, The structure of the bill and hairs of *Ornithorhynchus paradoxus*. Quart. Journ. Micr. Science.
1894. J. T. WILSON and C. J. MARTIN, Observations upon the anatomy of the integumentary structures in the muzzle of *Ornithorhynchus*. Proceed. Linnean Soc. of New South Wales.
1895. F. MAURER, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
1895. P. MARKS, Untersuchung über die Entwicklung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugethieren. Inaug.-Diss. Berlin.
1896. F. RÖMER, Studien über das Integument der Säugethiere. I. Die Entwicklung der Schuppen und Haare am Schwanze und an den Füßen von *Mus decumanus* und einigen anderen Muriden. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXX, Jena.
1896. F. KEIBEL, Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ein Referat. Erg. d. Anat. u. Entwicklgesch., herausgegeben von MERKEL und BONNET, Wiesbaden.
1897. W. KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen in SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien etc., Bd. IV, Jena.
1898. F. RÖMER, Studien über das Integument der Säugethiere. III. Die Anordnung der Haare bei *Thryonomys (Aulacodus) swinderianus* TEMMINCK. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXI, Jena.

Tafel I.

(Die Figuren sind sämmtlich aus Schnitten durch die Haut von *Echidna hystrix* var. *typica* THOS.)

- Fig. 1, 2 und 3. Stadium 45. Anlagen der grossen Stacheln aus der Haut des Rückens. In den Figg. 1 und 3 ist unter der Stachelanlage eine geringe Vermehrung der Cutiszellen sichtbar. Zeiss, Ap. 4,00, Oc. 4.
- „ 4. Stadium 50. Die Anlagen dreier grosser Stacheln aus der Haut des Rückens, um die Regelmässigkeit ihrer Anordnung und die vermeintlichen Cutiserhebungen zu zeigen. Unter den Anlagen sind die Cutiszellen dichter gelagert. Obj. A, Oc. 2.
- „ 5. Stadium 50. Die Anlage eines grossen Stachels vom Rücken, etwas weiter vorgeschritten. Um die Anlage macht sich die Ausbildung des bindegewebigen Stachelbalges bemerkbar. Obj. D, Oc. 2.
- „ 6. Stadium 50. Eine Stachelanlage des Rückens, weiter in die Tiefe gerückt. Daneben drei neue Anlagen, welche keine bestimmten Beziehungen zu grösseren einnehmen. Obj. A, Oc. 2.
- „ 7. Stadium 50. Drei Haaranlagen vom Bauche (Combinationsbild aus 2 verschiedenen Schnitten). Es beginnt die Anlage der Haarpapillen und Haarbälge. Obj. A, Oc. 2.
- „ 8. Stadium 51a. Sechs Haaranlagen aus der Bauchgegend (Combinationsbild aus 4 verschiedenen Schnitten). Beginn der Gruppenbildung der Haare durch Sprossung. Obj. D, Oc. 2.
- „ 9. Stadium 52. Fünf Haaranlagen von der Brust, in regelmässiger Anordnung. Die Sprossung schreitet weiter fort und hat „Dreiergruppen“ gebildet. Obj. D, Oc. 2.
- „ 10. Stadium 52. Stacheln und Haare des Rückens in regelmässiger Vertheilung. Obj. A, Oc. 2.
- „ 11. Stadium 53. Ein Stück Haut aus der Schultergegend, von oben gesehen, mit den tuberkelartigen Erhebungen hinter den Stacheln, besonders hinter den grösseren Stacheln. Links unten liegt ein einzelner Tuberkel isolirt. 5-fach vergrössert.
- „ 12 und 13. Stadium 53. Schnitte durch 2 Tuberkelgruppen des Bauches. Obj. A, Oc. 2.
- „ 14. Stadium 53. Querschnitt durch eine Haargruppe der Bauchseite. In den 5 Nebenhaaren sind bereits verhornte Haarschäfte sichtbar, welche mit dem Haupthaar in einer gemeinsamen Wurzelscheide liegen.
- „ 15. Stadium 53. Aus einem Querschnitt durch das obere Ende eines grossen Stachels vom Rücken. *P* Papille, *R* Rindenschicht, *O* Oberhaut, *Wi* innere Wurzelscheide (Stachelscheide), bestehend aus den verschmolzenen HUXLEY'schen und HENLE'schen Schichten, *Wa* äussere Wurzelscheide, *Gl* Glashaut, *BSt* bindegewebiger Stachelbalg. Obj. A, Oc. 2.
- „ 16. Stadium 53. Aus einem Querschnitt durch das untere Ende eines grossen Stachels vom Rücken. Bezeichnungen wie in Fig. 15. Die Oberhaut des Stachels (*O*) zeigt noch lebhaft gefärbte Kerne. An der inneren Wurzelscheide (*Wi*) ist noch deutlich die HUXLEY'sche Schicht von der HENLE'schen zu unterscheiden. Obj. A, Oc. 2.
- „ 17. Stadium 53. Längsschnitt durch einen grossen Stachel des Rückens, um die mächtige Papille mit ihren Gefässen zu zeigen. Obj. A², Oc. 2.
- „ 18. Stadium 53. Das untere Ende desselben Schnittes, stärker vergrössert. Obj. D, Oc. 2. Bezeichnung wie in Fig. 15. Die Schichten vereinigen sich unten in einem gleichartigen Keimlager.
-



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: 1897-1901

Band/Volume: [6_1](#)

Autor(en)/Author(s): Römer Fritz

Artikel/Article: [Studien über das Integument der Säugethiere. II. Das Integument der Monotremen. 189-241](#)