Über den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere.

Von

Dr. phil. F. Römer,
Assistent am zoologischen Institut in Jena.

Mit Tafel XXIV und XXV.

I. Einleitung.

Unter dem wenig zutreffenden Namen Edentata vereinigt man immer noch eine Anzahl Säugetiere zu einer Ordnung, deren übereinstimmende Merkmale mehr negativ als positiv sind. Aber die Aufgabe, dieselben nach ihrer natürlichen Verwandtschaft zu gruppieren, wird, ganz abgesehen von der Unsicherheit der in Betracht kommenden paläontologischen Urkunden, einerseits durch unsere Unbekanntschaft mit ihrer Ontogenie, andererseits durch die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse von ihrem anatomischen Bau sehr erschwert. Ist es doch bisher trotz zahlreicher Arbeiten von Rapp, Gervais, Milne-Edwards, Flower, Thomas, Parker, Kükenthal u. a. noch nicht einmal gelungen, die Akten über das Gebiß der Edentaten zu schließen!

Von den genannten Forschern haben bereits Milne-Edwards und Flower angedeutet bezw. ausführlich dargelegt, daß die Edentaten eine polymorphe Ordnung sind, deren Mitglieder in verschiedene natürliche Ordnungen zerlegt werden könnten. Sodann haben W. K. Parker und O. Thomas auf Grund ihrer Untersuchungen über das Gebiß der Edentaten versucht, denselben eine

andere systematische Stellung zu geben und sie als Paratheria neben die übrigen Säugetiere zu stellen, eine Einteilung, die M. Weber (22) in seiner Arbeit über das Genus Manis „bei dem derzeitigen lückenhaften Zustand unserer Kenntnis vom Gebiß der Edentaten“ als „unrichtig oder wenigstens nicht beweiskräftig“ hinstellt.

In dieser Arbeit hat Weber durch Untersuchungen an einer Reihe von Embryonen von Manis javanica, tricuspis und longicaudata manche unrichtige Angaben und Lücken in unserer Kenntnis der Edentaten beseitigt und ausgefüllt. Diese Durchforschung eines reichlichen Materials behandelt die verschiedensten Organe, von denen wohl die ausführlichste Bearbeitung dem Integument zu Teil geworden ist. Denn die Haut der Säugetiere ist ein phylogenetisch höchst wertvolles Organ, weil sie einerseits eine ganz außerordentliche Gabe der Anpassung und Spezialisierung besitzt, andererseits aber vielleicht auch als eins der konservativsten Organe bezeichnet werden kann. Und in der Ordnung der Edentaten, die sich ja durch die mannigfachste Körperbedeckung auszeichnen (ich erwähne nur Orycteropus, Bradypus, Manis und Dasypus), hat gerade die Haut zur Aufstellung der verschiedenartigsten Ansichten geführt, die vielfach, um Anknüpfungspunkte zu finden, auf Reptilien zurückgehen zu müssen glaubten. Besonders aber waren es die Schuppen von Manis und Dasypus, über die man sich immer nicht einig werden konnte, ob man sie mit den Haaren der Säugetiere, den Schuppen der Reptilien oder mit den Nägeln vergleichen sollte. Nach W. K. Parker's Vorschlag sollte man sie sogar für Haare halten, die durch eine reichliche Masse von Epidermiszellen zusammengebacken sind!

Diese Frage trat mir zunächst in den Weg, als ich mir bei dem Durchlesen von Weber's Arbeit (22), auf die ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Kükenthal, hingewiesen wurde, eine bestimmte Vorstellung von den Verwandtschaftsverhältnissen des Genus Manis und Dasypus machen wollte. Mit großer Freude ergriff ich daher die mir von Herrn Prof. Kükenthal dargebotene Gelegenheit, den Bau und die Entwickelung der Haut des Genus Dasypus an einer Reihe vorzüglich konservierter Embryonen einer Untersuchung zu unterwerfen, wie dies von Weber beim Genus Manis geschehen war. Wenn daher die folgenden Untersuchungen ein wenig zur Lösung der bezeichneten Frage beizutragen imstande sind, so gebührt das Verdienst vor allem dem Herrn Prof. Dr. Kükenthal, und es sei mir ge-

stattet, diesem meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die gütige Unterstützung und das Interesse, das mir bei allen meinen Arbeiten in hohem Maße entgegengebracht wurde, besonders aber für die liebenswürdige Überlassung des herrlichen Materials auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen und herzlichen Dank auszusprechen!

II. Historischer Teil.

Dem Berichte über die zu dieser Arbeit angestellten Untersuchungen und deren Ergebnissen will ich zunächst in objektiver Weise eine kurze Zusammenfassung der betreffenden Arbeiten früherer Forscher vorausschicken. Die Beurteilung dieser Ansichten und deren Verwertung für die vorliegende Arbeit mögen aber in einem anderen Teile Platz finden. Zum besseren Verständnis der Arbeiten ist es vielleicht notwendig, eine kurze Beschreibung der Haut eines ausgewachsenen Gürteltieres vorangehen zu lassen.

1. Morphologisches.

An dem Panzer von Dasypus novemcinctus L. (D. peba Desm. Tatu novemcinctus Blumenb.) kann man, wie bei allen Gürteltieren, unterscheiden zwischen dem eigentlichen Panzer und den Gürteln. Der eigentliche Panzer besteht aus dem Schulter- und Hüft- oder Kreuzschild und wird gebildet aus Querreihen fünf- oder sechseckiger Tafeln. Dieselben bestehen aus verknöcherten Erhebungen der Cutis, welche von einer stark verhornten Epidermis bedeckt sind. Zwischen diese größeren oder „Hauptschuppen“ schieben sich kleinere, unregelmäßige Schuppen, welche man mit dem Namen „Furchungsschuppen“ bezeichnet hat. Die Gürtel, welche der Gruppe den Namen „Gürteltiere“ verliehen haben, bedecken in wechselnder Anzahl nur den Rücken und die Seiten des Körpers und unterscheiden sich gerade durch die Reihenordnung der Schilder von dem Schuppenkleide anderer Säugetiere. Sie werden bedeckt von zweierlei Arten von Schuppen, welche sich durch ihre Größe erheblich von einander unterscheiden [1]). Beide sind mehr oder weniger einem gleichschenkligen

1) Es sei hier nur kurz zum besseren Verständnis der folgenden Arbeiten auf die allgemeinste Form der Schuppen hingewiesen; die Unterschiede bei Dasypus novemcinctus, villosus und setosus sollen an geeigneter Stelle ausführlich besprochen werden.

Dreieck zu vergleichen, von denen die größeren Hauptschuppen mit der Basis, die dazwischen liegenden, kleineren Furchungsschuppen mit der Spitze schwanzwärts schauen. Die Gürteltiere tragen nur auf der Oberseite einen Panzer; die Unterseite ihres Leibes wird von gröberen oder feineren, borstenartigen Haaren bedeckt, und solche Borsten finden sich auch in der Ein- oder Mehrzahl unter dem hinteren Rand der Schuppen auf den Gürteln. So viel zur vorläufigen Orientierung.

2. Die Arbeiten älterer Autoren.

Die Litteratur über die Gürteltiere ist nicht sehr reichhaltig; da aber im Verlauf der Arbeit auch noch andere Edentaten in den Kreis der Betrachtungen gezogen werden sollen, werden hierbei naturgemäß einige Arbeiten eine kurze Berücksichtigung erfahren müssen, die sich nicht direkt auf unser Thema beziehen. Die älteren, ohne ausreichende optische Hilfsmittel und geeignetes Material entworfenen Arbeiten beschränken sich nur auf äußere Beschreibungen, deren Verständnis in mancher Beziehung viel zu wünschen übrig läßt. Die älteste mir bekannt gewordene Arbeit, in welcher des Integuments der Edentaten Erwähnung gethan wird, ist eine Arbeit von

1) Rudolphi (1), Über Hornbildungen, 1815. Derselbe vergleicht die Schuppen von Manis mit den Nägeln; es seien dieselben aber keineswegs knochenartig, wie einige Schriftsteller (Linné, Tiedemann) behauptet hätten. Nur bei den Tatus (Dasypus) läge eine Knochenmasse unter der Oberhaut.

2) Heusinger (2), System der Histologie, 1822. Von ihm ist das Grundprinzip, „die Schuppen der Reptilien sind Cutispapillen“ zuerst hervorgehoben worden. Er knüpft daran Betrachtungen über die Schuppengebilde einiger Säugetiere und geht dabei aus „von den reinen Epidermoidalschuppen des Biber- und Rattenschwanzes, aus denen die wahren Schuppen und Gürtel allmählich hervorgehen“. Die Oberhaut des Biberschwanzes wird durch eine Anzahl von Furchen in sechseckige Stücke zerschnitten. Dieselben bestehen meist aus einem Paar übereinander liegender Blätter und sind noch mit ihrem ganzen Rande auf der nur wenig veränderten Lederhaut befestigt. Mehr ausgebildet sind schon die Schuppengebilde auf dem Schwanze mehrerer anderer Nager. Sie bestehen ebenfalls aus übereinander liegenden Oberhautblättchen, von denen aber das oberste auf drei Seiten frei ist und nur an der Basis an das darunter liegende Blättchen und an die

Lederhaut angewachsen ist. Zwischen den Rändern der Schuppen stehen Haare.

Den Panzer der Gürteltiere stellt HEUSINGER mit manchen anderen Schriftstellern zum „Horngewebe", obschon doch die Mitteilungen DAUBENTON's den richtigen Platz, welchen diese Bildungen im histologischen System einzunehmen haben, andeuten. Dieser schreibt: „Wenn man diese Schale im Feuer verkalken läßt, so lösen sich alle Stücke von selbst ab, werden klingend und weiß. Da ich einige zerbrach, so nahm ich inwendig wahr, daß ein Teil von ihnen fest und dicht und der andere fächrig und schwammähnlich war, wie ein Knochen (Stirnbein eines Kaninchens), welchen ich mit hatte verkalken lassen." Später schloß sich BLAINVILLE [1]) dieser Auffassung an. Obschon nun HEUSINGER die Haut der Gürteltiere nicht selbst untersucht hat, zweifelt er an DAUBENTON's Mitteilungen und glaubt vielmehr, daß diese Teile dem Horngewebe angehörende Absonderungen der Lederhaut sind, „denn", schreibt er, „aus den Schilderungen von BUFFON und CUVIER ergiebt sich, daß die Schuppen oder Panzer dieser Tiere an manchen Stellen der Haut (namentlich am Bauche) mit einzelnen Buckeln anfangen, die doch wohl nur unvollkommen ausgebildete Schuppen sind, unter denen sich noch eine Lederhaut findet; ist die Lederhaut unter den größeren Schuppen und Panzern wirklich ganz fehlend, so ist sie auf eine ähnliche Art verdrängt, wie in den Walfischen. Die Gürtel sind offenbar in ihrer Textur den Schalen der Schildkröten und somit den Mollusken ähnlicher, sie weichen mehr von dem Haar und Nagelgebilde ab".

3) E. D'ALTON (3), Fossile Panzerfragmente der Edentaten, 1833, giebt in der Einleitung seiner Abhandlung eine kurze Beschreibung und Erklärung des Panzers der Gürteltiere, der aus einer innigen Verbindung vieler kleiner Knochenstücke besteht, über die sich ein dünner Haut- oder hornartiger Überzug der Oberhaut legt. Den Panzer teilt er in Schulter- und Hüftschild, zwischen denen die gegeneinander beweglichen Gürtel liegen. D'ALTON versucht, aus mehreren fossilen Panzerstücken den Panzer der ausgestorbenen Gürteltiere zu konstruieren, und vergleicht denselben mit dem des Dasypus niger, bei dem sich die Epidermis zu den Knochen zum Teil so verhält, wie bei den

---

1) Die beiden Arbeiten von DAUBENTON und BLAINVILLE standen mir leider nicht zur Verfügung; ich entnahm diese Mitteilungen einer späteren Arbeit LEYDIG's.

Schildkröten der Padd zu den knöchernen Schildern. Es gehen nämlich viele Stücke der Epidermis über die Nähte der Knochen hinweg, so daß die Skulpturen beim schwarzen Gürteltier im wesentlichen übereinstimmend erscheinen mit denen der fossilen Panzerfragmente. Indem er nun die letzteren mit denen der lebenden Arten zusammenhält, kommt er zu dem Schluß, daß sich für alle Eigenschaften der ersteren bei diesen die entsprechenden Bildungen finden, nur mit dem Unterschied, daß alle fossilen Stücke von einem und demselben Tier herrühren, dagegen die Eigenschaften desselben nicht alle in einer lebenden Art beisammen gefunden werden. Da die meisten fossilen Schildchen große Ähnlichkeit mit denen vom schwarzen Dasypus zeigen, so vermutet D'Alton, daß die Epidermis des Dasypus der Urwelt, wie jene des D. niger, ein von der Einteilung der Knochenschilder abweichendes Getäfel dargestellt habe und zwischen den Schuppen der Oberhaut starke Haare vorhanden gewesen seien.

4) W. v. Rapp (5), Anatomische Untersuchungen über die Edentaten, 1843, weisen auf die eigentümlichen Bildungen der allgemeinen Bedeckungen der Edentaten hin, wovon sonst in der Klasse der Säugetiere kein Beispiel angetroffen würde. „Bei Manis ist die Haut mit hornartigen Schuppen bedeckt, bei Dasypus ist sie mit Ausnahme der unteren Seite des Leibes verknöchert. Die äußere Fläche der Knochentafeln ist von einem dünnen Malpighi'schen Netz mit der Oberhaut bedeckt. An den nicht verknöcherten Stellen hat die Haut borstenartige Haare, auch zwischen den knöchernen Teilen der Haut stehen einzelne kurze Haare. Bei Manis ist die Haut mit großen, dachziegelförmig übereinander liegenden, dicken, hornartigen Schuppen bedeckt, zwischen denen einzelne kurze Haare hervorragen. Bei Myrmecophaga tamandua Cuv. ist der Schwanz, besonders gegen sein Ende hin, mit kleinen, breiten Schuppen bedeckt, wie bei einigen Nage- und Beuteltieren."

5) H. Meyer (6 u. 7), Über den Bau der Haut von Dasypus, 1848 u. 49. Während sich die früheren Autoren, welche sich mit dem Bau der Haut von Dasypus beschäftigt haben, im ganzen auf äußere Beschreibung derselben beschränken, giebt Meyer uns zuerst eine Beschreibung der histologischen Struktur. Doch fehlen bei ihm noch Mitteilungen über die Entwickelung des Panzers, was aber nicht wunderbar erscheint, da Meyer als Material zu seinen Untersuchungen „Stücke von trocken aufbewahrter Haut von Das. novemcinctus" angiebt.

Nach ihm entspricht der Anordnung der Knochenplättchen, die teilweise zu einem festen Panzer verbunden, teilweise zu gegeneinander beweglichen Gürteln angeordnet sind, eine Umwandlung der Epidermis zu regelmäßig angeordneten Hornschuppen. Entgegen der Ansicht Rapp's, daß auf der oberen Fläche der Knochentafeln ein dünnes Malpighi'sches Netz mit der Oberhaut liege, läßt Meyer die Knochenplättchen von allen Seiten von der Substanz der Cutis umgeben sein. Jedes Knochenplättchen trägt ungefähr in seiner Mitte eine ovale, nach hinten zu etwas breitere Schuppe. Die Furchen zwischen den Knochenplättchen werden dann durch kleinere Schüppchen nach einem besonderen System gedeckt, welche Meyer, wie oben schon erwähnt, mit dem Namen „Furchungsschuppen" bezeichnet. Jede Schuppe ist napfförmig vertieft und liegt mit der vertieften Seite der Haut auf. Von Epidermoidalbildungen erwähnt Meyer Haarsäcke, welche sich zwischen den Hornschuppen befinden und in Löcher der Knochenplättchen eingesenkt sind. Diese Löcher finden sich an den Knochenplättchen des Panzers an denjenigen Stellen, an welchen die Linien zwischen je zwei Furchungsschuppen an den Rand der Hauptschuppe stoßen. Die Haare, welche in diesen Säckchen entspringen, sind hell, marklos und kurz, meistens treten sie gar nicht auf die Oberfläche der Haut hervor.

6) F. Leydig (10), Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere, 1859. Wenn auch schon frühere Arbeiten darauf hingewiesen hatten, daß die Schuppen als Papillarbildungen aufzufassen seien, so gebührt doch dem unermüdlichen Forscher Leydig das Verdienst, durch eine Reihe von grundlegenden Arbeiten diese Vermutungen zu Thatsachen gemacht zu haben. Den Papillen, deren jeder Schuppe eine entspricht, schreibt Leydig physiologisch die Bedeutung eines Ernährungsorganes zu, das die Gefäße gewissermaßen in die Epidermis hineinführt und dadurch eine raschere und allseitigere Durchsickerung der Haut ermöglicht, als wenn dieselbe von einer durchweg ebenen Lederhaut besorgt wird.

Die Schuppen der Manidae vergleicht Leydig mit den Schuppen mancher Fische, weil die Lederhaut für jede Schuppe eine freie Verlängerung oder Matrix bildet; sie sind aber den Fischschuppen darin ganz unähnlich, daß, während bei diesen die bindegewebige Matrix verkalkt und die eigentliche Substanz der Schuppe erzeugt, hier bei Manis jene, die freien Hautfortsätze über-

ziehende Epidermisschicht durch Verdickung und Erhärtung „gleich einem Nagel“ die Substanz der Schuppe formt.

In betreff der Hautknochen der Gürteltiere verwirft er Heusinger's Ansicht, der den Panzer zum Horngewebe stellt und thut Daubenton's Mitteilungen Erwähnung, die mit seinen Beobachtungen übereinstimmen. Dagegen widerlegt er Meyer's Ansicht, der die Knochenplättchen auch oben noch von der Cutis umgeben sein läßt, und beweist an dem Rücken von Dasypus novemcinctus entnommenen Hautstücken, daß die Epidermisschilder der Knochensubstanz unmittelbar aufliegen. Die Talgdrüsen „an den sehr vereinzelt stehenden Haaren“ sind Leydig bekannt gewesen, die Schweißdrüsen hat er aber nicht gefunden.

7. C. Kerbert (19), Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere, 1877, behandelt in eingehender Weise die Bedeckungen der verschiedenartigsten Wirbeltiere, giebt gute histologische Einzelheiten und sorgfältige Abbildungen. Zunächst unterwirft er die verschiedenen Schichten der Reptilienhaut, die Epidermis und Cutis, sowie die Entwickelung derselben einer eingehenden Untersuchung. Sodann hat er die Entwickelung des Integuments der Gürteltiere an zwei Embryonen von Das. novemcinctus untersucht. Seine Beschreibung der Haut des ausgewachsenen Tieres lehnt sich im wesentlichen an H. Meyer an. Die von Meyer aufgestellte Behauptung, daß die Knochenplättchen von Bindegewebe allseitig umgeben sind, kann Kerbert wegen der Unzulänglichkeit seines Materials nicht im Leydig'schen Sinne, der die Epidermisschilder der Knochensubstanz unmittelbar aufliegen läßt, entscheiden. Die Mitteilung Meyer's über das Vorkommen von Haaren zwischen den Schuppen ergänzt Kerbert dahin, daß nicht nur zwischen denselben, sondern auch am hinteren freien Rande derselben an den Gürteln deutliche Haare wahrzunehmen sind. Die Gürtel erklärt Kerbert für große Hautfalten, die nach dem hinteren Ende des Tieres umgebogen sind. In seiner Abbildung von dem Längsschnitt durch den Gürtel eines Embryos von Dasypus novemcinctus zeichnet Kerbert die Epidermis nach außen hin durch eine helle, aus glatten Zellen bestehende, ununterbrochene Schicht begrenzt, die sich scharf von der darunter liegenden Zellschicht abgrenzt. Er deutet dieselbe als Epitrichialschicht, wie er sie bei Vögeln und Reptilien nachgewiesen hat.

Bezüglich der Haare glaubt er, daß sich dieselben zunächst an den Gürteln entwickeln, denn er fand dort bereits wohl ent-

wickelte Haare mit Talgdrüsen, an dem Panzer dagegen nur erst Zellwucherungen der Schleimschicht in die Cutis. Den Panzer selbst hält er für eine sekundäre Knochenbildung.

Am Schluß seiner Arbeit erwähnt Kerbert die Arbeiten Götte's und Reissner's, nach denen es nicht mehr zweifelhaft sein soll, daß die erste Anlage eines Haares eine wirkliche Papille darstellt. Er schließt daraus, daß es nicht mehr wunderbar sein kann, daß es auch unter den Säugetieren Individuen mit schuppenartiger Hautbedeckung giebt (Dasypus, Schwanz von Castor). Denn während diese Papillen bei den meisten Säugetieren durch die wuchernde Schleimschicht in die Tiefe der Cutis gedrängt würden, um hier Haare zu bilden, so bildeten sie sich dagegen am Schwanze von Castor und bei Dasypus zu schuppenartigen Gebilden aus, auf dieselbe Weise, wie es bei den Reptilienschuppen stattfindet.

Im Verlauf meiner Arbeit werde ich noch mehrfach Gelegenheit finden, auf diese Arbeit Kerbert's zurückzukommen.

8) M. Weber (21), Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis, 1891. In meiner Einleitung nahm ich bereits mehrfach Gelegenheit, auf diese wichtige Arbeit Weber's hinzuweisen. Ich möchte hier auf den Inhalt derselben noch etwas ausführlicher eingehen, da sie für den Vergleich zwischen Gürtel- und Schuppentieren häufiger und eingehender wird herangezogen werden müssen.

Die Schuppen der Manidae bedecken den Körper mit Ausnahme von Bauch, Kehle und Innenfläche der Extremitäten in dachziegelförmigen Reihen von verschiedener Zahl bei den einzelnen Arten. Sie sind dreieckig oder rhombisch, bald langgestreckt, bald dreispitzig von Form und braun oder gelblich von Farbe. Jede Schuppe sitzt einem dreieckigen oder rhombischen Hautstücke auf, das sich über das Niveau der Haut erhebt und eine sehr in die Breite entwickelte papilläre Erhebung bildet. Auf einem Längsschnitt sieht man demgemäß die Lederhaut, entsprechend der Schuppe, zu einer dorso-ventral stark abgeplatteten Papille sich erheben, die in die Schuppe hineinragt und mit der schwanzwärts schauenden Spitze sich über das Niveau der Haut erhebt. Die Entwickelung dieser Schuppen untersuchte Weber an einer Reihe von Embryonen verschiedenen Alters und fand, daß es bei einem 17 cm langen Embryo nur erst zur Entwickelung der oben beschriebenen Papillen gekommen war, daß aber die Bildung der Schuppensubstanz erst anfing, indem die oberste Lage der die Cutis gleichmäßig überziehenden Epidermis aus verhornten Plätt-

chen bestand, in denen teilweise kein Kernrest mehr nachzuweisen war. Ein Embryo von 30 cm Länge wies insofern einen erheblichen Fortschritt auf, als es bei ihm bereits zur Bildung eigentlicher, wenn auch kleiner Schuppen gekommen war. Die Papille hatte wenig an Größe zugenommen, hingegen zeigte die Epidermis bereits zahlreiche Lagen feinster, verhornter Plättchen, welche nach der Spitze der Papille zu fest aneinander gefügt waren und somit Anteil am Aufbau der Schuppen genommen hatten. Es geht also aus den Untersuchungen hervor, daß zunächst eine starke papilläre Erhebung der Cutis stattfindet, deren Epidermisüberzug ganz allmählich Anlaß zur Bildung der eigentlichen Hornschuppe giebt. Die Schuppen von Manis sind Hornbildungen der Epidermis, die auf abgeflachten, nach hinten umgebogenen, das Niveau der Haut überragenden Papillen der Lederhaut sich bilden. Morphologisch schreibt Weber diesen Gebilden die Bedeutung einer Schuppe zu, im Sinne der Schuppen der Reptilien. Von diesen Schuppen unterscheiden sich die Schuppen der Manidae im wesentlichen nur dadurch, dass der hornige Überbau seinem histologischen Wesen nach bei beiden verschieden ist, und daß derselbe bei den Reptilien durch die Häutung regelmäßig abgeworfen wird, mithin vorübergehender Natur ist, während die Hornschuppen der Manidae bleibende Gebilde sind. Weber sieht die beiden Organe nicht als vollständig homolog an, meint aber wohl, daß beide gemeinschaftlichem Boden entstammen, und daß weiterhin die Schuppen der Manidae sich in spezifischer Weise fortgebildet haben und insofern Bildungen sui generis sind, als auf dem Boden einer von den Reptilien her ererbten Bildung (Schuppenpapille) ein, geweblich den Nägeln sich anschließendes Gebilde (Schuppe, Hornschuppe) sich entwickelt hat, eine Kombination, der man bei den Reptilien nicht begegnet.

Daran knüpft Weber mit Recht die Frage, ob denn diese Gebilde ausschließliches Eigentum der Schuppentiere seien, wovon bei anderen Säugetieren nichts zu finden sei; oder aber, ob sich auch anderwärts im Kreise der Säugetiere noch Hautgebilde erhalten hätten, die man auf nicht zu langem Umwege auf Reptilienschuppen zurückführen könnte?

Zu dem Ende untersuchte Weber Säugetiere verschiedener Ordnungen und zwar Anomalurus, Castor, Myrmecophaga, Didelphys, Mus musculus und Mus decumanus, teils Embryonen, teils ausgewachsene Exemplare, bei denen sich meist am Schwanz eine Schuppenbildung erhalten hat. Er fand, daß bei allen diesen

Tieren die Hornschuppe ebenfalls einen epidermoidalen Überzug über eine langgestreckte, das Niveau der Haut überragende Cutispapille bildet. Weber schließt daraus, daß sich von einer Hautbedeckung, die sich bei den Reptilien, als für diese Tiere charakteristisch, in voller Entwickelung befindet, bei den Säugetieren noch Reste erhalten haben. Diese Schuppenbildung ist zumeist noch am Schwanze anzutreffen und in der Regel nur bei solchen Säugern, deren Schwanz eine Beschränkung in der Behaarung aufweist. Darin nun, daß die Manidae am ganzen Körper von diesen Schuppen bedeckt sind, erblickt Weber einen Beweis, daß diese Beschuppung früher eine allgemeine gewesen sein muß, und es sei vielleicht auf demselben Wege der Panzer der Gürteltiere abzuleiten, vielleicht auch der Panzer der Cetaceen, dessen Bedeutung von Kükenthal (23) zuerst klargelegt worden ist.

Die Behaarung der Manidae ist eine spärliche. Unter jeder Schuppe sitzen einzelne borstenartige, marklose Haare von einfachem Bau und verhältnismäßig starker Papille. In dem gänzlichen Fehlen der Talgdrüsen an diesen Haaren, sowie in der späten Entwickelung derselben (bei einem Fötus von 30 cm Länge fanden sich die Haare erst in Form von Epitheleinsenkungen) sieht Weber eine Rückbildung des Haarkleides, die sich bei der großen Masse der Haare zunächst darin äußerte, daß die Talgdrüsen der Haare nicht mehr zur Entwickelung kamen. Nur in der Analgegend blieben die Talgdrüsen erhalten und entwickelten sich sogar in spezifischer Weise weiter. Aus dem späten embryonalen Auftreten der Haare glaubt Weber schließen zu können, daß das Haarkleid der Manidae, das stets nur eine dürftige Entwickelung erfahren hatte, noch dazu eine spätere Rückbildung erlitt, die sich zunächst recht auffällig äußerte in einem Schwunde der appendikulären acinösen Drüsen desselben.

Bezüglich der Verwandtschaft von Manis mit den übrigen Edentaten enthält Weber sich jedes Schlusses, ebenso wie er auf die Abstammung der Manidae nicht eingeht.

Unter den besprochenen Arbeiten haben einige ausführlicher Platz finden müssen, die sich nicht direkt auf unser Thema zu beziehen scheinen. Dies geschah jedoch, um für die kritische Behandlung der Schuppenfrage eine möglichst breite und umfassende Grundlage zu geben. Ich habe aber absichtlich die Untersuchungen

der früheren Autoren möglichst objektiv angeführt und habe es vermieden, hier auf die Schlüsse, welche jeder Forscher auf seine Untersuchungen aufgebaut hat, einzugehen. Dieselben sollen in einem besonderen kritischen Teil behandelt werden und zwar erst dann, wenn ich eine Reihe von Untersuchungen gegeben habe, die ich an verschiedenen Embryonen der Gürteltiere anstellte. Auch hierbei werde ich mich zunächst jeder Schlußfolgerung enthalten und nur die gefundenen Thatsachen angeben.

III. Eigene Untersuchungen.

In der Sammlung des Herrn Prof. Dr. Kükenthal, die mir bereitwilligst zur Verfügung gestellt wurde, befanden sich folgende Embryonen:

1) Dasypus novemcinctus L.: 9 Embryonen verschiedenen Alters von 5, 6, 7, 11 und 12 cm Nacken-Steißlänge.

2) Dasypus villosus Desm.: 6 Embryonen verschiedenen Alters von 10, 11 und 12 cm Länge.

Sodann stand mir zur Verfügung ein erwachsener Dasypus setosus L. der hiesigen zoologischen Sammlung, in Alkohol konserviert, und ein ausgestopfter Dasypus novemcinctus L.

Die Embryonen waren alle gut konserviert und eigneten sich auch zum Studium der feinsten histologischen Einzelheiten.

1) Untersuchungen an Dasypus novemcinctus.

Es wurden zunächst einem Embryo von 5 cm Länge zwei Stückchen Haut vom Schulterpanzer und Gürtel entnommen und Längsschnitte durch dieselben gemacht. Einen solchen Schnitt, welcher zwei Gürtel ganz getroffen hat, zeigt Fig. 1. Man sieht hier deutlich, daß sich die Lederhaut zu einer mehr oder weniger dreieckigen, mit ihrer abgerundeten Spitze schwanzwärts schauenden Papille erhebt, welche das Niveau der Haut überragt. Eine überall gleichmäßig dicke Epidermis überzieht dieselbe und biegt an der Spitze der Papille zu einer tiefen, nach vorn gerichteten Einbuchtung um, von wo aus sie dann wieder allmählich zur nächstfolgenden Papille ansteigt. Diese Einbuchtung liegt in Falten zusammengeschlagen unter der Papille, also unter dem oberen

Teil des Gürtels. Von der Entwickelung eigentlicher Schuppen kann hier noch keine Rede sein, nur die Schuppenpapillen, die einander dachziegelartig überdecken, sind ausgebildet. Die Bildung der Schuppensubstanz aber nimmt erst ihren Anfang. Denn betrachten wir die histologische Struktur der Epidermis mit scharfer Vergrößerung etwas eingehender, so sehen wir (Figg. 2 und 3), daß derselben eine Lage ganz feiner, langgestreckter Zellen aufgelagert ist, welche stark lichtbrechend sind, sich gegen Farbstoff vollkommen indifferent verhalten, keine Spur von Kernrest mehr aufweisen und zuweilen sogar auch ihre Konturen verloren haben. Dieses sind unzweifelhaft verhornte Plättchen, welche den ersten Anfang der Entwickelung der Schuppensubstanz darstellen. Die Verhornung ist jedoch noch nicht überall gleichmäßig aufgetreten, sondern zumeist nur in der Mitte der Schuppenpapille, wo die Plättchen manchmal in fortlaufender Reihe nebeneinander liegen, manchmal aber auch nur vereinzelt auftreten und noch Zellen mit deutlichen Kernen an der Begrenzung der Oberfläche teilnehmen lassen. An der Spitze der Papille, sowie in der Falte zwischen zwei Papillen, ist von einer eintretenden Verhornung noch nichts zu sehen. Unter den verhornten Plättchen folgt eine Lage stark abgeplatteter Zellen (Fig. 3) mit deutlichen, länglichen oder spindelförmigen Kernen, welche sich noch intensiv gefärbt haben. Darunter liegen zwei bis drei Lagen polygonaler oder kubischer Zellen, welche aber meistens stark abgeflacht sind. Die Kerne haben mannigfache Gestalt, sind teils kugelig, teils linsenförmig, teils länglich-rund. Das Protoplasma dieser Zellen ist fein granuliert, während der Inhalt des Kernes mehr grobkörnig zu sein scheint und oft einen Nucleolus aufweist. Die tiefste Lage der Epidermis hat runde, ovale oder endlich mehr oder weniger schön ausgeprägte Cylinderzellen, welche auf der Cutis aufsitzen und deren runde, manchmal auch ovale Kerne senkrecht zur Oberfläche stehen. Man kann somit auch hier eine Einteilung der Epidermis in drei Schichten vornehmen: Stratum corneum, Stratum lucidum und Rete Malpighii; während die Zellen des St. corneum keine Färbung mehr angenommen haben und das Rete Malpighii immer lebhaft gefärbt erscheint, nimmt das Stratum lucidum auch in dieser Beziehung die Mitte zwischen den genannten Zellenlagen ein.

Der Epidermisüberzug ist jedoch nicht auf der ganzen Papille gleichmäßig, sondern zeigt einen erheblichen Unterschied in seiner Dorsal- und Ventralfläche insofern, als er auf der Ventralfläche, d. h. unterhalb der Papille, wie überhaupt in der ganzen Haut-

falte erheblich dünner ist, von dort nach der Spitze der Papille allmählich an Größe zunimmt, um an der Umbiegungsstelle sein Maximum zu erreichen (Fig. 2).

Von Epidermoidalbildungen sind hier die Haare zu erwähnen. Am erwachsenen Tier findet man an dem hinteren freien Ende jeder Schuppe eines Gürtels ein bis zwei lange, steife Haare, welche ziemlich in der Ebene der Schuppe stehen und mit ihrer Spitze schwanzwärts gerichtet sind. Von diesen Haaren finden wir bei unserem Embryo von 14 cm Länge bereits die Anlagen. Sie bestehen aus Zellwucherungen der Schleimschicht, welche bereits tief in die Cutis eingedrungen sind (Fig. 2). An der Spitze des Haarkeimes hat auch schon eine lebhafte Wucherung der Cutiszellen stattgefunden, die erste Bildung der Haarpapille. Außerdem finden sich aber noch auf der ganzen Papille zahlreiche Epitheleinsenkungen, welche ebenfalls als Haaranlagen aufzufassen sind. Dieselben sind jedoch in der Entwickelung noch nicht so weit vorgeschritten wie die an der Spitze der Papille stehenden Haare. Aus den bisherigen Beobachtungen geht schon zur Genüge hervor, daß zunächst eine papillenartige Erhebung der Lederhaut stattfindet, deren Epidermisüberzug dann allmählich anfängt, die spätere Hornschuppe zu bilden.

Die Cutis hat einen ausgeprägt faserigen Bau (Fig. 2 u. 3); es ordnen sich die Fasern so, daß die meisten eine senkrechte Richtung zur Epidermis annehmen. Die Zellkerne sind deutlich rund oder oval. Dicht unter der Epidermis, sowie namentlich am unteren Rande der Papille liegen sie viel dichter als in der Mitte derselben, so daß die Papille deutlich gegen die darunter liegende Bindegewebs- und Muskelschicht abgesetzt erscheint. Unter dem Papillarkörper zieht ein Strang von derben Bindegewebsfasern, welcher nach der Spitze der Papille zu verläuft und dort bis dicht an die Epidermis herantritt. Unter der Papille verlaufen große und starke Bündel von quergestreiften Muskeln.

Vergleichen wir diese Schnitte durch die Gürtel mit einem Schnitt, welcher durch den Schulter- oder Halspanzer gelegt wurde (Fig. 5), so sehen wir, daß die Cutispapillen zwar nicht in der Weise entwickelt sind, wie an den Gürteln [1]); immerhin hat

1) Die Papillen bieten sich hier in etwas anderer Form, weil wir hier Querschnitte vor uns haben, d. h. Schnitte, welche senkrecht zur Längsachse des Körpers gelegt sind.

aber auch hier eine Erhebung der Cutis stattgefunden, welche deutlich eine Schuppenanlage erkennen läßt. Die Epidermis entspricht genau derjenigen der Gürtel; auch hier ist bereits eine Bildung der Hornsubstanz durch Verhornung der obersten Zellen, in denen keine Kerne mehr nachzuweisen sind, eingetreten. Unter den verhornten Plättchen zeigt die Epidermis dieselben polygonalen Zellen, sowie die schöne Cylinderzellenlage, wie bei den oben beschriebenen Schnitten des Gürtels. Zwischen den Papillen hat eine tiefe Einsenkung der Epidermis stattgefunden, die von einer starken Zellwucherung der Cutis umlagert ist. Bei starker Vergrößerung zeigt dieselbe auffallende Ähnlichkeit mit den an den Gürteln gefundenen Haaranlagen, nur ist hier die dichte Lage der Cutiszellen in der ganzen Umgebung der Einsenkung auffällig. Eine Papille (Fig. 5) zeigt uns auch 2 Haare im Querschnitt. Dieselben sind mindestens ebenso weit entwickelt, wie die großen Borsten der Gürtel und es erhellt daraus, daß von einer früheren Entwickelung der Haare an den Gürteln, wie sie Kerbert gesehen haben will, keine Rede sein kann.

Betrachten wir nun die oben geschilderten Verhältnisse an einem älteren Embryo von 7 cm Länge, wie sie uns die Figuren 7, 10 und 11 darstellen. Auf den ersten Blick sieht man, daß ein erheblicher Fortschritt stattgefunden hat. Die ganze Papille hat an Länge zugenommen. Der Epidermisüberzug scheint bedeutend dicker zu sein, der Verhornungsprozeß ist rüstig vorangeschritten, und somit haben die Schuppen schon eine beträchtliche Dicke erhalten. Der Hornüberzug ist nicht überall gleichmäßig dick, so ist er namentlich an der Spitze und der Basis der Papille noch sehr gering, ja stellenweise noch kaum wahrzunehmen. Auf dem Präparat, welchem die Abbildung 10 entnommen ist, hat sich die Haut zwischen den Gürteln durch die Behandlungsweise etwas stark hervorgedrückt, so daß die Entfernung zwischen 2 Gürteln hier größer erscheint, als es in Wirklichkeit der Fall ist. In natürlicher Lage liegt die Falte unter den Gürteln, die sich dachziegelartig bedecken.

Im übrigen ist die Epidermis gerade so, wie die der jüngeren Stadien; zu unterst die typische Cylinderzellenlage, darüber einige Lagen flacher Zellen mit Kernen, die sich noch intensiv gefärbt haben, und zu oberst die abgeflachten und bereits verhornten Zellen ohne jeden Kernrest. Bei scharfer Vergrößerung, wie sie uns Fig. 11 zeigt, sieht man, daß die Hornplättchen nach

der Spitze der Papille zu fest und dicht aneinander liegen; nach der Basis wird ihre Anordnung lockerer.

Auffallend sind in diesem Stadium die großen Haaranlagen, zunächst die Borsten am Ende einer jeden Schuppe, sodann die zahlreichen Haare mitten in der Papille. Die Größenzunahme ist eine ganz bedeutende gewesen, auch hat die Bildung der Haarpapille durch Wucherung der Cutiszellen gewonnen. Besonders auffällig aber ist die große Drüsenanlage, die sich immer nur einseitig findet, und zwar an den großen Haaren an der Spitze der Papille auf der unteren, d. h. auf der der Papillenspitze zugekehrten Seite. Diese Drüsenanlage entsteht als eine sekundäre Ausstülpung der Haaranlage, ist aber von derselben insofern verschieden, als zwischen den Zellkernen beider ein erheblicher Unterschied besteht. Während nämlich die Kerne des breiten Haares mehr oder weniger spindelförmig und mit der Längsachse gegen die Mitte des Haares gerichtet sind, sind diejenigen der Drüsenanlage kreisrund. An der Haaranlage findet sich fernerhin beiderseits eine solide Wucherung der äußeren Wurzelscheide, die wir als Anlage der Haarbalgdrüsen ansprechen müssen, so daß für die lange Drüsenanlage nur die Deutung einer Schweißdrüse übrig bleibt, eine Vermutung, die durch spätere Stadien bestätigt wird. An dem großen Haar, der späteren Borste, macht die Epidermis einen tiefen Einschnitt zum Durchbruch des Haares, während sie über die anderen, mitten in der Papille stehenden Haaranlagen meist ohne die geringste Vertiefung hinwegzieht.

Die Cutis zeigt außer der oben bereits erwähnten Verlängerung der gesamten Papille keine Veränderung. Die Breite der Papille hat eher ab- als zugenommen.

Die entsprechenden Verhältnisse des Schulterpanzers bringt Fig. 7 zur Darstellung. Hierzu ist wenig hinzuzufügen, da die oben gegebene Schilderung der Epidermis und Haaranlagen der Gürtel auch für diese Schnitte paßt. In schöner Weise kommt hier der Unterschied zwischen Haar- und Schweißdrüsenanlage zu Tage, von der letztere die erstere an Länge weit übertrifft. Eine scharfe Abgrenzung der Schuppen hat auch hier noch nicht stattgefunden.

In bezug auf den knöchernen Panzer der Gürteltiere muß bemerkt werden, daß bei einem Embryo von 5 und 7 cm Länge von einer Anlage des eigentlichen Panzers und der Hautknochen noch nichts zu merken war. Es muß also unsere nächste Aufgabe sein, bezüglich dieser Verhältnisse ein älteres Stadium zu studieren und die weitere Entwickelung der Hornschuppe sowie der Haare

und Schweißdrüsen zu verfolgen. Hierzu nahm ich den ältesten mir zu Gebote stehenden Embryo von 12 cm Länge. Schnitte durch denselben, die uns in vollkommenster Weise die gewünschte Aufklärung geben, sind in Fig. 15 und 16 abgebildet. Beginnen wir auch hier mit der Betrachtung der Epidermis, so können wir an derselben zwei ganz deutlich voneinander getrennte, ungefähr gleich dicke Lagen unterscheiden; zu oberst eine helle, homogene Schicht, deren Zellen als blattartig aufeinander liegende Plättchen ohne jeglichen Kernrest erscheinen — die wohlentwickelte Schuppe. Darunter eine zweite Schicht, welche gegen die Epidermis der früheren Stadien keine Veränderung aufweist. Es sind also hier die Zonen der lebenden protoplasmatischen und der nicht mehr lebensfähigen, verhornten Zellen scharf gegeneinander abgegrenzt man unterscheidet sie leicht als das Stratum corneum und das Stratum Malpighii. In bezug auf ihre Dickenverhältnisse sind an der Schuppe deutliche Unterschiede wahrnehmbar; gegen Ende der Papille erreicht die Schuppe ihre größte Dicke, nach der Basis zu nimmt sie allmählich ab und geht ohne sonderlich scharfe Grenze in eine dünne, verhornte Gewebsmasse, die sich bis zur Spitze der nächstfolgenden Papille hinzieht, über. Auf diese Weise ist die Hautfalte zwischen der Basis einer Papille und der Spitze der nächstfolgenden ebenfalls mit hornigen, aber bedeutend dünneren und lockeren Gewebsmassen überdeckt, die ebenso wie die Schuppe durch Verhornung der Epidermis entstanden, aber dennoch weit verschieden von derselben sind. An der Spitze der Papille fällt die Schuppe gegen das dieselbe durchbrechende Haar hin steil ab.

Die Haaranlagen haben eine erhebliche Änderung erfahren. War bei einem Embryo von 5 cm Länge ein Größenunterschied zwischen den einzelnen Haaranlagen nicht wahrzunehmen und bei dem Embryo kaum ein Haar bezüglich der eigenen oder der Schweißdrüsenanlage zurückgeblieben, so besteht bei einem Embryo von 12 cm ein so wesentlicher Unterschied zwischen den großen Haaren an der Spitze der Papille und den übrigen Haaren, daß wir letztere sofort als in der Entwickelung zurückgeblieben bezeichnen müssen. Die große Borste ist bezüglich ihrer Einzelheiten, Haarschaft, Haarbalg, Papille und Talgdrüse bereits vollkommen entwickelt und überragt das Niveau der Haut um ein beträchtliches Stück. Unvergleichlich weniger haben die übrigen Haare in der Mitte der Papille zugenommen; es hat zwar eine Größenzunahme stattgefunden und auch eine Anlage der Talg-

drüsen und der Haarpapille, jedoch ist der Unterschied ein so gewaltiger, daß wir nicht umhin können, diese Anlagen als rudimentär zu bezeichnen. Die Vermutungen über die Schweißdrüsenanlage haben sich bestätigt; man sieht auf diesem Stadium (Fig. 15) eine typisch ausgebildete Schweißdrüse, wie man sie sich schöner nicht denken kann. Ein langer, unverästelter Ausführungsgang, der oben dicht unter der Epidermis in den Haarbalg ausmündet, verläuft gerade oder nur wenig gekrümmt in die Cutis und endigt in einem vielfach gewundenen Knäuel. Auf feinere histologische Einzelheiten brauche ich hier nicht weiter einzugehen; für die vorliegende Arbeit genügt es, das Vorhandensein derselben nachgewiesen zu haben. Aber auch diese Schweißdrüsen erliegen späterhin vielfach einer Rückbildung bei der Entstehung des knöchernen Panzers. Daß dieselbe bei einem Embryo von 12 cm schon begonnen hatte, fühlt man, wenn man die kleinen Hautstückchen dem Embryo mit der Scheere entnimmt. Es mußte daher eine geeignete Entkalkungsmaßregel vorgenommen werden, um die Haut schnittfähig zu machen.

Nach Fig. 15, auf welcher die Verknöcherung an verschiedenen Stellen bereits eingetreten ist, kann es nicht mehr zweifelhaft sein, daß die Bildung des Knochenpanzers durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutis vor sich gegangen ist. Dieselbe kann an mehreren Stellen ganz unabhängig voneinander auftreten. Hernach verschmelzen die einzelnen Stücke, deren Längsachse mit der Längsachse der Papille annähernd parallel verläuft, miteinander zu einem einheitlichen Panzer. Die Verknöcherung beginnt allemal, wie meine sämtlichen Schnitte zeigen, zwischen den Haaren und Schweißdrüsen der Cutispapille, so daß sich dieselben noch eine Zeit lang ungestört weiterentwickeln können. Bei der späteren Verschmelzuug der einzelnen Stücke bleibt nun vielfach ein kleiner Bezirk um die Haare unverknöchert, so daß der Panzer des erwachsenen Tieres zwischen den Knochenplättchen feine Löcher aufweist; jedoch nicht überall, denn vielfach sind auch die einzelnen Knochenplättchen fest miteinander verschmolzen, die Haare und Schweißdrüsen sind alsdann von der Verknöcherung auseinandergerissen und verdrängt worden. Ein Beispiel dafür liefert Fig. 16, wo der Knochen Haare und Schweißdrüsen in zwei Teile getrennt hat, so daß sich über demselben der Rest des Drüsenkanals, unter demselben der Rest des Drüsenknäuels befindet, welche dann alsbald einer allmählichen Rückbildung unterliegen. Schon aus diesen Beobachtungen geht deutlich hervor,

daß der Knochenpanzer der Gürteltiere eine sekundäre Neuerwerbung ist, die zur teilweisen Rückbildung der Haare und Schweißdrüsen geführt hat.

Über die Entwickelung der Schuppen am Schulterpanzer eines Embryo von 12 cm Länge giebt uns Fig. 14 die gewünschte Aufklärung. Während hier auf einem früheren Stadium eine scharfe Abgrenzung der Schuppen noch nicht zu sehen war, sind jetzt Haupt- und Furchungsschuppen deutlich erkennbar und durch entsprechende Einsenkung der Epidermis scharf voneinander getrennt. Auf jeder Hauptschuppe liegen vier im Querschnitt getroffene Haare, während die Furchungsschuppen stets frei von solchen sind. Eine Verknöcherung, wie sie an den Gürteln (Fig. 15) zu sehen war, ist hier noch nicht eingetreten, woraus zu zu ersehen ist, daß die Verknöcherung zunächst an den Gürteln sich geht.

Wenn ich zum Schlusse noch einmal die Ergebnisse der Untersuchungen an Das. novemcinctus zusammenfasse, so hat sich ergeben, daß bei der Entwickelung des Gürtelpanzers zunächst eine starke papilläre Erhebung der Lederhaut stattfindet, deren Epidermisüberzug ganz allmählich Anlaß giebt zur Bildung der eigentlichen Hornschuppen. Der Knochen entsteht durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutispapillen, welche an verschiedenen Stellen vereinzelt auftritt und später zu einem einheitlichen Panzer verschmilzt. Dadurch werden die in der Mitte der Papille, d. h. zwischen den einzelnen Schuppen, sich anlegenden Haare und Schweißdrüsen teilweise verdrängt und unterliegen einer baldigen Rückbildung. An einigen Stellen ist die Verknöcherung nicht vollkommen, und es bleiben feine Löcher zum Durchtritt der Haare erhalten. Diese Haaresind aber nur in frühester Jugend vorhanden und verschwinden mit zunehmendem Alter ebenfalls.

2. Dasypus villosus.

Dasypus villosus unterscheidet sich von Dasypus novemcinctus zunächst dadurch, daß zwischen Schulter und Hüftpanzer meist nur 6 oder 7 voneinander getrennte, bewegliche Gürtel entwickelt sind. Vergleicht man zwei etwa gleichalterige Embryonen miteinander, so muß sofort der gewaltige Unterschied in der Haut

der beiden Tiere auffallen. Während Das. novemcinctus eine helle, fast weiße, glatte Haut besitzt, an der schon bei oberflächlicher Betrachtung die wohl ausgebildeten Schuppen, die Haupt- und Furchungsschuppen, sowohl an den Gürteln, wie am Schulter- und Hüftpanzer, in die Augen fallen müssen, ist die Haut von Das. villosus schmutzig-grau und runzelig und erst bei genauerer Betrachtung mit der Lupe kann man die einzelnen Schuppen wahrnehmen. Sie sind erheblich verschieden von denen des Das. novemcinctus. Zunächst sind die Schuppen noch nicht scharf voneinander abgegrenzt; in der Mitte liegt wohl die mit ihrer breiten Seite nach dem Schwanze hin gerichtete Hauptschuppe, wenn sie auch nicht so deutlich hervortritt. Aber statt der bei Das. novemcinctus daneben liegenden einheitlichen, mit der Spitze nach hinten gerichteten, kleinen Furchungsschuppen sieht man hier jederseits von der Hauptschuppe vier bis fünf kleinere Schüppchen, die noch deutlich voneinander zu unterscheiden sind. Zwischen den selben sieht man kleine dunkle Punkte, die sich bei scharfer Betrachtung als Durchtrittsstellen der in der Papille stehenden Haare ergeben. Die letzteren sind aber noch nicht allgemein zum Durchbruch gekommen, nur hie und da überragt ein Haar das Niveau der Haut. Die vier bis fünf kleinen Schüppchen zu beiden Seiten der Hauptschuppe vereinigen sich mit derselben zu größeren Schuppen, die durch tiefe Furchen voneinander abgegrenzt sind. Unter dem hinteren Rande einer jeden solchen Schuppe schauen mehrere, manchmal sechs bis acht, Borsten hervor, die sich vor denen eines gleichalterigen Das. novemcinctus an Länge und Zahl auszeichnen.

Zwischen Dasypus novemcinctus und villosus besteht also ein erheblicher Unterschied erstlich in der Beschuppung, die bei ersterem bereits deutlich ausgebildet und in Haupt- und Furchungsschuppe differenziert ist, während sie bei letzterem noch kaum zu sehen ist, und zweitens in der Behaarung, und zwar insofern, als bei Das. novemcinctus nur an dem hinteren Rande der Schuppe vereinzelte Haare zum Durchbruch gelangt sind, während sich bei Das. villosus nicht nur hier zahlreiche, sondern auch zwischen den Schuppen einzelne Haare zeigen.

Von Das. villosus standen mir sechs Embryonen zur Verfügung, die aber leider nur einen ganz geringen Größen- und Altersunterschied aufwiesen und zwischen 10—12 cm differierten. Gleichwohl glaubte ich dieselben zum Vergleich heranziehen zu müssen.

Einen Einblick in diese Verhältnisse gewährt uns ein Längsschnitt durch die Gürtel (Fig. 12). Hier ist es allerdings schon zur Bildung einer eigentlichen Cutispapille gekommen, die sich über das Niveau der Haut erhebt und mit ihrer Spitze schwanzwärts schaut. Jedoch hinter der Papille des Das. novemcinctus, die wir in der Fig. 1 gesehen haben, steht sie an Länge und an Schönheit der Ausbildung bedeutend zurück. Der Epidermisüberzug ist erheblich breiter und weist in seiner ganzen Länge, sowohl auf der Papille als auch in der Hautfalte keinen Unterschied in seiner Dicke auf. Von dem Beginn einer Verhornung ist noch nichts zu sehen, denn die Epidermiszellen sind überall gleichmäßig gefärbt und besitzen noch alle Kerne, die allerdings in bezug auf ihre Größe und Färbung weniger deutlich hervortreten.

Den oben erwähnten Unterschied in der Behaarung zeigt Fig. 12 deutlich. Was zunächst die Borste am hinteren Ende der Papille betrifft, so ist vor allem die Länge und Stärke derselben zu erwähnen. Sodann sind auch hier die Haare zwischen den Papillen zum Durchbruch gelangt[1]). Sie sind ebenfalls vollkommen entwickelt und lassen einen Haarbalg, Schaft, Papille und Talgdrüsen deutlich erkennen. Hierdurch unterscheiden sie sich erheblich von den Haaren des Das. novemcinctus, welche sogar bei einem etwas älteren Embryo noch nicht zur Ausbildung eines Haarschaftes gekommen sind (Fig. 15) und eben erst in Begriff stehen, eine Talgdrüse anzulegen, deren vollständige Entwickelung aber an vielen Haaren überhaupt nicht mehr erreicht wird, da dieselben inzwischen von der Verknöcherung verdrängt werden. Entsprechend den bei Das. villosus noch erkennbaren und deutlich abgegrenzten Schüppchen und den dazwischen stehenden Haaren macht auch die Epidermis zwischen denselben eine tiefe Einsenkung. Auffallend ist das Fehlen der Schweißdrüsen, von denen ich bei Das. villosus nirgendwo auch nur eine Spur gefunden habe.

So groß nun der Unterschied in der Entwickelung der beiderseitigen Haare ist, so groß ist auch die Übereinstimmung in der Stellung und Zahl derselben. So namentlich am Schulterpanzer,

---

1) Der in Fig. 12 abgebildete Schnitt hat die die Furchungsschuppe zusammensetzenden kleineren Schüppchen getroffen, ist aber nicht ganz parallel zu der Hauptschuppe gelegt, so daß das 1. und 3. Haar nicht ganz zu sehen ist; letzteres ist sogar nur eben angeschnitten. Doch wie sich in meiner Serie verfolgen läßt, sind hier alle drei Haare zum Durchbruch gelangt.

den die Fig. 13 und 14 zur Darstellung bringen. Es liegen bei beiden Tieren jedesmal vier Haare dicht zusammen. Jedoch ist es auch hier bei Das. villosus noch nicht zur Ausbildung eigentlicher Schuppen gekommen; die Epidermis überzieht die Cutis wellenförmig, deren einzelne, an Größe wenig verschiedene Erhebungen vielleicht der späteren Schuppe entsprechen können; die Schuppen selbst aber sind noch nicht ausgebildet. Bei Das. novemcinctus dagegen sind Haupt- und Furchungsschuppen deutlich voneinander geschieden und von einer dicken Hornschuppe bedeckt. Die vier erwähnten Haare liegen jedesmal in der Hauptschuppe, wogegen die Furchungsschuppen niemals Haare aufzuweisen haben. Doch auch hier tritt wieder der Uuterschied in der Entwickelung der Haare klar zu Tage: die Haare des Das. novemcinctus sind erheblich kleiner, sie sind rudimentär.

Die Entwickelung der Schuppen, sowie den Beginn der Verknöcherung und das Verhalten der Haare bei derselben konnte ich leider nicht weiter verfolgen, da mir die hierzu nötigen älteren Stadien von Das. villosus fehlten. Schnitte durch einen 2 cm längeren Embryo ergaben keine Resultate, da die Entwickelung der Schuppen und Haare nicht weiter vorgeschritten war.

IV. Kritischer Teil.

Durch meine vorstehenden und die früheren Untersuchungen älterer Autoren scheint mir ein ausreichendes Thatsachenmaterial geliefert worden zu sein, um darauf eine Erklärung von der morphologischen und phylogenetischen Bedeutung des Gürteltierpanzers zu begründen.

Für den wichtigsten Befund halte ich die embryonal angelegten Haare des Dasypus novemcinctus, die schon allein genügen, uns eine richtige Vorstellung von den Vorfahren der Gürteltiere zu geben, da wir gezwungen sind, uns dieselben als echte Säugetiere mit dichtem Haarkleid und wohlentwickelten Schweißdrüsen vorzustellen. Doch diese letzte Frage soll in einem späteren Teil erst dann ausführlich behandelt werden, wenn wir unsere Ansicht über die morphologische Bedeutung der Schuppen auf Grund der vorliegenden Untersuchungen geäußert haben.

1. Die morphologische Bedeutung der Schuppen.

Bei der Beantwortung dieser Frage muß ich mich an M. Weber anlehnen und sie für die Schuppen der Gürteltiere ebenso beantworten, wie Weber sie für die Schuppen der Manidae beantwortet hat, denen er die morphologische Bedeutung einer Schuppe im Sinne der Schuppen der Reptilien beilegt. Ich verstehe hierunter mit Weber eine Papille der Lederhaut, die sich über das Niveau der Haut erhebt und von einer Epidermis überzogen ist, welche die spätere Hornschuppe entstehen läßt. Zwischen den Schuppen der Reptilien und Gürteltiere besteht aber ein großer Unterschied in der Gestalt und Form der Schuppen. Bei den ersteren sind die Papillen verhältnismäßig klein und etwa einem gleichschenkligen Dreieck zu vergleichen, welches nur mit der Basis aufgewachsen ist, mit dem weitaus größeren Teil aber frei nach hinten ragt. Bei Dasypus dagegen stellt ein jeder, den Körper halbkreisförmig umziehende Gürtel gewissermaßen eine einzige große Papille dar, die zum weitaus größten Teil festgewachsen ist und nur mit der äußersten Spitze über den nächstfolgenden Gürtel hinwegragt. Über diese große Papille zieht die Epidermis gleichmäßig hinweg und entwickelt die harte, hornige Substanz. Der Unterschied zwischen den Schuppen der Reptilien und der Dasypodidae besteht also vor allem darin, daß bei letzteren nicht für jede Schuppe eine besondere Papille erhalten bleibt, sondern daß alle Schuppen eines Gürtels einer einzigen, durch Verschmelzung entstandenen Papille aufsitzen. Außerdem aber unterscheiden sich von solchen Reptilienschuppen die Schuppen der Edentaten noch dadurch, daß der Hornüberzug seinem histologischen Wesen nach bei beiden verschieden ist, und daß derselbe bei den Reptilien nur vorübergehender Natur ist und periodisch durch die Häutung abgeworfen wird, während er bei den Schuppen- und Gürteltieren ein bleibendes Gebilde darstellt. Man kann die Schuppen der Reptilien und Gürteltiere dennoch immerhin als homologe Gebilde ansehen, insofern als sie sich in gleicher Weise entwickeln, muß sich aber wohl hüten, letztere, so wie sie vor uns liegen, direkt auf Reptilienschuppen zurückführen zu wollen und als etwas von denselben Ererbtes anzusehen. Denn wir haben oben schon ausdrücklich erwähnt, daß die Dasypodidae von behaarten Säugetieren abstammen. Nur das Vermögen der Gürteltierhaut, solche Papillen und Schuppen zu entwickeln, ist das von

den Reptilien Ererbte [1]). Solchergestalt ist unsere Meinung über die morphologische Bedeutung der Schuppen der Gürteltiere in Übereinstimmung mit Weber's Erklärung bezüglich der morphologischen Bedeutung der Schuppen der Manidae. Ehe man jedoch hierauf weitere Schlüsse auf die Abstammung und Verwandtschaft der beiden Gruppen gründet, wird es besser sein, zunächst die Ansichten, welche die früheren Autoren über das Integument der Gürteltiere geäußert haben, einer kritischen Betrachtung zu unterwerfen.

2. Die Ansichten früherer Autoren.

Die Arbeiten, welche bisher über das Integument der Gürteltiere erschienen sind, beschränken sich im großen und ganzen auf äußere Beschreibungen, was jedoch nicht wunderbar erscheinen wird, wenn man bedenkt, daß die Arbeiten zum Teil in einer Zeit erschienen sind, als der Begriff der Zelle noch kaum begründet war und die optischen Hilfsmittel auch noch auf einer unvollkommenen Stufe standen. Trotzdem haben sich auf diese Untersuchungen mannigfache Ansichten und Vorstellungen aufgebaut, die vielfach Anlaß zu voreiligen Verknüpfungen gegeben haben.

Abgesehen von Rudolphi (1), der erkannt hat, daß der Panzer der Gürteltiere aus Knochen besteht, hat wohl Heusinger (2) das Verdienst, sich zuerst eingehender mit den Schuppen in den verschiedenen Gruppen der Säugetiere befaßt zu haben. Die gröberen Verhältnisse beurteilt er sehr gut, dagegen fehlen histologische Einzelheiten noch vollkommen. Das Grundprinzip „die Schuppen der Reptilien sind Cutispapillen" ist von Heusinger zuerst aufgestellt und ausgeführt worden. Seine Auffassung der Schuppen am Schwanze verschiedener Säuger (Biber, Ratte), aus denen er als reine Epidermoidalgebilde die wahren Schuppen und Gürtel allmählich hervorgehen lassen will, ist aber irrtümlich. Er denkt sich nämlich den Biberschwanz durch eine große Anzahl epidermoidaler Einsenkungen in sechseckige Hautstückchen zerlegt, die sich allmählich immer tiefer einsenken und dadurch zur Entwickelung der wahren Schuppen und Gürtel führen. Die wahre

1) Hierbei ist natürlich nicht an die heutigen Reptilien zu denken, die ja genetisch überhaupt nichts mit den Säugetieren zu thun haben, sondern an längst ausgestorbene Proreptilien, die als die gemeinsamen Vorfahren der heutigen Reptilien und Säugetiere angesehen werden.

Ursache für die Beschuppung des Biberschwanzes hat er aber nicht erkannt; dieselbe liegt nämlich tiefer. Denn wie Weber (22) in seinen Untersuchungen an einem jungen Castor canadensis deutlich bewiesen hat, hat auch hier eine papilläre Erhebung der Cutis stattgefunden, und es liegt eine jede sog. Schwanzschuppe auf einer riesigen Lederhautpapille. Noch eigentümlicher ist Heusinger's Ansicht über die Entstehung des ganzen Panzers der Gürteltiere, obschon dessen knöcherne Natur bereits von Daubenton (p. 517) durch einen Verbrennungsprozeß festgestellt und von Rudolphi in die Litteratur eingeführt worden war. Heusinger erklärt denselben, ohne jemals selbst Untersuchungen darüber angestellt zu haben, für „dem Horngewebe angehörige Absonderungen der Lederhaut".

Für immer beseitigt wurden diese irrtümlichen Ansichten von v. Rapp (5) in seinen grundlegenden anatomischen Untersuchungen über die Edentaten. Nach Rapp besteht der Panzer der Gürteltiere aus zwei Schichten, der verknöcherten Lederhaut und den darüberliegenden hornartigen Epidermoidalschuppen. Waren somit die gröberen Verhältnisse erst richtig erkannt, so konnte man auch an eine Untersuchung der histologischen Einzelheiten herantreten. Die ersten Mitteilungen darüber verdanken wir H. Meyer (6), die für alle späteren Zeiten maßgebend geworden sind und deren Exaktheit man um so mehr bewundern muß, wenn man bedenkt, daß Meyer zu seinen Untersuchungen, wie er selbst angiebt, „Stücke von trocken aufbewahrter Haut des Das. novemcinctus" benutzte.

Die Zusammensetzung des Panzers aus Knochenplättchen, die sich an Schulter und Hüfte zu einem festen Panzer, am Rücken zu gegeneinander beweglichen Gürteln anordnen, hat Meyer zuerst beschrieben. Der Anordnung derselben entsprechen die durch regelmäßige Umwandlung der Epidermis entstandenen Hornschuppen. Dieselben läßt er jedoch nicht direkt mit den Knochentafeln in Verbindung treten, sondern unterscheidet über den letzteren noch eine besondere Schicht der Cutis [1]). Diese Frage, ob die Schuppen den Knochentafeln direkt aufliegen (Leydig), oder ob sich zwischen

1) Er behauptet sogar, dafs die Knochenplättchen von allen Seiten von der Substanz der Cutis umgeben seien, und teilt die Cutis demnach in drei Schichten, als erste Schicht: die Lederhaut über den Knochenplättchen, als zweite Schicht: die Knochenplättchen, und als dritte: die Lederhaut unter den Knochenplättchen. Diese Ansicht ist späterhin von Leydig widerlegt worden.

dieselben noch eine besondere Schicht der Cutis (Meyer) oder ein Malpighi'sches Netz (v. Rapp) einschiebe, hat in der späteren Litteratur manchen Staub aufgewirbelt, und auch heute sind die Akten darüber noch nicht geschlossen. Kerbert (18), der, soweit mir bekannt geworden, sich zuletzt mit der Frage beschäftigt hat, mußte dieselbe wegen der Unzulänglichkeit seines Materials offen lassen und auch mir ist es leider nicht möglich, dieselbe definitiv aus der Welt zu schaffen, denn auch bei meinem Embryo war es noch nicht zur völligen Verknöcherung der Papille gekommen. Immerhin möchte ich mich aber an Leydig, der die Schuppen den Knochentafeln direkt aufliegen läßt, anschließen.

Meyer war auch der Erste, der seine Untersuchungen auf die Haare des Dasypus ausdehnte. So fand er die Löcher für die Haarsäcke in den Knochenplättchen an derjenigen Stelle, an welcher die Linien zwischen je zwei Furchungsschuppen an den Rand der Hauptschuppe stoßen, und diese Löcher fand ich ebenfalls, wenn auch nicht allgemein, an einem ausgestopften Dasypus novemcinctus der hiesigen zoologischen Sammlung. Man sieht also, daß ein kleiner Bezirk der Cutispapille rings um die Haare unverknöchert bleibt. Manchmal jedoch sind die Knochenplättchen fest miteinander verwachsen, so daß von dem ursprünglichen Standort der Haare nichts mehr zu sehen ist. Daß dieselben bereits beim Eintritt der Verknöcherung verdrängt und rückgebildet werden können, hat ja die Untersuchung bewiesen (Fig. 15). Entsprechend den Löchern der Knochenplättchen finden sich auch auf den Hornschuppen, dort, wo Haupt- und Furchungsschuppen aneinander stoßen, feine Poren, die Durchtrittsstellen der Haare. Jedoch ist die Zahl derselben bedeutend geringer als die Zahl der Löcher in den Knochenplättchen, so daß nicht für jedes der letzteren eine Öffnung zwischen der Hornschuppe vorhanden ist. Die Haare, die ja ohnehin sehr kurz, hell und marklos sind, treten nur sehr selten, worauf Meyer bereits hinwies, über die Oberfläche der Haut heraus und auch dann nur in der frühesten Jugend. Sonderbarerweise erwähnt Meyer die unter dem hinteren Rande der Schuppen stehenden Haare mit keinem Wort; unzweifelhaft ist aber anzunehmen, daß ihm dieselben bekannt gewesen sind, da sie immerhin leichter zu finden sind, als die feinen Öffnungen in den Knochenplättchen. Er scheint hierauf aber keinen besonderen Wert gelegt zu haben.

Diese Untersuchungen Meyer's fanden dann ihre Bestätigungen und Ergänzungen durch den unermüdlichen Forscher Leydig (10),

der in seinen Arbeiten über die Bedeckungen der Säugetiere besonders zur Lösung der Frage nach der Bedeutung der Schuppen beigetragen hat. Wie oben bereits erwähnt, läßt Leydig die Hornschuppe der Papille unmittelbar aufliegen, eine Ansicht, der wir uns anschließen möchten[1]).

Ebenso möchten wir uns bezüglich der Bedeutung der Schuppe an denselben Autor anschließen, der die Schuppen vom histologischen Gesichtspunkte aus mit den Nägeln vergleicht, dabei aber betont, daß die Schuppen darin gleichen, daß die Lederhaut für jede Schuppe eine kolossale Papille bildet. Physiologisch schreibt Leydig der Papille die Bedeutung eines Ernährungsorganes der Epidermis zu, welches die Gefäße in dieselbe hineinführt und dadurch eine raschere und allseitigere Durchsickerung der ernährenden Flüssigkeit ermöglicht, die bei einer gewissen Dicke der Epidermis nur langsamer in die vielen Zellen eindringen könnte, wenn sie von der durchweg ebenen Lederhaut besorgt wird. Daher richtet sich auch die Stärke des Papillenkörpers nach der Dicke der darüber liegenden Epidermis, da die Ernährung eines dicken Oberhautgebildes es notwendig macht, daß in ihrer Substanz viele Ernährungsherde — und das sind die gefäßführenden Papillen — zugegen sind.

Da Leydig das Vorhandensein von Schweißdrüsen bei Dasypus novemcinctus in Abrede stellt und nur „die mächtigen Talgdrüsen an den vereinzelt stehenden Haaren“ beschreibt, so ist zu vermuten, daß Leydig, da seine Embryonen noch nicht so weit entwickelt waren, um die Schweißdrüsen als solche zu erkennen, die ersten Anlagen derselben für Talgdrüsen gehalten hat.

Die Kenntnisse von dem Integument der Gürteltiere wurden dann noch erweitert von Kerbert (19), der Untersuchungen über die Entwickelung desselben an zwei allerdings gleichalterigen Embryonen von Dasypus novemcinctus angestellt hat.

Was zunächst das Äußere seiner Embryonen betrifft, so scheint Kerbert übersehen zu haben, daß es auch Gürteltiere mit weniger als neun Gürteln giebt. Denn er deutet zwei hintere seitliche Falten seines Embryos als „noch nicht vollkommen ausgebildete Gürtel“, wozu jedoch zu bemerken ist, daß diese Falten zeitlebens erhalten bleiben und niemals in der Mitte zu einem vollkommenen Gürtel zusammenwachsen. An einem erwachsenen Gürteltier, mag es nun neun, acht oder gar nur sieben Gürtel haben, ist der letzte

1) Vergl. S. 537.

Gürtel stets nur durch zwei seitliche Falten angedeutet und in der Mitte mit dem Hüftpanzer verwachsen. Auch sind die Schuppen in der Mitte des letzten Gürtels bereits viel runder als an den Seiten und ähneln mehr den Schuppen des Hüftpanzers. Hier sind ja die Gürtel, die doch nur eine seitliche Bewegung der Wirbelsäule ermöglichen sollen, überflüssig, da eine Bewegung des Beckens ausgeschlossen ist.

In Bezug auf die histologische Struktur der Haut des ausgewachsenen Tieres schließt Kerbert sich im wesentlichen an Meyer und Leydig an und erwähnt nur noch, daß auch am hinteren freien Rande der Hornschuppen an den Gürteln deutliche Haare hervortreten. Seiner Beschreibung der histologischen Struktur der Epidermis und Cutis, die er noch durch eine gute Abbildung eines Gürtelschnittes erläutert hat, muß ich im allgemeinen beistimmen und finde sie auch durch meine Schnitte bestätigt. Jedoch über die Auffassung der glatten, kernlosen Zellen in der obersten Schicht der Epidermis scheint er anderer Ansicht gewesen zu sein. Er erblickt in diesen Zellen, „welche sich leicht ablösen und an einigen Stellen gar nicht mehr vorhanden sind", den Rest einer Epitrichialschicht und zeichnet dieselbe in seiner Abbildung als ununterbrochene, die Epidermis gleichmäßig überziehende Schicht, an der man an einigen Stellen noch deutliche Kerne wahrnehmen kann. Während wir also in Übereinstimmung mit Weber (22) in diesen glatten, kernlosen Zellen, die sich immer nur in der Mitte der Cutispapille gezeigt haben, die Anlage einer Schuppe, also den ersten Anfang einer Bedeckung zu sehen glauben, deutet Kerbert dieselbe als Rudiment einer Epitrichialschicht, also als Rest einer im frühesten Embryonalleben vorhanden gewesenen Bedeckung, die an einigen Stellen bereits nicht mehr vorhanden ist. Er bezieht sich dabei auf Welcker (11), der ebenfalls ein Epitrichium bei Dasypus novemcinctus nachgewiesen haben soll. Welcker jedoch erblickt nur in den von uns als verhornte Plättchen bezeichneten Zellen „eine dem Epitrichium analoge Bildung" und sagt ausdrücklich, „daß ein Epitrichium bei Dasypus novemcinctus nicht vorkommt". Auch könnte das Epitrichium in diesem Stadium, wo die Haare bereits über die Haut hervorgebrochen sind, der Epidermis nicht so fest anliegen, wie es auf Kerbert's Abbildung den Anschein hat, es hätte dasselbe ja bereits von den die Haut durchbrechenden Haaren in die Höhe gehoben werden müssen.

Bezüglich der Haare ist Kerbert der Ansicht, daß sich dieselben zuerst an den Gürteln und erst später an dem Panzer entwickeln. Ich habe aber einen Unterschied in der Größe oder der zeitlichen Entwickelung der Haare nicht finden können, denn wie die Fig. 7 und 10 beweisen, sind dieselben am Gürtel und Schulterpanzer desselben Embryos gleich weit entwickelt. In den Talgdrüsen hat Kerbert sich ebenso wie Leydig geirrt. Er bezeichnet in seiner Abbildung eine lange einseitige Drüse, welche auf der der Papillenspitze zugekehrten Seite des Haares liegt und demselben an Länge fast gleichkommt, als Talgdrüse. Wie wir aber oben gesehen haben (Fig. 15), kann es nur eine Schweißdrüse sein, denn es finden sich ja außer derselben noch beide, vollständig ausgebildete Talgdrüsen. Kerbert scheint keine Schnittserien angefertigt zu haben, er hätte sonst auf den weiteren Schnitten die Talgdrüsen finden müssen. Denn nach dem Eintritt der Verknöcherung zu urteilen, entspricht sein Schnitt einem Embryo von 12—13 cm Länge; es werden also bei demselben die Talgdrüsen schon vorhanden gewesen sein. Ältere Embryonen, bei denen die Verknöcherung schon weiter vorgeschritten war, hat Kerbert auch nicht zur Verfügung gehabt, weshalb er auch, wie an anderer Stelle bereits erwähnt wurde, die Frage, ob die Schuppen den Knochenplättchen unmittelbar aufliegen oder nicht, unbeantwortet lassen mußte.

Aus dem ersten Auftreten der Verknöcherung in der Cutispapille schließt Kerbert jedoch mit Recht, daß die Bildung der Hautknochen und somit des Panzers der Gürteltiere in derselben Weise vor sich geht, wie bei der sog. sekundären Knochenbildung.

Am Schlusse seiner Arbeit macht Kerbert dann noch einen wenig glücklichen Versuch, die schuppenartigen Hautbedeckungen in der Reihe der Säugetiere (Dasypus, Schwanz von Castor u. s. w.) mit den Haaren und Federn zu homologisieren. Er nimmt dabei mit Götte, Reissner, Studer u. a. an, daß die erste Anlage des Haares beim Menschen und allen übrigen Säugetieren nicht eine Einsenkung des Rete Malpighii in die Cutis sei, sondern, wie bei den Schuppen und Federn, eine Erhebung der Cutis in die Epidermis, also eine wahre Papille. Denn während diese Papillen bei den meisten Säugetieren durch die wuchernde Schleimschicht in die Tiefe der Cutis gedrängt würden, um hier Haare zu bilden, so bildeten sie sich am Schwanz von Castor und beim Dasypus zu schuppenartigen Gebilden aus, auf dieselbe Weise, wie dies bei den Reptilien stattfindet. Es ist dies jedoch eine Auffassung, die

ich nicht mit Kerbert teilen kann. Schuppen und Federn sind homologe Gebilde und entstehen beide aus einer papillären Erhebung der Cutis, die Haare aber haben mit den Schuppen als solchen nichts zu thun. Die erste Anlage der Haare ist doch wohl ebenso wie die der Zähne (soweit sie sich als Schutzgebilde in der Haut entwickeln z. B. bei den Selachiern) auf eine Einsenkung der Epidermis in die Cutis zurückzuführen, zu welcher die Cutispapille erst sekundär zum Zweck der besseren Ernährung und Befestigung hinzugetreten ist. Für eine solche Erklärung für die Entstehung der Haare aus einer Einsenkung der Epidermis in die Cutis spricht auch die reihenförmige Anordnung der Haare, wie sie ja bei allen Säugern mehr oder weniger deutlich ausgeprägt ist.

Wenn auch noch großes Dunkel herrscht bezüglich der Form und des Baues der Haare bei ihrem ersten phylogenetischen Auftreten, so muß man doch wohl mit W. Haake (25) annehmen, daß das Haarkleid von Reptilien ähnlichen[1]) Vorfahren erworben wurde in einer Zeit, wo das Klima eine durch kalte Winter und kühle Sommer bedingte, erhebliche und schnell zunehmende Abkühlung erfuhr. Einem solchen Klima konnten nur Tiere mit einem schlecht wärmeleitenden und deshalb warmhaltenden Haarkleid, dessen Entstehung durch Naturzüchtung wahrscheinlich mit der Erwärmung des Blutes Hand in Hand ging, erfolgreich trotzen. Da man sich nun nicht denken kann, daß erst nach einem Schwund des Schuppenkleides der erste Schritt zur Entwickelung eines Haarkleides gethan wurde, ist man zu der Annahme gezwungen, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwund der Schuppen gleichzeitig stattfand, 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 bezw. unter dem hinteren freien Rand derselben entwickeln. Zwischen den Schuppen, die durch eine papilläre Erhebung der Cutis entstanden sind, konnte nicht noch eine zweite papilläre Erhebung der Cutis stattfinden, und es konnten die Haare nur aus einer Einsenkung der Epidermis, wie sie ja stets zwischen zwei Schuppen zu finden ist, hervorgehen. Auf Querschnitten durch ein beliebiges Stückchen Reptilienhaut sieht man nämlich zwischen den Schuppen stets eine Einsenkung der Epidermis, ähnlich derjenigen der Haaranlage, deren Seiten

1) Vergl. S. 536 Anmerkung.

um so näher aneinander liegen, je dichter die Schuppen zusammenstehen. In dieser Epidermiseinsenkung erblicke ich den Ort für die Entstehung der Haare, aus welcher die Heare durch eine Verhornung der Epithelzellen hervorgegangen sind. Somit waren die Schuppen das Bedingende und regelten die Anordnung der Haare. Freilich hat es auch nicht gefehlt an Autoren, welche die wirtelförmige Stellung der Haare als das primäre ansehen, die die Form der Schuppen bedingt haben soll!

Wenn auch hiermit die mir bekannt gewordenen Arbeiten über das Integument der Gürteltiere erschöpft sind, so möchte ich doch noch auf die Arbeit Weber's (22) über das Genus Manis, welche ich bereits im Vorhergehenden des öfteren anführen mußte, etwas näher eingehen, zumal ich auch dieser Arbeit die Anregung zur Behandlung des vorliegenden Themas verdanke.

Weber hat durch seine Untersuchungen an einer Reihe von Embryonen eine genaue, bis ins einzelne gehende Beschreibung von der Entwickelung des Integuments der Manidae geliefert, mit welcher meine Resultate bezüglich der Entwickelung der Haut der Dasypodidae vollkommen übereinstimmen. Die Schuppen von Manis und Dasypus sind Hornbildungen der Epidermis, die sich auf abgeflachten, das Niveau der Haut überragenden Papillen der Cutis bilden. In der Entwickelung sowie in der histologischen Struktur derselben ist kein Unterschied vorhanden. Bei beiden besteht die Epidermis in ihrer tiefsten Lage aus schönen Cylinderzellen mit länglichen Kernen, deren Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Körpers steht. Darüber lagern Zellen von kubischer oder undeutlich polygonaler Gestalt mit runden Kernen. Allmählich gehen diese in abgeflachte Zellen mit immer undeutlicher werdenden Kernen über, denen sich nach außen dünne, verhornte Plättchen ohne jegliche Spur von Kernen anschließen. Diese Verhornung tritt bei beiden Tieren gemeinsam in der Mitte der Papille auf und dehnt sich dann allmählich nach beiden Seiten hin aus. Die Schuppen legen sich also bei Manis nnd Dasypus in gleicher Weise an. In der späteren Entwickelung tritt dann aber ein erheblicher Unterschied ein, indem bei Manis die Schuppen bedeutend länger und breiter werden und an drei Seiten zum weitaus größeren Teil völlig frei bleiben. Bei Dasypus aber stoßen die Schuppen mit ihren Seiten hart aneinander, so daß nur der hintere Rand frei bleibt. Dieser Unterschied ist zurückzuführen auf die Verschiedenartigkeit der Cutispapillen. Letztere sind nämlich bei Manis von vornherein länger und überragen die nächst-

folgenden um eine bedeutendes Stück, während diejenigen des Dasypus an Länge zurückstehen und nur mit der äußersten Spitze sich über die nächstfolgenden dachziegelartig herüberlegen. Sodann bleibt bei Manis die ursprüngliche Form der Papille zeitlebens erhalten; bei Dasypus dagegen lagern sich die Papillen fest aneinander und verschmelzen beim Eintritt der Verknöcherung mit den benachbarten zu einem einheitlichen Gürtel, der dann gewissermaßen eine einzige den Körper halbkreisförmig umgebende Papille darstellt. Es ist dies aber nur ein geringer Unterschied, der sich biologisch leicht erklären läßt und auf den verschiedenen Grad der Anpassung zurückzuführen ist. Beide Tiere waren ursprünglich mit einem Schuppenkleid bedeckt, das einem gemeinschaftlichen Boden entstammt, wie noch heute die gleichartige Anlage desselben zeigt. Dann aber haben sich die Schuppen in spezifischer Weise fortgebildet: bei Manis blieb die Schuppennatur mehr oder weniger in ihrer ursprünglichen Form erhalten, bei Dasypus dagegen genügte für die angenommene unterirdische, grabende Lebensweise ein einfaches Schuppenkleid nicht mehr, es trat eine sekundäre Verknöcherung der Cutis ein, die zur Ausbildung eines festen Hautpanzers führte. Dieser Neugestaltung mußte sich natürlich auch die Schuppe fügen und eine dementsprechende Form annehmen. Trotzdem aber sind beide Schuppen homologe Gebilde, deren morphologische Bedeutung bereits oben (S. 535) ausführlich besprochen wurde.

Als erheblicherer Unterschied in dem Integument des Manis und Dasypus sind die Haare zu erwähnen. In der Jugend stehen bei Manis ebenfalls am Außenrande jeder Schuppe ein bis vier Borsten, die aber im späteren Leben ebenso wie bei Dasypus abgerieben werden und verschwinden. Jedoch ist die Entwickelung derselben eine auffallend späte. Weber fand dieselben bei einem Embryo von 30 cm Länge nur erst in Gestalt eines in die Lederhaut eindringenden Epithelzapfens. Sodann fehlen allen Haaren mit Ausnahme der Tast- und Analhaare die Talgdrüsen. Weber schließt aus diesen beiden Erscheinungen, „daß das ganze Haarkleid der Manidae, das wohl stets ein dürftiges gewesen sei, eine Rückbildung erlitten habe“. Die Rückbildung des Haarkleides ist jedenfalls eingetreten und zeigt sich zunächst darin, daß die Talgdrüsen nicht mehr zur Entwickelung kamen, und in dem späten Auftreten der Haare. Jedoch ist nicht einzusehen, weshalb das Haarkleid der Manidae stets ein dürftiges gewesen sein soll. Bei Dasypus sind nicht nur am hinteren Rande

der Schuppe wie bei Manis, sondern auch noch zwischen den Schuppen zahlreiche Haare vorhanden oder werden wenigstens angelegt. Es ist nun wahrscheinlich, daß auch bei den Manidae, die wir uns doch wohl ebenso wie die Dasypodidae aus Säugetieren mit echtem Haarkleid entstanden denken müssen, in früherer Zeit, als sich die Schuppenbedeckung beider Tiere noch nicht in so spezifischer Weise fortentwickelt hatte, zwischen den Schuppen zahlreiche Haare gestanden haben. Die Entstehung der für die kleinen Schuppentiere auffallend großen Schuppen kann man sich wohl erklären aus einer Verschmelzung mehrerer kleiner Schuppen, ebenso wie bei den Dasypodidae sämtliche Schuppen zu einem großen Gürtel verschmelzen. Mit der Verschmelzung jedoch mußte eine Rückbildung der Haare Hand in Hand gehen, denn unter den großen und dicken Schuppen konnten die Haare nicht mehr zum Durchbruch gelangen; sie werden sich noch eine Zeitlang angelegt haben, sind dann aber mehr und mehr rückgebildet worden und allmählich gänzlich verschwunden, so daß sie heute nur noch am hinteren freien Rande der Schuppe zum Vorschein kommen. Bei Dasypus konnten sich die Haare zwischen den Schuppen noch so lange erhalten, weil hier die Schuppen mit ihren Seiten nur aneinander stoßen, aber nicht übereinander liegen. Bei Manis jedoch greift eine jede Schuppe mit ihren beiden Seiten weit über die benachbarte. Die Haare hätten also hier, wenn sie noch an die Oberfläche gelangen wollten, eine Krümmung machen müssen und würden dann eine seitliche Richtung eingenommen haben. Mit der Entwickelung der großen Schuppen, die sich dachziegelartig übereinander legen, wurde somit dem Haarkleid der Manidae die Entwickelungsmöglichkeit abgeschnitten. Die Borsten unter dem hinteren Rande der Schuppen dagegen konnten sich trotzdem noch weiter entwickeln; denn da ihre Richtung und Stellung mit der der Schuppen übereinstimmte, wurden sie von denselben wenig in ihrer Entwickelung gestört. Immerhin ist aber auch hier, da sie ja doch bei dem viel besser schützenden Schuppenkleid überflüssig geworden sind, eine allmähliche Rückbildung eingetreten, die sich vor allem in dem Schwund der Talgdrüsen zeigt. Daß sich dieselben immer noch anlegen, obwohl sie völlig zwecklos sind und für den Wärmeschutz sicherlich nicht mehr in Betracht kommen können, ist eben nur auf eine „konservative“ Eigenschaft der Haut zurückzuführen. Ein ähnliches Beispiel dazu liefern die Wale. Bei diesen Riesensäugern finden sich noch einzelne dicke Borsten, die etwa fußweit auseinander stehen und für den Wärmeschutz keine

Bedeutung mehr haben; denn derselbe ist von einer für die Wassertiere viel praktischeren Fettschicht übernommen worden.

Wir sind somit zu dem bereits mehrfach erwähnten Resultat gelangt, daß die schuppenartigen Bedeckungen der Manidae und Dasypodidae homologe Gebilde und insofern den Schuppen der Reptilien zu vergleichen sind, als sie sich ebenso wie diese auf mächtigen papillenartigen Erhebungen der Lederhaut anlegen. Sie sind jedoch nicht so, wie sie vor uns liegen, als etwas von den Reptilien Ererbtes anzusehen, sondern nur das Vermögen der Haut der Edentaten, solche Schuppen zu bilden, ist das von den Reptilien Ererbte. Beide Gruppen aber, Manis und Dasypus, sind von echten Haartieren abzuleiten und ihre jetzige schuppenartige Körperbedeckung ist als eine sekundäre Neuerwerbung aufzufassen, die durch Anpassung an die ähnliche, grabende Lebensweise entstanden ist und sich bei beiden Tieren in specifischer Weise fortgebildet hat.

Hierin bin ich anderer Ansicht wie Weber, welcher die Schuppen der Manidae sowie einiger anderer Säugetiere, z. B. am Schwanz von Anomaluris, Myrmecophaga, Castor, Mus musculus und decumanus, „als Reste einer Hautbedeckung“ auffaßt, „die wir noch in voller Entwickelung bei den Reptilien, als für diese Tiere charakteristisch, antreffen“. Ich kann dieser Auffassung nicht beistimmen, denn meines Erachtens sind auch dies sekundäre Anpassungserscheinungen, die von echten Haartieren erworben wurden, weil ihnen dieselben für ihre Lebensweise, z. B. für den Schwanz als Greif- und Stützorgan, vorteilhafter waren als die weniger feste Haarbekleidung. Für die Schuppen am Schwanz des Anomalurus scheint Weber einer ähnlichen Erklärung nicht abhold gewesen zu sein, wenn er die Schuppenbildung am Schwanz dieses Tieres, der zum Klettern als ausgiebigste Stütze gebraucht wird, als besonders zweckmäßige Einrichtung hinstellt. Er hält es aber für unwahrscheinlich, daß dieselben sich ganz neu und ohne ererbte Basis entwickelt haben. Die ererbte Basis ist aber doch in dem wunderbaren Differenzierungsvermögen der Haut, das ja in allen Tiergruppen zu finden ist, gegeben.

Die anderen von Weber angeführten Schuppen (Castor, Mus musculus u. s. w.) möchte ich auf denselben Grund zurückführen, muß mich aber einer eingehenden Besprechung enthalten, da ich dieselben nicht selbst untersucht habe.

Immerhin aber berechtigen diese schuppenartigen Bedeckungen in der Reihe der Säugetiere, die sich infolge eines von den Reptilien her ererbten Vermögens der Haut entwickeln, also gewissermaßen als ein Rückschlag aufzufassen sind, zu dem Schluß, daß eine derartige Bedeckung früher allgemein gewesen ist und den ganzen Körper, wenigstens die dorsalen Teile desselben, bedeckt hat. Hiermit im Einklang steht ja auch die Ableitung der Säugetiere von Reptilien-ähnlichen Vorfahren. Nur darf man dabei nicht vergessen, daß wir hier nicht die Schuppen in ihrer ursprünglichen Form vor uns haben, sondern eine sekundäre Schuppe, die sich an echten Haartieren, denn das beweisen die embryonalen Haare von Manis und Dasypus, von neuem entwickelt hat und auf eine Anpassung der Haut an die Lebensweise zurückzuführen ist.

V. Phylogenetischer Teil.

Nachdem ich im Vorhergehenden, auf Grund eigener Untersuchungen über die Entwickelung des Integuments der Gürteltiere an einer Reihe von Embryonen, eine kritische Beleuchtung der früheren Arbeiten, sowie der darauf gegründeten Schlüsse gegeben habe, ist es wohl angängig, einige Betrachtungen über die phylogenetische Bedeutung des Panzers, sowie über die individuelle Verschiedenheit desselben innerhalb des Genus Dasypus anzuknüpfen.

1. Verwandtschaft zwischen Manis und Dasypus.

Auf die Verwandtschaft von Manis und Dasypus wurde bereits mehrfach hingedeutet. Wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, stammen beide von echten, typischen Haartieren ab, die infolge einer neu angenommenen Lebensweise eine neue Körperbedeckung erworben haben. Ursprünglich wird sie aus einfachen kleinen Schuppen bestanden haben, aus denen divergent, infolge der etwas abweichenden Lebensweise und des mannigfachen Differenzierungsvermögens der Haut, die jetzige verschiedenartige Bedeckung der Schuppen- und Gürteltiere hervorgegangen ist. Beide entstammen also gemeinsamem Boden, haben sich aber dann in specifischer Weise fortentwickelt.

Wir hätten also in den Manidae und Dasypodidae Tiere zu erblicken, die sekundär ein den Reptilienahnen ähnliches Schuppenkleid erworben haben.

Ein ähnliches Verhalten zeigen die Wale. Denn seitdem Kükenthal (23) bei den Zahnwalen Reste von Hautplatten aufgefunden, auf die Bedeutung derselben als Hautpanzer hingewiesen und aus den an der Oberlippe vorkommenden Embryonalhaaren auf das gleichzeitige Vorhandensein eines früheren Haarkleides geschlossen hatte, unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß auch die Wale von panzertragenden Vorfahren abzuleiten sind, die als echte Haartiere den Panzer sekundär erworben haben, um ihn dann später wieder zu verlieren.

Wenn nun auch die Schuppentiere durch das spärliche und embryonal sehr spät sich entwickelnde Haarkleid weiter von den Vorfahren entfernt zu sein scheinen, als die Gürteltiere, so sind sie doch nicht unbedingt als wesentlich älter anzusehen. Denn wie ich im vorhergehenden Teil bereits ausführlich dargelegt habe, mußte bei den Schuppentieren durch die eigentümliche, dachziegelartige Lage der Schuppen sehr bald das Haarkleid einer vollständigen Rückbildung unterliegen, während bei den Gürteltieren die Haare nur auf die Begrenzungslinien der aneinanderstoßenden Schuppen beschränkt wurden und hier immer noch zum Durchbruch gelangen können.

Bei den Schuppentieren bildeten sich die Schuppen in specifischer Weise weiter und wurden durch Verschmelzung größer und stärker. Den Gürteltieren aber konnte ein einfaches Schuppenkleid bei der angenommenen unterirdischen Lebensweise nicht genügend Schutz gewähren. Denn durch die ständige Berührung mit den harten Gegenständen hatte der Körper einen größeren Druck zu ertragen und es bedurfte einer festen Bedeckung, welche diesem Druck widerstehen und von den inneren Organen Verletzungen fernhalten konnte. Eine solche Stütze wurde geschaffen durch eine Verknöcherung der Cutis, wie sie ja für manche Tiere, namentlich für die Reptilien, charakteristisch ist. Diese Verknöcherung trat zunächst an vielen Stellen vereinzelt auf und führte dann durch Verschmelzung der einzelnen Bezirke an Schulter und Hüfte zu einem einheitlichen Panzer, auf dem Rücken aber und an den Seiten des Körpers, wo eine freie Beweglichkeit nicht gehindert werden durfte, zu gegeneinander beweglichen Gürteln. Der Panzer entstand also durch eine sekundäre Verknöcherung der Cutis, ist so-

mit eine Neuerwerbung durch Anpassung an das umgebende Medium.

2. Anpassungserscheinungen im Skelett der Gürteltiere.

Die grabende Lebensweise, auf welche die gewaltige Umänderung in der Körperbedeckung zurückzuführen ist, konnte natürlich nach dem Gesetz von der Korrelation der Organe auch auf die übrigen Skeletteile nicht ohne Einfluß bleiben. Der schwere Panzer erforderte eine geeignete Stütze und dementsprechend sind die Rippen der Gürteltiere erheblich stärker und breiter geworden, so daß sie sich fast gegenseitig berühren. Die vorderste Sternalrippe ist mit der entsprechenden Vertebralrippe zu einem einheitlichen, breiten Knochenstück verschmolzen. Auch die übrigen Sternalrippen sind fest verknöchert und artikulieren mit den Vertebralrippen und dem bedeutend verstärkten Brustbein. Die Abänderung hat besonders diejenigen Organe betroffen, die von der grabenden Lebensweise in erster Linie in Anspruch genommen wurden, die Extremitäten. Humerus und Ulna, sowie Femur und Tibia weisen große Stärke auf und sind mit scharfen Vorsprüngen und Kanten zum Ansatz der kräftigen Grabmuskeln reichlich versehen. In der Fossa subscapulatis hat sich eine sekundäre Crista gebildet. Die Füße sind in der trefflichsten Weise an die Grabfunktion angepaßt.

Wie bekannt besitzen die Gürteltiere eine große Geschicklichkeit, sich in wenigen Minuten selbst in die festeste Erde einzugraben; ein festgetretener Weg ist ihnen kein Hindernis. Dazu bedarf es natürlich recht scharfer und starker Zehen, und diese sind vorne wie hinten vorhanden. Die Vorderfüße, welche in erster Linie die feste Erde aufzuscharren haben, sind besonders kräftig und lang, trotzdem aber schmal und spitz. Der fünfte Finger ist vollständig verloren gegangen, der erste und vierte Finger sind kurz und dünn, der zweite und dritte dagegen um so kräftiger. Beide sind mit breiten Krallen versehen, namentlich der dritte Finger, dessen gekrümmte Nagelphalanx so lang ist, wie die beiden anderen Phalangen zusammen.

An den hinteren Extremitäten, denen die Aufgabe zufällt, die von den vorderen Extremitäten gelockerten Erdmassen nach rückwärts fortzuscharren, sind besonders drei Zehen stark und stehen weit auseinander, um eine möglichst breite Schaufel herzustellen. Die erste und fünfte Zehe sind auch hier bedeutend reduziert.

Wir sehen also somit, welchen gewaltigen Einfluß die grabende Lebensweise auf das ganze Skelett der Gürteltiere ausgeübt hat.

3. Individuelle Verschiedenheiten des Panzers bei Dasypus novemcinctus, villosus und setosus.

Wir hatten unseren bisherigen Betrachtungen hauptsächlich Das. novemcinctus, an dessen Embryonen ja auch in erster Linie die Untersuchungen über die Entwickelung des Panzers angestellt wurden, zu Grunde gelegt. Wir hatten an demselben die gewaltige, auf die grabende Lebensweise zurückzuführende Umänderung im Skelett verfolgt und hatten bereits auf die nahe Verwandtschaft mit den Schuppentieren trotz der verschiedenartigen Bedeckungen hingewiesen. Beide Gruppen sind als Zweige einer gemeinsamen Stammform anzusehen.

Es bleibt uns nun noch übrig, unter den verschiedenen Vertretern des Genus Dasypus eine Umschau zu halten und die Verschiedenheiten in der Bedeckung der einzelnen Species durch phylogenetische Verknüpfungen zu überbrücken. Hierbei kommen vor allem drei Vertreter des Genus Dasypus in Betracht und zwar Das. villosus Desm., Das. setosus Pr. v. Wied und Das. novemcinctus L. Die übrigen Species schließen sich eng an diese drei Formen an. Bezüglich derselben läßt sich die Frage aufstellen, ob sich die verschiedenen lebenden Gürteltiere bereits alle gleichweit von der ursprünglichen Stammform entfernt haben, oder ob sich unter denselben noch Formen finden, welche mehr oder weniger zu der gemeinsamen Stammform überleiten. In dem dritten Teil meiner Arbeit hatte ich bereits auf den erheblichen Unterschied in dem Panzer des Das. novemcinctus und villosus hingewiesen. Bei einem Embryo des letzteren von 13 cm Länge war es noch nicht zur Bildung eigentlicher Hornschuppen gekommen; Haupt- und Furchungsschuppen waren als solche noch nicht erkennbar und die vier bis fünf, die letztere zusammensetzenden Schüppchen durch Furchen scharf voneinander getrennt (Fig. 18 und 19). Zwischen je zwei derselben und zwar dort, wo dieselben an die Hauptschuppe stoßen, fanden sich wohlentwickelte Haare, die schon fast allgemein (Fig. 15) zum Durchbruch gelangt waren, wenn sie auch hinter den unter dem hinteren Rande der Schuppe stehenden Haaren an Länge zurückstanden. Die Verknöcherung der Cutispapille aber hatte noch nicht begonnen. Bei Das. novemcinctus dagegen waren in einem gleichalterigen Stadium die Horn-

schuppen, sowie Haupt- und Furchungsschuppen bereits vollständig ausgebildet (Fig. 17) und eine Zusammensetzung der letzteren aus mehreren kleinen Schüppchen nicht mehr erkennbar. Haare waren nur an dem hinteren Rande der Schuppen zum Durchbruch gekommen und die Verknöcherung bereits eingetreten. Da jedoch auf Schnitten durch die Gürtel desselben Embryos zwischen den Schuppen zahlreiche Haare standen und der Panzer eines erwachsenen Das. novemcinctus nach Entfernung der Hornschuppen auf der Begrenzungslinie der Haupt- und Furchungsschuppen an einigen Stellen, wenn auch nicht allgemein, noch feine Löcher aufwies, welche genau der Lage der Haarfollikel zwischen den die Furchungsschuppe zusammensetzenden Schüppchen des Das. villosus entsprechen, so ist man genötigt, auch die Schuppe des Das. novemcinctus auf eine Verschmelzung zahlreicher kleiner Schüppchen zurückzuführen. Das. villosus läßt uns somit die Entstehung der eigentümlichen Form der Hornschuppen des Das. novemcinctus verstehen und leitet, da es bei ihm noch nicht zur Rückbildung des Haarkleides gekommen ist, zu der Stammform, als einem echten Haartier, über. Diese größere Entfaltung des Haarkleides erhält sich bei Das. villosus zeitlebens. Im erwachsenen Zustand zeigt er am Panzer und an den Gürteln lange Borsten, während dieselben bei Das. novemcinctus nur in der ersten Jugend zu finden sind und später sehr bald abgerieben werden und verschwinden. Embryonal hat jedoch auch hier das Haarkleid noch dieselbe Entfaltung (Fig. 10 und 16); viele Haare erleiden aber bei der Verknöcherung der Cutis eine vollständige Rückbildung, und dementsprechend sind auch an dem Panzer des erwachsenen Tieres die einzelnen Knochenplättchen fest miteinander verschmolzen. Während Dasypus villosus auf einer tieferen Stufe der Entwickelung stehen geblieben ist, hat Das. novemcinctus durch Specialisierung seines Integuments sich weiter von der Stammform entfernt und zeigt uns nur noch embryonal, was bei Das. villosus zeitlebens erhalten bleibt.

Mit der höheren Ausbildung der grabenden Lebensweise ging bei Das. novemcinctus auch eine Veränderung des Skelettes Hand in Hand. Das zeigt sich besonders in der Ausbildung der Extremitäten als Grabbeine. Auch hierin ist Das. villosus Übergangsform, denn der ursprüngliche fünfzehige Typus der

Füße ist noch erhalten. Die vorderen Extremitäten sind plump und breit, und die einzelnen Zehen zeigen wenig Verschiedenheiten; nur die zweite Zehe übertrifft die anderen an Größe nud Stärke. Von einer besonders kräftigen Entwickelung der Nägel, wie sie am Das. novemcinctus konstatiert wurde, ist keine Rede.

Der dritte Vertreter des Genus Dasypus, Dasypus setosus, unterscheidet sich von Das. villosus und novemcinctus sowohl durch seine Körpergröße, als auch durch die Größe und Mächtigkeit seiner Schuppen. Der Schulterpanzer setzt sich aus dicken, polygonalen Schuppen zusammen, während Gürtel und Hüftpanzer mit länglichen, 0,8 cm breiten und 1,2—1,8 cm langen Schuppen bedeckt sind. Ihre größte Länge erreichen sie auf der Mitte der vordersten Gürtel, um nach hinten zu allmählich kürzer zu werden, so daß auf dem Hüftpanzer ihre Längsachse die Breitenachse kaum übertrifft. In ihrer Form unterscheiden sie sich ebenfalls von denen des Das. novemcinctus und nähern sich mehr denen des Das. villosus, mit denen sie auch noch die Zusammensetzung aus einer größeren, mittleren Hauptschuppe und zahlreichen, diese umgebenden, kleinen Schüppchen gemeinsam haben. Sie alle bilden zusammen eine große Schuppe von der Gestalt eines Rechtecks. Die benachbarten Schuppen legen sich jedoch nicht fest aneinander, sondern sind durch einen schmalen, etwas hervortretenden Streifen runzeliger Haut voneinander getrennt. Der Zahl und Anordnung dieser kleinen Schuppen entspricht auch die Zahl und Anordnung der Knochenplättchen, jedoch sind sie miteinander zu einem größeren, der großen Schuppe entsprechenden Plättchen verschmolzen. An demselben kann man aber noch deutlich die Umgrenzungslinien der kleinen Plättchen erkennen. Ebenso wie zwischen den Schuppen ist auch zwischen den Knochenplättchen eine Schicht knorpeliger Masse eingefügt, welche eine geringe Bewegung der Gürtel zuläßt.

Über die Haare ist noch hinzuzufügen, daß bei Das. setosus unter dem hinteren Rande jeder Schuppe ein oder zwei steife Borsten von 1 bis 2 cm Länge hervorschauen. Zwischen den Schuppen aber sind keine Haare vorhanden und zwischen den Knochenplättchen auch nichts mehr von ihrem früheren Standort zu sehen. Es ist also bei Das. setosus, bis auf wenige am hinteren Rande der Schuppe stehende Haare, eine vollständige Reduktion des Haarkleides eingetreten. Derselbe hat sich somit von der Stammform noch weiter entfernt als Das. novemcinctus. Wie weit embryonal die Entwickelung des Haar-

kleides geht, konnte ich nicht entscheiden, da mir von Das. setosus keine Embryonen zur Untersuchung vorlagen.

In den Extremitäten zeigt Das. setosus in sofern Übereinstimmung mit Das. villosus als sich der fünfzehige Typus auch bei ihm noch erhalten hat. Aber die Differenz in der Stärke und Größe der einzelnen Zehen ist erheblicher als bei Das. villosus, denn die drei mittelsten Zehen sind stark entwickelt und übertreffen die erste und fünfte ganz bedeutend. Diese Übereinstimmung mit Das. villosus in der Zahl der Zehen und der Form der Schuppen berechtigen zu einem Schluß auf phylogenetische Beziehungen zwischen Das. villosus und setosus. Das. setosus hat sich einerseits von Das. villosus abgezweigt, wie ich dies andererseits für Das. novemcinctus nachgewiesen habe. Das. villosus ist die phylogenetisch ältere Form, von der Das. novemcinctus sich bereits weiter entfernt hat, da es bei ihm zur Rückbildung einer Zehe gekommen ist.

Für die Verschiedenartigkeit in der Beschuppung des Das. novemcinctus und setosus, sowie für die Zusammensetzung der Gürtel aus Knochenplättchen verschiedener Gestalt möchte ich eine mechanische Erklärung in Anspruch nehmen.

Jeder Gürtel läßt sich mit einem Gewölbe vergleichen, das nach dem verschiedenen Grad seiner Krümmung auch eine verschiedene Bauart erforderte. Bei Das. setosus sind die Gürtel sehr flach und haben nur einen geringen Krümmungsradius; sie sind durch große Hautfalten voneinander getrennt und haben durchweg eine horizontale Lage. Die Gürtel des Das. novemcinctus verhalten sich wesentlich anders, denn ihre unteren Ränder sind erheblich genähert und übersteigen damit die Größe eines Halbkreises bei weitem. Zudem ist die Haut zwischen den einzelnen Gürteln in tiefe, unter dem oberen Rand der Gürtel liegende Falten geschlagen, die Gürtel sind dadurch nahe aneinander gerückt und schieben sich dachziegelartig übereinander, so daß jeder Gürtel von seinem vorderen bis hinteren Rande eine Steigung erfährt. Faßt man beide Ränder eines Gürtels als Teile eines Kreises auf, so hat der hintere einen größeren Radius und Umfang als der vordere und bedarf demnach zu seinem Bau auch einer größeren Menge Materials. Hierin ist meines Erachtens der Hauptgrund für die eigentümliche Form der Schuppen und Knochenplättchen am Gürtel des Das. novemcinctus zu suchen. Jeder Gürtel ist hier in sich verschmolzen und stellt ein einheitliches,

festes Gefüge dar. Wie man nun ein stark gekrümmtes Bogengewölbe nicht aus gleichmäßig viereckigen Backsteinen erbauen kann, sondern, um eine möglichst große Festigkeit zu erzielen, besondere, der jeweiligen Form angepaßte Steine dazu verwenden muß, so bedurfte es auch zum Aufbau der stark gekrümmten und festgefügten Gürtel des Das. novemcinctus besonders geformter Knochenplättchen und Schuppen. Dieses Bedürfnis wurde erfüllt durch die dreieckige Form der Knochenplättchen, deren breite Seite am hinteren und höher liegendem Rande der Gürtel, welche eine größere Menge Materials erforderte, gelegen ist. Der am vorderen Rande zwischen den Spitzen der Knochenplättchen entstandene kleinen Zwischenraum ist nach dem gleichen Prinzip mit umgekehrt liegenden, kleineren Plättchen ausgefüllt.

Diese der eigentümlichen Krümmung der Gürtel angepaßte Form der Bausteine — und das sind ja die Knochenplättchen — ermöglichte eine große Festigkeit des ganzen Gebäudes.

Bei Das. setosus ist die Konstruktion der Gürtel wesentlich anders; die Krümmung ist verhältnismäßig gering, und die Knochenplättchen eines Gürtels sind nicht miteinander verschmolzen. Dementsprechend ist auch die Bauart eine andere. Wie man nun zum Bau eines flachen Gewölbes mit geringer Krümmung gleichmäßig geformte Steine verwenden kann und die durch die Krümmung bedingten, ungleichen Zwischenräume zwischen den Steinen durch eine mehr oder minder große Menge Mörtel ausgleicht, so sind auch die Gürtel des Das. setotus aus gleichmäßig viereckigen Knochenplättchen und Schuppen zusammengesetzt und die Zwischenräumen zwischen denselben durch eine Schicht knorpeliger Masse ausgefüllt. Es bleibt dadurch eine Beweglichkeit des einzelnen Gürtels erhalten, während sie bei Das. novemcinctus, wo die Form der Knochenplättchen der Krümmung der Gürtel besonders angepaßt ist, fest verschmolzen sind.

In der Form und der Anordnung der Schuppen zeigt Das. setosus große Übereinstimmung mit Das. villosus, mit dem er auch, wie oben bereits erwähnt, den fünfzehigen Typus der Extremitäten gemeinsam hat. Wir sind somit berechtigt, Das. villosus als ältere, Das. setosus als phylogenetisch jüngere Form anzusehen.

Jena, im Mai 1892.

VI. Litteraturverzeichnis.

Die im Text hinter den Autorennamen angegebenen Zahlen beziehen sich auf die Nummern der betreffenden Arbeit im folgenden Verzeichnis.

1. Rudolphi, K. A., Über Hornbildungen. Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin aus den Jahren 1814—15, Berlin, 1818.

2. Heusinger, C. F., System der Histologie. I. Teil: Histographie, II. Teil: Bildungs- und Horngewebe. Eisenach, 1822 u. 23.

3. d'Alton, E., Über fossile Panzerfragmente und die dazu gehörigen Knochenüberreste von Edentaten. Physikalische Abhandlungen, 1833.

4. Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg, 1839.

5. von Rapp, W., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen, 1843.

6. Meyer, H., Über den Bau der Haut des Gürteltieres. Archiv für Anatomie und Physiologie von Joh. Müller, Berlin, 1848.

7. — — Über den Bau der Haut von Dasypus und der Stacheln von Raja. Mitteilungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Zürich, Bd. 1, 1849, Zürich.

8. Schwenk, Gust., De formatione pennae. Dorpati Livonorum, 1848.

9. Reissner, E., Beiträge zur Kenntnis der Haare des Menschen und der Säugetiere. Breslau, 1854.

10. Leydig, Fr., Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie von 1859, Leipzig, 1859.

11. Welcker, H., Über die Entwickelung und den Bau der Haut und Haare bei Bradypus. Halle, 1864.

12. Goette, A., Zur Morphologie der Haare. Archiv für mikr. Anatomie von Max Schultze, Bd. 4, Bonn 1848.

13. Cartier, O., Vorläufige Mitteilungen über den feineren Bau der Epidermis bei den Reptilien. Verhandlungen der Physikal.-medizinischen Gesellschaft in Würzburg, Bd. 3, N. F., Würzburg, 1872.

14. Cartier, O., Studien über den feineren Bau der Haut der Reptilien. Ebendaselbst, 1872.

15. — — Studien über den feineren Bau der Haut der Reptilien. Ebendaselbst, 1873.

16. Studer, Th., Die Entwickelung der Federn. Inaugural-Dissertation, Bern, 1873.

17. Leydig, Fr., Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Archiv für mikroskop. Anatomie von M. Schultze, Bd. 9, 1873.

18. — — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Ebendaselbst, Bd. 12, 1876.

19. Kerbert, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 13, 1877.

20. Batelli, A., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Ebendaselbst, Bd. 17, 1880.

21. von Jhering, H., Über die Fortpflanzung der Gürteltiere. Sitzungsbericht der Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin, Bd. 48, 1885.

22. Weber, M., Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Separat-Abdruck aus „Zoologische Erlebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien", Leiden, 1891, E. F Brill.

23. Kükenthal, W., Über Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anatomischer Anzeiger, 5. Jahrg., 1890, Nr. 8.

24. Reinke, F., Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 30, 1887.

25. Kükenthal, W., Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zoologische Jahrbücher von Spengel, Bd. 5, Abteilung für Systematik.

26. Haake, W., Über die Entstehung des Säugetiers. Biolog. Centralblatt, Bd. 8, Erlangen, 1889.

27. Flower, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Leipzig, 1888.

28. v. Kölliker, A., Zur Entwickelungsgeschichte der äußeren Haut. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 2.

29. Waldeyer, W., Atlas der menschlichen und tierischen Haare. Lahr, 1884.

30. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. 3. Aufl., 1890.

VII. Figurenerklärung.

Tafel XXIV—XXV.

e = Epidermis,
c = Cutis,
h = Haaranlage,
s = Schweißdrüse,
hp = Haarpapille,
sp = Schuppe,
k = Verknöcherung.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von Das. novemcinctus von 5 cm Länge. In den Papillen die Haaranlagen.

Fig. 2. Die Mitte desselben Schnittes, stärker vergrößert.

Fig. 3. Ein Stückchen desselben Schnittes bei sehr starker Vergrößerung, um die drei verschiedenen Lagen der Epidermis zu zeigen.

Fig. 4. Eine Haaranlage desselben Schnittes bei starker Vergrößerung.

Fig. 5. Querschnitt durch ein dem Schulterpanzer entnommenes Hautstückchen.

Fig. 6. Eine Haaranlage des Schulterpanzers stark vergrößert.

Fig. 7. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers bei einem Embryo von 6 cm Länge. Haaranlagen mit den dazu gehörigen Schweißdrüsen.

Fig. 8. Eine Haar- und Schweißdrüsenanlage stark vergrößert.

Fig. 9. Die Anlage der großen Borste an der Spitze der Papille bei einem Embryo von 6 cm Länge.

Fig. 10. Dasselbe bei einem Embryo von 7 cm Länge.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von Das. novemcinctus von 7 cm Länge. Haar- und Schweißdrüsenanlage.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von Das. villosus von 10 cm Länge.

Fig. 13. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers desselben Embryos.

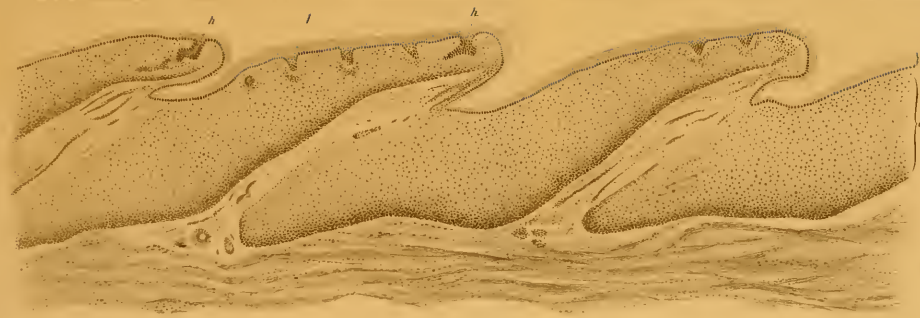
Fig. 14. Querschnitt durch die Haut des Schulterpanzers eines Embryos von Das. novemc. von 12 cm Länge.

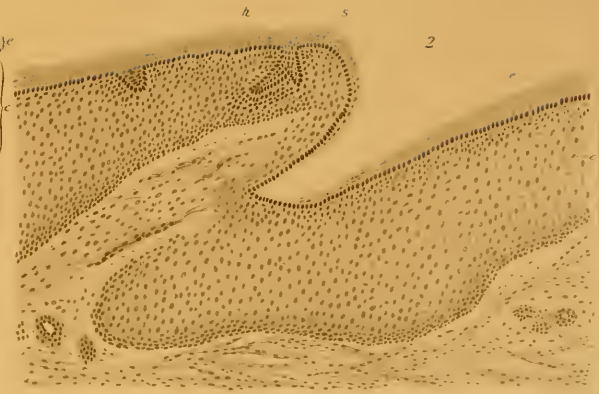
Fig. 15. Längsschnitt durch die Gürtel eines Embryos von Das. novemcinctus von 12 cm Länge. Eintritt der Verknöcherung.

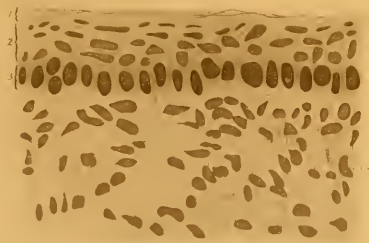
Fig. 16. Ein Stückchen desselben Stadiums stark vergrößert.

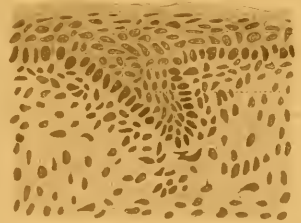
Fig. 17. Die Schuppen eines Embryos von Das. novemc. von 12 cm Länge. 2 mal vergrößert.

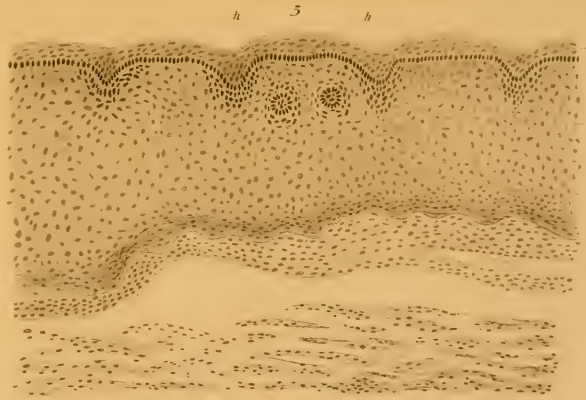
Fig. 18. Die Schuppen eines Embryos von Das. villosus von 12 cm Länge. 2mal vergrößert.

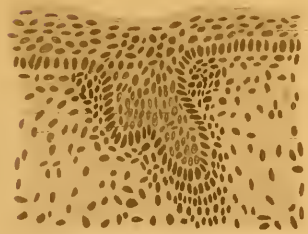

h
1
h
c
c

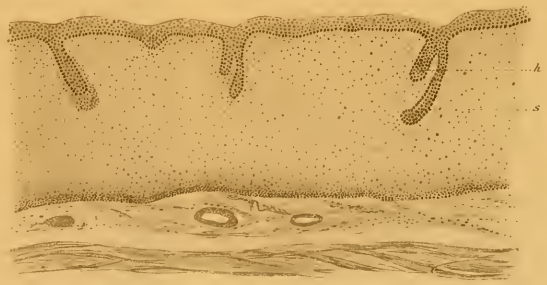

h
s
2
c


1
2
3
c
c


4
c
h
c


h
5
h
c


6.
c
h
s
c
hp


7.
h
s

9
8
10
11
12
13
14
15
16
17
18
c
h
hp
s
tg
k
sp

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: NF_20

Autor(en)/Author(s): Römer F.

Artikel/Article: Über den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. 513-558