Studien über das Integument der Säugetiere.

III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) swinderianus (Temminck)[1].

Von

Dr. phil. **Fritz Römer,**

Assistenten am zoologischen Institute der Universität Jena.

Mit Tafel XXVII und 1 Abbildung im Text.

Die äußerst regelmäßige, alternierende Anordnung der Haare und Haargruppen, die mehr oder weniger an allen Säugetieren zu konstatieren ist, kann nur in dem früheren Vorhandensein eines Schuppenkleides ihre Erklärung finden. Die zahlreichen Arbeiten, welche in den letzten 5 Jahren über die Haut der Säugetiere veröffentlicht worden sind, gipfeln alle in der übereinstimmenden und einwandsfreien Annahme, daß die Vorfahren der Säugetiere unter schuppentragenden, niederen Wirbeltieren zu suchen sind.

Bei denjenigen Säugetieren, bei denen Schuppen und Haare zusammen vorkommen, treten die Haare meistens unter oder auf dem hinteren, freien Rande der Schuppen an die Oberfläche und zwar in der Regel in Gruppen zu dreien oder mehreren, unter denen sich ein Haar, das sogenannte Mittelhaar, an Stärke hervorthut. Die Haargruppen liegen demgemäß ebenso, wie die Schuppen, in alternierenden Reihen, sie sind dachziegelartig oder

---

1) Meine Hautstudie II behandelt das Integument der Monotremen. Da diese Arbeit vor der Hautstudie II abgeschlossen und abgeliefert war, wäre eine frühere Drucklegung wünschenswert gewesen. Diese ließ sich aber aus äußeren Umständen (die Arbeit erscheint in den Jenaischen Denkschriften) nicht ermöglichen. Ich muß daher in dieser vorliegenden Arbeit auf meine noch im Druck befindliche Abhandlung verweisen.

imbrikat angeordnet. Bei vielen Säugetieren bilden die Haare aber auch auf den unbeschuppten Teilen der Haut ebensolche Gruppen oder lassen sich wenigstens auf eine derartige Anordnung zurückführen. Man darf daraus mit vollem Recht schließen, daß die schuppenlosen Teile der Haut früher gleichfalls Schuppen trugen. Die Schuppen selbst gingen verloren, die Anordnung der Haare weist aber noch auf ihr früheres Vorhandensein.

Die nicht zu leugnenden Beziehungen der Haare und Schuppen zu einander rechtfertigen diese Annahme, und wir müssen daher Max Weber[1]) zustimmen, welcher sagt: „Ich wüßte keine andere Ursache zu nennen, die imstande wäre, die regelmäßige, alternirende Anordnung zu erklären.“ Besonders sind es die Schwänze der Säugetiere, namentlich vieler Nager, welche noch solche Lagebeziehungen zwischen Schuppen und Haaren aufweisen. Die Beispiele dafür sind zu bekannt, als daß sie hier noch besonders aufgezählt zu werden brauchten. Daß jedoch nicht alle beschuppten Schwänze der Säugetiere ohne weiteres mit einander verglichen und als gleichwertig primitiv angesehen werden dürfen, sondern, daß hier auch schon sekundäre Modifizierungen mitgespielt haben können, die, wenn auch die Anordnung der Haare nicht anders als durch dasselbe einheitliche Prinzip, durch ehemalige Schuppen, zu erklären ist, den heutigen Schuppen doch schon eine andere Form und spätere Anlage, nach den Haaren, aufgedrängt haben, darauf glaube ich an dem Beispiel des Rattenschwanzes in einer besonderen kleinen Abhandlung[2]) hinreichend aufmerksam gemacht zu haben.

Es sind aber ferner auch Säugetiere bekannt, bei denen die Haare am ganzen Körper in schönster Schuppenstellung angeordnet sind, indem die 3, 5, 8 oder mehr Haare einer jeden Gruppe in einer breiten Reihe nebeneinander liegen und somit unbedingt den Anschein hervorrufen, als ob sie hinter Schuppen hervorträten Die Schuppen sind aber nicht mehr vorhanden. de Meijere[3]) und Reh[4]), von denen ersterer in seiner ausgedehnten Untersuchung zuerst das einheitliche Prinzip in der Anordnung der Haare innerhalb der ganzen Säugetierreihe nachwies und dessen phylogenetische Bedeutung betonte, während letzterer feststellte, bei

1) Max Weber, Anatomischer Anzeiger, Bd. 7, 1893, S. 418.
2) F. Römer, Jenaische Zeitschrift, Bd. 30, 1896, S. 604.
3) J. C. H. de Meijere, Morphologisches Jahrbuch, Bd. 21, 1894, S. 312.
4) L. Reh, Jenaische Zeitschrift, Bd. 29, 1894, S. 157.

welchen Säugetieren und an welchen Körperstellen noch Schuppen und Schuppenreste zu finden seien, erwähnen als Beispiele für besonders schöne Schuppenstellung der Haargruppen Acanthomys und Thryonomys (Aulacodus), sowie Hystrix und Acanthion, bei welch' letzteren beiden die Stacheln innerhalb einer Gruppe ebenfalls in breiten Reihen angeordnet sind, so daß der Anblick eines nach Schuppen sich regelnden Stachelkleides entsteht, dem die Schuppen aber entschwunden sind. Ich habe diese Stellungsverhältnisse in einer Arbeit über die Haut der Monotremen[1]) gelegentlich einer vergleichenden Betrachtung über die Horngebilde verschiedener stachelbewehrter Tiere, Echidna, Erinaceus, Cercolabes und Hystrix, näher besprochen. Nach einer Angabe von Blumenbach, der einen Embryo von Hystrix cristata beschrieben hat, soll bei diesem der ganze Körper „mit zahllosen kleinen Schuppen bedeckt sein, unter deren bogenförmigen Rändern die zarten Keime der künftigen Borsten und Stacheln hervorsprossen; auf dem Rücken und den Lenden bildet die Haut große, breite und so regelmäßig geordnete, schuppenförmige Falten, daß sie fast den Gürteln eines jungen Armadills ähneln". Wenn sich auch wohl diese Falten als harmlose Kunstprodukte, die auf Rechnung der Schrumpfung infolge der mangelhaften Konservierung zu setzen sind, herausstellen dürften, so wird eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung des Hautkleides vom Stachelschwein immerhin recht lohnend sein. Es fehlt aber bisher noch an dem dazu nötigen embryologischen Material.

Von Acanthomys hat Reh ein Embryo vorgelegen, dessen gerade hervorbrechende Haare auf dem ganzen Körper in schönster Schuppenstellung angeordnet waren. Die Beschreibung der Haargruppen von Thryonomys (Aulacodus) erfolgte nur nach der Haut erwachsener Tiere; weder de Meijere noch Reh erwähnen hierfür embryologisches Material. Abbildungen sind bisher von der Haarstellung dieser beiden Nager auch nicht gegeben worden. Die Abbildung von Thryonomys (Aulacodus), welche Matschie in den Säugetieren Deutsch-Ost-Afrikas nach einem lebenden Exemplar des Hamburger zoologischen Gartens hat zeichnen lassen, zeigt bei dem dichten Haarkleide kaum etwas von der vielbesprochenen Schuppenstellung der Haare.

Um so mehr mußte es mich überraschen, als mir Herr Kustos

1) F. Römer, Jenaische Denkschriften (Semon, Forschungsreisen), Bd. 6, 1898 (im Druck).

P. Matschie gelegentlich eines Besuches des Königlichen Museums in Berlin einen Embryo von Thryonomys (Aulacodus) zeigte, der ihm durch seine eigentümliche Haarstellung aufgefallen war. Der Wunsch nach näherer Untersuchung dieses interessanten Embryos wurde lebhaft gefördert durch das Entgegenkommen des Direktors des Königlichen Museums, Herrn Geh. Regierungsrats Prof. Dr. Möbius, dem ich dafür auch an dieser Stelle, ebenso wie Herrn Kustos Matschie für seine Bemühungen, meinen Dank aussprechen möchte.

Der Embryo stammt aus Süd-Kamerun (Yaunde-Station) und gehört nach der Bestimmung von Matschie zu Thryonomys (Aulacodus swinderianus (Temminck) [1]). Er mißt von der Nasenspitze bis zur Schwanzbasis 16 cm. Die folgende Abbildung zeigt ihn etwa um $^1/_4$ verkleinert nach einer Photographie, deren Aufnahme ich der Freundlichkeit des Herrn Assistenten Schüttauf in der Optischen Werkstätte von Carl Zeiss hierselbst verdanke.

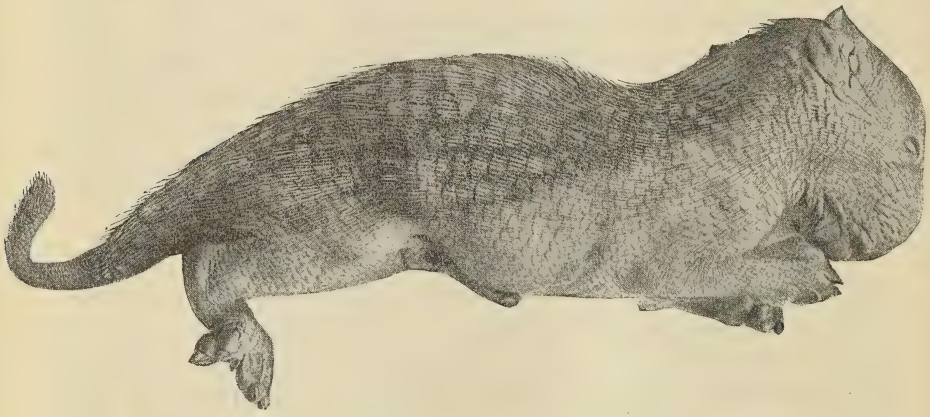


Fig. 1. Thryonomys swinderianus (Temminck). Embryo, 16 cm lang, auf $^3/_4$ verkleinert, nach einer photographischen Aufnahme.

1) Temminck nannte die afrikanische Rohrratte im Jahre 1827 Aulacodus swinderianus. Da aber der Name Aulacodus schon 1822 von Eschholtz für eine Käfergattung aufgestellt war, so muß Aulacodus swinderianus fallen und in Thryonomys swinderianus (Temminck) umgewandelt werden. Der Artname swinderianus ist nach einem Herrn van Swinderen gebildet, müßte also eigentlich swinderenianus heißen, eine Aenderung, die O. Thomas 1894 auch vorgenommen hat, die mir aber nach § 5 der Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Tiere nicht ganz zulässig erscheint.

Beim ersten Anblick macht der Embryo zunächst den Eindruck, als ob der ganze Körper mit kleinen Schuppen bedeckt sei, unter deren hinterem, freien Rande die Haargruppen hervortreten. Bei näherer Betrachtung der Abbildung, namentlich an den Schuppenreihen des Rückens, sieht man aber alsbald, daß hier gar keine Erhebungen der Haut vorhanden sind; das Niveau der Haut ist hier nicht höher als an anderen Stellen, und wenn man eine etwas schärfere Lupe zu Hilfe nimmt, so lösen sich überall auf dem ganzen Embryo die vermeintlichen Schuppen in kleine Vertiefungen auf, welche dadurch entstehen, daß die Haut die Haare an ihrer Austrittsstelle wallartig umgreift und um das Haar eine kleine Vertiefung bildet. Die in einer jeden Haargruppe dicht nebeneinander gelagerten Vertiefungen erscheinen in ihrer Zusammenwirkung als ein kräftiger dunkler Strich und täuschen den hinteren Rand einer Schuppe vor. Dieser erscheint ferner noch dadurch verdickt, daß die dunkeln Haare an ihrer Austrittsstelle eine kleine Strecke weit durch die Haut durchschimmern und somit wiederum in ihrer Zusammenwirkung die Haut hier dunkler und dadurch etwas verdickt erscheinen lassen. Diese optischen Täuschungen kann man aber sehr leicht abschwächen, wenn man den Embryo so gegen das Licht hält, daß es von hinten auf den hinteren Rand der vermeintlichen Schuppen fällt. Man sieht dann sofort mit bloßem Auge, daß hier gar keine Schuppen vorliegen, sondern daß nur die Haare in der charakteristischen Schuppenstellung gruppiert sind. Die Haargruppen haben auf dem ganzen Körper, auf dem Rücken sowohl wie auf der Unterseite, auf dem Kopfe wie auf der Oberseite der Extremitäten bis zu den äußersten Phalangen, dieselbe Anordnung, indem je 3, 5, 8 oder bis 12 Haare nebeneinander in einer leicht gebogenen Linie liegen. Am breitesten und stärksten sind die Haargruppen auf dem Rücken, wo meist 10—12 Haare eine Gruppe bilden. Nach der Mitte des Bauches sowie auf dem Kopfe und den Extremitäten nimmt ihre Zahl ab, so daß auf der Nase und der Oberseite der Zehen die Gruppen fast nur noch aus 3 Haaren gebildet werden. Dadurch scheinen natürlich auch die vermeintlichen Schuppen von der Mitte des Rückens nach dem Bauche zu an Größe abzunehmen, wie aus der Abbildung hervorgeht.

Ein besonders auffälliger, durchgreifender Unterschied zwischen Mittel- und Nebenhaaren ist eigentlich nicht vorhanden. Auf dem Rücken des Embryos haben wohl manche Gruppen ein kräftigeres und längeres Mittelhaar, das genau die Mitte der Gruppe innehält

und am längsten ist, während die Nebenhaare nach rechts und links allmählich an Kaliber und Länge abnehmen, so daß die beiden äußersten Haare bei weitem die kleinsten sind. Doch bei der weitaus größten Mehrzahl der Haargruppen an den Seiten und auf der Unterseite ist dieses Verhältnis ein ganz anderes. In diesen Gruppen pflegen einige wenige Haare etwas kräftiger und länger zu sein, ohne daß dies aber gerade die mittleren zu sein brauchen, wie de Meijere angiebt. Ich finde sogar manche Gruppen am Bauche, in denen das mittlere Haar, wenn auch am längsten, so doch recht dünn ist, viel dünner als die beiden ihm zunächst stehenden. Diese haben das stärkste Kaliber und fallen am meisten auf, während die anderen Haare nach den Seiten zu wieder allmählich an Stärke und Länge abnehmen. In den Dreihaargruppen auf den Füßen und auf der Nase sind fast immer alle Haare gleich stark. Die Unterschiede im Kaliber der Mittel- und Nebenhaare sind überhaupt so gering, daß sie an der Abbildung bis auf wenige Gruppen des Rückens gar nicht hervortreten. Allerdings gab die Photographie davon auch kein scharfes Bild, weil der am Embryo so gut hervortretende Kontrast zwischen den dunkeln Haaren und der hellen Haut durch den bläulichen Ton der Photographie stark abgeschwächt wurde.

Die queren, alternierenden Reihen, in denen die Haargruppen stehen, sind nun in der Weise angeordnet, daß die Gruppen mit ihren Seiten rechts und links über die Gruppen der nächstfolgenden, bezw. der nächstvorhergehenden queren Reihe hinweggreifen. (Siehe die Textfigur 1.) Da in diesen Grenzgebieten auch die Haare der verschiedenen Reihen übereinander greifen, so ist es bedingt, daß auf dem Rücken und den Seiten des Embryos 13—14 dunkle Längsstreifen entstehen. In der Abbildung kommen sie ebenfalls wieder nicht so scharf zum Ausdruck wie am Tier selbst.

Die Haargruppen mit ihrer Schuppenstellung reichen etwa bis auf die Mitte des Schwanzes. Dort hören sie ganz plötzlich auf, und von hier ab ist der Schwanz bis zur äußersten Spitze nur mit einzelnen Haaren besetzt. Es ist gar kein allmählicher Uebergang zu sehen, die letzten Haargruppen haben noch 5—6 Haare, und dann beginnen unmittelbar die Einzelhaare. Sie stehen ebenfalls in alternierenden Querreihen. Da Reh und de Meijere übereinstimmend angeben, daß am Schwanze des erwachsenen Tieres die Haare regelmäßig zu dreien stehen, so müssen wir annehmen, daß es bei unserem Embryo noch nicht zur Anlage der

Nebenhaare gekommen ist. Immerhin ist der plötzliche Uebergang in der Mitte des Schwanzes auffällig. In der Abbildung tritt diese Grenze deutlich hervor.

Gehen wir nach der äußeren Inspektion der Haut nunmehr zum mikroskopischen Studium derselben über, wozu Schnitte durch Hautstückchen von den verschiedensten Körperstellen dienen sollen, so sehen wir, wie ein Blick auf die Figuren 1—5 der Tafel XXVII lehrt, daß nirgendwó auch nur eine Spur von Hornschuppen zu entdecken ist. Die Haut zeigt freilich an ihrer Oberfläche mannigfache und verschiedenartige Erhebungen und Einsenkungen, denen aber weiter keine Bedeutung beigemessen werden kann, da sie weiter nichts als zufällige Unebenheiten sind, wie sie jeder Haut, namentlich der weniger sorgfältig konservierten, eigen sind. Die Epidermis zeigt auch an solchen Stellen keinerlei Veränderung, sie ist überall gleich stark und macht alle diese Unebenheiten gleichmäßig mit. Auch finden sich in der Cutis keine Stellen, an denen eine besondere Wucherung ihrer Zellen wahrzunehmen wäre, wodurch die Erhebungen der Haut veranlaßt sein könnten. Auf dem Längsschnitt durch die Haut des Rückens (Fig. 2) scheinen sich über den Haaren flache, schwanzwärts gerichtete Papillen erhoben zu haben, doch ist auch hier keine besondere Vermehrung der Cutiszellen sichtbar, und bei näherer Betrachtung erweisen sich diese Papillen auch als weniger bedeutungsvoll, als wie es auf den ersten Anblick den Anschein haben könnte. Ueber dem Haar rechts ist das allgemeine Niveau der Haut überall von derselben Höhe; selbst über der Austrittsstelle des Haares erhebt sie sich nicht höher als über der Basis des Haares. Ueber dem linken Haar ist das Niveau der Haut jedoch etwas höher. Aber diese Erhebung ist nur über dem Haar zu konstatieren. Verfolgt man die Schnittserie weiter, so findet man, daß die Haut zwischen zwei Haaren einer Gruppe oder einer vermeintlichen Schuppe vollkommen eben wird und gar keine Erhöhung nach hinten zeigt, welche einer Papille gleich kommt. Ich glaube daher, daß die Papillen, wie wir in der Fig. 2 links eine sehen, nur scheinbarer Natur sind und dadurch entstehen, daß die Haut die Haare an ihrer Ausmündung wallartig umgreift. Auf dem Querschnitt durch die Haut des Schwanzes (Fig. 4) sieht man drei Haarquerschnitte isoliert über der Haut liegen. Bei dem mittleren tritt die Einsenkung, die sich um jedes Haar bildet, klar zu Tage. Auf den weiteren Schnitten schließen sich die Ränder der Epidermis allmählich oben um das Haar zusammen und nehmen es in sich

auf, wie der oberste Haarquerschnitt in derselben Figur am weitesten rechts zeigt. Und wenn man auch die Erhebungen der Haut über den Haaren (Fig. 2 links) auf einen aktiven Vorgang der Cutis zurückführen und sie als echte Cutispapillen ansehen will, so kommen solche Erhebungen jedenfalls nur an einzelnen eng umschriebenen Stellen dort vor, wo die Haare aus der Haut heraustreten, und es ist mit Sicherheit zu behaupten, daß eine allgemeine große Papille, welche einer einheitlichen Schuppe über einer jeden Haargruppe zu Grunde läge, nicht mehr gebildet wird. Daß hier ehemals Schuppen gelegen haben, steht natürlich außer Zweifel. Es ist von ihnen aber außer dem Platze, wo sie gestanden haben, nur noch eine ganz geringe Spur übrig geblieben.

Die Gruppenanordnung der Haare tritt auf den Querschnitten (Fig. 1 und 3) klar zu Tage. Die Querschnitte der Haare sind nicht rund, sondern dorsoventral abgeplattet. Beachtet man ihre Form an den verschiedenen Schnitten genauer, so ergiebt sich, daß die Haare im allgemeinen an ihrer Basis, also tief unten in der Haut, rund sind, während sie nach der Spitze zu, etwa von dort ab, wo der verhornte Haarschaft im Innern beginnt, gewöhnlich platter werden, so daß der Querschnitt länglich und parallel der Hautoberfläche gelagert ist. An der Basis sind einzelne Haare seitlich etwas komprimiert (Fig. 1), wie auch sonst wohl noch einige Deformationen zu bemerken sind, die wohl den engen Verhältnissen und dem dadurch bedingten Druck, dem die Haare einer Gruppe unterliegen, zugeschrieben werden müssen. Sie bleiben aber bei weitem in der Minderzahl. Man kann manche Haare finden, und in der Fig. 1 tritt das auch zu Tage, deren äußere Wurzelscheide ziemlich rund ist, während in ihrem Innern ein dorsoventral komprimierter Schaft liegt. Am Bauche und am Schwanze (Fig. 3 und 4) sind die Haare weit mehr rund. Betrachtet man die Haare des Embryos mit einer scharfen Lupe, so erscheinen sie rund, während das erwachsene Tier deutlich platte Haare hat. Die Abplattung ist also an den kleinen und jungen Haaren noch so gering, daß man sie nur auf Schnitten wahrnehmen kann.

Das Kaliber der Haare ist nicht gleich. Im allgemeinen kann man nach den Querschnitten sagen, daß die mittleren Haare einer jeden Gruppe die stärksten, die äußersten dagegen die schwächsten sind; ein deutlich unterschiedenes Mittel- oder Haupthaar tritt jedenfalls nicht hervor. Man kann aus diesem Mangel eines Mittelhaares schon mit Sicherheit auf die Entstehung der Haar-

gruppen schließen. Weitere Beobachtungen habe ich nicht darüber anstellen können, da mir nur dieses eine Stadium von 16 cm Länge zur Verfügung stand. Ich habe daher mehrfach geschwankt, ob es nicht angebracht sei, die Untersuchung der Thryonomys-Haut aufzuschieben, bis ein größeres Material eine umfassendere Unterlage dazu gäbe. Da aber ein solches nicht so bald zu erwarten steht, und der vorliegende Embryo, wenn er auch keine Veranlassung bietet, der Haar- und Schuppenfrage eine neue Wendung zu geben, immerhin eine willkommene Bestätigung unserer jetzigen Ansichten von den topographischen Beziehungen zwischen Haaren und Schuppen liefert, auch einige allgemeinere Erörterungen gerechtfertigt erscheinen läßt, so habe ich mich doch entschlossen, ihn zum Gegenstand einer besonderen kleinen Hautstudie zu machen.

Nachdem es gelungen ist, bei Echidna die Entstehung der Haargruppen durch Knospung aus der Anlage des Mittelhaares nachzuweisen[1]), eine Thatsache, die geeignet erscheint, die Maurer'sche Ableitung des Haares aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere auf das nachdrücklichste zu stützen, lag es nahe, bei Thryonomys, einem Tier mit so ausgesprochenem primitiven Hautcharakter, denn als solchen müssen wir die wohlausgebildete Schuppenstellung der Haargruppen doch betrachten, noch weitere primitive Charaktere der Haare zu finden. Dazu ist nun freilich die Entwickelung der Haargruppen schon zu weit vorgeschritten, und ich möchte auch aus der Erscheinung, daß kein eigentliches größeres Mittelhaar in ihnen vorhanden ist, mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Haare sich selbständig direkt von der Epidermis aus anlegen. Wenn das Mittelhaar den Mutterboden für die Nebenhaare seiner Gruppe abgiebt, muß es sich frühzeitig vor ihnen anlegen und wird meist größer und stärker bleiben als der ältere und anfangs besser ernährte Kostgänger der Epidermis. Es könnte ja allerdings der Unterschied im Laufe des späteren Wachstums wieder ausgeglichen sein. Aber ich glaube, die Nebenhaare sind bei Thryonomys bereits zu selbständig geworden, worauf ihre scharfe Trennung voneinander, ihre mächtig entwickelten Talgdrüsen, die jedem einzelnen Haar zukommen und mit ihm in einen gemeinsamen bindegewebigen Haarbalg eingeschlossen sind, schließen lassen, als daß man eine Entwickelung aus der Anlage des Mittelhaares annehmen könnte. Man würde denn auch wohl gelegentlich ein Haar finden, bei dem noch ein

1) F. Römer, Jenaische Denkschriften, Bd. 6, 1898 (im Druck).

zweiter Haarschaft mit in dem gemeinsamen Haarbalg eingeschlossen läge. Bei der Ratte habe ich solche Haare mehrfach gefunden und abgebildet (Jen. Zeitschr., Bd. 30, Taf. XXVIII). Ich wußte damals nichts aus diesen Befunden zu machen, halte sie aber jetzt nach der Untersuchung von Echidna für solche Haare, bei denen sich durch Knospung der ersten Anlage noch ein zweites Haar in demselben Haarbalg entwickelt hat.

Die histologischen Details der Haare bieten kein besonderes Interesse, kommen auch für die vorliegende Frage nicht in Betracht. Höchstens sind die mächtigen Talgdrüsen zu erwähnen, die infolge des geringen Zwischenraumes, der zwischen den Haaren einer Gruppe bleibt, alle nach unten gedrängt sind. Dadurch entstehen ähnliche Bilder, wie auf Schnitten durch die Haut des Rattenschwanzes. Jedoch sind bei Thryonomys Haar- und Talgdrüse von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben. Die Basis der Haare ist in ein starkes Fettpolster eingebettet, das auf Schnitten (Fig. 1), da der Alkohol das Fett gelöst hat, sich als große, blasige Hohlräume darstellt.

An den Schnitten muß aber noch eine andere Erscheinung unser Interesse in hohem Maße beanspruchen: die zahlreichen kleinen Haaranlagen, welche sich überall auf dem ganzen Körper, auf dem Rücken, am Bauche und am Schwanze, von der Epidermis aus einsenken und zwischen die großen Haare und Haargruppen schieben. Sie sind an keine bestimmte Stelle gebunden, sondern liegen überall auf den vermeintlichen Schuppen[1]), auf ihrem hinteren Rand wie auf ihrer Basis. Doch scheint gerade der hintere Rand von ihnen bevorzugt zu sein, denn hier liegen sie besonders dicht (Fig. 5) und bilden ebenfalls Gruppen, während sie weiter vorn auf der Schuppe nur vereinzelt auftreten. Sie senken sich direkt von der Epidermis aus ein und sind nicht von den Gruppenhaaren abhängig. Auf Querschnitten findet man ihren Zusammenhang mit der Epidermis, also ihre spätere Austrittsstelle aus der Haut, dicht über den großen Haargruppen, so daß man vermuten könnte, daß sie hier später eben solche breite Gruppen bilden und eine Parallelreihe zu den größeren Haargruppen liefern. Auf Längsschnitten (einem solchen ist die Abbildung 5 entnommen) sieht man aber, daß sie über einen größeren

1) Ich gebrauche hier der Kürze halber das Wort „Schuppe“, womit natürlich nur der Platz zwischen den Haarreihen gemeint sein soll, über dem sich ehemals eine Schuppe erhob.

Teil der Schuppe ebenso in die Länge entwickelt sind und nicht nur ihren hinteren Rand einnehmen. Daraus müßte man schließen, daß am erwachsenen Tier zwischen den Haargruppen, welche die oben beschriebene Schuppenstellung innehalten, noch ein allgemein über den ganzen Körper entwickeltes Haarkleid vorkommt, das nicht ebensolche regelmäßige Gruppierung hat, aber doch auf dem hinteren Rande der vermeintlichen Schuppen besonders dicht angeordnet ist. Die Litteratur giebt hierüber keinen Aufschluß. de Meijere und Reh erwähnen nur die Gruppen von 4—7 Haaren, die deutlich alternieren und weit auseinanderstehen. Da die Sammlung des hiesigen zoologischen Institutes Thryonomys-Material nicht besitzt, wandte ich mich, um auch die Haut des erwachsenen Tieres studieren zu können, an das Königliche Museum in Berlin und erhielt durch Herrn Kustos Matschie ein Stück trockener Haut. Dieses hat aber zwischen den alternierenden Haargruppen nur wenige, meist vereinzelt stehende feinere Haare. Sie stehen den größeren ziemlich nahe, sind aber nur an wenigen Stellen so zahlreich und so regelmäßig gestellt, daß sie parallele Reihen zu ersteren bilden. Ihre Zahl und Dichtigkeit entspricht aber bei weitem nicht der Zahl und Gruppierung der Anlagen, die wir an den Schnitten des Embryos sahen. Das Verständnis für diese Differenz giebt mir eine briefliche Mitteilung von Herrn Matschie, welche besagt, daß das Stück Haut einem „Sommerfell“ entnommen sei und daß an anderen Bälgen und jungen Tieren solche feinen Haare viel zahlreicher vorkämen. Ich habe dann später selbst die Bälge des Berliner Museums daraufhin ansehen können und fand, daß an den als „Winterfell“ bezeichneten Bälgen, namentlich aber an solchen von jüngeren Tieren ein allgemeines dichtes Haarkleid zwischen den anderen Haargruppen vorkommt. Bei einem Exemplar hielten sie auch eine regelmäßige Reihenanordnung inne, ebenfalls alternierend und Querreihen bildend, wie die anderen Gruppen. Doch war diese Regelmäßigkeit nicht auf dem ganzen Körper zu konstatieren. Es entspricht also diese Verteilung der Annahme, die wir auf Grund der kleineren Haaranlagen an unserem Embryo machen konnten. de Meijere und Reh haben zweifelsohne auch nur Sommerfelle von Thryonomys vor sich gehabt, da ihnen sonst die zahlreichen feineren Haare nicht entgangen wären.

Das Sommerkleid des Thryonomys wird also von den zuerst angelegten Haaren, welche heute noch eine solche Anordnung einnehmen, als ob sie hinter Schuppen stünden, hinter denen sie zweifellos ehemals ihren Ursprung nahmen, allein gebildet, während

den dichten Haarbesatz des Winterpelzes die zahlreichen feineren Haare liefern, welche sich erst viel später anlegen und den Raum zwischen den Haargruppen einnehmen, den die Schuppen ehemals innehatten. Mit dem Beginne einer neuen Sommerzeit und dem dadurch bedingten Haarwechsel, der sich ja wohl bei allen Säugetieren mehr oder weniger merkbar vollzieht, schwinden die zuletzt entstandenen Haare als die weniger stabilen und eingebürgerten Elemente jedesmal wieder, um zur Winterzeit von neuem entwickelt zu werden. Es ist dem Haarwechsel, soviel ich weiß, von dieser Grundlage aus wenig Beachtung geschenkt worden. Es würde sich verlohnen, hierüber eine Untersuchung an einem umfangreicheren Material, namentlich an Tieren mit Haargruppen in ausgesprochener Schuppenstellung, anzustellen. Freilich gehört dazu ein sorgfältig gesammeltes Balgmaterial mit genauen biologischen Notizen über die Temperatur und die Jahreszeit, bei welcher die Tiere gelebt haben. Denn ich glaube, daß diesen biologischen Vorgängen, die sich heute noch in jedem Frühjahr und Herbst wiederholen, eine tiefere phylogenetische Ursache zu Grunde liegt.

In meiner schon erwähnten Arbeit über die Haut der Monotremen habe ich im Schlußkapitel an der Hand einer biologischen Erwägung den Weg, den die Haare in ihrer phylogenetischen Entwickelung genommen haben, zu skizzieren versucht. Wir müssen uns danach das Haarkleid als einen Wärmeschutz gegen die immer mehr zunehmende Abkühlung der Temperatur entstanden denken. Da wir die Säugetiere von schuppentragenden Vorfahren ableiten, so ergiebt sich, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwund der Schuppen Hand in Hand ging. Aus verschiedenen Gründen, namentlich mechanischen, können sich die Haare zunächst nur unter dem hinteren freien Rande der Schuppen entwickelt haben, wodurch zugleich die platte Form der Haare durch den Druck, den die Haare unter den Schuppen zu erleiden hatten, verständlich wird. Auf Grund meiner an den Embryonen von Echidna gewonnenen Resultate sehe ich in Uebereinstimmung mit Maurer die Hautsinnesorgane als den Boden an, aus dem histologisch die Haare ihren Ursprung nehmen konnten. Die Ausbreitung der Haare und Haargruppen ist zunächst nicht weiter in die Schuppe hinein, sondern nur über ihren hinteren, freien Rand erfolgt. Als dann späterhin die Schuppen immer mehr an Bedeutung verloren und schwanden, haben sich die Haare erst ihrer Plätze bemächtigen und allgemein über die ganze Haut ausbreiten können.

Biologisch läßt sich diese Annahme so verstehen, daß dem Wärmeschutz und der Wärmeregulation gegen eine geringe Abkühlung des Klimas durch das spärliche Haarkleid unter dem hinteren Rande der Schuppen Genüge geleistet wurde. Gegen eine weitere Abnahme der Temperatur konnte es aber nicht hinreichend Schutz gewähren; es bedurfte dazu eines viel dichteren Haarkleides, welches aber erst entstehen konnte, als die Schuppen an Bedeutung verloren und schwanden. Die Temperatur-Abnahme betrachten wir somit als den maßgebendsten Faktor bei der Entstehung des Haarkleides der Säugetiere.

Aber nicht nur die Entstehung der Haare findet hierdurch ihre Erklärung, sondern auch die des warmen Blutes und der Schweißdrüsen, wie ich in der Monotremen-Arbeit näher erläutert habe. Die beiden Stufen in der Phylogenie des Haarkleides sehen wir nun heute noch in schönster Deutlichkeit an dem Thryonomys-Embryo ontogenetisch zum Ausdruck gebracht. Zuerst entstehen die Haargruppen unter dem hinteren Rande der ehemaligen Schuppen, dann erst das allgemeine Haarkleid auf dem ganzen Körper. Und diese phylogenetischen Stadien aus der Geschichte der Haarentstehung wiederholen sich heute noch alljährlich beim Uebergang aus der Winter- in die Sommerzeit und umgekehrt, wobei noch dieselben Faktoren maßgebend sind, wie beim ersten Auftreten. Eine Temperaturzunahme, Sommerzeit, bringt heute die vielen kleinen Haare auf den Schuppen-Plätzen wieder zum Schwunde, während ehemals eine Temperatur-Abnahme ihr Auftreten bedingte und verursachte. Gewiß werden auch noch andere Tiere mit ausgesprochenem Sommer- und Winterfell in dieser Frage weitere Aufschlüsse geben. Vielleicht werden sich hierbei auch willkommene Aufschlüsse über die Verbreitung der Schweißdrüsen und ihren Ersatz bei schweißdrüsenlosen Tieren ergeben.

Neben der Erhöhung der Körperwärme und ihres Schutzes, des Haarkleides, bedurfte es auch noch eines Wärmeregulations-Apparates, und das sind die Schweißdrüsen. Wir kennen nun eine ganze Reihe von Säugetieren, welche Schweißdrüsen überhaupt nicht, z. B. Echidna, oder nur in sehr geringer Ausdehnung an den Sohlenballen, z. B. die Ratten, besitzen. Es erhebt sich mit Recht die Frage, wie bei solchen schweißdrüsenlosen Tieren die Regulation des Wärmehaushaltes bewerkstelligt wird. Bei Echidna verursacht eine geringe Beunruhigung, wie ich an einem im hiesigen physiologischen Institut lebend gehaltenen Exemplar mehrfach beobachten konnte, eine erheblich schnellere Atemthätigkeit, die mit

geöffnetem Schnabel erfolgt und bei der kleinen Mundspalte eine geraume Zeit zur Herstellung der Temperatur-Gleichmäßigkeit gebraucht. An dem Thryonomys-Embryo fand ich ebenso wie bei den Ratten tubulöse Drüsen nur in den Sohlenballen. Sie mögen an der übrigen Haut noch nicht entwickelt sein, aber DE MEIJERE erwähnt auch nichts von solchen, und somit ist leicht anzunehmen, daß sie gänzlich fehlen. Das wäre bei dem allgemeinen primitiven Charakter der Thryonomys-Haut nicht weiter auffällig, und es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß bei dem außerordentlich spärlichen Haarkleid, denn als solches muß man die wenigen und in großen Entfernungen stehenden Haargruppen des Sommerfelles immerhin ansehen, noch kein Bedürfnis nach Schweißdrüsen eintrat; in der Sommerzeit ermöglicht vielleicht die dünnere Haardecke eine schnellere Abkühlung der Körperwärme. Man kann aber dieser Ansicht entgegenhalten, daß bei schweißdrüsenlosen Ratten ein solcher Unterschied in Sommer- und Winterfell nicht vorhanden ist, und daß ferner doch die Schweißdrüsen eine viel feiner und prompter wirkende Wärmeregulation handhaben können als ein dünnes Haarkleid. Immerhin verlohnt es sich, auch nach dieser Richtung hin dem Haarbesatz der Sommer- und Winterfelle eine eingehendere Beachtung zu schenken, namentlich mit Bezugnahme auf Klima, Temperatur und Lebensgewohnheiten. Eine gewisse Beziehung zwischen Schweißdrüsenlosigkeit und Sommer- und Winterfell halte ich nicht für ausgeschlossen. Bietet somit die eigentümliche Anordnung der Haare des Thryonomys, die nicht anders als durch ein ehemaliges Schuppenkleid erklärt werden kann, einerseits ein allgemeineres Interesse für die Frage nach den topographischen Beziehungen zwischen Haaren und Schuppen, so kann sie uns andererseits bei der Auffassung des Schuppenkleides gewisser heute noch beschuppter Säugetiere von Wichtigkeit sein, wenn auch nur, wie ich besonders betonen möchte, in einem spekulativ-hypothetischen Sinne.

In einer Arbeit „Ueber den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere“ (Jen. Zeitschr., Bd. 27, 1893) hatte ich mich auf Grund der an den Gürteltierembryonen in gewissem Alter zahlreich vorhandenen Schweißdrüsen- und Haaranlagen, die später beim Eintritt der Verknöcherung des Hautpanzers teilweise wieder zerrissen werden und daher am erwachsenen Tier viel spärlicher stehen als am Embryo, veranlaßt gesehen, die Vorfahren der Gürteltiere unter echten Haartieren zu suchen, so daß man ihren heutigen Schuppenpanzer, obschon er sich histologisch an

die Schuppen der Reptilien anschließt, nicht als altes, primitives Erbstück, sondern als sekundär modifiziert ansehen muß, der sich allerdings auf einer von den alten schuppentragenden Vorfahren her ererbten Basis entwickelte. Ich betonte besonders, daß es bei der damaligen großen Unkenntnis über die Phylogenie der Haare — die Arbeiten von Maurer, de Meijere und Reh waren noch nicht erschienen — natürlich schwer zu sagen sei, wie weit sich die Vorfahren der Gürteltiere von den primitiven beschuppten Reptilien entfernt hätten, ob sie ihr Schuppenkleid gänzlich verloren, oder ob sich bei ihnen zwischen den Haaren noch Schuppenrudimente erhalten hätten, ebenso wie die heutigen beschuppten Gürteltiere noch Haar- und Schweißdrüsenrudimente aufweisen, und war der Ansicht, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwunde der Schuppen wahrscheinlich Hand in Hand gegangen sei und daß die Haare bereits auftraten, als die Schuppen noch vorhanden waren.

Für diese hypothetische Annahme bietet uns, so meine ich, der vorliegende Thryonomys-Embryo eine gute Grundlage, an der man sich den Vorgang der Rückbildung eines Schuppenkleides bei dem Auftreten der Haare und sein späteres Wiederauftauchen verständlich machen kann. Die Haargruppen zeigen noch dieselbe Anordnung, welche sie bei ihrem ersten Auftreten hinter den Schuppen einnahmen; sie haben noch genau den Platz inne, den ihnen die Schuppen vorschrieben. Die Schuppen sind aber gänzlich geschwunden. Es beginnt eben die Anlage eines weiteren allgemeinen Haarkleides, das sich des Platzes, auf dem die Schuppen ehemals standen, bemächtigt. Man kann sich nun leicht eine Zeit denken, in welcher für Thryonomys aus irgend welchen biologischen oder mechanischen Ursachen, die Ausbildung eines neuen Schuppenkleides vorteilhaft wurde. Gründe vermag ich natürlich dafür ebensowenig zu nennen, wie für die auffällige Erscheinung, daß einige Säugetiere heute noch Schuppen tragen, während andere mit gleicher oder ähnlicher Lebensweise schuppenlos sind. Die neuen, alsdann sekundären Schuppen würden dieselben Plätze zwischen den Haargruppen einnehmen, wie die ehemaligen Schuppen, welche die Anordnung der Haare regelten. Heute liegen dort stellenweise noch niedrige Cutispapillen. Sie brauchen nur an Größe und Ausbreitung zuzunehmen und das auf den Platz der ehemaligen Schuppen getretene allgemeine Haarkleid allmählich zu verdrängen. Wir würden dann embryonal noch eine Zeitlang vor den Schuppen die Anlagen dieser Haare finden, die schließlich den

Schuppen weichen müßten, während die Haargruppen hinter den Schuppen, da sie mit deren Richtung und Anordnung übereinstimmen, nicht weiter gestört werden würden. Die Schuppenstellung der Haare und die zwischen ihnen liegenden Plätze der ehemaligen Schuppen nebst ihren geringen papillären Resten würden dann „die von den schuppentragenden Vorfahren her ererbte Basis“ abgeben.

Analoge Vorgänge kann man heute noch bei Dasypus beobachten, wo die Haare auf dem hinteren Rande der Schuppen auch am erwachsenen Tier bestehen bleiben, während die zahlreichen Haar- und Schweißdrüsenanlagen zwischen und auf den Schuppen dem Hautpanzer weichen müssen.

Die Berührung dieser Frage giebt mir Veranlassung, einer Arbeit von Emma Borlotti[1]) Erwähnung zu thun, welche in den quer- und längsverlaufenden Hautfalten auf dem Rücken, namentlich am Nacken der Embryonen von Nagern, besonders von Mus decumanus Albino, ferner von Talpa, Erinaceus und Didelphys, da sie den Panzerbildungen der Gürteltiere sehr ähnlich sehen, die Reste eines Hautpanzers erblickt, wie ihn die Vorfahren der Sauropsiden und Säugetiere ganz allgemein besessen haben. Sie hält diesen Nachweis für eine Stütze der Ansichten über die Abstammung der Säugetiere von panzertragenden Vorfahren.

Die Abbildungen zeigen uns gerade an den Embryonen und Jungen von Mus decumanus sehr deutliche und mit einer gewissen Regelmäßigkeit angeordnete Falten auf dem Nacken, meist 6 an der Zahl, denen nach hinten noch unzählige kleinere und weniger durchgehende Falten folgen. Ich muß diesen Bildungen jede tiefere Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht absprechen, denn sie sind weiter nichts als rein zufällige und gänzlich bedeutungslose Hautfalten, wie sie auf der Haut fast jeden Embryos bei gewisser Konservierung sichtbar sind. Ich habe zu meiner Arbeit über die Haare und Schuppen des Rattenschwanzes zahlreiche Embryonen gezüchtet und konserviert. Die Hautfalten sind mir dabei nicht entgangen; ich sah sie aber nur an solchen Exemplaren, welche mit einer Schrumpfung erzeugenden Konservierungsflüssigkeit, Sublimat oder Alkohol, behandelt waren. Ich

---

1) Emma Borlotti, Rudimenti di corazza cutanea indicati da pieghe della pelle in alcuni embrioni di Mammiferi. Ricerche Laborat. Anatom. Roma ect., Vol. V, 1896, pag. 275.

könnte den Borlotti'schen Abbildungen ebensolche mit Pérenyi-scher Lösung konservierter Rattenembryonen an die Seite stellen, welche nicht das leiseste Fältchen zeigen. Man kann aber auch an diesen Embryonen künstlich solche Falten hervorrufen, wenn man sie aus ihrer gekrümmten, embryonalen Lage bringt und gerade zu biegen versucht. Es entstehen alsdann genau dieselben Falten, wie sie Verfasserin abgebildet hat. Die nunmehr für den kürzer gewordenen Embryo viel zu große Haut muß sich naturgemäß in Falten legen.

Das Wachstum der Haut ist anfänglich ein sehr großes; daher müssen an jungen Tieren, wie man an jungen Ratten, Hunden etc. oft genug sehen kann, auf ihrer Oberfläche Falten und Runzeln entstehen. Ich habe in der Entwickelungsgeschichte der Echidnahaut auch solche Falten und Erhebungen besprochen, die sogar zwischen den Stachelanlagen in gewissen Stadien so regelmäßig liegen, daß man sie mit den primären Hautpapillen mancher Säugetiere vergleichen möchte. Auch sie waren aber nur an geschrumpften, nicht an glatt konservierten Embryonen desselben Stadiums sichtbar, weshalb ich ihnen ebensowenig Bedeutung beimessen konnte, wie den von Borlotti beschriebenen Faltenbildungen.

Wenn die vorliegende Untersuchung des Thryonomys-Embryos auch keine Resultate zu Tage gefördert hat, welche die von de Meijere und Reh beschriebenen Befunde am erwachsenen Tier verbessern oder ersetzen könnten, so war sie doch immerhin lohnend, weil sie erstens eine auf embryologischer Grundlage beruhende, willkommene Bestätigung und Ergänzung ihrer Ansichten lieferte, und zweitens, weil sie für einige allgemeine Fragen mehr hypothetischen Charakters Anhaltspunkte bot.

Sie hat uns wiederum gezeigt, wie wichtig für eine allseitige Deutung der Säugetierschuppen und Haare die Kenntnis ihrer Entwickelungsgeschichte ist.

Wie für die Monotremenhaut, so hoffe ich demnächst auch eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung für die Marsupialier-Haut liefern zu können, wozu mir fortlaufende Embryonen-Serien verschiedener Beuteltiere aus der Semon'schen Ausbeute als Material dienen werden.

Jena, im Dezember 1897.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXVII.

Schnitte durch die Haut von Aulacodus swinderianus Temminck, Embryo von 16 cm Länge.

Fig. 1. Querschnitt aus der Haut des Rückens. Man sieht drei Haargruppen in ihrer Anordnung, von denen die oberen beiden dicht vor ihrer Austrittsstelle aus der Haut, die untere dicht an der Basis der Haare getroffen ist. Ueber den Haargruppen sieht man die kleineren Anlagen des allgemeinen Haarkleides. Zeiss, Ok. 2, Obj. A^2.

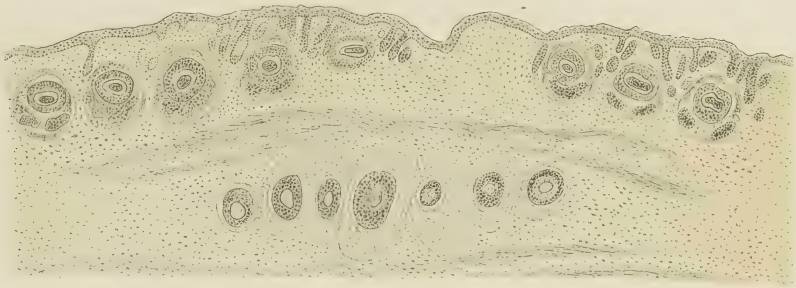
Fig. 2. Längsschnitt aus der Haut des Rückens. Zwei Haare mit den darüber liegenden vermeintlichen Schuppen-Papillen im Längsschnitt. Ueber dem rechten Haar ist das allgemeine Niveau der Haut gleichmäßig hoch, über dem linken steigt es nach dem hinteren Rande der Papille etwas an. Die kleinen Anlagen des allgemeinen Haarkleides liegen über der Austrittsstelle der Haare, auf dem hinteren Rande der vermeintlichen Schuppen dichter. Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 3. Querschnitt aus der Haut des Bauches. Drei Haargruppen, deren Haare im Querschnitt mehr rundlich sind, als die Haare des Rückens. Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 4. Querschnitt aus der Haut des Schwanzes. Die Haare liegen einzeln und bilden noch keine Gruppen. Ok. 2, Obj. A^2.

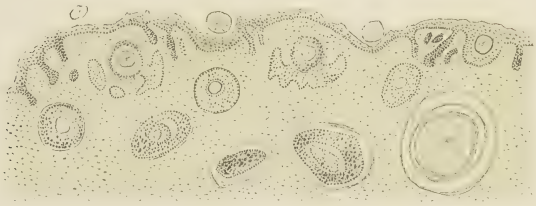
Fig. 5. Aus einem Längsschnitt durch die Haut des Rückens. Die dichtere Gruppierung der Haare des allgemeinen Haarkleides auf dem hinteren Rande einer vermeintlichen Schuppe. Ok. 2, Obj. A^2.

1.



2.

4.



3.

5.

Römer gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: NF_24

Autor(en)/Author(s): Römer Fritz

Artikel/Article: Studien über das Integument der Säugetiere. III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) swinderianus (Temminck)'). 605-622