

Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere.

Von

Priv.-Doc. Dr. **Otto Grosser**,

Assistent am 1. anatomischen Institut in Wien.

(Aus dem 1. anatomischen Institut in Wien.)

Mit 8 Figuren im Text.

Die Frage nach einem metameren Aufbau der Haut und nach entsprechender Anordnung ihrer Derivate hat die Forscher erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit beschäftigt. Überhaupt sind erst im letzten Jahrzehnt von der Physiologie die Grundlagen geschaffen worden, auf denen eine Untersuchung des Gegenstandes zu fußen hat. Die bisher erhobenen Befunde werden daher auch meist nur nebenbei erwähnt; sie verteilen sich auf drei Wirbeltierklassen, die Selachier, Reptilien und Säuger. Die Angaben betreffen teils die Färbung und Zeichnung der Tiere, teils die Anordnung der Hautderivate, Schuppen und Haare. Für die Reptilien kommt der zweite, für die Selachier und die Säugetiere kommen beide Punkte in Betracht. Da die Verhältnisse bei beschuppten Tieren, den Reptilien, am leichtesten zu übersehen sind, so mögen sie zuerst besprochen werden.

Über die Anordnung der Reptilienschuppen finden wir zunächst eine gelegentliche Angabe bei RABL. Anlässlich der Erwähnung der von ihm aufgestellten Formel zur Berechnung der Zahl der Rumpfwirbel der Selachier aus der Radienzahl der Flossen führt er im Vorwort zu seiner »Theorie des Mesoderms« an, daß man aus der Zahl der Bauchschilderreihen und der Zahl der Schuppenringe des Schwanzes einer Eidechse einen annähernd sicheren Schluß auf die Zahl der Rumpf- und Schwanzwirbel ziehen könne.

Bei Beantwortung der Frage, ob diese Beziehung auf eine metamere Anordnung der Schuppen zurückzuführen ist, müssen wir auch die Innervation beachten.

Eine nähere Betrachtung der Verhältnisse, unter Berücksichtigung der Innervation, ergibt nun, daß bei *Lacerta viridis* zwei Bauchschilderreihen auf das Segment kommen; doch scheint das Verhalten namentlich an den Grenzen des Rumpfes kein ganz regelmäßiges zu sein. Auch im Bereiche des Schwanzes kommen zwei Schuppenringe auf den Wirbel; die Grenze jedes zweiten Ringes liegt in derselben Ebene wie die Wirbelverbindung. Die Innervation ist hier allerdings kaum festzustellen, und die Muskulatur gibt uns auch keinen Aufschluß, da die Muskelsehnen, zu Bündeln geordnet, von weit cranial liegenden Muskeln kommen und in ihrer metameren Zugehörigkeit kaum zu bestimmen sind. Überdies erfahren wir aus dem Aufsätze von YOUNG und ROBINSON (04), daß die Neuromerie der Schwanzregion sehr unvollkommen ist, und daß nur ein paar der vordersten Schwanzsegmente sensorische und motorische Wurzeln zur Versorgung auch der weiter caudal gelegenen Haut und Muskulatur entwickeln.

Einfacher sind die Verhältnisse am Schwanz von *Alligator lucius* und *Uromastix (acanthinurus)*, wo ganz regelmäßig (vgl. Textfig. 1) eine Schuppenreihe auf den Wirbel entfällt. Auch hier läßt sich übrigens die Muskulatur nicht mit Haut und Wirbel in Segmente bringen, sondern bildet lange absteigende Züge.

Der Schwanz des *Alligators* weist überdies abwechselnde gelbe und schwarze quere Farbenbänder auf. Sie bilden ein unmittelbar einleuchtendes Beispiel einer nicht metameren Färbung. Denn es kommen durchschnittlich (an dem untersuchten Exemplar) zwei (gelegentlich auch drei) Reihen schwarzer Schuppen auf eine gelbe, so daß die Breite der schwarzen Bänder, verglichen mit der eines Segments der Wirbelsäule, eine unverhältnismäßig hohe ist; überdies ist die Zeichnung keine ganz regelmäßige und nicht an die Schuppengrenzen gebunden.

Besonders klar ist die Einordnung der Schuppen in die Körpersegmente bei denjenigen Schlangen zu erkennen, bei welchen die Bauchseite von einer einzigen Längsreihe breiter Schuppen eingenommen wird. Hier hat schon GADOW die Angabe gemacht, daß die Wirbel an Zahl mit den Bauchschuppen übereinstimmen¹. Es gilt

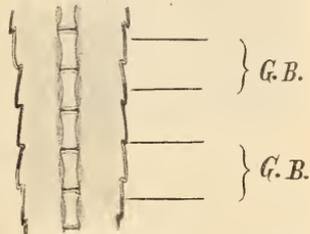


Fig. 1.
Flachschnitt des Schwanzes von *Alligator lucius*. G.B., quere gelbe Farbenbänder.

¹ Kürzlich hat JOURDRAN (04) die allgemeine Gültigkeit dieses Satzes bestritten. Er führt eine Reihe von Beispielen an, in welchen die Übereinstimmung

dies für alle Familien mit Ausnahme der Typhlopiden und einiger naher Verwandter, dann der Hydrophiden und der Acrochordiden, Ausnahmen, die noch besprochen werden sollen. Im Normalfall wie bei *Tropidonotus* zum Beispiel ergibt die Präparation sofort, daß die Zahl dieser Schuppen vollständig mit der der Körpersegmente übereinstimmt, und daß zu jeder Schuppe ein metamerer Spinalnerv (und ein ebensolches Muskelbündel) verläuft. Die Bauchschuppen sind also metamer angeordnet (Textfig. 2). Sie werden auch sofort metamer angelegt; zu der Zeit, in welcher die Schuppen nur erst als geringgradige Verdichtung des Mesoderms angedeutet sind, entsprechen sie an Ausdehnung und Lage der Urwirbelreihe. An Sagittalschnitten durch ältere Embryonen (7,5 mm Kopflänge) ist die metamere Anordnung der Schuppen ohne weiteres leicht zu konstatieren; auf einem Schnitt ist gleichzeitig die Hämaphyse des Wirbels, der Spinalnerv und die Schuppe desselben Segments zu sehen.

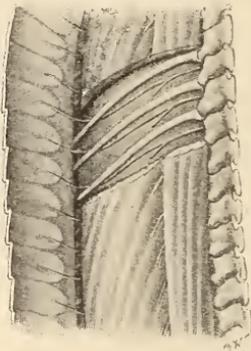


Fig. 2.

Die breiten Bauchschuppen v. *Tropidonotus natrix* von innen mit ihrer Innervation und ihrer Beziehung zu den Körpersegmenten.

Nur bei den ersten Halsschuppen, in der Cloakengegend und wohl auch am Schwanzende läßt uns die Innervation im Stich, und hier scheinen Abweichungen von der streng metameren Anordnung vorzukommen.

Eine Verschiebung der Hautsegmente gegen die Wirbelsäule, eine Wanderung, wie sie bei den mit Extremitäten versehenen Tieren ontogenetisch eine so große Rolle

spielt¹, erfolgt bei den Schlangen nur in ganz unbedeutendem Maße; es liegt die von einem Spinalnerv versorgte Schuppe im Niveau eines durch den Austritt des nachfolgenden Nerven aus dem Wirbelkanal geführten Querschnittes.

fehlte, und zwar sowohl solche mit Vermehrung als auch mit Verminderung der Schuppenzahlen. »On peut donc conclure qu'il n'y a qu'une concordance très relative entre le squelette interne et la métamérisation externe des téguments.« JOURDRAN gibt aber nicht an, ob diese unvollkommene Übereinstimmung seiner Fälle über den ganzen Körper erstreckt oder nicht vielleicht durch größere Abweichungen am Hals und Schweif, sowie in der Cloakenregion zu erklären ist. Für den Rumpf unsrer einheimischen Schlangen ist die Übereinstimmung jedenfalls gültig. Abweichungen an den Körperenden sind theoretisch erklärlich; vgl. den Text.

¹ Vgl. für den Menschen GROSSER und FRÖHLICH (02).

Für die übrigen Schuppen der Ringelnatter (und anderer Schlangen) läßt sich eine Beziehung zu den Segmenten kaum feststellen. In den zoologischen Abhandlungen werden diese Schuppen nach Längsreihen geordnet betrachtet, und die Zahl dieser Längsreihen gibt Gattungs- und Artcharaktere. Die Schuppen lassen sich allerdings auch, ausgehend von den Bauchschuppen, in regelmäßige Bänder einordnen (Textfig. 3), Bänder, die von den Enden der Bauchschuppen ausgehend ziemlich steil, etwa unter 45° , kopfwärts gegen die Mittellinie aufsteigen. Diese Bänder gelangen aber dabei in höhere Segmente, so daß ein jedes in das Gebiet mehrerer (3–4) Metameren fällt.

Für die Bauchschuppen ist der Nachweis ihrer metameren Anordnung durch die Innervation und die Entwicklungsgeschichte in der Schärfe geführt, in der ein solcher überhaupt geführt werden kann; und doch muß man Zweifel hegen, ob diese Übereinstimmung wirklich in einem metameren Aufbau der Haut begründet ist, oder ob sie nicht vielmehr auf mechanische Ursachen, nämlich auf eine sekundäre Gliederung der durch die Schuppenbildung versteiften Haut, entsprechend den Bewegungen der gleichfalls metameren Wirbelsäule, zurückzuführen ist. Die Ontogenese läßt uns bei Beurteilung dieser Frage in Stich. Die Schuppen entstehen nicht durch Verschmelzung differenter, kleinerer Anlagen, sondern werden gleich als Individuen angelegt. Nur insofern unterscheidet sich der Embryo vom erwachsenen Tier, als die Bauchschuppen paarig auftreten und später in der Mittellinie verschmelzen (KERBERT, 77). (Am Schweif bleiben sie paarig.)

Da aber das Vorkommen der breiten Bauchschuppen ein phylogenetisch ziemlich altes ist, so ist dieser Befund ihres ontogenetisch einheitlichen und frühzeitigen Auftretens nicht entscheidend. (Vgl. ZITTELS Handbuch der Paläontologie, mit dem Nachweise dieser Schuppen an tertiären Schlangenresten.) Eher sprechen vergleichend-anatomische Gründe für den allmählichen Erwerb der breiten Schuppen. Denn, wie schon erwähnt, fehlen dieselben den Typhlopiden, Hydrophiden und Aerochordiden. Die letzteren weisen nur kleine, warzenähnliche, isoliert stehende Schuppen auf der Bauchhaut auf, den Hydrophiden können



Fig. 3.

Die Beschuppung von *Tropidonotus*, von der Seite her dargestellt. Ausgehend von den Bauchschildern, lassen sich sämtliche Schuppen in cranial-dorsalwärts aufsteigende Reihen ordnen.

sie überhaupt fehlen. Bei Typhlops kommen ähnlich wie bei *Lacerta* zwei Schuppen auf das Segment.

Gerade die Typhlopiden sind aber die älteste bekannte Schlangenfamilie. Die einzige aus der Kreidezeit erhaltene Schlange (*Symoliophis*) gehört hierher. Wir könnten also annehmen, daß die breiten Bauchschuppen erst allmählich sich herausgebildet haben, etwa durch Verschmelzung von je einem Schuppenpaare; vielleicht sind die Schuppen im Laufe der Phylogenese überhaupt aus kleinen Anlagen hervorgegangen, die ebenso unregelmäßig standen wie die Placoidschuppen der Selachier.

Bei den Placoidschuppen ist allerdings eine Einschränkung zu machen. P. MAYER (86) hat bei jungen *Scyllium*- und *Pristiurus*-Embryonen am Schwanze »streng segmental« angeordnete vergängliche Schuppen, die er nach ihrer Form Hautknöpfe nennt und für parapodiale Bildungen hält, beschrieben. Bei alten Embryonen derselben Arten finden sich auch am dorsalen Teile des Rumpfes »Hautzähne, die gleich den Parapodien segmental angeordnet sind« und in derselben Längslinie liegen wie diese. Sie treten vor den übrigen Schuppen auf, werden aber schließlich von diesen im Wachstum eingeholt und dadurch unkenntlich. MAYER hält alle diese Bildungen für homolog den segmentalen Parapodien der Anneliden; sie scheinen immerhin echte segmentale Hautgebilde zu sein.

Theoretisch ist es überhaupt sehr fraglich, ob eine metamere Gliederung der Haut des ausgewachsenen Tieres möglich ist. Aus physiologischen Versuchsreihen ergibt sich, daß schon bei viel niedrigeren Vertebraten, bei Selachiern (VAN RIJNBERG, 04) und beim Frosch (SHERRINGTON, 93), die von einer hinteren Wurzel des Rückenmarkes beherrschte Hautstrecke viel breiter ist als z. B. ein Segment der Wirbelsäule. Nun ist aber dieses Gebiet einer hinteren Wurzel, das Dermatome, wohl identisch mit dem ursprünglichen metameren Hautsegment. (Vgl. bei den Säugetieren die Darstellung des Zustandekommens des »Übergreifens«.) Die Dermatome greifen eben wegen ihrer großen Breite nach vorn und hinten übereinander, so daß schon beim Selachier fast jede Hautstelle in den Bereich von wenigstens zwei Dermatomen fällt. An Reptilien sind allerdings entsprechende Experimente wohl nie gemacht worden; da aber das Übergreifen mit steigender Organisationshöhe des Tieres im allgemeinen ausgiebiger wird, so haben wir wohl auch für diese ein solches ansgedehntes Übergreifen jedes Segments auf benachbarte anzunehmen. Es könnte also niemals das ganze Dermatome sich in eine Schuppe oder Schuppenreihe

umwandeln, sondern die Interferenzgebiete müßten sozusagen aufgeteilt werden — ein schwer vorstellbarer Vorgang, der übrigens bei Besprechung der Säugetierzeichnung nochmals in Betracht gezogen werden soll.

Wie wenig übrigens Beschuppung im allgemeinen an den metameren Aufbau gebunden ist, dafür gibt es Beispiele in Fülle. Die Ringel der Gymnophionen, die Schuppen und Gürtel der Edentaten, die Schwanzschuppen der Muriden sind, wie der Mangel numerischer und topographischer Übereinstimmung mit den Wirbeln sofort ergibt, nicht metamer. Die Schuppen des Schildkrötenpanzers zeigen oft gar keine Beziehung zu dem (wenigstens teilweise metamer angelegten) Skelett desselben.

Gegen die Auffassung der Reptilien-Bauchschuppen als metamerer Derivate sprechen also: der Mangel der Übereinstimmung in Beschuppung und Innervation an den Rumpfgrenzen (oder gelegentlich überhaupt, JOURDRAN), die Unmöglichkeit, auch die übrigen Körperschuppen in die Segmente einzubeziehen, der Mangel an Übereinstimmung zwischen Muskulatur (und Innervation) und Beschuppung im Schweif, abweichendes Verhalten der Beschuppung bei andern schuppentragenden Vertebraten, vermutlich später phylogenetischer Erwerb der großen Schuppen und endlich theoretische Erwägungen — dafür spricht nur die schöne Regelmäßigkeit ihrer Innervation. Diese muß aber auch dann sich finden, wenn die Beschuppung durch die Gliederung der Wirbelsäule bedingt ist — also durch mechanische Momente.

Für die Wirksamkeit solcher Momente haben wir durch die Untersuchungen RYDERS(93)¹ ein sehr schönes Beispiel an den Fischschuppen kennen gelernt. Danach wird die anfänglich glatte Haut der Jungfische durch die Aktion der Muskulatur, welche ihre metamere Anordnung bewahrt, den Myosepten entsprechend, und da, wo dieselben aus dem geraden Verlaufe abbiegen, auch in ihrer Fortsetzung, in Falten gelegt; diese Falten bilden schließlich ein über den ganzen Körper verlaufendes System von rhombischen Feldern, in welchen die Schuppen liegen. Es kann auch vorkommen, daß mehrere Schuppenreihen zwischen je zwei Myosepten liegen, oder daß durch Verschmelzung größere Schuppen entstehen, besonders dann, wenn auch Wirbelverschmelzungen auftreten, also wenn die Rumpfmuskulatur weniger zum Schwimmen benutzt wird als beispielsweise die Rücken-

¹ Ihre Auffindung verdanke ich ebenso wie die der Arbeit JOURDRANS einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. G. BOULENGER am Britischen Museum in London.

flosse. RYDER formuliert das Ergebnis seiner Untersuchung in dem Satze: »The scales of fishes bear a segmental relation to the remaining hard and soft parts«, aber sie sind nicht entsprechend den Hautsegmenten angeordnet, sondern entsprechend den Muskelsegmenten, und mechanisch bedingt.

Ganz ähnlich mögen die Reptilienschuppen entstanden sein. Die Bewegungen in den Wirbelgelenken und die Aktion der vielfach noch metameren Muskulatur führten zu Faltungen der Haut entsprechend den Rumpfsegmenten; die Schuppen entstanden zwischen je zwei Falten. Wenn aber nicht die innere Organisation (Metamerie) der Haut, sondern die mechanische Anpassung die Beschuppung bestimmt, so werden die gelegentlichen Abweichungen der Schuppen von der Regel verständlich, und auch JOURDRANS Befunde erscheinen eher erklärlich.

Schon in der bisher gegebenen kurzen Besprechung der theoretischen Seite der Metameriefrage wurde auf die Wichtigkeit der Bestimmung der Innervation der Schuppen hingewiesen; unerlässlich wird deren Untersuchung aber bei der Beurteilung von Färbungs- und Zeichnungsverhältnissen. Denn die Innervation ist das einzige Mittel, das uns mit Sicherheit die Zugehörigkeit irgendeiner Hautstelle zu einem bestimmten Körpersegment erkennen läßt. Die Form, welche das Hautgebiet eines metameren Nerven beim Erwachsenen zeigt, gibt uns Aufschluß über die Wandlungen, welche dieses Gebiet, das Dermatome, phylo- und ontogenetisch durchgemacht hat (vgl. später S. 69).

Über metamere Zeichnung liegen bisher Angaben namentlich für die Säuger vor. Bei diesen kommt hierzu manchmal noch die Beurteilung der stufigen Behaarung bestimmter Abschnitte, einer Behaarungsform, die auf regelmäßigem Wechsel der Stärke und Dichte, sowie der Länge der Haare beruht.

Zur Einleitung ist es wohl notwendig, in kurzen Worten die Verhältnisse der metameren Innervation der Säugetierhaut zur Darstellung zu bringen. Die Hautgebiete einer hinteren Rückenmarkswurzel, die Dermatome, sind sehr breite Streifen, viel breiter als die cranio-caudale Ausdehnung eines Skelett- (oder Muskel-) segmentes, breiter als die Dermatome niederer Tierformen. Das Übergreifen erfolgt daher in noch ausgedehnterem Maße; jeder Punkt der Haut gehört mindestens zwei, oft drei und (in manchen Regionen) sogar 4—5 Dermatomen an. Für die schematische Darstellung wird freilich auf dieses Übergreifen gewöhnlich keine Rücksicht genommen;

man halbiert das zwei benachbarten Dermatomen gemeinsame Gebiet und weist jedem die Hälfte zu. So erhält man mit scharfen Grenzen aneinanderstoßende Zonen, die eigentlich eine Fiction sind. Allerdings scheinen die Dermatome eine Art Maximum der Sensibilität (vielleicht überhaupt des Einflusses der Nerven auf die Haut) in einem Mittelstreifen zu besitzen; doch läßt sich derselbe bisher nicht genauer abgrenzen. Von der ursprünglichen Gürtelform sind sie vielfach schon weit entfernt, namentlich an den Extremitäten, an denen sie stark in die Länge gezogen erscheinen. Da, wo sie die Gürtelform annähernd beibehalten haben, wie am Rumpf, sind sie fast ausnahmslos gegen die zugehörigen Skelettelemente caudalwärts verschoben. An den Extremitäten ist je eine über die ventrale und dorsale Seite verlaufende sogenannte Mittellinie dadurch ausgezeichnet, daß an derselben Segmente unmittelbar aneinander grenzen, welche numerisch nicht direkt aufeinander folgen. Die Extremitätensegmente sind, statt längs der Mittellinien des Körpers, von denen sie (im Laufe der Ontogenese) losgelöst wurden, längs dieser Linien aneinander gereiht. Dadurch ergeben sich ziemlich komplizierte und unregelmäßige Dermatomenformen, namentlich am Übergang der Extremitäten in den Rumpf. Eine Übereinstimmung mit dem Skelett findet sich beim Säuger in keinem Teile des Körpers. (Näheres s. bei GROSSER [04a].)

Alle diese Tatsachen, die erst namentlich durch die physiologischen Untersuchungen von SHERRINGTON (93, 98) und die anatomischen von BOLK (97, 98) sowie durch eine Reihe von klinischen Studien bekannt wurden, müssen berücksichtigt werden, wenn eine bestimmte Hautfärbung oder Form der Behaarung auf die Dermatomenanordnung zurückgeführt werden soll.

Zu der Zeit, als der erste Aufsatz über den hier behandelten Gegenstand, der von HAACKE (90), erschien, waren diese Verhältnisse allerdings noch fast gänzlich unbekannt, es kann daher nicht wundernehmen, wenn die Ausführungen desselben überholt erscheinen. Da dieser Aufsatz aber namentlich von praktischer (dermatologischer) Seite vielfach zitiert wurde, so möge es gestattet sein, hier die Bedenken gegen HAACKES Darstellung vorzubringen.

HAACKE beschreibt das Zustandekommen der stufigen Behaarung des Schwanzes bei *Hapale* und *Cebus*; die Haare sind an den den Wirbelkörpern entsprechenden Hautstellen länger als im Bereiche der Wirbelgelenke. Ferner führt er an, daß die Querbänderung der hinteren Rückenhälfte bei *Hapale* (*jacchus*, *penicillata*), *Herpestes fasciatus* und *Suricata tetradactyla* dadurch hervorgerufen werde,

»daß auch auf dem Rücken die den Wirbelkörpern entsprechenden Hautstreifen stärker und länger behaart sind, als die dazwischen liegenden, und daß jedes einzelne Rückenhaar der genannten Tiere in regelmäßiger Weise verschiedenfarbig geringelt ist«. Für dieses Verhalten der Behaarung, das er für ein metameres hält, führt HAACKE (nach einem Vorschlage von CLAUS) die Bezeichnung »Trichomerie« ein. Namentlich bei *Hapale penicillata* konnte er die Übereinstimmung der Haarstuten mit der Gliederung der Wirbelsäule durch Absengen der Haare feststellen. *Herpestes fasciatus* hat der Autor nur lebend untersucht; er gibt zwar an, daß die Farbenbänder nicht vollständig mit den Wirbeln übereinstimmen, setzt aber hinzu, daß dieser Mangel an Übereinstimmung nur ein scheinbarer sei, »dadurch hervorgerufen, daß die Behaarungsmetameren sich nicht alle bezüglich ihrer Haarlänge gleichen«. Die Trichomerie vermutet HAACKE überdies (auf Grund der ihm vorliegenden Abbildungen) bei einer Reihe von Krallenaffen, bei *Herpestes zebra*, *Myrmecobius fasciatus* und *Lagostrophus fasciatus*, ja wahrscheinlich »bei allen oder vielen niederen Säugern, obgleich sie wegen der meistens ungünstigen Färbung und Zeichnung der einzelnen Haare nicht überall leicht nachzuweisen sein dürfte«.

Die Beschreibung der Verhältnisse bei *Herpestes* weist im einzelnen übrigens noch einige Ungenauigkeiten auf, wohl bedingt dadurch, daß HAACKE

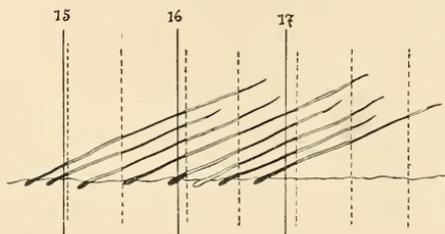


Fig. 4.

Das Zustandekommen der Querstreifung bei *Herpestes fasciatus* und die Stellung der einzelnen Haare im Streifensystem. Die punktierten vertikalen Linien entsprechen den Grenzen zwischen gelben und schwarzen Streifen, die voll ausgezogenen Linien den Eintrittstellen der Hautnerven (des 15. bis 17. thoracolumbalen Segmentes) und damit den Centren der Dermatome.

eben nur das lebende Tier untersuchen konnte. Er sagt: »Die Trugbänderung bei den genannten, insofern als jedes Haar den andern im großen und ganzen gleicht, einfarbigen¹ Tieren wird nun im einzelnen hervorgehoben: bei *Herpestes fasciatus* durch einen unteren weißen, mittleren schwarzen und oberen fahlen Ring an jedem Haar, die so zusammenwirken, daß die fahlen Enddrittel in jedem Querbande der hinteren Rückenhälfte mit den weißen Grunddrittel des folgenden Querbandes zusammenfallen.« Danach müßten eigentlich haarlose mit behaarten Streifen abwechseln. Auch WERNER (94) hat nicht ganz recht, wenn er sagt, die Querstreifung unsres Tieres beruhe darauf, »daß in aufeinanderfolgenden Querreihen von Haaren die Spitzen abwechselnd dunkler

¹ Man kann das Tier in der Tat einfarbig erscheinen lassen, wenn man seine Haare aufstellt und von oben darauf sieht. Dann projizieren sich die Farbenringe der einzelnen Haare aufeinander und liefern eine Mischfarbe.

und mit der Basis gleichgefärbt sind«. Tatsächlich ist die Verteilung der Haare an dem einen von mir genau untersuchten Exemplare eine gleichmäßige, und die Haare weisen (Fig. 4) unten je nach ihrer Stellung im Streifensystem zunächst entweder einen weißen (manchmal gelben) oder einen schwarzen Ring auf¹. In letzterem Falle folgt erst auf den schwarzen der weiße, dann (in allen Fällen) auf den weißen ein schwarzer, dann der fahlgelbe, schließlich entweder nochmals ein deutlicher schwarzer Ring oder wenigstens eine schwarze Färbung der Spitze. Die weißen und gelben Ringel fallen angesichts der schiefen Einpflanzung der Haare in der Projektion auf die Oberfläche des Tieres zusammen. Die Spitze des Haares ist auch dann schwarz, wenn dasselbe im Bereiche eines gelben Streifens endet; doch enden die meisten Haare in einem schwarzen Streifen, und insofern kann man auch bei *Herpestes* von einer stufigen Behaarung reden. Interessant ist namentlich, wie genau die Ringelung der Haare ihrer Stellung im Streifensystem angepaßt ist; steht das Haar am caudalen Rande eines Streifens, so ist der entsprechend gefärbte Grundringel entsprechend schmaler als bei einem weiter vorn (oralwärts) implantierten (schmale weiße Grundringel können übrigens auch unterdrückt werden, das Haar besitzt dann einen besonders breiten schwarzen Basalring). Alle diese Verhältnisse sind an der beigefügten Textfig. 4, welche genau nach einzelnen, an vorher bestimmter Stelle ausgezogenen Haaren angefertigt wurde, zu ersehen; sie geben uns ein schönes Beispiel einer bis ins kleinste Detail durchgeführten übereinstimmenden Anpassung einer Vielheit von Organen (eben der Haare) an einen bestimmten Gesamteffekt. Man könnte die hier geschilderte Form des Zustandekommens der Streifung vielleicht als Argument gegen die Selektion ebenso verwenden, wie dies ROUX mit den funktionellen Strukturen der Bindegewebsgruppe gemacht hat, da auch hier schon Tausende zufällig zweckmäßig gefärbter bzw. geringelter Haare nötig gewesen wären, »um nur den geringsten . . . bemerkbaren und durch Auslese züchtbaren Vorteil . . . hervorzubringen«. (ROUX, Der Kampf der Teile im Organismus, 1881.)

Kehren wir nun zur »Trichomerie« zurück. A priori läßt sich sagen, daß metamere Bildungen nicht nach dem darunter liegenden Skelett bestimmt werden dürfen, da die Dermatome mit letzterem nirgends übereinstimmen. Speziell bei *Herpestes fasciatus* aber besteht diese Übereinstimmung auch wirklich nicht (HAACKES Angabe, daß dies nur scheinbar sei, ist ein Irrtum). An dem Exemplar, das mir zur Verfügung stand (es kam lebend in meine Hände, wurde arteriell injiziert und dann präpariert), kommen (Textfig. 5) auf die Strecke vom 4. bis zum 19. Thoraco-Lumbalwirbeldorn, also auf 15 Wirbelhöhen, nur 12 Streifen, wobei der von HAACKE angeführte Unterschied in der Länge der Haare am proximalen und distalen Ende der Streifung, ein Unterschied, der eine successive Verschiebung der Streifen nach abwärts bewirkt, nur etwa eine halbe Streifenbreite beträgt².

¹ Nur die Wurzel selbst ist fast in allen Fällen pigmentiert.

² Es gilt dies eigentlich nur für den Fall, daß die Haare dem Körper ziemlich knapp anliegen, wie dies auch bei obiger bildlichen Darstellung der

Berücksichtigt man noch diesen Unterschied in der Haarlänge, so erhält man für 15 Wirbel $12\frac{1}{2}$ Streifen, von Übereinstimmung zwischen Skelett und Streifung kann also nicht gesprochen werden. Ist

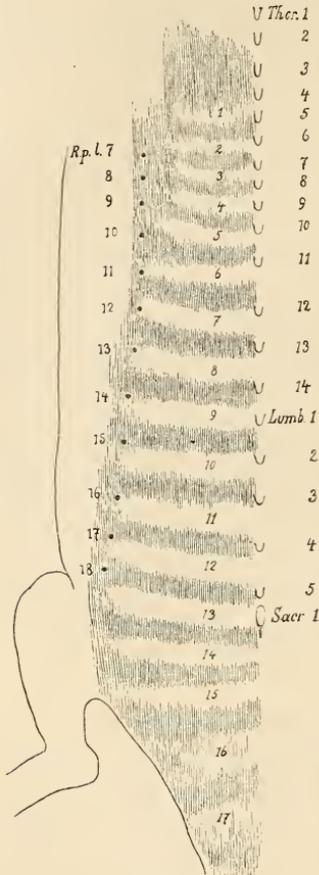


Fig. 5.

Die Querstreifen von *Herpestes faciatius* mit der Lage der Wirbeldorne und den Eintrittsstellen der Hautnerven in die Haut. $\frac{2}{3}$ natürliche Größe. R.p.l., Eintrittsstelle des Ramus posterior lateralis in die Haut.

die letztere aber wirklich metamer, so muß sie mit dem Verhalten der Innervation in Einklang zu bringen sein. Am Rücken sind die Streifen, die etwa von der Mitte des Thorax an auftreten, auf das Gebiet der Rami posteriores der Spinalnerven beschränkt; diese führen vom 7. Thoracalis an (bei dem untersuchten Exemplar) nur laterale Hautäste. Die Eintrittsstellen dieser Nerven in die Haut wurden durch Nadeln, welche durch die Haut durchgesteckt wurden, nach außen projiziert und in das Streifensystem eingezeichnet (siehe Textfig. 5); die Nerven verteilen sich dann weiter in der Haut von der Eintrittsstelle nahezu senkrecht zur Körperachse, also ungefähr parallel den Streifenrändern. Man findet nun für 12 Hautäste 11 Streifen des Rumpfes, bzw. bei Berücksichtigung der Haarlänge $11\frac{1}{2}$ Streifen, die ihrem Verlaufe nach der Längenausdehnung des Dermatoms ungefähr entsprechen. Man könnte also, wenn man von dem Einflusse des Übereinandergreifens der Dermatome vorläufig absieht (vgl. später S. 69) und zunächst nur die Anordnung derselben berücksichtigt, an die Ausbildung wirklicher Trichomeren am Thorax denken; betrachten wir aber

die Streifen der Lumbal- und Sacralgegend, so finden wir, daß dieselben unbekümmert um das hier total verschiedene Verhalten der

Fall war. Denn da für die Färbung doch die mehr endständigen fahlgelben Ringel hauptsächlich in Betracht kommen, so ist die Lage der Streifen verschieden, je nach dem Grade des Anliegens der Haare — ein Moment, das eine ganz exakte Streifenbestimmung überhaupt vereitelt.

Dermatome sich gleichmäßig auf das Gebiet des Kreuzbeins und die Außenfläche des Oberschenkels bis an die Schwanzwurzel fortsetzen. Gerade dieses Verhalten läßt es allein schon als sicher erscheinen, daß die Streifung bei *Herpestes fasciatus* mit der Metamerie nichts zu tun hat und ihr nur zufällig im Bereiche der Thoraxdermatome sehr nahe kommt.

Für *Hapale* anderseits kann gleichfalls mit Sicherheit vorausgesagt werden, daß die Streifen, wenn sie wirklich, wie HAACKE durch Absengen der Haare festgestellt hat, streng der Skelettgliederung entsprechen, nicht metamer sind; die stärkere Entwicklung der Haare auf den Wirbelkörpern ist vielleicht mechanisch zu erklären, etwa in der Weise, daß die Haut, die auf harter Unterlage stärkeren Traumen ausgesetzt ist, durch Ausbildung eines stärkeren Haarkleides reagiert.

Auch die übrigen von HAACKE angeführten Tiere können nicht metamer gestreift sein; dies erhellt schon ohne genauere Untersuchung, beim bloßen Studium von Abbildungen und von ausgestopften Exemplaren¹, aus der Tatsache, daß bei allen die Streifung wie bei *Herpestes* von der lumbalen ganz gleichmäßig auf die Sacralregion und den Oberschenkel übergeht.

Von *Myrmecobius fasciatus*, den HAACKE anhangsweise erwähnt, besitzt das Wiener Hofmuseum zwei ausgestopfte Exemplare. Das größere weist absolut und relativ mehr Streifen auf als das kleinere (absolute Zahlen zehn gegen sieben, da die Streifen des kleineren Tieres erst weiter caudalwärts anfangen; relativ kommen auf das Gebiet der letzten sieben Streifen des größeren Tieres nur etwa fünf bis sechs beim kleineren). Auch bei dem größeren Exemplar ist die Zahl der Streifen sicher geringer als die der Dermatome desselben Gebietes. Überdies sind die Distanzen wechselnd und mehrfach am dorsalen Ende größer als am ventralen, während die Dermatome an der ventralen Seite breiter sein müssen. Auch bei *Myrmecobius* reicht die Querstreifung bis auf den Oberschenkel. Dasselbe gilt auch noch für andre, von HAACKE nicht erwähnte, quergestreifte Säugetiere, so für den Beutelwolf, *Thylacinus cynocephalus* Harr., und namentlich für die Antilope *Cephalophus doria* Ogilby, wo die wunderschön scharf abgesetzten schwarz-gelben Querbänder bis auf die Schwanzwurzel ganz gleichmäßig fortgesetzt sind. Auch sind bei dieser Form die ersten drei bis vier Streifen, die die Schultergegend einnehmen, viel schmaler und einander viel mehr genähert als die weiter caudalwärts gelegenen, während die Dermatome dieser Gegend erstens mit Rücksicht auf den Abgang der vorderen Extremität Abweichungen von der Streifenform aufweisen, zweitens nicht schmaler sind als weiter caudalwärts. Bei andern Antilopen, wie *Strepsiceros strepsice-*

¹ Mir standen die Exemplare des Wiener naturhistorischen Hofmuseums hierbei zur Verfügung, wofür ich dem Herrn Custos Dr. L. v. LORENZ-LIBURNAU sehr zu Dank verpflichtet bin.

ros L. und *Tragelaphus imberbis* Schd. finden sich überhaupt nur vereinzelte Querstreifen in verschiedenen Abständen am Rücken, Streifen, die sich aber auch am Kreuz und Oberschenkel wiederholen, ganz unbekümmert um die Anordnung der Dermatome. Wieder eine andre Antilope, *Connochaetes taurina* H. Smith, zeigt senkrecht zur Körperachse verlaufende Streifen am Halse und am Rumpfe. Während aber die Rumpfstreifen, ihrer Zahl und Anordnung nach, soweit sich dies aus der Betrachtung des ausgestopften Tieres entnehmen läßt, ähnlich wie bei *Herpestes fasciatus* ungefähr segmental sein könnten, sind die queren Halsstreifen in ziemlich großer Anzahl, knapp nebeneinander, ausgebildet, also in Zahl und Verlaufsrichtung verschieden von den Wurzelfeldern.

Auch ein naher Verwandter des *Herpestes fasciatus*, der *Herpestes badius* Smith, zeigt, wie wenig die Streifung zur Bestimmung der Metamerie zu verwenden ist. *Herpestes badius* besitzt allerdings wenig ausgesprochene, in Tupfen aufgelöste, aber immerhin noch erkennbare, ganz schmale, dicht gedrängte Querstreifen, und während die des *Herpestes fasciatus* (am Rumpfe) weniger zahlreich waren als die Segmente, sind die des *badius* viel zahlreicher.

Bedenklich machen müssen auch die gelegentlich auftretenden Unregelmäßigkeiten der Streifen, die ich z. B. an einigen ausgestopften Exemplaren von *Herpestes fasciatus* und von *Suricata suricata* Erxl. beobachten konnte. Es kommen Verdoppelungen der Seitenteile der Streifen vor, es können die seitlichen Anteile zweier Streifen zusammenfließen, es können mitten in einem gelben Bande kurze schwarze Zwischenstreifen erscheinen — alles Unregelmäßigkeiten, die aus der Anordnung der Dermatome nicht erklärlich sind.

Für die bisher besprochenen Säuger kann man also das Vorkommen einfach metamerer Querstreifungen schon wegen mangelnder topographischer Übereinstimmung mit den Dermatomen verneinen. Es wäre nun, ähnlich wie bei der Betrachtung der Reptilienschuppen, zu erörtern, ob wir mit Rücksicht auf die Phylogenese überhaupt ein Auftreten metamerer Streifenbildung zu erwarten haben, und inwiefern die von der Physiologie gelehrt komplizierten Eigenschaften der Dermatome auf die Färbung in anderer Weise Einfluß nehmen mögen.

Soweit wir die Phylogenese bisher beurteilen können, sind die Querstreifen der Säuger nichts Ursprüngliches, sondern eine sehr spät erworbene Anpassung. Die darüber vorliegenden Arbeiten gelangen alle zu dem Schlusse, daß die Färbungselemente, soweit überhaupt schon welche differenziert waren, ursprünglich in Längsreihen angeordnet waren, ähnlich wie bei Reptilien und Amphibien. EIMER z. B. (81, 85—88) und seine Schüler¹ nehmen an, daß die ursprünglichen Formen längsgestreift waren, und daß aus diesen Längsstreifen zunächst Längsreihen von Flecken, aus diesen Querreihen, und erst aus diesen Querstreifen hervorgingen. Nach WERNER (90,

¹ U. a. M. v. LINDEN (00), ZENNECK (94, 98).

92, 94) sind Längsreihen von Flecken das Primäre; die Entstehung der Querstreifen erfolgt gleichfalls durch Vermittlung von Querreihen. Auf jeden Fall zeigen nur die differenziertesten Formen die Querstreifung; das Primäre ist die Anordnung der Elemente entsprechend der Längsachse. Es wäre nun gewiß sehr merkwürdig, wenn ein so ursprünglicher Charakter wie die Metamerie eines Organs auf dem Wege einer spät erworbenen Anpassung wieder in Erscheinung treten würde.

Im einzelnen, namentlich über die Anordnung und Zahl der primären Längselemente, bestehen zwischen den genannten Forschern verschiedene Meinungen, auf die hier einzugehen mir die Kompetenz mangelt. In der für uns wichtigsten Frage sind sie, wie erwähnt, einig. Bei den Reptilien ist die Zeichnungsfrage vielleicht noch genauer durchgearbeitet als bei den Säugern; und hier ist auch der Mangel an Übereinstimmung zwischen dem segmentalen Bau und der Querstreifung besonders leicht nachweisbar, da die Schuppenreihen uns Aufschluß über die Zahl der Segmente geben. Die Querstreifen begreifen immer (Schlangen, Eidechsen, Krokodile; vgl. auch vorn S. 57) eine Vielheit von Schuppenreihen und Segmenten in sich und halten sich gar nicht an deren Grenzen.

Alle Angaben, welche die einfache Querstreifung als Ausdruck einer metameren Anordnung des Hautpigments darstellen, machen die Voraussetzung, daß die Dermatome sozusagen wie Bausteine nebeneinander gelegt sind, daß ihr gegenseitiges Übergreifen keinen Einfluß hat. Daß diese Voraussetzung ihre theoretischen Schwierigkeiten hat, wurde bereits erwähnt; es sei auch gleich bemerkt, daß die Physiologen niemals eine ähnliche Ansicht vertreten haben. Wir wollen uns hier zunächst die Frage vorlegen, wie denn dieses Übergreifen zustande kommt. Nach der Auffassung von EISLER (02) treten die Elemente der Haut sehr frühzeitig mit dem Nervensystem in Verbindung; sie werden bei den zahllosen, nach allen Richtungen erfolgenden Zellteilungen zunächst an der Grenze zweier Gebiete immer inniger durcheinander gemischt und dringen schließlich sogar von einem Segment bis ins zweitnächste oder noch weiter vor, immer unter Erhaltung ihrer ursprünglichen nervösen Verbindung. Die Elemente eines Segments liegen also nirgends ungemischt vor, sind auf einen großen Raum verteilt und würden, wenn sie in ihrer Gesamtheit von den Elementen der Nachbarsegmente verschieden wären, ein von der gewöhnlichen Vorstellung eines metameren Gebildes sehr abweichendes Gesamtbild geben.

Diese Schwierigkeiten hat schon SHERRINGTON gefühlt und sich in der Frage metamerer Färbungen sehr vorsichtig geäußert. Er

sagt (93): »The stripes on the back and side of the Tiger present a general correspondence with the segmental arrangement of the skin in that part, but all the structures of the body are there so segmentally arranged that it is only possible to say that the surface-markings follow the direction of the rest of the segmentation. On the buttock and thigh the direction of the skin-marks does follow the arrangement of the sensory root fields in a general kind of way, but without detailed correspondence except in the following particular. The existence of what I have called the mid-dorsal line of the limb is plainly recognizable by the skin-markings. The stripes start from and meet on a line which, in position and length, corresponds with the mid-dorsal line of the limb described above. Below the knee the striping largely fails, and such as is present tends round the leg in a ring-like fashion. The correspondence there is wanting.

»The skin stripes of the Zebra follow the segmental arrangement on the trunk and neck, and exhibit the peculiarity of being boldly continuous across the mid-dorsal line. It is therefore interesting that the arrangement of the cutaneous stripes on the haunch differs from that of the Tiger in also passing boldly across the haunch, that is to say, bears the same relation as to the mid-dorsal line of the body. The stripe on the shoulder of the Ass corresponds with the mid-dorsal line of the fore-limb.«

Diese Angaben kommen eigentlich fast einer Absage an die metamere Natur der Streifen gleich, wenn man die noch zu besprechende Frage des Vorkommens der Mittellinien ausnimmt. Denn daß die Zebrastrifen über die Mittellinie der hinteren Extremität hinweg verlaufen, kann nicht als Beweis für ihre segmentale Natur gelten. Gerade die Verhältnisse bei den Zebras, deren Besprechung mit Rücksicht auf SHERRINGTONS Angaben erst jetzt erfolgen möge, wären wohl allein hinreichend, um die Inkongruenz zwischen Streifung und Metamerie zu erweisen.

Die einzelnen Zebraarten sind, von der Streifung abgesehen, einander ungemein ähnlich. Mit Ausnahme von gewissen Proportionsverschiedenheiten, die einzelne Arten mehr dem Pferdetypus, andre mehr dem Eseltypus zuweisen, bestehen anatomische Unterschiede wohl überhaupt kaum; namentlich sind die Wirbel- und damit die Segmentzahlen bei allen Equiden im wesentlichen gleich¹, und die

¹ Nach der Tabelle GIEBELS in BRONNS Klassen und Ordnungen kommen wohl kleine Verschiedenheiten vor, die aber der individuellen Variabilität zuzu-

Nervenverteilung wird dementsprechend kaum Unterschiede aufweisen. Selbst die absoluten Größen der einzelnen Arten sind nicht wesentlich verschieden. Die Dermatome haben also wohl bei allen gleiche Lage, Gestalt und Ausdehnung. Vergleicht man aber die Streifungen, so findet man ganz merkwürdige Unterschiede.

So schon in der Zahl der Streifen. *Equus Grevyi* Mln. Edw. (Fig. 6) hat viel mehr Streifen an Hals und Rumpf als die andern Formen, am Rumpf z. B. etwa doppelt so viel als *Equus Selousi* Pocock (Fig. 8). An der hinteren Rumpfhälfte könnte man bei dem ersteren vielleicht in einem der Streifen den Beginn der dorsalen Mittellinie der hinteren Extremität, vom Beginn der Medianlinie bis etwa zum Hüftgelenk, erkennen; distalwärts vom Hüftgelenk verlaufen dann die Streifen, wie SHERRINGTON dies angibt, unbekümmert um die Mittellinie quer zur Achse der Extremität. Bei *Equus zebra* L. (Fig. 7) ist von einer Mittellinie nichts zu sehen; von den quer über das Bein verlaufenden Streifen greifen in dem dargestellten Falle bereits zwei (und ein dritter mit einem kleinen Ausläufer) auf den Rumpf über¹. An dem im Wiener Hofmuseum aufbewahrten Exemplar derselben Art bleiben diese Streifen auf einen verhältnismäßig schmälern Teil des Rumpfes beschränkt, da die Rumpfstreifen (um 2—3) zahlreicher und daher gedrängter sind. Bei *E. Chapmani* Layard (im Wiener Hofmuseum; eine Photographie der Species bei HECK) greifen vier Streifen, ziemlich steil absteigend, etwas ausgiebiger auf den hinteren Teil des Rumpfes über, und bei *E. Selousi* (Fig. 8) ist ein ganz nennenswerter Teil des Rumpfes, fast die Hälfte², in das Streifensystem des Beines einbezogen, ähnlich wie bei dem nur überhaupt weniger scharf gezeichneten *E. quagga* Gmel. des Hofmuseums. Gerade diese successive Einbeziehung des Rumpfes in das Streifensystem des Beines paßt zur Metamerie in keiner Weise³. Es gibt auch Arten (z. B. *E. Burchelli* Gray), bei denen innerhalb der weißen noch kleine schwarze Nebenstreifen vorkommen (vgl. die Photographie bei HECK). Überdies kommt bei manchen Zebras ein

rechnen sein dürften. Es sind 18 thorakale, 5 bis 6 lumbale, 5 bis 6 sacrale und 17 bis 19 caudale Wirbel vorhanden.

¹ Auch die Fortsetzung der Querstreifung entlang der Medianlinie des Körpers auf die Sacralgegend paßt nicht ins metamere Schema.

² Das *Equus Selousi* des Wiener Hofmuseums unterscheidet sich von dem abgebildeten dadurch, daß noch ein Rumpfstreifen mehr an die schrägen Streifen des Kreuzes angeschlossen ist.

³ An der freien Extremität findet man überhaupt bei keinem Säugetier eine auf Dermatome beziehbare Zeichnung (außer den Mittellinien).



Fig. 6.



Fig. 7.

Alternieren der Streifen an der dorsalen Mittellinie vor (WERNER 94), und auch dies widerspricht auf das bestimmteste der Annahme eines Zusammenhanges zwischen Innervation und Färbung. Streifensysteme sind eben nirgends auf die Segmente zurückführbar; und wenn hier



Fig. 8.

Fig. 6. *Equus Grevyi*. Kopie nach einer Abbildung in den Proceedings Zool. Soc. London 1882. — Fig. 7. *Equus Zebra*. Nach einer Photographie in »Kloof and Karroo«, by H. A. BRYDEN, London 1889. — Fig. 8. *Equus Selousi*. Nach einer im Wiener Hofmuseum befindlichen Photographie eines Exemplars der Sammlung HOLUB.

und da ein paar Streifen in das Schema zu passen scheinen, so stehen gleich daneben andre, bei denen dies ausgeschlossen ist.

Bei allen Zebras aber kehrt eine Linie wieder, die von der Medianlinie senkrecht bis etwa zum Schultergelenk verläuft und sich hier in die mehr quergestellten Streifen der vorderen Extremität gabelt. Sie entspricht dem beim Esel vorhandenen dunklen Schulter-

streifen, den SHERRINGTON als die äußere Mittellinie der vorderen Extremität bezeichnet (s. S. 63). Beim Tiger findet er die der hinteren Extremität; ja an manchen Exemplaren dieses Tieres kann man sogar sämtliche vier Mittellinien, also an jeder Extremität die äußere und die innere, erkennen. Sie charakterisieren sich durch proximalwärts gerichtete Ausbuchtungen, Zacken oder Unterbrechungen der queren Extremitätenstreifen. Ähnliches zeigen auch andre Katzenarten, so z. B. *Felis caligata* Temm. (Wiener Hofmuseum).

Es wäre nicht ausgeschlossen, daß dieses Sichtbarwerden der Mittellinien im Gegensatze zu allen andern Streifungen tatsächlich mit dem segmentalen Bau zusammenhängt. Wir wissen, daß die Mittellinien der Extremitäten diejenigen Stellen der Haut sind, an welchen die Dermatome am wenigsten übereinandergreifen, an denen sie, entwicklungsgeschichtlich, am spätesten zur Berührung und gegenseitigen Beeinflussung gelangt sind. In welcher Art aber diese Vorgänge auf die Färbung rückwirken sollen, entzieht sich allerdings gegenwärtig noch unsrer Beurteilung. Stutzig muß uns immerhin auch machen, daß bei den Equiden zwar ein Stück der vorderen Mittellinie fast konstant, die hintere dagegen fast nie sichtbar sein sollte. Überdies steht die experimentelle Prüfung noch aus.

Daß aber überhaupt nicht die Form der Dermatome als Ganzes, sondern ihr Übereinandergreifen, ihre Interferenz auf die Färbung von Einfluß werden kann, hat WINKLER (03) zuerst ausgesprochen. Allerdings will WINKLER die Streifen der Katze, des Zebra usw. auf Interferenzen zurückführen; und für das letztere wäre dem entgegen eigentlich nur zu wiederholen, was soeben gesagt wurde. Wenn gleich gebaute Tiere ganz verschiedene Streifungstypen aufweisen, ja wenn Individuen derselben Species große Unterschiede aufweisen, so ist das durch Interferenz nicht zu erklären, sondern nur so, daß die Zeichnung der Haut ihren eignen Gesetzen gehorcht, unbekümmert um die Metamerie.

WINKLER (03) und auch sein Schüler v. RIJNBEEK (04) haben noch ein andres Prinzip aufgestellt, auf Grund dessen Beziehungen der Metamerie zur Färbung des Tieres feststellbar sein sollen. Ihrer Ansicht nach sind nicht alle Segmente gleich beteiligt, sondern nur einzelne von ihnen geben dem Individuum sein Gepräge. WINKLER führt dafür Beispiele aus dem Kreise der Säugetiere an, v. RIJNBEEK wendet es auf die Selachier an; wir gelangen damit auch zur Besprechung der dritten Wirbeltierklasse, für welche solche Beziehungen überhaupt bisher angegeben wurden (vgl. auch S. 60).

Die genannten Autoren nehmen an, daß die einzelnen Segmente in verschiedenem Maße befähigt sind, Pigment zu bilden — der Grund dafür ist nach v. RIJNBEEK vielleicht im Verhalten des Sympathicus zu suchen¹. So meint WINKLER mit Rücksicht auf schwarze Kühe (der Lakefeld-Rasse) und Kaninchen, welche scharf abgesetzte weiße Bänder und Flecken zeigen: »Wer diese Bänder und Flecken auf dem Rumpf ansieht und mit den jetzt beschriebenen Rückendreiecken und Bauchdreiecken (gemeint sind an den Mittellinien des Körpers gelegene dreieckige unempfindliche Felder, wie sie nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln auftreten) vergleicht, wird den Eindruck einer großen Übereinstimmung zwischen den pigmentlosen Partien und den analgetischen Ausfallsfeldern nicht los werden können. In beiden Fällen handelt es sich um Ausfallsfelder . . . Bei solch einem schwarzen Thier besitzt ein einzelnes Segment nicht die Eigenschaft, schwarzes Pigment zu formen, und das verrät sich an der Peripherie als ein weißes Bauchdreieck, oder zwei nebeneinander liegende Segmente haben diese Eigenschaft nicht, dann entsteht ein Rückendreieck und ein Bauchdreieck usw.« Freilich ist der exakte Beweis hierfür erst für eine spätere Zeit in Aussicht gestellt; auch ist nicht gesagt, wie diese Anschauung mit der kurz vorher geäußerten, daß jede Hautstelle wenigstens drei Dermatomen angehöre, vereinbar ist — es sei denn, daß man wieder nicht dem ganzen Dermatome die Fähigkeit, Pigment zu bilden, zuschreibt, sondern nur einem — nicht genauer bestimmbar — zentral gelegenen Anteile. Auch die genannten dreieckigen Ausfallsfelder entstehen nur durch Schädigungen der Dermatome bzw. ihrer Nerven bei der Operation, wobei centrale Teile, die »Kernfelder« WINKLERS, die

¹ Die Metameren des Sympathicus, die Ganglien des Grenzstranges, stehen wirklich in naher Beziehung zu den Dermatomen. Dies beweisen physiologische Untersuchungen, namentlich über sekretorische und pilomotorische Fasern (LANGLEY, SHERRINGTON), und pathologische Erfahrungen (über Schmerzirradiation von inneren Organen aus; HEAD). Doch herrscht auf diesem Gebiete noch mannigfache Unklarheit. Vgl. dazu das Sammelreferat des Autors (04). — Ein merkwürdiges Beispiel für diesen Zusammenhang hat SHERRINGTON (93) — allerdings mit einer gewissen Reserve — angeführt. Die »semierektile« Haut der Perinealgegend und Umgebung von *Macacus rhesus* ♀, die während der Menstrualperiode anschwillt, die »Sexualhaut« dieser Tiere, entspricht (bei Annahme eines etwas geringeren Übergreifens) dem Gebiet der achten, neunten und zehnten post-thoracischen Rückenmarkswurzeln, die auch mit den Genitalorganen verbunden sind. Es wäre dies also ein Beispiel für segmental angeordnete Vasomotoren und einen entsprechenden Bau eines Hautfeldes unter ihrem Einfluß. Beim Männchen ist dieses Feld viel seltener gut markiert.

Sensibilität länger bewahren als die Peripherie; aber die Ausdehnung der Kernfelder ist, wie der Autor selbst zugibt, abhängig von dem Grade der Intaktheit der hinteren Rückenmarkswurzeln und der Höhe des zur Bestimmung der Sensibilität angewendeten Reizes¹. Jedenfalls wird angesichts dieser Umstände die WINKLERSche Hypothese sehr unsicher und ist vorläufig noch nicht ohne weiteres annehmbar.

An denselben Mängeln leidet auch die Untersuchung v. RIJNBEEKS an Selachiern. Der Autor findet, daß die Längsreihen von Flecken, welche sich beim erwachsenen *Scyllium* (*canicula* und *catulus*) finden, ontogenetisch aus einigen wenigen Querbändern des Rumpfes hervorgehen. Wir finden anfangs am Rumpfe sechs größere, ventralwärts zugespitzte, und zwischen diesen meist noch je ein kleineres, fast immer unterbrochenes Querband; in diesen Bändern treten im Laufe der Entwicklung schwarze Punkte auf, die während des weiteren Wachstums in Kreise, in Halbmonde, in Punktreihen, die auf einer Kreislinie liegen, usw. aufgelöst werden — Befunde, die an sich interessant und wertvoll sind, weil sie einen Einblick in die Art des Hautwachstums geben. Die ursprünglichen Querbänder erreichen die ventrale Mittellinie nicht²; keines der Bänder hat auch nur entfernt die Gestalt und Ausdehnung eines Dermatoms, dessen Form, von v. RIJNBEEK selbst in derselben Abhandlung nachgewiesen, die eines Trapezes mit der längeren Grundlinie an der ventralen Mittellinie darstellt. Überdies sind beim Haifisch die »Kernfelder« von den ganzen Dermatomen (Wurzelgebieten) nicht oder wenigstens »sehr wenig verschieden. Auch wenn sie kleiner sind, sind ihre Formen mit denen des ganzen Wurzelgebietes kongruent«. Trotzdem, und obwohl der Begriff des Kernfeldes überhaupt ein schwankender ist (vgl. vorn S. 75), führt v. RIJNBEEK die Bänder auf Kernfelder zurück, da er in ihrer Form Ähnlichkeiten mit den von ihm früher dargestellten »Kernfeldern« des Hundes (!) findet; er stellt sich vor, daß einzelne Segmente oder Segmentgruppen in ihren

¹ Anderseits ist ein metameres Hautfeld des Sympathicus wahrscheinlich, wirklich kleiner als das Gebiet einer hinteren Rückenmarkswurzel (SHERRINGTON, LANGLEY, HEAD), ein Umstand, den allerdings gerade WINKLER nicht anerkennen will. Doch sprechen dafür auch entwicklungsgeschichtliche Erwägungen, da der Sympathicus jedenfalls später mit der Haut in Verbindung tritt als der sensible Nerv, und da die Vermischung und Durcheinanderwürfelung und damit auch die Ausbreitung der Dermatomelemente in späteren Stadien wohl weniger ausgiebig ist (vgl. S. 69).

² Mit Ausnahme des letzten, das schon auf der Schwanzflosse liegt.

Kernfeldern, die er mit den Innervationsgebieten der einzelnen Grenzstrangganglien identifiziert¹, besonders zur Pigmentbildung befähigt sind, also die ursprünglichen Querbänder erzeugen, aus denen dann die Zeichnung des erwachsenen Tieres hervorgeht.

Auch v. RIJNBEEK ist uns also den Beweis für seine Hypothese schuldig geblieben. Trotzdem mag sie — wenigstens im Kern — richtig sein. Dafür, daß Änderungen der Färbung sich an Segmentgrenzen halten, sind auch noch von anderer Seite Befunde angeführt worden. So wurde von BRISSAUD (99) hervorgehoben, daß manche Oviden und eine Kaninchenrasse, die »holländische«, halb (vorn) schwarz, halb (rückwärts) weiß sind; die Färbung wird durch eine kreisförmig um den Leib, senkrecht zur Körperachse, verlaufende Linie scharf begrenzt. (Ein ebenso gefärbtes Exemplar einer Sattelziege befindet sich im Wiener Hofmuseum.) BRISSAUD glaubte allerdings dieses Verhalten nur aus dem segmentalen inneren Bau des Rückenmarkes selbst erklären zu können, da ihm die Form der Wurzelfelder (Dermatome) und der Verlauf ihrer Grenzlinien noch unbekannt war. Tatsächlich stimmt aber der Verlauf dieser Färbungsgrenze mit der der Dermatogrenzen. Freilich ist der Schluß aus einer solchen Übereinstimmung auf eine gegenseitige Abhängigkeit kein zwingender, da wir ja eine ganze Reihe von Fällen besprochen haben, in denen ein wiederholtes Auftreten solcher Linien senkrecht zur Körperachse (bei Ausbildung von Querbändern) auf die Dermatome sich nicht zurückführen läßt.

Auch in der menschlichen Pathologie hat sich bisher eine Abhängigkeit der Pigmentation von dem metameren Körperbau noch nicht wirklich nachweisen lassen, weder für die erworbenen noch für die angeborenen Pigmentveränderungen, obwohl gerade für die letztere Gruppe (Muttermaler und ähnliche Bildungen) ein Zusammenhang denkbar erscheint. (Vgl. hierzu BLASCHKO [02] und GROSSER [04a].)

Überblicken wir die Ergebnisse vorstehender Untersuchungen, so müssen wir gestehen, daß sie wohl ziemlich negativer Natur sind. Keine der bisher gemachten Angaben (mit Ausnahme vielleicht der MAYERSchen) über einen metameren Bau der Haut ist wirklich bewiesen; ja der größte Teil derselben ist unhaltbar oder mindestens anfechtbar. Wenn wir die segmentale Aufeinanderfolge z. B. bei vielen Reptilienschuppen auch zugestehen müssen, so haben wir doch in

¹ Vgl. hierzu die Anm. auf S. 75.

ihr höchstwahrscheinlich ein sekundäres, auf mechanische Momente rückführbares Verhalten zu sehen. Wir können RABL nur beistimmen, wenn er in der Verzeichnung seines eingangs zitierten Befundes über die Eidechschuppen das Wort »Metamerie« vermeidet und nur von der Möglichkeit, auf die Wirbelzahl zu schließen, spricht. Für die Säuger (und Selachier?) kommen die Interferenz der Dermatome (an den Mittellinien) und die verschiedene Fähigkeit derselben, Pigment zu bilden, vielleicht in Betracht — hier wird aber die genauere Erkenntnis der Eigenschaften der Dermatome, also die Physiologie, das letzte Wort noch zu sprechen haben.

Wien, im Juli 1905.

Literaturverzeichnis.

02. A. BLASCHKO, Die Nervenverteilung in der Haut in ihren Beziehungen zu den Erkrankungen der Haut. Bericht, erstattet a. d. VII. Kongreß d. Deutschen Dermatologischen Gesellschaft.
- 97, 98. L. BOLK, Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers. I. u. II. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV u. XXVI.
99. E. BRISSAUD, La métamérie dans les trophonévroses. Nouv. Iconogr. de la Salpêtrière. T. XII.
81. TH. EIMER, Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. XLVII, I.
- 85—88. — Über die Zeichnung der Tiere. Zeitschrift HUMBOLDT.
02. P. EISLER, Über die Ursache der Geflechtsbildung an den peripheren Nerven. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Anat. Anz. Bd. XX. Ergänzungsheft.
01. H. GADOW, The Cambridge natural history. Amphibia and Reptilia. London.
- 04a. O. GROSSER, Die Metamerie der Haut. Sammelreferat. Centralblatt f. d. Grenzgebiete d. Medicin u. Chirurgie. Bd. VII.
- 04b. — On the metamerie structure of the skin in vertebrates. Proceedings of the anatom. soc. of Great Britain and Ireland. (Journal of Anat. and Phys. Vol. XXXIX.)
02. O. GROSSER u. A. FRÖHLICH, Beiträge zur Kenntnis der Dermatome der menschlichen Rumpfhaut. Morphol. Jahrb. Bd. XXX.
90. W. HAACKE, Über Metamerenbildung am Säugethierkleide. Bericht über die SENCKENBERGSCHE naturforschende Gesellschaft in Frankfurt a. M.
- L. HECK, Lebende Bilder aus dem Reiche der Thiere. Augenblicksaufnahmen n. d. lebenden Thierbestände d. Berliner zool. Gartens. Ohne Jahreszahl.
04. E. JOURDRAN, Les Ophidiens de Madagascar. Paris. (Thèse.)
77. C. KERBERT, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
86. P. MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. VI.

00. M. Gräfin v. LINDEN, Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. *Biolog. Centralblatt.* Bd. XX.
97. C. RABL, Theorie des Mesoderms. I. Leipzig. (Vorwort.)
93. J. A. RYDER, On the mechanical genesis of the scales of fishes. *Proc. Acad. Philadelphia*, for the year 1892.
- 93, 98. CH. S. SHERRINGTON, Experiments in examination of the peripheral distribution of the fibres of the posterior roots of some spinal nerves. Part I and II. *Phil. Transact. R. Soc. London.* Vol. CLXXXIV and CXC.
04. G. A. VAN RIJNBEEK, Beobachtungen über die Pigmentation der Haut bei *Seyllium catulus* und *canicula*, und ihre Zuordnung zu der segmentalen Hautinnervation dieser Tiere. *Petrus Camper* Bd. III.
05. — Sui disegni cutanei dei Vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. *Rendic. R. Acc. dei Lincei.* Roma. Vol. XIV. (Erhalten nach Abschluß der Korrektur.)
90. F. WERNER, Untersuchungen über die Zeichnungen der Schlangen. Wien.
- 92, 94. — Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. *Zool. Jahrbücher.* Abth. f. Systematik. Bd. VI u. VII.
03. C. WINKLER, Über die Rumpfermatome, ein experimenteller Beitrag zur Lehre der Segmentalinnervation der Haut. *Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurologie.* Bd. XIII.
04. A. H. YOUNG and A. ROBINSON, Observations on the development and morphology of the tail. *Brit. Med. Journal.* II.
49. J. ZENNECK, Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. *Diese Zeitschr.* Bd. LVIII.
98. — Die Zeichnung der Boiden. *Ibid.* Bd. LXIV.
- 87—90. K. ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. I. Paläozoologie. Bd. III.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [80](#)

Autor(en)/Author(s): Grosser Otto

Artikel/Article: [Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere 56-79](#)