

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)**

**Haecker, Valentin**

**Jena, 1918**

15. Kapitel. Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung

Wahrscheinlichkeit der einen oder der andern Erklärung besser beurteilen zu können.

Was endlich die Erbliehkeitsverhältnisse der Sperberung der Hühner, speziell der Plymouth Rocks, anbelangt, so sei hier nur so viel erwähnt, daß nach den Versuchen von SPILLMAN, PEARL und SURFACE u. a. eine geschlechtlich begrenzte Vererbung vorliegt. Man kann die voneinander abweichenden, bei reziproken Kreuzungen erlangten Ergebnisse durch die Annahme verständlich machen, daß der „Sperberfaktor“ und der Faktor F, welcher die Ausbildung weiblicher Organe statt männlicher bedingt, sich gegenseitig abstoßen, so daß sie nie innerhalb derselben Gamete zusammentreten<sup>1)</sup>.

#### Literatur zu Kapitel 14.

- CRONAU, C., Der Jagdfasan, seine Anverwandten und Kreuzungen. Berlin (Parey) 1902.  
EWART, J. C., The Pencyuk Experiments. London (A. u. C. Black) 1899.  
—, Exp. Contrib. to the Theory of Heredity. A. Telegony. Proc. R. Soc. Lond. 65, 1899 (1899 A).  
GERSCHLER, M. W., Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontidengattungen. Z. Ind. Abst., 12, 1914.  
GHIGI, A., Contrib. alla biologia etc. dei Phasianidae. Archivio Zool., 1, 1903.  
HAECKER, V., u. KUTTNER, O., Über Kaninchenkreuzungen II. Z. Ind. Abst. 14, 1915.  
POLL, H., Über Vogelmischlinge. Ber. V. Intern. Orn. Kongr. B. 1910.  
THOMAS, R. H., Exp. Pheasant-breeding. Proc. Z. S. L., 2, 1912.

### 15. Kapitel.

## Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung.

Über die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Wirbeltierzeichnung sind schon verschiedene Ansichten ausgesprochen worden, sowohl was die weißen Abzeichen und andere Formen der Weißbuntheit, als auch die natürlichen Zeichnungsformen anbelangt.

Bei den engen Beziehungen, in welchen die Pigmentbildung zum Blute zu stehen scheint<sup>2)</sup>, lag es vor allem nahe, die Zeichnung mit besonderen örtlichen Verhältnissen der Hauternährung in Zusammenhang zu bringen, ein Gedanke, welcher schon H. ALLEN (1888) vorschwebte.

<sup>1)</sup> SPILLMAN, Am. Naturalist, 42, 1909; PEARL und SURFACE, Arch. Entw. Mech., 30, 1910; Sci., 32, 1911. Vgl. auch Allg. Ver., S. 281; PLATE, S. 253 ff.; GOLDSCHMIDT, S. 288.

<sup>2)</sup> Direkte Beziehungen sind allerdings wahrscheinlich nur für das Hämosiderin, das bei Blutungen und Blutstauungen direkt aus den roten Blutkörperchen hervorgeht, nicht aber für das Melanin anzunehmen (UNNA und GOLODETZ [s. oben S. 88], S. 353). Ob die häufig beobachtete Anlagerung der Pigmentzellen an Kapillaren mit der Pigmentbildung direkt zusammenhängt, ist unsicher.

Im Zusammenhang damit hat derselbe Forscher auf einen weiteren, für die entwicklungsgeschichtliche Zeichnungsanalyse wichtigen Punkt hingewiesen, nämlich auf das gleichzeitige oder vikarierende Vorkommen von lokalisierten Färbungen einerseits und besonderen Haut- und Haargebilden normaler und pathologischer Art andererseits. So finden sich häufig Farbenflecke an den sog. Konvergenzpunkten, d. h. solchen Hautpunkten, welchen die umgebenden Haare ihre Spitze

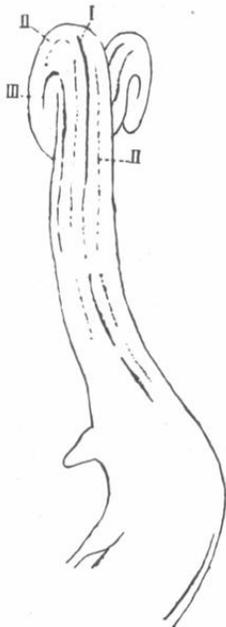


Fig. 103. Ringelnatter-embryo: Dorsalansicht des Schwanzes. Nach ZENNECK.

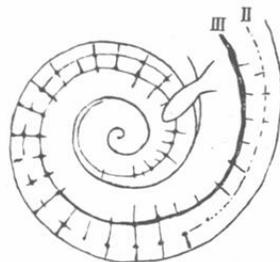


Fig. 104. Ringelnatterembryo: Seitenansicht des Schwanzes. Die Hautvenen II und III sind die Vorläufer der oberen und mittleren Fleckenreihe. Nach ZENNECK.

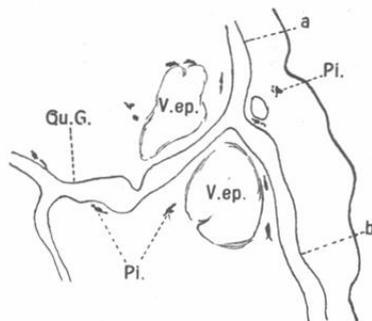


Fig. 105. Querschnitt durch die Linie III. Obliteration der Vena epigastrica *V. ep.*; das Quergefäß *Qu. G.* mündet jetzt direkt in die Hautvenen *a* und *b*. *Pi* pigmentführende Bindegewebszellen im Umkreis der Quergefäße, der *V. epig.* und z. T. auch in der *Cutis*. Nach ZENNECK.

zukehren, z. B. bei sonst weißen Hunden am Obelion, dem Kreuzungspunkt der Pfeilnaht des Schädels mit der Verbindungslinie der beiden foramina parietalia. Ferner können einerseits Pigmentflecke oder Pigmentdefekte, andererseits auffällige Haarbildungen an peripher gelegenen Körperpunkten, besonders Ohr- und Schwanzspitze, sowie in der Sakralgegend, gewissermaßen in gegenseitiger Stellvertretung vorkommen, Beziehungen, die später besonders durch HAACKE, WEIDENREICH und TOLDT verfolgt worden sind.

Endlich deutete ALLEN auch Zusammenhänge zwischen der Pigmentverteilung und der Anordnung bestimmter Nerven an. So soll der Längsstreif an den Rumpfsseiten des Backenhörnchens (*Tamias striatus*) mit der Endverästelung der Interkostalnerven in Verbindung stehen, während die hellen Flecke im Jugendkleid des virginischen Hirsches diejenigen Stellen angeben, an welchen die Hautnerven die Faszie durchbohren.

Den ersten Versuch, für ein bestimmtes Zeichnungsmuster eine eingehendere entwicklungsgeschichtliche Erklärung zu geben, hat ZENNECK (1894) gemacht. Die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) besitzt auf blaugrauem Grunde in der Regel jederseits drei Reihen von schwärzlichen Flecken, welche aus dichteren Anhäufungen von Pigment im Stratum Malpighii und in der oberen Coriumschicht bestehen. Diese Reihen entsprechen den oberen, mittleren und unteren Seitenbändern vieler Eidechsen und Schlangen und können demnach als primitive oder generelle Zeichnungselemente betrachtet werden.

Gewissermaßen als ihre Vorläufer treten bei jungen Embryonen längsgerichtete Hautgefäße auf, die durch Quergefäße verbunden sind (Fig. 103, 104). Namentlich an Stelle der späteren „mittleren Seitenreihe“ ist ein starkes Gefäß, RATHKES Vena epigastrica, vorhanden (Fig. 103 und 104, III, und 105, V. ep.). ZENNECK versuchte nun zu zeigen, daß im Laufe der Entwicklung Pigmentzellen aus dem tiefer gelegenen, die Leibeshöhle umgebenden Bindegewebe längs anderer, radiär gerichteter Gefäße (Interkostalvenen und -Arterien, Fig. 105, Qu. G.) nach den Durchschnittpunkten der längs- und quergerichteten Hautgefäße wandern. An diesen Stellen tritt auch das erste Epidermispigment auf, sei es, daß es längs der Blutbahnen dahintransportiert oder daß an den Stellen, wo diese zusammenfließen, die autochthone Pigmentbildung begünstigt wird. Jedenfalls entsprechen die ersten Pigmentfleckreihen der Embryonen, die Vorläufer der endgültigen Zeichnung, jenen Schnittpunkten. Daß an den betreffenden Stellen auch späterhin Pigment in größerer Menge als in der übrigen Haut auftritt, soll seinen Grund in dem zeitlichen Vorsprung haben, die jene gegenüber andern Hautstellen besitzen, eine Erklärung, die aber angesichts der Tatsache, daß diese embryonalen Gefäße früh oblitrieren, nicht als ausreichend erscheint.

Während also hier die Anordnung des embryonalen Gefäßsystems herangezogen wird, hält VAN RYNBERK die Verteilungsverhältnisse der peripheren Nerven und daneben gewisse Zustände des Zentralnervensystems für die Ursache sowohl der Färbungsanomalien, als der spezifischen Zeichnungsmuster, und zwar ist der Hauptgedanke, daß an Stellen reicher Nervenversorgung im allgemeinen auch eine kräftige Durchblutung und demnach eine reichlichere Pigmentbildung zustande kommt. Vor allem wird durch die Innervierung

des Zirkulationsapparates bestimmt, ob an einer Stelle normale Pigmentierung oder Pigmentdefekte auftreten. Bei einer vom Zentrum ausgehenden sukzessiven Schwächung eines Nerven werden nämlich zuerst seine äußersten, peripheren Verzweigungen, speziell auch die vasomotorischen Fasern, in ihrer Aktion geschädigt, so daß in den am meisten exzentrisch gelegenen Zonen des betreffenden Innervationsgebietes Ernährungsstörungen und Pigmentdefekte auftreten. So entstehen die verschiedenen „Abzeichen“, beispielsweise bei einer sukzessiven Schwächung des Trigeminus zunächst ein kleiner Stirnfleck (Stern) oder ein schmaler weißer Nasenstrich, bei einer stärkeren Störung eine breite Blässe. Ebenso werden bei einer Schwächung des 7. und 8. Zervikalnerven die zu ihren äußersten Hautnervenästen gehörigen Körperstellen, nämlich die Gegend der Fesseln (vgl. Fig. 107) und in zweiter Linie der ganze Fuß bis zur Fußwurzel pigmentlos sein. Das gleichzeitige Auftreten eines weißen Brustfleckes und weißer Vorderpfoten bei Hunden soll dann darauf beruhen, daß diese Körperstellen den nämlichen Innervationsgebieten angehören.

Umgekehrt würde die besonders intensive Pigmentierung, wie sie vielfach an den peripheren Körperstellen angetroffen wird, durch abnorm starke Innervierung bedingt sein.

In besonders klarer Weise sollen diese Beziehungen zwischen Innervierung und Pigmententwicklung bei quergestreiften Tieren, z. B. den Zebras, hervortreten, bei denen speziell die Hals- und Rumpfezeichnung mit der Ausbreitung der von den Spinalnerven abgehenden rami cutanei in Zusammenhang gebracht wird (Fig. 106). Diese Hautäste enthalten neben sensitiven, zu den Spinalganglien (*g*) gehenden Fasern auch pilomotorische, sekretorische

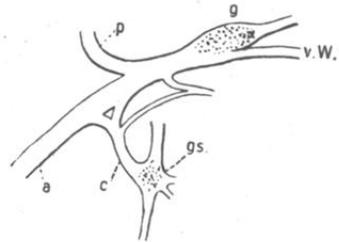


Fig. 106. Verzweigung der Rückenmarksnerven. *g* Spinalganglion. *v. W.* vord. Wurzel. *p* Ramus posterior für Rückenhaut und Rückenmuskeln. *a* R. anterior für Haut und Muskeln der ventralen Rumpfwand. *c* R. communicans, führt zum Sympathicus-Ganglion *gs*.

Nach RAUBER.

und vasomotorische, welche von den vorderen Wurzeln (*v. W.*) und von den Sympathikusganglien (*gs*) zur Haut zurückführen. Die Ausbreitung der einzelnen Spinalnerven und ihrer Hautäste ist im ganzen eine segmentale<sup>1)</sup>, jedoch greifen, wie schon ECKHARD<sup>2)</sup> für den Frosch nachweisen konnte und wie physiologische, anatomische und klinische Beobachtungen verschiedener Art bestätigt haben, die Ausbreitungsgebiete oder Dermatome übereinander weg, sie überdecken sich mit ihren Rändern. In diesen Grenzzonen ist also eine

<sup>1)</sup> TÜRK, Sitzungsber. Math.-Phys. Klasse K. Ak. Wiss. Wien 1856.

<sup>2)</sup> Zeitschr. rat. Med., VII, 1849.

besonders reiche Nervenversorgung vorhanden, weshalb sie auch einen besonders kräftigen Hautstoffwechsel und eine reichliche Pigmentablagerung aufweisen. Die Binden des Zebras entsprechen also nach VAN RYNBERK den intermetameren Summations- oder Interferenzzonen der Dermatome, und ebenso sollen auch der Aalstrich und das Schulterkreuz anderer Equiden Summationserscheinungen sein<sup>1)</sup>.

Die Querbänder der Extremitäten, speziell der vorderen, würden auf folgende Weise zu erklären sein. Innerhalb der Rumpfermatome ist, entsprechend der Ausbreitung des dorsalen, lateralen und ventralen Hautnervenastes, ein dorsales, laterales und ventrales bzw. (beim Menschen) ein dorsales und latero-ventrales Feld zu unterscheiden. Die den latero-ventralen Ästen der letzten Halsnerven und der ersten Brustnerven zugehörigen Felder wandern während der Embryonal-

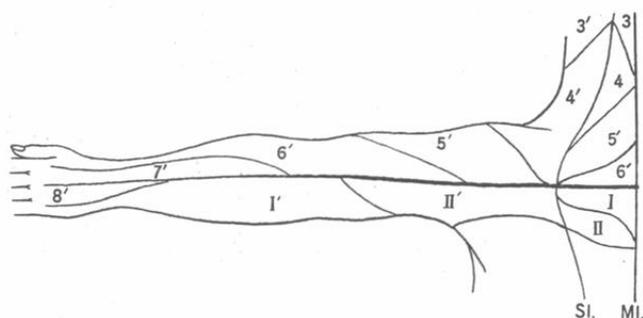


Fig. 107. Verteilung der Dermatome auf der dorsalen Fläche des menschlichen Armes. Längs der Medianlinie des Rumpfes (MI) liegen die dorsalen Felder der Hautmetameren (3—6, I—II . . .), außerhalb der Seitenlinie (SI) die latero-ventralen (3'—8', II', I').  
Nach BOLK aus VAN RYNBERK.

entwicklung auf die vordere Extremität über und nehmen hier eine biserialen Anordnung an, so z. B. beim Menschen die latero-ventralen Felder der Halsnerven 5—8 und der Brustnerven I—II (Fig. 107, 5'—8' und I'—II')<sup>2)</sup>. Da auch hier teilweise Überdeckungen vorkommen, entstehen Grenzzonen mit starker Innervierung und intensivstem Stoffwechsel. Dadurch können Pigmentbänder, z. B. bei Equiden, zustande kommen, die im ganzen quer zur Längsachse der Extremität gerichtet sind.

Die Interferenzhypothese VAN RYNBERKS scheint auf den ersten Anblick sehr einleuchtend zu sein, jedoch erheben sich bei näherer Betrachtung einige gewichtige Bedenken, vor allem der Einwand, daß

<sup>1)</sup> Die anatomischen und physiologischen Grundlagen dieser Theorie sind außer durch ECKHARD und TÜRCK besonders durch die Arbeiten von HERRINGHAM, SHERRINGTON, KOLLMANN und der holländischen Anatomen und Physiologen C. WINKLER, LANGELAAN, BOLK und VAN RYNBERK selbst geschaffen worden.

<sup>2)</sup> HERRINGHAM, Proc. R. Soc. Lond., V. 40 u. 41, 1886.

die Zahl der Querbinden eine variable sein kann und z. T. die Segmentzahl bedeutend übertrifft, was besonders bei den Zebras in die Augen fällt. Bei diesen ist die Zeichnung an und für sich sehr variabel, so daß die Individuen derselben Spezies von Ort zu Ort verschieden sind und daß namentlich, so beim eigentlichen Burchellzebra, die zwischen den dunklen Streifen gelegenen Zwischen- oder Schattenstreifen bald auftreten, bald unterdrückt sein können<sup>1)</sup>. Nur insofern scheint eine gewisse Regelmäßigkeit zu bestehen, als beim GREVYschen Zebra und bei den EWARTschen Hybriden (s. oben S. 169) die Zahl der Streifen etwa doppelt so groß ist, als bei den Formen der burchelli-Gruppe. Infolge dieser Variabilität, besonders der außerordentlich wechselnden Breite und der häufigen Gabelung der Streifen, sowie besonders wegen des Fehlens sicherer Ausgangspunkte für die Zählung<sup>2)</sup>, dürfte es nun allerdings ausgeschlossen sein, durch äußerliche Untersuchung einer größeren Anzahl von Zebrafellen endgültig festzustellen, inwieweit Homologien zwischen den einzelnen breiten, schmalen und doppelten Streifen, sowie Übereinstimmungen in der Anordnung der Streifen und Körpersegmente, bzw. Dermatome bestehen. Indessen geht der Mangel einer vollständigen Koinzidenz von Streifen und Segmenten schon aus der Tatsache hervor, daß viele Zebras eine unsymmetrische Streifung besitzen. Insbesondere scheint es häufig vorzukommen, daß in der Mittellinie des Rückens häufig ein dunkler Streif der einen Seite mit einem hellen der andern zusammenstößt, so z. B. in der mittleren Hals- und Rumpfgegend mancher GRANTSchen Zebras (Fig. 108). Derartige Verhältnisse ließen sich aber sehr schwer verstehen, wenn die Anordnung der Streifen direkt durch die Verzweigung der symmetrisch abgehenden Spinalnerven bedingt wäre.

Auch bei solchen Säugern, bei welchen die Streifen in ge-

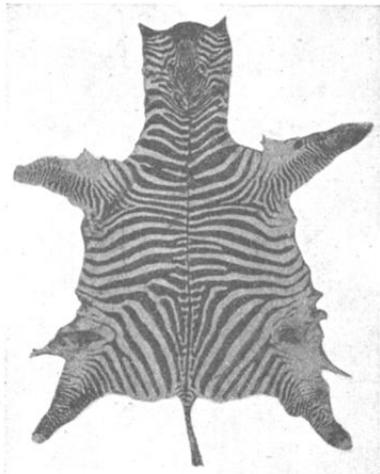


Fig. 108. Asymmetrisch gezeichnetes Fell eines Grantschen Zebras.  
Nach RIDGEWAY.

<sup>1)</sup> RIDGEWAY, 1909. Zu dem Folgenden vgl. die 16 Figuren RIDGEWAYS, die Abbildungen bei POCOCK (Proc. Zool. Soc. L., 1909, I), EWART u. a., sowie die sehr deutlichen Photographien in HECKS Lebenden Bildern (aus dem Berliner Zoologischen Garten).

<sup>2)</sup> Auch der Schulterstreifen versagt in dieser Hinsicht, da er bald einfach, bald doppelt ist.

ringerer Zahl auftreten und auch sonst die Verhältnisse einfacher liegen, als bei den afrikanischen Tigerpferden, so bei Ameisenbeutler (*Myrmecobius*), Beutelwolf (*Thylacinus*), Zebra-Manguste (*Herpestes fasciatus*), Seidenäffchen (*Hapale*) und einigen Antilopen, läßt sich nach GROSSER keine Übereinstimmung der Streifen mit der Metamerie der Wirbelsäule und des Nervensystems nachweisen. So finden sich z. B. bei der Zebra-Manguste auf der Strecke vom 4. bis 19. Thorako-Lumbalwirbeldorn, also auf 16 Wirbelhöhen, nur 12 Streifen vor<sup>1)</sup>. Bemerkenswert ist auch, daß bei dieser Form die Haare der hellen Binden nicht vollkommen hell, sondern zonenweise gefärbt sind und daß diese Ringelung der Haare je nach deren Stellung innerhalb der Querbinde verschieden ist, dergestalt, daß die hellen Ringel der hintereinander folgenden, schräg sich überlagernden Haare gerade übereinander liegen und sich so in der Farbenwirkung summieren (Fig. 109)<sup>2)</sup>. Auch diese Verhältnisse sind schwer mit der Interferenzhypothese vereinbar.

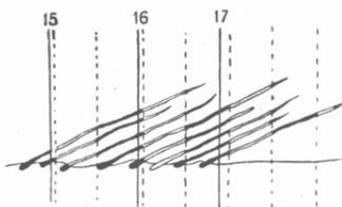


Fig. 109. *Herpestes fasciatus*: Stellung der einzelnen Haare im Streifen-system. Die punktierten vertikalen Linien entsprechen den Grenzen zwischen den gelben und schwarzen Querbinden, die voll ausgezogenen Linien den Eintrittsstellen der Hautnerven (des 15.—17. thorakolumbalen Segmentes) und der Zentren der Dermatome.

Nach GROSSER.

Dem Einwand, daß sich die Streifen nicht mit der metameren Anordnung der Nerven decken, sucht nun VAN RYNBERK durch die Annahme zu begegnen, daß da, wo die Nerven sehr dicht hintereinanderliegen, die zugehörigen Dermatome sich nicht bloß zu je zweien mit ihrer Randzone bedecken, sondern daß kompliziertere Überdeckungen oder Überkreuzungen vorkommen, so daß auf diese Weise eine größere Anzahl von Zonen maximaler Pigmentierung zustande

kommt, als Nerven vorhanden sind. Indessen ist auch diese Hilfs-Hypothese nicht ausreichend, denn es läßt sich leicht zeigen, daß, im Fall die Dermatome als gleich breit angenommen werden, durch solche mehrfache Überdeckungen die Zahl der Stellen maximaler Pigmentierung nicht vermehrt wird, und daß andererseits, falls die Dermatome ungleich breit wären, nicht eingesehen werden kann, wieso trotz der unregelmäßigen Übereinanderlagerung von 2, 3 oder mehr Streifen lauter scharf begrenzte Bänder von gleicher Farbenstufe zustande kommen.

Der Durchführung der Hypothese VAN RYNBERKS stellen sich also auf dem Gebiet der Querstreifung erhebliche Schwierigkeiten in

<sup>1)</sup> GROSSER 1906.

<sup>2)</sup> Eine ähnliche Erscheinung ist sehr schön bei den gebänderten Weichenfedern der Schneeeule (*Nyctea scandiaca*) zu sehen (s. S. 166).

den Weg, und ähnliches gilt für seinen Versuch, auch die andern Hauptzeichnungstypen auf den nämlichen Ursachenkomplex zurückzuführen und insbesondere auch einige Fälle von Längsstreifung und Fleckung mit den topographischen Verhältnissen des Nervensystems in Zusammenhang zu bringen. So sollen die dunklen Längsbinden der Viverren (Fig. 110) dadurch entstehen, daß die ursprüngliche, wie beim Zebra auf Interferenz der Dermatome beruhende Querstreifung am Rumpfe sekundär in Fleckreihenaufbricht und daß sich die Fleckreihen wieder zu Längsbinden zusammenschließen<sup>1)</sup>.



Fig. 110. Zibethkatze (*Genetta Victoriae*) von Uganda.  
Nach Oldfield THOMAS (Pr. Z. S. L. 1901).

Ähnlich, wie dies schon ALLEN für die hellen Flecken des Hirschkalbes angenommen hat, sollen ferner die dunklen, punkt- und ringförmigen Flecken beim Katzenhai den trophisch bevorzugten Punkten entsprechen, an denen die Hautnervenäste in die Hypodermis eintreten. Auch bei Fröschen und Kröten sollen diese Eintrittsstellen die Hauptpunkte der Pigmentbildung sein, nur daß hier die Flecke zu kontinuierlichen Längsstreifen zusammenfließen. Hier und ähnlich bei den Viverren müssen natürlich noch besondere Ursachen für das Zusammenfließen angenommen werden, so daß also auch bezüglich dieser Zeichnungsformen der Erklärungswert der Hypothese kein ausreichender ist. Vollständig versagt diese in bezug auf die Zeichnung der Vogelfedern und so ist alles in allem zu sagen, daß eine wirklich einheitliche Deutung der verschiedenen Zeichnungstypen von der VAN RYBERKschen Hypothese aus nicht erreicht werden kann. Wenn also auch, wie ich glaube, ein richtiger Kern von Wahrheit in ihr stecken dürfte, so ist man doch genötigt, nach einem umfassenderen Erklärungsprinzip zu suchen.

**Zeichnung und Hautbildungen.** Die bisher erwähnten Versuche, die Zeichnung kausal zu erklären, gehen von an und für sich vollkommen richtigen Grundlagen aus: von den näheren oder entfernteren Beziehungen zwischen Pigment und Blut und von dem tatsächlichen Einfluß des Nervensystems auf die Ernährung der Haut. Wir haben aber gesehen, daß sich die Erklärungsmöglichkeit der

<sup>1)</sup> Danach würde im Gegensatz zur Annahme EIMERS die Querstreifung eine ursprünglichere Zeichnung als die Längsstreifung sein.

Hypothesen von ZENNECK und VAN RYNBERK nur auf bestimmte Gruppen von Erscheinungen erstrecken kann.

Ähnliches gilt, wenn von einigen Forschern die eigentliche Ursache der spezifischen Zeichnung in der regelmäßigen Anordnung bestimmter Hautbildungen gesucht wird. Für Fische und Reptilien kämen hierbei, abgesehen von den Seitenlinien, die reihenweise Stellung der Schuppen, für die Vögel die Verteilung der Federfluren und Federraine, sowie die Anordnung der Federn innerhalb der ersteren in Betracht. Verwickeltere Verhältnisse liegen bei den Säugern vor, in deren Haut mehrere z. T. miteinander zusammenhängende Systeme von Differenzierungen gewissermaßen übereinandergelagert sind.

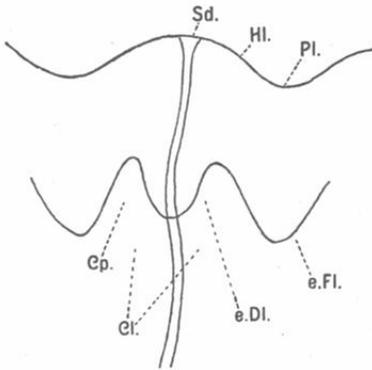


Fig. 111. Durchschnitt durch die Haut des Fingers. *Sd.* Mündung der Schweißdrüse. *Hl.* Hautleiste (Papillarleiste). *Pl.* Papillarlinie oder -furche. *e.Dl.* Interpapillarfurche oder epidermale Drüsenleiste. *Cp.* Coriumpapillen. *Cl.* Coriumleiste. *e.Fl.* Zwischenleistenfurche oder epidermale Faltenleiste.

Speziell beim Menschen finden sich an der äußeren Fläche der Haut, insbesondere an den Fingerballen, die Papillarlinien oder -furchen (Fig. 111, *Pl.*) und die zwischen ihnen leistenförmig vorspringenden Papillar- oder Hautleisten (*Hl.*), welche auf ihrer Kuppe die Mündungen der Schweißdrüsen (*Sd.*) tragen. Die bekanntlich kriminalistisch verwertbaren Anordnungsmuster der Papillarlinien haben neuerdings auch ein vererbungsgeschichtliches Interesse gewonnen, weil für sie ein gewisses Maß von Erblichkeit nachgewiesen werden konnte<sup>1)</sup>. Engere Beziehungen zur Pigmentierung und Zeichnung liegen nicht vor, doch mag beiläufig erwähnt werden, daß bei einem von EWART gezogenen Zebroiden das Gesicht mit seinen schmalen, dicht aneinanderliegenden, bogenförmig verlaufenden Streifen „fast wie ein mächtiger Fingerabdruck aussieht“<sup>2)</sup>, eine scheinbar nur oberflächliche Ähnlichkeit, die aber, wie aus Späterem hervorgehen wird, doch nicht ganz ohne Bedeutung ist.

Ein zweites geometrisches System von Hautdifferenzierungen ist das der Coriumleisten (Fig. 111, *Cl.*) und der ihnen in zwei Reihen aufsitzenden Coriumpapillen (*Cp.*). Es entspricht in der Weise dem erstgenannten System, daß die zwischen je zwei Coriumleisten gelegenen Zwischenleistenfurchen oder, wie sie nach SEMON<sup>3)</sup> besser zu nennen sind, die epidermalen Faltenleisten

<sup>1)</sup> Vgl. POLL 1914.

<sup>2)</sup> Vgl. LANG, S. 820, Fig. 210.

<sup>3)</sup> Vgl. SEMON, Arch. mikr. An., 82, II, 1913.

(e. *Fl*) direkt unterhalb der oberflächlichen Rillen, die Interpapillarfurchen dagegen oder besser: epidermalen Drüsenleisten (e. *Dl*) — durch welche jeweils die beiden, einer Coriumleiste aufsitzenden Papillarreihen getrennt werden — unter den oberflächlichen Leisten (*Hl*) liegen.

Im ganzen wohl unabhängig von diesen Bildungen breitet sich über die Säugetierhaut ein drittes geometrisches System von Differenzierungen aus, das Haarkleid. Abgesehen von den Anordnungsverschiedenheiten, die in den Haarströmen, Haarwirbeln, Ausstrahlungs- und Anziehungspunkten (Di- und Konvergenzpunkten) zum Ausdruck kommen, ist für das Zeichnungsproblem die besonders von TOLDT jun. hervorgehobene Tatsache von Wichtigkeit, daß das Säugetierfell vielfach in deutlicher Weise aus zahlreichen kleineren Haargebieten zusammengesetzt erscheint. Den Mittelpunkt jedes Haargebietes bildet ein besonders starkes und langes Haar, das Leithaar, und um dieses gruppieren sich die eigentlichen Grannen- und die Wollhaare. Bei einer Reihe von Säugern konnte nachgewiesen werden, daß die Leithaare in Reihen angeordnet sind, nachdem schon LEYDIG<sup>1)</sup> gefunden hatte, daß die um die einzelnen „Stammhaare“ gruppierten Wollhaarbüschel „gewisse Linien am Körper beschreiben und nur scheinbar bunt durcheinander ohne jegliche Anordnung stehen“.

Es hat sich nun ferner, und zwar zunächst bei der Hauskatze, herausgestellt, daß in der Embryonalentwicklung diese Reihen besonders deutlich hervortreten und ferner, daß die zuerst erscheinenden Haarlinien mit der primären Zeichnung übereinstimmen<sup>2)</sup>.

Bei den Embryonen der Hauskatze läßt sich die reihenförmige Anordnung der zuerst erscheinenden Haaranlagen am Rücken und namentlich in der Hinterhaupts- und Nackengegend verfolgen<sup>3)</sup>. Es treten zunächst schwache Epidermisverdickungen auf, welche in jüngeren

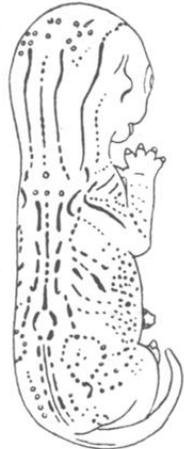


Fig. 112. Hauskatzenembryo von 40 mm Scheitelsteißlänge. Epidermisverdickungen in Form von Linien, Strichelchen und Pünktchen. Nach TOLDT jun.

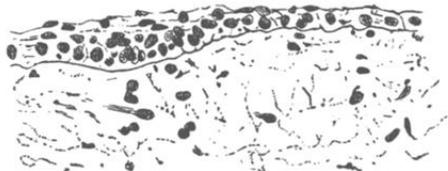


Fig. 113. Querschnitt durch die Nackenhaut eines 40 mm langen Katzenembryos im Bereich eines Epidermisstreifens. Nach TOLDT jun.

<sup>1)</sup> Arch. Anat. Physiol. 1859.

<sup>2)</sup> TOLDT 1910.

<sup>3)</sup> RYDER (Proc. Ac. Nat. Sci. Philad. 1888), MAURER (Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. L. 1895), TOLDT 1910.

Stadien als reihenförmig angeordnete Strichelchen oder Pünktchen, in älteren als kontinuierliche, an die Milch- und Zahnleisten erinnernde Leisten erscheinen (Fig. 112, 113). Bei noch älteren Embryonen lösen sich diese Epidermisleisten in Reihen von einzelnen Haaranlagen auf, während zwischen ihnen neue, sekundäre Reihen entstehen.

Auch nachdem die ersten Grannenhaaranlagen erschienen sind, kann man die Leithaaranlagen an einer Hauterhebung rings um die Austrittsstelle, an der starken Entwicklung des Balges und häufig an der stärkeren Pigmentierung der Zwiebel erkennen. Später sind die Leithaare hauptsächlich durch ihre größere Länge und Stärke gegenüber den Grannenhaaren der dunklen Streifen unterschieden.

Speziell die zuerst angelegten Leithaar-Reihen der Hinterhaupts- und Nackengegend entsprechen nun, wie TOLDT gezeigt hat, ihrer Lage nach genau den sieben dunklen Fellstreifen, die sich bei gezeichneten Hauskatzen und ebenso bei der Wildkatze in dieser Körpergegend finden, während die sekundär gebildeten Reihen an der Stelle der lichten Zwischenstreifen liegen.

Bemerkenswert ist, daß bei älteren Embryonen und noch bei dichtbehaarten jungen Kätzchen auch an der Innenfläche der Haut das spezifische Zeichnungsmuster des Nackens zu erkennen ist, und zwar auch bei solchen Individuen, deren Nacken einfarbig schwarz, grau oder gelbbraun ist. Dies rührt daher, daß an der Hautinnenfläche die Haare infolge der dicken Zwiebeln dichter aneinanderstehen und daß daher auch die geringfügigsten Unterschiede im Grad der Pigmentierung zum Vorschein kommen.

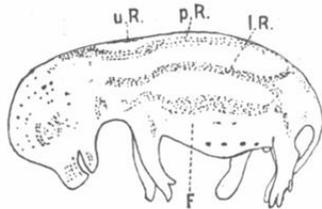


Fig. 114. Hausschweinembryo von 53 mm Scheitelsteißlänge. *u.R.* unpaarer, medianer Rückenstreif. *p.R.* paarige, mediale Rückenstreifen. *l.R.* laterale Rückenstreifen. *F* Flankenstreifen.  
Nach HICKL.

Auch beim Hausschwein erscheinen die ersten Haaranlagen an denjenigen Stellen, wo beim Frischling des Wildschweins die bekannten Längsstreifen liegen, trotzdem sich bei den Jungen der meisten Hausschweinrassen die Wildschweinzeichnung nicht mehr vorfindet

(Fig. 114). Das Gesagte gilt für die galizischen, ungarischen und siebenbürgischen Schweine<sup>1)</sup> und offenbar auch für die Yorkshire- und Berkshire-Rasse<sup>2)</sup>.

Beim Schweine treten die Haaranlagen als isolierte, scheibenförmige Epidermisverdickungen auf, die sich nicht, wie bei der Katze,

<sup>1)</sup> HICKL 1913.

<sup>2)</sup> GÖLDI, Verhandl. Intern. Zool. Kongr. Monaco 1913.

zu Leisten zusammenschließen<sup>1)</sup>. Den Anfang machen einige kürzere Punktreihen in Mund- und Augengegend, dann erscheinen die paarigen medialen Rückenstreifen (*pR*) und Flankenstreifen (*F*), noch später der mediane Rückenstreif (*uR*) und oberhalb der Flankenstreifen die lateralen Rückenstreifen (*lR*). Bei weiterem Wachstum verwischen sich die Reihen und machen einer mehr gleichmäßigen Haarverteilung Platz. Wie gesagt, entsprechen diese Haarstreifen des Hausschwein-Embryos den dunklen Längslinien des Wildschwein-Frischlings.

In eigenschaftsanalytischer Hinsicht ist noch von Interesse, daß bei vier Monate alten Wildschwein-Frischlingen jede der sieben dunklen Linien durch einen lichten Mittelstreif gespalten wird.

Während bei der Hauskatze, wenigstens bei allen gestreiften Individuen, gleich beim ersten Auftreten des embryonalen Haarkleides Pigmentierungsunterschiede und folglich auch die Grundzüge des endgültigen Zeichnungsmusters sichtbar werden, taucht beim Hausschwein, bei dem die Zwiebeln der jungen Haaranlagen überhaupt keine Pigmentierung zeigen, nur vorübergehend ein schattenhaftes Rudiment der Wildzeichnung auf.

Jedenfalls liegen in beiden Fällen sehr enge örtliche Beziehungen zwischen der Anordnung der Haare und der generellen Zeichnung vor und sicher besteht auch ein kausaler Zusammenhang, über dessen eigentliche Natur weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Aufschluß geben werden<sup>2)</sup>.

Die Befunde bei den Säugetier-Embryonen werfen zunächst nur auf solche Zeichnungsformen ein Licht, die zur Gruppe der primären zu rechnen sind. Inwieweit die Verhältnisse bei andern Zeichnungstypen ähnlich liegen, entzieht sich noch unserer Kenntnis. Aber abgesehen davon ist zunächst mit der Feststellung der korrelativen Beziehungen zwischen der Entwicklung des Haarkleides und dem Zeichnungsmuster nur ein erster Schritt auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Analyse der Säugetierzeichnung getan. Ihr eigentliches Ziel muß sein, die ursächlichen Zusammenhänge zwischen der Anordnung der ersten Haare und der örtlich begrenzten Pigmentierung aufzudecken und zu ermitteln, aus welchen Gründen bei manchen Arten und Rassen diese Korrelation hervortritt, bei andern aber infolge Mangels einer regelmäßigen Anordnung der Haaranlagen oder trotz des Vorhandenseins einer solchen die primären Zeichnungsmuster nicht zur Entwicklung kommen. Es sollen in den folgenden Kapiteln einige neue Grundlagen für diese Untersuchungen gegeben werden.

<sup>1)</sup> Sie erscheinen nach HICKL schon unter der Lupe als kleine, lichte Pünktchen, am deutlichsten einige Monate nach dem Einlegen in Pikrinsäure-Sublimat (1 Teil konz. wässr. Pikrinsäure, 1 Teil konz. wässr. Sublimat). Vgl. GÖLDI (s. S. 167).

<sup>2)</sup> Über die durch besondere Haaranordnungen bedingte Scheinzeichnung der Giraffe s. S. 65.

### Literatur zu Kapitel 15.

- ALLEN, HARRISON, The distribution of the color-marks of the mammalia. Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, 1888, S. 84—105.
- GROSSER, O., Metamere Bildungen in der Haut der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., 80. Bd., 1906.
- HICKL, A., Die Gruppierung der Haaranlagen („Wildzeichnung“) in der Entwicklung des Hausschweins. Anat. Anz., 44, 1913.
- LANKESTER, E. RAY, Parallel Hair-fringes and Colour-Striping etc. Proc. Z. S. L. 1907, I.
- POLL, H., Über Zwillingsforschung als Hilfsmittel menschlicher Erbkunde. Zeitschr. Ethn. 1914.
- TOLDT, K., jun., Studien über das Haarkleid von *Vulpes vulpes* L., Ann. naturhist. Hofmus. Wien, 22, 1907—08.
- , Über eine beachtenswerte Haarsorte. Ebenda, 24, 1910.
- , Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zool. Jahrb. (Syst.), 33, 1912.
- VAN RYNBERK, G., I disegni cutanei dei vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. Archivio Fisiol., V. 3, 1905.
- ZENNECK, J., Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen beim Ringelnatterembryo. Zeitschr. f. wiss. Zool., 58. Bd., 1894.

---

## 16. Kapitel.

### Zeichnung und Hautwachstum<sup>1)</sup>.

Wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, haben die Versuche, die Ursachen der Zeichnung der Wirbeltiere zu ermitteln, an verschiedenen Punkten angesetzt, und zwar wurde die Entwicklung der Zeichnung mit dem Verlauf der embryonalen Gefäße, mit den Innervationsverhältnissen der Haut und mit der Anordnung der zuerst erscheinenden Haargebilde in Verbindung gebracht.

In allen diesen Aufstellungen liegt sicher ein Stück Wahrheit, aber keine erlaubt eine Verallgemeinerung. Und doch müssen wir nach einem allgemeinen Erklärungsprinzip suchen, denn es ist kaum anzunehmen, daß die Hauptformen der Wirbeltierzeichnung auf ganz verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen aufgebaut sind. Dies gilt in erster Linie für die verschiedenen primären Zeichnungsmuster, es ist aber eine theoretische Forderung, daß auch die sekundären und tertiären Zeichnungsformen, wie z. B. die Querbänderung der Vogelfedern, irgendwie mit den primären in Zusammenhang gebracht werden können. Diese Forderung wird aber durch keine der bisher besprochenen Hypothesen in genügender Weise erfüllt.

Auf der Suche nach einer einheitlichen Erklärung hat sich den

---

<sup>1)</sup> Vgl. V. HAECKER, Entwicklungsgesch. Eigenschaftsanalyse. Zeitschr. Ind. Abst., 14, 1915.