

LATVIJAS ŪNIVERSITĀTES SALĪDZINĀMĀS ANATOMIJAS UN
EKSPERIMENTĀLĀS ZOOLOĢIJAS INSTITŪTA DARBI
ARBEITEN AUS DEM
VERGLEICHEND-ANATOMISCHEN U. EXPERIMENTAL-
ZOOLOGISCHEN INSTITUT D. LETTLÄNDISCHEN UNIVERSITÄT

№ 62

Austra Redlichs

*Zur Embryologie der Schwanzschuppen des afrikanischen Dornschwanzhörnchens
Anomalurus (erythronotus?).*

(Acta Soc. Biol. Latviae, VII.)

R I G A

1937.

(Vergleichend-anatomisches und Experimentell-zoologisches Institut der Lett-
ländischen Universität, Riga. Direktor: Prof. N. G. Lebedinsky.)

Zur Embryologie der Schwanzschuppen des afrikanischen Dornschwanzhörnchens *Anomalurus (erythronotus?)*.

Von

AUSTRA REDLICHS, Assistentin am Institut.
(Mit 2 Tafeln und 3 Textabbildungen.)

Inhalt:

Einleitung und Literaturübersicht	177
I. Material und Technik	188
II. Histologie der embryonalen Schuppen	189
III. Besprechung der Befunde	194
IV. Zusammenfassung	196
Literaturverzeichnis	199
Tafelerklärung	202

Einleitung und Literaturübersicht.

In der Embryonensammlung des hiesigen Instituts befindet sich seit längerer Zeit neben anderen mehr oder weniger seltenen Stücken auch ein Embryo des Dornschwanzhörnchens *Anomalurus*, welcher zusammen mit der gut entwickelte Hornschuppen aufweisenden Schwanzhaut eines erwachsenen Tieres bei einem privaten Tier-sammler in Basel seinerzeit erworben wurde. Bekanntlich besitzen alle Arten der Gattung *Anomalurus* an der ventralen Fläche des vorderen Schwanzabschnittes einen «Steigeisenapparat» in Form von zwei alternierenden Schuppenreihen (Textabb. 1 und 2). An der Ventralseite des Schwanzes unseres Embryos waren die Schuppen-anlagen bereits gut wahrnehmbar. Ob die, den beiden Präparaten beigegebene Bezeichnung «*A. erythronotus* (Kongo)» richtig ist, vermag ich weder für den Embryo, noch für den Hautstreifen zu entscheiden.

In Anbetracht der Seltenheit des Objektes entschloss ich mich, einen kleinen Beitrag, wenn auch auf Grund nur eines einzigen Sta-



diums, zur Entwicklungsgeschichte der so eigenartigen *Anomalurus* Schuppen zu liefern.

Unter der Bezeichnung «Schuppe» stellt man sich gewöhnlich Fisch- oder Reptilienschuppen vor. Aber auch bei Säugetieren treten bekanntlich neben der ihnen so charakteristischen Behaarung Schuppen und denen ähnliche Gebilde auf.



Abb. 1. *Anomalurus fulgens*
(Nach Alston, 1875)



Abb. 2. *Anomalurus (erythronotus?)*, adult. Proximales Schwanzdrittel mit «Steig-eisenapparat». 1:1.

Die Beschuppung fällt hier jedoch nicht sofort auf, denn die Schuppen sind zum grössten Teil sehr klein und befinden sich unter einer mehr oder weniger dichten Behaarung (eine Ausnahme davon bilden die Fam. *Manidae* und *Dasypodidae*). Ausserdem bedecken die Schuppen der Säuger gewöhnlich nicht den ganzen Körper, sondern befinden sich nur auf einzelnen bestimmten Körperteilen.

Bereits 1893 konnte REH eine lange Reihe von Autoren anführen, welche sich mit den Schuppen der Säuger befasst haben: CUVIER (1809), GIEBEL, LEYDIG, OWEN, MILNE-EDWARDS, KERBERT, PAGENSTECHER, WIEDERSHEIM, FLOWER, OGILBY, ZITTEL.

Nach de MEIJERE (1893) und REH (1893) treten Schuppen oder ähnliche Bildungen bei annähernd 500 recenten Säugerarten auf.

Auf Grund seiner ausgedehnten systematisch-morphologischen Untersuchungen kommt REH zur folgenden Schlussfolgerung: «Schuppen oder von ihnen herzuleitende Gebilde fanden wir in weiterer Verbreitung nur bei den 4 niederen Ordnungen der Säugetiere, den Beuteltieren, Zahnarmen, Nagern und Insektenfressern, in vereinzelten Vorkommnissen und meist sehr umgebildet noch bei Monotremen, Zahnwalen, Huftieren, niederen Raubtieren, Handflüglern, Halbaffen.»

In bezug auf die *topographische Ausdehnung* der Schuppen oder der von ihnen herzuleitenden Gebilde, ist zu sagen, dass sie nach REH nur bei den Familien *Dasypodidae* und *Glyptodontidae* † auf dem ganzen Körper, bei *Manidae*, an den dem Lichte zugekehrten Seiten und bei *Odontoceten* an den dorsalen Körperregionen anzutreffen sind. Bei allen übrigen Säugetieren treten Schuppen meist nur am Schwanz und an den Füßen auf.

Gewöhnlich ist die ganze Schwanzhaut mit Schuppen bedeckt, seltener trifft man eine regionale Beschuppung des Schwanzes, wobei meistens nur das distale Schwanzende mit Schuppen bedeckt ist. Die Behaarung des beschuppten Schwanzes kann je nach der Art sehr verschieden sein; so kann z. B. die Schwanzbehaarung in der Gattung *Didelphys* so dicht sein, dass die Schuppen überhaupt nicht sichtbar sind, oder der Schwanz kann wiederum gänzlich unbehaart sein. Die Beschuppung des Schwanzes kann direkt der Behaarung entsprechen, wie z. B. bei dem Nager *Pithecheirus*; hier ist die Schwanzwurzel sehr dicht behaart und mit grossen Schuppen besetzt, während zum Schwanzende hin die Behaarung und Beschuppung immer seltener und kleiner wird, wobei die Schwanzspitze völlig nackt ist. Oder aber kann die Schwanzbeschuppung im umgekehrten Verhältnis zur Behaarung stehen, z. B. bei *Didelphys*. Der Schwanz kann auch nur auf der dorsalen Seite behaart sein. In diesem Falle sind die Seiten und die ventrale Fläche vollkommen nackt und mit gut ausgebildeten Schuppenringen besetzt (*Notoryctes*). Ziemlich häufig befinden sich die Schuppen auf der ventralen Mediallinie des Schwanzes. oder sind hier zumindest stärker entwickelt (*Anomalurus*).

An den Füßen findet man eine totale Beschuppung verhältnissmässig selten; gewöhnlich sind nur die einzelnen Teile des Fusses, und zwar der Fussrücken, die Sohle und die Zehen, mit Schuppen bedeckt. Meistens sind die Hinterfüsse häufiger beschuppt als die Vorderfüsse, doch kommen auch Ausnahmen vor. Bei *Acanthomys* z. B. treten die Schuppen nur an der Dorsalseite der Vorderfüsse auf, während die entsprechende Beschuppung der Hinterfüsse nur im embryonalen Zustande vorhanden ist. Die Haut der Sohle kann mit echten Schuppen oder mit von ihnen herzuleitenden Gebilden bedeckt sein. Die Sohlen der Hinterfüsse sind stärker beschuppt als die der Vorderfüsse. Die Schuppen der Zehen können dorsal und ventral ringförmig angeordnet sein; häufiger treten die Schuppenringe aber ventral auf. Erscheinen sie auch an der Dorsalseite, so sind sie weniger gut ausgebildet.

Nur in Ausnahmefällen treten echte Schuppen auch an der Ohrmuschel auf (*Lepus varronis* MILL).

Gewisse den Schuppen entsprechende Gebilde sind bei recht vielen Säugern auch an der Schnauze anzutreffen, wo die nackte Haut durch mehr oder weniger tiefe Furchen in ausgesprochen polygonale Felder aufgeteilt ist. Diese werden von LEYDIG und KLAATSCH mit den Schwanzschuppen, resp. der schuppenähnlichen Aufteilung der Sohlenhaut verglichen.

Nach DOBSON ist bei *Dipus* auch die Glans penis mit einigen weichen Dornen und zahlreichen hornigen Schildern bedeckt. Ähnliches stellt REH auch bei *Coelogenys* und *Caviidae* fest. Nach GIEBEL ist die Zunge von *Hystriidae* mit stachel förmigen Schuppen bedeckt. REH ist dagegen der Ansicht, dass diese Gebilde nur besonders gut entwickelte Hautpapillen darstellen.

Den Angaben von REH und einigen andern Autoren ist zu entnehmen, dass die Beschuppung bei verschiedenen systematischen Gruppen in folgender Weise regional verteilt ist:

Monotremata — Fussohle.

Marsupialia: Schwanz, Fussrücken, Sohle, Zehen (dorsal und ventral). An der Schnauze nur bei *Potorous* (nach MICLUCHO-MACLAY) und *Macropus*.

Edentata: Ganzer Körper, dem Lichte zugekehrte Körperfläche, Schwanz, Fussrücken, Sohle.

Odontoceti: Dorsale Körperregionen.

Rodentia: Schwanz, Fussrücken, Sohle, Zehen (dorsal und ventral).

An Glans penis nur bei *Dipus* (nach DOBSON), *Coelogenys* und *Caviidae*; an Ohrmuscheln nur bei *Lepus varronis* Mill. (nach SCHUMACHER); an der Zunge nur bei *Hystriida* (nach GIEBEL).

Carnivora: Sohle, Zehen ventral.

Insectivora: Schwanz, Fussrücken, Sohle, Zehen (dorsal und ventral). An der Schnauze nur bei *Uropsilus* und *Hemicentetes*.

Chiroptera: Zehen ventral.

Die Form der Säugetierschuppen ist äusserst verschieden. Gewöhnlich dominiert die unregelmässig polygonale Form. Meist sind die Schuppen sechseckig oder rautenförmig, sehr häufig treten aber auch 4- und 5-eckige Schuppen auf. Es kommen aber auch dreieckige, halbrunde, runde und ovale Schuppen vor. Ihre Oberfläche kann gerillt, oder mit Leisten besetzt sein; sie kann sogar einen keil förmigen Auswuchs in der Mitte tragen, der in eine oder mehrere Spitzen ausgezogen ist.

Es sind alle Übergänge von den typischen reptilähnlichen *Manidae*-Schuppen bis zu warzenähnlichen Gebilden auf der Sohle und den Elementen der Schnauzenhaut anzutreffen. Es dominieren die echten Schuppen; danach treten am häufigsten warzen- und schwielennähnliche Schuppen auf.

Die echten Schuppen sind mit einer starken Hornschicht bedeckt, die ihre höchste Entwicklung bei den *Manidae* erreicht. Die Horndecke kann immer dünner werden und schliesslich verschwinden. In diesem Falle wird die Stelle, an der sich früher die Schuppe befunden hat, nur durch die Papille oder die Lage der Haare bezeichnet. Es kann dann aber eine spezifische Neubildung der Hornschicht eintreten, die im Resultat den Schwielen- oder Warzentyp ergibt. Gewöhnlich haben die Säugetierschuppen einen bilateral-symmetrischen Bau. Als Ausnahme treten auch radiale Schuppen (de MEIJERE) auf; hier ist die Corium-papille und ebenso der sie überdeckende Hornüberzug nach allen Richtungen gleich entwickelt. Bei den Schuppen kann man eine dorsale längere und ventrale kürzere Seite unterscheiden. An der dorsalen Schuppenseite ist Pigment vorhanden.

Die Schuppen können in grösserer oder geringerer Anzahl miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung geschieht stets in seitlicher Richtung. Ein typisches Beispiel hierfür sind die Gürtel der *Dasypodidae*. Es ist anzunehmen, dass die Hornplatten an den Zehen mancher Säugetiere auf diese Weise entstanden sind. Die Lage der Haare zeigt noch lange nachher die früheren Grenzen der Beschuppung an.

Die Grösse der einzelnen Schuppen ist sehr verschieden. Hier kann man einerseits auf die grossen *Manis*-Schuppen hinweisen, die wohl als zusammengesetzt anzusehen sind, oder auf die grossen Schuppen an der ventralen Schwanzfläche von *Anomalurus*. Als Gegensatz hierzu können die kleinen, von Haaren bedeckten Schuppen an der ganzen übrigen Schwanzperipherie von *Anomalurus* gelten, oder die sehr kleinen Schwanzschuppen von *Mus* und *Cricetus*, bei welchen auf einem Zentimeter 25—30 Schuppenringe anzutreffen sind.

Die Anordnung der Schuppen kann vollkommen unregelmässig sein, sie kann aber auch einer strengen Gesetzmässigkeit unterliegen. Die in parallelen Reihen vorkommenden Schuppen können alternieren oder einander streng entsprechend liegen. Manchmal weisen die Säugetierschuppen eine mosaikartige Gruppierung auf. Am Schwanz und an den Zehen sind sie meist ringförmig angeordnet.

Meist liegen die Schuppen dachziegelförmig, mit dem freien Rande in distaler Richtung weisend; es sind aber auch alle Übergänge zur mosaikartigen Gruppierung vorhanden, bis endlich die Schuppen, resp. deren Derivate, vereinzelt, d. i. durch einen Zwischenraum voneinander getrennt liegen, wie z. B. an der Bauchfläche der *Dasypodidae*.

Die Anordnung der auf beschuppten Hautstellen sich befindenden Haare unterliegt einer strengen Gesetzmässigkeit. Die Haare sitzen in der Cutispapille der Schuppe und treten unter ihrem hinteren Rand hervor. Gewöhnlich stehen hinter einer jeden Schuppe 3 Haare, von denen das mittlere am stärksten ent-

wickelt ist. Gruppen von zwei Haaren sind selten anzutreffen, ebenso selten sind Fälle, wo hinter der Schuppe nur ein einziges Haar steht. In manchen Fällen ist die Anzahl der hinter den Schuppen sitzenden Haare nicht so konstant.

Bei sehr vielen Säugetieren sind die Haare in bestimmten Gruppen auch an solchen Körperstellen angeordnet, an denen Schuppen überhaupt nicht auftreten. de MEJERE erklärt diese gesetzmässige Anordnung dadurch, dass die Haare hier früher hinter Schuppen gestanden haben; mit der Zeit ist die allgemeine Beschuppung verschwunden, die Haare haben aber ihre frühere Gruppierung beibehalten.

RÖMER (1893) beschreibt einen weit fortgeschrittenen Embryo von *Thryonomys (Aulacodus) swinderianus*, dessen Körper wie mit kleinen Schuppen bedeckt erschien, hinter deren hinteren Rändern Haargruppen hervortraten. Bei näherer Besichtigung erwies es sich aber, dass Schuppen überhaupt nicht vorhanden waren, denn der Anschein von Schuppen wurde durch kleine Vertiefungen in der Haut, gerade an den Stellen, hervorgerufen, an denen die Haare durch die Haut drangen. Die in jeder Haargruppe nahe aneinander liegenden Vertiefungen erschienen als dunkle Streifen und täuschten den hinteren Rand einer Schuppe vor.

V. SCHUMACHER (1917) hat an den Ohrmuscheln des Alpenschneehasen, Feldhasen und des Kaninchens verschiedene Ausbildungsstufen des Schuppenkleides festgestellt. An den Ohrmuscheln des Schneehasen (*Lepus varronis* MILL.) befinden sich gesetzmässig angeordnet kleine rechteckige Schuppen, von denen die grössten etwa von Stecknadelkopfgrosse sind, und sich seitlich nicht besonders scharf voneinander abgrenzen. Am distalen Rande einer jeden Schuppe befindet sich eine Haargruppe. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass es sich hier um echte Schuppen mit einer stark verlängerten Cutispapille handelt, welche letztere von einer starken Hornschicht — einer Hornschuppe — bedeckt ist, die in distaler Richtung die Cutispapille überragt. Ähnlich wie beim Schneehasen, schienen auch die Ohrmuscheln des Feldhasen, bei Betrachtung mit blossen Auge, beschuppt. Als man aber den Querschnitt der Haut mikroskopisch untersuchte, sah man wohl noch lokale Verdickungen des Str. corneum, «aber ziemlich unregelmässig auftretend und nicht überall deutlich ausgeprägt», so dass hier nicht mehr die Rede von echten Hornschuppen sein konnte.

Bei makroskopischer Besichtigung findet man auch an den Ohrmuscheln des Kaninchens schuppenähnliche Erhöhungen, sie sind aber noch kleiner als beim Feldhasen und schon durch Betasten kann man sich davon überzeugen, dass es keine Hornschuppen sind.

Auf Grund seiner Untersuchungen unterscheidet SCHUMACHER bei Säugetieren vier Stufen der Schuppenentwicklung: «1. Echte Schuppen, welche dem Baue nach den Reptilienschuppen ganz nahe stehen, mit starken Hornschuppe versehen und allenthalben deutlich voneinander getrennt sind (Schuppen der Schuppentiere). 2. Schuppen die zwar auch noch als echte zu bezeichnen sind, indem sie Hornschuppen tragen, wobei letztere aber bedeutend schwächer entwickelt, weniger scharf abgegrenzt und vielfach miteinander verschmolzen erscheinen. 3. Schuppenförmige Profilierung nach TOLDT, ohne irgend eine Modifizierung der Epidermis im Bereiche

der schuppenförmigen Hauterhebungen. 4. Schuppenstellung der Haare ohne jegliche Hauterhebungen (WEBER, de MEIJERE), die nach STÖHR embryonal auch noch beim Menschen auftritt.»

Da die Säugetierschuppe sich nach vorherrschender Annahme von der Reptilschuppe herleitet, so wollen wir, bevor wir uns der Entwicklung der Säugerschuppen zuwenden, kurz die Schuppenentwicklung bei Reptilien betrachten, die bereits KERBERT (1876) ziemlich genau untersucht hat.

Die ersten Schuppenanlagen sind als kleine Erhöhungen bei 67 mm langen Embryonen von *Tropidonotus natrix* zu bemerken. Diese Erhöhungen sind durch besonders kräftige Wucherung des Bindegewebes, direkt unter der Epidermis entstanden. Die Epidermis besteht zu dieser Zeit aus zwei Schichten: einer oberen sehr dünnen Schicht, die aus unregelmässigen Zellen von stellenweise schon polygonaler Form mit grossen Kernen besteht, die KERBERT als Epitrichialschicht bezeichnet, und einer unteren aus kleinen Zellen mit ovalen Zellkernen bestehenden Schleimschicht. Aus dieser unteren Schicht entwickelt sich später die ganze Epidermis, sie schliesst daher die Hornschicht und auch das Rete Malpighi in sich ein. Bei den Reptilien verwächst die Epitrichialschicht mit der darunter liegenden Hornschicht und wird mit einem Teil derselben nur nach dem Ausschlüpfen abgeworfen.

Während der Papillenentwicklung bilden sich in der Epidermis gerade über den Erhöhungen des Coriums, zwischen der Epitrichialschicht und der Schleimschicht, besondere runde Zellen, die KERBERT als Körnerschicht bezeichnet und die die ersten Hornschuppenanlagen darstellen. Diese Zellen verflachen allmählich, verhornen und bilden schliesslich eine Hornschicht. Die Coriumpapillen werden immer höher und bilden sich aus radial-symmetrischen in bilateral-symmetrische um, man kann bei ihnen bereits eine obere und eine untere Fläche unterscheiden.

Ähnlich wie bei den Reptilien verläuft auch die Schuppenentwicklung auf den Füssen der Vögel, resp. des Huhnes.

Die Schuppen des erwachsenen Huhnes unterscheiden sich von Reptilschuppen dadurch, dass sie keine Epitrichial- und Körnerschicht besitzen, es erfolgt auch kein Abwerfen der Hornschicht wie das bei Reptilien der Fall ist.

Wenn wir uns jetzt den Schuppen der Säuger zuwenden, so wollen wir zunächst die Entwicklung der Hornschuppen bei *Dasyypus novemcinctus* nach KERBERT kennenlernen. Wie bei allen anderen Gürteltieren, besteht auch hier die Körperbedeckung aus dem eigentlichen Panzer und den Gürteln. Der Panzer besteht aus verknöcherten Cutiserhöhungen, die mit einer stark verhornten, schuppenförmig rückwärts gerichteten Epidermis, den sogenannten «Hauptschuppen» bedeckt sind. Zwischen diesen befinden sich kleinere Schuppen, die sogenannten «Furchenschuppen». Auch auf den Gürteln befinden sich Hornschuppen.

Bei *Dasyypus* erscheinen zuerst die Anlagen der «Hauptschuppen» als einfache Cutiserhöhungen, und erst danach die «Furchenschuppen». Im Querschnitt gleicht die Papille vollkommen den Papillen bei Natter und Huhn im gleichen Entwicklungsstadium. Die

Epidermis ist äusserlich von einer hellen, aus flachen Zellen bestehenden Schicht — der Epitrichialschicht — begrenzt, die hier stärker entwickelt ist. Nach KERBERT wird diese Schicht bereits während des Embryonalzustandes allmählich abgeworfen. Unter der Epitrichialschicht befinden sich 3—4 Zellenlagen. Die Zellen der oberen Lage sind flacher, aber mit deutlich sichtbaren Zellkernen. Der Inhalt der übrigen Zellen ist fein granuliert. Die untere Lage besteht aus 10—12 μ langen zylindrischen Zellen. Die Epidermis ist zusammen mit der Epitrichialschicht 24 μ dick. Am freien Rande einer jeden Hornschuppe befinden sich 1—2 Haare. In der Cutis ist die faserige Struktur bereits ausgeprägt.

Die Entwicklung der Schuppen der Säugetiere verfolgte WEBER (1891) an 2 Entwicklungsstadien von *Manis tricuspis*.

Bei einem 17 cm langen (Nasen-Schwanzspitze) Embryo sind nur Schuppenpapillen entwickelt, die einander dachziegelförmig überdecken, während die Bildung der Hornsubstanz erst beginnt:

«Die Lederhaut erhebt sich zu einer dreieckigen, dorso-ventral zusammengedrückten, mit ihrer Spitze schwanzwärts schauenden Papille, die das Niveau der Haut überragt. Sie ist von einer gleichmässig dicken Epidermis überzogen, deren tiefste Lage zylindrische Zellen hat mit länglichen Kernen, darauf folgen polygonale und kubische Zellen mit runden Kernen, endlich abgeflachte mit länglichen Kernen, die Farbstoffe noch aufnehmen. Erst darüber findet sich eine Lage dünner, verhornter Plättchen, in denen teilweise kein Kernrest mehr nachzuweisen war. Diese Verhornung war jedoch noch nicht auf der ganzen Dorsalfläche der Papille vor sich gegangen, sondern nur in einem unregelmässig umschriebenen, runden Felde im Centrum der Papillenoberfläche.»

«Ein Embryo von 30,4 cm. Länge wies insofern einen erheblichen Fortschritt auf, als es bei ihm bereits zur Bildung eigentlicher, wenn auch kleiner Schuppen gekommen war. Die Papille hatte verhältnissmässig wenig in Grösse zugenommen, hingegen bot der Epidermis-Überzug einen deutlichen Unterschied in seiner Dorsal- und Ventralfläche dar, insofern als letztere dünner war. Die Schuppe selbst, mit ihrer festgefügt Hornsubstanz beginnt in diesem Stadium erst etwas entfernter von der Basis der Papille. Im übrigen besteht die Schuppe in diesem Alter aus zahlreichen Lagen flacher Plättchen, von denen die oberflächlichsten die Kerne verloren haben: die tiefer gelegenen Zellen haben ihren polygonalen Charakter noch bewahrt, haben rundliche Kerne und sind teilweise durch Intercellularräume von einander geschieden. Ein Teil derselben, der von der Schuppenwurzel etwas entfernt liegt, hat auch feinste Pigmentkörner.»

Auf Grund dieser beiden Stadien schliesst WEBER, dass zunächst «eine starke papilläre Erhebung der Lederhaut besteht, deren Epidermisüberzug ganz allmählich Anlass gibt zur Bildung der eigentlichen Hornschuppe».

Die Schuppenentwicklung bei der Ratte (Albino von *Mus decumanus*) verläuft nach RÖMER (1896), anders als bei Reptilien, Vögeln, Schuppen- und Gürteltieren, denn die ersten Schuppenanlagen erscheinen hier nicht als einzelne Hauter-

höhungen, sondern als ringförmige parallele Falten um den ganzen Schwanz herum. Die Differenzierung der Schwanzhaut erfolgt bei Mäusen erst spät, denn bei einem 26 Tage alten Embryo sind weder Haar- noch Schuppenanlagen zu konstatieren, auch das Str. corneum ist nicht entwickelt. In den obersten zwei-drei Cutisschichten erfolgt gleich unter der Epidermis eine sehr rege Zellvermehrung; im Resultat erscheinen aber nicht die ersten Schuppenanlagen — die Cutispapillen, denn die Zellvermehrung erfolgt nicht an vereinzelt Stellen, sondern vollkommen gleichmässig um den ganzen Schwanz herum. Beim 27 Tage alten Embryo erscheinen die ersten Haaranlagen gesetzmässig angeordnet in gleichen Abständen voneinander um den Schwanz herum. In diesem Stadium ist das Str. corneum bereits entwickelt und zwischen den Haaranlagen haben sich in der Epidermis Einsenkungen gebildet, die die Cutiserhöhungen umschliessen. Letzteren kann man aber eigentlich noch nicht die Bedeutung von Cutispapillen zuschreiben, denn die Vermehrung der Cutiszellen ist auch jetzt noch eine allgemeine. Die ersten Haaranlagen entsprechen dem mittleren der unter dem Hinterrand der späteren Schuppe sitzenden Haare. Erst später erscheinen zu beiden Seiten dieses Haares, ein oder mehrere laterale Haare. Bei der weiteren Entwicklung bilden sich in der noch ununterbrochenen Hornschicht Einbuchtungen, genau an den Stellen, wo die mittleren Haare später durch die Haut dringen, wodurch die ganze Oberfläche der Hornschicht ein wellenförmiges Aussehen gewinnt. Zwischen den Haaranlagen, die allmählich eine immer schrägere Stellung einnehmen, beginnt die Cutis sich papillenförmig zu erheben, sie erstreckt sich faltenförmig über die Haare, um schliesslich grosse, um den ganzen Schwanz greifende ringförmige Falten zu bilden, die sich parallel zueinander, über das Niveau der Schwanzhaut erheben und zwischen denen sich die Haare befinden. Im Zusammenhange damit ist das Str. corneum nicht mehr überall von gleicher Dicke, auf den Hornringen oder Schuppen ist es dicker und zwischen den Falten, wo sich die Haare befinden dünner. Danach erfolgt an bestimmten Stellen auf den Hornringen eine noch recht undeutliche Aufteilung in einzelne Schuppen.

RÖMER hat auch die Schwanzhaut der Hausratte *Mus rattus* L. untersucht, die sich von der Schwanzhaut von *Mus decumanus* nur dadurch unterscheidet, dass die Cutispapillen hier flacher und gestreckter sind.

Über die phylogenetische Entwicklung der Säugetierschuppen sind laut REH die Ansichten geteilt. Die Hauptfrage ist, ob diese Schuppen durch Anpassung an eine bestimmte Aufgabe neu erworben, oder von den Vorfahren der Säugetiere übernommen worden sind. Die Vertreter der erster Auffassung leiten die Schuppenbildung von einer bestimmten Lebensweise ab. Wie bereits erwähnt, treten bei vielen Kletter- und Schwimmtieren Schuppen auf, und deshalb wird die Ansicht vertreten, dass gerade diese Fortbewegungsarten die Entwicklung der Schuppen gefördert haben. Gegen diese Annahme spricht aber der Umstand, dass nicht bei allen sich auf die erwähnte Art fortbewegenden Säugetieren Schuppen vorkommen, sondern nur bei primitiveren Ordnungen, wo eine Beschuppung nicht nur bei Kletter- und Schwimmtieren auftritt, sondern auch bei solchen, die sich durch Springen, Fliegen und auf andere Art und Weise fortbewegen. Man kann auch nicht annehmen, dass

die Beschuppung der Schwänze der Wühler durch Anpassung an ihre Wühlarbeit entstanden ist, denn weder der lange dünne Schwanz der Mäuse, noch der kurze des Maulwurfs kann beim Graben benutzt werden; deshalb kann die Beschuppung hierfür auch keinerlei Bedeutung haben. Häufig treten Schuppen unter dem dichten Haarkleide auf, z. B. bei *Myrmecophaga*, *Anomalurus* und *Sciurus*. Hier treten die Schuppen mit der Aussenwelt überhaupt nicht in Berührung, so dass ihre Entwicklung durch Anpassung an irgend eine Aufgabe vollkommen ausgeschlossen ist. Bei Insektenfressern treten Schuppen besonders häufig am rudimentären Schwanze auf, so z. B. beim Maulwurfe und Igel. Dieses bezeugt klar die rudimentäre Natur der Schuppen und spricht gegen die Auffassung einer Neuerwerbung der Schuppen bei Säugetieren.

In manchen Fällen kann man aber die Schuppen dennoch als vorteilhafte Bildungen ansehen, wie z. B. die grossen Schuppen auf der ventralen Schwanzseite von *Anomalurus*, GERVAIS, BÜTTIKOFER und WEBER sehen sie als Stützorgane an, die von Stachelschwanzhörnchen als Stegeisen benutzt werden. Fraglos wird die Haut durch Beschuppung an der Fussohle und der ventralen Zehenseite von Verletzung geschützt. Besonders wichtig ist dies für Wühler, deren Füsse ja tatsächlich auch gut beschuppt sind. SCHUMACHER sieht die gut entwickelte Beschuppung der Ohrmuscheln des Schneehasen als Kälteschutz an.

Es seien hier anschliessend die verschiedenen Ansichten über die Phylogenese der Säugetierschuppe kurz angeführt.

LECHE (1874): «Wie scheinbar launenhaft, d. h. nicht durch die Lebensweise erklärbar das Vorkommen der Schuppen ist, erhellt aus folgenden Tatsachen: *Ptilocerus* hat Schuppen, der dieselbe Lebensweise führende intime Verwandte *Tupaja* entbehrt der Schuppen. *Tarsius fuscomanus* hat deutliche Schuppen am behaarten Schwanze, bei *Tarsius spectrum* fehlen sie vollständig am fast kahlen Schwanze. Bei *Petrogale penicillata* und *Macropus ruficollis* trägt der dicht behaarte Schwanz Schuppen, während solche den ebenfalls behaarten Schwänzen anderer *Macropus*-Arten fehlen.»

Bei der Untersuchung der Beschuppung und Behaarung der Säugetiere kam WEBER (1892) zur Schlussfolgerung, dass die Schuppen primär auftreten und die Anordnung der Haare bestimmt haben. In der letzten Ausgabe von «Die Säugetiere» (1927) schreibt er: «Die weite Verbreitung der Schuppen, namentlich bei primitiven Säugern, wie *Marsupialia*, *Insectivora*, *Rodentia*, *Xenarthra*, *Nomarthra*, zeugt dafür, dass sie ein Erbteil schuppenträgender Vorfahren sind. Dafür spricht auch, dass sie meist im Zustande der Rückbildung sich befinden und oftmals nur noch embryonal zum Ausdruck kommen.»

Über die Phylogenie der grossen Schwanzschuppen von *Anomalurus* äussert sich WEBER (1891) wie folgt:

«Doch wenn diese Schuppenbildung auch eine, für dieses Tier besonders

zweckmässige und demgemäss specialisierte Einrichtung ist, so kann ich mir nicht vorstellen, dass dieselbe ganz neu, ohne ererbte Basis, sich sollte entwickelt haben. Gerade der Schwanz ist der Ort, wo meiner Meinung nach die Säugetierhaut noch Reste der früher allgemeineren Schuppenbekleidung bewahrt hat. Bei *Anomalurus* sind diese zu specialisierten Organen fortentwickelt; bei anderen Säugetieren finden sich Reste in anderer Form.

de **MEIJERE** (1893) hat die Anordnung der Haare bei Säugetieren untersucht und ist auch zu dem Ergebnis gekommen, dass die Schuppen primär auftreten und die Anordnung der Haare bestimmen. «Hierbei meine ich, die Gruppenstellung der Haare als solche durch das Bestehen eines Schuppenkleides erklären zu können. Im Laufe der Zeit schwand dies meist ganz, nur hier und da hinterlies es noch sparsame Reste. In zahlreichen Fällen behielten die Haare jedoch noch eine Anordnung, welche ursprünglich durch die Schuppen gegeben wurde.»

REH (1894): «Die Schuppen der Säugetiere sind als solche keine Anpassungen, sondern müssen als ererbte Bildungen angesehen werden. In einzelnen Fällen indes haben sie sich als nützliche Organe erhalten, bezw. die Grundlage abgegeben zu speciellen Anpassungen.»

RÖMER (1893) weist darauf hin, dass die Haaranlagen auf dem Schwanz von Rattenembryonen vor den Schuppen in einer sehr gesetzmässigen Anordnung auftreten. Er nimmt daher an, dass diese Anordnung nicht von den jetzt auftretenden Schuppen bestimmt worden ist, sondern von den längst verschwundenen der ältesten Vorfahren. Er schreibt hierzu:

«Sie haben aber einmal an Bedeutung und Entwicklung verloren, aus welcher Zeit die Haare ihr Recht herleiten, sich früher anzulegen, sind dann wieder in den Vordergrund getreten und mussten ihre alte Anordnung wieder einnehmen, welche die Haare so schön bewahrt hatten. Die heutigen Schuppen des Rattenschwanzes können nicht als alte Erbstücke der reptilienähnlichen Vorfahren betrachtet werden, sondern ähnlich wie bei *Anomalurus*, modifizierte Gebilde sein, die sekundäre Abänderung erfahren haben.» **RÖMER** sieht die heutige Schuppe als Ergebnis der Anpassung an, da sie z. B. «für den Schwanz als Greif- und Schutzorgan vorteilhafter waren als die weniger feste Haarbekleidung.»

GEGENBAUR (1898): «Die Verbreitung jener Integumentgebilde bei den Säugetieren und zwar in niederen Abteilungen derselben, lässt in ihnen nicht für jede Gattung etwa bloss selbständig erworbene Anpassungen erkennen, wenn vielleicht auch ihre bedeutende Ausbildung bei manchen Nagern (wie z. B. am Schwanz des Bibers und mehr an der Ventralfläche des Schwanzes von *Anomalurus*) aus funktionellen Beziehungen hervorgegangen sein mag. Der Umstand, dass die Schuppen hier auch Haare tragen können, spricht für das für die Säugetiere höhere Alter der Behaarung und für sekundäre Entstehung dieser Schuppen.» **GEGENBAUR** findet, dass die Schuppen von *Myrmecophaga tamandua* und *Manis* eine grössere Ähnlichkeit mit Reptilschuppen aufweisen.

WIEDERSHEIM (1906): «Die Haare müssen sich auf Grund eines ursprünglichen Schuppenkleides entwickelt haben. Auf, bezw. hinter den Schuppen haben sich erst sekundär die Haare entwickelt und gelangten zu fortschreitender Ausbildung, während die Schuppen sich allmählich zurückbildeten. Es kann wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass den, aus primitiven, beschuppten Reptilien hervorgegangenen Ursäugetern neben einer spärlichen Behaarung auch noch ein ausgedehntes Schuppenkleid zukam.»

BÜTSCHLI (1921): «Es wurde jedoch noch keine Übereinstimmung darüber erzielt, ob sich diese Schuppengebilde genetisch von denen der Sauropsiden ableiten lassen. Mir ist es wahrscheinlicher, dass es sich nur um analoge Bildungen handelt.»

PLATE (1922.): «Dass wir es hier mit altererbten Bildungen, nicht mit neuerworbenen Anpassungen zu tun haben, geht aus ihrer weiten Verbreitung besonders bei primitiven Ordnungen und bei ganz verschiedener Lebensweise hervor. Auch daraus, dass nahe verwandte Arten trotz gleicher Lebensweise sie besitzen oder nicht.» So ist z. B. auf Bäumen lebende *Myrmecophaga tamandua* am Schwanz geschuppt, während bei *Myrmecophaga didactyla* hier keine Schuppen auftreten, trotzdem die gleiche Lebensweise eingehalten wird.

BOAS (1931): «Ob die Schuppen Neuerwerbisse der Säugetiere sind, oder ob sie zu den Gebilden gehören, welche die Säugetiere von den Reptilien übernommen haben, ist unsicher.»

Man sieht, dass der grösste Teil der angeführten Forscher die jetzigen Schuppen der Säugetiere als von deren Vorfahren ererbt ansehen. Im Zusammenhange hiermit entsteht die Frage, ob die Schuppen direkt oder indirekt, den Annahmen von WEBER und RÖMER entsprechend, von den Reptilien übernommen worden sind. RÖMER schreibt: «Nur das Vermögen der Haut solche Papillen und Schuppen zu entwickeln ist das von den Reptilien ererbte.»

Völlig entgegengesetzter Meinung ist REH: «Also nicht auf Grund einer Anlage der Haut oder von ererbten Papillen haben die Ursäuger allgemein ein Schuppenkleid angelegt, sondern sie haben es als etwas Fertiges von ihren Vorfahren übernommen.» Dabei sieht REH nicht etwa die heutigen Reptilien als Vorfahren der Säugetiere an, sondern vielmehr die Proreptilien.

I. Material und Technik.

Die Schnauzenspitze-Scheitel-Länge unseres *Anomalurus*-Embryo beträgt im fixierten Zustande 3 cm. Der Körper (Textabb. 3) ist völlig nackt, die Haare sind noch nicht durch die Haut gedrungen, die Tasthaare hingegen sind schon recht lang. Die Krallen sind gut entwickelt, auch die Ohrmuschel ist vollkommen ausgebildet, die Augenspalte ist dagegen noch nicht ganz verwachsen. Die Flughaut ist gut ausgebildet. An der ventralen Schwanzseite, ca $\frac{1}{5}$ der Schwanzlänge von der Schwanzwurzel entfernt, befinden sich alternierend in zwei Längsreihen angeordnete Hauterhöhungen, welche auf der Photographie wie weisse Flecken wirken (Tafelabb. 1 u. 2). Es sind dies die Anlagen der grossen Schwanzschuppen von *Anomalurus*; im ganzen 14 an der Zahl. In der Richtung zum Schwanzende werden diese Erhöhungen kleiner und undeutlicher. Diese Reihen reichen nach hinten bis über die

Hälfte der Schwanzlänge, obwohl dieser Schuppenapparat bei erwachsenen Tieren bekanntlich nur das erste Schwanzdrittel bedeckt. Am Schwanzende befindet sich ein gestielter eiförmiger Schwanzknopf.



Abb. 3. *Anomalurus (erythronotus?)*. Embryo. $\times 1,1$

Die die Schuppenanlagen aufweisende Schwanzpartie unseres Embryo wurde in Paraffin mit dem Schmelzpunkt von 56—58° eingebettet. Die Schnittdicke betrug 6 μ , wobei die proximalen und distalen Schuppenanlagen quer, die mittleren hingegen in der Längsrichtung geschnitten wurden. Die Schnitte wurden mit Haematoxylin und Eosin, sowie nach MALLORY'S Dreifarbenmethode gefärbt. Die Dicke der einzelnen Hautschichten und die Zellengröße wurden mit ZEISS'S Okularmikrometer gemessen.

II. Histologie der embryonalen Schuppen.

In seiner Arbeit «Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*» liefert WEBER (1891) einige Daten über die Histologie der adulten Schwanzschuppen von *Anomalurus Beacroftii*:

Zunächst haben wir es mit einer Hornbildung zu tun, von ziemlicher Dicke...

Die Schuppe «entwickelt sich aus einem epidermoidalen Überzuge sehr langgestreckter Lederhautpapillen, deren Spitze nach hinten sieht und nur wenig über das Niveau der Haut herausragt. Die Epidermis hat den gewöhnlichen Bau: die oberflächliche Lage ihrer saftreichen Zellen geht über in verhornte, abgeflachte Zellen, teilweise pigmenthaltig, die allmählich zu feinsten, festverbundenen Plättchen werden, in denen ein Kernrest noch nachzuweisen ist, nur in der alleroberflächlichsten Lage war teilweise kein Kernrest mehr zu entdecken. Die Hauptmasse der Hornschuppe endet abrupt, nur ihre tiefste Lage setzt sich auf die folgende Schuppe fort. Sind die Schuppen dort getroffen, wo sie nicht genau

aneinander schliessen, so liegt zwischen zwei Schuppen ein Stückchen Haut, überzogen von einer dünnen Hornlage, mit einzelnen Haaren, und wulstartig über die Basis der nächstfolgenden Schuppe sich erhebend.»

WEBER konnte auch einen Embryo von *Anomalurus (Pelii?)* auf die Histologie der entstehenden grossen Schwanzschuppen untersuchen. Ihm lag aber ein bedeutend älteres Stadium als uns vor, und zwar von 11,7 cm. Gesamtlänge: «von Nasenspitze bis zum Anus», (unser Embryo misst hier nur 9,3 cm). Dementsprechend findet der Autor keinen grossen Unterschied im Vergleich mit dem erwachsenen Zustand, obwohl es sich hier um eine andere Species handelt:

«Die langgestreckten niedrigen Papillen sind ebenso deutlich, nur ist die, der epidermoidalen Matrix aufgelagerte Hornsubstanz erst in ihrem Beginne.»

Auf Längs- und Querschnitten durch den Schwanz unseres A. (erythron?)-Embryo sieht man, dass sich bereits annähernd bilateralsymmetrische Bindegewebpapillen gebildet haben (Tafelabb. 3. u. 5). Tief in diese Papillen hinein erstrecken sich die schrägverlaufenden zylindrischen epithelialen Haarscheiden der zu Dreiergruppen angelegten Haarkeime. Die mittlere dieser sich im Papillens stadium befindenden Haaranlagen ist am längsten und dicksten. Nach den Längsschnitten zu urteilen, befinden sich die Durchbruchstellen der Haare direkt hinter der künftigen kaudalen Schuppen spitze.

In der Schuppenregion fällt zunächst auf, dass die Epidermis nicht nur an den Schuppenanlagen, sondern auch an der ganzen ventralen Schwanzseite, sich hinsichtlich ihrer Dicke und ihres Aufbaus stark von der die Schwanzseiten und den Schwanzrücken bedeckenden Epidermis unterscheidet. So ist die Epidermis der ventralen Seite mindesten 3 mal so dick als an den anderen Schwanzstellen; sie besteht aus drei, stark unterschiedlichen Schichten: der basalen, der mittleren und der äusseren Schicht.

Die basale, von Haematoxylin intensiv-violett gefärbte Schicht besteht aus einer Lage zylindrischer Zellen (Stratum cylindricum). Die Schichtdicke beträgt 17,2—19,4 μ . Stellenweise sind die Zellgrenzen sehr gut wahrnehmbar. Die Zellkerne, deren Höhe 9,1 μ und deren Breite 3,4 μ beträgt, sind senkrecht zur Epidermisoberfläche gerichtet. — In der ganzen zylindrischen Schicht liegen die Zellkerne direkt nebeneinander, denn ihre Breite fällt fast mit der Zellbreite zusammen. Nur in vereinzelt Zellen befinden sich runde Kerne.

Die mittlere Schicht der Epidermis, das Str. spinosum, besteht aus hellen blasenförmigen Zellen, die in 2—4 unregelmässigen Lagen

angeordnet sind. Die Grösse und auch die Form dieser Zellen variiert sehr stark: stellenweise sind sie sehr hoch, haben runde Zellkerne am distalen Ende und sind senkrecht zur Oberfläche der Epidermis angeordnet, stellenweise sind sie wiederum flach, haben ovale Kerne und liegen parallel zur Epidermisoberfläche.

In der oberen Schicht, dem Str. corneum, ist die Zellstruktur nicht mehr zu erkennen. Es besteht aus flachen Hornplättchen, die wellenförmig gebogen übereinander liegen, wodurch das Str. corneum ein geschichtetes Aussehen erhält. Stellenweise lösen sich in unseren Präparaten die oberen Hornschichten von der Haut ab.

Die Epidermis der übrigen Schwanzhaut ist sehr dünn, sie erreicht nur eine Dicke von 15,7 μ . Eine ausgeprägte Sonderung in drei typische Schichten ist nicht mehr wahrnehmbar. Die Zellen der unteren Schicht sind viel flacher (ca 6,3 μ), mit runden, ovalen und sogar kubischen Zellkernen. Die Zellen des Str. spinosum liegen in 3—4 Lagen parallel der Epidermisoberfläche; die Zellkerne sind hier oval bis länglich und werden durch Haematoxylin intensiv violett gefärbt; sie liegen am unteren Zellrande. In den oberen Lagen werden die Zellen immer flacher und ihre Grenzen schwinden, so dass die obere Schicht der Epidermis eine typisch geschichtete Struktur hat, mit wenigen stark gestreckten Zellkernen. Auch an den Schwanzseiten sieht man hie und da kleine Haaranlagen.

Das Corium ist hier nicht in eine kompakte und eine lockere Schicht aufgeteilt, sondern besteht aus vereinzelt Bindegewebsfasern mit auffallend kleinen Kernen.

Bei der Beschreibung der Schuppenanlagen selbst (Tafelabb. 4, 6, 7) ist zu erwähnen, dass die Epidermis gerade über der Schuppenanlage am dünnsten ist. Ihre Dicke beträgt hier nur 33,7 μ , während an den Seiten der Schuppenanlagen sie nach unten zu immer dicker wird (beson'ers gut auf Querschnitten wahrnehmbar), um endlich an der Stelle, wo sich die Schuppenanlagen über das allgemeine Niveau zu erheben beginnen, ihre grösste Dicke von 54,4 μ zu erreichen. Diese ziemlich bedeutende Dickenvariation der Epidermis hängt hauptsächlich vom Str. spinosum, teilweise aber auch von der Dickenvariation des Str. corneum ab. Über den Schuppenanlagen ist das Str. spinosum nur 14 μ dick, seine Zellen sind hier kleiner und flacher und in nur 2—3 Lagen angeordnet, während es an seiner dicksten Stelle 28,6 μ erreicht und aus 3—4 Lagen grosser, hoher Zellen besteht. An den Seiten der Schuppenanlagen ist das Str. corneum 6,3 μ dick, es ist ca 3 mal dicker als über den Schuppenanlagen. Seine Schichten lösen sich von der Haut ab.

In den Schuppenanlagen befindet sich unter der Epidermis je eine gut entwickelte Coriumpapille, die aus sehr vielen länglichen unregelmässig angeordneten Zellkernen und einem festen und feinen Bindegewebsgeflecht besteht. Rings um das Haar sind die Zellkerne und die Fasern konzentrisch angeordnet. Diese kompakte Bindegewebschicht kann in der Mitte der Papille sogar bis 235μ dick sein und geht ohne irgendwelche scharfe Abgrenzung in die untere, lockere Bindegewebsmasse über, in welcher viel weniger Zellkerne und Fasern auftreten. Im lockeren Bindegewebe trifft man, ungefähr in der Mitte der Schuppenanlage Blutgefässe und Muskeln in Quer- und Längsschnitt an.

Zwischen der ventralen und der seitlichen Epidermis besteht eine ziemlich scharfe Grenze, und zwar was die Dicke und Struktur anbelangt. Die typisch dicken Epidermisschichten: das Str. cylindricum und das Str. spinosum, hören plötzlich auf, und in der unteren Zellschicht der Epidermis, die sich intensiv im Mallory Gemisch mit Säurefuchsin und Orange färbt, kann man weder einzelne Zellen noch Zellkerne unterscheiden. An dieser Stelle liegen ihr die Zellen und Zellkerne des kompakten Corium fest an (die auch intensiv gefärbt sind). Die Zellen des Str. spinosum sind viel flacher geworden; die Kerne erscheinen länglich und nehmen Säurefuchsin und Orange gierig an. In den oberen Lagen sind die Zellwände nicht mehr wahrnehmbar, hier tritt bereits eine Schichtung auf. Diese Epidermisstruktur erstreckt sich über eine gewisse Strecke, die man als «Übergangszone» bezeichnen könnte. Weiterhin schliesst sich ihr die bereits beschriebene «Seitenepidermis» an. Es ist zu bemerken, dass auch in der Mitte der ventralen Schwanzfläche, zwischen der rechten und linken Anlagenreihe, diese «Übergangszone» manchmal auftritt. Wohl entspricht sie hier kaum dieser Bezeichnung, denn zu beiden Seiten dieser Übergangszone befindet sich die dicke ventrale Epidermis.

Auf der quer durch die Schuppenanlage gelegten Schnittserie sieht man, dass die Epidermis von der Anlagenmitte in der Richtung zum vorderen und hinteren Schuppenrande ihre Struktur nicht verändert, während die Dicke der mittleren Schicht deutlich variiert. Besonders dick ist diese Schicht am hinteren Schuppenrande hinter der Stelle, an der später die freien Haarenden auftreten. Hier ist sie ebenso dick wie an den beiderseitigen Sohlengrenzen der Schuppenanlage.

Am Vorder- und Hinterrande der Schuppenanlage wird die kompakte Coriumschicht allmählich immer dünner und ihre Abgrenzung von der lockeren Bindegewebsmasse immer ausgesprochener. Die Bin-

degewebsfasern der kompakten Schicht werden gröber und erstrecken sich stellenweise wellenförmig mehr oder weniger parallel der Epidermisoberfläche. Auch in dieser Schicht sind die Zellkerne länglich geworden und liegen parallel der Epidermisoberfläche. An der künftigen Haardurchbruchstelle ist diese Schicht nur 54μ dick, also viermal dünner als in der Papillenmitte, und erreicht zwischen je zwei Schuppenanlagen der Längsreihe ihre geringste Dicke von $21,5 \mu$. Die Zellkerne und Fasern der lockeren Bindegewebsmasse liegen hier annähernd senkrecht zur Oberfläche der Epidermis.

Eine Untersuchung der Schnittserien von proximalen zum distalen Schwanzende zeigt, dass die Schuppenanlagen in distaler Richtung immer kleiner, die sie überdeckende Epidermis dünner und die Bindegewebspapillen niedriger werden.

Bei mittleren Schuppen ist die Epidermis über den mittleren Haaranlagen nur 22μ dick, während über den proximalen Anlagen sie hier $33,7 \mu$ erreicht. Die Zellen des Str. cylindricum sind etwas niedriger geworden, und erreichen $13,7 \mu$ (proximale Anlagen — $17,2 \mu$); die Dicke des Str. spinosum dagegen beträgt nur $5,7 \mu$, indem es um die Hälfte dünner geworden ist, als in den proximalen Anlagen. Die Zellen des Str. spinosum sind abgeflacht und besitzen längliche Zellkerne. Sie sind in 2 alternierenden Reihen parallel der Epidermisoberfläche angeordnet.

Es scheint, als ob hier das die Papillen bildende kompakte Bindegewebe weniger Fasern enthält als in den proximalen Anlagen, und dass daher das Fasergeflecht ein lockereres ist. Die Papillen sind niedriger geworden, sie erreichen an den Anlagestellen der Schuppen nur 150μ (an den proximalen Anlagen 235μ).

Das Str. cylindricum der Epidermis wird in der Richtung von der Mitte der Schuppenanlage zu ihrem vorderen Rande hin allmählich immer dünner, um am cranialen Schuppenrande die minimale Dicke von $12,6 \mu$ zu erreichen. Das Str. cylindricum ist hier nur $6,9 \mu$ dick und nur schwer vom Str. spinosum zu unterscheiden. Die ganze obere Schicht besteht aus stark abgeflachten Zellen, die sich kaum noch voneinander abgrenzen. Hier tritt die bereits beschriebene Übergangszone auf, die, wie erwähnt, sehr intensiv Kernfarben annimmt. Nach dieser Übergangszone wird die Epidermis in ihren oberen Schichten wiederum allmählich dicker. Diese Dickenzunahme steigert sich bis zum hinteren Rande der nächsten cranialen Schuppe um hier ihre maximale Dicke von $38,3 \mu$ zu erreichen. Hier sind alle Epidermisschichten gut entwickelt. Das Str. spinosum besteht aus 4—5 Lagen grosser, heller, blasenförmiger oder polygonaler Zellen mit runden Zellkernen.

Auf Querschnitten durch die distale Region der Schuppenreihen sind die Schuppenanlagen kaum wahrnehmbar, indem sie sich wenig oder überhaupt nicht über das Niveau der ventralen Schwanzfläche erheben, obwohl hier die Bindegewebspapillen sehr niedrig sind. Nur die relativ dicke Epidermis und die gesetzmässige Anordnung der Haare sprechen hier für das Vorhandensein von Schuppenanlagen.

Auf dem Querschnitt durch die Mitte der distalen Schuppenanlage, der ungefähr durch das proximale Ende des mittleren Haares führt, sieht man, dass die Epidermis hier noch dünner entwickelt ist, als über den mittleren Schuppenanlagen. Ihre Dicke beträgt hier nur $13,7 \mu$. Die Zellen des Str. cylindricum sind nur $6,5 \mu$ hoch, die des Str. spinosum sind stark abgeflacht. An den beiden Seiten der Schuppenanlage hingegen ist, wie bereits für die proximale Schuppenanlage erwähnt, die Epidermis dicker. Ihre Dicke erreicht $20,0 \mu$; die Zellen des Str. cylindricum sind hier 2 mal höher als am Anlagengipfel.

Endlich sei erwähnt, dass auch an den distalen Schwanzseiten die Epidermis dünner ist als an entsprechenden Stellen des proximalen Schwanzabschnittes. Ihre Dicke beträgt $9,4 \mu$. Hie und da treten an der Epidermis der Schwanzseiten vereinzelt Verdickungen auf, in denen das Str. cylindricum und Str. spinosum besser entwickelt ist. Es sind dies Anlagestellen der Haare. Seitlich, unweit der ventralen Schwanzseite befindet sich je eine grössere Haaranlage.

Es sei mir gestattet, meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. N. G. LEBEDINSKY, meinen tiefempfundenen Dank für manchen mir während meiner Arbeit erteilten wichtigen Ratschlag und Hinweis auszusprechen.

III. Besprechung der Befunde.

Es fällt schwer nach den Untersuchungen an einem einzigen Objekt irgendwelche bestimmte Parallelen zwischen der Schuppenentwicklung bei Säugetieren und Reptilien zu ziehen. Trotzdem konnte beim Vergleich der Schuppenanlagen von *Anomalurus* mit den entsprechenden Entwicklungsstadien von Schlangen- (nach KERBERT, 1870) und Eidechschuppen (nach MAURER, 1895) eine auffallende Ähnlichkeit im Bau der Epidermis konstatiert werden, und zwar betr. das Str. Malpighi, d. h. das Str. cylindricum + Str. spinosum, nach unserer Bezeichnung. Auch bei Reptilien besteht bekanntlich die basale Schicht der Epidermis aus zylindrischen Zellen und über dieser Schicht befinden sich 2—3 Lagen rundkerniger Zellen,

die ihrer Form nach genau den Zellen des Str. spinosum der Schuppenanlage bei *Anomalurus* entsprechen. Die oberen Schichten der Reptilienepidermis dagegen, welche bekanntlich periodisch bei der Häutung abgeworfen werden, unterscheiden sich scharf von den entsprechenden Schichten der Säugetiere.

Vergleicht man nun die Schuppenanlagen von *Anomalurus* mit denjenigen von *Manis* (WEBER) und *Dasyypus* (KERBERT), so fällt auch hier die grosse Ähnlichkeit im Bau der Epidermis auf. Die untere Epidermisschicht besteht bei diesen drei Tierformen aus zylindrischen Zellen. Bei *Manis* und *Dasyypus* breiten sich darüber mehrere Zellenlagen aus, von denen die unteren ovale und polygonale Zellen mit ovalen Kernen führen; die Zellen der oberen Lagen werden dagegen zusehends abgeplatteter und haben längliche Kerne. Diese Lagen entsprechen dem Str. spinosum bei *Anomalurus*. Darüber befindet sich bei *Manis* und *Anomalurus* eine aus dünnen Hornplättchen bestehende Schicht.

Die Bindegewebpapillen des *Anomalurus* unterscheiden sich recht stark von denen des *Dasyypus*, indem beim ersteren die Bindegewebsfasern keinen senkrecht zur Oberfläche gerichteten Verlauf aufweisen.

Die Schuppenanlagen am Schwanz des *Anomalurus* stellen verschiedene Entwicklungsstadien dar. Die proximalen Anlagen sind grösser, ihre Bindegewebpapillen höher und die sie bedeckende Epidermis dicker; die distalen Anlagen hingegen kleiner, ihre Papillen niedriger und deren Epidermis dünner. Betrachtet man die entsprechenden Schwanzschuppen des erwachsenen Tieres, so sieht man, dass auch hier die cranial gelegenen Schuppen besser entwickelt (d. h. grösser) sind als die distalen. Möglicherweise haben sich die kräftigeren proximalen Schuppen als Steigapparat phylogenetisch zuerst modifiziert. In diesem Falle würde das Tempo der Schuppenontogenese des *Anomalurus* die Phylogenese deutlich wiederholen.

Die interessante Feststellung, dass die beiden Schuppenreihen des «Steigeisenapparates» bei unserem Embryo mehr als die Hälfte der Schwanzlänge einnehmen verdient ebenfalls einige Bemerkungen. Da beim erwachsenen Tier dieser Apparat sich nur auf das vordere Schwanzdrittel erstreckt, so könnte seine grössere Ausdehnung auf unserem Embryonalstadium vielleicht die einfache Folge des raschen Wachstums des Proximalabschnittes des Schwanzes sein; welcher Vorsprung dann auf späteren Stadien durch raschere Längenzunahme der Distalregion wettgemacht wird. Es könnte aber daneben der von uns beschriebene Embryonalzustand eine Reminiszenz an das einschlägige Verhalten bei Vorfahren sein, welche möglicherweise

einen stärker in die Länge ausgebildeten (wenn auch die gleiche Schuppenzahl tragenden) «Steigeisenapparat» besaßen.

Man findet nach REH beim erwachsenen *Anomalurus* ausser der typischen ventralen Schuppengruppe kleinere Schuppen an der ganzen Schwanzperipherie. Wie bereits erwähnt, sind von diesen Schuppen bei unserem Embryo noch keine Spuren vorhanden. Da es keinem Zweifel unterliegt, dass die kleinen Schuppen vom gleichen phyletischen Alter wie die grossen sind, so liegt hier ein deutlicher Fall der ontogenetischen Heterochronie vor, indem der «Steigeisenapparat» der grossen Schuppen als sicher progredientes Organ den rudimentären kleinen Schuppen in seiner embryonalen Anlage und Entwicklung bedeutend voraneilt.

Eine weitere Frage wäre, wie sich die grossen Schwanzschuppen des *Anomalurus* phylogenetisch entwickelt haben. Nimmt man an, dass der Schwanz des *Anomalurus* anfangs, ebenso wie bei anderen Nagern, durchweg mit kleinen Schuppen bedeckt gewesen ist, die ja auch noch heute an der ganzen übrigen Schwanzperipherie des *Anomalurus* unter der dichten Behaarung auftreten, so können die grossen Schuppen der ventralen Schwanzseite phylogenetisch nur entweder auf dem Wege der Differenzierung oder Konkreszenz entstanden sein. Im ersten Falle wäre jeweils jede grosse Schuppe durch verstärktes Wachstum einer einzigen kleinen entstanden. Im zweiten Falle dagegen hätten sich die grossen Schuppen durch Verschmelzung mehrerer kleiner Schuppen gebildet. Unsere embryologische Befunde sprechen zu Gunsten der Differenzierung.

IV. Zusammenfassung.

Zu meiner Verfügung stand nur ein einziger, ziemlich entwickelter *Anomalurus*-Embryo, dessen Körper bis auf die ziemlich langen Tastaare völlig nackt war. Ventral auf dem Schwanz dieses Embryo befanden sich die Anlagen der grossen Schwanzschuppen, welche sich in zwei alternierenden Längsreihen distal bis über die Hälfte der Schwanzlänge erstreckten. Diese vierzehn Anlagen wurden zum distalen Schwanzende hin ständig kleiner und undeutlicher.

Die Schuppenanlagen bestehen aus einer gut ausgebildeten, fast bilateral-symmetrischen Bindegewebspapille, die von einer relativ dicken Epidermisschicht bedeckt ist. Am hinteren Rande einer jeden Schuppenanlage befinden sich Haaranlagen in einer Dreiergruppe angeordnet. Diese Coriumpapille besteht aus kompaktem Bindegewebe. Es sind hier zahlreiche längliche Zellkerne und feine, zwischen den Zellkernen ein dichtes Geflecht bildende Bindegewebsfasern vorhanden.

In der Epidermis unterscheidet man drei deutlich voneinander abweichende Schichten, und zwar in der Richtung zur Oberfläche: das Stratum cylindricum, Str. spinosum und Str. corneum. Eine Epitrichialschicht, sowie Pigmentzellen sind nicht vorhanden. An der ganzen ventralen Schwanzseite in der Grossschuppenregion besitzt die Epidermis den gleichen Bau wie in den Schuppenanlagen. An der übrigen Schwanzperipherie ist die Epidermis dagegen dünner und sind die genannten drei Schichten nur schwer oder garnicht einzeln zu unterscheiden. Zwischen der dicken ventralen und dünnen seitlichen Epidermis befindet sich die Übergangszone; diese nimmt beim färben nach MALLORY eine kräftige orangerote Färbung an, was von einem intensiven Verhornungsprozess nicht nur im Str. spinosum, sondern auch sogar im Str. cylindricum zeugt. Solche Übergangszonen befinden sich auch zwischen den Schuppenanlagen. In der dicken Epidermis der ventralen Schwanzseite treten wiederum dünnere und dickere Stellen auf, und zwar ist die Epidermis über den Schuppenanlagen dünner, an ihrer Basis jedoch, d. h. an der Stelle, wo der Schuppenkeim sich über das Niveau der allgemeinen Schwanzoberfläche zu erheben beginnt, dicker. Diese Dickenvariation der Epidermis hängt hauptsächlich von der Dicke des Str. spinosum und auch des Str. corneum ab. Die zwischen den Schuppenanlagen einer und derselben Längsreihe liegende Übergangszone fällt in den Längsschnitten besonders gut auf. Nach dieser Zone folgt dann wiederum dickere Epidermisschicht.

Die Schuppenanlagen unseres Embryo stellen verschiedene Entwicklungsstadien dar, und zwar liegen die primitiveren Anlagen mehr distal und die fortgeschritteneren weiter proximal.

Die Histologie der Schuppenanlagen von *Anomalurus*, besonders in ihren epidermalen Teilen, zeigt grosse Ähnlichkeit mit derjenigen der Hornschuppen von *Manis* und *Dasypus*.

Auf Grund der relativ stärkeren (als bei Adulten) Ausdehnung der ventralen Schuppenreihen am embryonalen Schwanz wird die Möglichkeit in Erwägung gezogen, dass die Vorfahren von *Anomalurus* einen längeren, wenn auch von der gleichen Schuppenanzahl gebildeten, Steigapparat besessen haben.

Da anzunehmen ist, dass die kleinen Schuppen der ganzen Schwanzperipherie vom gleichem phyletischen Alter wie die grossen Steigschuppen sind, so liegt in der Tatsache des Fehlens irgendwelcher Anlagen der kleinen Schuppen auf vorliegendem Embryonalstadium, ein deutlicher Fall der ontogenetischen Heterochronie vor.

Die einfache Anlage der grossen Schuppen von *Anomalurus* spricht zu Gunsten der Annahme, dass jede Steigschuppe dieser

Tiergattung auf dem Wege der Differenzierung jeweils einer einzigen gewöhnlichen kleinen Schuppe entstanden ist.

Für die phyletische Entstehung der Säugetierschuppe liessen sich aus der Untersuchung des vorliegenden Stadiums keine neuen Winke gewinnen. Es sei jedoch hervorgehoben, dass gegen die Auffassung REH's, dass die Säugerschuppen «als etwas Fertiges» von reptilähnlichen Vorfahren übernommen wurden, das Auftreten der Schuppen an solchen Körperteilen spricht, welche, (wie z. B. die Ohrmuscheln) bei Säugervorfahren (gleichwohl ob Proreptilien oder Reptilien) überhaupt nicht vorhanden waren. Die Schuppen konnten sich an diesen, nur den Säugetieren eigenen Körperteilen entwickeln, weil die Haut auch hier schuppenbildende Potenzen mitbekommen hatte.

LITERATUR.

- ALSTON, E. R., On Anomalurus, its Structure and Position. Proc. Zool. Soc. London, 1872.
- BOAS, J., Schuppen der Reptilien, Vögel und Säugetiere. Handbuch d. vgl. Anatomie d. Wirbeltiere v. BOLK u. a. I. Bd., 1931.
- BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vgl. Anatomie. I. Bd., Berlin, 1921.
- CUVIER, G., Vergleichende Anatomie. II. Bd., Leipzig, 1809.
- EMERY, C., Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. 8, 1893.
- FLOWER, W. H. and R. LYDEKKER, An Introduction to the Study of Mammals. London, 1891.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig, 1898.
- GIEBEL, C. G., Die Säugetiere. Leipzig, 1859.
- HIETEL, FR., Schuppenförmige Profilierung der Hautoberfläche des Hundes. Anat. Anz. 49, 1916.
- KERBERT, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. 13, 1877.
- KRAUSE, W., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. O. HERTWIG'S Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 2. Bd., 1. Teil, 1906.
- LECHE, W., Säugetiere. BRONN'S Klassen und Ordn. des Tierreichs, 6. Bd., 5. Abt. 1874 — 1900.
- LEYDIG, FR., Über die äusseren Bedeckungen der Säugetiere. Arch. Anat. Phys., Leipzig, 1859.
- MAURER, FR., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig, 1895.
- de MEIJERE, J. C. H., Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jb. 21, 1894.
- MILNE-EDWARDS, H., Physiologie et Anatomie comparée. T. X, Paris, 1872.

- OGILBY, W., Remarks upon *Chironectes yapoek*. Proc. Zool. Soc. London, Pt. I, 1863.
- OWEN, R., Anatomy of Vertebrates, Vol. 3., London, 1868.
- PAGENSTECHEK, H. A., Allgemeine Zoologie, 4. Teil, Berlin, 1881.
- PLATE, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, I. Teil, Jena, 1922.
- REH, L., Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 29, 1895.
- RÖMER, FR., Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz. 8, 1893.
- RÖMER, FR., Studien über das Integument der Säugetiere. I. Die Entwicklung der Schuppen und Haare am Schwanz und an den Füßen von *Mus decumanus* und einigen anderen Muriden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., N. F., 30, 1896.
- RÖMER, FR., Studien über das Integument der Säugetiere. II. Die Anordnung der Haare bei *Thryonomys (Aulacodus) swinderianus* (Temminck). Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 31, 1898.
- SCHUMACHER, S., v., Über das Vorkommen von Schuppen an den Ohrmuscheln des Alpenschneehaasen (*Lepus varronis* Mill.). Anat. Anz. 50, 1917.
- STEHLI, G., Über die Beschuppung der Reptilien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 46, 1910.
- TOLDT, K., jun., Schuppenförmige Profilierung der Hautoberfläche von *Vulpes vulpes* L. Zool. Anz. 32, 1908.
- WEBER, M., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*. Zool. Ergeb. einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, II. Bd. 1892.
- WEBER, M., Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. 8, 1893.
- WEBER, M., Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz. 8, 1893.
- WEBER, M., Die Säugetiere. 2. Aufl., I. Bd., 1927.
- WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1906.
-

TAFELN I—II.

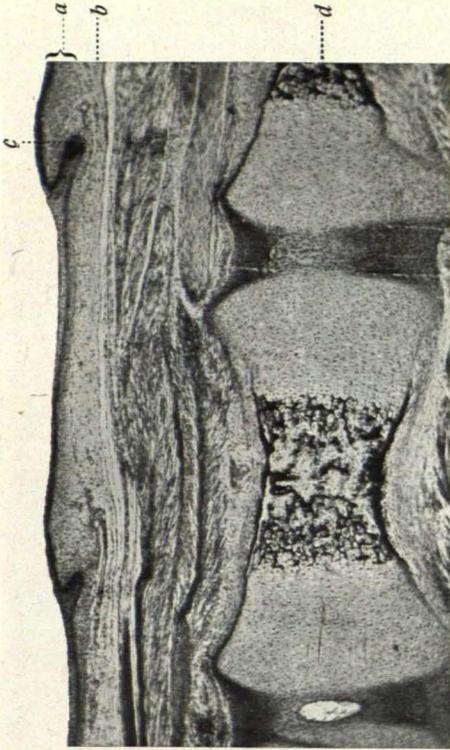
TAFELERKLÄRUNG.

Tafel I.

- Abb. 1. Schwanz des *Anomalurus (erythronotus?)* Embryo mit Schuppenanlagen. Ventralansicht. $\times 3,3$.
- Abb. 2. Dasselbe. Seitenansicht. $\times 3,3$.
- Abb. 3. Medialschnitt durch den Schwanz in der Region der mittleren Schuppenanlagen. $\times 38$. a Schuppenanlage; b lockeres Corium; c Haaranlage; d Wirbelsäule.
- Abb. 4. Mittlere Schuppenanlage. Sagittalschnitt $\times 263$. a Str. corneum; b Str. spinosum; c Str. cylindricum; d kompaktes Corium der Schuppenpapille; e lockeres Corium; f Haaranlage.

Tafel II.

- Abb. 5. Querschnitt durch den Schwanz in der Region der mittleren Schuppenanlagen. $\times 38$ Bezeichnungen wie in Abb. 3.
- Abb. 6. Proximale Schuppenanlage mit 3 Haaranlagen. Senkrechter Querschnitt. $\times 155$. Bezeichnungen wie in Abb. 4.
- Abb. 7. Proximale Schuppenanlage. Senkrechter Querschnitt. $\times 263$. Bezeichnungen wie in Abb. 4.

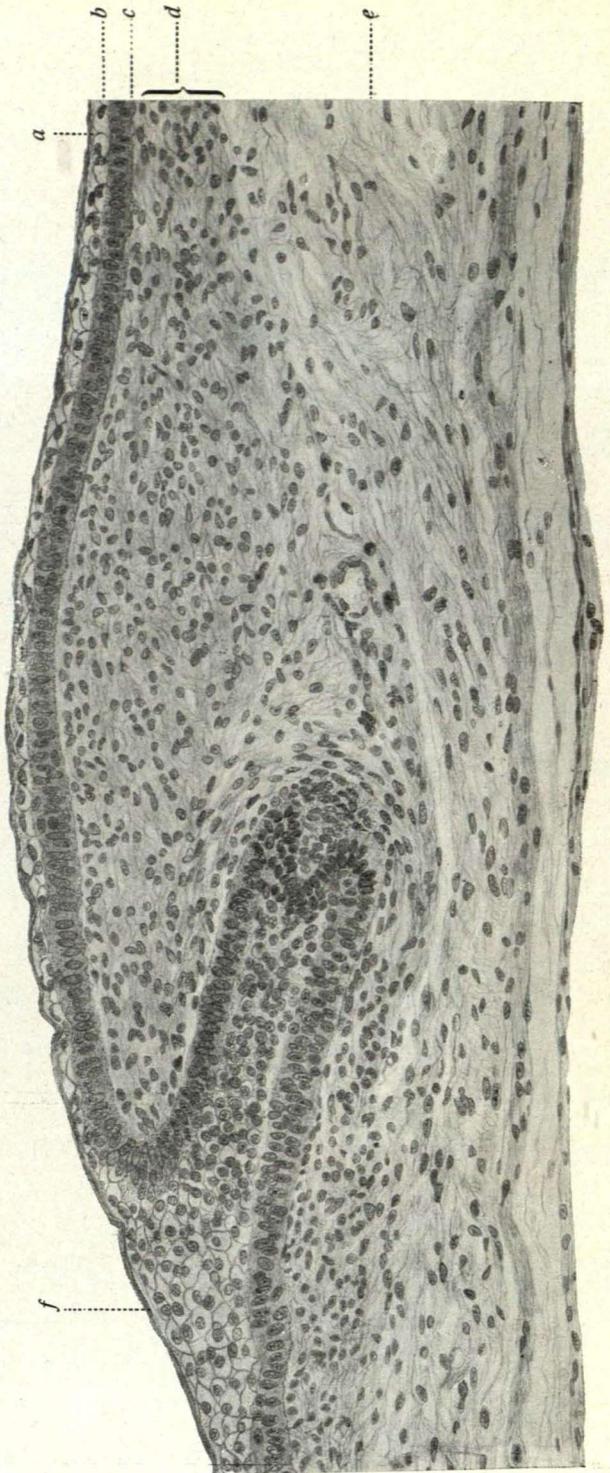


1.

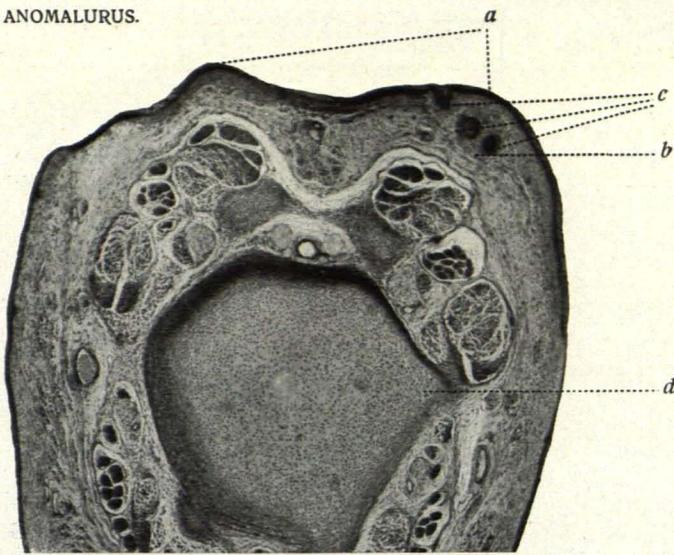


2.

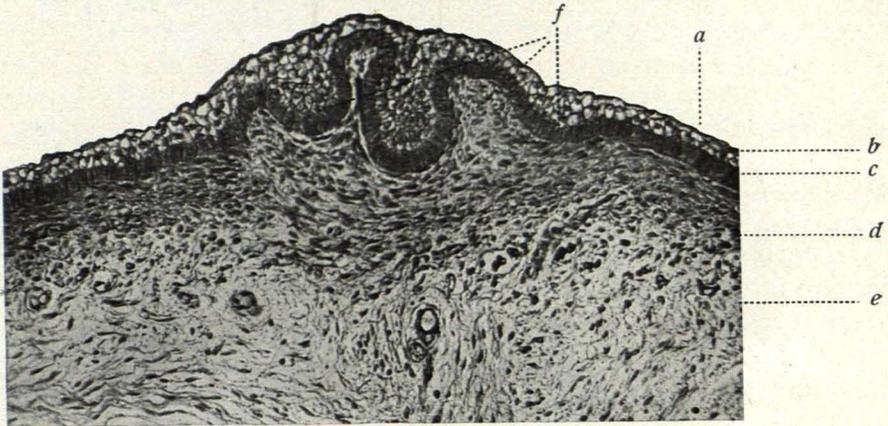
3.



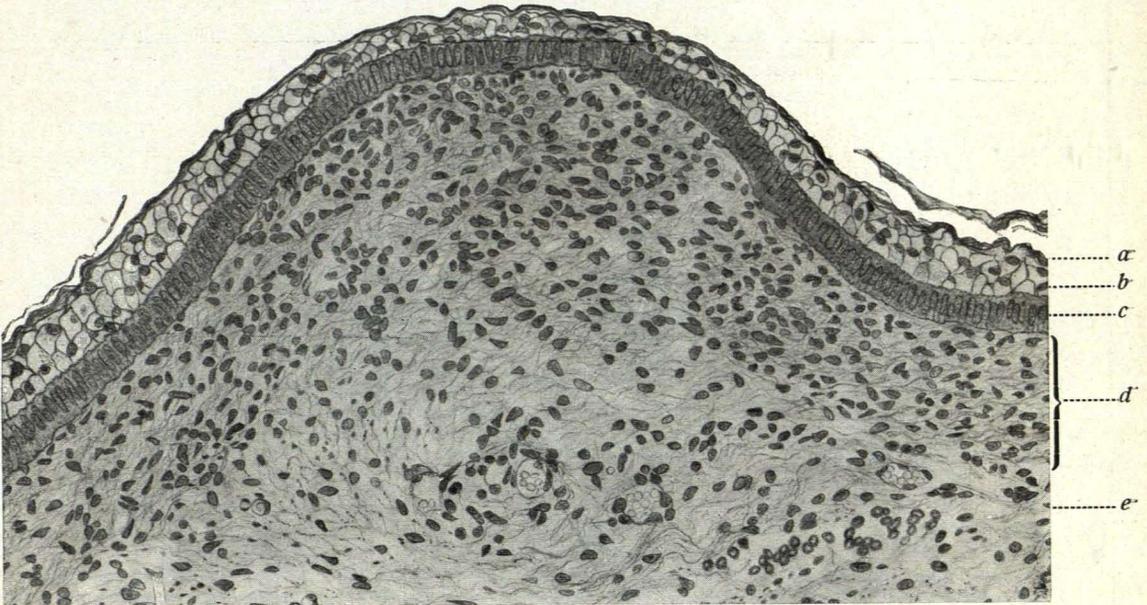
4.



5.



6.



7.

(No L. Ū. Salīdzināmās anatomijas un eksperimentālās zooloģijas institūta.)

Afrikas lidvāveres *Anomalurus* (*erythronotus*?) astes zvīņu attīstība.

(Kopsavilkums.)

AUSTRA REDLICHS.

Manā rīcībā bija tikai viens jau diezgan tālu attīstījis *Anomalurus* (*erythronotus*?) embrijs, kuŗa ķermenis bija pilnīgi kails, kamēr taustes mati bija jau diezgan gaŗi. Uz embrija astes ventrālās virsmas bija labi saskatāmi lielo zvīņu aizmetņi, skaitā 14, sakārtoti 2 alternējošās rindās, kas stiepās uz astes distālo galu pāri astes pusei.

Šie zvīņu aizmetņi sastāv no labi attīstītas apm. bilaterāli simmetriskas saistaudu papillas, kas pārklāta ar relatīvi biezu epidermu. Aiz katra zvīņas aizmetņa pakalējās malas atrodas 3 matu aizmetņu grupa. Papillā veidota no kompaktiem saistaudiem, tajā atrodas ļoti daudz garenu kodolu un smalku saistaudu šķiedru, kas starp kodoliem izveido ciešu pinumu. Epidermā no apakšas uz augšu var izšķirt 3 ļoti noteiktus slāņus: Stratum cylindricum, Str. spinosum un Str. corneum. Šā veidotu epidermu sastopam ne tikai virs zvīņu aizmetņiem, bet aizmetņu reģionā visā astes ventrālajā virsmā. Pārējo astes periferiju sedzošā epiderma ievērojami plānāka un tajā slikti, vai pat nemaz nav vairs atsevišķi izšķirami minētie 3 slāņi. Starp biezo ventrālo un plāno sānu epidermu krasi norobežota atrodas t. s. «pārejas zōna», kuŗā, epidermas slāņi pēc MALLORY metodes krāsotos griezumos nokrāsojušies spilgti oranž-sarkanā krāsā. Tas liecina, ka šeit notiek spēcīga pārragošanās ne tikai Str. spinosum, bet arī Str. cylindricum šūnās. Šādas «pārejas zōnas» sastopamas arī starp zvīņu aizmetņiem. Astes ventrālo virsmu sedzošajā biežajā epidermā savukārt sastopamas biezākas un plānākas vietas, un proti — tieši virs zvīņu aizmetņiem epiderma plānāka, kamēr ap zvīņas pamatu, t. i. kur zvīņas aizmetnis sāk pacelties pār vispārējo astes ventrālās virsmas niveau — biezāka. Šī epidermas biezuma variācija galvenā kārtā atkarājas no Str. spinosum un arī Str. corneum biezuma.

Mikroskopiskie griezumi rāda, ka visi ventrālo astes zvīņu aizmetņi neatrodas vienā attīstības pakāpē. Proksimālākie aizmetņi ir lielāki, to saistaudu papilla augstāka un pārklājošā epiderma biežāka, kamēr distālie aizmetņi mazāki ar zemāku papillu un plānāku epidermu.

Anomalurus astes zvīņu aizmetņu histoloģijai ir liela līdzība (sevišķi epidermas daļā) ar *Manis* un *Dasyypus* zvīņu aizmetņiem.

Ņemot vērā, ka lielo zvīņu aizmetņu rindas *Anomalurus* embrija astē distālā virzienā sniedzas tālāk kā pieaugušam dzīvniekam, var secināt, ka *Anomalurus* priekštečiem attiecīgais atbalstaparāts bijis garāks, lai gan ar tādu pašu zvīņu skaitu, kā tagad dzīvojošiem.

Pieņemot, ka pārējo astes periferiju sedzošo mazo zvīņu filētiskais vecums ir tāds pat kā lielajām zvīņām, šo mazo zvīņu aizmetņu iztrūkums attiecīgajā embrionālā stadijā rāda, ka te mēs sastopamies ar noteiktu ontogenētiskās heterochronijas gadījumu.

Anomalurus zvīņu aizmetņu uzbūve runā par labu tam, ka šie specifiskie raga atbalstorgani radušies diferenciācijas ceļā, katrs no vienas parastās mazās astes zvīņas.

Attiecībā uz zīdītāju zvīņu filogenētisko attīstību no minētās stadijas pētījumiem nekādus jaunus secinājumus nevar taisīt. Jāaizrāda tomēr, ka REH uzskatam, ka zīdītāji savas zvīņas tieši mantojuši no rāpuļiem līdzīgiem priekštečiem kā pilnīgi ko gatavu, runā pretim tas fakts, ka zīdītājiem zvīņas sastopamas arī uz tādām ķermeņa daļām, kādas (piem. auss skrimstalas) zīdītāju priekštečiem (proreptīļiem vai reptīļiem) nemaz nav bijušas. Zvīņas tā tad varēja attīstīties uz šīm, tikai zīdītājiem īpatnējām ķermeņa daļām, tikai pateicoties tam, ka arī šais vietās āda bija mantojusi zvīņas radītāju potenci.

