

Studien  
zur  
Geschichte der Mammарorgane.

---

I. Theil. Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld  
der Monotremen.

Bearbeitet von

Professor Dr. Hermann Klaatsch  
in Heidelberg.

---

Mit Tafel XIII—XV und 2 Textfiguren.

---



## Einleitung.

Als eine der dankbarsten Aufgaben, zu deren Lösung das reiche, von SEMON gesammelte Material an Monotremen und Marsupialiern neue Hilfsmittel darbietet, muss die Erforschung der Phylogense der Mammarorgane betrachtet werden. Mit Freuden ging ich daher auf SEMON's Vorschlag ein, gerade dieses Organsystem zunächst einer Prüfung zu unterziehen. Vor allem war es die reiche Sammlung von *Echidna*-Beuteln, welche zu einer Bearbeitung lockte und eine Lösung mancher der noch schwebenden Streitfragen bezüglich dieses Objectes versprach.

Die Erwartungen, mit welchen ich die Bearbeitung des werthvollen Materiales in Angriff nahm, haben sich in vollem Maasse als berechtigt erwiesen. In vielen Punkten konnten die noch in so grosser Zahl vorhandenen Lücken unserer Erkenntniss der Geschichte der Mammarorgane ausgefüllt und manche von einander weit differirende Angaben früherer Autoren in ihrer wahren Bedeutung aufgeklärt und zum grossen Theil mit einander in Einklang gebracht werden.

Andererseits freilich mussten manche Punkte vorläufig unerledigt bleiben; so erfüllte sich die Hoffnung, dass die Untersuchung einer grösseren Zahl weiblicher *Ornithorhynchus* die schwierigen Verhältnisse dieser Form in besseren Einklang mit dem *Echidna*-Zustande bringen werde, als dies bisher möglich war, nur unvollkommen. Auch fehlen uns leider Entwicklungsstadien von *Ornithorhynchus* noch gänzlich.

Trotz dieser negativen Ergebnisse verhilft *Ornithorhynchus* doch in manchen Dingen zur Aufklärung über die ersten Stadien in der Vorgeschichte der Mammarorgane, und aus diesem Grunde übergehe ich die an 8 weiblichen erwachsenen Exemplaren gemachten Wahrnehmungen nicht. Ausser diesen kamen zur Untersuchung vor allem die erwähnte Collection von „*Echidna*-Beuteln“ — 34 an Zahl — die SEMON an Ort und Stelle herausgeschnitten hat, ferner einige Embryonen von *Echidna*, an welchen SEMON kürzlich die embryonale Anlage des Brutbeutels entdeckt und beschrieben hat.

Von Marsupialiern stand mir eine grössere Anzahl Beutelföten von *Phalangista*, *Halmaturus*, *Perameles*, *Hypsiprymus*, *Pctaurus* zur Verfügung, doch wird gerade dieses Material erst in den später erscheinenden Theilen dieser Arbeit seine Verwerthung finden.

Dazu füge ich einiges Marsupialier-Material, welches theils dem hiesigen Anatomischen Institut, theils mir persönlich angehört.

Die Gesichtspunkte, von denen aus eine nutzbringende Untersuchung des Materiales unternommen werden musste, ergeben sich für denjenigen leicht, der mit der Entwicklung unserer Kenntnisse von den

Mammarorganen vertraut ist, und da ich selbst bereits vielfach mit diesem Gegenstande mich beschäftigt habe, so konnte ich über die nöthigen Fragestellungen keinen Augenblick im Zweifel sein, und der Erfolg bestätigte, dass der eingeschlagene Weg der richtige sei.

Ich setze für die vorliegenden Studien die früheren Untersuchungen meines Gebietes als bekannt voraus; auch überhebt mich das treffliche Referat, welches BONNET kürzlich über die Mammarorgane gegeben hat, der Mühe, hier noch einmal eine Recapitulation der bisherigen Literatur zu geben. Ich werde dieselbe hier nur insoweit ausdrücklich erwähnen, als es die Darlegung der in Angriff genommenen Probleme nöthig macht.

Wir können dieselben in zwei grosse Gruppen scheiden, und diese Sonderung kommt auch bei der Abfassung der Bearbeitung zur Geltung.

Einmal handelt es sich darum, die mannigfachen Reliefbildungen zu erklären, welche sich in der Umgebung der Ausmündungstelle der Mammarydrüsen finden.

Sodann ist es der histologische Charakter der Mammarydrüsen selbst, welcher namentlich für die Marsupialier und Placentaler der Aufklärung bedarf.

Der hier vorliegende Beitrag stellt sich die Aufgabe, das erste Problem zum Theil — soweit es die Monotremen betrifft — seiner Lösung zu nähern. Die anfänglich gehegte Absicht, auch die Marsupialbildungen der Beuteltiere gleichzeitig hiermit zu erledigen, musste aufgegeben werden, da der Stoff sonst allzu sehr angewachsen wäre. Dieses Capitel also, sowie die Prüfung der zweiten Frage, bezüglich deren die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, sollen das Thema der folgenden Studien bilden.

Während bei *Ornithorhynchus* am Drüsenfeld des Mammarapparates bisher gänzlich jegliche Unebenheit vermisst wurde, sind bei *Echidna* zuerst von OWEN Taschenbildungen beschrieben worden, die seither unter dem Namen der Mammarytaschen eine wichtige Rolle gespielt haben. OWEN hatte Anhaltspunkte dafür gewonnen, dass die eine dieser Taschen einen Embryo beherbergte, und hatte deshalb dieselbe als einen Brutbehälter bezeichnet.

Es ist bekannt, dass GEGENBAUR diesen Zustand zur Erklärung der Mammarorgane der höheren Säugethiere heranzog, und dass er je nach der Art der Verwendung von Theilen der Mammarytasche verschiedene Typen der Zitzenbildung bei den Marsupialiern und Placentaliern unterschied. Diese seine Auffassung hat, nachdem ich sie gegen die Angriffe REIN's mit Glück vertheidigt und durch neue Thatsachen gestützt hatte, allgemeine Gültigkeit erlangt. Dennoch konnte ein Punkt des Fundamentes, auf welchem diese Lehre ruhte, als nicht völlig sicher betrachtet werden. Die OWEN'sche Mammarytasche bei *Echidna*, auf die ja alles sich aufbaute, wurde nicht wiedergefunden. GEGENBAUR selbst fand bei mehreren Exemplaren nur unbedeutende Einziehungen am Drüsenfeld, und der spätere Untersucher HAACKE konnte OWEN's Angaben nicht bestätigen. An Stelle der Taschenbildungen fand er einen geräumigen Brutbeutel. Auf Grund dieser Thatsache erklärte er OWEN's Schilderung für unrichtig. Dieser Forscher sollte sich nach HAACKE's Meinung durch die in Alkohol geschrumpften Reste eines Brutbeutels haben täuschen lassen.

Nach der sorgfältigen Schilderung OWEN's aber musste die Deutung HAACKE's bedenklich erscheinen; auf einem ganz neuen Wege gelangte ich dann zu der Vermuthung, dass „die von einander so abweichenden und scheinbar weit auseinandergehenden Befunde bei Monotremen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgeführt werden können“. Sowohl bei erwachsenen Hufthieren, als auch bei *Phalangista*

gelang es mir, in erwachsenem Zustande Mammartaschen nachzuweisen, welche letztere zum Marsupium in auffälliger Beziehung standen. Ich konnte den vorliegenden Befund nur in dem Sinne deuten, dass das Marsupium der Beutelthiere aus Mammartaschen entstanden sei, und ich sprach die Vermuthung aus, dass ein ähnlicher Zusammenhang der OWEN'schen Mammartaschen und des HAACKE'schen Brutbeutels auch bei *Echidna* bestehen möchte:

„Es ist sehr wohl denkbar, dass bei *Echidna* einmal nur die Mammartaschen ohne Beutel, ein anderes Mal nur der Beutel ohne die seine Entstehung bedingenden, dann aber reducirten Mammartaschen angetroffen wird.“

So war denn von verschiedenen Seiten her die Prüfung der *Echidna*-Befunde ein dringendes Postulat geworden, und von dem Ergebniss dieser Prüfung hing die Entscheidung bezüglich der von GEGENBAUR und mir vertretenen Anschauungen ab.

Vor allem waren es also die makroskopischen Verhältnisse, welche hier der genauen Bearbeitung bedurften. Dabei ergaben sich auch, abgesehen von der Hauptfrage, manche wichtigen Punkte, die theils bisher unbekannt, theils gar nicht gewürdigt worden sind.

Die Beziehungen des Hautmuskels zu dem Beutel und den Drüsen musste berücksichtigt werden, und in diesem Punkte war auch *Ornithorhynchus* voll zu verwerthen. Die ebene Beschaffenheit des Drüsenfeldes bei letzterem musste zu Erklärungsversuchen anregen. Ist der Befund dieser Form ein primärer oder ein secundärer? Haben einmal Taschenbildungen wie bei *Echidna* bestanden oder nicht? Das sind die Fragen, welche wir uns hier stellen müssen, und auf die ich leider keine abschliessende Antwort geben kann. Dennoch glaube ich, alle Thatsachen combinirend, auch in diesem Punkte einiges Licht auf die ersten Anfänge der Mammarorgane werfen zu können.

Die mikroskopischen Befunde kommen bei diesem Theil der Untersuchung erst in zweiter Linie in Betracht. Wir sind in dieser Hinsicht besser orientirt, als bezüglich der makroskopischen. Namentlich kann ich der genauen Schilderung, die GEGENBAUR vom Drüsenfeld des *Ornithorhynchus* gegeben hat, wenig Neues hinzufügen. Doch dürfte eine genaue und übersichtliche Abbildung der Drüsenfelder auf dem Querschnitt erwünscht sein.

Die anderweitigen mikroskopischen Ergebnisse sollen später bei der Drüsenfrage ihre Erwähnung finden. Bezüglich dieser habe ich an einem anderen Orte in meiner Arbeit über die Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren die Fragestellung scharf präcisirt und verweise einstweilen darauf. Der Kernpunkt der Frage ist, ob wir die Milchdrüse der Marsupialier und Placentaler von „Knäueldrüsen“ oder „Talgdrüsen“ abzuleiten haben. Die jetzt herrschende Ansicht, zu der sich auch GEGENBAUR bekannt hat, versucht bekanntlich die Anknüpfung an die Talgdrüsen, und damit wird eine Kluft zwischen diesen Formen und den Monotremen geschaffen, bei welchen GEGENBAUR die Mammardrüsen für umgewandelte Knäueldrüsen hält. Hierfür soll dann auch die Ontogenese der *Echidna*-Mammardrüse herangezogen werden.

## I. Ornithorhynchus.

Die Entdeckung der Mammarydrüse des *Ornithorhynchus* verdanken wir bekanntlich J. F. MECKEL, welcher dieselbe im Jahre 1826 bei einem weiblichen Exemplare als ein sehr voluminöses Organ auffand. Auf Fig. 5, Taf. VIII, seiner vortrefflichen Monographie hat MECKEL eine gute Abbildung seines Befundes gegeben, welcher ihn selbst aufs höchste überrascht hatte. In sehr anschaulicher Weise schildert er den ersten Eindruck, welchen diese Wahrnehmung auf ihn machte. Am 25. December 1823 bei einbrechender Dunkelheit fand er gelegentlich anderer Untersuchungen das räthselhafte Organ. „Tenebris jam ingruentibus, ne quid in objecto unico laederem, opus coeptum relinquens, altero mane post noctem anxia exspectatione insomnem, ad idem regresso, extra ullum dubium glandularis hujus massae structura posita fuit.“ Auch erkannte er sofort, dass es sich um eine „Mamma“ handle, wobei ihm Lage und Einrichtung des Drüsencomplexes, sowie die starke Entwicklung beim weiblichen Geschlecht die nöthigen Fingerzeige gaben.

Ueber Lage, Grösse und Bau der Mammarydrüse berichtete er in der Hauptsache Folgendes:

Die Drüse liegt an der Seite des Bauches, von der Brustregion bis zur Schenkelbeuge sich erstreckend. Der sehr ausgedehnte Drüsenkörper besitzt eine nur geringe Dicke. Ueber die Lage zu den Schichten der Haut giebt MECKEL nur unvollkommen Aufschluss. Sie soll dem „Panniculus carnosus“ „laxissime“ adhären; aber er sagt nichts von der Durchbohrung dieses Muskels durch die Drüse (p. 54).

Den Drüsenkörper bilden sehr zahlreiche, nach MECKEL bei dem betreffenden Exemplar ca. 150 an Zahl betragende Schläuche, die terminal kolbig anschwellen, gegen die Haut aber sich sehr bedeutend verjüngen und namentlich gegen die kleine Ausmündungsstelle der Drüse hin convergiren. „Ductuli excretorii, maxime attenuati in glandulae medio extrorsum aperiuntur.“ Dies geschieht am Drüsenfeld der „Area“, welche nach Abtragung der Haare als eine Partie erscheint: „quinque circiter lineas longa, tres lata, foraminulis, iis, e quibus pili egrediuntur, majoribus, nigris circiter octaginta stipata, forsan ductuum excretoriorum orificiis“. Nun folgt eine merkwürdige Stelle über eine angebliche Warzenbildung: „Praeterea in hujus medio depressiuncula duarum linearum diametri adest, pilis destituta, sed eminentiunculis inaequalis, inter quas praecipue una, milii gramm haud aequans, reliquas antecellit. Hae sine dubio papillae et ductuum orificia sunt . .“

Die wichtige Entdeckung blieb nicht ohne Widerspruch. Indem GEOFFROY ST. HILAIRE die Deutung des neuen Organes als Milchdrüse angriff, erhob sich eine Discussion, an welcher auch C. E. VON BAER sich betheiligte, diejenige Partei vertretend, welcher alsbald durch OWEN's genaue Untersuchung und vollständige Bestätigung der Angaben MECKEL's zum Siege verholfen wurde.

In neuerer Zeit hat nur GEGENBAUR sich mit unserem Objecte beschäftigt und hat die mikroskopischen Verhältnisse des Drüsenfeldes (am männlichen Thiere) dargestellt.

Die wichtige Entdeckung GEGENBAUR's, dass die Mammarydrüsen des *Ornithorhynchus* Knäueldrüsen sind, wird uns später beschäftigen.

Hier sollen nur die Punkte, welche das Drüsenfeld selbst betreffen, berücksichtigt werden. GEGENBAUR hat die Uebereinstimmung desselben bezüglich der beiden hier vorkommenden Haargebilde — Wollhaar und Stichelhaar — mit der übrigen Haut (cf. LEYDIG's Untersuchungen) dargethan und gezeigt, dass die Mammarydrüsen immer an den Stichelhaaren ausmünden, und gerade hierauf basirt die Vergleichung dieser Drüsen mit den Knäueldrüsen der übrigen Haut.

Bezüglich der Eigenart des Drüsenfeldes ist besonders der Nachweis einer besonderen Lage glatter Musculatur wichtig. Dieselbe findet sich in der äusseren Lage der Lederhaut und bildet mehrfache Schichten „von Zügen, welche parallel mit der Oberfläche zwischen den Haarbalgruppen verbreitet sind“. „Sie nehmen die als feinfaserig beschriebene Partie der Lederhaut ein, von der sie gegen die Epidermis zu eine Strecke frei lassen, und reichen nicht ganz bis zum Grunde der grösseren Haarbälge. Die Muskelschichten verbinden sich unter einander, Portionen höher gelegener Züge begeben sich zu tieferen. An die Haarbälge selbst gelangt nichts von dieser Musculatur, und auch die Drüsen sind ohne alle Beziehungen dazu“ (p. 20).

Ueber die Frage, wie sich *Ornithorhynchus* bezüglich des Mangels jeglicher Taschenbildungen zu *Echidna* verhalte, äussert sich GEGENBAUR nicht. Diese wichtige Frage ist auch sonst nirgends, abgesehen von einer gelegentlichen Notiz, die ich in einer früheren Arbeit darüber machte (83), aufgeworfen worden.

SEMON übersandte mir im Ganzen 8 weibliche Exemplare zur Untersuchung. Sie boten im Wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse dar, nur war der Drüsenkörper verschieden stark entwickelt. Keines dieser Thiere stammte aus der Zeit der Gravidität, und im Allgemeinen war die Drüse sehr schwach entwickelt, bei einem kaum nachzuweisen. Nur ein Exemplar zeigte eine etwas bessere Entwicklung des Organes, aber auch in diesem Falle blieb die Drüse weit hinter jenen Dimensionen zurück, welche dieselbe bei MECKEL'S Object aufwies (Taf. XIII).

Allen Objecten gemeinsam ist die Lage des Drüsenfeldes in der seitlichen Bandregion in einer Entfernung von ca. 9 cm von der Cloake und ca. 5 cm von dem vorderen Rand der Pubissymphyse. Das Epipubis (*Epp*) erstreckt sich annähernd in der Richtung gegen das Drüsenfeld (*Dr*) hin, aber erreicht es nie. Dieses letztere selbst steht ca. 2–3 cm von der Mittellinie ab. Nicht immer hat es die gleiche Lage auf beiden Seiten, häufig liegt es auf der einen Seite (besonders links) mehr caudalwärts als auf der anderen.

Die Mammar-drüse (*Gl. mamm.*) stellt einen annähernd ovalen, ziemlich platten Körper dar, dessen Beschaffenheit ich mit OWEN'S Beschreibung übereinstimmend finde. Der Drüsenkörper ist flächenhaft ausgebreitet und erstreckt sich vom Drüsenfeld aus durch eine Oeffnung des Bauchhautmuskels (*M. subc. abd.*) zwischen diesen und tieferen Bauchmuskeln in lateraler Richtung (Taf. XIII).

Die Drüse (*Gl. mamm.*) besteht, wie die früheren Beobachter richtig angegeben haben, aus zahlreichen Schläuchen, welche mit schmalen Mündungsstücke zum Drüsenfelde (*Dr*) treten. Da sie alle terminal sich verdicken, so wird ihre Gesamtanordnung eine zum Drüsenfeld hin convergirende sein. Diese Kolbenform der Schläuche hat OWEN gut abgebildet. Die Zahl der Schläuche ist eine sehr grosse, wohl immer über hundert betragend. Lockeres Bindegewebe verbindet die einzelnen Schläuche mit einander, eine nicht sehr starke Kapsel an der Aussenfläche des Drüsenkörpers bildend.

Ueber die Dimensionen und Lage der Drüse giebt die folgende, auf 6 Exemplare sich beziehende Tabelle Auskunft.

Für unsere Zwecke kommt es vor allem auf die Ausmündungsstelle der Drüse und auf den Muskelschlitz an, durch welchen die Drüse hindurchtritt.

Da diese Dinge bisher niemals in situ dargestellt worden sind, so gebe ich auf Taf. XIII eine Abbildung der hinteren Rumpfhälfte eines weiblichen Thieres, an welchem alle Theile wohl entwickelt waren.

Auf der rechten Seite des Thieres ist das Drüsenfeld (*Dr*) durch Entfernung der Haare freigelegt worden. Die in der Mittellinie gespaltene Bauchhaut ist nach links zurückgeschlagen, so dass man hier die

Länge des Thieres <sup>1)</sup> (alle weiblich)	Muskelschlitz				Abstand des Schlitzes von dem Os pubis		Drüsenkörper				Bemerkungen
	Länge		Breite		r.	l.	Höhe		Länge		
	r.	l.	r.	l.			r.	l.	r.	l.	
I. 39	4,0	4,5	0,5	1,0	6,5	5,5	0	0	0	0	Drüse reducirt, Drüsenfeld deutlich.
II. 40,5	3,0	2,0	0,4	0,5	4,0	3,8	2,0	2,2	3,8	4,4	Drüse sehr schlaff und schmal.
III. 41	2,7	3,4	0,7	0,5	6,0	5,0	1,5	1,5	2,3	2,2	Drüse etwas dicker (ca. 0,2 cm)-
IV. 42,5	3,2	—	0,6	—	4,0	—	0,8	—	1,2	—	Links Verhältnisse in Folge mangelhafter Erhaltung unklar.
V. 43	2,8	2,4	0,6	0,6	4,5	4,5	2,5	3,4	5,5	5,3	Drüse gut entwickelt.
VI. 44	2,7	2,8	0,6	0,5	4,7	4,3	2,0	2,0	3,0	3,5	Drüse ganz schwach.
Durchschnitt:	3,1	3,3	0,55	0,6	5,0	4,5	1,4	2,1	3,1	3,9	Drüse links tiefer als rechts, links stärker als rechts.

Drüse von innen her erblickt und den Muskelschlitz (*Schl*) wahrnimmt. In der Tiefe erkennt man das Epipubis (*Epp*) und Theile der Bauchmuskulatur (Pyramidalis [*M. pyr.*]), sowie der vom Epipubis und Pubis zum Schenkel ziehenden Muskeln. *Cl* bezeichnet die Cloake, *Sp* die Gruben an der hinteren Extremität, dem Sporn der Männchen entsprechend. Das Querschnittsbild Textfigur 1 wird die makroskopische Darstellung ergänzen.

Das Drüsenfeld (*Dr*) bietet offenbar sehr weitgehende individuelle Schwankungen dar, die auch mit der temporären Entwicklung der Drüse zusammenhängen mögen. Bisweilen zeigt es sich sofort nach der Entfernung der Haare als ein ovales, häufig durch besondere Färbung von der Umgebung abstechendes Hautgebiet, und die Drüsenöffnungen sind mit blossem Auge leicht sichtbar; in anderen Fällen macht die Auffindung und Wahrnehmung der Einzelheiten grosse Schwierigkeiten. Auch die Form der Umgrenzung der Felder mag variiren. In dieser Hinsicht differiren bereits die früheren Angaben von einander. OWEN bildet einmal das Feld kreisrund ab, ein anderes Mal länglich-oval, und in dieser Gestalt finde auch ich es bei guter Entwicklung. Auch MECKEL'S Abbildung stimmt damit ganz gut überein.

In dem Falle der Taf. XIII, den ich um der guten Ausprägung der Einzelheiten willen als Paradigma wähle, zeigte sich das Drüsenfeld als ein ovales, leicht pigmentirtes Gebiet, dessen grösster Durchmesser der Körperlängsaxe parallel gestellt ist und etwas mehr als einen Centimeter beträgt, während der dazu senkrechte Querdurchmesser noch nicht einen halben Centimeter erreicht.

Die Beschaffenheit des Drüsenfeldes finde ich sehr ähnlich der von OWEN auf Fig. 2 seiner Taf. XVIII gegebenen Abbildung. Ganz richtig hat OWEN das Relief des Drüsenfeldes in seiner Beziehung zu dem der benachbarten Haut erkannt. Hier in der Umgebung des Feldes stehen die Haargruppen in leichten, queren Furchen, welche nicht ganz gerade verlaufen. Mit der Lupe erkennt man die Austrittsstelle jener Haargruppen, deren mikroskopisches Verhalten GEGENBAUR genau beschrieben hat.

Wichtig ist nun, dass sich diese Haargruppenreihen und die entsprechenden Furchen auf das Drüsenfeld fortsetzen, dessen Uebereinstimmung mit dem gewöhnlichen Integument dadurch sehr deutlich hervortritt, wie das ja GEGENBAUR auch mikroskopisch dargethan hat.

Da MECKEL von Papillenbildung am Drüsenfelde spricht, so habe ich auf diesen Punkt besondere Aufmerksamkeit verwendet, um so mehr als OWEN zu einem von MECKEL abweichenden Ergebniss kam. OWEN meint, dass es sich bei MECKEL'S Exemplar um eine gelegentliche und unwesentliche Bildung gehandelt habe.

1) Alle Maasse in der Tabelle Centimeter.

Die sehr ausdrückliche Angabe des genauen Beobachters macht mich aber stutzig, und ich glaube, dass man mit grosser Vorsicht die Ablehnung solcher positiver Befunde eines so hervorragenden Forschers vornehmen muss. Hat man einmal die grosse Breite der Variation gerade der Warzenbildungen am Drüsenfelde von *Echidna* kennen gelernt, so wird man sehr geneigt, auch bei *Ornithorhynchus* die Möglichkeit einer Warzenbildung zuzugeben, und man muss erwägen, dass bei MECKEL's Exemplar die Mammarydrüsen sehr stark entwickelt waren, während sie bei OWEN's und meinen Objecten als ziemlich unbedeutend bezeichnet werden müssen. Aus diesem Grunde messe ich meinen negativen Befunden ebenso wenig Bedeutung bei, wie denen OWEN's.

Ich fand nichts von dem, was MECKEL beschrieben hatte. Wohl aber fielen mir eigenthümliche kleine Erhebungen auf, die in gleicher Weise auch bei *Echidna* sich finden. In grösseren Abständen, unregelmässig vertheilt, sehe ich sie bei *Ornithorhynchus* sowohl auf dem Drüsenfeld wie in dessen Umgebung.

Eine Beziehung derselben zu Haaren konnte ich nicht constatiren. Die morphologische Bedeutung dieser „Warzen“ will ich hier nicht erörtern, es würde uns dies zu weit vom eigentlichen Gegenstand ab in die Frage nach der Phylogese der Schuppen- und Haarbildungen führen; für unseren Zweck ist wichtig, dass recht wohl eine solche Warze sich vergrössern und den Ausgangspunkt einer Papillenbildung abgeben könnte, vielleicht in Verbindung mit der Zunahme einer benachbarten Mammarydrüse.

Meine Meinung ist also die, dass man die Untersuchung von neuem *Ornithorhynchus*-Materiale abwarten soll, bevor man über den gänzlichen Mangel einer Papille ein sicheres Urtheil gewinnen kann.

Dieser Wunsch nach neuem Material macht sich in einem anderen, noch viel wichtigeren Punkte ebenfalls sehr fühlbar. Ich meine die oben berührte Frage nach Rudimenten von Taschenbildungen am Drüsenfelde.

Da ich mich aus Gründen allgemeinerer Art der Annahme zuneige, dass der ebene Zustand des Drüsenfeldes bei *Ornithorhynchus* kein primitiver sei, so ging ich mit einigen Erwartungen an die Prüfung der Objecte.

Ich legte mir zurecht, wo und in welcher Form etwa Taschenrudimente zu erwarten seien. Um dies verständlich zu machen, muss ich eine kurze Bemerkung über die Verhältnisse bei *Echidna* vorwegnehmen. Bei dieser Form ist die ursprünglichste Einrichtung der Mammarytasche diejenige, wo auf der medialen Seite des Drüsenfeldes eine schlitzförmige Hauteinsenkung sich findet. Das Drüsenfeld stellt einen in verschiedener Weise angehobenen Theil der lateralen Taschenwandung dar. Die Mammarytasche der *Echidna* streicht in leicht schräger Richtung von vorn nach hinten und von der lateralen nach der medialen Seite hin (vgl. Taf. XV, Fig. 10). Dies muss man wissen, um die Verhältnisse bei *Ornithorhynchus* richtig beurtheilen zu können.

Indem ich mit von diesem Gesichtspunkte aus die Objecte prüfte, gelangte ich leider zu einem fast völlig negativen Resultate. In der Mehrzahl der Fälle war nichts nachzuweisen, was in meinem Sinne zu deuten gewesen wäre.

Nur bei einem Exemplare, und zwar bei dem auf der Taf. XIII abgebildeten, traf ich eine ganz seichte Rinnenbildung, und zwar in der postulirten Lage und Form, an. Auf der medialen Seite des Drüsenfeldes zeigte sich die auf der Fig. 1 mit *B* bezeichnete „Mammaryfurche“ mit ihrem caudalen Ende leicht medial gerichtet. Dass es sich hier nicht um eine ganz beliebige und unwesentliche Bildung handelt, schliesse ich daraus, dass sich diese Furche nicht durch Druck oder Zug beseitigen und auch nicht bei den anderen Exemplaren beliebig erzeugen lässt. Auf der linken Seite fand ich die Bildung ähnlich, doch nicht so deutlich ausgeprägt. Ich liess auf der rechten Seite die betreffende Hautpartie intact und wählte die linke zur Vornahme der mikroskopischen Prüfung. Von dieser musste die Entscheidung darüber

abhängen, ob die medial vom Drüsenfeld gelegene Einsenkung sich mit anderen Eigenthümlichkeiten der Haut combinirt, und daraus könnte eine neue Instanz zur Beurtheilung des Werthes des Befundes hervorgehen. Auf Textfigur 1 ist der Querschnitt des linken Drüsenfeldes dargestellt. Derselbe ist so orientirt, dass die mediale Seite nach links gekehrt ist.

Die makroskopisch wahrgenommene Vertiefung *B* tritt auf dem Schnitt noch viel deutlicher hervor. Das Drüsenfeld steigt allmählich an zu der lateral davon gelegenen Hautpartie, welche noch ganz die gewöhnliche Beschaffenheit besitzt. Die von GEGENBAUR entdeckte glatte Musculatur beginnt lateral erst unmittelbar am Drüsenfeld. Medial aber setzt sie (*m*) sich über das Drüsenfeld hinaus weit auf die umgebende Haut fort. Wie weit sie hier reicht, vermag ich nicht anzugeben, aber in der ganzen Ausdehnung des von mir excidirten Hautstückes, also mindestens einen halben Centimeter vom Drüsenfeld entfernt, findet sich dieselbe noch.

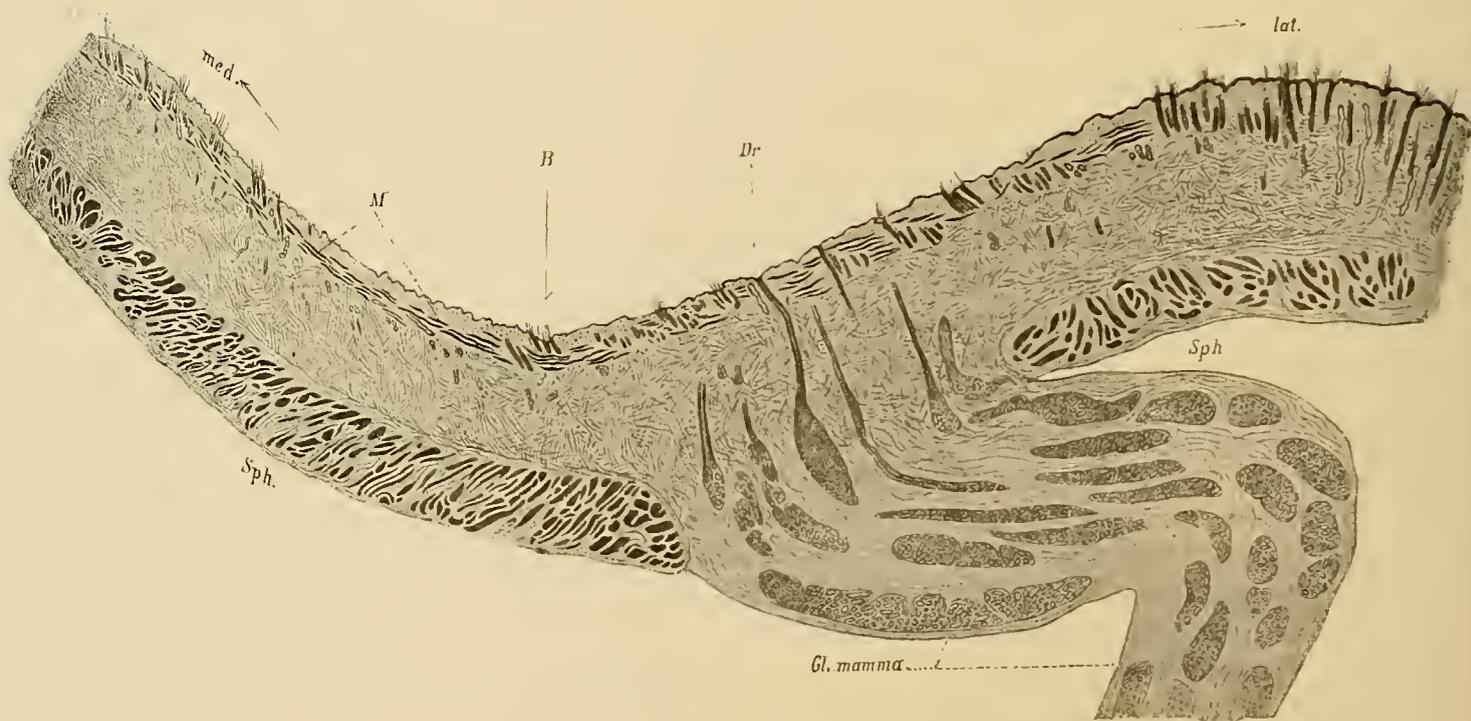


Fig. 1. Querschnitt des linken Drüsenfeldes von *Ornithorhynchus*. Schwach vergrößert. *B* Mammarfurche; *Gl. mamma*. Mammarydrüse; *m* glatte Musculatur; *Sph* Hautmuskel.

Damit erscheint der medial vom Drüsenfeld gelegene Theil als etwas Besonderes, und damit stimmen weitere Unterschiede desselben vom lateralen Integumente überein. Wie man leicht auf der Figur erkennt, sind die Haare viel kleiner und zarter, auch scheint mir die Structur der Lederhaut etwas lockerer.

Hieraus ergibt sich mit voller Sicherheit, dass die mediale Partie der Haut eine besondere, mit dem Drüsenfeld in Beziehung stehende Ausbildung besitzt, und der makroskopische Befund erhält hierdurch eine grössere Wichtigkeit.

Was die übrigen Punkte des mikroskopischen Baues dieser Theile betrifft, so kann ich, wie schon erklärt, GEGENBAUR's Angaben nur bestätigen, auch mir fiel die reiche Infiltration der oberflächlichsten Hautpartien mit kleinen, rundlichen Zellen auf, die ich für lymphoide Elemente halten möchte.

Der wichtigste Punkt ist, dass die glatte Musculatur nicht aufs Drüsenfeld beschränkt ist, und da

wir in der medialen Ausdehnung derselben eine Parallele zu dem Befunde bei *Echidna* antreffen, so gewinnt meine Vermuthung, dass der *Ornithorhynchus*-Zustand von einem solchen wie bei *Echidna* ableitet, eine neue Stütze.

Somit wage ich denn, die Vermuthung auszusprechen, dass die Mammарfurche des *Ornithorhynchus* das Rudiment einer Mammartasche repräsentirt.

Die Entscheidung darüber ob ich mit dieser Vermuthung das Richtige treffe, hängt von allgemeineren Fragen ab, über die ich mich im Schlusskapitel äussern werde. In jedem Falle schien es mir geboten, den Befund als solchen bekannt zu geben.

Von grosser allgemeiner Bedeutung ist ferner für die Beurtheilung des *Ornithorhynchus*-Zustandes das Verhalten der Drüse zum Bauchhautmuskel (s. Taf. XIII und Textfigur 1).

Dieser Muskel (*M. subc. abd.*), den bereits MECKEL richtig abgebildet und beschrieben hat, wird von einem anderen Autor ausführlich behandelt werden. Ich berühre ihn daher nur insoweit, als es für unseren speciellen Zweck durchaus unvermeidlich ist. Dass die Drüse durch den Hautmuskel tritt, hat OWEN richtig erkannt, während MECKEL sich nicht deutlich über diesen Punkt äussert.

Auch die Abbildungen OWEN's sind unklar. Nur eine derselben giebt scheinbar eine zutreffende Anschauung. Ich bezog sie nach dem Bilde auf *Ornithorhynchus* (Taf. XVII, Fig. 3), bis ich zu meinem Erstaunen aus der Tafelerklärung sah, dass sie *Echidna* zugehören sollte. Nach der Form der Drüse möchte ich dies gelten lassen, aber nach der Beschaffenheit des Muskels war diese Deutung unmöglich, da sich bei *Echidna* gänzlich andere Verhältnisse finden. Fällt dies Bild fort, so ist nirgends eine zutreffende Abbildung vorhanden, und deshalb füge ich die meinige auf Taf. XIII bei.

Die Bündel des Hautmuskels laufen in der betreffenden Gegend ziemlich genau longitudinal. Unweit der Drüse weichen die Züge des Muskels auf beiden Seiten auseinander, um caudal sich wieder zu vereinigen.

Es kommt somit ein paariger Muskelschlitz zu Stande, dessen theoretische Bedeutung, namentlich in Vergleichung mit der entsprechenden unpaaren Bildung von *Echidna*, bisher nicht gewürdigt worden ist und zu neuen Fragestellungen anregt.

Die Dimensionen des Muskelschlitzes sind verschiedene. Seine Länge beträgt durchschnittlich etwas mehr als 3 cm, schwankt aber zwischen 2,7 und 4 (cf. Tabelle). Seine Breite ist sehr gering (ca.  $\frac{1}{2}$  cm) und darin correspondirt diese Muskellücke mit der Configuration der Drüse.

Da wir nun Fälle haben, in denen die Drüse gar nicht nachweisbar ist, so sollte man vielleicht erwarten, dass auch der Muskelschlitz völlig schwinden könne. Dem scheint aber nicht so zu sein. Wenigstens habe ich bisher in allen Fällen denselben gefunden, die Drüse mochte noch so sehr reducirt sein.

Schon vor mehreren Jahren entdeckte ich bei der Muskelpräparation an einem erwachsenen männlichen Exemplar, das dem hiesigen Anatomischen Institute gehört, die Muskellücke. Obwohl ich damals vom Mammарorgan nichts auffinden konnte, vermuthete ich dennoch eine Beziehung der Lücke zu demselben, und wie sich nun zeigt, mit vollem Recht.

Es kann also die Muskellücke unabhängig von der Drüse bestehen; dies ist ein wichtiger Punkt, welcher bei der Betrachtung der gegenseitigen Beziehungen von Muskel und Drüse zu einander berücksichtigt werden muss.

Diese Beziehungen sind doppelter Art, einmal functionelle und ferner genetische. Was die erstere betrifft, so sehen wir, dass die Drüse sich unter dem Hautmuskel in lateraler Richtung verschiebt. Daraus resultirt nothwendiger Weise eine Beeinflussung der Drüse durch den Muskel, und zwar ist der laterale Theil derselbe, welcher hierfür in Frage kommt. Dies ist von grosser Bedeutung. Wenn

bezüglich der compressorischen Wirkung des Hautmuskels auf die Drüse sich die einzelnen Theile desselben ungleichwerthig verhalten, so würde es eventuell begreiflich sein, dass eine Reduction derselben partiell eintreten könnte, der Art, dass der ganze mediale Theil schwindet, ohne eine Störung des Hautmuskels in seiner Function als der eines primitiven Compressor mammae herbeizuführen.

Was die genetischen Beziehungen von Muskel und Drüse anbetrifft, so will ich hier nur die verschiedenen Möglichkeiten aufstellen, um erst später eine Entscheidung darüber zu treffen, welche Erklärungsweise sich am besten in den Gang der Entwicklung einfügt, den wir für die Mammorgane postuliren müssen. Am meisten naheliegend ist ja scheinbar auf den ersten Blick die Annahme, dass die Drüse durch ihr zunehmendes Volumen die Fasern des Bauchhautmuskels auseinander gedrängt und sich unter ihm vorgeschoben habe. Danach wäre die Drüse die Ursache des Muskeldefectes.

Es lässt sich aber auch a priori die Möglichkeit aufstellen, dass der Muskelschlitz unabhängig von der Drüse entstanden sei, und dass die Drüse denselben nur zum Durchtritt benutzt habe.

Bei einer solchen Auffassung würde also ein Factor existiren müssen, welcher den Hautmuskel gänzlich unabhängig von Drüsenbildungen beeinflusst hätte, und es fragt sich, ob wir einen solchen wahrscheinlich machen können. Diese Fragen hängen aber aufs innigste mit der Phylognese der Taschenbildungen zusammen, und wir wollen bei der allgemeinen Betrachtung auf dieselben zurückkommen.

## II. *Echidna*.

Die Mammorgane von *Echidna* wurden später als diejenigen von *Ornithorhynchus* einer genaueren Prüfung unterzogen. Die ersten Notizen darüber finden sich in der älteren Arbeit OWEN'S (1832) über die Mammadrüsen des *Ornithorhynchus*. Hier giebt er zwei Abbildungen, eine von dem Drüsenfelde und eine von der Drüse selbst, bei ihrem Durchtritte durch den Hautmuskel. Die erste ist ganz zutreffend, die zweite aber ist incorrect (s. o.), da ein Muskelschlitz abgebildet ist, wie er sich zwar bei *Ornithorhynchus*, aber niemals bei *Echidna* findet. In seiner zweiten Arbeit kommt OWEN auf dieses Bild nicht zurück, sondern schildert die Verhältnisse ganz richtig.

Diese zweite Abhandlung OWEN'S bezeichnet einen wichtigen Markstein in der Geschichte der Mammorgane überhaupt, denn in ihr wurden zum ersten Male die Mammartaschen beschrieben, durch deren Kenntniss angeregt, GEGENBAUR eine neue Bahn in der Erforschung der Mammorgane einschlug.

An einer weiblichen *Echidna*, welche zusammen mit einem, wie man meinte, „neugeborenen“ Jungen ihm geschickt worden war, fand OWEN „unmistakeable evidences of marsupial structure“.

(p. 673.) „On each side of the abdominal integument about two inches in advance of the cloaca, and about three inches and a half from the base of the tail, there was a semilunar pouch, with an aperture longitudinal and directed towards the median line, half an inch in depth and two-thirds of an inch in length of aperture, forming a symmetrical pair with their orifices opposite each other.“

Die Absender des Objectes hatten geglaubt, dass das „neugeborene“ Junge an einer „Warze“ gehangen habe, OWEN fand jedoch nichts von einer solchen und deutete mit Recht den Sachverhalt so, dass das Junge in der tieferen linken Tasche geborgen gewesen sei.

OWEN giebt ferner eine ganz richtige Darstellung der Mammadrüsen in ihrer Lagebeziehung zu der nun ebenfalls richtig erkannten grossen unpaaren Muskellücke.

Auch die Darstellungen des Drüsenfeldes sind meinen Befunden sehr ähnlich.

Der nächste Untersucher, GEGENBAUR, konnte an einem weiblichen Exemplare nur eine schwache Falten- und Spaltbildung im Bereiche des Drüsenfeldes entdecken (cf. seine Fig. 3).

Zum ersten Male werden nun die mikroskopischen Verhältnisse der Mammardrüsen und des Drüsenfeldes dargestellt.

Die von einem allgemeineren Gesichtspunkte vorgenommene Vermittelung der Befunde wird mich noch öfter zu beschäftigen haben. GEGENBAUR ventilirt, abgesehen von der Phylogenese der Mammardrüse selbst, die Frage nach der Entstehung der Taschen. Er nimmt in dieser Frage den Standpunkt ein, dass die Tasche das erste, die Drüse das zweite gewesen sein muss. „Einem solchen Gange entspricht auch das ontogenetische Verhalten bei den Säugethieren, indem die Anlage der Mammartasche allgemein das Erste ist“.

Für das Zustandekommen der Tasche selbst hält er die glatte Musculatur für bedeutungsvoll.

Wiederum ganz andere Zustände lagen dem Entdecker der Oviparität von *Echidna*, W. HAACKE, vor. Er fand anstatt Mammartaschen einen gräumigen Brutbeutel „tief und weit genug, um eine Herrenuhr aufzunehmen“. Dieser Beutel besteht jedoch nur zur Zeit des Brutgeschäftes. Nach HAACKE's Ansicht sind „die OWEN-GEGENBAUR'schen »Mammartaschen« als Reste des an dem OWEN'schen Exemplare durch die Einwirkung von Alkohol verschiedenen Brutbeutels zu betrachten“.

HAACKE's Abbildungen sind in vielen Lehrbüchern copirt worden, doch geben sie nur eine unvollkommene Vorstellung vom Sachverhalt, zumal alle genaueren Angaben über die Beschaffenheit des Drüsenfeldes, der Beutelwandung u. s. w. fehlen.

Seit HAACKE's Publication sind keine Untersuchungen mehr über unseren Gegenstand angestellt worden, — theoretisch habe ich mich (93) damit beschäftigt, indem ich die Hypothese aufstellte, dass die Mammartaschen den Brutbeutel bei *Echidna* lieferten, und dass die Zustände der Marsupialier hieran anreihen lassen (siehe Einleitung).

## I. Mammardrüse, Hautmuskel und Drüsenfeld.

Meinen Untersuchungen dienten die in der Einleitung erwähnten 34 excidirten Bauchhaut-Stücke als hauptsächlichstes Object. Dazu kamen einige Embryonen, an denen SEMON die Beutelanlage gefunden hatte.

Bei der Besprechung der Befunde wollen wir zunächst diejenigen Punkte erledigen, welche bei allen Objecten in annähernd gleicher Weise wiederkehren und alsdann diejenigen betrachten, welche bedeutender variiren und gerade durch ihre Variabilität und die dadurch gelieferten Formzustände unser Interesse in Anspruch nehmen.

Die Mammardrüse (*Gl. mamm.*) wollen wir nur in makroskopischer Richtung prüfen und nur das Nothwendigste bezüglich derselben anführen, alles Feinere für später aufbewahrend (Taf. XIV, Fig. 3; Taf. XV, Fig. 16; Textfigur 2).

Der Schilderung der früheren Untersucher habe ich nur wenig hinzuzufügen.

Die Lage der Mammardrüse im Verhältniss zum ganzen Körper ist von HAACKE gut dargestellt worden. Mir selbst lag kein ganzes weibliches ausgewachsenes Exemplar zur Untersuchung vor. Deshalb muss ich mich auf junge Thiere beschränken und finde bei diesen die Zustände mit HAACKE's Angaben harmonirend. Von einem solchen Embryo, welcher ca. 14 cm Länge maass, gebe ich auf Taf. XIV, Fig. 2 ein Uebersichtsbild der ventralen Körperseite, um die Lage der Drüsenfelder — der Ausmündungsstellen der Mammardrüsen (*Bs* und *Bd*) zu zeigen. Sie liegen nahe der Mittellinie in geringem Abstand von

einander (ca. 1,5 cm); von der Cloake sind sie ca. 3 cm entfernt. Vergleichen wir den Befund mit dem von HAACKE, so finden wir, dass die relative Lage der Drüsenfelder in Bezug auf die hinteren Extremitäten und auf die Cloake trotz des verschiedenen Alters der Thiere ziemlich die gleiche geblieben ist. Doch könnte vielleicht eine leichte caudale Verschiebung sowohl der Cloake als der Drüsenfelder beim erwachsenen Thiere constatirt werden. Zur genaueren Feststellung dieser Punkte fehlt mir jedoch das nöthige Material.

Dieser *Echidna*-Zustand stimmt zwar in den Hauptpunkten mit demjenigen von *Ornithorhynchus* überein, doch fällt auf, dass die beiderseitigen Drüsenfelder bei *Echidna* der Mittellinie und damit einander viel stärker genähert sind, als bei dem anderem Monotremen, und dieser Punkt hängt mit anderen in nicht unwichtiger Weise zusammen.

Was die Form und Grösse des Drüsenkörpers anlangt, so stimmen die meisten meiner Objecte im Folgenden überein: Die Drüse stellt ein ovoides Gebilde dar, welches vom Drüsenfelde aus sich mit einem schmalen Stiel anhebt und sich dann sehr stark verbreitet (Taf. XIV, Fig. 3 *Gl. mamm.*). Die Mündungspartie ist immer medial, der Drüsenkörper lateral gelagert. Dieser schiebt sich so zwischen Bauchhautmuskel und tiefe Bauchmusculatur ein, dass wir an ihm eine vordere laterale und eine hintere mediale Fläche unterscheiden können. Lateral haben wir einen convexen Rand, cranial und caudal eine annähernd kegelförmig gestaltete Spitze.

Wir müssen am Drüsenkörper verschiedene Durchmesser unterscheiden. Ein solcher vom Drüsenfelde zum lateralen convexen Rand hindurch gelegt, giebt die Höhe des Drüsenkörpers an. Die längste, cranial-caudal hindurch gelegte Linie bezeichnet die Länge der Drüse, während ein ventral-dorsal gelegter Durchmesser die Dicke der Drüse ergibt.

Diese Maasse schwanken nicht unbeträchtlich, und darin kommt die verschiedene functionelle Beschaffenheit der Drüse zum Ausdruck. Ein sehr häufiger Mittelwerth dieser Durchmesser ist der folgende: Länge ca. 3 cm, Höhe ca. 1 $\frac{1}{2}$  cm, Dicke 1 cm. Aber in nicht wenigen Fällen ist die Drüse kleiner. Dann wird sie z. Th. ganz abgeplattet und erinnert an den bei *Ornithorhynchus* als Regel getroffenen Befund. An einem der Stücke finde ich fast gar nichts vom Drüsenkörper, am anderen stellen sich die Werthe etwa so: Länge ca. 2 cm, Höhe ca. 1,2 cm, Dicke ca. 0,6 cm. Bei einigen wenigen Stücken aber wird das Mittelmaass überschritten und die Drüse sehr voluminös. Während die bisher betrachteten Erscheinungsformen der Drüse mit HAACKE'S Schilderung übereinstimmen (cf. meine Fig. 3, Taf. XIV), so bieten jene voluminösen Organe grosse Aehnlichkeit mit dem Bilde, welches OWEN gegeben hat. Indem ich auf diese verweise, bin ich der Nöthigung, eine Abbildung zu geben, überhoben, da die Uebereinstimmung sehr gross ist. Wir finden nun etwa diese Werthe: Länge ca. 5 cm, Höhe ca. 3 cm, Dicke ca. 1 $\frac{1}{2}$  cm. Der Unterschied dieser mächtigen Drüsen von den geringer entfalteten ist auf den ersten Blick [so gross, dass die Vermuthung nahe lag, es möchten die betreffenden Hautstücke von einer anderen *Echidna*-Species herrühren. Auf meine diesbezügliche Anfrage indessen erhielt ich jedoch von Herrn Prof. SEMON den Bescheid, dass sämtliche Stücke der *Echidna aculeata* var. *typica* angehören. Zu meiner Vermuthung hatte mich auch die Beschaffenheit der Drüsenschläuche bestimmt, welche Unterschiede erkennen lassen<sup>1)</sup>).

Die Drüsenschläuche sind durch die früheren Untersuchungen gut bekannt, als kolbige, mit sehr dünnem Stiele versehene Gebilde. Durch die Divergenz ihrer kolbig verdickten terminalen Theile bedingen ja gerade diese Drüsenschläuche die Form des ganzen Drüsenkörpers. Die Zahl der Drüsenschläuche ist eine sehr grosse, wohl über 50 in jedem Complex. Ihre Form ist der bei *Ornithorhynchus* ähnlich, doch sind die Schläuche bei *Echidna* mehr gleichmässig rundlich und von festerer Consistenz. Bei den erwähnten

<sup>1)</sup> Ich vermute, dass diese mächtige Entfaltung der Drüsen jenem Stadium entspricht, von dem SEMON sagt, dass die mütterlichen Thiere nach der Entfernung aus dem Beutel säugen (s. u.).

voluminösen Drüsen wird die Form der Schläuche eine auffallend dicke und plumpe. Die Schläuche werden durch lockeres Bindegewebe mit einander verbunden, und dieses geht aussen in eine festere Kapselbildung über, welche mehr als bei *Ornithorhynchus* diesen Namen verdient.

Allen Objecten gemeinsam ist das Verhalten der Drüsen und des Drüsenfeldes zum Bauchhautmuskeln bei *Echidna*. Auf diesen Muskel gehe ich auch hier nur insoweit ein, als dies mein Zweck erfordert. Wir nehmen also als gegeben hin, dass dieser Muskel von proximalen Theilen her in longitudinaler Richtung sich gegen die Cloake hinzieht.

In einiger Entfernung kopfwärts von den Mammardrüsen weichen die Muskelfasern auseinander und lassen eine median gelagerte, etwa ellipsenförmig umgrenzte Partie frei (Taf. XIV, Fig. 3). Diese Muskellücke ist nicht immer gleich stark entwickelt. Namentlich proximal bieten sich Schwankungen dar. An vielen der Stücke (s. u.), die mir als Objecte vorliegen, ist vorn bereits die Sonderung des Muskels in die beiden seitlichen Massen eingetreten, an anderen findet das Auseinanderweichen der Fasern in geringer Entfernung von den Drüsen statt.

Caudal vereinigen sich die beiderseitigen Muskelmassen immer in der Medianlinie, und zwar in der Weise, dass sie sich gegenseitig durchflechten, wobei im Einzelnen sich sehr mannichfaltige Bilder ergeben. Sie zeigen, wie hier die beiderseitigen Muskelmassen allmählich eine innigere Beziehung zu einander gewinnen. Auf HAACKE's Abbildung ist dies nicht recht zu erkennen, und deshalb halte ich die Beifügung einer bildlichen Darstellung für nothwendig (Fig. 3, Taf. XIV). Nach der Seite zu weichen die Muskelfaserzüge in weitem Bogen auseinander und decken hier die vordere laterale Fläche der Mammardrüse. Stets schliesst ganz genau der freie mediale Rand der Musculatur an den Drüsenstiel an (Fig. 16, Taf. XV und Textfigur 2).

Vergleichen wir die Zustände der Musculatur am Mammarorgan der Monotremen mit einander, so fällt uns die unpaare Beschaffenheit der Muskellücke bei *Echidna* im Unterschied von *Ornithorhynchus* auf. Vergebens habe ich bei *Echidna* nach Spuren einer medianen Muskelmasse gesucht. Ob hier einstmals eine solche bestanden hat und ob der *Ornithorhynchus*-Befund das Primäre darstellt, werden die Untersuchungen eines anderen Autors zu lehren haben (s. u.). Hier sollen nur die Thatsachen gesichtet werden, und da dürfen wir wohl als feststehend annehmen, dass bezüglich der Musculatur *Echidna* functionell den vollkommeneren Zustand darbietet. Auch die Durchflechtung der caudal gelegenen Muskelpartien, sowie überhaupt die Bildung eines einheitlichen, beide Drüsenfelder umfassenden „Sphincter“ stellt eine höhere Stufe der Entwicklung als bei *Ornithorhynchus* dar. Diese Verschiedenheit kann man auch mit der functionellen Beziehung des Muskels zur Drüse in Zusammenhang bringen, eine Beziehung, auf welche ich bei *Ornithorhynchus* hingewiesen habe. Wir sehen dort, dass der Hautmuskel eine compressorische Wirkung auf die Drüse ausüben muss, und dasselbe wird auch für *Echidna* anzunehmen sein. Wir sehen also, dass die lateral von der Drüse gelegenen Muskeltheile bei beiden Formen dieselbe functionelle Bedeutung haben. Andere compressorische Einrichtungen, wie wir sie bei Marsupialiern antreffen, fehlen bei *Echidna* noch gänzlich. Um so mehr wird die Bedeutung des Hautmuskels als Compressor mammae hoch anzuschlagen sein.

---

Das Drüsenfeld (*Dr*) von *Echidna* stellt ebenso wie bei *Ornithorhynchus* eine sehr deutlich umschriebene Hautpartie dar, ja sie ist in der Regel viel schärfer von der Umgebung abgesetzt als bei den anderen Monotremen (Taf. XIV, Fig. 2, 7, 8; Taf. XV, Fig. 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16; Textfigur 2). Kann ich auch im Allgemeinen die Angaben der früheren Autoren bestätigen, so möchte ich doch meine Wahrnehmungen

über diese Bildungen mittheilen, einmal weil bisher kein genügendes Uebersichtsbild auf dem Durchschnitt gegeben ist, und sodann weil uns individuell variable Eigenthümlichkeiten hier entgentreten, die namentlich mit Rücksicht auf die höheren Säugethiere von grosser Bedeutung sind.

Zur Orientirung über den Bau des Drüsenfeldes füge ich das Querschnittsbild Textfigur 2 bei, dessen Beziehung auf die makroskopische Darstellung Fig. 16, Taf. XV keine Schwierigkeit bereiten wird. Wie

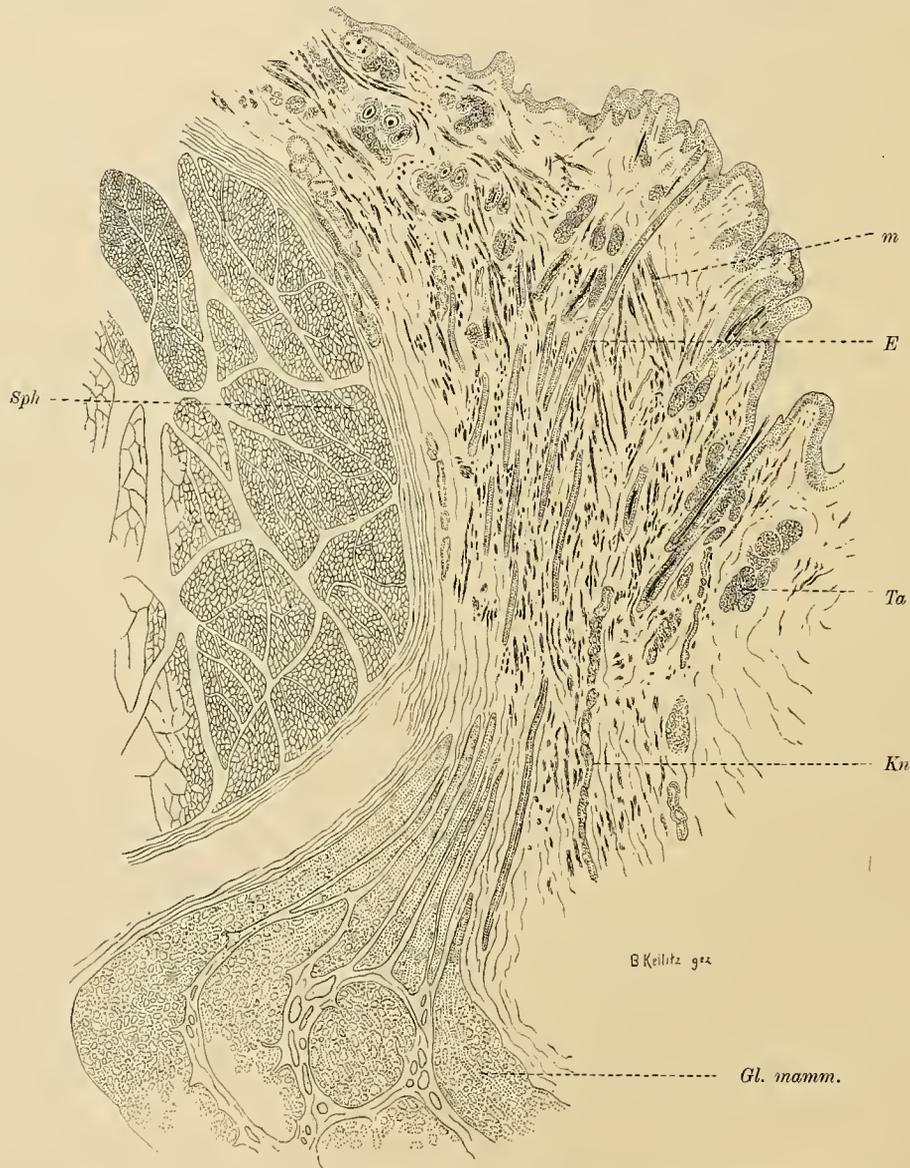


Fig. 2. Querschnitt des Drüsenfeldes von *Echidna*. *Gl. mamm.* Mammarydrüse; *E* Ausführungsgang; *Ta* Talgdrüsen; *Kn* Knäueldrüsen; *m* glatte Musculatur; *Sph* Hautmuskel. Schwache Vergrösserung.

hier, so erkennt man auf der Textfigur links den Durchschnitt des Hautmuskels, der eine viel grössere Dicke als bei *Ornithorhynchus* besitzt. In der Tiefe sind die Schläuche der Mammarydrüsen (*Gl. mamm.*) sichtbar, deren Ausführungsgänge als lange und gleichmässig dicke Röhren zur Oberfläche steigen, um hier in der Nachbarschaft von Haaren auszumünden. Ich kann an denselben nicht solche kleine Windungen nachweisen, wie sie GEGENBAUR beschrieben hat. Wo ihr Mündungsstück in grösserer Länge getroffen ist,

da erscheint es ziemlich gerade gestreckt. Auf die feineren Verhältnisse will ich hier nicht eingehen, dies würde uns zu sehr in die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Mammarydrüsen vertiefen. Ich will nur erwähnen, dass die Haare z. Th. sehr entwickelt sind, namentlich an der Peripherie des Drüsenfeldes, und dass hier an diesen Haaren sehr stark vergrößerte Schweissdrüsen sich finden (*Kn*). Dieselben zeigen keinen Uebergang in die Mammarydrüsen, aber dort, wo letztere entwickelt sind, fehlen die Knäueldrüsen völlig. Die enorme Entwicklung der glatten Musculatur (*m*) ist aus der Figur leicht ersichtlich. Die meisten Züge finde ich der Oberfläche parallel angeordnet. Z. Th. ziehen sie zwischen den Drüsen in transversaler Richtung zur Körperlängsachse, z. Th. aber, und zwar gerade in den tieferen Schichten, bilden sie ein annähernd longitudinales System, das in sehr viele kleine Bündel aufgelöst ist.

Sehr auffällig ist die durch GEGENBAUR erkannte verschiedene Anordnung der glatten Musculatur bei den beiden Monotremen. Trotz dieser Verschiedenheit besteht die Uebereinstimmung, dass sich die Musculatur medial vom Drüsenfelde noch einen bedeutenden Theil der Haut occupirt, während sie lateral davon sich nicht mehr findet (s. u.).

Dieses mikroskopische Bild wird durch die makroskopische Verhältnisse ergänzt. Hier findet man auf dem eigentlichen Drüsenfelde die Haare ziemlich klein und dicht beisammen stehend; zum Theil finden sich aber auch an ihrer Stelle Löcher, welche man für die Drüsenöffnungen halten muss. Neben dem Drüsenfelde, aber auch auf demselben, zeigen sich wieder jene kleinen Erhebungen, die ich bei *Ornithorhynchus* erwähnte (Fig. 7 und 8, Taf. XIV).

Auf einem Theile der Figuren (Taf. XV) sind die Drüsenfelder sichtbar, und hier erkennt man die Verschiedenheit in ihrer Erscheinungsform, deren Extreme in den beiden Figuren 7 und 8 auf Tafel XIV illustriert sind. Das Drüsenfeld kann eine ganz plane Hautpartie darstellen, ja es kann, wie auf Fig. 8, eine leichte Vertiefung darbieten; es kann aber auch angehoben sein, und gerade dieser Befund ist sehr interessant. Auf der Textfigur 2 tritt es uns ebenfalls in solcher Form entgegen, auf Fig. 9, 14, 15 erscheinen die Drüsenfelder auf den ersten Blick sofort als Warzenbildungen, welche ganz an die Zustände höherer Säugethiere erinnern. Immer nimmt diese Warze den Abhang einer Vertiefung ein, welche sich medial davon ausbreitet; es ist dies der Grund der Mammartasche, auf die wir sogleich eingehen werden. Hier ist nur wichtig, dass ausser dem Drüsenfelde auch ein Theil der unveränderten Haut des Mammartaschenwalls zur Warzenbildung angehoben sein kann, wie das Fig. 7, Taf. XIV, zum Ausdruck bringt.

Diese Erhebung des Drüsenfeldes fällt keineswegs zusammen mit einer besonders voluminösen Entfaltung des „Beutels“, im Gegentheil, ich finde diese Anfänge einer Zitzenbildung gerade an Objecten, welche offenbar der jedesmal zwischen den Brunstperioden sich vollziehenden Rückbildung des Beutels entgegengehen. So findet es sich an dem Fig. 15, Taf. XV, entsprechenden Objecte. Hier aber sind die Drüsen besonders mächtig entwickelt, in der bereits oben geschilderten Weise. Es ist nun ein wichtiges Zusammentreffen, dass die starke Ausprägung der „Zitzen“ mit der Vergrößerung der Drüsen einhergeht. Damit wird uns ein Fingerzeig bezüglich der physiologischen Bedeutung der „Warzen“ gegeben, und ich finde meine Beobachtungen im schönsten Einklang mit einigen Bemerkungen SEMON's über die Brutpflege der *Echidna*. Von älteren „Embryonen“, sagt er (Bd. II, p. 72): „In etwas älteren Stadien als 53 öffnet sich die von Stadium 46—53 verwachsene Lidspalte, und das Junge wird aus dem Beutel entlassen, zunächst allerdings noch eine Zeit lang von der Mutter gesäugt.“ Er verweist auf eine Stelle seiner „Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen“ (Jen. Denkschriften V, SEMON, Forschungsreisen II, p. 8). Hier erwähnt er, dass nach dem Berichte der Eingeborenen die *Echidna*-Mutter das ca. 90 cm lange Junge Nachts in eine kleine Erdhöhle vergräbt, dann aber zeitweise wieder säugt.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass mit dieser Brutpflege die starke Erhebung der Warzen zusammenhängt, womit ja auch gut der gleichzeitig rudimentäre Charakter des Beutels stimmt.

Zu einem „Ansaugen“ wird es freilich nicht kommen, aber immerhin wird die Thätigkeit des Jungen beim Saugeschäft den Factor darstellen, der die Anfänge von Zitzenbildungen hervorgehen lässt.

## 2. Mammartaschen und Marsupium beim erwachsenen Thiere.

Wir wenden uns nun zu dem wichtigsten Punkte der ganzen Untersuchung, zur Feststellung der Taschen- und Beutelbildungen im Bereiche der Drüsenfelder von *Echidna*; hier gilt es, die Geschichte dieser Formationen aufzudecken an der Hand der beim erwachsenen Thiere gebotenen Thatsachen, und hierfür liefert das schöne Material, mit welchem SEMON uns bereichert hat, die vortrefflichste Unterlage, die wir uns nur wünschen können. Die grosse Breite der Variation der Befunde an den über 30 an Zahl betragenden excidirten Bauchhautstücken der *Echidna* gestattet einen Einblick in das allmähliche Werden eines Organes, wie es nur selten uns ermöglicht ist, und daher beanspruchen diese Studien auch ein allgemeineres, über das specielle Thema hinausgehendes Interesse. Wir sehen hier verschiedene functionelle Ausbildungsgrade vereint mit individueller Variabilität eine Reihe von Zuständen liefern, deren einzelne Glieder, sich zwanglos aneinander anschliessend, uns die Hervorbildung eines mächtigen Organes aus kleinen Anfängen vorführen.

Ich habe die Mehrzahl dieser Bauchhautstücke mit Buchstaben des Alphabetes bezeichnet, ohne dabei eine bestimmte Reihenfolge zu beobachten, sondern gerade so, wie sie zufällig zur Untersuchung und Präparation gelangten. Ich halte aber die Aufführung dieser Bezeichnungen für gut, um bequem die einzelnen Phasen in späteren Fällen charakterisiren zu können.

---

Object H, mit welchem ich beginnen will, rührt offenbar von einem jugendlichen Thiere her. Dafür sprechen die geringen Dimensionen der Theile, auch die auffallende Kleinheit der Haare. Vermuthlich gehört dieses der kleineren der beiden Kategorien von Weibchen an, über die sich SEMON äussert.

Die Drüsen sind sehr klein. Man findet an ihrer Stelle ganz geringe Vorragungen an der Innenfläche der Bauchhaut. Schon makroskopisch lassen sich an denselben Schläuche nachweisen.

Der Muskelschlitz ist ausserordentlich lang und schmal. Die medialen Randfasern der beiderseitigen Muskelmassen stehen 'cranial von den Drüsen weit von einander ab und verlaufen auf eine weite Strecke hin fast einander parallel; dennoch kommt es caudal zu einer Durchflechtung der Muskelfasern.

Von aussen betrachtet, zeigt die Bauchhaut zunächst gar keine Besonderheit. Weder Taschen- noch Beutelbildungen lassen sich wahrnehmen. Die Haut ist überall gleichmässig behaart und zeigt leichte Unebenheiten, die sich aber nicht irgendwie als wesentliche Bildungen deuten lassen. Selbst die Drüsenfelder sind nicht leicht aufzufinden. Hat man einmal von innen her die Lage der Drüse constatirt, so findet man die Ausmündungsstellen der Mammardrüsen als rundliche Bezirke, auf denen die Haare ein wenig dichter als in der Umgebung stehen. Das rechte liegt etwas weiter cranial als das linke. Beide, namentlich aber das linke Feld, bilden eine ganz leichte Prominenz, welche rechterseits eine ganz schwache, medial vom Drüsenfeld gelegene Vertiefung überragt.

Dass die Haut zwischen den Drüsenfeldern ihre Besonderheit besitzt, kann man an der leichten Einrückbarkeit derselben erkennen, aber bestimmte Reliefbildungen fehlen gänzlich.

Wir haben hier offenbar jenen Befund vor uns, der ausserhalb der Functionsperiode die Regel bildet und schon oft gesehen worden ist.

Wir schliessen Object Z an, das ebenfalls einem jugendlichen Thiere angehört. Die Drüsen sind klein, aber wohlentwickelt (Maasse 2 : 1 : 0,5 cm). Die Muskellücke ist in cranial-caudaler Richtung in Vergleichung mit dem vorigen Object verkürzt, in dazu senkrechter Richtung verbreitert. Die medialen Züge des Bauchhautmuskels kommen in einer Entfernung von 2 cm von den Drüsen zur Durchflechtung, die auch caudal eine deutliche ist.

Aussen sind die Drüsenfelder ohne weiteres deutlich. Das rechte liegt vollkommen im Niveau der übrigen Haut, nur eine ganz leichte Einziehung darstellend.

Das linke Drüsenfeld überragt den Grund einer Taschenbildung, und zwar deren vorderste Partie. Diese offenbar als die linke Mammartasche zu deutende Vertiefung erstreckt sich als ein schmaler Schlitz vom Drüsenfelde aus in caudal-medialer Richtung in einer Länge von 3 1/2 cm und mit einer im mittleren Theile erreichten Maximaltiefe von ca. 1/2 cm.

Die Haut des Drüsenfeldes selbst ist, wie immer, durch den dichten Besatz mit relativ kleinen Haaren ausgezeichnet, während das Integument in der Bursa eine spärliche Behaarung und grössere Zartheit aufweist.

Wir haben hier offenbar einen ganz ähnlichen Zustand vor uns, wie er in dem von GEGENBAUR beschriebenen Falle bestand.

Einen wichtigen Schritt weiter führt uns das Object E. Offenbar einem vollständig ausgewachsenen Thiere entstammend, zeigt es die Drüsen ziemlich gut entwickelt. Der Bauchhautmuskel bildet einen kräftigen Sphincter der Drüsenregion (Fig. 9, Taf. XV).

Aussen sind die Drüsenfelder leicht kenntlich. Sie nehmen den vordersten Theil von Vertiefungen ein, die jederseits gänzlich unabhängig von der andersseitigen angetroffen werden.

Es besteht also hier eine rechte und eine linke Mammartasche.

Beide stellen schlitzartige Vertiefungen dar, welche, vom Drüsenfelde beginnend, sich in caudal-medialer Richtung erstrecken und sich hier beinahe vereinigen.

Das leicht angehobene Drüsenfeld liegt lateral vom tiefsten Theil der Tasche, rechts sogar etwas cranial davon, also nicht am Boden derselben.

Das Lumen der Taschen ist etwas unregelmässig gestaltet und läuft caudal allmählich aus.

Der Rand der Taschen liegt fast vollständig im Niveau der benachbarten Haut, doch ist eine ganz geringe wallartige Erhebung, namentlich an der lateralen und cranialen Begrenzung der Tasche, nicht zu verkennen. Diese Prominenzen wollen wir unter dem Begriff des Taschenwalls zusammenfassen; die ganze Region der Tasche inclusive letzterer Bildung nennen wir den Taschenbezirk.

In der Mittellinie gehen die beiden Taschenbezirke in einander über, wenigstens bezüglich des Taschenwalles.

Dieser wichtige Zustand zweier gesonderter Mammartaschen bei *Echidna* ist bisher in solcher Klarheit noch nicht beobachtet worden. Er bestätigt vollkommen die Richtigkeit der OWEN'schen Beobachtungen, namentlich im Zusammenhang mit den Befunden, welche die stärkere Entwicklung einer Mammartasche zeigen. Solche finden wir in grosser Zahl unter meinen Objecten.

Einen sehr eclatanten Fall dieser Art habe ich nach Object Z auf Fig. 10, Taf. XV, dargestellt.

Hier besteht eine mittelstarke Entfaltung der Drüsen. Der Sphinctermuskel zeigt caudal starke Durchflechtung, während cranial an dem vorliegenden Stücke eine Vereinigung der beiderseitigen Muskelmassen nicht besteht.

Von den Drüsenfeldern liegt das linke ganz frei zu Tage. Daneben findet sich eine ganz leichte Vertiefung und in dieser erblicke ich das letzte Rudiment einer linken Mammartasche, von welcher im Uebrigen nichts erhalten blieb.

Als Brutbehälter functionirt ausschliesslich die rechte Mammartasche, welche sich sehr vergrössert hat. Sie stellt eine geräumige Höhlung dar, deren Zugang durch einen 4 cm langen Schlitz gebildet wird. Die Richtung dieses „Aditus“ sehen wir auch hier wieder in charakteristischer Weise schräg von vorn und lateral nach hinten und medial ziehen. Das Drüsenfeld liegt wieder ganz vorn in einer besonderen Aushöhlung der Bursa mammae. Das Lumen der letzteren erstreckt sich lateral und zeigt eine Maximaltiefe von 1,5 cm.

Caudal greift die Tasche ein wenig über die Mittellinie hinüber. Ein besonderer Taschenwall als eine Erhebung über die benachbarte Haut ist nicht vorhanden.

Der Fall, den wir hier vor uns haben, ist von der allergrössten Bedeutung. Er ähnelt demjenigen OWEN's in hohem Maasse und zeigt, dass eine Mammartasche zur Herstellung eines Brutbehälters genügt. Damit werden alle Zweifel an der Exactheit der OWEN'schen Beobachtung hinfällig.

Es besteht nun aber auch die Möglichkeit, dass beide Taschen zusammenwirken zur Herstellung eines Beutbehälters.

Um dies zu illustriren, wenden wir uns einigen neuen Objecten zu, welche eine mediane unpaare Vertiefung im Bereich der Drüsenfelder oder ein Marsupium besitzen.

Bei Object A finden wir eine solche Bildung als eine schwache Depression ausgesprägt. Es handelt sich hier um ein Individuum mit relativ geringer Entfaltung der Drüsen. Der Hautmuskel umschliesst eine ovale Muskellücke, einen starken Sphincter liefernd.

Die Drüsenfelder stehen am medialen Rande der erwähnten Marsupialbildung. Sie sind einander zugekehrt. Prüfen wir nun dieses „Marsupium“ genauer, so ergiebt sich ohne weiteres, dass es in der Hauptsache von der rechten Mammartasche gebildet wird. Diese kehrt in der gleichen Weise wieder, wie bei den früher geschilderten Objecten, nur ist sie im vorliegenden Falle nicht sehr stark entwickelt. Das rechte Drüsenfeld liegt ganz in der Tiefe der Tasche verborgen. Der Aditus bursae verläuft in der typischen schrägen Weise, ein Bursalwall ist nur ganz schwach ausgesprägt, doch wölbt sich (wie bei Z) der laterale Rand der rechten Bursa stark hervor. Ganz anders links. Hier liegt das Drüsenfeld frei zu Tage als tiefster Theil einer ganz flachen Einsenkung, welche einen grossen Theil der hinteren Beutelfläche darstellt. Lateral vom Drüsenfelde ist ein Bursalwall angedeutet.

Wir finden also in dem sogenannten Marsupium die Mammartaschen wieder und sehen diese beiden Bildungen eine Arbeitstheilung eingehen beim Aufbau einer neuen unpaaren Vertiefung. Im vorliegenden Falle liefert die linke Tasche einen grossen Theil der Beutelfläche, während die rechte vorzugsweise den tiefsten Theil und die rechte Begrenzung liefert.

Ganz ähnliche Zustände begegnen uns bei der Betrachtung von Object O, welches auf Fig. 12, Taf. XV dargestellt worden ist; nur spielen hier die Wallbildungen eine grössere Rolle, und gerade dadurch entstehen sehr instructive Verhältnisse.

Obwohl eine einheitliche Marsupialbildung ausgesprägt ist, so erkennt man doch ohne weiteres die beiderseitigen Componenten derselben.

Die linke Mammartasche ist die stärker entwickelte. Das Drüsenfeld liegt vorn am tiefsten Theil der Bursa, umzogen von einem sehr deutlichen Taschenwall. Derselbe erhebt sich über die benachbarte Haut in sanfter Steigerung, um dann medial steil gegen das Taschenlumen abzufallen. Dieses selbst zieht leicht bogenförmig vom Drüsenfelde aus caudal und medial.

Auch der mediale Wall der linken Tasche ist deutlich ausgeprägt, und man sieht, wie er mit dem entsprechenden der anderen Seite in der Mitte des Marsupialbezirks zusammentrifft. Der Wall der rechten Tasche ist viel weniger gut entwickelt. Das Drüsenfeld liegt hier stark in die Tiefe gesenkt, springt aber selbst als nicht unbeträchtlicher Hügel vor.

Weiter fortgebildet sehen wir diese Zustände bei Object V, welches bereits ein sehr vollkommenes und einheitliches Marsupium zeigt (Taf. XV, Fig. 13). Um der Klarheit des Bildes willen habe ich auch dieses abgebildet. Ein Blick genügt, um die Beziehungen der Mammartaschen zum Marsupium zu erkennen; denn trotz der Einheitlichkeit des Organs sind doch die Componenten desselben leicht zu erkennen: die rechte Mammartasche bildet den Haupttheil des Beutels.

Sie ist von einem sehr deutlichen Taschenwall umgeben, welcher namentlich caudal sich beträchtlich über die umgebende Haut erhebt. Cranial sich etwas verflachend und verbreiternd, biegt er bogenförmig zum anderseitigen Wall um, mit dem zusammen er in das Innere des Beutels zieht, hier einen Mittelwulst (*Mw*) bedingend, der nur an einer Stelle eine Einsenkung darbietet, durch welche die Lumina der beiderseitigen Taschen sich mit einander verbinden.

Das rechte Drüsenfeld liegt weit vorn am Taschenwall. Medial von demselben zieht eine tiefe Furche, in caudaler Richtung sich zum weitesten und tiefsten Theil des ganzen Beutels gestaltend.

Das Lumen der linken Tasche ist gering entwickelt. Das Drüsenfeld nimmt auch hier eine lateral gelegene, warzenähnlich erhobene Stelle ein.

Die Drüsen und die Musculatur dieses Stückes sind es, welche auf Fig. 3, Taf. XIV, eine Darstellung gefunden haben.

An Object V können wir N anreihen, bei welchem auch beide Taschen zum Marsupium zusammenwirken, jedoch so, dass die rechte bei weitem den grössten Antheil hieran hat. Wir brauchen uns bei V nur den Mittelwulst etwas reducirt zu denken, um ohne Mühe zu einer grossen Zahl anderer Beutelbefunde zu gelangen, von denen ich ausser N auch noch Object D erwähnen will. Hier liegt der Beutelrand in einem Niveau mit der umgebenden Haut, die rechte Tasche ist sehr bedeutend entwickelt und bildet, sich in lateraler Richtung ausdehnend, den Haupttheil des Marsupiums. Der ganz einheitliche Beutel läuft cranial in zwei rinnenförmige Vertiefungen aus, zwischen denen ein Wulst ins Innere vorspringt. An sich wäre diese Formation gar nicht zu verstehen. Aus der Vergleichung aber mit dem anderen Zustande ersehen wir, dass wir hier noch einen Rest des Mittelwulstes vor uns haben.

Ich kann unmöglich alle Zwischenformen aufführen, welche uns vom „Taschenstadium“ zum Beutel führen, erwähnen will ich nur, dass auch solche Fälle sich finden, in denen beide Taschen ganz gleichmässig als flache, mit ihren Oeffnungen gegen einander gerichtete Gruben sich am Aufbau des Beutels betheiligen.

So gelangen wir denn zum vollständig einheitlichen Marsupium und damit zu jenen Befunden, die zuerst durch HAACKE bekannt geworden sind. Man findet unter den betreffenden Stücken viele, denen die paarige Entstehung des Beutels nicht mehr anzusehen ist, aber auch solche, welche noch, und zwar in mannigfacher Weise, an den alten Taschenzustand erinnern; überhaupt wäre es ein Irrthum, zu glauben, dass etwa mit der Ausbildung des einheitlichen Marsupiums irgend welche Gleichartigkeit oder Regelmässigkeit der Befunde hergestellt wäre. Die starke Variationsfähigkeit äussert sich auch jetzt noch so, dass wir einzelne Typen zur Illustration derselben herausgreifen wollen.

Wir haben da zunächst ganz flache und weite Beutel, die einen ziemlich weiten Bezirk der Bauchhaut umfassen (Fig. 15, Taf. XV). Diese stellen wahrscheinlich Reductionszustände dar und bieten daher ein geringeres Interesse. Ein solcher Befund bietet sich bei Object K, dessen eigenthümliche Gestaltung

der Drüsenfelder bereits erwähnt wurde (s. o.). Sehr weit und schlaff ist auch Beutel U, desgl. F. In diesen Fällen ist der Sphincter vorn nur unvollkommen geschlossen.

Wo nun die cranialen Theile dieses Muskels sich innig mit einander durchflechten, da sehen wir Beutel mit engem Eingang hervorgehen, und diese müssen uns als auf einer functionell höheren Stufe stehend erscheinen.

Bei diesen Beuteln sehen wir verschiedene Möglichkeiten ausgestaltet. Einige derselben zeigen einen mehr ovalen, in der Richtung der Körperlängsaxe ausgedehnten Aditus marsupii, bei anderen ist derselbe mehr oder weniger einem Kreise genähert, ja bisweilen übertrifft der transversale Durchmesser den longitudinalen.

Eine Mittelstellung nimmt Beutel R ein mit gleichmässig, annähernd kreisförmig verengtem Beutelrand. Die Drüsenfelder liegen ziemlich nahe am Beutelwall, der Seitenwand des Beutels angeschlossen. Der Sphincter ist nicht in unmittelbarer Nähe des Beutels cranial geschlossen. Die Drüsen sind mässig entwickelt.

Als Beispiel der länglich-schmalen Beutelform führe ich S an, im Ganzen dem auf Fig. 5, Taf. XIV, dargestellten Beutel eines jungen Thieres ähnlich. Die Umrandung des Beutels ist unregelmässig viereckig. Die beiden seitlichen Ecken bezeichnen die Lage der Drüsenfelder. Der Beutelwall erscheint nicht als eine besondere Erhebung, sondern der Rand liegt im Niveau der Umgebung. Die der rechten Tasche entsprechende Partie dürfte ein wenig über die linke prävaliren.

Noch mehr dem Extrem nähert sich Q mit seinen langen seitlichen Rändern, die den Beuteleingang als einen ca. 1 cm breiten und 6 cm langen Schlitz zwischen sich fassen (Fig. 11, Taf. XV).

Die höchste Vollendung des Marsupiums wird uns vorgeführt durch Objecte, wie z. B. Y, dem die Abbildung Fig. 6, Taf. XIV, entlehnt ist.

Wir wollen diesen Beutel als Typus wählen. Die Drüsenkörper sind wohl entwickelt, doch nicht sehr viel stärker als in den Fällen einer geringen Beutelentwicklung. Der Musculus sphincter marsupii ist ganz ausgezeichnet entwickelt. Am cranialen Ende gehen die beiderseitigen Fasermassen in vollständig geschlossenen Kreisbögen in einander über, genau so, wie es in allen früheren Fällen nur am caudalen Theile der Fall war. An letzterem ist ein fast vollständig circulärer Verlauf der Fasern beachtenswerth.

Durch diesen Muskel wird der Eingang des Beutels gleichsam eingeschnürt, so dass dieser Aditus einen Längsdurchmesser von ca. 2 cm und einen Querdurchmesser von 3 cm beibehält, wie sehr auch der Beutel selbst ausgedehnt werden mag. Diese Ausdehnung ist in unserem Falle in ähnlicher Weise wie in dem von HAACKE beschriebenen eingetreten; es könnte eine Taschenuhr darin geborgen werden. Die Ausdehnung des Beutels ist vorzugsweise in seitlicher und besonders in caudaler Richtung erfolgt. Um hiervon eine Vorstellung zu geben, füge ich den Medianschnitt eines ähnlichen Marsupiums bei, auf welchem diese caudalwärts erfolgende Fundusbildung und die Beziehung des Hautmuskels zu diesen Theilen deutlich sichtbar ist (Fig. 14, Taf. XV).

Die Drüsenfelder liegen der seitlichen Beutelwandung angeschlossen, und ihre Mündungsstellen erscheinen bald als leichte Erhebungen, bald als Vertiefungen.

Hiermit haben wir den höchsten Ausbildungsgrad des Beutels erreicht, welcher höchstens noch darin sich verändern kann, dass durch die Grössenzunahme des in ihm geborgenen „Fötus“ seine Dimensionen noch beträchtlichere werden. Hierbei ist es der eng geschlossene Sphincter, welcher das ganze Gebilde in der festen Form erhält (Fig. 16, Taf. XV).

Das vorgeführte Thatsachen-Material wird, wie ich denke, genügen, um ein Bild von der allmählichen Umwandlung der paarigen Taschenbildung in den einheitlichen Beutel zu ge-

währen. Die Objecte, welche ich nicht ausdrücklich erwähnt habe, bieten nichts Neues dar, ihre Schilderung würde nur eine Wiederholung des Angeführten sein.

Was den Bau des fertigen Marsupiums betrifft, so lehren Schnitte, welche von der Haut im Centrum eines sehr wohl entwickelten Beutels angefertigt wurden, dass das Integument von der umgebenden Haut recht verschieden ist. Die Talgdrüsen und Knäueldrüsen sind sehr mächtig entwickelt, namentlich die letzteren bilden starke Packete und weisen auch in den tieferen Theilen auffallende Erweiterungen des Lumens auf. Besonders wichtig aber ist, dass die glatte Musculatur des Drüsenfeldes vermuthlich die ganze Marsupialhaut auszeichnet. Sie bietet ziemlich dieselbe Anordnung dar wie am Drüsenfeld, aber die einzelnen Bündel sind noch mächtiger entwickelt. Auch die starke Entfaltung einiger Haare fällt auf. Eine bildliche Darstellung dieser Verhältnisse scheint mir überflüssig zu sein, da wir die mediale Randpartie des auf Textfigur 2 dargestellten Drüsenfeldes als Paradigma für den Bau des Marsupialintegumentes nehmen können.

Ob diese mikroskopischen Besonderheiten des Beutels sich erst allmählich mit seiner Vertiefung ausbilden, habe ich nicht untersucht. Es genügt auch wohl, darauf hinzuweisen, dass makroskopisch die Beutelhaut sich bedeutend modificirt mit der Vertiefung des ganzen Gebildes. Die Haut wird dünner, aber viel stärker gerunzelt und spärlicher mit Haaren ausgestattet. Auch nimmt sie an Dehnbarkeit beträchtlich zu.

Diese Punkte sind wichtig um die Anschauung, dass wir etwas Besonderes sich allmählich ausbilden sehen, auch im Einzelnen zu bekräftigen. Wie oben auseinandergesetzt, braucht die Entfaltung der oben erwähnten Warzenbildungen nicht mit der Zunahme des Beutels gleichen Schritt zu halten. Wir haben in dieser an die höheren Säugethiere erinnernden Erhebung des Drüsenfeldes einen anderen Punkt vor uns, welcher die allmähliche Complication des ganzen Apparates documentirt, und wenn wir diesen Punkt mit der Variation der Beutelbefunde combiniren, so tritt uns der gesammte Umbildungsprocess aufs schönste entgegen.

### 3. Beurtheilung der ontogenetischen Befunde von Mammartaschen und Marsupium.

Eine wichtige Errungenschaft auf dem Gebiete der Mammarorgane stellt die Entdeckung embryonaler Beutelanlagen bei *Echidna* durch SEMON dar, über welche dieser Forscher bereits in dem vorliegenden Reisewerk berichtet hat. SEMON hatte die Güte, mir einige solcher Embryonen zu übersenden, darunter auch ein Exemplar, an welchem er keine Spur von Beutelanlagen hatte entdecken können. Ich kann seine Wahrnehmungen vollkommen bestätigen auch hinsichtlich des negativen Befundes bei dem einen Objecte. Es wurde die Absicht erwogen, die inneren Genitalien dieses Objectes zur Entscheidung der Frage heranzuziehen, ob wir es hier mit einem männlichen Thiere zu thun haben. Da aber eine solche vereinzelt dastehende Prüfung keinen Werth hat, so warten wir lieber ab, bis bei allen betreffenden Embryonen die inneren Geschlechtsorgane untersucht worden sind. Dann gewinnen wir das nöthige Material zur Beantwortung der Frage, wie sich die Geschlechtsverschiedenheit zum Auftreten der Beutelanlage verhält. Dieser Punkt bedarf einer besonderen Untersuchung und lässt sich wohl umgrenzt vom übrigen Material sondern. Mit der Morphologie des Beutels selbst, die ja unser Hauptgegenstand ist, hängt jene Frage nur lose zusammen. Ihr Hauptinteresse beruht vielmehr in etwas ganz Anderem. Es handelt sich um die Uebertragung von sexuellen Einrichtungen des einen Geschlechtes auf das andere. Von diesem Gesichtspunkte

1) Unabhängig von SEMON hat kürzlich auch W. N. PARKER an zwei *Echidna*-Jungen diese Bildungen gesehen. Er erwähnt sie nur beiläufig, ohne sie abzubilden (Proceedings of the Zoolog. Soc. of London, 1894).

aus erweist sich die Feststellung von Beutelanlagen resp. des Fehlens solcher beim männlichen Geschlechte von grosser Bedeutung. A priori wird man Beutelanlagen beim männlichen Thiere erwarten müssen, da ja bei männlichen Monotremen (*Ornithorhynchus*) die Mammardrüse gefunden wurde. Alle diese Dinge hängen innig zusammen mit jenen Fragen, die ich in meiner Arbeit über den Descensus testicularum aufgeworfen habe, und daher lasse ich diese über unser Thema hinausgehenden Punkte bei Seite.

Was nun die embryonalen Beutelanlagen als solche betrifft, so haben wir sicherlich in ihnen sehr wichtige Bildungen vor uns, aber wir müssen uns hüten, die Bedeutung derselben zu überschätzen. Wer etwa glaubt, dass mit ihnen eine neue Aera der Erkenntniss der Geschichte des Beutels anhebt, der dürfte einer grossen Enttäuschung nicht entgehen. Ich ging nicht mit solchen Erwartungen an die Prüfung der Objecte und glaube, den richtigen Standpunkt dem ebenso interessanten wie schwierigen Befunde gegenüber einzunehmen.

Diese Beutelanlagen finden sich bei Beuteljungen von ca. 2 cm an bis zu Thieren von ca. 20 cm, dann schwinden sie, um erst zur Zeit der Function der Mammarorgane wieder sichtbar zu werden.

Diese Thatsache ist auffällig und in mehr als einem Punkte von allgemeiner Bedeutung.

Wie weit das „Schwinden“ dieser Organe geht, kann ich aus eigener Erfahrung nicht beurtheilen, denn auch bei jenen Bauchhautstücken, die relativ am wenigsten von Mammartaschen oder Beutel zeigten, waren doch Spuren der ganzen Einrichtung nachzuweisen. Ob also wirklich die Möglichkeit eines Nachweises ganz verloren geht, das möchte ich noch bezweifeln, aber selbst für den Fall, dass dieser Nachweis sehr schwierig werden sollte, so würde ich darin mehr eine Unvollkommenheit unserer Hilfsmittel, als einen wirklichen Schwund der Theile erblicken.

Wir haben es hier zu thun mit sogenannten latenten Organen, und diese Latenz tritt uns in zweierlei Gestalt entgegen. Einmal bei dem erwachsenen Thiere, wo ja bekanntlich ebenfalls zwischen den Functionsperioden eine bedeutende Rückbildung der Theile eintritt, und zweitens zwischen der Jugendperiode und dem erwachsenen Zustande. Diese letztere Art der Latenz wird nun meiner Ansicht nach verständlich, wenn wir sie mit der ersteren verknüpfen, wenn wir sie als ihr im gewissen Sinne gleichwerthig setzen.

Ich erblicke in dem zeitweiligen Auftreten der Beutelanlage beim jungen Thiere und in dem späteren „Schwinden“ eine an die Periodicität der Function des ganzen Apparates erinnernde Erscheinung und bringe sie hierdurch in Connex mit einer grossen Reihe anderer ähnlicher Vorkommnisse der Genital- und speciell der Mammarorgane.

Wir haben hier einen ganz ähnlichen Fall vor uns, wie beim Descensus testicularum, wo ja auch in früher Embryonalzeit sich der Zustand des Erwachsenen beim Menschen anbahnt, um dann wieder eine Art Rückschlag zu erleiden, eine Andeutung der Periodicität der ganzen Erscheinung bekundend.

In allen diesen Fällen haben wir es mit Einrichtungen zu thun, die beim erwachsenen Thiere ihre eigenartige Ausbildung erlangten unter dem directen Einfluss von Einwirkungen, welche die betreffenden Theile erfuhren. Diese Einrichtungen werden aber allmählich in eine frühere Periode zurückverlegt, wo jene Factoren noch gar nicht einwirken konnten, und so werden sie scheinbar unabhängig von denselben. Diese fundamentale Erscheinung, die man am besten als eine Fixirung erworbener Eigenschaften bezeichnet, beherrscht zum grossen Theile die Ausbildung der embryonalen Formen. Der Grad dieser Fixirung kann naturgemäss ein sehr verschiedener sein, und wir sehen ihn in Abhängigkeit theils von der physiologischen Bedeutung des betreffenden Theiles beim erwachsenen Thiere, theils von der Constanz der Ausbildung des Organes im erwachsenen Zustande. Die schönsten Beispiele liefert uns der Descensus testicularum. Das embryonale Auftreten der Scrotalanlagen bei Thieren mit definitivem Descensus giebt uns eine treffliche

Parallele zu der Beutelanlage von *Echidna*. So wenig aber im ersten Falle irgendwelche direct und unmittelbar beim jungen Thiere resp. Embryo auf die Anlage einwirkende Momente gefunden werden können, ebensowenig kann von solchen bei den embryonalen Beutelanlagen die Rede sein.

Dieselben verdanken ihre Erscheinung lediglich einer Verfrühung der Ausbildung des ganzen Apparates und können daher nichts Anderes darstellen, als ein Abbild des Theiles in dem Zustande, wo er seiner Function obliegt. Dies ist für die Beurtheilung der Beutelanlage sehr wichtig. Man darf und kann von ihnen nicht erwarten, dass sie etwa Vorfahrencharaktere zum Ausdruck bringen oder mit sehr grosser Klarheit uns ein Zeugniß für die Vorgeschichte der Mammарorgane liefern werden. Was sie darin bieten können, dürfte — so muss man es a priori erwarten — dem gleichkommen, was wir am erwachsenen Thiere kennen gelernt haben.

Wir wollen sehen, inwieweit diese Betrachtungen mit dem Thatsächlichen harmoniren.

Der jüngste Beutelfötus, den ich untersuchte, misst ca. 2,3 cm Länge. Die kritische Stelle seiner Bauchhaut ist bei Lupenvergrösserung auf Fig. 4, Taf. XIV, dargestellt worden.

Die Bauchhaut bietet eine grosse Zahl ziemlich tiefer Furchen dar. Diese fehlen in einem mittleren Bezirk, der in seiner Lage dem späteren Beutel entspricht. Die Haut hebt sich jederseits sanft empor zu einer bilateral-symmetrischen Wallbildung, welche in hufeisenförmiger Krümmung, medialwärts offen, eine vertiefte Hautpartie umzieht. Gegen diese besteht ein viel steilerer Abfall, als nach aussen zu.

Die beiden Wallbildungen sind vollkommen von einander gesondert, namentlich cranial, wo sich eine unpaare mediane Wulstbildung erhebt, die in dem späteren Mittelwulst erhalten ist.

Die Stelle der Drüsenfelder kann man nur in einer stärkeren Einziehung am medialen Rand des Walles vermuthen.

Das Wichtige an diesem Stadium ist die paarige Anlage des Ganzen, und diese ist auch von SEMON ausdrücklich betont worden. Bei einem noch etwas jüngeren Beuteljungen scheint dieselbe noch deutlicher hervortreten (cf. SEMON, Bd. II, Taf. XI, Fig. 47 v'). Wir haben hier also auch embryonal die beiden Mammartaschen und finden eine vortreffliche Uebereinstimmung des jugendlichen Zustandes mit dem erwachsenen.

Hieran reihen wir den Befund, welchen ein etwas älterer, ca. 2,8 cm langer Beutelfötus darbietet. Auch an ihm finden wir die Mammartaschen-Anlagen deutlich, aber nicht auf beiden Seiten gleichmässig.

Rechts treffen wir eine ziemlich flache Erhebung, die, im Niveau mit der umgebenden Haut gelegen, medial nur wenig absinkt. Links hingegen findet sich eine sehr stark ausgeprägte, schlitzartige Bildung von einem stärkeren Wall überragt. Beide Taschenbildungen sind einander zugekehrt, und der schon vorher als etwas beiden gemeinsame Beutelbezirk hat an Einheitlichkeit gewonnen. Auch erscheint die Haut in demselben modificirt, zarter als in der Umgebung und mit zahlreichen kleinen Runzeln durchsetzt.

Am cranialen und caudalen Theile ist die Beutelanlage — als solche können wir nun schon das Product der paarigen Taschenanlagen bezeichnen — am wenigsten von der Umgebung geschieden.

Ein bedeutend älterer Beutelfötus von ca. 7 cm Länge (cf. SEMON, Bd. II, Taf. XI, Fig. 52 v) zeigt bereits ein vollständig entwickeltes Marsupium. Auf SEMON's Abbildung ist dasselbe zwar sichtbar. Ich gebe aber auf Fig. 5, Taf. XIV, ein vergrössertes Bild desselben, um die Uebereinstimmung mit dem erwachsenen Zustand zu zeigen.

Was die Beschaffenheit des Integumentes betrifft, so sind die Haaranlagen als Punkte sichtbar, und zwischen diesen finden sich sehr zahlreich jene kleinen Erhebungen, die ich schon beim erwachsenen Thiere erwähnt habe, über deren Bedeutung ich aber vorläufig nichts auszusagen vermag.

Die mit sehr starken Runzeln versehene Haut hebt sich zu einem Marsupialwall empor, der die Umgebung wenig überragt, medial aber sehr steil abfällt. Unter diesem Wall ist rechts und links eine Stelle besonders tief eingezogen, welche der Gegend des Drüsenfeldes entspricht. Cranial ist der Beutel besser geschlossen als hinten.

Von älteren Stadien möchte ich noch einmal auf Fig. 2, Taf. XIV, verweisen, auf welcher die Marsupialanlage zwar als eine mediane, leichte Vertiefung dargestellt, an welcher aber jederseits die Mammartaschen als besonders vertiefte Partien des Ganzen sehr deutlich hervortreten. Offenbar liegen hier Veränderungen vor, welche bereits mit einer Reduction der ganzen Einrichtung einhergehen. Dächten wir uns den Beutel noch mehr verflacht, so würde daraus ein Zustand resultiren, wo nur noch die Mammartaschen übrig sind und somit eine Annäherung an den auf Fig. 9, Taf. XV, dargestellten Zustand gegeben ist.

Ueberblicken wir nun den Entwicklungsgang der Beutelanlage, so sehen wir, dass derselbe beginnt mit einer streng paarigen Anlage des Apparates. Es treten in symmetrischer Anordnung Mammartaschen auf, aus denen eine allmählich in transversaler Richtung sich verschmälernde, in longitudinaler hingegen sich ausdehnende einheitliche Beutelanlage hervorgeht.

Vergleichen wir dies Ergebniss mit demjenigen, welches an den Objecten vom erwachsenen Thiere gewonnen wurde, so gewinnen wir ohne weiteres die Ueberzeugung, dass uns die beiden verschiedenen Wege zu dem gleichen Resultate führen, dass die Mammartaschen, indem sie zu einer unpaaren Bildung zusammenschliessen, das Marsupium hervorgehen lassen.

So wichtig es nun aber auch auf den ersten Blick erscheinen mag, dass uns der ontogenetische Weg zum gleichen Ziele führt, wie der vergleichende am erwachsenen Objecte, so können wir uns doch nicht verhehlen, dass uns durch die Kenntniss der Entwicklung nichts eigentlich Neues geboten wird. Das Resultat war schon auf dem anderen Wege gesichert, wir finden hier nur ein Abbild, eine z. Th. nicht sehr deutliche Reproduction der erwachsenen Befunde.

Wie wir beim erwachsenen Thiere eine grosse Variabilität antreffen, so sehen wir auch die Jugendzustände des Beutels keineswegs mit einander harmoniren. Wir finden Fälle, wo die beiden Mammartaschen sich gleichmässig selbständig von einander zeigen, dann solche, wo sie gleichmässig zusammenwirken zum Aufbau des einheitlichen Marsupiums, dann aber treten uns auch Zustände entgegen, wo eine einseitige Entwicklung stattfindet, wo, wie ich es ausführte, die linke Tasche die rechte weit überwiegt. Dies sind alles Parallelen zum erwachsenen Zustand. Somit bestätigt sich also, was ich vorher über die allgemeine Bedeutung der Beutelanlage gesagt habe. Sie ist wichtig, aber nicht fundamental wichtig für die Auffassung des Beutels. Sie bietet eine willkommene Ergänzung der Beobachtungen am erwachsenen Thiere und kann eventuell solchen gegenüber, welche die Bedeutung der Ontogenese allzu sehr schätzen, dazu dienen, gewisse allenfalls denkbare Einwände zu beseitigen. Diesen mag jenes frühe, auf Fig. 4, Taf. XIV, dargestellte Stadium vielleicht von grösserem Werthe sein als die beim erwachsenen Thiere für die Duplicität der ganzen Bildung sich ergebenden Zeugnisse.

Einen Einwand möchte ich hierbei noch von vornherein zurückweisen, der vielleicht erhoben werden könnte. Es wird vielleicht Jemand die Behauptung aufstellen, dass der unpaare Beutel das Primäre sei, und dass die Mammartaschen nur ein Product der Reduction dieser Bildung sein. Hierfür würde er sich auf Zustände, wie etwa Taf. XIV, Fig. 2, stützen, wo ja ausser den Mammartaschen eine unpaare Bildung existirt. Dieser Einwand wird gleichmässig die ontogenetischen, wie die erwachsenen Zustände treffen. Gerade gegen einen solchen Einwand würde der Hinweis auf das frühe Entwicklungsstadium von Bedeutung sein, denn von diesem aus muss das spätere Hervortreten der Mammartaschen als die Rückkehr zu einem schon früher gegebenen Zustande beurtheilt werden.

Bei der Reduction würden eben nicht jene charakteristischen Zustände sich ergeben, wenn dieselben nicht bei der Entstehung eine wichtige Rolle gespielt hätten. Es geht aber auch nicht an, die Mammartaschen als Rudimente des Beutels hinzustellen, denn sie functioniren ja ganz deutlich, bald die eine, bald die andere.

Es wäre also sehr unberechtigt, wenn Jemand versuchen wollte, die Mammartaschen deshalb, weil sie bei der Reduction des Beutels sich wieder im ursprünglichen Zustande zeigen, für secundäre oder gar unwichtige Bildungen zu erklären.

Für das Schicksal der Mammartaschen ist ihre Beziehung zur Marsupialbildung sehr wichtig. Nicht nur, dass dadurch etwas Neues hervorgeht, auch die Mammartaschen selbst erfahren eine Modification. Sie haben einen Theil zur Formation des Marsupiums abgegeben, aber auch, nachdem dies geschehen, bleiben sie innerhalb der neuen Bildung, vielfach wenigstens, als etwas Besonderes erkennbar.

Hieraus könnte der Grund erwachsen, eine neue Bezeichnungsweise einzuführen, deren Nützlichkeit, ja vielleicht Nothwendigkeit ich mit Rücksicht auf die höheren Säugethiere in Erwägung gezogen habe. Es wäre vielleicht nicht ungeeignet, wenn man die Taschen im ganz ursprünglichen Zustande als primäre Mammartaschen bezeichnete. Aus diesen würden die secundären Taschen hervorgehen, dadurch, dass ein Theil der primären in die Beutelbildung einbezogen wird.

Es wäre ja a priori ganz wohl denkbar, dass die Beutelanlage eine so feste Einrichtung würde, dass sie sich unabhängig von den Mammartaschen ontogenetisch anlegte, obwohl sie phylogenetisch aus denselben hervorgegangen ist. Wenn in einem solchen Falle dennoch Mammartaschen auftreten, so haben wir es mit secundären Mammartaschen zu thun.

Die einzige Gefahr bei dieser Benennung würde ich darin erblicken, dass man sie zu dogmatisch verwerthen und dem allmählichen Uebergang von primären in secundäre Mammartaschen nicht genügend Rechnung tragen könnte.

Gelegentlich der Besprechung der Beutelthiere werde ich im Einzelnen zeigen, inwieweit diese neuen Begriffe das Verständniss der Differenzirung der Mammarorgane erleichtern.

### III. Zusammenfassung der Ergebnisse und allgemeinere Betrachtungen.

Ueberblicken wir die bei *Echidna* gefundenen Thatsachen, so ergibt sich in vielen Punkten eine fundamentale Uebereinstimmung mit *Ornithorhynchus*, während in anderen sich Differenzen zeigen, die zu der Frage nach dem primitiveren Zustande bei den Monotremen anregen.

Uebereinstimmend sind die Verhältnisse der Drüsen, soweit es sich um die makroskopischen Zustände handelt, übereinstimmend ferner sind die Drüsenfelder in ihrer allgemeinen Lage und Configuration.

Wichtige Abweichungen begegnen uns in der Beschaffenheit des Hautmuskels und in dem Relief der Umgebung des Drüsenfeldes.

Während wir bei *Ornithorhynchus* eine streng paarige Muskellücke antreffen, finden wir bei *Echidna* einen grossen unpaaren, medianen Bezirk, der von der Musculatur spincterenartig umfasst wird. Wo liegt nun hier der primitivere Zustand vor?

Aus dem Objecte selbst lässt sich ohne eine Lösung des Problems der Phylogenese des Bauchhautmuskels eine bestimmte Antwort auf diese Frage nicht geben. Wir müssen daher die Ergebnisse abwarten,

zu denen die specielle Untersuchung der Hautmusculatur von *Echidna* führt. Von den bereits oben erwähnten Möglichkeiten, die vorliegen, scheint mir jede viel für sich zu haben. Einfacher freilich und verständlicher ist die Umwandlung einer paarigen Muskellücke in eine unpaare Lücke, als der umgekehrte Vorgang. Um letzteres zu beweisen, bedarf es der Begründung eines secundären Einwachsens der Bauchhautmusculatur zwischen die beiderseitigen Drüsenfelder, und dieser Nachweis dürfte nicht ganz leicht sein. Im anderen Falle würde es sich lediglich um eine Reduction des medianen Theiles des Bauchhautmuskels handeln, und diese wäre leicht verständlich. Haben wir doch gesehen, dass hinsichtlich der Drüse die beiden Theile des Hautmuskels eine ungleiche Rolle spielen. Der laterale Theil ist es, welcher durch seine Lage zur Drüse eine compressorische Bedeutung für dieselbe besitzt, eine Beziehung, die dem medialen fehlt. Letzterem muss daher eine gewisse Minderwerthigkeit zugesprochen werden, und sein Fortfall wird auch von der functionellen Seite her verständlich.

Der allmähliche Uebergang der paarigen Bildung in eine unpaare würde auch in schönster Harmonie stehen mit den entsprechenden Umwandlungen an den Faltenbildungen des Integumentes.

Bezüglich dieser wäre es leicht denkbar, dass man ohne weiteres *Ornithorhynchus* als phylogenetisches Ausgangsstadium für den anderen Monotremen betrachtete. Ist doch das Fehlen wohl ausgeprägter Taschen- und Beutelbildungen zweifellos ein niederer Zustand. So plausibel dies auch scheinen mag, so muss man doch berücksichtigen, dass wir bisher von *Ornithorhynchus* noch keine Exemplare kennen gelernt haben, die auf der Höhe der functionellen Thätigkeit des Mammарapparates standen. Freilich war ja bei MECKEL's Exemplar die Drüse ziemlich gross, aber wir können mit solchem vereinzelt Befunde nichts anfangen. Erst die Untersuchung einer recht grossen Zahl gravider oder brütender Weibchen wird uns in den Stand setzen, ein endgültiges Urtheil darüber zu gewinnen, ob nicht die von mir entdeckten Mammарgruben Reste ausgedehnterer Taschenbildungen darstellen. Dass dieselben keine zufälligen Befunde darstellen, dürfte aus meiner Schilderung, vor allem aus den sehr bemerkenswerthen mikroskopischen Daten hervorgehen, die eine Besonderheit des medial vom Drüsenfeld gelagerten Integumentes im Vergleich mit dem lateralen darthun. Leugnet man die Möglichkeit einer früheren oder zeitweiligen Existenz der Mammartaschen, so müssen wenigstens diese Besonderheiten der Haut verständlich gemacht werden, und dies dürfte auf einem anderen, als dem von mir eingeschlagenen Wege nicht leicht gelingen.

---

Wie man hieraus ersieht, bin ich geneigt, in einigen Punkten *Ornithorhynchus*, in anderen *Echidna* eine grössere Primitivität im Aufbau des Mammарorganes zuzuschreiben. Bezüglich des Hautmuskels möchte ich in dieser Hinsicht dem *Ornithorhynchus*, bezüglich der Mammartaschen der *Echidna* den Vorrang geben. Jede dieser Formen hätte also im Laufe der physiologischen Entwicklung eine Einbusse erfahren, *Echidna* hätte eine mittlere Partie des Hautmuskels verloren, während *Ornithorhynchus* die Taschenbildungen des Integumentes eingebüsst hätte. Um nun zu einem gemeinsamen Urzustand zu gelangen, müssen wir die Eigenschaften der beiden vorliegenden Monotremen mit einander combiniren, und zwar in der richtigen Weise, d. h. indem wir jeder dasjenige entlehnen, was wir für wirklich primitiv zu halten geneigt sind. Folgen wir diesem Gedankengange, so gelangen wir zu einem Ur-Monotremen, welcher jederseits eine Mammartasche besass. Zu jeder derselben stand der Hautmuskel in der Beziehung eines Sphincters.

Die Duplicität der ganzen Anlage würde somit eine vollständige sein und würde mit der doppelten Eiablage harmoniren, welche *Ornithorhynchus* noch jetzt zeigt. Dass *Echidna* sie ebenfalls einst besass, geht

aus dem allerdings seltenen Befunde einer Zwillingengeburt bei *Echidna* hervor. SEMON hat einen solchen Fall beobachtet.

Für andere Combinationen, wie etwa die, dass ein medianer, unpaarer Apparat das Erste gewesen sei, aus dem sich die symmetrische Einrichtung entwickelt habe, finde ich in den Thatsachen keine Begründung, so wie — da man ja bezüglich der Einwände alles für möglich halten muss! — etwa der Versuch, die Mammorgane der beiden Monotremen als gänzlich unabhängig von einander entstandene Bildungen aufzufassen, erst seinerseits stark fundirt werden müsste, ehe er zur Discussion überhaupt zugelassen werden könnte.

---

Wir wenden uns nun zu der Frage, inwieweit die vorgeführten Thatsachen auf die Geschichte der Mammorgane neues Licht werfen.

Einmal ist es die Entstehung des Marsupiums, welche dadurch dem Verständniss näher gebracht wird, und ferner ergeben sich auch Gesichtspunkte, von denen aus die ersten Phasen der Hervorbildung von Mammorganen sich schärfer präcisiren lassen, als dies bisher möglich war.

Bezüglich der Marsupialbildung liefern die Befunde bei *Echidna* eine ausgezeichnete Bestätigung der Richtigkeit meiner früheren, rein theoretisch aufgestellten Ansicht über die Beziehungen der Mammartaschen zum Beutel.

Es zeigt sich in der That, dass die scheinbar so divergenten Angaben der früheren Autoren gleichmässig zu Recht bestehen, und dass sie nur durch die Wahrnehmung verschiedener Ausbildungsstufen derselben Organe bedingt waren.

Der ursprüngliche Zustand war gegeben durch eine streng paarige Taschenbildung. Diesen Zustand wollen wir zunächst als einen gegebenen hinnehmen und die Frage nach einer Hervorbildung weiter unten prüfen. Dieses Stadium der paarigen Mammartaschen ist von der grössten Bedeutung. Seine Auffindung liefert einer grossen Reihe von Untersuchungen der Mammorgane bei höheren Formen die bisher nicht in dieser Schärfe erbrachte thatsächliche Basis und bestätigt damit zugleich aufs beste die Richtigkeit der Voraussetzung, von der aus diese Forschungen unternommen worden waren.

Der ursprünglichste und wichtigste Theil dieser Taschenbildungen war derjenige, welcher sich in der unmittelbaren Nachbarschaft des Drüsenfeldes befand. Von ihm aus hat sich der Taschenbezirk weiter ausgedehnt, zunächst in caudaler und medialer Richtung, allmählich auch seitliche Hautpartien in sich einbeziehend. Diese Erweiterung der ursprünglich wohl nicht sehr geräumigen Taschen muss mit ihrer Function in innigen Connex gebracht werden. Die Beherbergung des Eies resp. des jungen Thieres stellt den Factor dar, welcher eine bedeutendere Ausdehnung und Vertiefung der Taschenbildungen herbeiführte, und diese Einwirkung dürfte wohl ursprünglich die beiden bilateral-symmetrischen Taschen in gleicher Weise betroffen haben.

Wie wir das so oft bei solchen einander gleichartigen Organen treffen, die eben durch ihre ursprüngliche Gleichberechtigung mit einander in eine Art von Concurrrenz treten, wird auch bei den Mammartaschen eine ungleichmässige Entwicklung dem indifferenten Zustand gefolgt sein, und dieses Verhalten musste besondere Bedeutung gewinnen bei der Reduction der Nachkommenschaft auf die Einzahl, welche jetzt für *Echidna* die Regel darstellt. So ergab es sich ganz von selbst, dass bald die eine, bald die andere Tasche sich stärker entwickelte, und dass dadurch die ursprünglich paarige Taschenbildung einer unpaaren Einrichtung, einer Marsupialbildung wich. Das gleichmässige Zusammenwirken beider Taschen ist hierbei wohl

eine erst allmählich sich entfaltende und complicirtere Erscheinung. In der That genügt auch die mächtige Entfaltung der einen Taschenbildung, wie es scheint, vollkommen. Das Einbeziehen auch der anderseitigen dürfte damit in Zusammenhang zu bringen sein, dass die jungen Thiere relativ lange Zeit in dem Marsupium verblieben, und so sehen wir auch hier wieder in dem „Beutelfötus“ selbst den Factor, welcher die Einheitlichkeit des Marsupiums herbeiführen half.

Zur Vervollkommnung dieses einheitlichen Marsupiums trug die Beziehung desselben zum Hautmuskel zweifellos viel bei. Wie auch dessen ursprüngliche Anordnung gewesen sei, ob er von vornherein eine unpaare Lücke umschloss, oder ob eine solche anfangs als paarige Bildung entstand, — nachdem einmal der Muskel die Rolle eines Sphincter marsupii übernommen hatte, ergab sich die Steigerung seiner Bedeutung für den ganzen Apparat von selbst. Je enger der Aditus durch den ringförmig werdenden Muskel eingeschnürt wurde, desto mehr konnte das Marsupium sich in der Tiefe ausdehnen, ohne dass die Gefahr eines Herausgleitens des Jungen aus dem Behälter gegeben wurde.

So gelangen wir für *Echidna* zu sehr einfachen und klaren Resultaten. Gerade der Umstand, dass bei dieser Form die ganze, uns hier beschäftigende Bildung noch völlig im Fluss begriffen ist, gestattet uns vortreffliche Einblicke in die allmähliche Entwicklung des Mammorgans. Wir lernen dabei, dass Erscheinungen, welche uns bei höheren Säugethieren als regelmässige und typische Befunde entgegentreten, hier nur zeitweise und selbst dann in einer gewissen Unbestimmtheit und Unregelmässigkeit sich zeigen, stets in genauer Anpassung an den Bedarf, im functionellen Dienst der ganzen Einrichtung. In dieser Hinsicht ist auch die so überaus schwankende Entfaltung von Warzenbildungen, auf welche ich oben hingewiesen habe, von der grössten Bedeutung, und ebenso muss auch die eigenartige Entfaltung des Beutelintegumentes hierher gezählt werden. Gewinnt doch dasselbe, namentlich bei starker Ausprägung des Marsupiums, eine von der benachbarten Haut recht verschiedene Beschaffenheit.

Und alle diese Dinge treten nur temporär auf, um in den Pausen zwischen den Functionsperioden sich so vollständig auszugleichen, dass man nur mit Mühe die Stelle des Mammorgans zu entdecken vermag.

Von grosser allgemeiner Bedeutung sind auch die embryonalen Beutelbefunde, deren Entdeckung wir SEMON verdanken und deren allmählich erfolgende Verlegung in frühe embryonale Perioden oben erklärt worden ist.

Wir haben die Mammorgane durch die ersten Phasen in ihrer allmählichen Vervollkommnung von den niedersten Zuständen aus erfolgt; so eröffnet sich aber auch die Perspective abwärts zu den Anfängen dieser Organe überhaupt, und wir wollen prüfen, welche der im Vorliegenden dargelegten Thatsachen auf diese Vorgeschichte der Mammorgane Licht werfen, und ich will bei dieser Gelegenheit die Anschauungen darlegen, welche sich mir bezüglich dieses schwierigen Capitels ergeben haben.

Ich habe im speciellen Theil öfter die Frage berührt, welche der die Mammorgane auszeichnenden Eigenthümlichkeiten als die primären zu beurtheilen sind, ob wir diese Drüsenbildungen als solche annehmen müssen, oder ob die Taschenbildungen das Ursprüngliche waren. Ich neige zu der Annahme, dass wir mit dem Letzteren das Richtige treffen, dass die Taschenbildungen viel älter sind als die Entfaltung der Drüsen. Hierbei bestimmen mich die gleichen Erwägungen, von denen GEGENBAUR geleitet wurde, wenn er sich dahin aussprach, dass „die Function dieser Drüsen“ (— der Mammarydrüsen —) „nur beim Bestehen einer Mammartasche verständlich“ ist.

„Man sollte denken, dass zuerst eine Stelle des Integumentes zur Bergung des Jungen resp. des gelegten Eies sich auszubilden hat, bevor der Drüsenapparat an der Brutpflege Theil nimmt und eine demgemässe Ausbildung in Anpassung an die neue Function empfängt.

Einem solchem Gange entspricht auch das ontogenetische Verhalten bei den Säugethieren, indem

die Anlage der Mammartasche allgemein das Erste ist. Alsdann erst legen sich die Drüsen an.“ Diese gerade durch meine früheren Untersuchungen dargelegten Thatsachen haben auch jetzt noch für mich das grösste Gewicht. Sie lassen sich nicht anders erklären als durch das hohe Alter der Taschenbildungen. Dieser Schluss stimmt aber auch mit den theoretischen Erwägungen überein, die ich oben über die gemeinsame Ausgangsform der Monotremen entwickelt habe. Es ist nicht verständlich, dass sich an der seitlichen Bauchgegend in streng symmetrischem Verhalten die Hautdrüsen stärker entwickelten, wenn nicht der Factor gezeigt wird, der diese gleichmässige Entwicklung der neuen Organe beherrschte. Als solchen betrachte ich nicht etwa die Taschenbildungen, denn diese müssen auch erst erklärt werden, sondern den Factor, der diese Taschenbildungen selbst uns erklärt. Ueber diesen Punkt ist bisher keine befriedigende Meinung geäussert worden. GEGENBAUR möchte hierfür die glatte Musculatur in der Umgebung des Drüsenfeldes zur Erklärung heranziehen, aber ich muss bekennen, dass mir dem einige Bedenken entgegen zu stehen scheinen. Es ist zunächst gar nicht ausgemacht, dass wir in diesem Besitz einer mächtigen glatten Musculatur einen sehr primitiven Charakter der betreffenden Hautpartien zu erblicken haben. Im Gegentheil, die Verschiedenheit der Befunde, welche wir darin bei den beiden Monotremen antreffen, legen die Vermuthung nahe, dass die Entfaltung einer „Areolargewebes“, wie ich früher die eigenartige Modification der Lederhaut dieses Theiles genannt habe, eine secundäre, vielleicht an die Entfaltung der Drüsen anknüpfende Erscheinung sein könnte. Ob später nach der Entfaltung der Drüsen diese glatte Musculatur bei der Vertiefung der Taschenbildungen vielleicht eine Rolle spielt, will ich unentschieden lassen, zur Erklärung der ersten Entstehung derselben reicht diese Deutung nicht aus. Hier müssen wir vielmehr nach einem Factor suchen, der keine Besonderheiten des Integumentes, vor allem keine Complication der Drüsen voraussetzt, und ein solcher bietet sich, wie ich glaube, in dem Hautmuskel dar, dessen innige Beziehungen zu den Mammarorganen uns ja in so überaus deutlicher Weise entgegnetreten. Wir müssen jedenfalls den Vorfahrenformen, bei denen zuerst Mammarorgane entstanden sind, gewisse Eigenthümlichkeiten zuerkennen, die den „Säugethiertypus“ documentiren, ganz unabhängig von den Mammarorgan selbst. Solche Merkmale sind einmal die Beschaffenheit des Integumentes mit seinen Drüsen- und Haarbildungen und ferner ein ausgedehnter Bauchhautmuskel, dessen allmähliche Hervorbildung aus weiter proximal gelegenen Theilen schon bei niederen Wirbelthieren sich anbahnt.

Diese Besonderheiten vorausgesetzt, ergeben sich ganz von selbst Complicationen der Bauchhaut, wenn wir nur diesen Urformen der Monotremen die gleiche Fortpflanzungsweise und eine ähnliche Art der Brutpflege zuschreiben, wie wir sie bei Sauropsiden finden.

Ich nehme also an, dass ein Bebrüten der Eier der erste Factor war, welcher hier etwas Neues hervorgehen liess. Dass an sich schon dieses Brutgeschäft genügt, um die Bauchhaut zu modificiren, zeigen uns die Sauropsiden. Ich brauche nur auf die bekannte Brutpflege der Vögel zu verweisen. Angenommen nun, dass die mütterlichen Thiere die Eier bebrüteten, und dass die innige Berührung mit den hartschaligen Eiern einen gewissen Einfluss auf das Integument des Abdomens ausübte, so hat es nichts Befremdendes, wenn wir die Ausbildung einer Beziehung des Bauchhautmuskels zu dem wohl paarig vorhandenen Brutbezirk der Haut annehmen.

Diese Voraussetzungen führen uns ganz naturgemäss zu einem Zustand, wie ihn *Ornithorhynchus* mit seiner paarigen Muskellücke darbietet. Ein geringes Auseinanderweichen der longitudinalen Fasern des willkürlichen Muskels würde dem Thiere die Möglichkeit geben, das Ei einzuklemmen und so eventuell bei drohenden Gefahren zu schützen, auch vielleicht fortzutragen.

So entstand eine paarige Vertiefung jederseits, die zur Bildung der Mammartaschen führte.

Es wäre aber auch eine andere Art der Ableitung denkbar. Man könnte von einem Zustande

geringer Ausbildung des Bauchhautmuskels ausgehen, wobei der mediale Rand desselben einfach direct als Haltapparat des Eies Verwerthung fände. Dieser Modus wäre noch einfacher, aber er ist mir nicht wahrscheinlich, es sei denn, dass der Nachweis für die primitive Bedeutung der unpaaren Muskellücke von *Echidna* erbracht würde. Man sieht daraus, dass im Falle dieses Nachweises, den vielleicht Mancher als ein Zeugniß gegen die Mammartaschen-Theorie ins Feld führen würde, meine ganze Darstellung keine wesentliche Aenderung erleiden würde, sie würde nur eine Vereinfachung erfahren.

Wie aber auch die Entscheidung fallen mag, in jedem Falle ergiebt sich der Hautmuskel als die die Taschenbildung ermöglichende Grundlage, auf welcher von aussen her einwirkende Factoren — das Ei selbst — Neues hervorgehen lassen.

In dieser Betonung der Beziehungen des Hautmuskels zu den Mammartaschen und damit indirect zu dem Beutel liegt das Neue meiner ganzen Auffassung, durch welche die spätere Rolle des Hautmuskels als Sphincter ohne weiteres verständlich wird.

Dass die Taschenbildungen aus solchen ganz primitiven Schutzrichtungen hervorgegangen sein sollen, mag vielleicht Manchem nicht recht plausibel scheinen. Wir müssen aber erwägen, welche ungeheure Rolle für die Erhaltung der Art die Thatsache haben musste, dass mütterliche Thiere die Eier resp. Junge auf der Flucht vor Gefahr mit sich forttragen konnten, ohne dabei selbst irgendwie behindert zu sein. Eine solche Einrichtung, mochte sie auch anfangs noch so primitiv sein, konnte sich, ja musste sich wohl einbürgern, und was zuerst nur unter dem directen Einflusse des Brutactes entstanden war, das bildete sich später scheinbar unabhängig davon aus.

Je mehr nun hier Einziehungen des Integumentes, wenn auch zunächst nur für kurze Zeit sich entwickelten, um so mehr werden auch die erwähnten Modificationen des Integumentes sich stärker ausgeprägt haben. Es werden vor allem locale Störungen der Blutcirculation dieser Theile gewesen sein, welche auf rein mechanischem Wege erklärlich, allmählich eine hohe physiologische Bedeutung für das Ei erlangten, und gerade hieran möchte ich die Modificationen der Hautdrüsen anknüpfen, deren Bedeutung natürlich nicht von vornherein eine nutritorische Rolle für das Junge gewesen sein kann.

Dass aber eine solche allmählich erlangt wurde, kann nicht weiter wunderbar erscheinen, wenn man voraussetzt, dass das Ausschlüpfen der Jungen aus dem Ei im Brutbehälter erfolgte. Also wieder ist es die Verlängerung des Aufenthaltes in der Mammartasche resp. Beutel, welche den Fötus als eine die weitere Entfaltung des ganzen Apparates beeinflussende Macht erscheinen lässt.

Dass die Aufnahme flüssiger Nahrung schon bei den Sauropsiden, die aus dem Ei geschlüpft sind, eine Vorstufe hat, darauf hat HAACKE bereits hingewiesen. Von einem activen Säugen kann aber natürlich anfangs nicht die Rede gewesen sein, und da wird denn die compressorische Thätigkeit des Bauchhautmuskels auf ein, wenn auch zunächst nur wenig stärker entwickeltes, Drüsenpacket von hoher functioneller Bedeutung geworden sein.

Damit haben wir die Anknüpfung an die späteren Phasen der Geschichte der Mammарorgane gewonnen.

Von diesem Gesichtspunkte aus wird die Stellung, welche ich gegenüber dem Verhalten des *Ornithorhynchus* einnehme, leicht verständlich sein. Ist die Drüse das Secundäre, erst im Anschluss an eine Taschenbildung sich Bildende, so muss nach meinen Anschauungen auch *Ornithorhynchus* entweder Taschenbildungen am Drüsenfeld besessen haben, oder aber vielleicht noch jetzt zeitweise darbieten. Entsprechend der Beschaffenheit des Hautmuskels können dieselben aber immer nur streng paarige Bildungen repräsentiren. Hierdurch ist vielleicht die Fortführung eines ganz alten Zustandes bei diesem Monotremen gegeben, der aber, in einseitiger Entwicklung auslaufend, zu Reductionen der Reliefbildungen am Drüsenfelde führte.

In jedem Falle ist es gerechtfertigt, nach Rudimenten von Taschenbildungen zu suchen, und vielleicht giebt der von mir mitgetheilte Befund neue Anregung hierzu.

Wenn auch vieles von den hier vorgetragenen Anschauungen noch hypothetischer Natur ist, so knüpft es doch überall an den ganz festen Boden der Thatsachen an und zeigt uns die Richtung, in welcher die weiteren Forschungen sich zu bewegen haben.

Namentlich ist durch die Resultate der vorliegenden Untersuchungen die Grundlage gegeben, auf welcher die Erforschung der Beutelbildungen der Marsupialier mit Erfolg ausgeführt werden kann. Durch die Bestätigung meiner früher geäußerten Ansichten hinsichtlich der Monotremen ist auch meiner Theorie von der Phylogenese des Beutels der Marsupialer eine neue Stütze erwachsen, und die Befunde an dem SEMON'schen Materiale ergeben gerade auch für die Marsupialier eine schöne Befestigung und Erweiterung meiner in früheren Arbeiten niedergelegten Ansichten.

An diesem Punkte sollen die späteren Studien das hier Begonnene fortführen.

---

## Nachwort bei der Correctur.

Nach Abschluss der vorliegenden Arbeit erhielt ich davon Kenntniss, dass RUGE in seiner Untersuchung über die Hautmusculation der Monotremen sich zum Theil mit denselben Objecten und Problemen wie ich beschäftigt habe. Durch die Güte des Verfassers war es mir gestattet, die Correcturbogen des betreffenden Abschnittes durchzusehen. Ich erkannte hieraus, dass wir uns in der That zum Theil auf ganz gleichen Bahnen bewegt haben, und dass wir hierbei in manchen Punkten zu übereinstimmenden, in anderen, und gerade sehr wichtigen, aber zu voneinander völlig abweichenden Resultaten gelangt sind.

Die hierbei sich ergebenden Differenzen betreffen weniger Verschiedenheiten der Darstellung thatsächlicher Befunde — in dieser Hinsicht ist nur eine etwas abweichende Beschreibung der glatten Musculation des Beutels zu erwähnen — als vielmehr die allgemeineren Fragen und die morphologische Bedeutung der für die Geschichte der Mammарorgane wichtigen Bildungen und Zustände.

Der schwerwiegendste Differenzpunkt betrifft unsere Auffassung der Mammartaschen. Während ich in denselben ganz fundamentale Bildungen erkenne, welche für die Entstehung des Beutels von grösster Bedeutung sind, neigt sich RUGE der Annahme zu, dass wir es hier mit secundären, erst innerhalb des vorher schon existirenden Beutels entstandenen Bildungen zu thun haben, welche sich unter dem Einflusse der Drüsenentfaltung an der Ausmündungsstelle derselben entwickelt haben sollen.

Wie man aus meiner Arbeit ersieht, boten sich mir keine Thatsachen dar, welche in dem von RUGE vertretenen Sinne hätten verwerthet werden können, ebensowenig solche, die für eine einheitliche und von den Taschen unabhängige Entstehung des Beutels — wie sie RUGE annimmt — sprächen.

Ich muss es mir hier versagen, näher auf diese Differenzen einzugehen; sollte RUGE mit seinen Ansichten Recht haben, so ist es klar, dass daraus eine Gefährdung der von mir verfolgten Richtung sich ergeben würde. Ich hoffe jedoch, dass es an anderer Stelle gelingen wird, die beachtenswerthen, von so hervorragender Seite erhobenen Einwände im Einzelnen zu widerlegen.

Für weniger wichtig erachte ich unsere Verschiedenheit in der Auffassung des *Ornithorhynchus*-Befundes, verglichen mit dem von *Echidna*.

In diesem Punkte konnte RUGE ebensowenig wie ich zu einem abschliessenden Urtheile gelangen. Die von ihm vorgebrachten Thatsachen scheinen mir ebenso in meinem wie in seinem Sinne verwerthbar. Die Befunde an der Musculatur lassen sich recht wohl mit der von mir vertretenen Ansicht vereinigen; wonach bei *Ornithorhynchus* zwar Mammartaschen, aber nie ein Beutel bestanden hat. Darin jedenfalls sind wir beide einer Meinung, dass einmal bei *Ornithorhynchus* ein Brutbehälter existirt haben muss — sei es nun Mammartasche oder Marsupium —, und dass der ebene Zustand des Integumentes im Bereiche der Drüsenfelder ein secundärer sei.

Damit komme ich auf die sehr wesentlichen Punkte der Uebereinstimmung, welche sich aus unseren Resultaten ergeben.

Diese betreffen vor allem die Ueberzeugung, dass die Ausbildung der Mammardrüse nur verständlich wird durch die längst vorher bestehende Entfaltung eines Brutbehälters. In diesem hat sich secundär — z. Th. unter dem directen mechanischen Einflusse des Eies resp. des Jungen — die zur Entfaltung der Mammardrüsen führende Modification des Integumentes vollzogen.

Wir können also beide die früher von GEGENBAUR über die Phylogenese der Mammardrüsen gemachten Aeusserungen aufs neue stützen und ihnen dadurch zu allgemeinerer Geltung verhelfen.

Ferner ist es wichtig, dass RUGE und ich unabhängig von einander die hohe, theils functionelle, theils phylogenetische Bedeutung erkannt haben, welche die Beziehungen der ventralen Hautmusculatur zu den Mammarorganen besitzen.

Auch in diesem Punkte dürfte ein neuer, auf gemeinsamer Basis gesicherter Besitz zu erblicken sein.

---

## Literatur.

- BONNET, R., Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von MERKEL und BONNET, II. Bd., 1892.
- GEGENBAUR, C., 1) Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere. Jen. Zeitschr. für Naturw. u. Medicin Bd. VII, 1873.
- 2) Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrbuch, Bd. I, 1876.
- 3) Zur näheren Kenntniss des Mammarorgane von *Echidna*. Morphol. Jahrbuch, Bd. IX, 1883.
- 4) Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.
- HAACKE, W., 1) On the marsupial ovum, the mammary pouch and the male with glands of *Echidna hystrix*. Proceedings of the Roy. Soc., 1885.
- 2) Ueber die Entstehung des Säugethiers Biolog. Centralblatt, Bd. VIII, 1889.
- KLAATSCH, H., 1) Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrbuch, Bd. IX, 1883.
- 2) Ueber den Descensus testicularum. Morphol. Jahrb., Bd. XVI, 1890.
- 3) Ueber Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVIII, 1892.
- 4) Ueber die Beziehungen zwischen Mammartaschen und Marsupium. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVII, 1891.
- 5) Ueber Marsupialrudimente bei Placentaliern. Morphol. Jahrbuch, Bd. XX, 1893.
- 6) Neues über Mammartaschen. Morphol. Jahrbuch, Bd. XX, 1893.
- 7) Ueber die Mammartaschen und Marsupium von *Echidna*. Verhandl. der Anat. Gesellschaft zu Basel, 1895.
- MECKEL, J. F., *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica*. Lipsiae 1826.
- OWEN, 1) Philosophical Transactions, 1832.
- 2) Philosophical Transactions, 1834.
- 3) Philosophical Transactions, 1865.
- SEMON, 1) Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Jen. Denkschriften, Bd. V, 1894: Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, Bd. II.
- 2) Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen, ebenda 1894.

Tafel XIII.

## Tafel XIII.

*Gl. mamm.* Mammardrüse.

*Dr* Drüsenfeld.

*B* Einziehung auf der medialen Seite des Drüsenfeldes (Andeutung eines Mammartaschen-Rudimentes).

*I* Integument in der Umgebung des Drüsenfeldes, von Haaren befreit.

*Cl* Cloake.

*Sp* Grube, der Spornanlage des Männchens entsprechend.

*M. pyr.* Musculus pyramidalis.

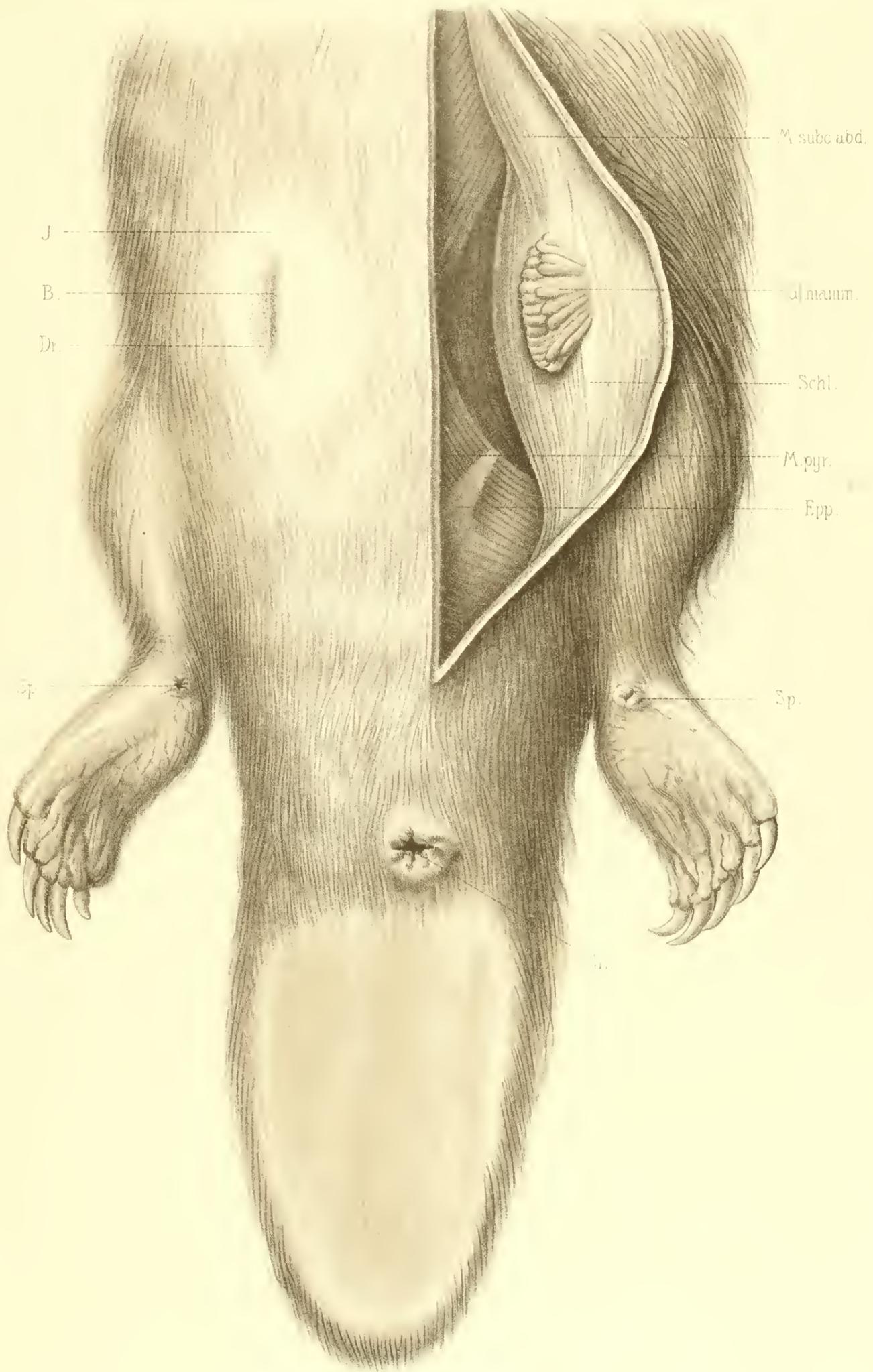
*M. subc. abd.* Musculus subcutaneus abdominis.

*Schl* Lücke in diesem Muskel, durch welche die Mammardrüse hindurchtritt.

*Epp* Epipubis.

Fig. 1. *Ornithorhynchus paradoxus*, erwachsenes weibliches Thier. Hintere Körperfläche, von der ventralen Seite gesehen. Die in der Mittellinie durchschnittene Haut ist nach links zurückgeschlagen, so dass hier die Drüse bei ihrem Durchtritt durch den Bauchhautmuskel sichtbar ist, während rechts die oberflächlichen Theile — Drüsenfeld und vermuthliches Mammartaschen-Rudiment — durch Entfernung der Haare sichtbar gemacht sind. Nat. Grösse.

---





Tafel XIV.

## Tafel XIV.

*B* Mammartasche.

*Bd* rechte, *Bs* linke Mammartasche.

*M* Marsupium.

*Gl. mamm.* Mammadrüse.

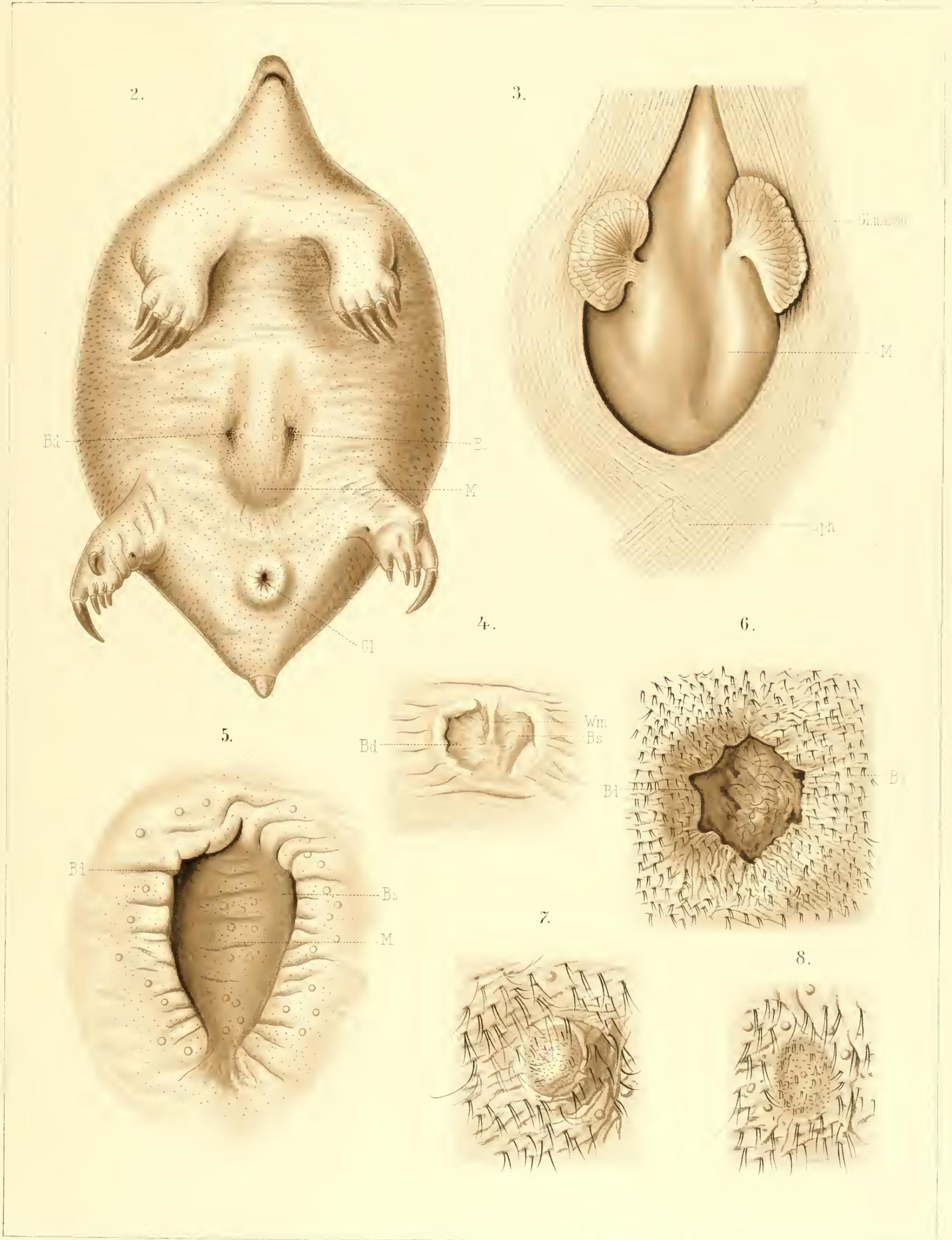
*Dr* Drüsenfeld.

*Cl* Cloake.

*Sph* Musculus sphincter marsupii.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Echidna aculeata*.

- Fig. 2. Junge *Echidna*, 14 cm lang; um die Lage der Drüsenfelder zu zeigen, welche den Grund der Mammartaschen einnehmen. Nat. Grösse.
- „ 3. Beutel, von der Innenfläche gesehen. Der Musculus sphincter marsupii caudal geschlossen. Lage und Form der Mammadrüsen. Nat. Grösse.
- „ 4. Anlage der Mammartaschen (resp. des Marsupiums) von einem 2,3 cm langen Beuteljungen. Vergr. 4:1
- „ 5. Anlage des Marsupiums von einer ca. 7 cm langen *Echidna* (cf. SEMON, Bd. II, Taf. XI, Fig. 52). Vergr. 4:1.
- „ 6. Vollständig ausgebildetes Marsupium mit engem Eingang vom erwachsenen Thiere (Object Y). Nat. Grösse.
- „ 7. Drüsenfeld (rechtes), in eine deutliche Warzenbildung erhoben. Vergrössert.
- „ 8. Drüsenfeld (rechtes), ganz flach, ohne Spur von Warzenbildung. Vergrössert.





Tafel XV.

## Tafel XV.

*B* Mammartasche, *Bd* rechte, *Bs* linke Tasche.

*M* Marsupium.

*Wd* rechter, *Ws* linker Taschenwall.

*Wm* Mittelwulst.

*Dr* Drüsenfeld.

*Gl. mamm.* Mammadrüse.

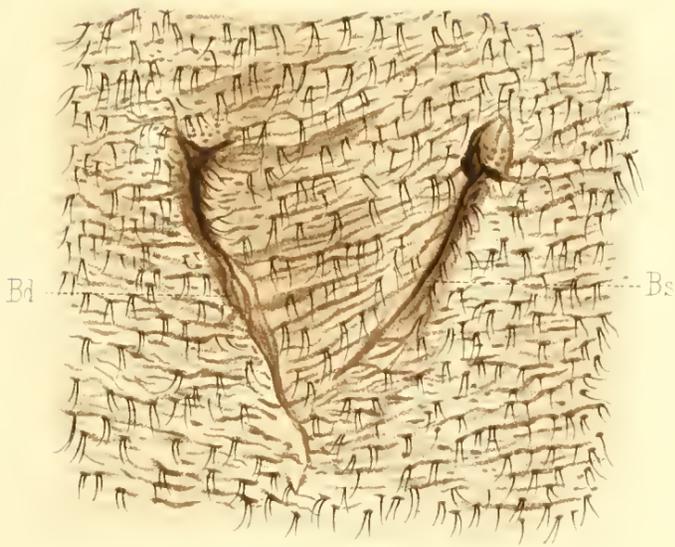
*M. Sph.* Musculus sphincter marsupii.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf erwachsene Exemplare von *Echidna aculeata*; Fig. 9–10, 11, 12, 13, 15 stellen verschiedene Ausbildungsgrade des Marsupiums dar.

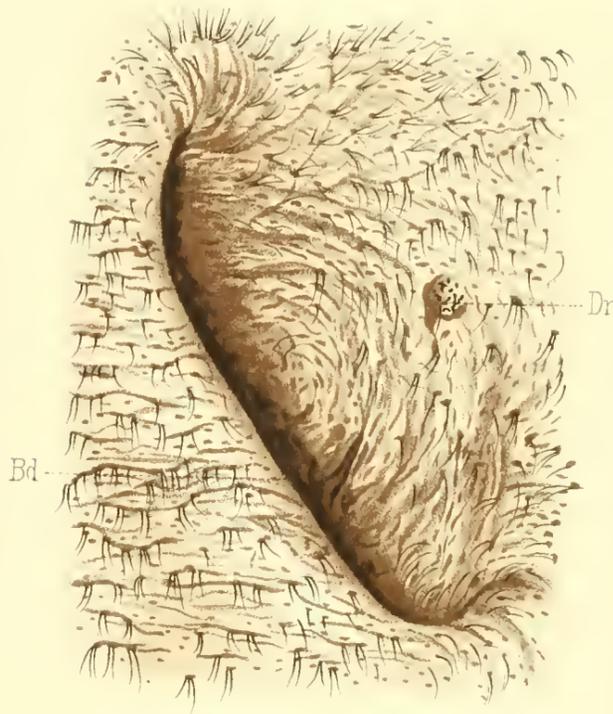
- Fig. 9. Zustand der zwei völlig gesonderten Mammartaschen (Object E).  
„ 10. Alleinige Ausbildung der rechten Mammartasche zum Brutbehälter (Object Z).  
„ 11. Marsupium, von beiden Taschen gleichmässig gebildet, von langer, schmaler Form (Object Q).  
„ 12. Unvollständiges Marsupium, hauptsächlich von der linken Tasche gebildet (Object O).  
„ 13. Marsupium, an welchem durch die Anordnung der Taschenwälle noch deutlich der Antheil der beiden Taschen zu ersehen ist (Object V).  
„ 14. Medianschnitt eines fertigen Marsupiums; linke Hälfte, um die Vertiefung des Beutels und seine Beziehung zum Sphincter zu zeigen. Am Drüsenfeld noch Andeutung der linken Mammartasche.  
„ 15. Flaches Marsupium, dessen Drüsenfelder zu sehr deutlichen Warzenbildungen erhoben sind. Die vertieften Stellen in der Nähe derselben entsprechen dem Lumen der ursprünglichen Mammartaschen (Stadium des Verstreichens des Marsupiums, Object K).  
„ 16. Transversaler Durchschnitt eines wohl entwickelten Marsupiums, um die Beziehung des Sphincters zum Lumen des Beutels zu zeigen. Links ist die Ausmündungsstelle der Mammadrüse gerade getroffen (cf. Textfigur 2). Im Innern des Beutels springt eine Andeutung des Mittelwulstes vor und grenzt die der linken und rechten Mammartasche entsprechenden Partien des Marsupiums ab.

Sämtliche Abbildungen sind in natürlicher Grösse gehalten.

9.



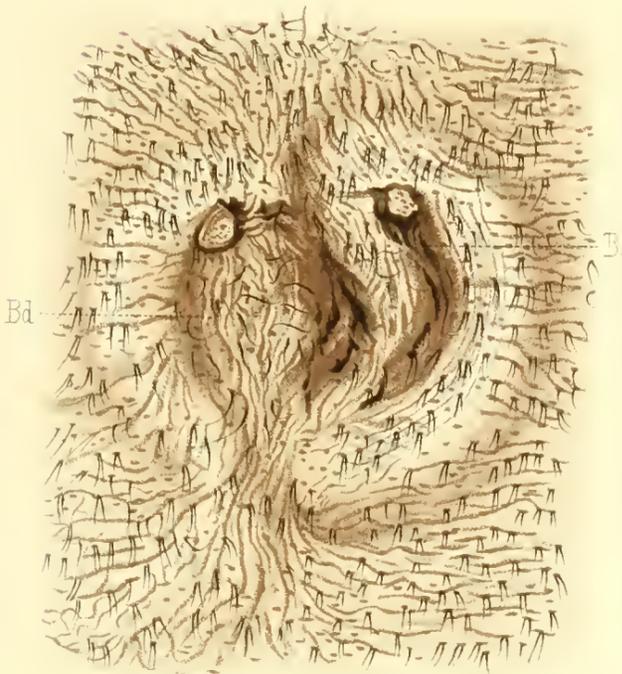
10.



11.



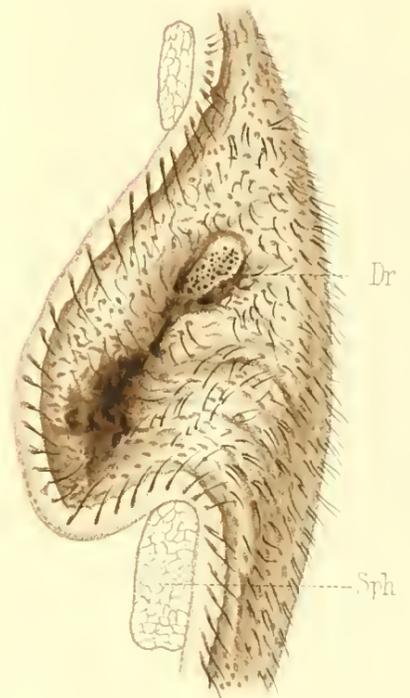
12.



13.



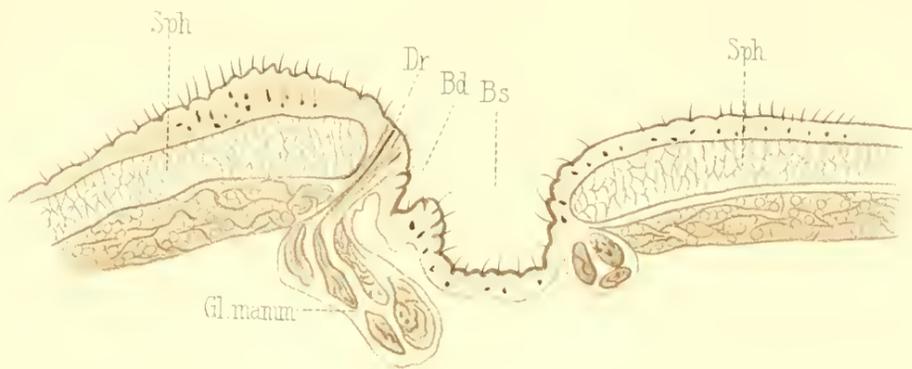
14.



15.



16.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1894-97

Band/Volume: [5\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Klaatsch Hermann August Ludwig

Artikel/Article: [Studien zur Geschichte der Mammorgane. I. Theil. Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. 155-188](#)