© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Entwickelung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier.

Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethiere.

I. Entwickelung und Ursprung des Mammarapparates von Echidna.

Von

Dr. Ernst Bresslau

Privatdozent der Zoologie an der Universität Strassburg.

Mit Tafel XXVIII—XXX und 14 Figuren im Text.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 459

Historische Uebersicht 460

Untersuchungsmaterial 466

Tabellarische Zusammenstellung des benutzten Materials 468

Darstellung der Entwickelung des Mammarapparates.

Embryonalentwickelung 468

Postembryonale Entwickelung 480

Umbildung der Primäranlagen und Entstehung der Drüsenfelder 481

Entwickelung des Beutels 491

Mammartaschenfrage 497

Allgemeine Bemerkungen.

Ursprung des Mammarapparates der Säugethiere 505

Entstehung des Mammarapparates bei beiden Geschlechtern 513

Verhältniss der Mammarorgane von *Echidna* zu denen von *Ornithorhynchus* 515

Verhältniss des Mammarapparates der Monotremen zu dem der übrigen Säugethiere 516

Literaturverzeichniss 517

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„Als eine der dankbarsten Aufgaben, zu deren Lösung das reiche, von SEMON gesammelte Material an Monotremen und Marsupialiern neue Hülfsmittel darbietet, muss die Erforschung der Phylogenese der Mammarorgane betrachtet werden.“ Diese Worte, mit denen KLAATSCH (1895) den ersten Theil seiner in dem SEMON'schen Reisewerke erschienenen „Studien zur Geschichte der Mammarorgane“ einleitete, können füglich auch die folgenden Darstellungen eröffnen. Wenn überhaupt die Möglichkeit bestand, die stammesgeschichtliche Entwickelung des Organsystems, das auf Grund seiner morphologischen und physiologischen Eigenthümlichkeiten der Klasse der Säugethiere den Namen gegeben hat, in ihren ersten Anfängen zu erforschen, so musste die kostbare Ausbeute SEMON's hierzu die Mittel liefern. Kein Wunder, dass ich seiner Zeit hoch erfreut dem Anerbieten der Redaction der „Zoologischen Forschungsreisen“ entsprach, nach dem Rücktritte KLAATSCH's, den anderweitige Verpflichtungen an der Vollendung seiner Untersuchungen verhinderten, diese Aufgabe zu übernehmen.

In erster Linie mussten meine Untersuchungen den Monotremen gelten, an deren Verhältnisse alle bisherigen Vorstellungen über die Stammesgeschichte des Mammarapparates anknüpfen. Als Material hierzu diente die an Vollständigkeit unübertreffliche Serie von Stadien aus der Entwickelung des kurzschnabeligen Ameisenigels, *Echidna aculeata* (SHAW)[1]), die SEMON zusammengebracht hatte. Allerdings verhielt sich dies Material zunächst in gewissen Stadien allen Bemühungen gegenüber, die verborgenen Anlagen des Mammarapparates zu entdecken, ausserordentlich spröde, ein Umstand, der den Erfolg der mit so viel Hoffnungen übernommenen Arbeit lange Zeit hindurch in Frage stellte. Nachdem es aber einmal gelungen war, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden, ermöglichte es die Reichhaltigkeit des Materials, die Untersuchungen in vollem Umfange durchzuführen. So bin ich jetzt in der Lage, eine lückenlose Darstellung der Entwickelung des Mammarapparates von *Echidna* der Oeffentlichkeit zu übergeben.

Aufrichtigen Dank für das Gelingen dieser Arbeit schulde ich den Herren Geheimrath Prof. Dr. M. FÜRBRINGER-Heidelberg und Prof. Dr. L. SEMON-München, die meinen wiederholten Wünschen um Material-Ueberlassung, soweit es in ihren Kräften stand, stets mit freundlichster Bereitwilligkeit entgegenkamen. Vor allem aber bin ich Herrn Prof. Dr. H. KLAATSCH-Breslau zu grösstem Danke für die Selbstlosigkeit verpflichtet, mit der er mir die Fortführung der von ihm begonnenen Untersuchungen überliess, obwohl schon meine früheren Arbeiten über die Entwickelung des Mammarapparates durchaus nicht seinen Gedanken gefolgt, sondern in vielfachen Gegensatz zu ihnen getreten waren. Es liegt mir um so mehr am Herzen, diesem Gefühle hier Ausdruck zu geben, als auch die Resultate der vorliegenden Abhandlung durchaus zu den Ergebnissen der KLAATSCH'schen Arbeit in Widerspruch stehen, deren Fortsetzung sie eigentlich bilden sollten.

1) Der nach den neuen Nomenklaturregeln korrekte Name ist *Tachyglossus aculeatus* (SHAW), vergl. K. TOLDT, Zool. Anz., Bd. XXX, 1906, p. 305. Ich behalte aber in der vorliegenden Arbeit in Uebereinstimmung mit den übrigen Untersuchungen dieses Reisewerkes den bisher üblichen Gattungsnamen *Echidna* bei.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Historische Uebersicht.

Die ersten Angaben über die Beschaffenheit des Mammarapparates von *Echidna* verdanken wir zwei mehr als 30 Jahre auseinanderliegenden Arbeiten Owen's. Nachdem Owen 1832 nur kurz die Entdeckung der Mammardrüsen bei einem jungen weiblichen Thiere angezeigt hatte, konnte er 1865 über die genauere Untersuchung eines lactirenden Weibchens berichten. Er fand, dass hier die aus je etwa 100 langen Drüsenschläuchen bestehenden Mammardrüsencomplexe jederseits auf einem wenig differenzirten Felde der Bauchhaut (mammary areola, Drüsenfeld) mündeten, das nicht etwa zu einer Papille oder Zitze erhoben, sondern im Gegentheil taschenartig vertieft war. Die derart gebildete Mammartasche (mammary pouch) sollte eine Einrichtung zur Aufnahme und zum Schutze des unreifen Jungen vorstellen, das gleichzeitig seine Nahrung von dem hier ausmündenden Drüsencomplex empfangen konnte.

Von späteren Untersuchern hat fürs erste keiner die Befunde Owen's wiederholen können. Zunächst berichtete Gegenbaur (1884) über vergebliche Bemühungen, bei 2 Weibchen von *Echidna setosa* eine Mammartasche zu finden. Beide Exemplare besassen an den in Frage kommenden Stellen nur das Drüsenfeld, obwohl die Grösse der Thiere, der völlig entwickelte Zustand der Drüsen und das Verhalten der inneren Geschlechtsorgane nicht auf jugendliche Verhältnisse hinwiesen. Nur bei einem der Thiere zeigte eines der Drüsenfelder eine seichte längsverlaufende Einfaltung von 6 mm Länge, die sich von den anderen zahlreich vorhandenen Hautfalten dadurch unterschied, dass sie nicht zum Verstreichen gebracht und daher nicht als ein zufälliges Kunstproduct angesehen werden konnte. Gegenbaur glaubte darin den Anfang einer Mammartaschenbildung erblicken zu können. Die Mammartasche sollte „eine periodische Bildung sein, die jeweils zur Aufnahme des geborenen Fetus entsteht und wieder sich rückbildet, wenn ihre Function beendet ist."

1886 kam Gegenbaur ausführlicher auf diese Verhältnisse in einer zweiten Arbeit zurück, der wir vor allem eine eingehende Darstellung des histologischen Baues der Drüsenfelder von *Echidna* — die Befunde von *Ornithorhynchus* brauchen hier nicht näher berücksichtigt zu werden — verdanken. Gegenbaur gab hier zum ersten Male eine Beschreibung der die Cutis im Bereiche der Drüsenfelder durchsetzenden, mächtig entwickelten glatten Musculatur, vor allem aber gelang ihm der wichtige Nachweis, dass die an den Haarbälgen der Drüsenfelder ausmündenden Mammardrüsen tubulöse Drüsen darstellen, deren Ausführungsgänge nach aussen vom Epithel von einer Lage glatter Muskelzellen umgeben werden. Hieraus ergab sich mit Nothwendigkeit die Consequenz, die Mammardrüsen der Monotremen von Schweissdrüsen abzuleiten und sie damit in Gegensatz zu den Milchdrüsen der übrigen Säuger zu stellen, die damals noch ganz allgemein für Abkömmlinge von Talgdrüsen galten.

Dasselbe Jahr, in dem die erste kurze Notiz Gegenbaur's erschien, brachte gleichzeitig die Aufsehen erregende Entdeckung der Oviparität von *Echidna* durch Haacke (1884) und Caldwell (1884). Haacke (1884, 1885, 1886, 1888) verdanken wir ferner eine Reihe genauer Mittheilungen über die von ihm am Mammarapparat des Ameisenigels beobachteten Verhältnisse. Das wichtigste Ergebniss dieser Beobachtungen bildet die Feststellung, dass *Echidna* zur Zeit der Trächtigkeit einen Beutel besitzt, in dem das Ei und später das Junge geborgen wird, der sich aber nach Beendigung des Brutgeschäftes wieder zurückbildet. Der Beutel, etwa von der Grösse einer Herrenuhr, ist mit seinem Grunde gegen das Hinterende des Thieres gerichtet, nach vorn läuft er allmählich in zwei seichte Hautfalten aus, in denen sich je ein Mammardrüsenfeld befindet. Die Bauchhaut ist in der Beutelgegend verdünnt und entbehrt in dem intermammaren Felde

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der sonst so mächtig entwickelten Hautmusculatur. Die Existenz unabhängig vom Beutel vorhandener Mammartaschen konnte HAACKE nicht beobachten. In seiner ersten Mittheilung (1884) findet sich zwar die Angabe, dass der Beutel von *Echidna* zwei seitliche Ausbuchtungen besitzt, später aber (1888) glaubte HAACKE die OWEN'schen Mammartaschen als Reste des durch Alkoholfixirung eingeschrumpften Brutbeutels deuten zu sollen.

Auch SEMON berichtet in seinen Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung, sowie über die Entwickelungsgeschichte der Monotremen (1894 a und b) nichts über das Vorkommen von Mammartaschen bei *Echidna*, erwähnt vielmehr stets nur den Beutel, in dem das Junge seine Entwickelung durchläuft. Auf Grund des reichen, von ihm „in allen Phasen seines Auftretens, Bestehens und Verstreichens" gesammelten Beutelmaterials konnte er dagegen die Richtigkeit der HAACKE'schen Mittheilungen über die Periodicität der Marsupiumbildung durchaus bestätigen, gleichzeitig aber auch feststellen, dass der Beutel nicht etwa erst bei der ersten Trächtigkeit der Thiere auftritt, sondern schon bei den Beuteljungen sich anlegt. Die erste Spur fand sich bei Jungen schon kurz nach der Geburt (Stadium 47), und zwar „als eine in ihrem ersten Auftreten paarige Bildung. Später wird zwar aus den beiden paarigen Gruben eine einheitliche Tasche, aber bis ins Stadium 50 und 51 hinein sind die beiden seitlichen Ränder der Grube am schärfsten ausgeprägt, viel schärfer als der obere und untere Rand. Nachdem das Junge sich selbständig gemacht hat, verstreicht die im Embryonalzustande so deutlich wahrnehmbare Beutelanlage und tritt erst wieder in Erscheinung, wenn das Thier trächtig wird." Die überraschende Angabe über die paarige Anlage des Beutels hat SEMON später (1899) wieder zurückgenommen; statt dessen stellte er im Anschluss an RUGE (1895) fest, dass der Beutel thatsächlich von vornherein als eine unpaare Bildung auftritt, die nur scheinbar durch einen zur Zeit ihrer Entstehung noch vorhandenen Rest des Nabels in ihrem unteren Abschnitt eine Art Theilung erfährt. Dass die seitlichen Ränder des Beutels besonders scharf ausgeprägt sind, kann gleichfalls nicht als ein Grund angesehen werden, ihn als eine paarige Bildung zu betrachten.

Wer nun aber erwartet hatte, dass das grossartige, von SEMON aus Australien mitgebrachte Material an *Echidna*-Beuteln sofort zu einer endgültigen Lösung der Mammartaschenfrage hätte führen müssen, wurde gründlich getäuscht. Das einschlägige Material war zwei verschiedenen Untersuchern anvertraut worden, RUGE und KLAATSCH, die von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus an seine Bearbeitung herangingen. Die 2. Lieferung des II. Bandes dieses Reisewerkes brachte im Jahre 1895 die beiden Abhandlungen in einem Hefte vereinigt. Beide Arbeiten bereicherten unsere Kenntnisse der Morphologie des Mammarapparates von *Echidna* durch zahlreiche neue Angaben, die sich rücksichtlich der Punkte, über die schon vorher Einigkeit bestanden hatte — was Beutel und Drüsenfeld anbetrifft — grösstentheils sehr gut mit einander in Einklang bringen liessen; bezüglich der Mammartaschenfrage aber standen sich die Angaben der beiden Autoren diametral gegenüber. So war die Sachlage in diesem Punkte nicht einfacher, sondern verwickelter geworden.

RUGE's Arbeit war der Untersuchung der Hautmusculatur der Monotremen gewidmet. Aus den Beziehungen, in denen diese an der Ventralseite zu dem Marsupial- und Mammarapparat steht, ergab sich die Nothwendigkeit, zu der Frage nach der Bedeutung der hier vorkommenden Taschenbildungen Stellung zu nehmen. RUGE fand, dass bei *Echidna* die Abschnitte des Musculus subcutaneus abdominis, die das bereits von OWEN (1865) und HAACKE (1888) dargestellte intermammare, längsovale, muskelfreie Feld der Bauchhaut umranden, cranial- wie caudalwärts in einander greifen und in Folge dieser Durchkreuzung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine grössere anatomische Selbständigkeit den anderen Elementen des Hautmuskels gegenüber erlangen. Da die Bauchhaut auf der Höhe der Geschlechtsthätigkeit in genauer Uebereinstimmung mit der Ausdehnung des intermusculären medianen Feldes zu einer Integumentmulde vertieft ist, die als Brutbeutel functionirt, so werden die sie umgebenden Grenzbündel des Subcutaneus abdominis zur Verengerung des Beuteleinganges, somit als Sphincter marsupii dienen, im Gegensatz zu der Annahme Owen's, der ihnen, da ihm das Vorhandensein des Beutels unbekannt gewesen war, die Function eines Compressor mammae zugeschrieben hatte. Trotz der engen Correlation zwischen Marsupium und Sphincter marsupii besteht aber zwischen beiden ein wichtiger Unterschied. Während nämlich das Marsupium in der functionslosen Zeit verschwindet, bleibt sein Sphincter dauernd in voller Schärfe bestehen. Ruge glaubte diese Constanz des Beutelschliessmuskels auch in Zeiten der Ruhe als Hinweis auf ein höheres phylogenetisches Alter dieser Einrichtung deuten zu müssen. Dafür spricht auch die weitere Thatsache, dass der Sphincter marsupii lange vor der Zeit auftritt, in der er seinen Beruf im Dienste der Brutpflege erfüllen kann. Die Lage des gleichfalls schon bei sehr jugendlichen Beuteljungen angelegten Beutels scheint, wie Ruge Semon's Fig. 46 (1894) entnimmt, mit dem Platze am Abdomen zusammenzufallen, wo bei dem eben ausgeschlüpften Jungen die bald eintrocknenden Reste der Embryonalhüllen dem Nabel anhängen. Damit wäre es möglich, dass die Stelle des letzten Verschlusses der Leibeswandung, der Nabel, eine gewisse Rolle bei der Anlage des Beutels gespielt habe. „Dass der Beutelbezirk bei *Echidna* die quergestreifte Musculatur verlor, kann durch die Coincidenz seiner Lage mit derjenigen des Nabels begünstigt worden sein, an dessen Stelle eine mediane Muskellücke sich eingestellt haben kann."

Bezüglich der Mammartaschen wendet sich Ruge zunächst gegen die von Haacke (1888) ausgesprochene Ansicht, sie seien bloss Reste des durch Alkohol eingeschrumpften Beutels. Sie existiren wirklich „als Einsenkungen des Drüsenfeldes unter das Niveau der umgebenden Haut" und „als solche zunächst unabhängig von dem Marsupium", wenn sie auch wie dieses periodische Einrichtungen darstellen, die „in ihrem Auftreten innigst an die sich verändernden Mammardrüsen gebunden" sind. Sie befinden sich im proximalen seitlichen Bezirke des Brutbeutels, medial von den Beutelfalten und den in diesen eingeschlossenen Grenzbündeln des Sphincter marsupii, wodurch der caudale, stärker vertiefte Abschnitt des Beutels, zur Aufnahme des Jungen bestimmt, von den Mammartaschen sich freier abhebt. Ihre Entstehung erfolgt erst nach der Anlage des Marsupiums, wenn dieses selbst bei den Beuteljungen schon wieder im Verstreichen begriffen ist, die Drüsen aber als ansehnliche Bildungen auftreten. Als Ursache für die Bildung der Mammartaschen glaubt Ruge ihre Lage an der lateralen Marsupialwand und die Ausbreitung der Mammardrüsenschläuche in lateraler Richtung vom Drüsenfeld, sowie ihre Lagerung unter den kräftigen Bündeln des Sphincter marsupii, die schon von Owen (1865) dargestellt wurde, in Anspruch nehmen zu können. Da der lateral gelagerte Drüsenkörper eine feste Verbindung mit dem Integumente am Drüsenfeld besitzt, so kann dieses dem bei der Brutpflege anschwellenden und weiter lateral sich ausdehnenden Körper der Drüse folgen, um so mehr, „als das Drüsenfeld eine circumscripte und im Verhältniss zur Drüse nur kleine Integumentstrecke ausmacht. Die in lateraler Richtung auf das Drüsenfeld ausgeübte Zugwirkung wird in einer Einsenkung des letzteren sich haben äussern können. Es kommt die mit der Brutpflege in Kraft tretende Function des Sphincter mars. hinzu, welche nur dazu beigetragen haben kann, dass das Drüsenfeld, gegen das benachbarte Integument lateralwärts sich einsenkend, zur Mammartaschenbildung Veranlassung gab." Gegenbaur (1886) hatte der glatten Musculatur, die er in der Lederhaut des Drüsenfeldes und seiner Umgebung bei *Echidna* nachgewiesen hatte, eine Rolle bei der Entstehung der Mammartaschen zugeschrieben. Ruge konnte sich dieser Ansicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht ohne weiteres anschliessen, da er bei dem 16 cm langen *Echidna*-Jungen diese Bündel glatter Muskelfasern an der Dorsalfläche des Panniculus carnosus nicht nur über die Mammartaschengegend, sondern auch über das ganze Beutelfeld, sowie über proximal und lateral davon gelegene Bezirke ausgebreitet fand.

Auf Grund dieser Befunde glaubt Ruge, dass die Mammartaschen nichts anderes bedeuten „als eine weitere Absonderung des Drüsenfeldes von der Nachbarschaft; sie bleiben ganz und gar an das drüsige Organ geknüpft und sind in dieser Hinsicht im Stande, die Function des letzteren zu erhöhen, indem das Secret während der Brutpflege nicht allein an einem scharf umschriebenen Drüsenfelde entleert, sondern auch in eine sackförmige Vertiefung des Integuments ergossen wird, um so an schärfer abgegrenzten Bezirken zur Ernährung für das Junge in den Beutel zu gelangen. Die Lage der Taschen kopfwärts am Beutel lässt dessen analwärts vertieften Bezirk ausschliesslicher zur Bergung des Jungen geeignet erscheinen.“ Dass die Mammartaschen selbst das Junge beherbergen können, wie dies Owen angegeben hatte, hält Ruge nach den Grössenverhältnissen des Jungen für ausgeschlossen.

In der gleichen, umsichtig abwägenden Weise nimmt Ruge auch zu der Frage nach dem Verhältniss zwischen Marsupium und Mammartaschen Stellung. Gegenbaur hatte früher (1873, 1876), auf Owen's Angaben gestützt, seine Mammartaschentheorie begründet, indem er annahm, dass die Mammartaschen, wie sie bei *Echidna* bestehen, auf die Marsupialier übertragen worden seien, hier aber ihre Bedeutung, das Junge aufzunehmen, verloren hätten, indem das Marsupium als compensatorisches Schutzorgan in Thätigkeit getreten sei. Noch weiter war Klaatsch (1884, 1891) gegangen, indem er, Gegenbaur's Ansicht ausbauend, das Marsupium selbst aus den Mammartaschen herleitete. Demgegenüber weist Ruge einmal darauf hin, dass das gleichzeitige Bestehen von Marsupium und Mammartaschen bei *Echidna* zunächst die Annahme hinfällig macht, das Marsurpium sei erst bei den Marsupialiern entstanden. Vor allem aber betont er gegen Klaatsch den Umstand, dass bei *Echidna* die Beutelfalten früher als die Mammartaschen bestehen. „Das Marsupium dürfte auf Grund der vorliegenden Erfahrungen ohne tiefere Begründung nicht mehr als das phylogenetisch jüngere Organ bezeichnet werden können.“

Klaatsch (1895) hatte sich speciell die Untersuchung der Taschen- und Beutelbildungen, die sich in der Umgebung des Drüsenfeldes der Monotremen finden, zum Ziel genommen. Dafür stand ihm von *Echidna* ein sehr reiches Material zur Verfügung: nicht weniger als 34 Beutel, die Semon an Ort und Stelle herausgeschnitten hatte, dazu eine Anzahl Beuteljunger.

Was die Lage der Mammardrüsen, ihre Form und Grösse, sowie ihre Beziehungen zum Bauchhautmuskel angeht, so stimmen Klaatsch's Angaben mit denen der früheren Autoren gut überein. Das Drüsenfeld stellt nach ihm eine sehr deutlich umschriebene und scharf von der Umgebung abgesetzte Hautpartie dar. Auf ihm münden die Mammardrüsen mit ihren als lange und gleichmässig dicke Röhren zur Oberfläche steigenden Ausführungsgängen aus. In der Peripherie des Drüsenfeldes finden sich an den Haaren sehr stark vergrösserte Schweissdrüsen, wie schon Gegenbaur berichtet hatte. Diese zeigen keinen Uebergang in die Mammardrüsen, aber dort, wo die letzteren entwickelt sind, fehlen die Knäueldrüsen völlig. Die von Gegenbaur (1886) zuerst beschriebene glatte Musculatur ist in der Haut des Drüsenfeldes enorm entwickelt; findet sich aber ausserhalb desselben nur in medialer Richtung, und zwar in bedeutender Ausdehnung, lateral fehlt sie dagegen. Das Drüsenfeld selbst bietet in seiner Erscheinung grosse Verschiedenheiten dar. Es kann ganz eben sein, es kann eine leichte Vertiefung darbieten, oder aber auch leicht erhoben sein und ganz an die Zustände höherer Säugethiere erinnern. An dieser warzenähnlichen Aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildung des Drüsenfeldes, die alsdann stets den Abhang einer medial davon sich ausbreitenden Vertiefung, der Mammartasche, einnimmt, kann auch ein Theil der unveränderten Haut des Mammartaschenwalles theilnehmen. Von so innigen Beziehungen zwischen Drüsenfeldern und Mammartaschen, wie sie Ruge angegeben hatte, ist bei Klaatsch nicht die Rede.

Desto inniger sind nach Klaatsch die Mammartaschen und das Marsupium miteinander verknüpft. Entsprechend der schon oben citirten Angabe Semon's über das Verhalten des Beutels bei den von ihm gesammelten *Echidna*-Weibchen, glaubte er eine ganze Reihe von Evolutions- und Involutionszuständen dieser Bildungen feststellen zu können. Einzelne, offenbar jugendliche Thiere zeigten weder Beutel- noch Taschenbildungen; auch die Drüsenfelder waren bisweilen nur schwer, bisweilen aber auch deutlich wahrnehmbar. Bei anderen Objecten sind nach Klaatsch mehr oder weniger gut von einander getrennte, die kleinen Drüsenfelder an Grösse weit überragende Mammartaschen zu beobachten, an einem Präparate, das ihm diesen Zustand am deutlichsten zeigte, als zwei „schlitzartige Vertiefungen, die, vom Drüsenfeld beginnend, sich in caudal-medialer Richtung erstrecken und sich hier beinahe vereinigen". Mitunter soll es auch vorkommen, dass die eine Tasche rudimentär bleibt und nur die andere, zu stärkerer Ausbildung gelangend, zum Brutbehälter wird. Ein solcher Fall, glaubt Klaatsch, habe Owen vorgelegen.

Vor allem aber besteht nach Klaatsch auch die Möglichkeit, dass beide Mammartaschen zur Herstellung eines Beutels zusammenwirken. Dabei soll bald die linke oder die rechte Tasche stärker betheiligt sein, oder aber es sollen beide Taschen in gleichem Maasse daran Antheil haben. An vielen Beuteln soll diese paarige Entstehungsweise sich deutlich erkennen lassen, andere werden so vollständig einheitlich, dass nichts mehr davon zu sehen ist. Auch in der Gestalt des Beutels herrscht eine überaus grosse Variabilität. Bald ist der Beutel weit, flach und schlaff, bald ist sein Eingang eng, bald von ovaler, bald von kreisförmiger Gestalt. Auch der Zustand des Sphincter marsupii wechselt nach Klaatsch sehr erheblich. Bei jugendlichen Thieren sollen die das Beutelfeld umgrenzenden beiderseitigen Randbündel cranial von den Drüsen weit von einander abstehen und auf eine weite Strecke hin fast einander parallel verlaufend nur caudal sich durchflechten. Aeltere Thiere zeigen auch cranial eine Durchflechtung der beiderseitigen medialen Randfasern. Diese ist bei den Beuteln mit engem Eingang ganz besonders innig, die Fasern des Schliessmuskels können in den Fällen höchster Entwickelung schliesslich einen fast vollständig circulären Verlauf zeigen.

Klaatsch glaubt, dass diese Befunde ein gutes Bild von der allmählichen Umwandlung der paarigen Taschenbildung in den einheitlichen Beutel zu geben geeignet sind. Zur Unterstützung dieser Ansicht dient ihm auch das Wenige, was er über die Ontogenie dieser Bildungen ermitteln konnte. Bei einem ca. 2,3 cm langen Beuteljungen findet sich nach seiner Darstellung in der Beutelgegend der Bauchhaut eine bilateral-symmetrische Wallbildung, die in hufeisenförmiger Krümmung, medialwärts offen, eine vertiefte Hautpartie umzieht. Die beiden Wallbildungen sind vollkommen von einander gesondert, namentlich cranial, wo sich eine unpaare mediane Wulstbildung erhebt. Die Stelle der Drüsenfelder kann man nur in einer stärkeren Einziehung am medianen Rande des Walles „vermuthen". „Das Wichtige an diesem Stadium ist die paarige Anlage des Ganzen", die Klaatsch hier in Uebereinstimmung mit Semon (s. o.) zu constatiren glaubt. „Wir haben hier also auch embryonal die beiden Mammartaschen und finden eine vortreffliche Uebereinstimmung des jugendlichen Zustandes mit dem erwachsenen." Aus dieser paarigen Anlage entwickelt sich alsdann das einheitliche Marsupium, das etwas ältere Beuteljunge zeigen und das bei weiterem Wachsthum der jungen Thiere dann wieder verstreicht. Da somit Ontogenie und Untersuchung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erwachsenen Thiere übereinstimmende Resultate geliefert haben, so erblickt KLAATSCH in diesem Ergebniss „eine ausgezeichnete Bestätigung der Richtigkeit seiner früheren rein theoretisch aufgestellten Ansicht" über die Entstehung des Beutels aus den Mammartaschen.

Seit dem Jahre 1894 sind weitere Untersuchungen über die Beutel- und Taschenbildungen von *Echidna* nicht erschienen, die in den Widerstreit der Meinungen hätten Klarheit bringen können. Hervorzuheben ist jedoch die kritische Beurtheilung der in den Arbeiten von RUGE und KLAATSCH zu Tage getretenen Differenzen über die Auffassung des zwischen Marsupium und Mammartaschen bestehenden Verhältnisses, die BONNET (1898) in dem zweiten seiner ausgezeichneten Referate über die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie niedergelegt hat. BONNET stellt sich in dieser Frage durchaus auf die Seite RUGE's, indem er weder die an Beuteljungen noch die an erwachsenen Thieren erhobenen Befunde KLAATSCH's als einwandsfrei betrachten kann. „Weder die von RUGE betonte Möglichkeit, die Mammartaschen anatomisch scharf vom Beutel abzugrenzen, noch die Unzulänglichkeit unserer Kenntnisse von der ersten Anlage der Mammartaschen bei *Echidna* haben ... KLAATSCH, trotz der Verpflichtung, seine Lehre gründlich zu fundiren, zu einer genaueren Untersuchung der thatsächlichen Verhältnisse veranlasst, und Referent kann sich der Vermuthung nicht erwehren, dass er Marsupialreste und Mammartaschen seiner Hypothese zulieb vielfach nicht genügend auseinandergehalten habe, und vielleicht auch durch den Erhaltungszustand seines Materiales, ausgeschnittener und damit der Verrunzelung ausgesetzter Hautstücke, getäuscht worden ist."

Die Reihe der mit dem Mammarapparat von *Echidna* sich beschäftigenden Arbeiten beschliessen die Untersuchungen EGGELING's über den Bau (1899) und die Entwickelung (1900, 1901, 1907) der Drüsen des Beutels der Monotremen. Wie schon GEGENBAUR (1886) und KLAATSCH (1894) des näheren angegeben hatten, enthält das Marsupium des Ameisenigels zwei Arten von Drüsen: die Mammar- oder Milchdrüsen, die an circumscripten Stellen des Beutels, den beiden Drüsenfeldern, in Gemeinschaft mit Haarbälgen ausmünden, und gleichfalls an Haarbälge angeschlossene Schweissdrüsen, die besonders in der Peripherie der Drüsenfelder kräftig entwickelt sind. Beide Drüsenarten stellen nach EGGELING's neuesten Angaben (1907) zwar genetisch nahe verwandte Bildungen dar, sind aber schon von frühen Stadien an eigenartig differenzirt. Ueber die Entwickelung der Schweissdrüsen der Beutelhaut geben die Arbeiten EGGELING's aus den Jahren 1900 und 1901 Auskunft. Ihre ersten Anlagen treten schon in ziemlich jugendlichen Stadien (Stadium 51a nach SEMON, Beuteljunges von 125 mm Länge) auf. Sie knospen hier seitlich an den primären Haupthaaranlagen als secundäre epitheliale Sprossen hervor, die sich frühzeitig durch die eigenartige Beschaffenheit und unregelmässige Anordnung ihrer grossen, rundlichen, hellen Zellkerne auszeichnen und schliesslich zu langen einfachen oder dichotomisch sich verzweigenden, ein glattes Lumen erlangenden Drüsenschläuchen heranwachsen. Allerdings glaubte EGGELING damals diese Befunde auf die Mammardrüsen selbst beziehen zu dürfen, eine Auffassung, zu der ihn die seiner Zeit gewiss berechtigte Annahme veranlasste, es müssten in den ihm als Material zur Untersuchung der Milchdrüsenentwickelung zur Verfügung gestellten Schnittserien durch Stücke der Beutelhaut auch wirklich die Drüsenfelder enthalten sein. Die Kriterien für die Unterscheidung der eng begrenzten Drüsenfelder von der übrigen Beutelhaut, wie sie im Folgenden mitgetheilt werden sollen, waren ja damals noch nicht bekannt. Thatsächlich aber war das EGGELING überwiesene Material, wie ich später feststellen konnte, zur Untersuchung der Mammardrüsenentwickelung gänzlich ungeeignet, da von sämmtlichen Schnittserien nur zwei das Drüsenfeld getroffen hatten und auch von diesen nur eine die Mammardrüsenanlagen, noch dazu schon

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fast völlig entwickelt, zeigte. EGGELING's Angaben über die Entwickelung der Beuteldrüsen in seinen beiden ersten Arbeiten gelten daher nur für die Schweissdrüsen. Ueber die Entstehung der Mammardrüsen, die sich durch Zeit, Ort und Art ihres Auftretens von den Beutelschweissdrüsen unterscheiden, berichtet erst die neueste Mittheilung EGGELING's (1907), auf deren Inhalt ich im Folgenden ausführlich zurückzukommen haben werde.

Aus der im Vorstehenden enthaltenen Uebersicht über den bisherigen Stand unserer Kenntnisse von dem Bau und der Entwickelung des Mammarapparates der Monotremen ergiebt sich in klarer Weise das Ziel, das mich bei meinen eigenen Untersuchungen zu leiten hatte. Innerhalb des allgemeinen, die gesammte Ontogenie des Mammarapparates umfassenden Rahmens galt es vor allem, die Entstehung der Reliefbildungen am Beutelfelde des Ameisenigels in möglichst eingehender und präciser Weise zu verfolgen, um auf diesem Wege endlich zu einem klaren Verständniss der Begriffe: Beutel, Mammartasche, Drüsenfeld zu gelangen, sie in ihren gegenseitigen Beziehungen und ihrer Bedeutung für einander herausarbeiten und gegen einander abgrenzen zu können. Während KLAATSCH geglaubt hatte, in seiner dem gleichen Gegenstande gewidmeten Arbeit (1894) ausdrücklich vor einer Ueberschätzung der embryologischen Befunde warnen zu müssen, schien mir die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung den einzigen noch offenen Weg zur Lösung der Mammartaschenfrage zu bieten, nachdem es der vergleichend-anatomischen Forschung nicht beschieden war, hier Klarheit zu schaffen.

Untersuchungsmaterial.

Weitaus der grössere Theil des Materials, das ich überwiesen erhielt, hatte vor mir schon vielfach anderen Untersuchern gedient. Nach der Art seines Erhaltungszustandes lassen sich drei Kategorien unterscheiden. Es lagen vor:

1) die der Beutelgegend angehörigen Schnitte von 12 Serien durch ganze *Echidna*-Embryonen und Beuteljunge verschiedenen Alters [Stadium 40, 41, 42, 43, 43a, 44, 45a, 45, 46, 46—47, 47, 50 [1])];

2) eine grössere Anzahl (16) noch ungeschnittener Beuteljungen, von denen allerdings 8 wegen schlechter Erhaltung oder Zerschneidung der Bauchdecken für meine Zwecke völlig unbrauchbar waren. Immerhin blieben noch 8 Exemplare für meine Untersuchung verwendbar, nämlich 5 Beuteljunge, die mit den Nummern 11, 13, 14, 16 und 17 bezeichnet waren und den Stadien 48, älter als 49, 50—51, 51, 51—52 entsprachen, ferner die unbezeichneten Rümpfe dreier total eviscerirter Beuteljungen aus den Stadien 52, 52—53 und 53, die ich als Torso 1—3 aufführen möchte;

3) eine Reihe von Schnittserien durch Hautstücke, die seiner Zeit von Dr. F. RÖMER aus der Beutelgegend verschiedener Beuteljungen von *Echidna* excidirt und zu seinen Untersuchungen über die Ent-

---

1) Die Bezeichnung der Stadien schliesst sich an SEMON's (1894) Beschreibung der Entwickelung der äusseren Körperform von *Echidna* an, indem die Zahlen den Nummern der Abbildungen entsprechen, in denen auf Tafel X und XI der genannten Abhandlung die betreffenden Stadien dargestellt sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelung der Haut benutzt worden waren. Da über die äussere Gestalt der Bauchhaut der betreffenden Beuteljungen nähere Angaben nicht vorlagen, auch nur in einer der Serien (Stadium 51a) die Drüsenfeldanlagen getroffen waren, so habe ich — die letztere Serie ausgenommen — von diesen Präparaten keinerlei Gebrauch gemacht. Es handelte sich auch nur um Schnitte von Stadien, die bereits in dem übrigen Material vertreten waren.

Wie aus dieser Uebersicht hervorgeht, lag mir eine vollkommen lückenlose Reihe aller von Semon gesammelten Entwickelungsstadien vor, von dem jüngsten, einem Beutelei entnommenen Embryo an, den Semon überhaupt fand (Stadium 40), bis zu dem weitentwickelten Beuteljungen 53, das unmittelbar vor der Entlassung aus dem mütterlichen Beutel und damit vor dem Beginn seiner selbständigen Existenz stand. Ich stelle alle diese Stadien, mit Ausnahme der beiden jüngsten (Stadium 40 und 41), bei denen die Entwickelung des Mammarapparates noch nicht begonnen hatte, des bequemeren Ueberblickes halber nochmals in der nachfolgenden Tabelle zusammen, die gleichzeitig über die Bezeichnung, unter der mir die Objecte zugingen, den Zustand, in dem ich sie erhielt (geschnitten oder ungeschnitten), ihr Alter (mit Hülfe der Semon'schen Stadiennummern ausgedrückt) und ihre Grösse Auskunft giebt. Zur Bestimmung der Grösse führe ich, soweit als möglich, zwei Maasse an, einmal die Rückenlänge, d. h. die mit einem Faden längs der dorsalen Mittellinie gemessene Entfernung von der Schnauzenspitze bis zur Spitze des Schwanzstummels, in zweiter Linie sodann als Scheitelsteisslänge die mit dem Zirkel gemessene grösste, geradlinige Entfernung zwischen den beiden Körperpolen. Beide Maasse besitzen ihre Vor- und Nachtheile. Die Rückenlänge liefert im Allgemeinen genauere, von Zufälligkeiten, wie z. B. der stärkeren oder schwächeren Zusammenkrümmung der Embryonen und Beuteljungen (Bj.), in keiner Weise abhängige Zahlen. Andererseits giebt aber in gewissen Fällen gerade die Rückenlänge kein brauchbares Bild von dem Grössenverhältniss zweier Stadien, wie z. B. bei den Stadien 43 und 44, bei denen trotz des bedeutenden Entwickelungsfortschrittes, den der letztere Embryo gegenüber dem ersteren zeigt, die Rückenlänge die gleiche ist, da der embryonale Schwanz des Stadiums 43 bei dem Embryo 44 eine starke Rückbildung erfahren hat. Hier erweisen sich die Scheitelsteisslängen als willkommene Ergänzung des Rückenlängenmaasses. Es ist ferner zu bemerken, dass ich die Längen nur in wenigen Fällen durch eigene Messung der Originalstücke ermitteln konnte, da mir nur von zwei Stadien die ganzen Thiere mit Kopf vorlagen. Diese Zahlen sind in der Tabelle fett gedruckt. Bei einer grösseren Anzahl von Präparaten, von denen ich nur die fertigen Schnittserien erhielt, liess sich trotzdem die genaue Länge feststellen, da es sich um die Objecte handelt, die Semon (1894) auf den Tafeln X und XI seiner Arbeit über die Entwickelung der äusseren Körperform von *Echidna* abgebildet hat. Hier konnten daher die von allen Stücken in natürlicher Grösse gegebenen vorzüglichen Umrisszeichnungen bei der Messung die Objecte selbst ersetzen. Alle Zahlen der Tabelle, bei denen nichts Besonderes bemerkt ist, bezeichnen dergestalt erhaltene Maasse. Die in eckige Klammern eingeschlossenen Zahlen beziehen sich auf solche Objecte, die ich weder im Original noch nach vorhandenen Zeichnungen messen konnte und bei denen ich daher Angaben wiederhole, die auf den Präparaten selbst verzeichnet waren. In runde Klammern endlich sind diejenigen Zahlen eingeschlossen, die nur approximativ die Länge der Thiere ausdrücken, weil weder Angaben und Zeichnungen vorlagen noch der Erhaltungszustand der Stücke ein genaues Messen erlaubte.

Die No. 1—6 der Tabelle (Stadium 42—45) beziehen sich auf Embryonen, die von Semon aus den Eischalen herauspräparirt wurden, alle übrigen auf Beuteljunge. Hieraus ergiebt sich ganz von selbst eine natürliche Eintheilung des Materials in zwei Gruppen, die auch der nachfolgenden Schilderung der Ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelung des Mammarappates zu Grunde gelegt werden soll. Der erste Abschnitt wird die embryonale, der zweite die postembryonale Entwickelung behandeln.

Tabellarische Zusammenstellung des benutzten Materials.

No.		Stadium	Rückenlänge in mm	Scheitelsteiss-länge in mm	Frühere Bezeichnungen des Präparates	Bemerkungen
Embryonen	1	42	14	5,5	*Echidna* 42	als Schnittserie erhalten (10 μ)
	2	43	19,5	6,5	„ 43	do.
	3	etwas älter als 43	—	[6,1]	„ 43a	do.
	4	44	20	8,5	„ 44	do.
	5	44—45	—	[7,7]	„ 45a (Keibel 1904)	do.
	6	45	22	11	„ 45	do.
Beuteljunge	7	46	32	15	„ 46	do.
	8	46—47	—	—	„ No. 3	do. (15 μ)
	9	47	42	19,7	„ 47	do. (15 μ)
	10	48	(57)	(22)	„ No. 11	in toto erhalten (ohne Kopf)
	11	etwas älter als 49	(65)	(30)	„ No. 13 „ 49a (Eggeling 1907)	do.
	12	etwa wie 50	—	—	„ A (Keibel 1904)	als Schnittserie erhalten
	13	50—51	**101,5**	**44**	„ No. 14 „ 50a (Eggeling 1907)	in toto erhalten (mit Kopf)
	14	51	(120)	(45)	„ No. 16	do. (ohne Kopf)
	15	etwas älter als 51	[125]	—	„ 51a	als Schnittserie erhalten (12 μ)
	16	51—52	**150,5**	**55**	„ No. 17	in toto erhalten (mit Kopf)
	17	52	(170)	(70)	—	Torso No. 1 (ohne Kopf)
	18	52—53	(190)	(80)	—	do. No. 2
	19	53	(215)	(95)	—	do. No. 3

Embryonalentwickelung des Mammarapparates von Echidna.

Als eine der überraschendsten Thatsachen, die sich mir im Laufe meiner Untersuchungen ergeben haben, darf ich wohl die Feststellung bezeichnen, dass die Entwickelung des Mammarapparates von *Echidna* bereits in ganz ausserordentlich frühen Stadien des embryonalen Lebens ihren Anfang nimmt. Nach meinen Befunden an den Beuteljungen, die ich zunächst allein zur Verfügung gestellt erhielt[1]), schien es mir anfangs vollkommen ausser Frage, dass die von Semon (1894) entdeckte Bildung des Marsupiums bei den jüngsten *Echidna*-Beuteljungen (Stadium 47) gleichzeitig auch den ersten Anfang der Entstehung des Mammarapparates überhaupt bedeute, und wohl jeder, der von dem so eigenartigen Entwickelungsverlauf, den ich im Folgenden zu beschreiben haben werde, Kenntniss nimmt, dürfte diese Ansicht begreiflich und berechtigt finden. Nichtsdestoweniger hielt ich es bei dem Vorhandensein von Schnittserien durch embryonale Stadien

1) Das Beuteljungenmaterial erhielt ich zum Theil bereits im Jahre 1904, die Embryonalserien dagegen erst im Frühjahr 1906 überwiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

für geboten, auch diese zur Untersuchung heranzuziehen. Wie berechtigt diese Vorsicht war, zeigte sich sofort, als mir etwa vor Jahresfrist die bis dahin anderweitig vergebenen Embryonalserien zugingen. Schon bei der ersten Durchsicht dieser Serien fanden sich unzweifelhafte Anlagen des Mammarapparates, die bis in ganz ausserordentlich junge Stadien zurückverfolgt werden konnten. Von den 8 Embryonalserien, die ich erhielt, liessen sich nur auf den den beiden jüngsten von Semon gefundenen Stadien (Stadium 40 und 41) entsprechenden Serien die Anlagen des Mammarapparates noch nicht nachweisen.

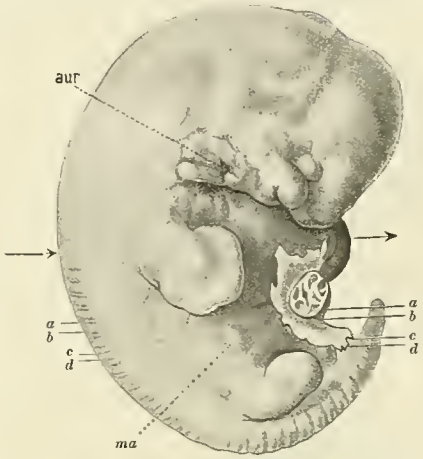


Fig. I. Embryo 42 in Seitenansicht, vergrössert (nach Semon). *ma* rechte Primäranlage des Mammarapparates.

Die Entwickelung des Mammarapparates, die wir im Folgenden kennen lernen werden, setzt bei dem von Semon (1894) auf Taf. X, Fig. 42 abgebildeten Embryo 42 ein, bei dem die an der Gesichtsbildung theilnehmenden Visceralbögen noch als solche zu erkennen sind. Dem äusserst geringen Alter dieses Stadiums entspricht seine minimale Grösse (14 mm Rückenlänge), die sich nur wenig von der des jüngsten Embryos der Semon'schen Collection (Stadium 40, Rückenlänge 11,2 mm) unterscheidet, während die Embryonen gegen Ende ihrer Entwickelung (Stadium 45—46) die beträchtliche Länge von etwa 30 mm erreichen. Textfig. I zeigt eine Reproduction der Semon'schen Abbildung dieses Embryos. Die in der Figur eingetragenen Pfeile bezeichnen die Richtung der Schnitte (à 10 μ), in die das Thierchen zerlegt worden war.

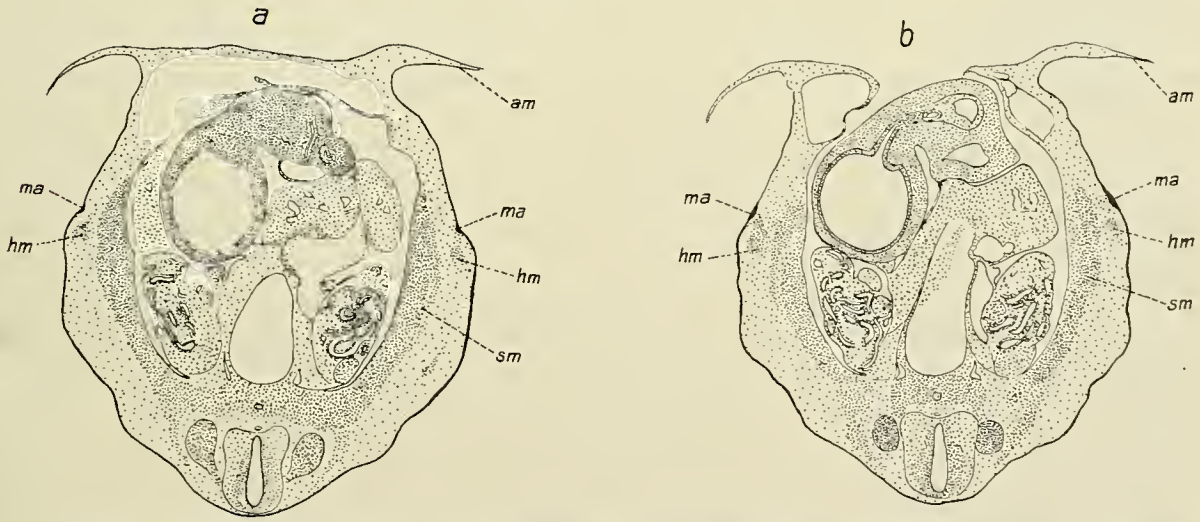


Fig. IIa und b. Schnitte durch den Rumpf des Embryos 42 in der Höhe der Primäranlagen. Vergr. 35:1. *am* Amnion, *hm* Anlage der Hautmusculatur, *ma* Primäranlage, *sm* Anlage der Stammmusculatur.

Durchmustert man in der vorliegenden Serie die durch die zwischen den beiden Extremitätenpaaren gelegene Rumpfpartie geführten Schnitte, so zeigt sich bald (18 Schnitte) hinter dem letzten Anschnitt der rechten vorderen Extremität jederseits in der sonst durchaus gleichförmigen Bauchhaut eine Verdickung der Epidermis, die sich von hier an schwanzwärts über im ganzen 42 Schnitte verfolgen lässt. Zur Orientirung über die genauere Lage dieser beiden Epidermisverdickungen ist in Textfig. IIa der 2.,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in b der 12. dieser 42 Schnitte, die sämmtlich der Nabelgegend des Embryos angehören, dargestellt[1]). In Schnitt a ist die Leibeswand selbst noch geschlossen, die Umschlagsstelle der Amnionfalten (*am*) aber bereits getroffen; erst auf den weiter caudal gelegenen Schnitten (Textfig. IIb) klaffen die Seitenplatten des Rumpfes, um Dottersack und Allantois hervortreten zu lassen. Auf diesen Schnitten nun finden sich die beiden Epidermisverdickungen (*ma*), ventral jederseits ziemlich weit von der Umschlagsstelle der Amnionfalten entfernt, etwa an der Stelle, wo der stärker entwickelte seitliche Theil der Bauchwand in den etwas dünneren mittleren Abschnitt übergeht, der, der RATHKE'schen Membrana reuniens inferior entsprechend, dadurch charakterisirt ist, dass die Stammskelet- und -musculaturanlagen (*sm*) nicht in ihn hineinreichen. Der Uebergang zwischen diesem mittleren und den seitlichen Abschnitten der Bauchwand erfolgt besonders auf den proximalen Schnitten ziemlich unvermittelt und markirt sich hier durch eine kleine Einsenkung, an deren Grunde scheinbar die beiden Epidermisverdickungen gelegen sind (Schnitt a *ma*). Diese Einsenkung verschwindet jedoch weiter caudalwärts sehr bald, so dass schon vom 10. Schnitt ab die Hautstrecken, innerhalb deren die Epidermisverdickungen liegen, völlig eben sind (Schnitt b *ma*). Hieraus ergiebt sich ohne weiteres, dass diese Einsenkungen für die Beurtheilung der Epidermisverdickungen keinerlei Bedeutung besitzen, sondern nur Zufälligkeiten darstellen.

Fig. III. Schnitte durch die linke Primäranlage des Embryos 42 (nur die Epidermis gezeichnet). Die Ziffern geben die Aufeinanderfolge der Schnitte in der Serie an. Vergr. 120 : 1.

Die Grösse und Gestalt der Epidermisverdickungen ist nun nicht etwa auf allen 42 Schnitten, auf denen sie sich finden, die gleiche, wie Textfig. III, eine Auswahl von Schnitten durch die linksseitige Verdickung — die der rechten Seite verhält sich im Wesentlichen ebenso — beweist. Wir finden zunächst (Schnitt 2) eine am Grunde der bereits beschriebenen Hauteinsenkung gelegene kleine, halb linsenförmige, mit ihrer convexen Seite in die Cutis sich vorwölbende Verdickung der Epidermis, die bei verhältnissmässig geringer Flächenausbreitung (ca. 65 μ) an Höhe etwa das Doppelte der benachbarten, etwa 10 μ dicken Hautpartien erreicht. Auf den folgenden Schnitten nimmt zunächst nur ihre Flächenausbreitung zu (Schnitt 4—8), die Höhe dagegen eher ab. Erst von Schnitt 10 an steigert sich auch die Höhe, um bei Schnitt 12 rasch das Maximum von 27 μ — bei einer Flächenausbreitung von ca. 115 μ — zu erreichen. Von diesem Schnitte an sinkt die Höhe wieder ganz allmählich, während die Breite noch immer weiter (bis auf ca. 150 μ auf Schnitt 20—24) wächst. Indem dann die Höhe der Anlage, ohne dass gleichzeitig eine wesentliche Verschmälerung ihrer Flächenausbreitung stattfindet, unmerklich von Schnitt zu Schnitt weiter abnimmt, verschwindet sie mehr und mehr, so dass auf Schnitt 42 die Haut wieder ihr normales Aussehen erreicht hat. Schon diese Aufeinanderfolge der Schnittbilder zeigt, dass wir es hier nicht mit einer einzigen gleichmässigen linsenförmigen Epidermisverdickung, sondern mit einer mehr unregelmässigen Anlage zu thun haben. Noch deutlicher zeigen sich diese Unregelmässigkeiten auf den einzelnen Schnitten selbst, so z. B. in Schnitt 24, wo man statt von einer auch von zwei mit einander verschmolzenen Vorwölbungen sprechen könnte. Ich werde auf dies Verhalten später noch zurückzukommen haben.

Nicht die Epidermisverdickungen allein aber bewirken, dass diese Bildungen bei Durchmusterung der Schnittserie so deutlich hervortreten, sondern vor allem gewisse mit ihnen in engem Zusammenhange stehende Differenzirungen in dem unter ihnen gelegenen mesodermalen Gewebe der Leibeswand, der späteren Cutis. Es sind dies durch dichtere Anhäufung von Kernen und in Folge dessen durch stärkere

1) Vergl. übrigens auch die von KEIBEL (1904b, Textfig. 18—20) gezeichneten Schnitte durch den Embryo 42, die die Epidermisverdickungen gleichfalls deutlich erkennen lassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Färbung ausgezeichnete Gewebspartien, die jederseits etwas unterhalb und lateral von den Epidermisverdickungen gelegen sind. Sie zeigen auf den Schnitten, die durch den Bereich der epidermoidalen Anlagen selbst geführt sind (Textfig. II a und b *hm*), eine unregelmässige, etwa dreieckige Gestalt und nehmen caudalwärts immer mehr an Grösse ab, um schliesslich nahezu gleichzeitig mit dem Aufhören der Epidermisverdickungen auch selbst zu verschwinden. Verfolgt man aber die Serie in cranialer Richtung, so erkennt man, dass diese anfangs scheinbar isolirten Cutisverdichtungen proximal allmählich Zusammenhang mit ausgedehnten cutanen Differenzirungen gleichen Charakters gewinnen, die sich hier über die ganzen seitlichen Abschnitte des Rumpfes ausbreiten und sich bei einem Vergleich mit den späteren Stadien sofort als die Anlagen der bei *Echidna* so mächtig entwickelten Hautmusculatur erkennen lassen. Die letzten ventralen Ausläufer dieser Hautmusculaturanlage reichen also median- und caudalwärts zipfelförmig bis in die Gegend der Epidermisverdickungen hinab und erscheinen daher auf den Querschnitten als kleine circumscripte Differenzirungen innerhalb der Cutis, die in Folge ihrer intensiveren Färbung auf sich und die über ihnen gelegenen Epidermisverdickungen aufmerksam machen.

Ueber den feineren histologischen Bau der Epidermis des vorliegenden Stadiums und der bisher beschriebenen Bildungen ist noch Folgendes mitzutheilen. Wie schon Römer (1898), dem seiner Zeit die von mir benutzte Schnittserie gleichfalls zur Untersuchung vorgelegen hat, berichtet, zeigen die jüngsten Stadien 40—43 weder Haar- noch Stachelanlagen. „Stadium 40 hat erst eine zwei Zellenlagen dicke Epidermis, deren Zellen, im Grossen und Ganzen kuglig, noch keine bestimmte Lage einnehmen und noch keinen Unterschied in der Form erkennen lassen. Die Kerne der tiefsten Zellenlage präsentiren sich noch nicht als basale Cylinderzellenschicht der Epidermis. Erst im Stadium 43 erfolgt die deutliche Abgrenzung dieser Cylinderzellenlage, die Kerne liegen regelrecht neben einander, haben mehr ovale Formen angenommen und sind senkrecht zur Oberfläche gestellt. Darüber liegen noch zwei Zellenlagen, deren oberste sich von der anderen dadurch deutlich abhebt, dass ihre Kerne wagerecht zur Oberfläche der Haut liegen und schon spindelförmig oder gar abgeplattet sind. Die Epidermis besteht somit in diesem Alter erst aus drei verschiedenen Lagen, einer basalen mit Cylinderzellen, einer mittleren mit runden und einer oberen mit spindelförmigen Zellen. Sie bilden aber zusammen nur eine einheitliche Schicht. Irgend welche Veränderungen in der basalen Zellenlage, welche man als Stachel- oder Haaranlage deuten könnte, sind noch nicht aufgetreten."

Diese Mittheilungen Römer's geben im Allgemeinen ein vollkommen zutreffendes Bild des Baues, den die Haut bei den Embryonen 40—43 aufweist. Hinzuzufügen wäre etwa nur, dass die Epidermis schon im Stadium 42 in der Mitte der seitlichen Rumpfabschnitte, entsprechend der hier stärkeren Entfaltung der Leibeswand, deren ich schon oben gedacht habe, sich in jene drei Schichten zu sondern beginnt, die Römer erst vom Stadium 43 beschreibt. Im Uebrigen ist aber bei dem Embryo 42 die Epidermis thatsächlich noch auf weiten Strecken nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt.

Was nun die beiden Epidermisverdickungen betrifft, von deren Existenz Römer nichts erwähnt, so steigert sich hier die Dicke der in der Umgebung nur zweischichtigen Haut derart, dass sie im Maximum 5—6 Zellenlagen umfasst (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 1 = Schnitt 12 der Textfig. III). Während in den angrenzenden Abschnitten der Epidermis die weitläufig vertheilten Kerne der basalen Schicht rundliche bis ovale Formen haben, nehmen sie im Bereiche der verdickten Stellen allmählich eine mehr und mehr gestreckte Cylindergestalt an und fallen gleichzeitig durch ihre dicht gedrängte Stellung und meilerartige, nach dem Centrum der Verdickung hin convergirende Anordnung auf. Es folgen hierauf 3—4 Lagen von Zellen mit theils gestreckten, theils mehr rundlichen Kernen, während die oberste Zellenlage schon deutlich abgeplattet ist und den Anfang eines Stratum corneum darstellt. Die entweder vollkommen ebene, bisweilen — auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den proximalen Schnitten, wie oben beschrieben — sogar etwas eingesenkte Oberfläche der Haut und die Anordnung der die Verdickung zusammensetzenden Zellen beweisen, dass die ganze Bildung lediglich als Folge eines Vermehrungsprocesses der die basale Epidermisschicht zusammensetzenden Zellen anzusehen ist.

Gleichzeitig mit dieser Zellenwucherung innerhalb der Epidermis spielt sich aber auch in der Cutis ein ähnlicher Process ab, wie aus der bei starker Vergrösserung gezeichneten Fig. 1 zu ersehen ist. Die Cutis lässt hier in der Gegend der Epidermisverdickung nicht bloss die bereits beschriebene, etwas lateral gelegene Anlage der Hautmusculatur (*hm*) erkennen, sondern zeigt sich ausserdem noch unmittelbar unterhalb der Verdickung ausserordentlich reich an Kernen, so dass eine Art Bindegewebspolster entsteht, das zudem noch durch seine starke Versorgung mit Blutgefässen (*blg*) auffällt. Inwieweit diese Wucherung der Cutis mit der Epidermisverdickung genetisch zusammenhängt, ist natürlich schwer zu entscheiden. Ich möchte indessen doch die Vermehrung der Epidermiszellen für das Primäre halten.

Das einzelne Schnittbild der Anlage, wie es in Fig. 1 dargestellt ist, ähnelt in höchstem Maasse den Bildern, die Römer (1898) von den ersten Anlagen der Haare und Stacheln bei *Echidna* gegeben hat, so sehr, dass man aus der Figur allein — ohne Kenntniss der übrigen Verhältnisse — sicher auf eine Bildung dieser Art schliessen würde. Und doch wäre ein derartiger Schluss ein gewaltiger Irrthum. Einmal können in den beiden Epidermisverdickungen schon deswegen nicht einfache Haar- oder Stachelanlagen vorliegen, weil das Auftreten dieser Bildungen erst wesentlich später beginnt. Der Embryo 42 lässt, wie schon Römer mit Recht hervorgehoben hat, noch keinerlei Spuren der Stachel- und Haaranlagen erkennen. Dazu kommt ferner der Gesammthabitus der Epidermisverdickungen, der aus einer Combination der einzelnen Schnittbilder resultirt. Da die Epidermisverdickungen rechts wie links auf 42 Querschnitten von je 10 μ Dicke getroffen sind, so ergiebt sich für jede von ihnen eine Länge von mindestens 420 μ — bei einer maximalen Breite von nur etwa 150 μ. Wir erhalten also nicht das Bild rundlicher Stachel- oder Haaranlagen, wie solche vom Stadium 44 ab, und zwar zuerst auf der Dorsalseite, auftreten. Die ventralen Epidermisverdickungen stellen vielmehr längliche, um nicht zu sagen leistenförmige Hautwucherungen dar, deren Längserstreckung die Breite um etwa das Dreifache übertrifft.

Da nun die Haar- und Stachelanlagen bei den Embryonen 45 und 46, wie Semon zuerst angegeben und abgebildet (1894, Taf. X, Fig. 45 und 46) und sodann Römer (1898) des ausführlicheren erläutert hat, schon bei äusserer Betrachtung deutlich als kleine weisse Flecken erkennbar waren[1]), so lag es nahe, zu fragen, ob nicht auch die beiden verhältnissmässig so mächtig entwickelten Epidermisverdickungen des Embryo 42 schon an dem ganzen Object vor seiner Zerlegung in Schnitte sichtbar gewesen sind. Glücklicher Weise liess sich diese Frage dank der vorzüglichen Abbildung, die Semon (1894) in Fig. 42s auf Taf. X des II. Bandes dieses Werkes von dem Embryo 42 bei Lupenvergrösserung gegeben hat, in positivem Sinne beantworten. Die genannte Figur — von mir in Textfig. I (p. 469) reproducirt — lässt nämlich etwa in der Mitte des zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten gelegenen Abschnittes der rechten Rumpfseite einen länglichen weissen Fleck (Textfig. I *ma*) erkennen, dessen Gestalt und Lage in der That mit aller nur wünschenswerthen Genauigkeit den aus den Schnitten für die rechte Epidermisverdickung abzuleitenden Verhältnissen entspricht. In Uebereinstimmung mit dem Schnittbefund (vergl. Textfig. III)

1) Der Grund hierfür findet sich bei Römer (1898, p. 202) zutreffend angegeben: „Der kleine Embryo ist transparent, bis zu einem gewissen Grade durchsichtig. Die verdickten Stellen der Epidermis, die Stachelanlagen sind weniger transparent als die anderen dünneren Strecken. Man kann hier, wo die Zellschichten der Epidermis doppelt so zahlreich sind, nicht so tief in den Embryo hinein sehen; die Strahlen werden reflectirt und daher erscheinen die hellen Flecke."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beginnt der der Epidermisverdickung entsprechende weisse Fleck cranialwärts ziemlich spitz, um sich in caudaler Richtung bis zur Mitte seiner Längsausdehnung allmählich zu verbreitern und die so gewonnene Breite dann bis zu seinem Verschwinden ungefähr beizubehalten. In gleicher Weise ergiebt sich seine Identität mit der Epidermisverdickung der Schnitte aus seinen Lagebeziehungen. Ich habe in Textfig. I, die im Uebrigen eine getreue Copie der SEMON'schen Abbildung des Embryos 42 darstellt, durch Pfeile die Schnittrichtung der Serie angegeben und dann 4 zu dieser Richtung parallele Geraden eingetragen, die den letzten Anschnitt der rechten vorderen Extremität (*a—a*), Anfang und Ende der Epidermisverdickung (*b—b*, *c—c*), sowie den ersten Anschnitt der rechten hinteren Extremität (*d—d*) bezeichnen. Misst man die gegenseitigen Abstände dieser 4 Parallelen und vergleicht die erhaltenen Zahlen (1,5—3,5—1 mm) mit den Anzahlen der Serienschnitte, die den betreffenden Abschnitten entsprechen (18—42—11 Schnitte), so ergiebt sich eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung der Verhältnisse, in denen diese Zahlen zu einander stehen (= 3 : 7 : 2). Damit dürfte wohl der exacte Beweis dafür geliefert sein, dass die an den Rumpfseiten sich findenden Epidermisverdickungen des Embryo 42, deren Existenz uns die Untersuchung der Schnitte kennen lehrte, bereits bei äusserer Betrachtung des ganzen Objectes sichtbar waren und thatsächlich auch von dem Zeichner gesehen wurden, wenn sie auch im Uebrigen bisher vollkommen unbeachtet blieben.

Es bleibt noch die Frage zu erledigen, mit welchem Rechte die eben beschriebenen beiden Epidermisverdickungen auf die Anlagen des Mammarapparates bezogen werden dürfen. Ich kann zur Beantwortung dieser Frage hier zunächst nur vorausschickend bemerken, dass wir bei der Untersuchung der folgenden Stadien an der Stelle der beiden Epidermisverdickungen, für die ich den Namen primäre Anlagen des Mammarapparates, kurz Primäranlagen zur Anwendung bringen werde, schliesslich die beiden Drüsenfelder entstehen sehen werden. Im Uebrigen kann in eine nähere Erörterung der Bedeutung dieser Primäranlagen selbstverständlich erst nach Abschluss der Darstellung der weiteren Entwickelungsvorgänge eingetreten werden.

In den beiden nächsten Stadien finden wir nur wenige Veränderungen in der Ausbildung der Primäranlagen. Wie schon KEIBEL (1904), dem die Schnittserien der jüngsten *Echidna*-Embryonen gleichfalls vorgelegen haben, erwähnt, erscheint der Embryo des Stadiums 43 nach SEMON's Tafelfigur 43 (1894, Taf. X) nur wenig weiter entwickelt als der Embryo 42, wenn man von der Grösse — die freilich erheblich gestiegen ist (s. No. 2 der Tabelle p. 468) — absieht. Dementsprechend zeigen denn auch die Primäranlagen des Mammarapparates sowohl nach Lage, wie Gestalt und histologischem Bau noch im Wesentlichen das gleiche Verhalten (Textfig. IV *ma*). Ein wenig weiter vorgeschritten ist lediglich die Ausbildung der Hautmusculaturanlage. Während sie vorher nur mit ganz schmalen Zipfeln bis in die Gegend der Primäranlagen herabreichte (Textfig. IIa *hm*), zeigt sie jetzt wenigstens beim Beginn der Epidermisverdickungen schon eine etwas grössere Ausbreitung über die Rumpfseiten. In Textfig. IV (*hm*), die den 14. von einigen 40 Schnitten, auf denen sich jederseits die Primäranlage findet, darstellt, ist dies besonders auf der linken Seite gut zu erkennen. Auf den weiter caudalwärts gelegenen Schnitten durch die Primäranlagen, auf denen dann auch die Leibeswand von den austretenden Nabelorganen durchbrochen wird, erscheint allerdings die Anlage der Hautmusculatur jederseits noch genau so winzig wie bei dem Embryo 42, um, wie dort, fast gleichzeitig mit dem Aufhören der Epidermisverdickungen dann auch ihrerseits selbst zu verschwinden. Auch sonst zeigt das Verhalten der Cutis keinerlei Verschiedenheit gegen das vorhergehende Stadium. Die charakteristische Blutgefässversorgung des die Primäranlagen tragenden Cutisbezirkes ist gleichfalls aus Textfig. IV (*blg*) gut zu ersehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was die Frage betrifft, inwieweit auch bei diesem Embryo (43) die Primäranlagen des Mammarapparates bei äusserer Inspection sichtbar waren, so lässt sich hier eine sichere Entscheidung auf Grund von Semon's Tafelfigur 43 s nicht fällen. Die Beleuchtung, in der der Embryo gezeichnet wurde, ist, wie man aus der Figur entnehmen kann, zweifellos nicht sehr günstig gewesen, um ein deutliches Hervortreten der Primäranlagen zu ermöglichen. Immerhin ist möglicher Weise in dem Schatten, der in der Fig. 43 s an der in Frage kommenden Stelle der linken Rumpfwand den zwischen den beiden Extremitäten dieser Seite gelegenen Abschnitt einhüllt, eine Andeutung der linken Primäranlage zu erkennen.

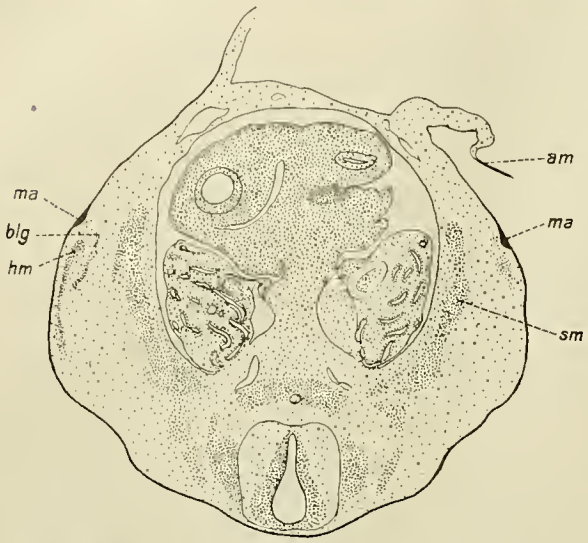


Fig. IV. Schnitt durch den Rumpf des Embryos 43 in der Höhe der Primäranlagen. Vergr. 35:1. *am* Amnion, *blg* Blutgefäss, *hm* Anlage der Hautmusculatur, *ma* Primäranlage, *sm* Anlage der Stammmusculatur.

Noch kürzer kann ich mich bezüglich des nächsten Embryos fassen, von dem mir die Schnittserie durch den in der Tabelle (p. 468) an dritter Stelle aufgeführten Embryo 43 a vorlag. Der Embryo ist, wie die Schnitte zeigen, für unsere Zwecke schlecht erhalten, da seine Epidermis ziemlich allseitig vom Körper abgehoben und auf grossen Strecken defect war oder sogar völlig fehlte. Es finden sich jedoch auf einigen Schnitten Reste der linken Primäranlage, die beweisen, dass hier ähnliche Verhältnisse wie in den Stadien 42 und 43 vorliegen.

Der nächstältere Embryo, dessen Serie mir zur Verfügung stand, *Echidna* 44 (No. 4 der Tabelle p. 468), ist, wie die Abbildungen Semon's (1894, Taf. X, Fig. 44) beweisen, wesentlich weiter entwickelt als seine Vorgänger. Die Ausbildung des Gesichtes hat erhebliche Fortschritte gemacht, Kopf- und Nackenbeuge beginnen sich auszugleichen, in der Haut der Rückenseite erscheinen, wie bereits Römer (1898) beschrieben hat, die ersten Anlagen des Stachelkleides; endlich hat sich der embryonale Schwanz, der noch im Stadium 43 eine beträchtliche Länge besass, zu dem kurzen spitzen Stummel zurückgebildet, der für *Echidna* charakteristisch ist.

Diesen Fortschritten der Gesammtentwickelung entsprechend lassen sich denn auch jetzt bedeutende Veränderungen in der Lage und Ausbildung der Primäranlagen des Mammarapparates erkennen. Leider ist jedoch wiederum, wie bei dem vorigen Embryo, der Erhaltungszustand der Haut hier sehr wenig günstig, da die Epidermis auf den für unsere Zwecke in Frage kommenden Schnitten der Serie fast im ganzen Umfange des Körpers von der Cutis abgehoben und zudem gerade in der Gegend der Mammaranlagen stark defect ist. Glücklicher Weise liegt noch ein zweiter, nur wenig älterer Embryo vor (No. 5 der Tabelle), bisher als *Echidna* 45 a bezeichnet, der bei durchaus gleicher Ausbildung der Primäranlagen eine vollkommen intacte Haut besitzt. Ich kann daher direct zu diesem Embryo und zu den bei ihm zu beobachtenden Verhältnissen übergehen.

Ueber die Stellung des Embryos No. 5 zu den Stadien 44 und 45 lassen sich leider keine absolut genauen Angaben machen, da keine Abbildung von ihm existirt, die der Serie beigefügte Bezeichnung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„*Echidna* etwa wie 45" wohl aber etwas Misstrauen verdient. Schon die geringe Scheitelsteisslänge des vorliegenden Embryos (s. No. 5 der Tabelle) spricht dafür, dass er erheblich jünger gewesen sein dürfte als der Embryo 45, selbst wenn man annimmt, dass er sehr viel stärker zusammengekrümmt war als dieser. Dazu kommt ferner, dass der Schnittbefund bei dem Embryo No. 5 rücksichtlich des Verhaltens der primären Anlagen des Mammarapparates, wie schon gesagt, durchaus mit den bei dem Embryo 44 zu beobachtenden Verhältnissen übereinstimmt, während der Embryo 45 ein in dieser Beziehung viel weiter vorgeschrittenes Entwickelungsstadium darstellt.

Die Conservirung des Embryos 45a ist von Römer (1898) nicht sehr günstig beurtheilt worden. Römer bezeichnet ihn als „stark geschrumpft und gerunzelt, so dass auf der Oberfläche der Haut allerhand Zacken und Erhebungen entstanden sind, die, wenn auch meist höchst unregelmässig, stellenweise doch regelmässig bogenartig neben einander folgen und den Eindruck richtiger Cutispapillen machen können". Wenn ich nun auch mit Römer durchaus der Ansicht bin, dass diese auf den Schnitten als bogenartige Erhebungen erscheinenden, auf ihrem Gipfel oftmals Stachelanlagen (Textfig. V *st*) tragenden Hautfalten Kunstproducte darstellen, so muss ich doch andererseits hervorheben, dass der Embryo im Uebrigen durchaus zufriedenstellend conservirt ist. Speciell in der Gegend der Primäranlagen (Textfig. V *ma*) machen sich die anderweit störenden Schrumpfungserscheinungen kaum mehr bemerkbar. Der tadellose Erhaltungszustand der Haut, die auf den für uns wichtigen Schnitten von allen Beschädigungen oder Zerreissungen frei ist, lässt vielmehr die vorliegende Serie für unsere Untersuchung mindestens ebenso wichtig erscheinen, wie die histologisch vielleicht etwas besser conservirte, aber in Folge bedeutender Hautzerstörungen in der Gegend der Mammaranlagen stark beschädigte Serie durch den Embryo 45.

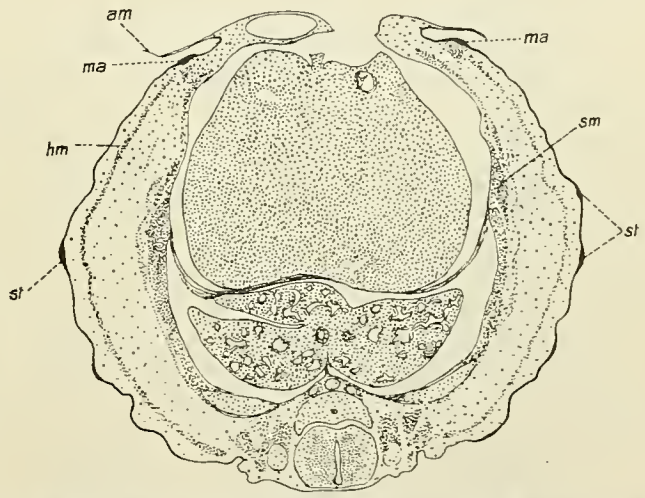


Fig. V. Schnitt durch den Rumpf des Embryos No. 5 (Stadium 44—45), in der Höhe der Primäranlagen. Vergr. 23 : 1. *am* Amnion, *hm* Anlage der Hautmusculatur, *ma* Primäranlage, *sm* Anlage der Rippen und der Stammmusculatur, *st* Stachelanlagen.

Zur Orientirung über die Lage, in der sich die primären Anlagen des Mammarapparates bei dem Embryo 45a finden, mögen zunächst einige Zahlenangaben dienen. Die zwischen dem letzten Anschnitt der vorderen und dem ersten Anschnitt der hinteren Extremitäten gelegene Rumpfpartie umfasst in der vorliegenden Serie 178 Schnitte (à 10 μ), unter denen auf Schnitt 63 der Durchbruch der Nabelorgane durch die Leibeswand beginnt. Von den Primäranlagen wird die rechte auf Schnitt 49, die linke auf Schnitt 51 zum ersten Male getroffen, so dass ihr Anfang also wie in den vorhergehenden Stadien etwas cranialwärts vor dem oberen Rande der Nabelöffnung liegt (Textfig. VI, Schnitt 1, 6, 10). Die rechte Primäranlage erstreckt sich von hier an über im ganzen 33, die linke über 39 Schnitte.

Während die Primäranlagen in den vorhergehenden Stadien aber ziemlich weit seitlich gelegene Stellen der Leibeswand einnahmen (Textfig. II und IV *ma*), finden sie sich jetzt jederseits dicht neben der Umschlagsstelle der Amnionfalten in durchaus ventraler Lage (Textfig. V, VI *ma*). Diese bedeutende Verschiebung des Ortes der Primäranlagen in medialer Richtung hat ihre Ursache in der fortschreitenden Ausbildung der definitiven Leibeswand, deren beide Hälften unter gleichzeitigem allmählichen Schwinden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der embryonalen Verschlussplatte des Rumpfes (Membrana reuniens RATHKE's) ventralwärts einander entgegengewachsen sind. Dass hier thatsächlich eine derartige passive Verlagerung vorliegt, geht daraus hervor, dass gleichzeitig auch die Anlagen sowohl der Rippen und der Stammmusculatur (*sm*) wie der Hautmusculatur (*hm*) dieselbe Verschiebung und Ausbreitung erfahren haben, wie ein Vergleich der Textfigg. IV und V ohne weiteres erkennen lässt.

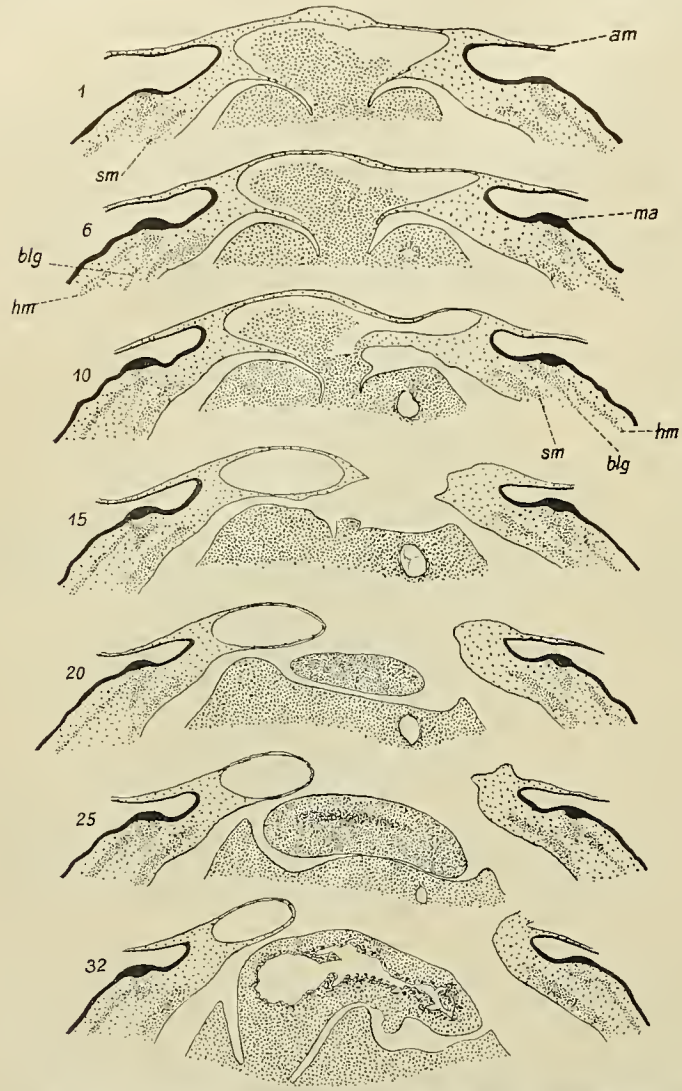


Fig. VI. Auswahl von Schnitten durch den ventralen Theil des Rumpfes des Embryos 5 (Stadium 44—45), in der Höhe der Primäranlagen. Vergr. 35:1. *am* Amnion, *blg* Blutgefäss, *hm* Anlage der Hautmusculatur, *ma* Primäranlage, *sm* Anlage der Stammmusculatur.

Ueber die Gestalt und den histologischen Bau, den die Primäranlagen bei dem vorliegenden Embryo aufweisen, geben die Textfigg. VI und VII, sowie die Figg. 2a—c der Taf. XXVIII/XXIX hinreichenden Aufschluss. Wir haben zunächst als Unterschied gegenüber den vorhergehenden Stadien zu constatiren, dass die Anlagen auf den Schnitten nicht mehr als halblinsenförmige Verdickungen erscheinen, die, nach der Oberfläche der Epidermis zu völlig plan oder gar etwas eingesenkt, sich lediglich in die Cutis vorwölben (vergl. Textfig. III). Sie zeigen vielmehr jetzt in den Schnittbildern eine ausgesprochen biconvexe Gestalt und erheben sich überall sehr deutlich über das Niveau der umliegenden Hautpartien.

Als Ursache dieser papillenartigen Erhebung der Primäranlagen ist in erster Linie wohl die fortschreitende Wucherung und Vermehrung der Zellen innerhalb der Epidermis anzusehen, und zwar der Zellen der basalen Schichten, die in den Schnitten (Fig. 2a—c) durch ihre äusserst langgestreckte Gestalt, ihre höchst intensive Färbung und ihre ganz ausserordentlich dicht gedrängte, oft sehr ausgesprochen meilerartige Anordnung auffallen. In Folge dessen erreicht die Epidermis jetzt an den dicksten Stellen innerhalb der Anlagen (Fig. 2c) eine Höhe von 50—55 μ, da an ihrem Aufbau anstatt 5—6 Zellenlagen, wie in den vorhergehenden Stadien, nunmehr 8—9 Schichten theilnehmen. Ich möchte übrigens ausdrücklich hervorheben, dass die Zellen innerhalb der Epidermisverdickungen noch sehr viel dichter stehen, als es in den Zeichnungen der Fig. 2 zum Ausdruck gebracht werden konnte. Um ein wirklich getreues Bild dieser gedrängten Zellenanhäufungen ermöglichen zu können, hätten die Schnitte der Serie, anstatt in einer Dicke von 10 μ, wesentlich dünner angefertigt sein müssen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Neben den Epidermisverdickungen selbst sind aber auch die unmittelbar unter ihnen gelegenen Abschnitte der Cutis lebhaft an der papillenartigen Erhebung der Primäranlagen betheiligt. Diese Cutispapillen sind hier unzweifelhaft als thatsächliche Vorkommnisse, nicht aber als Kunstproducte in Folge mangelhafter Conservirung anzusehen, wie etwa die Papillen unterhalb der in den Schnitten der gleichen Serie noch vorhandenen, als Stachelanlagen anzusehenden Epidermisverdickungen (Textfig. V *st*). Innerhalb der die Stachelanlagen tragenden Papillen ist die Cutis fast unverändert, kaum dass unmittelbar unter der Anlage selbst ein bis zwei Reihen etwas dichter stehender Kerne sich finden. Unter den Primäranlagen des Mammarapparates dagegen sehen wir innerhalb der Cutis durch die ganze Reihe der Schnitte hindurch (Textfig. VI) mächtige, in Folge ihrer durch die Anhäufung von Kernen herbeigeführten starken Tingirung höchst auffällige Verdichtungen, die gleichsam polsterartig die Primäranlagen tragen und dabei zur Bildung von Cutispapillen (Fig. 2a) Anlass geben. Diese Cutisverdichtungen entsprechen durchaus den gleichen Bildungen, die wir schon in den vorhergehenden Stadien zu beobachten Gelegenheit hatten, nur dass sie jetzt viel mächtiger entwickelt sind als bisher (vergl. Fig. 1 u. 2a). Wie früher so ergiessen sich auch hier zahlreiche und verhältnissmässig bedeutende Blutgefässe in das Innere der Cutispolster (Textfig. VI *blg*), um sich hier sofort in Capillaren aufzulösen.

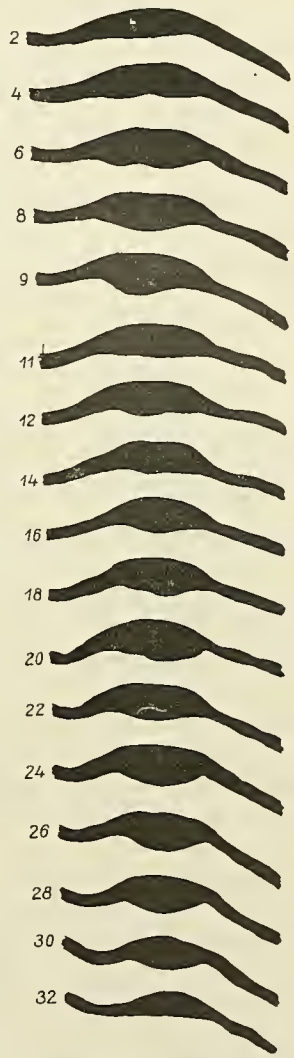


Fig. VII. Schnitte durch die rechte Primäranlage des Embryos No. 5 (Stadium 44—45); nur die Epidermis gezeichnet. Die Ziffern geben die Aufeinanderfolge der Schnitte in der Serie an. Vergr. 120:1.

Sehr deutlich treten in der vorliegenden Serie jene Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Primäranlagen zu Tage, deren ich schon oben bei Besprechung des Stadiums 42 Erwähnung that. Schon die 3 in Fig. 2 abgebildeten Schnitte zeigen, dass innerhalb der Primäranlagen dickere (Schnitt a und c) und dünnere (Schnitt b) Abschnitte von verschiedenem Aussehen mit einander abwechseln. Durchmustert man aber erst die in Textfig. VII dargestellte Auswahl von Schnitten etwas aufmerksamer, so wird man sich, wie ich glaube, des Eindruckes nicht erwehren können, dass in den Primäranlagen complexe Bildungen vorliegen, die aus der Verschmelzung mehrerer hinter und neben einander (s. z. B. Schnitt 4, 6, 9 der Textfig. VII) gelegener Einzelanlagen hervorgegangen zu sein scheinen. Allerdings lässt sich weder über die Anzahl noch über die Aufeinanderfolge dieser hypothetischen Einzelanlagen irgend etwas Genaueres feststellen, da sie bei ihrer innigen Verschmelzung selbst auf Plattenmodellen, die ich mir von den Primäranlagen dieses Embryos hergestellt habe, nicht mit Sicherheit gegen einander abzugrenzen sind. Auch über die etwaige Bedeutung dieser Einzelanlagen lässt sich einstweilen nichts Näheres aussagen.

Der grosse Fortschritt in der Entwickelung, durch den sich der Embryo 45a von den vorhergegangenen Stadien unterscheidet, zeigt sich ganz besonders deutlich auch in der Ausbildung seiner Hautmusculatur. Wir finden sie jetzt in der ganzen Ausdehnung der Rumpfwand, von der Dorsalseite aus der Nähe der Spinalganglien her bis zur Ventralseite in die Gegend der Mammaranlagen sich erstreckend (Textfig. V *hm*). Hier endigt sie jederseits unmittelbar lateral vor dem Beginn der Primäranlage und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem darunter gelegenen Cutispolster, bald mehr, bald minder deutlich und scharf von diesem abgesetzt. Auch die Hautmusculaturanlage zeigt sich in diesem Stadium auf allen Schnitten reich von Blutgefässen durchsetzt.

Es erübrigt wohl, an dieser Stelle nochmals eingehender auf die Unterschiede zwischen den Primäranlagen des Mammarapparates und den Stachelanlagen, die im Stadium 44 zuerst auftreten, hinzuweisen. Das verschiedene Verhalten der Cutis unterhalb der beiden Arten von Epidermisverdickungen, die sich sonst, wenn man nur einzelne Schnittbilder mit einander vergleicht, sehr ähnlich sehen können, ist schon oben betont worden. Dazu kommt aber als Hauptdifferenz die aus der Combination der einzelnen Schnitte sich ergebende Gesammterscheinung der beiden Bildungen: bei den Primäranlagen handelt es sich um längliche, fast leistenartige Bildungen, bei den Stachelanlagen dagegen um Epidermiswucherungen, die bei einer Flächenausbreitung von ca. 120—150 μ niemals auf mehr als höchstens 13—14 auf einander folgenden Schnitten (à 10 μ) erscheinen und daher fast vollkommen rundliche Gebilde darstellen.

Mit dem nächsten Embryo, *Echidna* 45 (No. 6 der Tabelle p. 468), gelangen wir an das älteste Embryonalstadium, das Semon überhaupt gesammelt hat. Wie die Abbildung, die Semon (1894, Taf. X, Fig. 45) von ihm gegeben hat, beweist, zeichnet sich der Embryo 45 durch den Besitz eines eizahn-ähnlichen Höckers auf der Schnauzenspitze aus, dessen Bildung auf das bald bevorstehende Ausschlüpfen des Jungen aus der Eischale hindeutet. Seine Conservirung ist, wie schon oben erwähnt wurde, in histologischem Sinne zwar sehr gut ausgefallen; leider ist aber die Haut gerade in der Gegend der Primäranlagen des Mammarapparates beiderseits stark defect. Von der rechten Anlage sind nur noch geringe Spuren auf einigen wenigen Schnitten erhalten. Linkerseits ist indessen der Hautriss dicht neben der Anlage lateral vorbeigegangen und diese selbst daher glücklicher Weise fast vollständig intact geblieben. Dank diesem Umstande gelingt es bei dem Embryo 45 trotz aller sonstigen Mängel Aufschluss über eine wichtige Veränderung in der Ausbildung der Primäranlagen zu erhalten, die für das Verständniss der späteren, postembryonalen Stadien von grosser Bedeutung ist.

Diese Veränderung bezieht sich, wie sogleich hervorgehoben sei, lediglich auf den Bau der Primäranlagen selbst. Im Uebrigen hat sich gegenüber dem Embryo 45a nichts geändert. Sowohl die topographischen Beziehungen der Primäranlagen, ihre Lage lateral neben der Umschlagsstelle der Amnionfalten, als auch die Verhältnisse innerhalb der Cutis und der Ausbildungszustand der Hautmusculatur sind durchaus die gleichen wie bei dem vorigen Embryo.

Während die Primäranlagen aber bisher auf den Schnitten die Gestalt schmaler, linsenförmiger Epidermisverdickungen darboten, zeigen sie jetzt ein ganz anderes Aussehen. Ein Blick auf Fig. 3, die in gleicher Vergrösserung wie die Figg. 1 und 2 gezeichnet wurde, lässt sofort eine ganz ausserordentliche Verbreiterung der ganzen Anlage erkennen, die gleichzeitig von einer bedeutenden Höhenabnahme begleitet ist. Statt 7—8, stellenweise sogar 8—9 Zellschichten, aus denen sich die Epidermisverdickungen im Stadium 45a zusammensetzten, finden sich jetzt nur noch 4—6 Lagen von Zellen. Dafür ist der Breitendurchmesser der Anlage (ca. 300 μ) auf etwa das Doppelte seiner früheren Grösse gestiegen. Es ist schon hieraus zu entnehmen, dass diese Verbreiterung nicht durch ein Fortdauern und Weiterumsichgreifen des ursprünglichen Wucherungsprozesses, der die Epidermisverdickung erzeugt hat, zu Stande gekommen ist, sondern durch ein allmähliches Verstreichen der anfangs schmalen, leistenförmigen Anlage zu einem zwar flacheren, aber dafür desto breiteren Felde. Noch mehr spricht hierfür das Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

halten jener Unregelmässigkeiten oder „Einzelanlagen", aus deren Verschmelzung, wie ich oben angedeutet habe, die Primäranlagen möglicher Weise hervorgegangen sind. Während diese Theilverdickungen noch im Stadium 45 a dicht neben und hinter einander gelegen waren, finden sie sich jetzt verhältnissmässig weit aus einander und in die Breite gezogen (Fig. 3, Textfig. VIII), ohne dass jedoch auch hier die Herstellung eines Modelles nähere Aufschlüsse über die Zahl und Anordnung dieser „Einzelanlagen" ergeben hätte. Dazu kommt ferner, dass sich bei dieser Ausdehnung in die Breite gleichzeitig die Längserstreckung der Anlage etwas verringert hat, da sie sich nur noch auf 35 der 216 Querschnitte (à 10 μ) findet, die bei dem vorliegenden Embryo auf die zwischen den Anschnitten der vorderen und hinteren Extremitäten gelegene Rumpfpartie entfallen. Alles dies scheint mir hinreichend zu beweisen, dass mit dem Stadium 45 ein Umschwung in der Ausbildung der Primäranlagen des Mammarapparates begonnen hat, der nicht nur den localen Wucherungsprocess der Haut, der zu ihrer Entstehung geführt hatte, zum Stillstand bringt, sondern sogar noch weitergehend eine Rückbildung der Epidermisverdickungen einleitet. Wir werden die Folgen dieses allmählichen Verstreichens der Primäranlagen in den späteren Stadien noch genauer kennen zu lernen haben. — Ob die Primäranlagen an dem Embryo 45 vor seiner Zerlegung in Schnitte bei Lupenbetrachtung noch sichtbar gewesen sind oder nicht, darüber lässt sich aus den Abbildungen, die Semon von ihm gegeben hat (1894, Taf. X, Fig. 45), nichts Sicheres entnehmen.

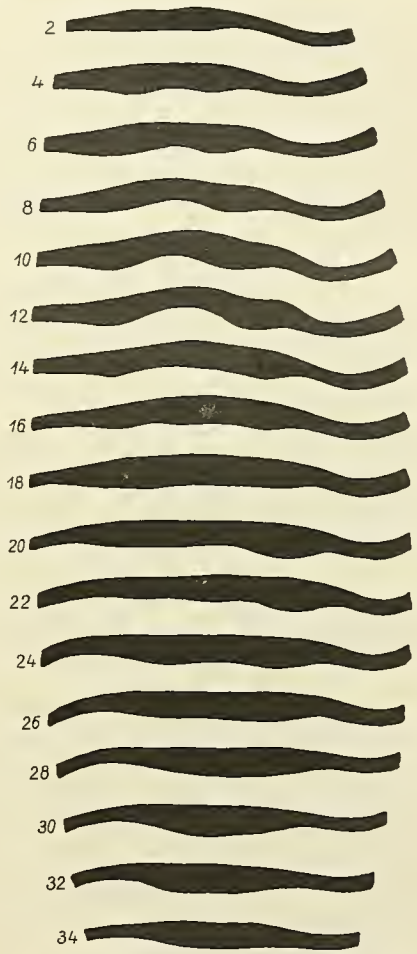


Fig. VIII. Schnitte durch die linke Primäranlage des Embryos No. 6 (Stadium 45); nur die Epidermis gezeichnet. Die Ziffern geben die Aufeinanderfolge der Schnitte in der Serie an. Vergr. 120 : 1.

Da der Embryo 45 das letzte Embryonalstadium darstellt, das mir zur Verfügung stand, so ist es hier wohl am Platze, zusammenfassend zu recapituliren, was wir aus der Embryonalentwickelung von *Echidna* über die Entstehung des Mammarapparates erfahren haben.

Wir sahen, dass die ersten Anlagen des Mammarapparates (Primäranlagen) von *Echidna* bereits in ausserordentlich frühen Entwickelungsstadien auftreten, zuerst bei dem Embryo 42, der noch keinerlei Spuren sonstiger Differenzirungen der Haut irgend welcher Art, seien es nun Haar-, Stachel- oder Drüsenanlagen, erkennen lässt. Die paarigen Anlagen stellen sich hier als in die Cutis sich einsenkende, nach aussen aber nicht vorgewölbte Epidermisverdickungen dar, die sich in Gestalt länglicher leistenartiger Streifen von ca. 420 μ Länge und 115 μ maximaler Breite jederseits innerhalb des zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten gelegenen Rumpfabschnittes finden, und zwar an der Grenze zwischen den die eigentliche Leibeswand darstellenden Seitenplatten des Rumpfes und der medianen Rathke'schen Verschlussmembran. Zur Nabelöffnung sind die Primäranlagen derart orientirt, dass sie, wie die Querschnitte lehren, jeweils etwas cranial vor deren Beginne ihren Anfang nehmen. Es ist ferner hervorzuheben, dass die Primäranlagen bereits in diesem Stadium bei Lupenbetrachtung äusserlich in der Haut des Embryos deutlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennbar waren, wie die von Semon (1894) gegebene Abbildung des Embryos 42 beweist. Gleichzeitig mit den Primäranlagen finden sich bei dem Embryo 42 auch bereits die Anlagen der Hautmusculatur ausgebildet, deren äusserste ventrale Zipfel innerhalb der Cutis jederseits bis dicht an die Primäranlagen heranreichen, um hier unmittelbar seitlich von blutgefässreichen Bindegewebspolstern zu endigen, die unterhalb der Primäranlagen in der Cutis gelegen sind.

In den späteren Entwickelungsstadien (44, 45 a) finden wir zunächst die Primäranlagen des Mammarapparates und mit ihnen zugleich die Anlagen der Haut- wie der Stammmusculatur in Folge allmählichen Schwindens der embryonalen Membrana reuniens ventralwärts herabgerückt, so dass sie jederseits dicht neben die Umschlagsstelle der Amnionfalten zu liegen gekommen sind. Innerhalb der Primäranlagen selbst erreicht der Zellvermehrungsprocess auf diesen Stadien seine maximale Höhe, so dass die Epidermisverdickungen sich linsenartig aufwölben und gleichzeitig gehoben von den ebenfalls mächtig herangewucherten Bindegewebspolstern der Cutis über das Niveau der angrenzenden Hautpartien hervorragen.

Das Ende der Embryonalentwickelung bedeutet dann gleichzeitig auch das Ende dieses Ausbildungszustandes der Primäranlagen des Mammarapparates. Zunächst hört die locale Zellvermehrung, die zur Entstehung der Epidermisverdickungen geführt hat, auf; dann beginnen diese selbst zu verstreichen und sich flächenhaft auszubreiten. So sehen wir, dass die Primäranlagen beim Abschluss des embryonalen Lebens, anstatt, wie ursprünglich, leistenartige, etwa dreimal so lange als breite Epidermisverdickungen zu bilden, sich nunmehr als flache, nur wenig verdickte, länglich-ovale Hautfelder darstellen, die einen Längsdurchmesser von ca. 350 μ bei einer Breite von etwa 300 μ besitzen.

Postembryonale Entwickelung des Mammarapparates von Echidna.

Drückt der Uebergang vom Embryonal- zum Marsupialleben schon an sich einen bedeutenden Fortschritt in der Entwickelung der neugeborenen Jungen aus, so werden von diesem Fortschritt ganz besonders die Organe des Mammarapparates betroffen, insofern als gerade die Verhältnisse der Haut des Abdomens mit der Geburt durch den Wegfall der Eihäute und den Verschluss der Nabelöffnung in hohem Maasse verändert werden. So kann es nicht Wunder nehmen, wenn die Anlagen des Mammarapparates bei den Beuteljungen jetzt ein wesentlich anderes Bild zeigen, als es die bisher beschriebenen Embryonen kennen gelehrt hatten.

Mit dem Uebergang zum Beutelleben beginnt aber noch aus einem weiteren Grunde eine neue Periode in der Entwickelung des Mammarapparates, insofern nämlich, als neben den schon seit langem vorhandenen Primäranlagen jetzt auch die ersten Anfänge einer neuen Bildung, des Beutels, in Erscheinung treten. Da die Entwickelung des Marsupiums jedoch ganz unabhängig von der der Primäranlagen vor sich geht, möchte ich im Interesse einer besseren Uebersicht hier nicht, wie bisher, die gesammten Befunde über das Verhalten des Mammarapparates in den einzelnen Stadien nach einander abhandeln, sondern zunächst nur die weitere Ausbildung der Primäranlagen und ihren Uebergang in die späteren Drüsenfelder im Zusammenhange durch die ganze Reihe der Beuteljungen, die mir zur Untersuchung vorlagen, hindurch verfolgen. Ein zweiter Abschnitt soll dann in gleicher Weise zusammenhängend die Entwickelung des Beutels behandeln, ein dritter endlich der Erörterung der Frage nach der Bedeutung der Mammartaschen gewidmet sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Umbildung der Primäranlagen und Entstehung der Drüsenfelder.

Das jüngste der zu meiner Verfügung gewesenen Beuteljungen, Bj. 46 (No. 7 der Tabelle p. 468), war nach SEMON's Angabe (1894) eben aus der Eischale ausgeschlüpft. Als Zeichen für die Kürze der seit seiner Geburt verstrichenen Zeit trug es noch die vertrockneten Reste seiner Embryonalhüllen am Nabel anhängend mit sich (s. SEMON 1894, Taf. X, Fig. 46r und s). Dementsprechend ist in der Schnittserie, die ich von ihm erhielt, die Bauchwand noch nicht völlig geschlossen; 47 Schnitte (à 10 μ) zeigen vielmehr noch den Rest der Nabelöffnung (Textfig. IX, Schnitt 135, 155), die aber bereits viel kleiner geworden ist als in den vorhergehenden Stadien (vergl. Textfig. VI, Schnitt 15—32)[1]. Mächtige Wucherungen der Epidermis dieser Gegend weisen gleichzeitig auf den in der Haut sich abspielenden Vernarbungsprocess hin.

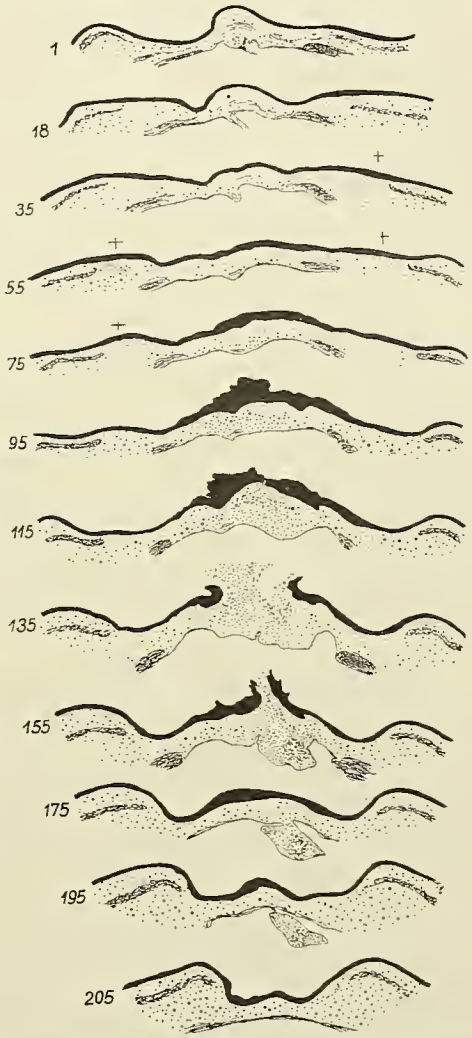


Fig. IX. Ausgewählte Schnitte durch den ventralen Abschnitt der Leibeswand des Beuteljungen No. 7 (Stadium 46). Vergr. 18:1. Die Ziffern entsprechen der Aufeinanderfolge der Schnitte in der Serie. Die Kreuze in den Schnitten 35—75 bezeichnen die Stelle der Primäranlagen.

Durchmustert man nun die Schnittserie (Textfig. IX), so wird man zunächst vergeblich nach den primären Anlagen des Mammarapparates Umschau halten. Auch ich habe lange ohne Erfolg in diesen wie in den nächstfolgenden Stadien danach gesucht; die fast überall gleichförmige Ausbildung der Haut in den vielen Hunderten von Schnitten, die von jedem der Objecte vorlagen, schien mir zunächst keine Spur von ihnen erkennen zu lassen. Erst nach Empfang der Schnittserien durch die im vorigen Abschnitt besprochenen Embryonen gelang es mir, durch genaue Vergleichung mit diesen Stadien die geringen Merkmale festzustellen, an denen sich die Primäranlagen bei den jüngsten Beuteljungen erkennen lassen, und ihre Beziehungen zu den Befunden zu ermitteln, die sich mir bei den älteren Stadien — von denen mir noch ungeschnittenes Material zur Verfügung gestanden hatte — aus der Untersuchung von Totalpräparaten ergeben hatten.

Dass in dem vorliegenden und auch noch in den nächstfolgenden Stadien die Primäranlagen des Mammarapparates so schwierig aufzufinden sind, hat seinen Grund in dem weiteren Fortschreiten des Umbildungsprocesses, dessen Beginn wir schon an den Primäranlagen des Embryos 45 erkennen konnten, d. h. in dem weiteren Verstreichen der Epidermisverdickungen. Bei dem Beuteljungen 46 sind diese Epidermisverdickungen, die bis dahin das Hauptcharakteristicum der Primäranlagen ausgemacht hatten, nahezu vollständig — bis auf minimale Reste, von denen weiter unten die Rede sein wird — ausgeglichen. So bleiben als Kenn-

1) Trotzdem sich Textfig. VI auf den viel kleineren Embryo 45a bezieht, erstreckt sich die Nabeldurchbrechung der Haut bei ihm über 58 Schnitte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeichen der Primäranlagen zunächst nur die allgemeinen Lagebeziehungen und die Verhältnisse in der Cutis übrig, die allerdings bei genauerem Zusehen ausreichen, um ihre Localisirung in der Schnittserie zu ermöglichen. Wir hatten als Ort der Primäranlagen in den vorhergehenden Stadien etwa die Gegend des cranialen Beginnes der Nabelöffnung erkannt. Dieser Gegend würden bei dem Beuteljungen 46 die Schnitte 55 und 75 der Textfig. IX entsprechen, wie die in ihrer Mitte wahrzunehmenden, den cranialen Anfang der Nabelnarbe darstellenden Verdickungen der Epidermis beweisen. In der That finden sich nun hier und noch etwas weiter cranialwärts[1]) jederseits auf einigen 40 Schnitten (à 10 μ) die Primäranlagen des Mammarapparates (Textfig. IX, Schnitt 35, 55, 75 ++). Zunächst sehen wir auf diesen Schnitten (vergl. auch Fig. 4, entsprechend Schnitt 35 der Textfig. IX) die Hautmusculaturanlage (*hm*) jederseits medial mit einem ventralwärts etwas aufgebogenen Rande aufhören und daran eine Partie des Integuments anschliessen (*Dr*), die durch ein deutlich verdichtetes Polster der Cutis, in das zahlreiche Blutgefässe (*blg*) eintreten, charakterisirt ist. Fig. 4 giebt diese circumscripte Verdichtung der Cutis gegenüber den angrenzenden Cutisabschnitten durchaus nicht etwa schematisirt oder übertrieben wieder, eher dürfte die Zahl der in der Figur gezeichneten Kerne zu klein als zu gross ausgefallen sein. Neben diesen Befunden in der Cutis sind aber dann auch noch in der Epidermis selbst Erscheinungen vorhanden, die auf die ursprünglichen Verhältnisse der Primäranlagen hinweisen. Einmal ist immer noch eine geringfügige Verdickung der Epidermis zu constatiren, die auf dem einzelnen Schnitte allerdings leicht als Zufälligkeit erscheinen kann und erst durch ihr continuirliches Auftreten auf ca. 40 Schnitten ihre Bedeutsamkeit erhält. Dann aber bemerkt man, dass innerhalb des betreffenden Epidermisabschnittes (Fig. 4 *Dr*) die Kerne wesentlich dichter stehen als anderwärts: über der basalen Schicht des Stratum Malpighii, deren Kerne allerdings nicht mehr das langgestreckte cylindrische Aussehen wie noch im Stadium 45 (Fig. 3) besitzen, finden sich etwa 2—3 Lagen ovaler quergestellter Kerne, während die angrenzenden Abschnitte nur 1—2 solcher Lagen aufweisen.

Halten wir diese drei Momente, die allgemeinen Lagebeziehungen, die Verdichtung der Cutis und die allerdings nur noch geringfügigen Reste der ursprünglichen Epidermisverdickungen, zusammen, so ergiebt sich hieraus mit Sicherheit, dass wir an den durch diese Merkmale ausgezeichneten Stellen der Bauchhaut des Beuteljungen 46 die ursprünglichen Primäranlagen des Mammarapparates, wenn auch hochgradig umgebildet, vor uns haben.

Die Beschreibung des Verhaltens der Primäranlagen bei den beiden nächstfolgenden Beuteljungen (No. 8 und 9 der Tabelle p. 468), bei denen sich die Nabelöffnung, wie aus den starken Narbenresten zu erkennen ist, erst kurze Zeit vor der Conservirung geschlossen haben kann, lässt sich mit wenigen Worten erledigen, da die bei ihnen vorliegenden Befunde im Princip vollkommen mit den bei dem Beuteljungen 46 beobachteten übereinstimmen.

Bei dem Beuteljungen 46—47 (No. 8 der Tabelle) ist die Haut ausserordentlich stark gefaltet und gerunzelt, nichtsdestoweniger sind auch hier die Primäranlagen in der typischen Gegend (Textfig. X, Schnitt 11—66 ++) jederseits cranial vor dem Beginn der Nabelnarbe deutlich zu erkennen, als ein wenig verdickte Hautpartien, unterlagert von einem zellenreichen Cutispolster, an das sich lateral mit stark aufgebogenem Rande die Anlage des Hautmuskels anschliesst.

---

1) Auch bei den Embryonen 42—45 begannen die Epidermisverdickungen regelmässig etwas cranial vor dem Anfang der Nabelöffnung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

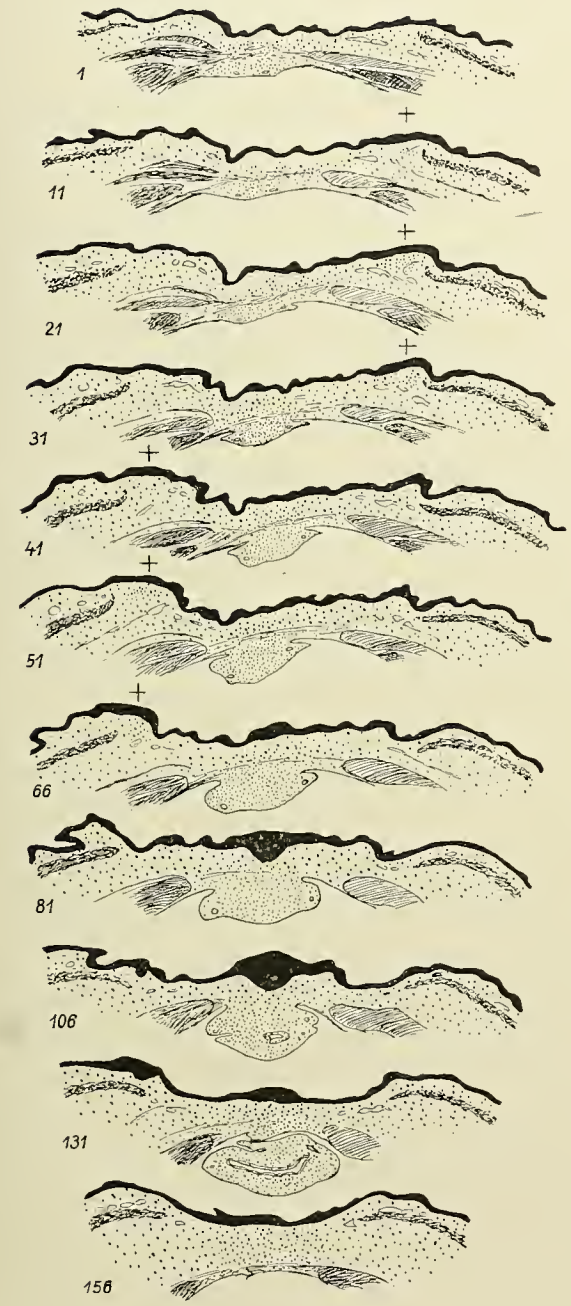


Fig. X.

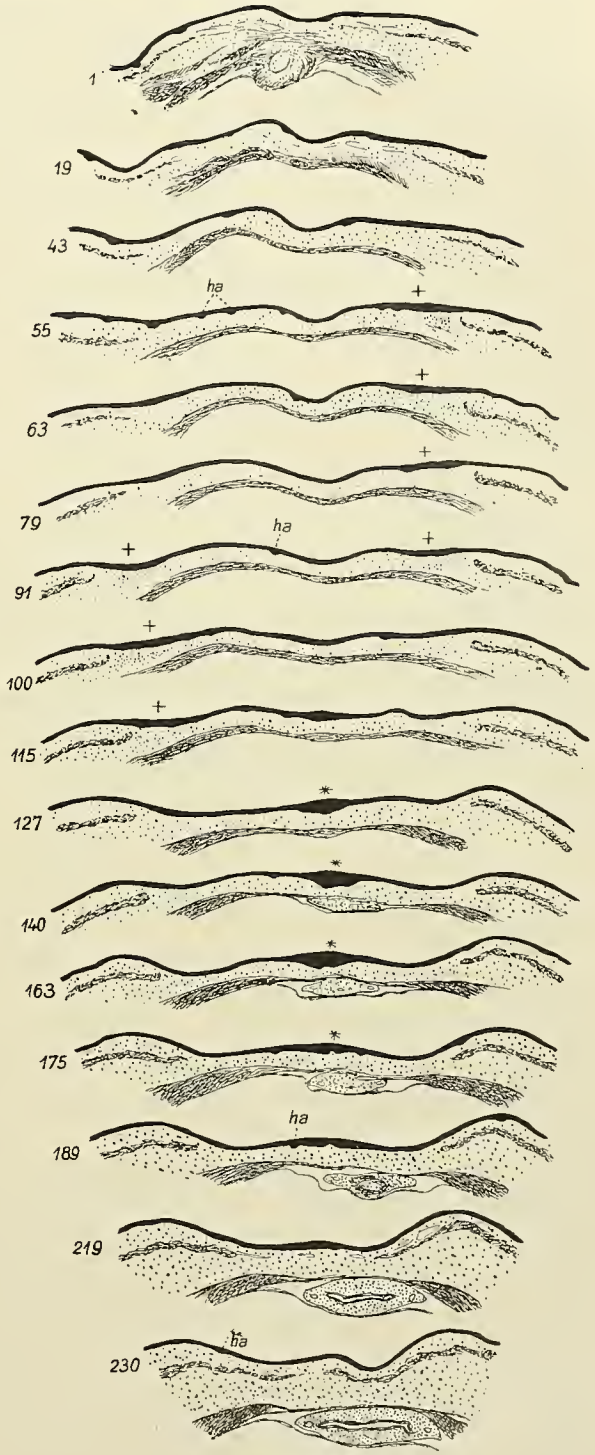


Fig. XI.

Fig. X. Ausgewählte Schnitte durch den ventralen Theil der Leibeswand des Beuteljungen No. 8 (Stadium 46—47). Vergr. 18:1. Die Kreuze in den Schnitten 11—66 bezeichnen die Lage der Primäranlagen.

Fig. XI. Ausgewählte Schnitte durch den ventralen Theil der Leibeswand des Beuteljungen No. 9 (Stadium 47). Vergr. 18:1. Die Kreuze in den Schnitten 55—127 geben die Lage der Primäranlagen an. *ha* Haaranlagen, * Stelle der Nabelnarbe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Gleiche ist bei dem nur wenig älteren Beuteljungen 47 (No. 9 der Tabelle), dessen glatte Haut vorzüglich conservirt ist, der Fall, wie Textfig. XI (Schnitt 55—115 ++) erkennen lässt. Doch ist hier ausserdem noch ein kleiner Fortschritt in der Entwickelung der Primäranlagen zu verzeichnen, der für die Beurtheilung der folgenden Stadien von einiger Bedeutung ist. Fig. 5 zeigt die linke Primäranlage des Schnittes 91 der Textfigur in stärkerer Vergrösserung. Vergleicht man hiermit die entsprechende Fig. 4 aus dem Stadium 46, so lässt sich innerhalb der Epidermis eine Veränderung constatiren, an der wesentlich die Zellen des MALPIGHI'schen Stratums Antheil haben. Die Zahl der durch ihre rundlich-ovalen, quergestellten Kerne ausgezeichneten Zellenlagen ist innerhalb des Bezirks der Primäranlage erheblich grösser (5—6) als in den angrenzenden Epidermisabschnitten (2—3). Die basale Zellschicht aber zieht hier nicht mehr, wie bei dem Beuteljungen 46, einfach gerade über die Cutis hinweg, sondern zeigt einen etwas welligen Verlauf, indem sich eine grössere Anzahl allerdings noch recht winziger Vorwölbungen knospenartig in die Cutis einsenken. Es deutet dies darauf hin, dass in der Epidermis jetzt wieder ein Vermehrungsprocess unter den Zellen des Stratum Malpighii seinen Anfang nimmt; die Folgen dieses Processes werden uns in den nächsten Stadien deutlich vor Augen treten. Um diese richtig verstehen zu können, müssen wir aber noch eines zweiten Entwickelungsfortschrittes gedenken, durch den sich das Beuteljunge 47 vor seinen Vorgängern auszeichnet. Wir sehen nämlich, wenn wir die Schnitte durchmustern (Textfig. XI), jetzt auch in der Bauchhaut überall, wenn auch noch vereinzelt und nur in spärlicher Anzahl, kleine linsenförmige Epidermiswucherungen (*ha*), die sich in die Cutis einsenken und die ersten Anlagen der Haare darstellen, die wir später auf der Bauchhaut finden. Zwar hatte, wie schon RÖMER (1898) angiebt, die Entwickelung dieser ventralen, in ihrem Bau durchaus mit den dorsalen Stachelanlagen übereinstimmenden Haaranlagen bereits bei dem Beuteljungen 46 ihren Anfang genommen. Doch war bei ihm (vergl. Textfig. IX) die Haut in der Gegend der Primäranlagen noch so gut wie völlig von diesen Haaranlagen verschont geblieben.

An die zuletzt besprochenen Verhältnisse können wir anknüpfen, wenn wir nunmehr zu dem nächstälteren Beuteljungen (No. 10 der Tabelle p. 468) übergehen, das in allen Verhältnissen mit dem von SEMON abgebildeten Beuteljungen 48 übereinstimmt und daher mit Recht als Stadium 48 bezeichnet werden darf. Es war dies das erste der mir noch ungeschnitten zur Verfügung gestellten Beuteljungen, dessen Bauchhaut so gut erhalten war, dass sie die Anfertigung eines Totalpräparates gestattete. Bei allen jüngeren Objecten, die ich erhielt, war dies wegen des vollkommen desolaten Zustandes der Bauchhaut vollkommen ausgeschlossen gewesen. Das Thierchen besass, wie die äussere Inspection zeigte, einen ziemlich flachen Beutel, der zunächst mit der angrenzenden Haut in toto excidirt, gefärbt und aufgehellt wurde. Bei durchfallendem Licht ergab sich dann die Ansicht, die in dem in Fig. 12 (Taf. XXX) reproducirten, bei 8-facher Vergrösserung aufgenommenen Photogramm dargestellt ist. Man erkennt zunächst das von der Hautmusculatur umrandete Beutelfeld, von dessen Verhältnissen im nächsten Capitel die Rede sein wird. Die Mitte des unteren Beutelfeldabschnittes enthält eine dunklere Stelle, die den Rest der Nabelnarbe andeutet. In der Haut selbst nimmt man eine grössere Anzahl dunkler Punkte wahr, die ebensovielen aus der Epidermis sich in die Cutis einsenkenden Haaranlagen entsprechen. Jederseits innerhalb der oberen (cranialen) Beutelfeldhälfte findet sich jedoch ein kleines ovales Feld dicht neben dem Rande des Hautmuskels, das noch ganz frei von solchen Haaranlagen ist (Fig. 12 *Dr*). Diese beiden Felder stellen nun die Primäranlagen des Mammarapparates dar, wie die Schnittserie, die ich nach der Aufnahme des Photogramms von dem excidirten Bauchhautstück herstellte, in Uebereinstimmung mit den Befunden aus den früheren Stadien erkennen lässt. Wir finden auf den Schnitten (Textfig. XII) überall — und zwar wesentlich häufiger als bei dem Beuteljungen 47 (Textfig. XI) — die in die Cutis sich einsenkenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jugendlichen Haaranlagen der Epidermis. Eine Ausnahme bilden allein die Stellen, die den mit *Dr* bezeichneten Stellen des Photogramms (Fig. 12) entsprechen. Hier fehlen jederseits auf einigen 40 Schnitten die epidermoidalen Haaranlagen vollständig (Textfig. XII, Schnitt 21—61 ++); die Epidermis ist hier ein wenig verdickt, ihre basale Zellschicht etwas gefaltet, der darunter liegende Cutisabschnitt etwas verdichtet und der lateral angrenzende freie Rand des Hautmuskels ventral etwas aufgebogen — kurz und gut, das ganze mikroskopische Bild stimmt vollkommen mit dem der Primäranlagen überein, wie wir es zuletzt bei dem Beuteljungen 47 (Fig. 5) gesehen hatten. Nur das Vorhandensein einer grösseren Anzahl von Haaranlagen in ihrer Umgebung bedeutet einen Unterschied gegenüber dem von dem vorigen Stadium her bekannten Schnittbilde. In Folge dessen lassen sich die haarlosen Stellen der Primäranlagen jetzt deutlicher von den übrigen Hautabschnitten unterscheiden. Das Fehlen der typischen Haaranlagen bildet von nun an ein weiteres Merkmal, das zur Erkennung der Primäranlagen überaus willkommene Dienste leistet.

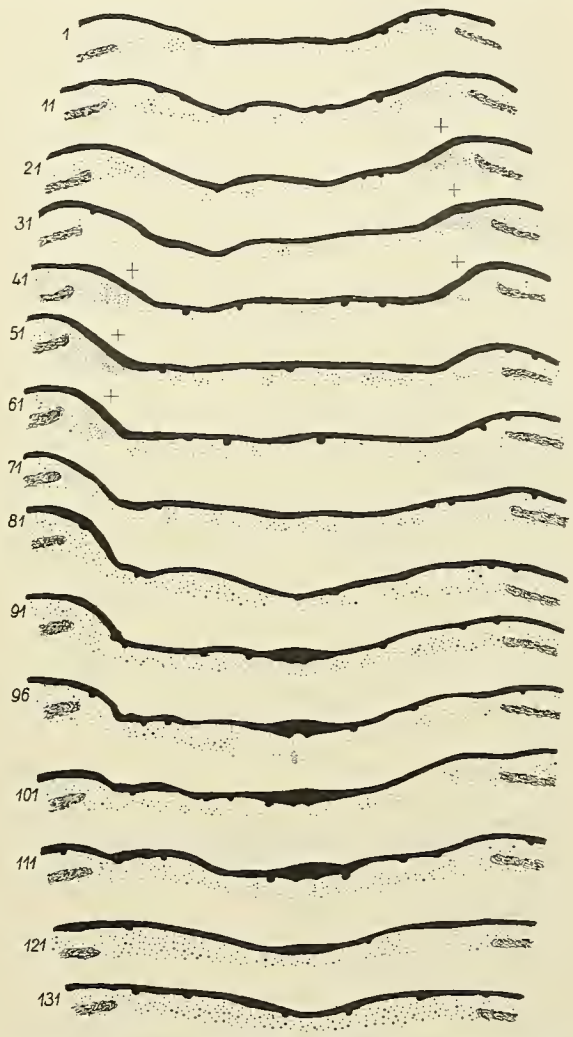


Fig. XII. Ausgewählte Schnitte durch den ventralen Theil der Leibeswand des Beuteljungen No. 10 (Stadium 48). Vergr. 18:1. Die Kreuze in den Schnitten 21—61 bezeichnen die Lage der Primäranlagen.

Das nächstfolgende Beuteljunge, das mir zur Verfügung stand (No. 11 der Tabelle p. 468) und sich gleichfalls durch den guten Erhaltungszustand seiner Bauchhaut, die allerdings durch einen Längsschnitt gespalten war, auszeichnete, dürfte nur wenig älter gewesen sein als Semon's Stadium 49. Von dem Beutelfeld dieses Beuteljungen, das glücklicher Weise von dem Längsschnitt nicht getroffen war, stammt das in Fig. 13 wiedergegebene Mikrophotogramm (7mal vergrössert). Zur Gewinnung dieses Bildes wurde nicht, wie bei dem vorigen Stadium, das excidirte Beutelfeld einfach gefärbt und dann direct aufgehellt. Ich versuchte vielmehr, vor diesen Manipulationen das Bindegewebe und die Musculatur der Cutis von dem ausgeschnittenen Hautstück vorsichtig soweit als möglich zu entfernen, um die Dicke des Präparates zu vermindern und damit seine Durchsichtigkeit zu steigern. Nur in der Mittellinie des Beutelfeldes mussten die Bindegewebsfasern, die sich hier zur Bildung einer Linea alba allzu innig durchkreuzten und verflochten, als dass sie ohne Gefahr einer gleichzeitigen Beschädigung der Epidermis hätten abpräparirt werden können, erhalten bleiben. Sie stellen daher in der bei durchfallendem Lichte aufgenommenen Photographie den dunklen Längsstreifen dar, der die Mitte des Bildes durchzieht. — Das auf diese Weise erhaltene Präparat ergab nun ein überaus anschauliches Bild von dem Verhalten der Primäranlagen, und zwar gerade in Folge jenes Merkmales, das bei dem vorhergehenden Beuteljungen zum ersten Male, wenn

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch noch weniger deutlich, in Erscheinung getreten war. Die Primäranlagen (Fig. 13 *Dr*) fallen hier nämlich sofort als zwei längsovale, gänzlich der Haaranlagen entbehrende Bezirke innerhalb der seitlichen Abschnitte des Beutelfeldes auf, das im Uebrigen zahlreiche, im durchfallenden Lichte als dunkle Punkte erscheinende Haaranlagen trägt und von den spärlichen, bei der Präparation stehen gebliebenen Resten der Hautmusculatur umrandet wird. Der im Ganzen etwas dunklere Ton, durch den die Felder der Primäranlagen sich von den angrenzenden Hautpartien unterscheiden, ist auf die hier etwas verdickte Epidermis und die darunter liegende Cutisverdichtung zu beziehen, wie dies übrigens auch schon bei dem vorhergehenden Beuteljungen (Fig. 12) zu erkennen war. Bei genauerem Zusehen wird man in der Photographie (Fig. 13) auch die an dem Totalpräparat selbst mit wundervoller Klarheit — weit schöner als es die Abbildung zum Ausdruck bringt — sichtbar gewesenen Blutgefässe der Haut wahrnehmen und dabei constatiren können, dass sich gerade die Bezirke der Primäranlagen durch eine ganz ausserordentlich reiche Versorgung mit Gefässen auszeichnen. Was die durch den lateralen Theil der linken Primäranlage (in Fig. 13 rechts) hinziehende, längsverlaufende dunkle Linie betrifft, so handelt es sich hier um eine Bildung, die jeglicher Bedeutung entbehrt. Wie die Schnitte, in die das Totalpräparat nach Herstellung des Photogramms zerlegt wurde, ergaben, verdankt sie lediglich dem Umstande ihre Entstehung, dass die etwas verdickte Epidermis des linken Primäranlagenbezirkes sich lateral (Fig. 6*) ganz scharf gegen die angrenzende Haut absetzt. Dass hier nur eine rein zufällige, singuläre Erscheinung vorliegt, wird auch dadurch bewiesen, dass weder bei der rechten Primäranlage des gleichen Präparates noch auch bei irgend einem der anderen Objecte eine derartige Bildung wieder beobachtet werden konnte. Im Uebrigen ergaben die Schnitte, abgesehen von den auf ihnen in grösserer Zahl vorhandenen Haaranlagen (Fig. 6 *ha*) nichts, was nicht auch schon aus den vorhergehenden Stadien bekannt gewesen wäre.

Die beiden nächstfolgenden Beuteljungen (No. 12 und 13 der Tabelle p. 468) können wiederum ganz kurz erledigt werden. Das jüngere der beiden (No. 12), etwa dem SEMON'schen Stadium 50 entsprechend, erhielt ich nur als fertige Schnittserie. Der Befund, den die Schnitte zeigten (Textfig. XIII), stand etwa in der Mitte zwischen dem in Textfig. XII dargestellten und dem Verhalten des etwas älteren Beuteljungen No. 13, das als Stadium 50—51 bezeichnet war und seiner Grösse nach diese Angabe durchaus rechtfertigte. Die Bauchhaut dieses Thierchens war zwar ziemlich zerschnitten, gestattete aber doch, von dem excidirten Beutelfeld ein leidlich brauchbares Totalpräparat anzufertigen. Bei seiner Betrachtung zeigte sich, dass die Haaranlagen, die innerhalb des Beutelfeldes bereits eine ziemliche Länge erreicht hatten, ebenso wie bei den vorher besprochenen Beuteljungen innerhalb zweier auch sonst durch ihre Lage sich als die Bezirke der Primäranlagen kennzeichnender Hautfelder fehlten; diese selbst ergaben jedoch bei durchfallendem Lichte ein so unklares Bild, dass ich auf die Herstellung einer photographischen Aufnahme vor der Mikrotomirung verzichten musste. Die Schnitte (Fig. 7) lehrten dann, dass in der That an den durch den Mangel der typischen Haaranlagen (*ha*) ausgezeichneten Primäranlagenbezirken (*Dr*) eine gewisse Veränderung eingetreten war, insofern als der innerhalb der basalen Schichten des Stratum Malpighii bisher nur angedeutete Zellvermehrungsprocess (vergl. Fig. 5) inzwischen eine bedeutende Steigerung erfahren hatte. Auf jedem der Schnitte zeigte sich an der basalen Fläche der Epidermis eine grössere Anzahl kleiner,

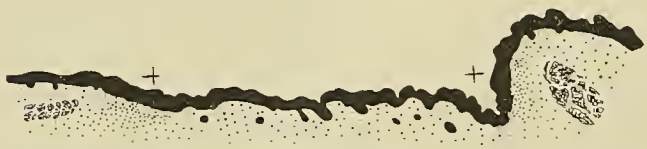


Fig. XIII. Schnitt durch den ventralen Abschnitt der Leibeswand des Beuteljungen No. 12 (Stadium 50) in der Höhe der beiden Primäranlagen (++). Vergr. 18 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber bereits deutlich ausgesprochener knospenartiger Vorwölbungen, die sich in die unterliegende Cutis einsenkten. Die geringe Grösse dieser Vorwölbungen macht es verständlich, dass sie bei der Totalbetrachtung ein klares Bild zu liefern nicht im Stande waren. Man konnte wohl erkennen, dass an den Feldern der Primäranlagen etwas vor sich gegangen war, aber nicht, was sich dort ereignet hatte.

In dem Verständniss des bis jetzt noch völlig dunkel gebliebenen, höchst eigenartigen Verhaltens der Primäranlagen fördert uns nun die Untersuchung des folgenden Beuteljungen (No. 14 der Tabelle p. 468) ein bedeutendes Stück. Die Bauchhaut des Thierchens, das in seinem Habitus durchaus dem Stadium 51 Semon's entsprach, war, als ich es erhielt, durch einen Kreuzschnitt längs und quer gespalten und längs der Schnittränder vielfach umgerollt und gefaltet. Von einem Beutel oder sonst irgend welchen Anlagen des Mammarapparates war an den Bauchhautstücken auch bei sorgfältigster Lupeninspection nichts zu erkennen, ihre Exstirpation aufs Gerathewohl bei der Kostbarkeit des Materials aber gleichfalls nicht angezeigt. Erst eine Beobachtung, die ich bei einem älteren, ähnlich schlecht erhaltenen Objecte machte, half mir weiter. Ich fand hier nämlich, dass sich die Lage des Beutelfeldes selbst an sehr verschrumpften Bauchhautstücken durch Präparation der Hautmusculatur von der Innenseite der Bauchwand her erkennen lässt. Dank dieser Beobachtung gelang es mir, auch bei dem vorliegenden Beuteljungen durch eine Präparation des Panniculus carnosus festzustellen, dass glücklicher Weise das ganze Beutelfeld in einem der eingerollten Bauchhautfetzen vollkommen unversehrt erhalten war. Das excidirte und nach Aufweichung in schwachem Alkohol wieder geradegestreckte, gehärtete, gefärbte und aufgehellte Hautstück lieferte dann ein vorzügliches Präparat, das zunächst zur Aufnahme der in Fig. 14 und 15 dargestellten Mikrophotogramme (5- und 10mal vergrössert) diente und dann in Schnitte zerlegt wurde.

Betrachten wir zunächst die Schnitte (Fig. 8), so ergiebt sich sofort, was aus den kleinen in die Cutis sich einsenkenden Vorwölbungen der basalen Epidermisschicht der Primäranlagen (*Dr*) geworden ist, deren erste Anfänge sich schon in den vorhergehenden Stadien bemerkbar gemacht hatten. Sie erweisen sich jetzt als Bildungen, die durchaus mit den ersten Anlagen der Haare übereinstimmen, wie sie sich in den übrigen Abschnitten der Bauchhaut bereits in viel früherer Zeit (Stadium 47) gezeigt hatten. Nur ein einziger, allerdings höchst auffälliger Unterschied ist — von der Grösse der Haaranlagen abgesehen — hier zu constatiren: die jungen Haaranlagen des Primäranlagenbezirkes (Fig. 8 *Dr*) stehen ausserordentlich viel dichter angeordnet als irgendwo sonst in der Haut. Was die Grösse der Haaranlagen der Primäranlagenbezirke betrifft, so finden sich im Allgemeinen keinerlei Uebergänge zwischen ihnen und den Haaranlagen der übrigen Haut, die auf diesem Stadium bereits eine ziemlich beträchtliche Länge erreicht haben (Fig. 8 *ha*). Der Primäranlagenbezirk mit seinen zahlreichen jungen Haaranlagen steht jetzt der übrigen Bauchhaut nicht minder unvermittelt gegenüber als vorher, wo er noch frei von diesen Anlagen war.

Dies zeigt sich nun ganz besonders deutlich bei der Betrachtung des Totalbildes, das die Primäranlagenbezirke in dem vorliegenden Stadium darboten. Dieselben Hautfelder, die noch bei dem Beuteljungen 49 (vergl. Fig. 13) durch ihre völlige Kahlheit auffielen, zeichnen sich jetzt dadurch aus (Fig. 14, 15), dass sie bei durchfallendem Lichte ganz dicht von kleinen dunklen Pünktchen durchsetzt erscheinen, deren Grösse viel geringer ist, als die der dunklen Flecken und Streifen, die ausserhalb des Primäranlagenbezirkes die typischen Haaranlagen des Beutelfeldes repräsentiren. Die Zahl dieser jungen Haarkeime beläuft sich in jedem Primäranlagenbezirke auf über 100; sie sind oftmals in höchst regelmässigen Kreisen angeordnet, wie besonders schön innerhalb des Bezirkes der rechten Primäranlage zu erkennen ist (Fig. 15). Das Primäranlagenfeld reicht jederseits lateral bis dicht an die inneren Grenzbündel des Hautmuskels heran, ein Verhalten, das auch schon in den früheren Stadien zu beobachten war.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der so überraschende und dabei so einfache und klare Befund, wie ihn das den Figg. 14 und 15 zu Grunde liegende Präparat darbot, ist für den Gang meiner Untersuchungen von ausserordentlicher Bedeutung gewesen. Wenn man die Geringfügigkeit der Merkmale bedenkt, an denen sich die Primäranlagen bei den vorher besprochenen Beuteljungen erkennen liessen, wird man es verstehen, dass ich diese Bildungen zunächst an den mir zur Verfügung gestellten Schnittserien völlig übersah und ausser der Beuteleinsenkung an ihnen keinerlei sonstige Spuren der Anlagen des Mammarapparates auffinden konnte. Ebenso vergeblich suchte ich während langer Zeit bei dem Beuteljungen des Stadiums 48 (No. 10 der Tabelle), das ich wegen des vollkommenen Erhaltungszustandes seiner Bauchhaut zuerst von den mir überwiesenen ganzen Objecten in Bearbeitung nahm, nach derartigen Anlagen. Das in Fig. 12 abgebildete Photogramm hat wohl mehr als ein Jahr in meinem Besitz gelegen, ohne dass ich an ihm oder an der zugehörigen Schnittserie (Fig. 5), so oft ich sie auch durchmusterte, auf die Primäranlagen aufmerksam geworden wäre. Der scheinbare Misserfolg bei diesem Beuteljungen liess es mir dann vollends aussichtslos erscheinen, bei den übrigen Beuteljungen, deren keines eine unzerschnittene Bauchhaut besass, einen besseren Erfolg ihrer Untersuchung zu erhoffen. Endlich gelang es mir, bei dem Beuteljungen No. 14 mit Hülfe der angegebenen Methode die Lage des Beutelfeldes und in diesem die Primäranlagenbezirke festzustellen, ein glücklicher Fund, der nun mit einem Schlage alle Schwierigkeiten beseitigte. Die daraufhin vorgenommene Präparation des Beuteljungen No. 11 lieferte das in Fig. 13 wiedergegebene Bild der Primäranlagen und dieses wiederum den Fingerzeig, der mich diese Bildungen nunmehr auch in dem schon so oft betrachteten Photogramm der Fig. 12 erkennen liess. Selbstverständlich liessen sich die Primäranlagen, nachdem einmal ihre Lage innerhalb des Beutelfeldes durch diese Totalbilder gegeben war, alsdann auch auf den zugehörigen Schnittserien ermitteln.

Mit dem Augenblicke, in dem innerhalb der aus den primären Anlagen des Mammarapparates hervorgegangenen Hautfelder die ersten Haaranlagen auftreten, beginnt für sie die letzte Phase ihrer Entwickelung, die sehr rasch zu ihrer definitiven Ausgestaltung und damit zur Herstellung der Drüsenfelder führt.

Die Ausbildung der Primäranlagen zu den Drüsenfeldern wird dadurch herbeigeführt, dass an den in ihrem Bezirke sich rasch weiterentwickelnden Haaranlagen die Mammardrüsen hervorzusprossen beginnen. Die Vorgänge, die sich dabei vollziehen, sind von Eggeling (1907) in einer kürzlich erschienenen Arbeit an der Hand meiner Präparate in eingehender Weise geschildert worden. Herr Prof. Eggeling hatte dabei die Freundlichkeit, um meiner Arbeit nicht vorzugreifen, auf die Beigabe von Figuren zu verzichten. Ich entledige mich nur einer angenehmen Pflicht, wenn ich in dem folgenden Referat durch Hinweise auf meine Zeichnungen die Belege für die Ausführungen Eggeling's erbringe. Sachlich habe ich ihnen so gut wie nichts hinzuzufügen, da sich meine Beobachtungen mit Eggeling's Befunden nahezu vollkommen decken.

Das eigenartige Auftreten der Haaranlagen innerhalb der Drüsenfelder wird von Eggeling ganz ähnlich beschrieben, wie ich es oben bereits geschildert habe. Die ersten Anfänge finden sich bei den Beuteljungen No. 9—11 meiner Tabelle, bei denen sich im Bereiche der Primäranlagen die Grenze zwischen Epidermis und Bindegewebe durch ihren welligen Verlauf auszeichnet (Figg. 5, 6). Innerhalb der übrigen Beutelhaut ragen dagegen bereits deutliche Haaranlagen als kurze Zapfen (Fig. 6 *ha*) in die Cutis hinein. Bei dem von Eggeling als Stadium 50a bezeichneten Beuteljungen No. 13 meiner Tabelle haben sich die zapfenförmigen Haaranlagen der Beutelhaut bedeutend vergrössert (Fig. 7 *ha*) und zeigen an ihren Enden bereits die ersten Anfänge einer Papilleneinstülpung. Die Drüsenfelder (*Dr*)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

heben sich deutlich hervor durch die sehr unregelmässig gestaltete, förmlich gezackt aussehende Grenzlinie zwischen Epidermis und Bindegewebe. Die erstere beginnt sehr zahlreiche, dicht neben einander gelegene Fortsätze in die Cutis hinein zu entsenden, noch ganz jugendliche Haaranlagen. Einen ganz ähnlichen Befund zeigt das Beuteljunge No. 14 (Stadium 51), nur dass hier sowohl eine Vergrösserung der Epidermiszapfen der Drüsenfelder wie der Haaranlagen der Beutelhaut (Fig. 8) zu constatiren ist. Im Allgemeinen sind, wie Eggeling angiebt, an den letzteren noch keine Schlauchdrüsenanlagen zu erkennen. Eine Ausnahme bilden nur, wie ich hinzufügen möchte, die an der Peripherie der Drüsenfelder stehenden Haaranlagen der Beutelhaut, die ihren übrigen Genossinnen in der Entwickelung etwas voraneilen. Sie lassen zum Theil schon jetzt an ihrem Halse kleine Epithelknospen (Fig. 8 *sdr*) als Anlagen der später hier sehr mächtigen Schlauchdrüsen erkennen.

An diese Verhältnisse bei den bereits besprochenen Beuteljungen schliessen sich die Befunde bei den nächstälteren Entwickelungsstadien ohne weiteres an. Das Beuteljunge No. 15 meiner Tabelle, als Stadium 51a bezeichnet, lässt in der Beutelhaut eine weitere Vergrösserung der Haaranlagen erkennen, deren kolbig angeschwollene Enden zum Theil bereits durch die sich entwickelnde Haarpapille eine Einstülpung erfahren haben. An vielen der Haaranlagen haben sich inzwischen die Anlagen von Schlauchdrüsen als secundäre Epidermissprossen entwickelt, die sich durch Form und Anordnung ihrer Epithelzellen in jener charakteristischen Weise von den Haaranlagen unterscheiden, wie sie Eggeling (1900, 1901) zuerst beschrieben hat. Innerhalb der Drüsenfelder aber befinden sich die ausserordentlich dicht bei einander stehenden Haaranlagen (Textfig. XIVa und b +) noch auf einem viel früheren Entwickelungsstadium. Noch keiner der kurzen, unansehnlichen Epithelzapfen besitzt eine Haarpapille, ebensowenig sind an ihnen Spuren von Drüsenanlagen bemerkbar.

Fig. XIVa und b. Schnitte durch den Beutel des Beuteljungen No. 15 (etwas älter als Stadium 51) in der Höhe der beiden Primäranlagen (++). Vergr. 18:1.

Einen wesentlichen Fortschritt weist demgegenüber das Beuteljunge No. 16 meiner Tabelle auf, das etwa in der Mitte der Stadien 51 und 52 Semon's steht und von Eggeling als Stadium 51c bezeichnet wurde. Die Haaranlagen der Beutelhaut sind jetzt fast alle im Besitze gut ausgebildeter Haarpapillen und zum Theil mit zwei kleinen tertiären Seitensprossen, den Anlagen der Nebenhaare, versehen. Die an ihnen als Secundärsprossen hervorgeknospten Drüsenanlagen haben beträchtlich an Länge zugenommen, insbesondere in der Peripherie der Drüsenfelder, wo sie zum Theil bereits in ihren tieferen Abschnitten Lumina erhalten haben. Im Bereiche der Drüsenfelder (Fig. 9 *Dr*) stehen die Haaranlagen ganz dicht neben einander und sind immer noch viel geringer entwickelt als in der Umgebung. Hier und da sind an ihnen jedoch bereits ganz kurze solide Epithelzapfen (*dr*) sichtbar, die durchaus den Schlauchdrüsenanlagen der Beutelhaare jüngerer Stadien gleichen. Haarpapillen und Nebenhaare fehlen noch.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im Stadium 52, dem das Beuteljunge No. 17 meiner Tabelle entspricht, haben die Haupthaaranlagen der Beutelhaut weiter an Grösse und Durchmesser zugenommen, besonders aber die von ihnen entspringenden Schlauchdrüsenanlagen, die bis in das lockere subcutane Gewebe hineinreichen und in ihren mittleren bezw. Endabschnitten kanalisirt sind. Vor allem aber weisen die Bildungen innerhalb der Drüsenfelder sehr bedeutende Fortschritte in ihrer Entwickelung auf (Fig. 10 *Dr*). Die über das ganze Drüsenfeld hin ziemlich gleichmässig entfalteten, dicht gestellten Haaranlagen sind zwar noch immer geringer ausgebildet als in der angrenzenden Beutelhaut. Dafür geht aber von jedem Haarbalge eine Drüsenanlage aus (*dr*), die eine sehr beträchtliche Weiterentwickelung erfahren hat. „Jeder Drüsenschlauch beginnt am Haarbalg mit einem schlanken soliden Strang von Epithelzellen, der einen ganz geringen Durchmesser besitzt, viel geringer als der zugehörige Haarbalg. Nach abwärts aber nimmt der Durchmesser zu, anfangs nur ganz wenig, dann aber sehr rasch um ein Bedeutendes. So erscheint schliesslich das in den tiefsten Lagen der Cutis und den oberflächlicheren Partien der Subcutis gelegene Ende der Drüsenlage als ein mächtiges, keulenförmig angeschwollenes Gebilde, das zum grössten Theile eine solide Ansammlung von Epithelzellen darstellt", bisweilen aber auch schon ein ganz feines Lumen besitzt. Vielfach ist an den Drüsenschläuchen die Grenze zwischen ihrem Epithel und dem umgebenden Bindegewebe ganz glatt, gegen das Ende der Schläuche aber „gehen von der äussersten Epithelschicht zahlreiche kleine Fortsätze aus, die als niedrige Höckerchen ganz solide aus Epithelzellen sich aufbauen und in das Bindegewebe einragen". Mitunter finden sich auch dichotomische Theilungen der verdickten Schlauchenden. Diese mächtig entwickelten Drüsenanlagen, die auf den ersten Blick von den jetzt wesentlich schwächer ausgebildeten Schlauchdrüsen der übrigen Beutelhaut zu unterscheiden sind, stellen die Anlagen der Mammardrüsen dar.

Bei dem nächstfolgenden Beuteljungen No. 18, das seiner Grösse nach etwa in der Mitte zwischen Semon's Stadien 52 und 53 steht, haben nun auch die Haaranlagen der Drüsenfelder eine beträchtliche Länge erreicht und wohlentwickelte Nebenhaaranlagen hervorgetrieben. Auch die Mammardrüsenschläuche sind mit ihren dicken, sackförmigen Enden weiter in die Tiefe ausgewachsen und haben ein deutliches Lumen erlangt, das vielfach kleine seitliche Ausstülpungen in den Mantel der Epithelzellen des Drüsenschlauches hineinschickt. In ähnlicher Weise zeigt sich diese mächtige Entfaltung der Mammardrüsen auch bei dem Beuteljungen No. 19 meiner Tabelle (Stadium 53), wie sie der in Fig. 11 abgebildete Schnitt durch das linke Drüsenfeld zur Anschauung bringt. Dabei tritt der Unterschied zwischen den Mammardrüsen (*dr*) und den vor allem in der Peripherie des Drüsenfeldes stark entwickelten Schlauchdrüsen (*sdr*) mit besonderer Deutlichkeit zu Tage. Auch die von Römer (1898) zuerst beschriebenen eigenthümlichen Cutispapillen (*P*) werden aus der Figur ersichtlich. Auf die feineren histologischen Einzelheiten im Bau der Mammardrüsen, wie sie Eggeling von diesen Stadien beschreibt, brauche ich an dieser Stelle nicht weiter einzugehen, da sie für den Gang meiner Untersuchung nicht in Frage kommen. Auch die Reliefverhältnisse der Drüsenfelder während der letzten Entwickelungsstadien sollen nicht hier, sondern erst in dem folgenden Abschnitt erörtert werden.

Vergegenwärtigen wir uns das Resultat der in diesem Abschnitte dargestellten Untersuchungen, so ergiebt sich Folgendes: Die Primäranlagen des Mammarapparates, die während der ersten Stadien der Embryonalentwickelung so deutlich in Erscheinung getreten, dann aber mehr und mehr verstrichen waren (vergl. die Zusammenfassung p. 479), werden bei den Beuteljungen zu kleinen längsovalen Hautbezirken, die in der cranialen Hälfte des Beutelfeldes stark seitlich, nahe den Randbündeln des das Beutelfeld begrenzenden Hautmuskels gelegen sind. Anfangs sind diese Bezirke nur schwierig und an höchst unschein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

baren Merkmalen zu erkennen (Stadium 46—48). Sobald aber innerhalb des Beutelfeldes die Haaranlagen in grösserer Zahl aufzutreten beginnen (Stadium 48—49), werden sie zu sehr auffälligen Bildungen, indem in ihrem Bereiche die Entwickelung von Haaren eine Zeit lang unterbleibt. Erst wesentlich später (Stadium 50 bis 51) setzt auch innerhalb der Primäranlagenfelder das Hervorsprossen der Haaranlagen ein. Diese treten aber hier viel zahlreicher und viel enger zusammengedrängt auf, als in der übrigen Beutelhaut, so dass an Stelle der früheren Kahlheit nunmehr gerade umgekehrt ein aussergewöhnlicher Haaranlagenreichthum das Characteristicum der Primäranlagen darstellt. Ihrem späteren Auftreten entsprechend bleiben die im Bereiche der Primäranlagen entstandenen Haaranlagen auch in den folgenden Stadien dauernd in ihrer Entwickelung hinter denen der übrigen Beutelhaut zurück. Viel krasser gelangt der Unterschied zwischen den beiden Arten von Haaranlagen aber noch in der Divergenz der an ihnen entstehenden Drüsenanlagen zum Ausdruck. Die an den Haaranlagen der Beutelhaut vom Stadium 51 ab als Secundärsprossen hervorknospenden Drüsenanlagen entwickeln sich, in typischer Weise langsam auswachsend, zu echten Schlauch- oder Schweissdrüsen, die nur in der nächsten Umgebung der Primäranlagen eine etwas bedeutendere Ausbildung erlangen. An den Haaranlagen im Bereiche der Primäranlagenfelder sprossen dagegen vom Stadium 51—52 ab rasch eine mächtige Entfaltung erlangende und die Schweissdrüsen der Beutelhaut weit hinter sich lassende Drüsenschläuche hervor, die schon im Stadium 52—53 ganz deutlich als Mammardrüsen zu erkennen sind. Nur in der allerersten Anlage stimmen die Mammardrüsen mit den Schweissdrüsenanlagen der Beutelhaut überein, gehen aber dann während ihrer ganzen weiteren Entwickelung vollkommen eigene Wege. Wenn somit auch die Mammar- und Schweissdrüsen von *Echidna* genetisch mit einander verwandte Bildungen darstellen, so dürfen die ersteren doch nicht einfach nur als Fortbildungen der letzteren angesehen werden. Beide Drüsenarten stellen vielmehr, wie dies auch Eggeling (1907) hervorhebt, schon von ganz frühen Stadien an differenzirte Bildungen dar.

Mit der Entwickelung der Mammardrüsen innerhalb des Bereiches der Primäranlagen wird endlich die Bedeutung dieser Bildungen, die so lange dunkel geblieben war, völlig klargestellt. Sie entsprechen den Drüsenfeldern, die zuerst durch Owen's Untersuchungen (1865) der Wissenschaft bekannt gemacht würden. Der Umstand, dass wir ihre Anlagen bis in die frühesten Embryonalstadien zurückverfolgen konnten, ist für die später eingehender zu discutirende Beurtheilung der Phylogenie des Mammarapparates von fundamentaler Bedeutung. Die Drüsenfelder stellen die ersten Bildungen dar, die bei *Echidna* im Verlaufe der Entwickelung des Mammarapparates — allerdings während langer Zeit nur als ganz indifferente Anlagen — in Erscheinung treten.

Entwickelung des Beutels.

Nicht minder überraschend als die Befunde über die Entwickelung der Drüsenfelder waren für mich die Ergebnisse des Studiums der Beutelentwickelung bei *Echidna*. Die beiden Forscher, die nach Gegenbaur der Frage nach der Bedeutung des Beutels auf Grund eigener Beobachtungen am ernstlichsten näher getreten waren, Ruge (1895) und Klaatsch (1895), waren bei ihren Untersuchungen zu einander völlig widersprechenden Ergebnissen gelangt. Nur in einem Punkte begegneten sich ihre Ansichten, in der Annahme nämlich, dass der Beutel von *Echidna* dem der Marsupialier homolog sei. Diese Homologie des Monotremen- und Beutelthiermarsupiums hatte auch mir bei meinen früheren Untersuchungen (1902) als feststehend gegolten und mich daher veranlasst, meine Ideen über die Beutelentwickelung der Marsupialier den Anschauungen Klaatsch's über die Entstehung des Beutels von *Echidna* anzuschliessen. Bei *Didelphys*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

marsupialis hatte ich gefunden, dass der Beutel durch einen in der Haut sich abspielenden höchst complicirten Taschenbildungsprocess erzeugt wird. Nun wollte Klaatsch auch bei *Echidna* die Entstehung des Marsupiums aus paarigen Taschen beobachtet haben. So glaubte ich bei *Echidna* auf ähnliche Vorgänge bei der Beutelentwickelung rechnen zu dürfen, wie sie die Beutelthiere mir gezeigt hatten.

Von derartigen Taschenbildungen, die ich während der Entwickelung des Beutels von *Echidna* zu beobachten erwartet hatte, liess sich indessen auch nicht die leiseste Spur nachweisen. Die Entstehung des Marsupiums zeigte hier vielmehr ein ganz anderes Bild, sowohl in ihrem Verlauf wie nach ihren ursächlichen Momenten. Nicht active Faltungen der Epidermis geben bei *Echidna* den Anstoss zur Beutelbildung, sondern das Verhalten der Hautmusculatur bei Ausbildung des Verschlusses der Leibeswand in der Nabelgegend, das seinerseits wieder mit den Primäranlagen des Mammarapparates in engem Zusammenhange steht.

Die Anlage der Hautmusculatur geht der des Beutels um lange Zeit voraus. Während die Beutelbildung erst mit dem Ausschlüpfen des Jungen aus der Eischale beginnt, können wir die Entstehung der Hautmusculatur bis zu den jüngsten Embryonen zurückverfolgen. Sie stellt sich bei diesen in ihren ersten Anfängen als eine unterhalb der Epidermis gelegene zellenreiche Verdichtung innerhalb der Cutis dar, die zuerst in den Seitentheilen der vorderen Rumpfabschnitte sichtbar wird. Von hier aus breitet sie sich dann mit anfangs nur schmalen Zipfeln ventro-caudalwärts aus, um schliesslich in der Gegend der primären Anlagen des Mammarapparates unmittelbar lateral neben diesen zu endigen, wie ich dies oben von dem Embryo 42 beschrieben habe (s. Textfig. II *hm*). In den folgenden Embryonalstadien, in denen die Primäranlagen des Mammarapparates in Folge Schwindens der Membrana reuniens inferior allmählich in ihre definitive Lage dicht neben die Umschlagsstellen der Amnionfalten ventral herabrücken (vergl. Textfig. V *ma*), breitet sich dann auch die Hautmusculaturanlage (*hm*) mehr und mehr über die Seitenflächen des Rumpfes aus. Dabei lässt sie jedoch ventral stets das ganze Nabelfeld frei, indem sie jederseits unmittelbar lateral vor dem Zellenpolster Halt macht, das sich unterhalb der Primäranlagen in der Cutis befindet. Proximal- und distalwärts von den Umschlagsstellen der Amnionfalten beginnen indessen schon bei den ältesten Embryonen die Hautmuskelanlagen beider Seiten allmählich mit einander in Verbindung zu treten. Auf diese Weise bleibt in dem sonst vollkommen einheitlichen Panniculus carnosus, der sich an der Ventralseite des Rumpfes entwickelt, schliesslich eine muskelfreie Lücke offen, die etwa dem von der Umschlagsstelle des Amnions umkreisten Felde entspricht, jedoch ein wenig grösser ist. Wir können dieses der Hautmusculatur entbehrende, länglich-ovale Feld der Bauchhaut schon jetzt als Beutelfeld bezeichnen, obwohl es bei den Embryonen, von etwa zufälligen Depressionen abgesehen, noch keinerlei Vertiefungen erkennen lässt.

Die Verhältnisse dieses von der Hautmusculatur umrandeten Beutelfeldes, das bei den Embryonen im Wesentlichen von den Nabelorganen eingenommen wird und nur in seinem cranialen Abschnitte jederseits auf dem schmalen Epidermisstreifen zwischen den medialen Grenzbündeln des Hautmuskels und der Umschlagsstelle des Amnions die primären Anlagen des Mammarapparates trägt, werden nun mit der Geburt der Jungen aus der Eischale von Grund auf verändert. Die Reste der am Nabel abgehenden Organe und Eihäute trocknen ein und fallen ab. Die bis dahin klaffende Leibeswand schliesst sich allmählich, zunächst unter Bildung einer Nabelnarbe, die aber dann mehr und mehr verschwindet, so dass schliesslich das ganze Beutelfeld von vollkommen normaler Epidermis überkleidet wird.

Bei diesen Vorgängen ist nun ein Punkt von grundlegender Bedeutung, der Umstand nämlich, dass an dem Verschluss der Nabelöffnung nur die Epidermis und die gewöhnliche Cutis, nicht aber auch der Hautmuskel theilnimmt. Ein Vergleich der Verhältnisse bei den ältesten Embryonen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und den jüngsten Beuteljungen (Textfig. VI und IX, p. 476 und 481) bringt diese überaus wichtige Thatsache deutlich zur Anschauung. Bei dem Embryo 45a (Textfig. VI) konnte die Bildung des Hautmuskels auf der Ventralseite schon deswegen nicht wesentlich weiter fortschreiten, weil die Nabelöffnung seinem Vordringen Einhalt geboten hätte. Bei dem Beuteljungen 46 dagegen (Textfig. IX) hätte seiner weiteren Ausbreitung dieses Hinderniss nicht mehr im Wege gestanden. Nichtsdestoweniger sehen wir ihn durchaus an seiner alten Stelle stehen, das muskelfreie Feld der Bauchhaut erhalten geblieben.

Fragen wir nach den Ursachen dieses Verhaltens, so müssen wir beachten, dass das hautmuskelfreie Feld der Bauchhaut bei den Embryonen nur annähernd mit dem Gebiete der Nabelöffnung zusammenfällt, dass es im Grunde genommen aber gänzlich incorrect wäre, die letztere als Grenze für die Ausbreitung des Hautmuskels anzugeben. Wie schon oben gesagt, bilden vielmehr die primären Anlagen des Mammarapparates die Grenzmarke, bis zu der die Hautmuskelbündel bei ihrem Auswachsen in medialer Richtung vordringen. Bei keinem der untersuchten Embryonen (vergl. Textfig. II, IV, V, IV) überschreitet die Hautmusculatur jemals die durch den lateralen Rand der Primäranlagen bezeichnete Linie.

Schon die Thatsache, dass diese Grenze nun auch bei den Beuteljungen, nach Beendigung des Embryonallebens, dauernd weiter gewahrt wird (vergl. Textfig. IX—XIV), deutet darauf hin, dass zwischen den Primäranlagen des Mammarapparates und dem Stillstand in der Ausbreitung der Hautmusculatur ein causaler Zusammenhang besteht. Es lässt sich aber ausserdem auch direct beobachten, dass die Primäranlagen dem Vordringen des Hautmuskels wirklich ein Hinderniss entgegensetzen. Wir hatten im vorigen Abschnitte gesehen, dass zu den Epidermisverdickungen der Primäranlagen regelmässig ein wohlentwickeltes, von Blutgefässen reich durchsetztes Bindegewebspolster gehört, das auch nach Ablauf der Embryonalzeit erhalten bleibt und gerade dann vermöge seines Zellenreichthums ein gutes Merkmal zur Erkennung der in diesen Stadien im Uebrigen höchst unscheinbaren Primäranlagen abgiebt (vergl. p. 482). Dieses Bindegewebspolster stellt sich nun zu der Zeit, wo sich bei den jugendlichen Beuteljungen der Verschluss der Leibeswand ausbildet, gewissermassen als eine Barrière dar, die dem Vordringen des Hautmuskels in medialer Richtung Einhalt gebietet, wie daraus zu erkennen ist, dass letzterer auf den Schnitten durch diese Stadien (vergl. Fig. 4 und 5 *hm* und die mit ++ gekennzeichneten Schnitte der Textfigg. IX—XII) regelmässig unmittelbar lateralwärts von den Primäranlagen mit deutlich in ventraler Richtung aufgewulstetem Rande endigt. Diese auffällige Aufwulstung des freien Hautmuskelrandes zeigt an, dass der Hautmuskel in seinem Bestreben, sich medianwärts auszubreiten, durch das Bindegewebspolster unterhalb der Primäranlagen aufgehalten wird und sich daher gewissermaassen an ihm staut. Es unterliegt nach alledem für mich keinem Zweifel, dass das Zustandekommen des hautmuskelfreien intermammaren Feldes der Bauchhaut bei den jüngsten Beuteljungen in erster Linie durch das Vorhandensein der primären Anlagen des Mammarapparates bestimmt wird.

Mit der Geburt des Jungen aus der Eischale sehen wir dann sofort die Bildung des Beutels innerhalb des muskelfreien Feldes, dessen Entstehung wir soeben verfolgt haben, ihren Anfang nehmen. Sie beginnt nicht erst mit dem Stadium 47, in dem Semon (1894) sie zuerst erkannt hat, sondern bereits bei dem allerjüngsten, von Semon gesammelten Beuteljungen 46 (No. 7 der Tabelle p. 468), das bei noch nicht völlig verschlossener Leibeswand die vertrockneten Reste seiner Eihäute am Nabel anhängend mit sich herumtrug.

Durchmustern wir die durch den Rumpf dieses Beuteljungen geführten Schnitte, so sehen wir, dass die Bauchhaut jederseits in der Höhe des Restes der Nabelöffnung, zwischen dieser und den medialen Grenzbündeln des Hautmuskels, eine deutliche Einsenkung zeigt (Textfig. IX, p. 481, Schnitt 135 u. ff.). Caudalwärts nehmen diese beiden, durch den Nabelrest getrennten Gruben zunächst an Tiefe zu, besonders auf den Schnitten, auf denen der Urachus in die Leibeswand eintritt und diese mit dem Apex der Blase ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bindet (Schnitt 155, 175). Noch weiter caudal fliessen dann nach dem Verschwinden des Nabelrestes die beiden Einsenkungen zu einer einheitlichen Grube zusammen (Schnitt 205), die allmählich zu verflachen beginnt und nach einigen Dutzend Schnitten ganz verschwindet. Schreiten wir bei der Untersuchung der Serie von dem Schnitt 135 in cranialer Richtung vorwärts, so finden wir, dass die beiden Gruben gleichfalls sehr bald verschwinden. Die Haut wird, von zufälligen Erhebungen und Einsenkungen abgesehen, nahezu ganz flach, insbesondere kann in der Gegend der Primäranlagen (Schnitt 35—75) nicht mehr von derartigen Gruben die Rede sein. Wir sehen also, dass die Einsenkung des Beutels — und als Anfänge eines solchen dürfen wir, wie der Vergleich mit den folgenden Stadien lehren wird, die bei dem Beuteljungen 46 vorliegenden Vertiefungen thatsächlich bezeichnen — vollkommen unabhängig von den cranial gelegenen Primäranlagen in dem caudalen Abschnitt des Beutelfeldes beginnt, da, wo die Leibeswand mit der Blase durch den Urachus zusammenhängt.

Genau dieselben Befunde treffen wir auch in den nächsten Stadien an. Sowohl das Beuteljunge 46—47 (Textfig. X) wie das Beuteljunge 47 (Textfig. XI, p. 483) zeigen in dem caudalen Abschnitte des Beutelfeldes die durch den vernarbenden Nabelrest vorgetäuschte, scheinbar paarige Anlage des Beutels, die aber mit den viel weiter vorn gelegenen Primäranlagen des Mammarapparates gar nichts zu thun hat. Das Beuteljunge 46—47 lässt besonders schön die Coincidenz des Anfanges der Beutelbildung mit der Stelle der Leibeswand, die mit der Harnblase zusammenhängt, erkennen (Textfig. X, Schnitt 81 und 106), nicht minder auch, dass weiter caudalwärts der Beutel vollkommen einheitlich ist (Schnitt 131, 156). Von dem Beuteljungen 47 habe ich die in Textfig. XI dargestellten Schnitte hauptsächlich deswegen abgebildet, weil dieses Thierchen der ersten Beschreibung, die Semon von der Beutelentstehung gab, zu Grunde lag. Fig. 47 v auf Tafel XI der Semon'schen Arbeit (1894) stellt eine genaue Totalansicht seiner Beutelanlage dar. Wie aus einem Vergleich dieser Figur mit den von mir gezeichneten Schnitten hervorgeht, entspricht die von Semon mit *b* bezeichnete helle Stelle zwischen den beiden dunkler gehaltenen Einsenkungen thatsächlich der Nabelnarbe (Textfig. XI, Schnitt 127—175 *), so dass also, wie Ruge (1895) zuerst mit vollem Recht betont und Semon (1899) später gleichfalls zugegeben hat, eine in Wirklichkeit paarige Anlage des Beutels nicht vorliegt.

Bei dem Beuteljungen 48, dem jüngsten Object, bei dem ich die Beutelbildung selbst am Totalpräparat untersuchen konnte, war von der scheinbar paarigen Anlage des Marsupiums nichts mehr zu sehen. Bei der Betrachtung des ganzen Thieres war in der Bauchhaut eine flache, von zwei seichten seitlichen Falten umgebene Beuteleinsenkung zu erkennen gewesen, die, wie die Untersuchung des herausgeschnittenen Bauchhautstückes in durchfallendem Lichte ergab (Fig. 12), dem von der Hautmusculatur umrandeten Beutelfelde entsprach. Die Einsenkung war diesmal nicht in dem caudalen Abschnitte des Beutelfeldes am tiefsten — wie in den vorhergehenden Stadien —, sondern in seinen weiter cranial gelegenen, seitlichen Bezirken, etwa in der Gegend der Drüsenfelder (Fig. 12 *Dr*). Von der Nabelnarbe war bei auffallendem Lichte so gut wie nichts wahrzunehmen gewesen; ihr Aussehen bei durchfallendem Lichte ist aus Fig. 12 ohne weiteres zu erkennen. Das Verhalten der Schnitte (Textfig. XII, p. 485) entspricht durchaus dem aus dem Totalpräparat abzuleitenden Befunde. Die Bildung der Beutelfalten ist im Vergleich zu den vorhergehenden Stadien cranialwärts weiter vorgeschritten. Damit sind auch die Drüsenfelder in das Bereich des seichten Marsupiums, das auf diese Weise zu Stande gekommen ist, einbezogen.

Mit dem eben besprochenen Stadium kann die Entwickelung des Beutels von *Echidna* sozusagen als abgeschlossen betrachtet werden. Wesentlich neue Befunde treten wenigstens in den folgenden Stadien nicht mehr zu Tage. — Zudem fanden sich bei keinem der nächstälteren Beuteljungen, die ich noch ungeschnitten untersuchen konnte (No. 11, 13, 14, 16—18 der Tabelle p. 468, Stadium älter als 49, 50—51,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

51, 51—52, 52, 52—53), mehr als nur undeutliche Reste des Marsupiums, da bei allen Exemplaren das Beutelfeld in Folge der die Bauchhaut spaltenden Schnitte mehr oder minder stark gefaltet war und seine Lage, wie bereits oben ausgeführt, nur durch Präparation der Hautmusculatur festgestellt werden konnte. Bei der Untersuchung ergab sich stets nur eine Wiederholung und Bestätigung der schon bekannten Befunde. Nur bei dem den Fig. 14 und 15 zu Grunde liegenden Beuteljungen No. 14 (Stadium 51) zeigte sich insofern ein bemerkenswerthes Vorkommniss, als in der rechten Beutelhälfte ein aberratives Muskelbündel (Fig. 15 *) über die mediale Grenze des Hautmuskels hinweg sich in das Gebiet des eigentlichen Beutelfeldes hinein erstreckte.

Ausser diesen Präparaten standen mir noch die Schnittserien durch das Marsupium zweier Beuteljungen (No. 12 und 15 der Tabelle p. 468) zur Verfügung, die, nach dem Schnittbefund zu urtheilen, ganz ähnliche Verhältnisse aufgewiesen haben müssen, wie sie Semon von den Stadien 50 und 51 abbildet (1894, Taf. XI, Figg. 50 v und 51 v). Wie die in den Textfig. XIII und XIV (p. 486 und 489) gezeichneten Schnitte erkennen lassen, sind die Beutelfalten dieser Beuteljungen nicht auf beiden Seiten gleichmässig entwickelt. Bei dem jüngeren von ihnen (No. 12) ist der Beutel zwar in seinem caudalen Abschnitt gut ausgebildet, cranial, in der Gegend der Drüsenfelder (Textfig. XIII ++), aber wesentlich schwächer. Es tritt hier nur noch die linke Beutelfalte auf den Schnitten deutlich hervor, während die rechte, weil im Ganzen weniger gut entwickelt, bereits fast verstrichen ist. Vortrefflich ausgebildet ist das Marsupium bei dem älteren der beiden Beuteljungen (No. 15). Leider war hier das das Beutelfeld enthaltende Bauchhautstück von dem ersten Untersucher etwas zu knapp excidirt worden, so dass der Hautmuskel auf der einen Seite zum grössten Theil weggefallen (Textfig. XIV a links) und nur auf wenigen Schnitten in minimalen Resten erhalten ist (Textfig. XIV b *). Ein zweiter Mangel dieser Serie ist, dass sie vollständig schief zur Queraxe des Beutels ausgeführt wurde und daher die Drüsenfelder (++) sehr schräg und viele Schnitte weit auseinanderliegend getroffen hat (zwischen Schnitt a und b der Textfig. XIV liegen in der Serie 80 Schnitte à 12 μ!). Trotz alledem genügen die Schnitte vollkommen, um ein typisches Bild des Beutels auf der Höhe seiner Entfaltung bei den Beuteljungen zu geben. Schnitt b der Textfig. XIV lässt besonders deutlich die Ausbildung des caudalen, stärker vertieften Fundus des Beutels erkennen, auf dessen Bedeutung zuerst Ruge (1895) aufmerksam gemacht hat. Ruge's Abbildung eines etwa auf dem Stadium 51 befindlichen *Echidna*-Beuteljungen (1895, Taf. XII, Fig. 3) dürfte noch besser dem Schnittbefund der mir vorliegenden Serie entsprechen, als die von Semon gegebene Figur des Stadiums 51.

In dem grössten Torso (No. 19 der Tabelle p. 468) verfügte ich endlich noch über ein Object, das mir die weitere Ausbildung des Beutels auch an der Hand eines Totalpräparates zu untersuchen gestattete. Nach dem, was der Rumpf des decapitirten und total eviscerirten Thieres erkennen liess, entsprach es durchaus dem Semon'schen Stadium 53, möglicher Weise ist es sogar mit dem von Semon (1894) auf Taf. XI, Fig. 53 abgebildeten Beuteljungen selbst identisch. Die Bauchhaut mitsammt dem Marsupium war, da der Hautschnitt sehr weit seitlich geführt war, für meine Zwecke sehr gut erhalten. Fig. 16 stellt eine photographische Aufnahme des Beutelfeldes bei $3^1/_2$-facher Vergrösserung dar.

Man ersieht daraus, dass hier nur noch ein ziemlich flacher Beutel vorliegt. Die rechte Beutelfalte ist etwas tiefer als die linke und biegt schwanzwärts zur caudalen Begrenzung des Marsupiums um. Die linke Beutelfalte steht mit der rechten nur undeutlich in Verbindung; beide zusammen umschliessen ein etwa hufeisenförmiges, cranial offenes Feld. Ganz ähnlich ist der Befund, den Semon (1894) in der bereits erwähnten Fig. 53 abbildet. Ich weise vor allem deswegen nochmals auf sie hin, weil sie den Situs des Beutels innerhalb der Bauchhaut vortrefflich zur Darstellung bringt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie schon gesagt, ist das Beutelfeld an seinem Kopfende nicht so deutlich geschlossen wie am caudalen Ende. Die Beutelfalten verstreichen hier allmählich, ohne in ausgesprochener Weise gegeneinander umzubiegen. Im lateralen vorderen Abschnitt des Beutelfeldes findet sich jederseits eine durch den Besitz zahlreicher, den Eindruck feiner Poren erweckender, dunkler Punkte ausgezeichnete Hautstelle: das Drüsenfeld. Die dunklen Pünktchen entsprechen den hier dicht neben einander ausmündenden zahlreichen Haaranlagen, von denen, wie uns die Schnittuntersuchung bereits gezeigt hatte (vergl. p. 490 und Fig. 11), die Mammardrüsen entspringen. Ebensolche dunkle Punkte, aber viel weniger dicht gestellt, finden sich den Haaranlagen entsprechend auch in der übrigen Beutelhaut. Diese ist sehr stark gerunzelt und zeigt in unregelmässiger Anordnung sowohl innerhalb der Drüsenfelder wie auch sonst in der Bauchhaut die schon erwähnten Römer'schen Papillen (Fig. 16, 17). Da die Beutelfalten bereits in der Höhe der Drüsenfelder zu verstreichen beginnen, sind letztere nicht mehr deutlich innerhalb des Beutels gelegen. Es hängt dies damit zusammen, dass das Marsupium sich bei den Beuteljungen, die unmittelbar vor dem Beginne ihrer selbständigen Existenz stehen, wieder in Rückbildung befindet (Semon 1894).

Was die Hautmusculatur betrifft, zu deren präparatorischer Untersuchung das vorliegende Stück vortrefflich geeignet war, so entsprechen meine Befunde in allen Punkten der ausgezeichneten Darstellung, die Ruge (1895) von ihrem Verhalten bei einem 16 cm langen Jungthiere gegeben hat. Da die beiderseitigen Grenzbündel der Hautmusculatur, die das Beutelfeld zwischen sich einschliessen, sich cranial- und besonders innig caudalwärts von diesem durchflechten und dadurch gegenüber den anderen Faserzügen des Panniculus carnosus eine gewisse anatomische Sonderung gewinnen, lässt es sich in der That rechtfertigen, wenn Ruge sie innerhalb des Musculus subcutaneus abdominis als Beutelschliessmuskel (Sphincter marsupii) unterscheidet. Ich möchte jedoch ausdrücklich hervorheben, dass die Abgrenzung und Selbständigkeit dieser Muskelbündel keine sehr scharfe und z. B. auf Querschnitten niemals zu erkennen ist. Ich habe es deshalb in meiner Beschreibung bisher mit Absicht gänzlich vermieden, die Bezeichnung „Beutelschliessmuskel" anzuwenden.

Auch bezüglich der glatten Musculatur kann ich die von Ruge beschriebenen Befunde vollkommen bestätigen. Wie bei dem von ihm untersuchten 16 cm langen Thiere, so waren auch bei dem vorliegenden Beuteljungen die zahlreichen, vorwiegend quer verlaufenden Züge glatter Muskelfasern, die von beiden Seiten her in das Beutelfeld einstrahlen, präparatorisch deutlich nachweisbar. Das ganze Beutelfeld — am stärksten sein cranialer Abschnitt — war von derartigen Faserzügen durchsetzt; besonders starke Züge traten jederseits von der lateralen Seite her an die Milchdrüsen heran, um sich an den freien Lappen des Drüsenkörpers zu befestigen. Der Zug dieser glatten Muskelfaserbündel dürfte eine der wesentlichsten Ursachen für die eigenthümliche laterale Ausbreitung der Milchdrüsenschläuche darstellen, die schon in diesem Stadium (vergl. den in Fig. 11 abgebildeten Schnitt) sehr auffällig ist. Beim erwachsenen Thiere vollends liegt, wie dies schon Owen (1865) und nach ihm alle anderen Untersucher angegeben haben, der gesammte Drüsenkörper vollkommen ausserhalb des Beutelfeldes, lateral unterhalb der Grenzbündel der Hautmusculatur.

Wir wollen auch am Ende dieses Kapitels die Resultate unserer Untersuchung kurz zusammenstellen. Zunächst ist wohl die ausserordentliche Einfachheit der Vorgänge hervorzuheben, die die Entwickelung des Beutels herbeiführen. Einige wenige, theils an allgemeine Verhältnisse des Embryonallebens, theils an specielle Einrichtungen der Anlage des Mammarapparates anknüpfende Momente genügen, um die Bedingungen zu schaffen, die die Bildung des Marsupiums fast wie von selbst mit sich bringen. Eigens auf die Herstellung des Beutels gerichtete ontogenetische Vorgänge fehlen gänzlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die ursächlichen Momente für die Bildung des Beutels sind einmal in dem Vorhandensein der Primäranlagen des Mammarapparates gegeben. Diese verhindern zu der Zeit, wo sich der Verschluss der Leibeswand in der Nabelgegend ausbildet, die Ausbreitung der Hautmusculatur über die mediale Fläche der Bauchhaut und geben damit den ersten Anstoss zur Entstehung des hautmuskelfreien Bauchhautbezirkes, der das spätere Beutelfeld darstellt. Zur Einsenkung dieses Beutelfeldes und damit zur Herstellung des Marsupiums kommt es dann aus ganz anderen Gründen, die nichts mit den speciellen Verhältnissen des Mammarapparates zu thun haben. Beim Verschluss der Nabelöffnung bleibt ein Theil der Leibeswand im Bereiche des caudalen Beutelfeldabschnittes durch Vermittelung des Urachus geraume Zeit eng mit der Blase verbunden und ist daher einem dauernden, nach innen gerichteten Zuge ausgesetzt, der um so wirksamer sein muss, als das muskelfreie Beutelfeld im Vergleich zu der übrigen Bauchhaut einen locus minoris resistentiae darstellt. Auf diese Weise wird zunächst eine Einsenkung des caudalen Theiles des Beutelfeldes herbeigeführt, die sich dann langsam weiter cranialwärts ausdehnt, bis sie am Ende das ganze Beutelfeld in sich bezieht. Erst durch diese craniale Ausbreitung der Beuteleinsenkung gelangen schliesslich auch die Primäranlagen in den Bereich des eigentlichen Marsupiums hinein. Von einer Entwickelung des Beutels aus getrennten paarigen Anlagen ist keine Rede. Nur die Nabelnarbe täuscht eine Zeit lang innerhalb der einheitlichen Beuteleinsenkung eine mediane Scheidewand vor.

Mammartaschenfrage.

Es dürfte gewiss aufgefallen sein, dass ich in der ganzen bisherigen Darstellung, zumal bei der Beschreibung der Beutelentwickelung, mit keinem Worte der Mammartaschen Erwähnung gethan habe, die doch nach der herrschenden Lehre für die Ausbildung des Mammarapparates von *Echidna* und weiterhin auch der übrigen Säugethiere eine so hohe Bedeutung besitzen sollen.

Ich darf den Grund hierfür wohl gleich vorwegnehmen: ich finde bei *Echidna* — und zwar weder bei den sich entwickelnden noch bei den erwachsenen Thieren — keinerlei morphologisch scharf charakterisirte Bildungen, die gesondert als Mammartaschen beschrieben werden könnten. Die Lehre von den Mammartaschen des Ameisenigels scheint mir vielmehr ein interessantes Beispiel dafür zu bilden, wie die irrthümliche Angabe eines anerkannten Autors, nachdem sie einmal in einer sinnreichen Theorie ansprechende Verwerthung gefunden hat, Jahrzehnte lang in der Wissenschaft immer von neuem wiederholt wird, obwohl eigentlich so gut wie keiner der späteren Untersucher des gleichen Objectes den ersten grundlegenden Befund ohne weiteres bestätigen konnte.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den bisher beschriebenen Entwickelungsgang des Mammarapparates von *Echidna* und halten dabei Umschau nach Bildungen, die als Mammartaschen angesprochen werden könnten.

Aus der Darstellung der bei den Embryonen sich abspielenden Entwickelungsvorgänge ist erinnerlich, dass hier lediglich die Bildung der primären Anlagen des Mammarapparates stattfindet, die späterhin in die Drüsenfelder übergehen, und dass diese gleichzeitig, indem sie das Vordringen der Hautmusculatur aufhalten, den ersten Anlass zur Abgrenzung des späteren Beutelfeldgebietes geben. Von der Entstehung des Beutels selbst, geschweige denn von Mammartaschen, ist hier noch keine Rede. Die Beuteleinsenkung sehen wir vielmehr erst nach der Geburt der Jungen aus der Eischale ihren Anfang nehmen, und zwar, wie oben ausgeführt wurde, caudalwärts von den Drüsenfeldern und ganz unabhängig von diesen. Die Drüsenfelder nehmen bei den jüngsten Beuteljungen (Stadium 46, 46—47, 47, vergl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Textfig. IX, X, XI), wenn man von zufälligen kleinen Erhebungen oder Vertiefungen absieht, vollkommen ebene Stellen der Bauchhaut ein. Erst allmählich dringt die Ausbildung der Beutelfalten weiter kopfwärts bis in die Gegend der Drüsenfelder vor, so dass diese in das Gebiet des Marsupiums mit einbezogen werden.

Dabei können nun die allerverschiedensten Verhältnisse sich einstellen. Schon die Lage der Drüsenfelder in Bezug auf die Beutelfalten ist dem Wechsel unterworfen: bald kommen die Drüsenfelder auf den Wall der Beutelfalten zu liegen, wie dies bereits Klaatsch (1895, Taf. XV, Fig. 16) abgebildet hat, bald — bei schwächer entwickelten Beutelfalten — finden sie sich medial vom Beutelwall, also innerhalb des eigentlichen Beutelbezirks, gelegen. Unabhängig von diesen Lagebeziehungen unterliegen dann ferner die Reliefverhältnisse der Drüsenfelder selbst bedeutenden Schwankungen, insofern sie bald vollkommen eben verlaufen, bald etwas eingesenkt, aber ebenso gut auch zitzenartig vorgewölbt sein können. Für alle diese so verschiedenartigen Verhältnisse liefern meine Figuren Beispiele. Bei dem Beuteljungen No. 10 (Stadium 48, Textfig. XII ++) verlaufen die auf den Abhängen der Beutelfalten gelegenen Drüsenfelder nahezu eben, ebenso bei dem Beuteljungen No. 12 (Stadium 50, Textfig. XIII) das linke Drüsenfeld. Bei dem Beuteljungen No. 15 (Stadium 51 a, Textfig. XIV) sind die ebenso gelegenen Drüsenfelder etwas eingesenkt, bei dem Beuteljungen No. 17 (Stadium 52, Fig. 10) dagegen deutlich vorgewölbt. In gleicher Weise kommen bei den Beuteljungen, deren Drüsenfelder sich im Innern des Beutels selbst finden, ebene oder etwas eingesenkte (Beuteljunges No. 13, Stadium 50—51, Fig. 7; Beuteljunges No. 16, Stadium 51—52, Fig. 9) oder aber auch erhobene Drüsenfelder (Beuteljunges No. 14, Stadium 51, Fig. 8) vor. Von irgendwelcher Regelmässigkeit in den Reliefverhältnissen der Drüsenfelder kann also nicht im geringsten die Rede sein.

Verfolgen wir endlich noch das Verhalten der Drüsenfelder bei dem ältesten Beuteljungen No. 19 (Stadium 53), das ich zu untersuchen Gelegenheit hatte. Wie Fig. 16 zeigt, finden sich bei ihm die Drüsenfelder da, wo die Beutelfalten cranial zu verstreichen beginnen. Die rechte Beutelfalte gabelt sich an ihrem cranialen Ende in zwei unter fast rechtem Winkel auseinanderweichende Falten, die dabei eine kleine Einsenkung zwischen sich fassen, in der das Drüsenfeld gelegen ist (Fig. 16 *r. Dr*). Doch ist das Gebiet des Drüsenfeldes etwas grösser als das Areal der Einsenkung, so dass es mit einigen Drüsenmündungen auch auf die Böschung der lateralen Falte übergreift. Das linke Drüsenfeld (Fig. 16 *l. Dr*, Fig. 17) findet sich theils auf der Böschung, theils auf dem zum Beutelfeld abfallenden Wall des cranialen Endes der linken Beutelfalte. Es ist als Ganzes deutlich erhaben, trägt aber in seinem Innern eine kleine Einziehung, von deren Centrum aus eine Anzahl Falten nach verschiedenen Seiten ausstrahlen. Fig. 11, die einen Schnitt durch das Drüsenfeld in der Höhe der in Fig. 17 eingetragenen Pfeile, also durch die tiefste Stelle der Einziehung, wiedergiebt, lässt gleichfalls klar erkennen, dass diese Einsenkung das Drüsenfeld nicht als Ganzes, sondern nur in einem kleinen Theile seiner Ausdehnung betroffen hat.

Wie kann man nun unter diesen Verhältnissen von Mammartaschen reden, wenn man darunter wohl definir- und scharf abgrenzbare Bildungen verstehen will, die noch dazu unabhängig von den Drüsenfeldern eine hohe morphologische Bedeutung besitzen sollen? Ich sehe keine Möglichkeit dafür. Die Lagebeziehungen und der ganze anatomische Bau der Drüsenfelder bringen es mit sich, dass sie sich uns in so wechselnder Gestalt zeigen. Ihre Lage in unmittelbarer Nähe der Beutelfalten lässt es ganz von deren Ausbildungsgrade abhängen, ob die Drüsenfelder im Niveau des Beutelfeldes liegen bleiben oder in die Böschung des Beutelwalles miteinbezogen werden. Die starke Verdickung, durch die sich die von den Mammardrüsenschläuchen durchsetzte Cutis im Drüsenfeldbereiche gegenüber der ausserordentlich dünnen Haut des eigentlichen Beutels auszeichnet, schafft eine Disposition der Drüsenfelder, über das Niveau ihrer Umgebung sich vorzuwölben. Umgekehrt kann durch die laterale Ausbreitung der mit dem Integument fest

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verbundenen Drüsenschläuche unter die Randbündel des Sphincter marsupii und eventuell auch durch die Zugwirkung der von der Seite her an den Drüsenkörper sich ansetzenden Stränge glatter Muskelfasern eine partielle oder sogar totale Einsenkung des Drüsenfeldes herbeigeführt werden. Was für ein Lageverhältniss in Wirklichkeit eintritt, hängt lediglich davon ab, welches der ursächlichen Momente im einzelnen Falle prävalirt. Die Verhältnisse liegen hier ganz ähnlich wie in anderen Fällen, wo circumscripte Hautstrecken mit den darunterliegenden Geweben eine festere Verbindung eingehen als das benachbarte Integument, so z. B. bei Narben oder bei dem Nabel des Menschen. Diese Bildungen können, je nach den Umständen, im Niveau der übrigen Haut liegen, über dieses hervorragen oder auch etwas eingesenkt sein. So wenig man aber nun auf Grund des Vorkommens solcher Einziehungen generell von Narben- oder Nabeltaschen reden dürfte, ebensowenig kann man neben den Drüsenfeldern noch die Mammartaschen als besondere morphologische Bildungen unterscheiden.

Die Darstellung, die ich hier auf Grund meiner eigenen Befunde gegeben habe, deckt sich in mancher Hinsicht mit den Anschauungen, die Ruge (1895) über das Zustandekommen der als Mammartaschen gedeuteten Einsenkungen der Drüsenfelder unter das Niveau der umgebenden Haut mit grossem Scharfsinn entwickelt hat (siehe p. 462). Ein durchgreifender Unterschied unserer Ansichten besteht jedoch darin, dass Ruge geneigt ist, in jenen mehr oder minder zufälligen Einsenkungen morphologisch wohl definirbare Einrichtungen des Mammarapparates von *Echidna* zu erblicken, die ebenso wie der Beutel periodisch in Function treten, während ich dieser Auffassung ablehnend gegenüberstehe.

Ruge's eigene Beobachtungen beschränken sich auf verhältnissmässig wenig Objecte. Bei einem anscheinend erwachsenen *Echidna*-Weibchen fand er die Mammartaschen als kleine Districte an den von den Beutelfalten abfallenden seitlichen Wänden des Marsupiums; bei einem etwa 16 cm langen *Echidna*-Jungthiere mit fast verstrichenem Beutel, dessen ziemlich circumscripte Drüsenfelder jederseits unter das Niveau des Beutelbezirkes eingesenkt waren, glaubte er sie in den dadurch zu Stande gekommenen grubenförmigen Vertiefungen erkennen zu können, die „alle Merkmale von Mammartaschen, deren Anlagen sie darstellen", enthalten. Ein etwa auf dem Stadium 51 befindliches Beuteljunges, das noch im Vollbesitze von Beutelfalten sich befand, liess dagegen mit blossen Augen erkennbare Anlagen von Mammartaschen nicht zu Tage treten, so dass Ruge annimmt, sie kämen erst deutlich zur Erscheinung, nachdem der Beutel im Verstreichen begriffen ist, die Drüsen aber als ansehnliche Bildungen auftreten.

Diese wenigen Thatsachen, die vollkommen zu meinen Befunden stimmen, dürften kaum geeignet sein, den Beweis für die Existenz selbständiger Mammartaschen zu liefern. So will es mir scheinen, als ob Ruge vor allem durch das Gewicht der alten Owen'schen Angaben — ebenso wie seiner Zeit Gegenbaur (1884) — veranlasst wurde, die geringen Einsenkungen der Drüsenfelder unter das Niveau der umgebenden Haut, die er beobachten konnte, als Mammartaschen zu interpretiren. Dafür spricht auch die ablehnende Haltung, die er gegenüber dem Versuch Haacke's (1889), die Owen-Gegenbaur'schen Mammartaschen einfach als Reste des durch Alkohol eingeschrumpften Beutels zu erklären, einnimmt.

Ich kann Ruge darin nur zustimmen, wenn er fordert, dass die „Zweifel an der Deutung der Beobachtungen guter Gewährsmänner besser begründet werden müssen", als dies Haacke gethan hat. Es ist dringend nothwendig, endlich einmal ausführlich und genau zu untersuchen, was von der Owen'schen Beschreibung der Mammartaschen von *Echidna* zu halten ist.

Zu diesem Zwecke ist es von Interesse, an der Hand der Mittheilungen Owen's die Geschichte des *Echidna*-Weibchens zu verfolgen, auf dessen Untersuchung sich die ganze Mammartaschenlehre aufbaut. Das Thier wurde im Inneren von Victoria lebend gefangen und schien nach Aussage des Sammlers ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Junges an einer Zitze hängend (suspended to a nipple) mit sich zu tragen. Nach 5 Tagen fand man das Junge abgelöst und tot und schickte es, in Spiritus conservirt, mit der noch lebenden Mutter nach Melbourne. Hier wurde auch das Mutterthier getödtet und zwecks Untersuchung des Urogenitalapparates secirt, wobei die Bauchhaut von der Kloake aus aufwärts in einer Ausdehnung von etwa 5" (127 mm) der Länge nach aufgeschnitten wurde. Erst nach dieser Präparation wurde das Thier mitsammt seinem Jungen Owen zugesandt. Dieser entdeckte dann, als er das Weibchen auf die angeblich vorhandenen Zitzen hin untersuchte und dabei die Haare an der Unterseite des Bauches beiseite strich, die bewussten Mammartaschen als zwei halbmondförmige Falten, die ihre Concavität einander zukehrten, und deren symmetrische Ausbildung das zunächst aufgestiegene Bedenken, die Vertiefungen könnten artificiell durch Fingereindrücke bei der vorausgegangenen Section erzeugt und dann bei der Alkoholhärtung conservirt sein, bald zum Schwinden brachte. Da die eine der beiden Mammartaschen enger, flacher und weniger deutlich ausgeprägt war als die der anderen Seite, so nahm Owen an, dass die letztere zur Bergung des Jungen gedient habe („whence I inferred that the more open pouch had been the seat or nest of the very small and probably recently-born animal"). Die Länge der Taschen, die etwa 2" (50 mm) vor der Kloake gelegen waren, betrug ca. $^2/_3$" (16,9 mm), ihre Tiefe ca. $^1/_2$" (12,7 mm).

Es ergiebt sich hieraus zunächst, dass eine directe Beobachtung über die Function der Mammartasche, das Junge zu bergen, nicht vorliegt, sondern dass es sich lediglich um eine Vermutung Owen's handelt. Von besonderer Wichtigkeit sind diese Mittheilungen aber für die Beurtheilung der eindrucksvollen Abbildungen, die Owen seiner Abhandlung (1865, Taf. XXXIX und XL) beigegeben hat. Vor allem die auf Taf. XXXIX wiedergegebene, scheinbar völlig naturgetreue Darstellung des *Echidna*-Weibchens ist sicher stark idealisirt, nicht nur insofern, als sie das Junge in der linken Mammartasche liegend zeigt, sondern besonders auch deswegen, weil sie die Bauchhaut intact erscheinen lässt, obgleich diese durch einen Längsschnitt von der Kloakenöffnung aus nach vorn bis weit über die Gegend der Mammartaschen gespalten war. Wir besitzen zwar keine Angabe darüber, ob dieser ca. 12,5 cm lange Schnitt mitten durch das nur 5 cm vor der Kloakenöffnung gelegene Beutelfeld gegangen ist oder dieses vielleicht zufällig[1]) verschont hat. Für die erstere Annahme spricht indessen der Umstand, dass Owen an seinem Object die von allen späteren Untersuchern beschriebene, insbesondere caudal höchst auffällige Durchflechtung der beiderseitigen Randbündel des Beutelschliessmuskels nicht erkannt hat, was bei der Präparation eines Thieres mit intacter Bauchhaut kaum möglich gewesen wäre. Dass Owen ferner in Fig. 1 der Taf. XL, in der er die Innenansicht der scheinbar unzerschnittenen Bauchhaut abbildet, die Randbündel des Sphincter marsupii gesondert als Compressores mammae zeichnet, ist gleichfalls nur unter der Annahme verständlich, dass dieses Bild nicht direct nach den wirklichen Verhältnissen des Präparates entworfen wurde, sondern auf einer Combination der beiden durch den Längsschnitt getrennten Beutelfeldhälften beruht. Ich bin selbstverständlich weit davon entfernt, mit diesen Feststellungen irgendwelchen Vorwurf gegen den ausgezeichneten englischen Forscher insinuiren zu wollen, halte es vielmehr für sehr begreiflich, dass Owen seiner Zeit bestrebt war, die von ihm entdeckten überraschenden Verhältnisse durch möglichst klare Uebersichtsfiguren zu illustriren. Es scheint mir aber nothwendig, diesen Sachverhalt hier nachdrücklich zu betonen, um meine Skepsis gegenüber Owen's Darstellungen gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

Owen wusste nichts davon, dass *Echidna* einen Brutbeutel besitzt, und konnte auch wohl kaum durch die Untersuchung der zerschnittenen Bauchhaut des *Echidna*-Weibchens auf die Idee geführt werden, dass

1) Bei Vornahme der Section waren die Verhältnisse, die sonst vielleicht planmässig hätten geschont werden können, noch nicht bekannt. Nur von den Mammardrüsen giebt Owen an, dass sie bei der Untersuchung in Melbourne unangetastet geblieben waren (the glands had not been exposed or disturbed by any dissection in the preliminary examination of the animal).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hier eine solche Bildung vorliege. Ihm blieb daher auf Grund der Angabe des Sammlers nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die grössere der beiden „Mammartaschen" zur Bergung des Jungen gedient habe. Wir, die wir heute besser orientirt sind, können aber aus OWEN's Angaben andere Schlüsse ziehen. Schon RUGE hat darauf hingewiesen, dass die Angaben und bildlichen Darstellungen OWEN's „es nicht gut begreiflich machen, wie das etwa 3 cm lange Junge in der nur 1,5 cm tiefen Mammartasche[1]) habe sicher ruhen können", und dementsprechend angedeutet, dass möglicher Weise ein Beutel vorhanden gewesen sei. Ich glaube, wir können weiter gehen und daraus mit Sicherheit entnehmen, dass OWEN's *Echidna*-Weibchen einen Brutbeutel besass, in dem es sein Junges nach der Erbeutung noch 5 Tage mit sich herumtrug.

Nachdem das Junge gestorben war, wurde das Mutterthier nach Melbourne transportirt und dann erst getödtet, hat also den Tod seines Jungen jedenfalls um einige Zeit — nach den von OWEN mitgetheilten Daten etwa um eine Woche — überlebt. Nun wissen wir durch HAACKE und SEMON, dass der Beutel auch bei den erwachsenen *Echidna*-Weibchen keine bleibende Einrichtung darstellt, sondern in den Pausen zwischen den Trächtigkeitsperioden regelmässig verstreicht. Es ist danach begreiflich, wenn bei der Untersuchung, die OWEN vornahm, der Beutel schon deswegen als solcher nicht mehr sehr deutlich erkennbar war, weil er sich bereits wieder in Rückbildung befand, nachdem der Tod des Beuteljungen den für die Existenz des Marsupiums nothwendigen Reiz in Wegfall gebracht hatte. Dazu kommt noch, dass die voraufgegangene Untersuchung und Section des Weibchens und die Alkoholhärtung sicherlich dazu beigetragen haben werden, den Zusammenhang zwischen den beiden Beutelhälften zu verwischen. Kein Wunder also, wenn OWEN unter diesen Verhältnissen die beiden mit ihrer Concavität einander zugekehrten Hautfalten, die er bei seiner Untersuchung entdeckte, nicht als Beutelreste erkannte, sondern als gesonderte Bildungen, als „Mammartaschen" ansah.

Die Annahme, dass die von OWEN beschriebenen Mammartaschen nichts anderes als Reste eines im Verstreichen begriffenen, durch einen Medianschnitt halbirten Beutels darstellen, scheint mir alle Verhältnisse in vollkommen befriedigender Weise zu erklären. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung hat uns gezeigt, dass kein einziger ontogenetischer Vorgang auf die Bildung von Mammartaschen hinweist. Die anatomische Untersuchung hat ferner ergeben, dass die Lagerung der Mammardrüsenschläuche unter die Randbündel des Sphincter marsupii und ihre laterale Befestigung durch Züge glatter Muskelfasern von sich selbst aus die Bedingungen schafft, die beim Verstreichen des Marsupiums den cranialen, zu den Drüsenfeldern gehörigen Theil der Beutelfalten am längsten eingesenkt erscheinen lassen können. Die bedeutende Entfaltung dieser Einsenkungen[2]) bei dem OWEN'schen Exemplar findet endlich eine zureichende Erklärung in dem Umstande, dass die durch den plötzlichen Tod des Jungen veranlasste Rückbildung des Beutels in den wenigen Tagen bis zur Tödtung des Mutterthieres noch keine

1) In genauerer Umrechnung stellen sich die Zahlen OWEN's folgendermaassen dar: Tiefe der Mammartaschen $^1/_2$" = 1,27 cm, Länge $^2/_3$" = 1,68 cm, Länge des Jungen $1^1/_2$" = 2,75 cm.

2) Ich möchte an dieser Stelle auch zu der Fig. 2 auf OWEN's Tafel, die die linke Mammartasche im Längsschnitt in natürlicher Grösse darstellen soll, meine Bedenken zu äussern nicht unterlassen. Die Tasche erscheint in der Figur wesentlich tiefer (ca. 14 mm), als ihr Zugang lang ist (ca. 9 mm), während doch nach den Angaben OWEN's umgekehrt ihre Längserstreckung (ca. 17 mm) bedeutend grösser sein sollte als ihre Tiefe (ca. 12,5 mm). Ich glaube, dass diese Figur zwar wohl dem Zustande des Präparates, das OWEN vorlag, aber nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht. Man hat sich vielmehr den Eingang in die Tasche bedeutend mehr in die Länge gezogen vorzustellen. Man würde alsdann ein ganz ähnliches Bild erhalten, wie es KLAATSCH (1895, Taf. XV, Fig. 14) als Längsschnitt durch ein fertiges Marsupium abbildet. Jedenfalls kann auch diese dritte der OWEN'schen Figuren niemals als Beweis für die Existenz der Mammartaschen angesehen werden. RUGE's Satz: „OWEN's Angaben und bildliche Darstellungen über die letztere (= Mammartasche) sind so überzeugend, dass dieselben ernstlich nie in Frage gestellt worden sind", möchte ich für meine Person nicht unterschreiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

grossen Fortschritte hatte machen können. Was in aller Welt nöthigt also, für die von Owen beobachteten Vertiefungen besondere Taschenbildungen anzunehmen?

Ich glaube, dass diese eingehende Discussion der Owen'schen Angaben es hinlänglich gerechtfertigt erscheinen lässt, wenn ich im Gegensatz zu Ruge die Existenz gesonderter Mammartaschen bei *Echidna* nicht anerkenne. Es ergiebt sich daraus auch ohne weiteres, was von der schwachen Einfaltung des Drüsenfeldes[1]) zu halten ist, die Gegenbaur (1884, 1886) bei einem erwachsenen, aber nicht trächtigen und daher beutellosen *Echidna*-Weibchen unter dem Eindruck der Owen'schen Darstellungen als Beginn einer Mammartasche deuten zu sollen geglaubt hat. Auch diese Bildung ist lediglich als letzter Rest eines im übrigen völlig verstrichenen Beutels aufzufassen.

In Folge der eigenthümlichen Beziehungen der Mammardrüsen zum Integument einer-, zur Musculatur andererseits können die Drüsenfelder bisweilen auch bei noch bestehendem Beutel geringfügige Einziehungen zeigen, wie Haacke (1885), Ruge (1895) und ich selber beschrieben haben. In diesen Fällen, von denen ich oben bei der Besprechung der Mammartaschenfrage ausgegangen bin, handelt es sich allerdings selbstverständlich nicht um Beutelreste. Ich habe aber bereits ausgeführt, dass bei den ausserordentlich schwankenden Lage- und Reliefverhältnissen der Drüsenfelder das Zustandekommen solcher Einziehungen, — die zudem durchaus nicht etwa regelmässig vorhanden sind —, von mehr oder minder zufälligen Momenten abhängt, dass hier jedoch von Mammartaschen als besonderen morphologischen Bildungen nicht die Rede sein kann. Auch in functioneller Hinsicht dürfte diesen geringfügigen Einziehungen keinerlei Bedeutung zukommen. Ich muss auf diese Frage hier noch etwas näher eingehen, da Ruge gerade auf den physiologischen Wert der angeblichen Mammartaschen besonderen Nachdruck legt.

Nach Ruge bedeuten diese Vertiefungen „nichts anderes als eine weitere Absonderung des Drüsenfeldes von der Nachbarschaft; sie bleiben ganz und gar an das drüsige Organ geknüpft und sind in dieser Hinsicht im Stande, die Function des letzteren zu erhöhen, indem das Secret während der Brutpflege nicht allein an einem scharf umschriebenen Drüsenfelde entleert, sondern auch in eine sackförmige Vertiefung des Drüsenfeldes ergossen wird, um so an schärfer abgegrenzten Bezirken zur Ernährung für das Junge in den Beutel zu gelangen". „Es kann also in der Mammartaschenentfaltung sowohl eine Vervollkommnung am Mammarapparate selbst als auch eine schärfere Sonderung gegen den eigentlichen Beutelbezirk, in Folge dessen eine Vervollkommnung des ganzen mammalen und marsupialen Apparates erblickt werden."

So einleuchtend diese Ausführungen auf den ersten Blick auch erscheinen mögen, so wenig entsprechen sie doch den thatsächlichen Verhältnissen. Der Umstand, dass Ruge sich die Mammartaschen

---

1) An einem erwachsenen *Echidna*-Weibchen aus dem Besitze des Strassburger Zoologischen Instituts hatte ich Gelegenheit, sehr ähnliche Verhältnisse zu beobachten, wie sie Gegenbaur beschreibt. Der Beutel des Thieres war gänzlich verstrichen, das Beutelfeld nur an seiner verdünnten Haut und der fehlenden Hautmusculatur zu erkennen. Die Mammardrüsen waren nur schwach entwickelt, die Drüsenfelder, die einen grössten Durchmesser von etwa 6 mm besassen, fanden sich an den typischen Stellen in unmittelbarer Nachbarschaft der Randbündel des Hautmuskels. Das rechte Drüsenfeld war vollkommen glatt. Nirgends zeigte sich an ihm oder in seiner Umgebung auch nur die geringste Einziehung. Das linke Drüsenfeld war im allgemeinen gleichfalls durchaus eben. Seine laterale Hälfte wurde jedoch von einer ganz seichten, schmalen Längsfurche durchzogen, die sich sowohl kopf- wie schwanzwärts, der Richtung der Grenzbündel des Beutelschliessmuskels folgend, etwas über den Bereich des Drüsenfeldes hinaus erstreckte. Es konnte kein Zweifel darüber bestehen, dass hier der letzte Rest der im Uebrigen völlig verstrichenen Beutelfalte vorlag. Häufig können aber auch diese geringen Reste gänzlich fehlen, vergl. z. B. nachfolgende Beobachtungen Owen's, über die er in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (1868, p. 767) berichtet. Bei dem jungen Exemplar einer weiblichen *Echidna*, bei dem er die Mammardrüsen zuerst entdeckte (1832), mündeten ihre Ausführungsgänge „upon a plane surface of the abdominal integument". Ausserdem untersuchte er noch „a nearly fullgrown unimpregnated female", das ebenfalls keinerlei Spuren von Faltenbildungen im Bereich der Drüsenfelder zeigte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als „sackförmige Vertiefungen des Drüsenfeldes" innerhalb des Beutels vorstellt, weist vielmehr sofort auf die Quelle des Irrthums hin, der hier vorliegt. Augenscheinlich schwebten RUGE bei seinen Ideen „über die Function der Mammartaschen" die OWEN'schen Angaben und Zeichnungen vor, die ja diese Bildungen wirklich sackförmig erscheinen lassen. Ihre Combination mit HAACKE's und den eigenen Befunden am ausgebildeten *Echidna*-Beutel führte dann RUGE zu der oben citirten Annahme. Thatsächlich aber schliessen sich die OWEN'schen „Mammartaschen" als Beutelreste und das ausgebildete Marsupium in ihrem Vorkommen gegenseitig aus. Es ist selbstverständlich nicht angängig, in den ausgebildeten Beutel noch einmal die sackförmigen Beutelreste als Mammartaschen hineinzuprojiciren.

Factisch sind denn auch noch niemals derartige sackförmige „Mammartaschen", wie sie RUGE's Annahme voraussetzt, innerhalb des vollentwickelten Beutels beobachtet worden. Wir haben das beste Zeugniss dafür in der Arbeit von KLAATSCH (1895), der nicht weniger als 34 Beutelfelder von *Echidna* untersuchen konnte und sicherlich darüber berichtet hätte, wenn ihm bei den Stadien mit vollentfaltetem Marsupium derartige Taschen aufgestossen wären. KLAATSCH fand die Drüsenfelder in diesen Fällen meist nicht mehr im Inneren des eigentlichen Beutelbezirkes, sondern in Folge der starken Ausbildung der Beutelfalten auf deren gegen das Beutelinnere abfallendem Abhange gelegen, wie auch RUGE bei dem von ihm untersuchten erwachsenen *Echidna*-Weibchen und ich bei den im Vollbesitze des Beutels befindlichen Beuteljungen der Stadien 48, 50, 51 a und 52 beobachten konnte. Die Drüsenfelder waren entweder ganz glatt oder leicht vertieft, oder aber sogar etwas erhoben, wie KLAATSCH's Fig. 14 und 16 und besonders schön seine Textfig. 2 nach Längs- und Querschnitten durch ausgebildete Marsupien erkennen lassen. Niemals aber ist von sackartigen Vertiefungen der Drüsenfelder die Rede, die die von RUGE angenommene Function, das Secret der Mammardrüsen aufzufangen und ihm gewissermaassen als Reservoir zu dienen, erfüllen könnten.

Was KLAATSCH dagegen an diesen Präparaten als „Mammartaschen" auffasste, ist wiederum nach den gleichen Gesichtspunkten zu beurtheilen, die ich oben bei Besprechung der OWEN-GEGENBAUR'schen Mammartaschen geltend gemacht habe. Schon 1893 hatte KLAATSCH aus theoretischen Erwägungen die Hypothese aufgestellt, dass der unpaare Brutbeutel bei *Echidna* aus den paarigen Mammartaschen entstände. Dementsprechend suchte er die Mammartaschen nicht an den fertig entwickelten Beuteln, wie RUGE, sondern an den zahlreichen ihm zur Verfügung gestellten Objecten, die das Marsupium nicht mehr oder noch nicht besassen. An diesen Objecten zeigten sich ihm innerhalb des Beutelfeldes an die Drüsenfelder geknüpfte Vertiefungen, deren Umwandlung in das eigentliche Marsupium er durch zahlreiche Zwischenstufen hindurch verfolgen konnte. KLAATSCH wurde durch diese Befunde vollkommen von der Richtigkeit seiner früheren Hypothese überzeugt, so vollkommen, dass er es keines weiteren Beweises für bedürftig hielt, wenn er die von ihm beobachteten Vertiefungen einfach als „Mammartaschen" bezeichnete. Nur gewissermaassen als Zugabe fügte er eine entwickelungsgeschichtliche Beobachtung hinzu, die seine Ansicht zu bestätigen schien. Er fand nämlich bei einem jugendlichen, nach seiner Rückenlänge von ca. 2,3 cm wohl dem Stadium 47 oder 48 angehörigen Beuteljungen, dass sich die Anlage des Beutels durch eine mediane Erhebung in zwei symmetrische Hälften gesondert darstellte. Ohne sich auch hier auf eine weitergehende Untersuchung dieses Befundes einzulassen, folgerte KLAATSCH daraus: „Wir haben hier also auch embryonal die beiden Mammartaschen und finden eine vortreffliche Uebereinstimmung des jugendlichen Zustandes mit dem erwachsenen."

Ich habe mich seiner Zeit (1902) — trotz RUGE's (1895) abweichender Darstellung und BONNET's (1898) scharfer Kritik — der KLAATSCH'schen Auffassung anschliessen zu sollen geglaubt, weil ich in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entstehung des *Echidna*-Beutels aus den Mammartaschen ein Pendant zu der von mir aufs genaueste verfolgten Entwickelung des Marsupialierbeutels aus einzelnen Marsupialtaschen erblicken zu können meinte. Von dieser Auffassung muss ich mich indessen jetzt, nachdem ich die Verhältnisse bei *Echidna* aus eigener Anschauung kennen gelernt habe, gänzlich abwenden.

Auf eine eingehendere Widerlegung des angeblichen Mammartaschenbefundes, den Klaatsch bei dem von ihm untersuchten jugendlichen Beuteljungen zu constatiren glaubte, brauche ich mich nach den im vorigen Abschnitt mitgetheilten Thatsachen über den Verlauf der Entwickelung des Beutels von *Echidna* nicht einzulassen. Es steht danach fest, dass im Verlaufe der Ontogenie Mammartaschen nicht auftreten, dass vielmehr Klaatsch durch eine bei seinem Beuteljungen augenscheinlich ziemlich stark ausgebildete Nabelnarbe inmitten der Beutelanlage irregeführt wurde, in ähnlicher Weise, wie dies bei Semon (1894) der Fall war. Auch rücksichtlich der Angaben Klaatsch's über die „Mammartaschen" der erwachsenen Thiere bedarf es keiner langen Auseinandersetzungen. Die Abbildungen auf den Tafeln XIV und XV seiner Arbeit beweisen hinlänglich, dass es sich bei den von ihm beobachteten Vertiefungen am Beutelfelde lediglich um Bildungen handelt, die als Theile des werdenden oder vergehenden Beutels aufzufassen sind. Klaatsch's Figuren illustriren in dieser Beziehung nichts als Semon's (1894) Angabe, nach der das von ihm gesammelte Beutelmaterial von *Echidna* das Marsupium „in allen Phasen seines Auftretens, Bestehens und Verstreichens" zeige. In diesen Beutelresten[1]) aber besondere Mammartaschen zu erblicken, dazu fehlt jeglicher Anlass. Dass diese Einsenkungen mit dem Bereich der Drüsenfelder innig verknüpft sind, insofern sie häufig hier zuerst auftreten und zuletzt verschwinden, hat in den schon oft erwähnten Lagebeziehungen der Mammardrüsen zum Integument und zur Musculatur seinen Grund. Damit erklärt sich gleichzeitig auch ganz ungezwungen ihr meist paariges, im Einzelnen dabei aber doch so verschiedenartiges Auftreten.

Es wäre mir lieb gewesen, wenn ich die Möglichkeit gehabt hätte, das von Klaatsch bearbeitete *Echidna*-Beutelmaterial der Semon'schen Sammlung nach nochmaliger Untersuchung zur Ergänzung der obigen Ausführungen verwerthen zu können. Da jedoch das kostbare Material wegen der grossen Auslandsreise Klaatsch's leider nicht disponibel war, muss diese Nachprüfung einer späteren Zeit vorbehalten bleiben. Ich bin sicher, dass sie die Beutelrestnatur der Klaatsch'schen „Mammartaschen" aufs klarste beweisen wird.

Die Ergebnisse dieses letzten Abschnittes lassen sich in wenigen Worten zusammenfassen. Es hat sich gezeigt, dass zu keiner Zeit während der Entwickelung des Mammarapparates von *Echidna*, weder bei der Entstehung des Beutels noch sonst irgendwann, Bildungen auftreten, die als Mammartaschen aufgefasst werden können. Auch nach Beendigung der erstmaligen Bildung des Marsupiums und nach seinem Verstreichen kommen vom Beutel oder den Drüsenfeldern unabhängige, morphologisch für sich definirbare Mammartaschen nicht zu Stande. Was an etwaigen Vertiefungen innerhalb der Beutelfelder während der beutellosen Pausen zwischen den Trächtigkeitsperioden vorhanden ist, erklärt sich aus der eigenthümlichen Lage der Mammardrüsen in unmittelbarer Nachbarschaft der Beutelfalten und ihrer Verbindung mit dem Integument einer-, der Musculatur andererseits, die für gewöhnlich die Beutelfalten bei ihrem Verstreichen in der Gegend der Drüsenfelder zuletzt verschwinden und bei ihrem Neuauftreten wieder zuerst in Erscheinung

1) Der Name „Beutelrest" im weiteren Sinne hat dabei nicht nur für die Einsenkungen Gültigkeit, die beim Verstreichen des Beutels zurückbleiben, sondern auch für diejenigen, die bei seiner Neubildung gelegentlich einer Trächtigkeitsperiode zuerst auftreten. Lassen sich doch alle diese Vertiefungen, die bei den periodischen Schwankungen im Verhalten des Marsupiums in Erscheinung treten, auf die Reste des ersten Beutels zurückführen, der sich gleich nach der Geburt der Jungen entwickelt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

treten lassen. Diese Beutelreste als Mammartaschen aufzufassen (Owen, Gegenbaur, Klaatsch), ist ebenso wenig berechtigt, wie der Versuch, die Mammartaschen in geringfügigen Einziehungen der Drüsenfelder zu erblicken (Ruge), die in Folge der genannten Lagebeziehungen der Mammardrüsen bisweilen schon bei noch bestehendem Marsupium in Erscheinung treten. Alle Bildungen, die man bisher unter dem Namen „Mammartaschen" als morphologisch und physiologisch bedeutungsvolle Einrichtungen des Mammarapparates von *Echidna* beschrieben hat, sind nichts weiter als Folgezustände der periodischen Evolution und Involution von Beutel und Mammardrüsen. Aus den Betrachtungen über die Phylogenie des Mammarapparates wird der Begriff Mammartaschen endgültig zu verschwinden haben.

Allgemeine Bemerkungen.

Der Verlauf der Entwickelung des Mammarapparates von *Echidna* darf nach den in den vorstehenden Kapiteln enthaltenen Mittheilungen wohl als hinreichend aufgeklärt gelten. Es fragt sich jetzt, was wir aus den neugewonnenen Kenntnissen an allgemeinen Gesichtspunkten entnehmen können. Die trüben Erwartungen, die Klaatsch in dieser Hinsicht seiner Zeit in den Sätzen ausgesprochen hat: „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 Enttäuschung nicht entgehen", haben sich glücklicher Weise nicht bestätigt. So wenig ich mir auch einbilde, dass die vorliegenden Untersuchungen eine derartige „neue Aera" herbeizuführen geeignet sind, — dazu bin ich mir der grossen Lücken unseres Wissens, die auch jetzt noch unausgefüllt bleiben müssen, nur allzu schmerzlich bewusst, — so meine ich doch, dass die Entwicklungsgeschichte des Mammarapparates von *Echidna* auf mancherlei Fragen, deren Lösung vorher nicht befriedigend gelingen wollte, jetzt eine plausible Antwort erteilt.

In erster Linie dürfte an der Hand der vorstehenden Ergebnisse zu erwägen sein, wie sich die Einrichtungen des Mammarapparates phylogenetisch zu einander verhalten, welche von ihnen als die ursprünglichen zu beurtheilen sind. In den bisherigen Erörterungen ist die Frage von den meisten Autoren zu Gunsten der Taschenbildungen gegen die Mammardrüsen entschieden worden. Schon Darwin[1]) hatte sich in seiner Entstehung der Arten dafür ausgesprochen; ganz ähnliche Ueberlegungen waren es, die später Gegenbaur zu der gleichen Ansicht führten; diesem wiederum schlossen sich dann sowohl Ruge wie Klaatsch (1895) an. In der That schien es ausserordentlich einleuchtend, „dass zuerst eine Stelle des Integumentes zur Bergung des Jungen resp. des gelegten Eies sich auszubilden hat, bevor der Drüsenapparat an der Brutpflege theilnimmt und eine demgemässe Ausbildung in Anpassung an die neue Function empfängt" (Gegenbaur, 1886, p. 35). Ueber die Art der Taschenbildungen, welche als die primären betrachtet wurden, waren die Ansichten der Autoren jedoch getheilt. Gegenbaur und Klaatsch plädirten für die Mammartaschen, während Ruge dagegen für die Priorität des Marsupiums eintrat.

---

1) „In Bezug auf die Milchdrüsen der höheren Säugethiere ist die augenscheinlichste Vermuthung die, dass ursprünglich die Hautdrüsen über die ganze Oberfläche der marsupialen Tasche eine nahrhafte Flüssigkeit absonderten und dass diese Drüsen durch natürliche Zuchtwahl in ihrer Function verbessert und auf eine beschränkte Fläche concentrirt wurden, in welchem Falle sie nun Milchdrüsen gebildet haben werden." (Entstehung der Arten, 5. Aufl., 1872. Uebers. von Carus, p. 270.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine wesentlich andere Auffassung versuchte dagegen WINGE (1883) auf Grund umfangreicher, vorwiegend an Beutelthieren angestellter vergleichend-anatomischer Untersuchungen zu begründen. Da sich ihm gewisse beutellose Didelphyiden als die primitivsten Marsupialier darstellten, hielt er es für unwahrscheinlich, dass die ältesten Säugethiere bereits einen Beutel besessen hätten. Die ersten Anfänge des Mammarapparates sollten vielmehr in „Brutflecken" am Bauche der Weibchen zu erblicken sein, innerhalb deren die Hautdrüsen eine besonders starke Entwickelung erlangten [1]). Die Absonderung dieser Drüsen konnte in Folge dessen den ausgeschlüpften Jungen als Nahrung dienen. Der Reiz, den die Jungen beim Lecken dieses Secretes ausübten, veranlasste dann die Umwandlung der Hautdrüsen zu den Milchdrüsen, und schliesslich die der Brutflecken zu Zitzen (bei den Marsupialiern). Die mächtige Entwickelung der Milchdrüsen sollte bei den Marsupialiern weiterhin die Erhebung von Falten im Umkreise der Zitzen veranlassen und damit zur Entstehung des Beutels führen. Eine ganz andere Bildung sollte dagegen der Beutel von *Echidna* darstellen. WINGE nahm an, dass bei dem brütenden *Echidna*-Weibchen das Ei die Bauchhaut eindrückt und dadurch eine Vertiefung herstellt, die zu seiner Bergung dient, aber sofort wieder verschwindet, sobald das ausgeschlüpfte Junge den Beutel verlässt.

Wie diese weit auseinandergehenden Meinungsverschiedenheiten [2]) erkennen lassen, war das bisher vorliegende Thatsachenmaterial nicht geeignet, mehr als nur auf unsicheren Schätzungen beruhende Vermuthungen über das gegenseitige phylogenetische Alter der einzelnen Einrichtungen des Mammarapparates zu gestatten. Diese Speculationen erhalten jetzt durch die Kenntniss der Entwickelung dieses Organsystems bei *Echidna* eine concrete Unterlage. Der Verlauf der Ontogenie führt uns hier eine so unzweideutige Stufenfolge verschiedener Zustände vor Augen, dass es mir unmöglich erscheint, sich diesem Hinweis auf den Gang der Phylogenie zu verschliessen.

Meine Befunde gestatten es mir nicht, mich ohne weiteres einer der bereits bestehenden Ansichten anzuschliessen. Vollkommen ablehnend muss ich mich in erster Linie gegen die Anschauung verhalten, die KLAATSCH, an GEGENBAUR anknüpfend, vertreten hat. Nach dem, was ich im letzten Abschnitt des vorigen Kapitels über die Nicht-Existenz der Mammartaschen gesagt habe, scheiden diese von selbst aus dem Kreise weiterer Erwägungen aus. Ebensowenig aber kann ich RUGE folgen, wenn er in dem Brutbeutel „das frühest entstandene Organ der Brutpflege" erblickt, so werthvolle Anregungen seine Ausführungen im Uebrigen auch enthalten. Ich muss aber RUGE, der von dem eigenthümlichen Verlauf der Entwickelung des Mammarapparates von *Echidna* nichts ahnen konnte, die Genugthuung lassen, dass er mit weitem Blicke allen Möglichkeiten Rechnung getragen hat und es bei seinen Ueberlegungen ausdrücklich hervorhebt, „dass eine jede neue Erfahrung scheinbar Erschlossenes wird modificiren können". Am nächsten begegnen sich meine Anschauungen mit denen WINGE's, wenn sie auch in Einzelheiten von

---

1) Uebrigens sieht auch KLAATSCH (1895) in einem Bebrüten der Eier den „ersten Factor" zur Entstehung — allerdings nicht der Milchdrüsen, sondern der Mammartaschen. „Dass an sich das 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 *Ornithorhychus* 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 das Ei zu schützen, auch vielleicht fortzutragen. So entstand eine paarige Vertiefung jederseits, die zur Bildung der Mammartaschen führte."

2) Ich habe in der vorstehenden Uebersicht ausser DARWIN nur die Autoren berücksichtigt, die auf Grund specieller Untersuchungen sich mit der Frage nach den Anfängen des Mammarapparates beschäftigt haben. Die Zahl der Autoren, die auf Grund theoretischer Erwägungen diesem Problem in Lehrbüchern oder anderen Abhandlungen näher getreten sind, ist selbstverständlich viel grösser.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihnen abweichen. WINGE's aphoristische Ausführungen über die Phylogenie des Mammarapparates erscheinen als geniale Combinationen, wenn man bedenkt, dass dem dänischen Autor keinerlei eigene Beobachtungen über die Entwickelung dieses Organsystems zur Verfügung standen.

Der Entwickelungsverlauf des Mammarapparates lässt nach meinen Untersuchungen drei klar und deutlich getrennte Phasen unterscheiden. Die erste Periode umfasst die gesammte Embryonalzeit vom Stadium 42 bis zum Ausschlüpfen des Jungen aus der Eischale. In diese Zeit fällt die Entstehung der eigenartigen Bildungen, die ich als Primäranlagen des Mammarapparates bezeichnet habe. Die zweite Periode, die mit der Geburt des Jungen beginnt und sich über die erste Hälfte der postembryonalen Entwickelung etwa bis zu den Stadien 50—51 erstreckt, bringt die Herstellung des Beutels. Die dritte Periode endlich entspricht der zweiten Hälfte der postembryonalen Entwickelung. Sie wird dadurch gekennzeichnet, dass sich innerhalb des Beutels an den Stellen der Primäranlagen die Mammardrüsen entwickeln.

Wenn irgendwo die Ontogenie eine deutliche Sprache redet, so ist das hier der Fall. Drei wohlgesonderte, in keiner Weise durch rasche Aufeinanderfolge oder gar durch das Ineinandergreifen der einzelnen Stadien in ihrer Klarheit getrübte Entwickelungsphasen führen uns nach einander die Entstehung der einzelnen Einrichtungen des Mammarapparates vor Augen. Nicht das geringste Zeichen lässt sich entdecken, das gegen die Annahme spräche, in diesen Befunden ein vollkommen getreues, durch keinerlei Verschiebungen gestörtes Abbild der phylogenetischen Hergänge zu erblicken. So können wir uns in diesem Falle wohl ohne Bedenken nach den Befunden der Ontogenie den Verlauf der Stammesentwickelung vergegenwärtigen.

Das für die phylogenetischen Betrachtungen wesentlichste Ergebniss, das die soeben kurz recapitulirten entwickelungsgeschichtlichen Befunde zu Tage gefördert haben, ist zweifellos die Thatsache, dass der Beutel nicht das erste Organ darstellt, mit dem die Ausbildung des Mammarapparates ihren Anfang nimmt. Allerdings tritt der Beutel, wie RUGE scharfsinnig erschlossen hat, früher auf als die Mammardrüsen, die als zuletzt erzeugte Bildungen den Mammarapparat erst dazu machen, was sein Name besagt. Aber diese Vorstellung gilt nur für die Mammardrüsen selbst, nicht für den Ort, an dem sie auftreten, die Drüsenfelder. Diese gehen nach den Aussagen der Ontogenie aus den Primäranlagen hervor, die ihrerseits ein weit höheres Alter besitzen als der Beutel, ja sogar bei der Entstehung des Beutelfeldes morphogenetisch eine grosse Rolle spielen.

Aus diesen Verhältnissen können wir schliessen, dass sich lange Zeit vor der Entstehung des Beutels an den Stellen der späteren Drüsenfelder andere Organe befunden haben, deren Rudimente uns bei den Embryonen von *Echidna* in Gestalt der Primäranlagen entgegentreten. Das ausserordentlich frühzeitige Auftreten der Primäranlagen bei *Echidna* weist darauf hin, dass der für die Säugethiere charakteristische Brutpflegeapparat sich nicht erst, wie man wohl vielfach angenommen hat, innerhalb der Reihe der Mammalia von Grund aus selbständig entwickelt hat, sondern an Verhältnisse anknüpft, die von weit zurückliegenden Vorfahren ererbt sein müssen, von Formen, die jedenfalls einen Mammarapparat noch nicht besessen, also sicher den Non-Mammalia angehört haben dürften. Den letzteren Namen gebrauche ich, um es völlig dahingestellt sein zu lassen, welcher der tiefer stehenden Vertebratenklassen diese Vorfahrenformen angehört haben.

Die Frage nach der Bedeutung der Primäranlagen ist sicherlich eines der interessantesten Probleme, dessen Lösung uns die Befunde der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung des Mammarapparates von *Echidna* aufgeben. Da unter den lebenden Non-Mammalia die Vorfahren der Säugethiere sicher nicht vorhanden sind, und auch noch so gute Fossilfunde uns niemals über die Beschaffenheit derartiger Integumental-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebilde Auskunft geben werden, so ist jede Hoffnung ausgeschlossen, wirkliche Homologa der Primäranlagen ausfindig machen zu können. Es fragt sich aber, ob nicht bei Vertretern der Non-Mammalia analoge Bildungen vorhanden sind, die uns bis zu einem gewissen Grade als Ersatz für die fehlenden Homologien dienen können.

Ehe ich dazu übergehe, auseinanderzusetzen, welche Vorstellung ich mir über die Bedeutung der Primäranlagen gebildet habe, bleibt noch eine Vorfrage zu erledigen. Es ist in neueren Arbeiten mehrfach der Versuch gemacht worden, die Schwierigkeit der Deutung der ersten Anlagen des Mammarapparates dadurch aus der Welt zu schaffen, dass man ihnen ohne weiteres jede phylogenetische Bedeutung aberkennt. Beard (1898) und Profé (1899) haben die Milchlinie der Placentalier phylogenetisch bedeutungslosen embryonalen Leistenbildungen, wie sie in der Spinalganglienleiste und der Schmelzleiste der Zähne vorliegen, an die Seite gestellt. Unlängst hat dann Brouha (1905) auch die einzelnen Epidermiswucherungen (Mammaranlagen, bourgeons mammaires), die bei den Marsupialiern und Placentaliern als erste Anlagen der Zitzen und Milchdrüsen auftreten, auf ähnliche Weise zu erklären versucht, indem er sie lediglich als frühzeitige locale Anhäufungen des diese Bildungen später herstellenden Epidermismaterials, ohne phylogenetischen Werth, aufgefasst wissen wollte. Ich werde auf diese Hypothesen in dem zweiten Teil dieser Arbeit noch näher zurückzukommen haben. Es bleibt aber hier zu erörtern, ob nicht auch gegenüber den Primäranlagen von *Echidna* eine derartige Anschauung geltend gemacht werden könnte.

Es wäre denkbar, nach dem Vorgange Brouha's anzunehmen, dass die Primäranlagen von *Echidna* lediglich die Bedeutung hätten, frühzeitig in der Gegend der künftigen Drüsenfelder das Material aufzuspeichern, aus dem später die Mammardrüsen ihre Entstehung nehmen, dass aber in diesen Epidermisanhäufungen irgend ein Hinweis auf Vorfahrenstufen nicht enthalten wäre. Ich kann dieser Annahme jedoch aus verschiedenen Gründen keinerlei Berechtigung zuerkennen. Einmal bliebe es ganz unverständlich, warum diese Epidermiswucherungen in so ausserordentlich früher Embryonalzeit sich anlegen, während das angesammelte Material erst in sehr späten Stadien der postembryonalen Entwickelung zur Verwendung gelangt. Ebensowenig wäre es bei dieser Annahme zu verstehen, warum die einmal hergestellte Anlage nicht als solche erhalten bleibt, sondern mit Ablauf der Embryonalzeit wieder so weit verstreicht, dass von einer Materialanhäufung eigentlich keine Rede mehr sein kann, vielmehr ein neuer Knospungsprocess zur Zeit der Mammardrüsen Platz greifen muss. Einen dritten Grund gegen die obige Annahme bildet endlich der Umstand, dass es sich bei den Primäranlagen gar nicht um rein epidermoidale Bildungen handelt, sondern um solche, an deren Aufbau auch die Cutis sehr intensiv betheiligt ist.

Diese Gründe scheinen mir jeden Versuch, die Primäranlagen lediglich als Epidermismaterialanhäufungen ohne weitere phylogenetische Bedeutung auffassen zu wollen, a limine abzuweisen. Sie sprechen aber gleichzeitig für die schon oben formulirte Ansicht, dass es sich um die Rudimente von Organen handelt, die vor langen Zeiten bei den Vorfahren von *Echidna* an den Stellen der späteren Drüsenfelder gelegen haben. Für das hohe phylogenetische Alter dieser Bildungen zeugt ihre ausserordentlich frühzeitige Anlage, dafür, dass es sich um Rudimente handelt, der Umstand, dass wir im Verlauf der Embryonalentwickelung ihre Rückbildung deutlich verfolgen können.

Halten wir nach der Bedeutung der Primäranlagen Umschau, so kann uns dabei zunächst folgende Ueberlegung leiten. Wir dürfen annehmen, dass die Bildungen, auf deren einstiges Bestehen die Primäranlagen hinweisen, functionell ebenso wie die später an ihrer Stelle zur Ausbildung gelangenden Organe des Mammarapparates im Dienste der Brutpflege gestanden haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

So wenig wir auch von diesen Bildungen wissen, für so unwahrscheinlich halte ich es, dass sie bei vollkommen heterogener Function die Grundlage für die Entstehung der Mammarorgane hätten abgeben können. Bei der so specifisch ausgeprägten Natur der letzteren ist auch ohne dies die Voraussetzung eines Functionswechsels nöthig, — der sich aber dann doch nur innerhalb eines einzigen Functionencomplexes vollzogen hätte, insofern als aus einem Organ der Brutpflege ein anderes wurde. Dazu kommt noch, dass sich bei den Non-Mammalia überhaupt keine anderen Integumentalorgane als solche der Brutpflege finden, die nach ihren Lagebeziehungen mit den Primäranlagen von *Echidna* verglichen werden könnten.

Die Organe, auf die uns diese Ueberlegungen hinweisen, sind die Brütorgane oder Brutflecken der Sauropsiden, auf die auch Winge aufmerksam gemacht hat. Winge stellt aber bei seiner Ableitung der Säugethiere von den Reptilien lediglich die These auf, dass die Mammarorgane von einfachen Brutflecken abstammen (Maelkekirtler og Pattevorter ere fremkomne ved Omdannelse af mere simple Rugepletter, p. 115), ohne sich über die Beschaffenheit, das Vorkommen und die Vergleichbarkeit dieser Brutflecken näher auszusprechen. Bei dieser Annahme besteht zunächst allerdings insofern eine gewisse Schwierigkeit, als bei den Reptilien der Brutinstinct nur in sehr geringem Grade ausgebildet ist, und daher „Brutflecken" überhaupt nicht vorkommen. Nur bei den Vögeln sind derartige Organe verbreitet, die aber natürlich niemals als Homologa der Primäranlagen, sondern nur als analoge Bildungen gedeutet werden können.

Die Brutflecken stellen eigenthümliche, in erster Linie durch Federlosigkeit ausgezeichnete Modificationen gewisser Hautstellen dar, die bei manchen Vögeln während der Brütezeit zu beobachten sind. Sie liegen an der Unterseite des Rumpfes, am Bauch, und sind entweder unpaar oder aber auch paarig vorhanden. Je nach der Betheiligung am Brutgeschäft finden sie sich bei beiden Geschlechtern oder nur beim Weibchen; in einzelnen Fällen, wo die Männchen allein brüten, wie bei den Wassertretern (*Phalaropus*) und Rallenschnepfen (*Rhynchaea*), nur bei diesen [1]). Nach Marshall (Der Bau der Vögel, 1895) ist die Entstehung dieser Brutflecken auf einen mehr oder weniger krankhaften Process zurückzuführen. „Es lässt sich denken, dass durch anhaltenden Druck seitens harter Gegenstände (der Eier) auf die Haut des Bauches ein Reiz ausgeübt wird, der schliesslich zu einer Art von Entzündung der gedrückten Stellen führt. Bei dieser Entzündung wird die Blutzufuhr nach der betreffenden Hautstelle gesteigert, die Federn werden demzufolge zum Theil von selbst ausfallen, zum Theil wird sie aber auch der Vogel, veranlasst durch das die Entzündung begleitende juckende Gefühl, selbst ausreissen. Beides zum Vortheil der sich entwickelnden Eier. Die ausgerupften Federn helfen das Nest auspolstern, die gesteigerte Temperatur der entzündeten Stellen kann beim Brutprocess für den Eiinhalt nur vortheilhaft sein."

Diese Mittheilungen zeigen, dass die Brutflecken der Vögel sowohl nach der Art ihres Vorkommens wie nach ihren Lagebeziehungen durchaus ähnliche Verhältnisse aufweisen können wie die Primäranlagen des Mammarapparates von *Echidna*. Allerdings wäre es für einen Vergleich beider Bildungen bedenklich, wenn die Brutflecken, wie Marshall annimmt, wirklich eine Art pathologischer Bildungen darstellten, die lediglich durch äussere, von den Eiern ausgehende, entzündliche Reize bei den erwachsenen Thieren erzeugt würden, während doch die Primäranlagen auf alte und fest eingebürgerte Zustände hinweisen.

Eine derartige Auffassung trifft nun aber nicht zu. Schon rein theoretische Erwägungen sprechen gegen diese Ansicht. Es bliebe sonst ganz unverständlich, warum die Brutflecken bei denselben Vogelarten immer wieder in gleicher Zahl und Lage auftreten. Es soll gewiss nicht bezweifelt werden, dass die

1) Dies sonderbare Verhalten wird, wie in der neuen Auflage von Naumann's Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. VIII, p. 166 mitgetheilt wird, durch v. Charnall bestätigt. Dieser fand in Norwegen ein Nest mit 4 Jungen von *Phalaropus lobatus* (L.) und schoss dazu das Männchen, das ein vom Brüten sehr abgetragenes Kleid und an jeder Seite des Bauches einen Brutfleck trug. Das Weibchen war auch beim Nest, hatte jedoch keinen Brutfleck und zeigte ein frisches, tadelloses Gefieder.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Marshall angenommenen Ursachen in der That den ersten Anstoss zur Entstehung der Brutflecken gegeben und dauernd eine wichtige Rolle bei ihrer weiteren Ausbildung gespielt haben. Die Constanz der Brutflecken nöthigt aber wohl doch zu der Vorstellung, dass diese zunächst vielleicht nur gelegentlich und auf äussere Reize hin entstandenen Bildungen allmählich ein befestigter Besitz der einzelnen Arten geworden sind, wenn sie auch als eigentliche „Brutflecken" äusserlich erst jedesmal bei Beginn der Brutzeit durch das Ausfallen der Federn sichtbar werden.

Es handelt sich bei dieser Ueberlegung aber keineswegs um eine Annahme, die nicht bewiesen werden könnte. Es muss sich vielmehr durch Untersuchung geeigneter Objecte feststellen lassen, ob die Brutflecken wirklich erst zur Brütezeit ex origine gebildet werden, oder ob sie an Stellen der Haut auftreten, die schon vorher als Anlagen der späteren Brütorgane vorhanden waren. Ist das Letztere der Fall, so stellen die Brutflecken eben nicht jedesmal neu erzeugte, gewissermaassen pathologische Folgezustände des Bebrütens der Eier, sondern richtige Organe dar.

Es hat sich nicht als nöthig erwiesen, dass ich mir durch eigene Untersuchungen Klarheit über diese Frage verschaffte. Bei der Suche nach Literaturangaben über den anatomischen Bau der Brutflecken fand ich in einer aus dem Jahre 1829 stammenden rein descriptiv gehaltenen Arbeit von Barkow über das Arteriensystem der Vögel durchaus genügenden Aufschluss.

Barkow beschreibt in seiner Abhandlung die Brutflecken des graukehligen Steissfusses (*Podiceps subcristatus*) und des schwarzen Wasserhuhns (*Fulica atra*). Bei beiden Formen stellt das Brütorgan einen unpaaren, in der Mitte des Bauches verlaufenden, länglichen Streifen besonders modificirter Haut dar. Seine Länge beträgt beim Steissfuss 12,4 cm, seine grösste Breite 4,99 cm, nach vorn und hinten wird er allmählich schmäler. Die Haut des Brutfleckes ist während der Brütezeit im Allgemeinen ganz von Federn entblösst, während in seinem Umkreise die Federn sehr dicht stehen. „Von innen betrachtet, bietet die Haut eine gleichmässige, mit wenig rauhem Zellgewebe bedeckte Fläche dar; nur wenig oder gar kein Fett liegt zwischen ihr und den Unterleibs- und Brustmuskeln. Ein eigener Panniculus adiposus, innig mit der Haut verbunden, wie an den übrigen Stellen des Körpers, in welchen die Federn wurzeln, findet sich hier nicht. Eine scharfe Grenzlinie sondert den dem Brütorgane angehörigen Theil der Haut[1]) von dem befiederten mit dem Panniculus adiposus versehenen Theile derselben." Sehr interessant sind die Beziehungen der Bauchhautmuskeln zum Brütorgane, insofern als diese bei beiden Formen ziemlich schmal von der Spitze des Schambeines entspringen und dann, jederseits flach und allmählich breiter werdend, nach vorn ziehen, um mit ihren Fasern an den Federn unweit des Randes des Brütorgans zu enden. Bei *Fulica* reichen sie wesentlich weiter nach vorn als bei *Podiceps* und schliessen auf diese Weise fast den ganzen Brutfleck zwischen ihren Faserbündeln ein. Vor allem bemerkenswerth ist endlich die ausserordentlich reiche Blutgefässversorgung des Brütorgans, die Barkow mit ganz besonderer Sorgfalt von *Podiceps subcristatus* beschreibt. Von jeder Seite ziehen nicht weniger als 4 Arterien zum Brutflecken, vor allem die Arteria cutanea abdominis, die „man bei diesem Thier wohl die Arteria incubatoria nennen kann". „Sie giebt viele kleinere Zweige zu den Bauchmuskeln und zu dem befiederten Theile der Haut, und ausserdem 7 bis 8 grössere Arterien, die lang sind und geschlängelt unter dem Panniculus adiposus, viele feine Zweiglein abgebend, verlaufen, bis sie den Rand des Brütorgans erreichen und sich hier auf eine eigenthümliche Weise verbreiten. Die feinen Zweige und Zweiglein, die zu der befiederten, mit dem Panniculus adiposus versehenen Haut gehen, vertheilen sich in die zartesten Reiserchen, und diese bilden unter der ganzen befiederten Haut des Rumpfes mit denen der benachbarten Arterien ein

1) Von mir gesperrt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ununterbrochenes schönes Netz. Die grösseren Zweige der Art. cutanea abdominis vertheilen sich, indem sie über die Zweige (sic! Grenze?) des Brütorgans unter die unbefiederte Haut gelangen, in viele Zweige, die aber nicht in feine Reiserchen übergehen, sondern erweiterte, vielfach gekrümmte und geschlängelt verlaufende, unter einander und mit denen der entgegengesetzten Seite in der Mittellinie anastomosirende Schläuche darstellen und so ein eigenthümliches starkes Arteriennetz unter dem unbefiederten Theile der Haut bilden, an dem nach vorn die beiden letzten Zweige der Art. thoracica posterior, nach hinten die Art. suralis posterior und pudenda interior Theil nehmen. Die Venen begleiten die Arterien, übertreffen diese noch an Stärke, gehen unmittelbar aus ihnen hervor und nehmen unter dem unbefiederten Theile der Haut den von den Arterien übrig gelassenen Raum fast ganz ein, so dass bei diesem Thiere ein Convolut von Arterien- und Venennetzen das Wesentlichste des Brütorgans ausmacht."

Von grösster Wichtigkeit ist aber die Thatsache, dass Barkow nicht nur bei erwachsenen, im Brutgeschäft befindlichen, sondern auch bei jugendlichen Thieren das Brütorgan feststellen konnte. Von einem jungen, im September geschossenen Exemplar des Ohrensteissfusses (*Podiceps auritus*), dessen Injection ziemlich gut gelang, berichtet er folgendes: „Das Brütorgan sieht man auch hier schon angedeutet. Die Haut des Bauches und des Thorax ist zwar in der Mittellinie mit Flaum bedeckt, so weit wie beim ausgewachsenen Thier während der Brütezeit sich der Brütefleck erstreckt. Betrachtet man aber die innere Fläche der Haut, so sieht man, dass, soweit künftig sich der Brütefleck erstreckt, die Haut auch jetzt schon ohne den eigentlichen Panniculus adiposus ist, und die Federn hier nur locker in dem unter der Haut liegenden Fette wurzeln. Eine scharfe Grenze trennt[1]) hier schon die später federnlose Hautstelle von der befiedert bleibenden. Dieser Unterschied der inneren Hautfläche verschwindet nicht, wenn man auch alle Federn auszieht." Die Blutgefässversorgung des Brutfleckes ist auch hier wieder sehr reich, ohne jedoch jetzt schon die eigenthümliche Vertheilung wie während der Brütezeit zu zeigen.

Ich habe diese Angaben einmal deswegen hier so ausführlich wiedergegeben, weil die sorgfältigen Untersuchungen Barkow's durchaus der Vergessenheit entrissen zu werden verdienen[2]), vor allem aber weil sie für das Verständniss der Brutflecken von fundamentaler Bedeutung sind. Sie beweisen in vollkommen objectiver Weise, dass es sich hier um wirkliche Brütorgane handelt, die schon bei jungen Thieren, also lange vor der Zeit, in der sie im Dienste der Brutpflege functionsfähig werden, als scharf von den übrigen Theilen des Integuments abgegrenzte Bildungen angelegt werden. Nicht nur die Federlosigkeit charakterisirt die Brutflecken, sondern auch die eigenthümliche Beschaffenheit der zugehörigen Cutis, die reiche Versorgung mit Blutgefässen sowie bestimmte Beziehungen zur Hautmusculatur, insofern nämlich, als diese den Bereich der Brutflecken frei lässt.

Bedenkt man nun, dass die Brutflecken nicht nur unpaar, sondern bei einzelnen Vogelarten auch als paarige Organe, an jeder Seite des Bauches gelegen, auftreten können, so scheinen mir alle diese Verhältnisse direct zu einem Vergleich mit den Primäranlagen des Mammarapparates von *Echidna* herauszufordern. Die Primäranlagen zeigen die gleichen Lagebeziehungen; sie sind gleichfalls durch die besondere Ausbildung der Cutis und durch die starke Entwickelung der sie versorgenden Blutgefässe ausgezeichnet (vergl. z. B. Fig. 13 *Dr*); auch sie bilden endlich eine Grenze für die Ausbreitung des Hautmuskels, da dessen Fasern den Rand des Bereiches der Primäranlagen niemals überschreiten. Man könnte die Analogie noch weiter durchführen und das auffällig späte Auftreten der Haaranlagen innerhalb der Primäranlagen als einen Hinweis auf die Kahlheit der ursprünglichen Brutflecken auffassen, man könnte ferner in den die Primär-

1) Von mir gesperrt.

2) In dem allgemeinen Theil von Naumann's grosser Naturgeschichte der Vögel finden sich z. B. keinerlei Angaben über den Bau der Brutflecken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anlagen zusammensetzenden „Einzelanlagen", die ich oben (vergl. p. 470, 477, 479) beschrieben habe, Rudimente von Epidermoidalgebilden erblicken, wie sie auch bei den Vögeln anfangs im Bereiche der Brutflecken in Gestalt der hier wurzelnden, vergänglichen Flaumfedern vorhanden sind [1]). — Es hat aber für die vorliegende Untersuchung keinen Werth, diese Vergleiche allzuweit — und vielleicht auf die Spitze — zu treiben, da es sich im besten Falle doch nur um eine Parallelität der in Frage kommenden Bildungen handelt. Bei aller Uebereinstimmung muss selbstverständlich stets im Auge behalten werden, dass die Brutflecken der Vögel keinerlei auf directer Verwandtschaft beruhende Beziehungen zu den Primäranlagen von *Echidna* besitzen.

So sicher es aber auch feststeht, dass die Primäranlagen von *Echidna* nicht von den Brutflecken der Vögel herzuleiten sind, so scheint mir andererseits die überraschende Aehnlichkeit beider Bildungen sowohl in ihren anatomischen Bauverhältnissen wie in ihren functionellen Beziehungen zu den Einrichtungen der Brutpflege nur unter der Annahme verständlich, dass die Primäranlagen Rudimente von Brütorganen darstellen, die bei den Vorfahren der Säugethiere in ähnlicher Weise ausgebildet waren, wie sie noch heute bei den Vögeln vorhanden sind. Der Mammarapparat der Säugethiere ist nicht erst innerhalb dieser höchsten Gruppe der Vertebraten als eine vollkommen neue Einrichtung aufgetreten, sondern im engsten Anschlusse an uralte Zustände, wie sie bei den eierlegenden Non-Mammalia im Dienste der Brutpflege ausgebildet worden waren. Mit dem Uebergang von der Oviparität zur Viviparität erfuhren dann diese Zustände eine specifische Umänderung, die sie geeignet machte, auch unter den neuen Verhältnissen weiter im Dienste der Brutpflege thätig zu sein. Und es ist wohl kein Zufall, dass wir gerade bei den oviparen Monotremen noch die Rudimente dieser ursprünglichen, im Zusammenhang mit der Bebrütung der Eier entstandenen Einrichtung in der Entwickelung des Mammarapparates so deutlich erkennen können.

Die Primäranlagen von *Echidna* besitzen also die grosse Bedeutung, dass sie uns die entwickelungsgeschichtlichen Documente für eine verständnissvolle Verknüpfung des Mammarapparates der Säugethiere mit niedereren Vorfahrenzuständen an die Hand geben. War vorher auf einen Zusammenhang des Mammarapparates mit den Brutpflegeeinrichtungen der Non-Mammalia nur vermuthungsweise hingedeutet worden (Winge, 1893, Klaatsch, 1895), so haben wir jetzt in den Primäranlagen einen sicheren Ausgangspunkt, von dem aus sich wohl eine Vorstellung über die Phylogenie des Mammarapparates von *Echidna* gewinnen lässt. Wir müssen annehmen, dass die noch vollkommen oviparen Ahnen der Monotremen ihre Eier mit Hülfe paariger Brütorgane bebrütet haben. Diese Brütorgane verhinderten, als bei den Vorfahren des Ameisenigels jene gewaltige Ausbildung des Panniculus carnosus einsetzte, vermöge ihrer eigenartigen Cutisverhältnisse die Ausbreitung der Hautmusculatur über die von ihnen beherrschte und eingeschlossene Region des Abdomens. Das so entstandene muskelfreie mediane Bauchhautfeld bot als locus minoris resistentiae die Möglichkeit, dass jedesmal unter dem Einfluss des Bebrütens eine Einsenkung dieser Gegend des Bauches zu Stande kam, eine an sich geringfügige Veränderung, die aber dadurch, dass sie allmählich die Ausbildung der ursprünglichen Brütestelle zu einem Bergeplatz für das sich entwickelnde Ei herbeiführte, eine ausserordentliche Vervollkommnung des ganzen neomeletischen Apparates bedeutete. Als dann schliesslich jener für die niederen Säugethiere charakteristische Zustand sich einstellte, der für das noch ganz unentwickelt die Eischalen verlassende Junge eine Ernährung seitens der Mutter nothwendig machte, war für die Befriedigung dieses Bedürfnisses bereits gesorgt. Unter den innerhalb des Beutelfeldes zur Ausbildung gelangenden Hautdrüsen waren die im Bereiche der ursprünglichen Brutflecken gelegenen Drüsen durch die ausserordentlich reiche Blutgefässversorgung dieser Bezirke von vornherein zu einer stärkeren

1) Möglicher Weise wird auch eine Untersuchung der Entwickelung der Brutflecken noch weitere Aehnlichkeiten zu Tage fördern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Secretion prädisponirt, um so mehr da die eigentliche Function der Brutflecken, Wärme für das auszubrütende Ei zu produciren, in Wegfall gerathen war. So läßt es sich begreifen, dass die Drüsen dieser Bezirke, indem ihre Absonderung dem im Beutel getragenen Jungen zur Nahrung dienen konnte, unter der erhöhten Beanspruchung allmählich zu den Mammardrüsen sich ausbildeten und damit den Functionswechsel herbeiführten, der die Brutflecken zu den Drüsenfeldern umwandelte. Nur auf diese Weise wird die scharfe Begrenzung der Drüsenfelder innerhalb des Beutelbezirkes verständlich, für die sich sonst kein plausibler Grund anführen lässt; nur auf diese Weise erklärt sich die frühzeitige Differenzirung der Mammardrüsen gegenüber den Schweissdrüsen der übrigen Haut, wie sie uns die Ontogenie kennen lehrt. Die Mammardrüsen von *Echidna* stammen, wie auch EGGELING's neueste Arbeit (1907) ergeben hat, nicht von ehemaligen Schweissdrüsen der Beutelhaut ab, sondern beide — Schweissdrüsen wie Mammardrüsen — leiten sich von denselben indifferenten Drüsengebilden der Haut her, die jedoch unter den verschiedenen Bedingungen innerhalb der Bezirke, in denen sie ihre Ausbildung erlangen, frühzeitig eine divergente Entwickelung einschlagen.

Die durch die ontogenetischen Befunde begründete Vorstellung, dass die Anfänge des Mammarapparates der Säugethiere in Brütorganen zu suchen sind, scheint mir noch ein weiteres strittiges Problem der Lösung näher zu rücken.

Es ist eine vielerörterte Frage, woher es kommt, dass der Mammarapparat stets bei beiden Geschlechtern der Säugethiere vorhanden ist, obwohl er unter normalen Umständen nur bei den Weibchen volle Ausbildung und Functionsfähigkeit erlangt. Auf diese Frage sind im Prinzip drei Antworten möglich, die auch sämmtlich in der Literatur ihre Vertretung gefunden haben. Es ist erstens denkbar, dass der Mammarapparat von Anfang an bei Männchen und Weibchen in gleicher Weise ausgebildet und in Function gewesen war, dass aber im Laufe der Stammesentwickelung jene ursprünglich gleichmässig vertheilte Function sich differenzirte, indem nur die Weibchen die Ernährung der Jungen fortsetzten und dadurch allein im Vollbesitze der Mammarorgane blieben (PAUL 1889, WESTLING 1889). Nach der zweiten und verbreitetsten Annahme sollen nur die Weibchen der Säugethiere den Mammarapparat erworben, dann aber durch Vererbung auch auf ihre männlichen Nachkommen übertragen haben, ohne dass diese jemals im Dienste der Brutpflege davon Gebrauch machten (RUGE 1895, GEGENBAUR 1898 u. a.). Für die dritte Möglichkeit endlich hat sich HAACKE (1893) ausgesprochen, indem er die seltsame Vermuthung aufstellte, dass bei den niederen Säugethieren zuerst die Männchen allein das Brutgeschäft betrieben, weil sie an den Eiern „Vergnügen" fanden. Da nach HAACKE die niedersten Säuger Thiere mit langen Hinter- und kurzen Vorderbeinen, also von halbaufrechter Körperhaltung, gewesen sein sollen, trugen die Männchen die Eier am Bauche mit sich herum und erwarben so den Brutbeutel und im Anschluss daran die Mammardrüsen. Von den Männchen sollten diese Bildungen dann später auf die Weibchen vererbt worden sein.

Ich halte die beiden letzteren Anschauungen, die nur Specialfälle der zuerst genannten Hypothese darstellen, nicht für richtig. Zu den phantastischen Vorstellungen HAACKE's brauche ich mich wohl nicht weiter zu äussern, da sie jeder Grundlage entbehren. Aber auch die Annahme, dass die Weibchen allein den Mammarapparat erworben hätten, scheint mir nach den Befunden bei den Monotremen ausgeschlossen zu sein.

Es ist schon seit langem (OWEN 1832) bekannt, dass die Mammardrüsen beiden Geschlechtern der Monotremen zukommen, ja sie können nach den Beobachtungen CHARLOTTE WESTLING's (1889) bei den Männchen von *Echidna* sogar grössere Dimensionen erreichen als bei den Weibchen. Dass die Männchen von *Echidna* die gleiche Ausbildung der Hautmusculatur, speciell einen Sphincter marsupii, besitzen, steht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach den Untersuchungen RUGE's fest[1]). Nach den Angaben SEMON's (1894), denen sich auch RUGE angeschlossen hat, kommt ausserdem bei *Echidna* beiden Geschlechtern die Beutelanlage zu, wie daraus hervorgeht, dass fast alle Beuteljungen sie zeigen, eine Beobachtung, die ich durchaus bestätigen kann. Es ist also nicht richtig, wenn GEGENBAUR (1898, p. 130) angiebt, dass bei den Monotremen erst die Anfänge jener Uebertragung der von den Weibchen erworbenen Mammarorgane auf die Männchen vorliegen, „insofern das Drüsenfeld auch den männlichen Thieren in minderer Ausbildung zukommt", dass aber diese Uebertragung erst bei den monodelphen Säugethieren eine vollkommene wird. Mir scheint vielmehr gerade das Gegentheil jener Stufenfolge vorzuliegen, die GEGENBAUR zur Stütze seiner Annahme ins Feld führt. Bei den Monotremen sehen wir die gleichmässige Ausbildung der Mammardrüsen bei beiden Geschlechtern am allervollkommensten verwirklicht[2]). Der einzige Unterschied, das Fehlen des Marsupiums bei den Männchen von *Echidna*, beweist nur, dass diese sich heutigen Tages nicht mehr an der Brutpflege betheiligen, — genau so wie auch die nicht lactirenden Weibchen keinen Beutel besitzen. Die jeweilige Einsenkung des Marsupiums scheint lediglich einen functionell bedingten Zustand des morphologisch in beiden Geschlechtern gleichgestalteten Beutelfeldes darzustellen. Im Verlaufe der Ontogenie steht das Beutelfeld in Folge seiner innigen Verbindung mit den Nabelorganen zunächst bei den Männchen wie bei den Weibchen unter den gleichen, einer Einsenkung günstigen Bedingungen; es kommt daher bei beiden Geschlechtern frühzeitig zu einer als Beutelanlage erscheinenden Vertiefung des Beutelfeldes. Späterhin stellen sich die zur Ausbildung des Marsupiums nothwendigen physiologischen Verhältnisse nur noch bei den Weibchen während der Trächtigkeitsperioden wieder her.

Es lassen sich somit meines Erachtens überhaupt keine sachlichen Gründe für die Anschauung beibringen, dass die Mammarorgane nur von den weiblichen Individuen erworben werden konnten. Lediglich die Ueberzeugung, dass der Mammarapparat einen von Grund aus neuen Besitz der Säugethiere bilde, und die Schwierigkeit, sich vorzustellen, wie die Männchen ohne active Betheiligung an dem Säugegeschäft in den Besitz dieser Einrichtung hätten gelangen können, scheint mir veranlasst zu haben, dass man zu der Hypothese der Uebertragung der Mammarorgane von den Weibchen auf die Männchen vermittelst der sogenannten „amphigonen" Vererbung seine Zuflucht nahm. Diese beiden Momente kommen aber jetzt durch meine Untersuchungen in Wegfall.

Ich erachte es daher für absolut sicher, dass der Mammarapparat ursprünglich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern zur Ausbildung gelangte, wie dies auch durch die Gleichzeitigkeit und Gleichmässigkeit seiner ersten Entwickelung bei Männchen wie Weibchen angedeutet wird. Wir wissen jetzt, dass die primitiven Anfänge des Mammarapparates nicht erst von den Säugethieren als etwas specifisch Neues erworben, sondern ihnen von ihren Vorfahren als alteingebürgerte Zustände vererbt wurden. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass diese ererbten neomeletischen Einrichtungen ursprünglich nur den Weibchen zukamen. Ihre Aehnlichkeit mit den Brütorganen der Vögel lässt es vielmehr durchaus plausibel erscheinen, dass sie, wie diese vielfach noch heutigen Tages, gleichfalls von Anfang an beiden Geschlechtern

---

1) Ich fand gleichfalls bei allen von mir untersuchten Beuteljungen die Hautmusculatur stets in der typischen, das mediane Beutelfeld frei lassenden Weise angeordnet. Da bei dem grossen Material nicht anzunehmen ist, dass mir lauter Weibchen vorgelegen haben, so erblicke ich darin eine neue Bestätigung von RUGE's Feststellung. Was von der Angabe CH. WESTLING's (1889), dass bei den Männchen von *Echidna* die Hautmusculatur sich bis zur Mittellinie des Bauches ausdehne, zu halten ist, wage ich nicht zu entscheiden. Da LECHE in seiner Bearbeitung der Mammalia für BRONN's Klassen und Ordnungen an den Angaben seiner Schülerin nach Prüfung ihrer Präparate festhält, mag es sich in diesem Falle vielleicht um eine Abnormität gehandelt haben.

2) In gleicher Weise lässt sich auch, wie später auseinandergesetzt werden wird, zeigen, dass bei den niedrigsten Beutelthieren die Ausbildung des Mammarapparates bei beiden Geschlechtern am vollkommensten durchgeführt ist und erst bei den höheren Formen sich allein auf die Weibchen beschränkt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eigen waren. Mit der Anwesenheit dieser Brutflecken war dann auch bei den Männchen, — die sich möglicher Weise sogar in den ersten Zeiten mit den Weibchen in das Brutgeschäft theilten, — die Disposition zur Entstehung des Mammarapparates gegeben, die ja wesentlich durch den eigenthümlichen Bau der primären Brütorgane bedingt ist.

Was die Frage nach dem Verhältniss des Mammarapparates von *Echidna* zu dem von *Ornithorhynchus* betrifft, so erschwert der Mangel jeglicher Kenntnisse von der Entwickelung des Schnabelthieres die Beantwortung merklich. Ich werde mich begnügen, meine Ansicht hierüber thunlichst kurz zu begründen, ohne mich auf eine eingehende Erörterung aller Möglichkeiten einzulassen. Der historische Verlauf, den die Erforschung des Mammarapparates genommen hat, lehrt nur allzudeutlich, dass gründlichste Vorsicht bei allen Speculationen geboten ist, die sich nicht auf das Fundament sicherer Kenntnisse stützen.

Der Mammarapparat von *Ornithorhynchus* ist nach Bau und Lage der Mammardrüsen sowie der Drüsenfelder dem von *Echidna* sehr ähnlich. Einen wesentlichen Unterschied bildet aber der Umstand, dass bei dem Schnabelthier der Beutel fehlt, und im Zusammenhang damit die Hautmusculatur des Abdomens durchaus anders gestaltet ist. Anstatt das von den Drüsenfeldern beherrschte Bauchhautfeld frei zu lassen, dehnt sich hier der Panniculus carnosus jederseits bis zur Mittellinie aus. Nur die in longitudinaler Richtung stark ausgezogenen längsovalen Drüsenfelder selbst werden von dem sonst die ganze Bauchhaut bestreichenden Panniculus carnosus verschont, indem sich unter ihnen ein Längsspalt im Fasersystem des Hautmuskels findet, den die Ausführungsgänge der Mammardrüsen durchsetzen. Da die Mammardrüsen sich in ähnlicher Weise wie bei *Echidna* lateral unter den Bündeln des Hautmuskels ausbreiten, kann es durch Zugwirkung bisweilen zu einer geringen Einsenkung medial von den schmalen Drüsenfeldern kommen, ohne dass hier natürlich von „Mammarfurchen" (Klaatsch) als Anfängen von Mammartaschen die Rede sein kann. Von einer Beuteleinsenkung ist bisher nie etwas beobachtet worden, auch bei *Ornithorhynchus*-Weibchen nicht, die auf der Höhe der Lactation standen (Semon 1899).

Es ist nun die Frage aufgeworfen worden, wo hier der primitive Zustand vorliegt, bei *Ornithorhynchus* mit seiner paarigen Muskellücke oder bei *Echidna* mit seinem grossen, unpaaren, muskelfreien Beutelfeld? Der ersteren Ansicht neigt Klaatsch (1895) zu, die letztere wird vornehmlich von Ruge (1895) vertreten.

Ich möchte mich keiner dieser beiden Ansichten anschliessen, weder Klaatsch, der in den Verhältnissen bei *Ornithorhynchus* den Ausgangspunkt für seine Mammartaschenhypothese finden zu können glaubte (s. p. 506, Anm. 1), noch Ruge. Das ausschlaggebende Moment für Ruge's Auffassung bildete der Umstand, dass er durch seine Untersuchungen an *Echidna* dazu geführt wurde, dem Marsupium die Priorität vor den Mammardrüsen zuzuschreiben. Die Entwickelung der letzteren an bestimmten Stellen des Abdomens konnte sich Ruge nur unter der Voraussetzung vorstellen, dass zwischen der Bauchhaut und dem Jungen ein „langandauernder Contact" bestände, wie ihn die Brutpflege im Beutel mit sich brächte. Wenn dagegen *Ornithorhynchus* die primären Verhältnisse repräsentire, würde es unverständlich sein, wie sich der Drüsenapparat ohne das Bestehen derartiger Beziehungen des Jungen zu bestimmten Integumentbezirken habe ausbilden können. Ruge glaubte daher, dass aus diesem Grunde der Befund bei *Ornithorhynchus* als ein secundärer zu beurtheilen sei. „Der Brutbeutel wäre abhanden gekommen, wahrscheinlich unter der abgeänderten Lebensweise, im Wasser Nahrung zu suchen und für die Jungen Nester zu bauen; der Sphincter marsupii hätte seine scharfen Grenzen verloren, indem der Panniculus carnosus bis zur ventralen Mittellinie sich ausdehnte."

Die Grundlagen dieser Ueberlegungen Ruge's treffen jetzt nicht mehr zu, nachdem wir die Entstehung der Drüsenfelder von *Echidna* aus den als Rudimente primitiver Brütorgane zu deutenden Primäranlagen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kennen gelernt haben. Damit haben sich Beziehungen zwischen dem Jungen und dem Integumente der Bauchhaut herausgestellt, die unendlich viel älter sind als diejenigen, die der Erwerb des Beutels mit sich brachte, Beziehungen, die es auf keinen Fall mehr als undenkbar erscheinen lassen, dass sich die Mammardrüsen nicht etwa auch ohne Bestehen eines Brutbeutels an bestimmten Stellen des Abdomens entwickelt haben könnten.

So möchte ich denn der Ansicht Raum geben, dass es überhaupt verfehlt ist, zu fragen, ob *Ornithorhynchus* oder *Echidna* den primitiven Zustand aufweist. Beide Formen scheinen mir vielmehr nach ihrem ganzen Körperbau wie nach der Beschaffenheit ihres Mammarapparates sich unabhängig von einander aus einer Stammform entwickelt zu haben, so dass also weder *Ornithorhynchus* den Zustand von *Echidna*, noch umgekehrt *Echidna*[1]) den von *Ornithorhynchus* durchlaufen hat. Ich stelle mir vor, dass diese Stammform die ersten Anlagen des Mammarapparates in Gestalt paariger, bei Männchen und Weibchen am Abdomen gelegener Brütorgane besessen hat, die sich durch ihre besonderen Cutisverhältnisse und reiche Blutgefässversorgung auszeichneten. Bei den aus dieser Stammform hervorgehenden landbewohnenden Arten, die wie *Echidna* ihre Eier wenigstens noch einige Zeit bebrüteten, kam es unter dem Einfluss des besonders stark entwickelten Bindegewebspolsters unterhalb der Brütorgane nicht zur Ausbreitung des Panniculus carnosus über das mittlere Gebiet der Bauchhaut, so dass sich an dieser Stelle allmählich das Marsupium ausbilden konnte. Bei den wasserlebigen Formen, wie *Ornithorhynchus*, dagegen verlor mit dem gänzlichen Aufhören der Eibebrütung das Bindegewebspolster unterhalb der Brutflecken seinen Einfluss, so dass, als die mächtige Ausbildung des Panniculus carnosus begann, dieser sich ungestört über die ganze Bauchhaut ausdehnen konnte und nur die Stellen der Brutflecken selbst als Muskellücken frei liess. Bei beiden Formengruppen aber, bei *Echidna* wie bei *Ornithorhynchus*, bestanden, was die Brütorgane selbst anbetrifft, in Folge des frühzeitigen oder gänzlichen Aufhörens der Brutfunction von vornherein sehr ähnliche Bedingungen. Die innerhalb dieser Bezirke sich anlegenden Hautdrüsen konnten sich unter dem Einfluss des durch die reiche Blutgefässversorgung erhöhten Stoffwechsels mächtig entwickeln. Indem ihr Secret den Jungen zur Nahrung diente, entstanden auf diese Weise hier wie dort die Mammardrüsen.

Es wird natürlich abzuwarten sein, was künftige Untersuchungen über die Entwickelung des Mammarapparates von *Ornithorhynchus* zu Tage fördern werden. Immerhin schien es mir nach meinen Befunden an *Echidna* angezeigt, gegen die schematische Auffassung Stellung zu nehmen, als ob nothwendiger Weise eine der beiden jetzt lebenden Monotremenformen, sei es mit allen oder auch nur mit einigen Organen, in directer Descendenz von der anderen hergeleitet werden müsse. Ich glaube vielmehr, dass die von mir vorgetragene Vorstellung sowohl den Verhältnissen des Mammarapparates wie den durch anderweitige Untersuchungen ermittelten Beziehungen beider Formen besser Rechnung trägt.

Es bliebe noch die Frage zu erledigen, wie sich auf Grund der neuerworbenen Kenntnisse die Beziehungen des Mammarapparates der Monotremen zu dem der übrigen Säugethiere gestalten. Steht es doch fest, dass die bisherigen Anschauungen, wie sie nicht nur in sämmtlichen Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie, sondern auch in weitaus den meisten Specialarbeiten vertreten werden, nach dem gänzlichen Zusammenbruch der Mammartaschenlehre einer gründlichen Revision bedürfen. Da es aber zur

1) Der Versuch, die Verhältnisse von *Echidna* von denen von *Ornithorhynchus* abzuleiten, würde in der Entwickelungsgeschichte keine Stütze finden. Es zeigen sich im Verlaufe der Ontogenie nicht die geringsten Spuren davon, dass bei *Echidna* jemals innerhalb des Beutelbezirkes zwischen den beiden Drüsenfeldern die Hautmusculatur sich ausgebreitet hätte, was doch zu erwarten wäre, wenn *Ornithorhynchus* den primären Zustand repräsentirte. Leider fehlt das entwickelungsgeschichtliche Material, um umgekehrt zu prüfen, ob bei *Ornithorhynchus* während der individuellen Entwickelung ein Marsupium angelegt wird oder nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erörterung dieser Beziehungen nicht allein genügt, die Verhältnisse bei den Monotremen heranzuziehen, möchte ich warten, bis auch die Ergebnisse meiner neuen Untersuchungen über die Entwickelung des Mammarapparates der Marsupialier und Placentalier ihre Darstellung gefunden haben werden. Diese erstrecken sich, was die Marsupialier betrifft, auf ein Material von nahezu 200 Beuteljungen der verschiedensten Arten und Stadien, von denen mir ca. 140 aus der grossartigen Ausbeute der Semon'schen Forschungsreise, der Rest von anderen Sammlungen in entgegenkommendster Weise zur Verfügung gestellt wurde. Es ist begreiflich, dass sich an der Hand eines derartigen Materials ein leidlich klares Bild von den Verhältnissen des Mammarapparates bei den Beutelthieren gewinnen liess. Von Placentaliern untersuchte ich Vertreter der Insectivoren, Nagethiere und Wiederkäuer. Die Bearbeitung ist so gut wie abgeschlossen und wird eine bessere Beantwortung der oben angedeuteten Frage gestatten, als es schon an dieser Stelle möglich wäre.

Literaturverzeichniss.

1829 Barkow, H. C. L., Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Meckel's Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1829, p. 305—496, Taf. VIII—X.

1898 Beard, J., The Birth-period of *Trichosurus vulpecula*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. XI, p. 77—96, 1 Taf.

1898 Bonnet, R., Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelnngsgeschichte, Bd. VII, p. 937—976.

1902 Bresslau, E., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Mammarorgane bei den Beutelthieren. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. IV, p. 261—317, 2 Taf.

1904 — Zur Entwickelung des Beutels der Marsnpialier. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1904, p. 212—224.

1905 Brouha, Recherches sur les diverses phases du développement et de l'activité de la mamelle. Archives de Biologie, T. XXI, p. 459—605, 3 Taf.

1884 Caldwell, H., Ova of Monotrems. Nature, Vol. XXX, p. 577.

1889 Eggeling, H., Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mittheilung: Die ausgebildeten Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. IV (Jenaische Denkschriften, Bd. VII), p. 79—92, 1 Taf.

1900 — Ueber die Hautdrüsen der Monotremen. Verh. d. Anat. Gesellsch., Bd. XIV, p. 29—42.

1901 — Ueber die Stellnng der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. II. Mittheilung: Die Entwickelnng der Mammardrüsen etc. der Monotremen. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. IV (Jenaische Denkschriften), Bd. VII, p. 175—188, 1 Taf.

1907 — Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. Nachtrag zur II. Mittheilung: Neue Beobachtungen über die Mammardrüsenentwickelung bei *Echidna*. Ebenda, p. 332—340.

1873 Gegenbaur, C., Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere. Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Natnrw., Bd. VII, p. 204—217.

1876 — Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb., Bd. I, p. 266—281, 1 Taf.

1884 — Zur näheren Kenntniss des Mammarorganes von *Echidna*. Ebenda, Bd. IX, p. 604.

1886 — Znr Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen, Leipzig, W. Engelmann, 39 pp., 1 Taf.

1898 — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. I, p. 123—130.

1884 Haacke, W., Meine Entdecknng des Eierlegens der *Echidna hystrix*. Zool. Anzeiger, Jahrg. 7, p. 647—653.

1885 — On the Marsupial Ovum, the Mammary Pouch and the Male Milk Glands of *Echidna hystrix*. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. XXXVIII, p. 72—74.

1886 — Ueber den Brutbeutel von *Echidna*. Zool. Anzeiger, Jahrg. 9, p. 471.

1888 — Ueber die Entstehnng der Säugethiere. Biolog. Centralbl., Bd. VIII, p. 8—16, 2 Fig.

1893 — Ueber die Entstehung des Säugethieres. Ebenda, Bd. XIII, p. 719—732.

1904 Keibel, F., Zur Entwicklnngsgeschichte des Urogenitalapparates von *Echidna aculeata* var. *typica*. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III (Jenaische Denkschriften, Bd. VI), p. 151—206, 5 Taf.

1884 Klaatsch, H., Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb., Bd. IX, p. 253—324, 5 Taf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1891 Klaatsch, H., Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Ebenda, Bd. XVII, p. 483—488.

1895 — Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Theil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. II (Jenaische Denkschriften, Bd. V), p. 157—188. 3 Taf.

1832 Owen, R., On the Mammary Glands of the *Ornithorhynchus paradoxus*. Philosoph. Transactions, Vol. CXXII p. 531, Anmerk.

1832 — On the Mammary Glands of *Echidna hystrix*. Proceed. Comm. Science and Corr. Zoolog. Soc. London, P. 2, p. 179—181.

1865 — On the Marsupial Pouches, Mammary Glands and Mammary Foetus of *Echidna hystrix*. Philosoph. Transactions, Vol. CLV, p. 671—686, 3 Taf.

1868 — On the Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates, Vol. III, Mammals, p. 760—768.

1884 Paul, H., Ueber Hautanpassung der Säugethiere, Jena, H. Pohle, 72 pp.

1899 Profé, O., Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anatom. Hefte, I. Abth., Bd. XI, p. 247—286, 6 Taf.

1895 Ruge, G., Die Hautmusculatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. II (Jenaische Denkschriften, Bd. V), p. 105—127. 1 Taf.

1894a Semon, R., Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. Ebenda, p. 1—15.

1894b — Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Ebenda, p. 74, Taf. X und XI.

1899 — Bemerkungen über die Mammarorgane der Monotremen. Morphol. Jahrb., Bd. XXVII, p. 497 u. 498.

1889 Westling, Ch., Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bib. Svensk. Akad. Handl. Stockholm, Bd. XV, Afd. 4, 71 pp., 6 Taf.

1893 Winge, H., Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagva Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med. Udsigt over Pungdyrenes Slägtskab. E Museo Lundii, Bd. II, 149 pp., 4 Taf.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3147

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXVIII/XXIX.

Alle Figuren mit dem Zeichenapparat entworfen.

blg Blutgefäss.	*hm* Hautmuskel.
Dr Drüsenfeld.	*Lh* Leibeshöhle.
dr Mammardrüsenanlage.	*sdr* Schweissdrüsenanlage.
ha Haaranlage.	*stm* Anlage der Stammmuskulatur.

Fig. 1. *Echidna* No. 1 (Tab. p. 468). — Stad. 42. Schnitt durch die rechte Primäranlage des Mammarapparates. 300 ×.

„ 2. *Echidna* No. 5. — Stad. 44—45. *a—c* 3 Schnitte durch die rechte Primäranlage. 300 ×.

„ 3. *Echidna* No. 6. — Stad. 45. Schnitt durch die linke Primäranlage. 300 ×.

„ 4. *Echidna* No. 7. — Stad. 46. Schnitt durch die linke Primäranlage. 100 ×.

„ 5. *Echidna* No. 9. — Stad. 47. Schnitt durch die linke Primäranlage. 100 ×.

„ 6. *Echidna* No. 11. — Etwas älter als Stad. 49. Schnitt durch die linke Primäranlage. 100 ×. * Erklärung siehe p. 486.

„ 7. *Echidna* No. 13. — Stad. 50—51. Schnitt durch die linke Primäranlage. 50 ×.

„ 8. *Echidna* No. 14. — Stad. 51. Schnitt durch die linke Primäranlage. 50 ×. Hervorsprossen der Haaranlagen innerhalb des Drüsenfeldes.

„ 9. *Echidna* No. 16. — Stad. 51—52. Schnitt durch das linke Drüsenfeld. 40 ×.

„ 10. *Echidna* No. 17. — Stad. 52. Schnitt durch das linke Drüsenfeld. 35 ×.

„ 11. *Echidna* No. 19. — Stad. 53. Schnitt durch das linke Drüsenfeld. 22 ×.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verlag von Gustav Fischer in Jena

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXX.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XXX.

Alle Figuren geben photographische Aufnahmen des Beutelfeldes wieder. Die Photogramme der Figg. 12—15 wurden bei durchfallendem Licht von den gefärbten und aufgehellten Präparaten angefertigt, Figg. 16—17 wurden bei auffallendem Licht ohne vorherige Färbung und Aufhellung des Präparates aufgenommen. *Dr* Drüsenfeld.

Fig. 12. *Echidna* No. 10. — Stad. 48. Beutelfeld. 8 ×.

„ 13. *Echidna* No. 11. — Etwas älter als Stad. 49. Beutelfeld. 7 ×.

„ 14. *Echidna* No. 14. — Stad. 51. Beutelfeld. 5 ×.

„ 15. *Echidna* No. 14. — Rechte Hälfte des gleichen Beutelfeldes. 10 ×. An der mit * bezeichneten Stelle ein aberratives Muskelbündel.

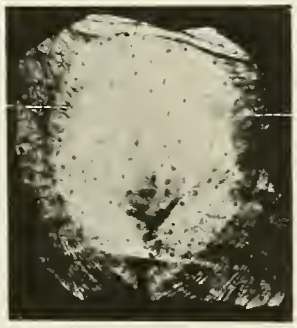
„ 16. *Echidna* No. 19. — Stad. 53. Beutelfeld und Beutel. $3^1/_2$ ×. *r. Dr.* rechtes, *l. Dr.* linkes Drüsenfeld.

„ 17. *Echidna* No. 19. — Linkes Drüsenfeld des gleichen Präparates. 7 ×.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

12

8 ×



13

7 ×

14

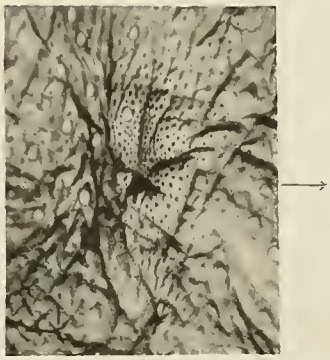
5 ×

15

10 ×

16

3,5 ×

17

7 ×