

6275

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

Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetiere.

II. Der Mammarapparat des erwachsenen Echidna-Weibchens.

Von

Professor Dr. Ernst Bresslau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Strassburg.)

Mit Tafel XXXVI und 8 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	631
Mammartaschenfrage	631
Verhalten der Drüsenfelder im fertigen Zustande	638
Die Bruttasche des erwachsenen <i>Echidna</i> -Weibchens und die Ursachen ihrer periodischen Ausbildung	642

In No. I dieser Untersuchungen (1907) hatte ich dem Wunsche Ausdruck gegeben, das bereits von KLAATSCH (1895) bearbeitete *Echidna*-Bruttaschenmaterial der SEMON'schen Sammlung noch einmal zu untersuchen. Anlass dazu hatte die Feststellung geboten, dass beim Ameisenigel während der Entwicklung Mammartaschen nicht auftreten, und dass wahrscheinlich alle Bildungen, die bisher unter diesem Namen als morphologisch und physiologisch bedeutungsvolle Einrichtungen des Mammarapparates von *Echidna* beschrieben worden sind, nichts weiter als Folgezustände der periodischen Evolution von Bruttasche und Mammarydrüsen darstellen. Auch die Angaben von KLAATSCH (1895) waren von mir in diesem Sinne gedeutet worden. KLAATSCH hatte an dem SEMON'schen Material deutlich die Existenz der Mammartaschen beobachten zu können geglaubt und damit seine Hypothese über die Entstehung des Brutbeutels aus den Mammartaschen zu stützen versucht. Demgegenüber hatte schon BONNET (1898) eingewandt, dass KLAATSCH möglicherweise Marsupialreste und Mammartaschen nicht genügend auseinandergehalten habe und „vielleicht auch durch den Erhaltungszustand seines Materials, ausgeschnittener und damit der Verrunzelung ausgesetzter Hautstücke, getäuscht worden“ sei.

Sicherheit hierüber war jedoch lediglich durch eine Nachuntersuchung des Originalmaterials zu gewinnen, das KLAATSCH zu seinen Beobachtungen gedient hatte. Dass sie sich verwirklichen liess, war mir zugleich deswegen werthvoll, weil sich mir damit Gelegenheit bot, die Bildung der Bruttasche erwachsener *Echidna*-Weibchen auch noch von anderen Gesichtspunkten aus studiren zu können. Neben dem Verhalten der Drüsenfelder im fertigen Zustande interessirte mich besonders die Frage, wie sich das Incubatorium¹⁾ der säugenden Weibchen zu der bei den Jungen angelegten, dann aber wieder verstreichenden Bruttasche verhält, und welche Momente die wiederholte Rück- und Neubildung dieses Organs veranlassen. Neben der Mammartaschenfrage werden diese beiden Punkte in besonderen Abschnitten der vorliegenden Arbeit zur Besprechung gelangen.

Mammartaschenfrage.

Das Material, das von KLAATSCH bearbeitet worden war, hatte aus Bauchhautstücken von nicht weniger als 34 *Echidna*-Weibchen bestanden. Der grösste Theil dieser werthvollen Präparate — einige 20 Bruttaschen — wurde auch mir zur Verfügung gestellt. 19 davon waren vollständig erhalten, von einigen weiteren lagen nur Stücke vor.

KLAATSCH hatte die Mehrzahl der von ihm untersuchten Objecte mit lateinischen Buchstaben bezeichnet und auf diese Weise die einzelnen Befunde in seiner Arbeit kenntlich gemacht. An den mir zugegangenen Präparaten war allerdings die alte Etiquettirung gänzlich defect geworden. Nach der

1) Wie ich vor kurzem (BRESSLAU 1910) auseinandergesetzt habe, empfiehlt es sich, die bisher für Monotremen und Marsupialier promiscue angewandten Ausdrücke: Beutel (Marsupium) und Beutelschliessmuskel (Sphincter marsupii) auf die letztere Gruppe zu beschränken, für die entsprechenden Organe der Monotremen aber die Ausdrücke: Bruttasche (Incubatorium) und Bruttaschenschliessmuskel (Sphincter incubatorii) zu gebrauchen.

Beschreibung von KLAATSCH gelang es jedoch leicht, die meisten von ihnen wiederzuerkennen und insbesondere alle Belegstücke zu den Text- und Tafelfiguren seiner Arbeit herauszufinden. Die mir überlassenen Objecte bildeten das gesammte Untersuchungsmaterial, das von KLAATSCH in seiner Arbeit verwerthet wurde. Der übrigen Bauchhautstücke (ca. ein Dutzend), die mir nicht vorlagen, thut KLAATSCH in seiner Arbeit keine Erwähnung, vermuthlich weil sie, von nicht lactirenden Weibchen stammend, keine Taschenbildungen und daher nichts Bemerkenswerthes aufwiesen.

Bei den hier zu besprechenden Bauchhautstücken habe ich der Einfachheit halber die ihnen von KLAATSCH gegebene Bezeichnung beibehalten und auf neuen Etiquetten vermerkt, soweit ihre sichere Identificirung möglich war (Objecte D, E, H, K, N, O, Q, V, Y, Z). Die von KLAATSCH auf seiner Taf. XV, Fig. 14 und Fig. 16 bezw. Textfig. 2 abgebildeten Objecte, zu denen Buchstabenbezeichnungen nicht angeführt werden, habe ich mit den Buchstaben C und B signirt. Die übrigen Stücke, die von KLAATSCH nur kurz beschrieben oder überhaupt nicht erwähnt werden, oder bei deren Identificirung ich zweifelhaft war (Object I = Z₁?, Object II = A?), habe ich — um die Bezeichnung als von mir herrührend zu charakterisiren — mit römischen Zahlen numerirt.

Die Literatur zur „Mammartaschenfrage“ habe ich bereits in meiner früheren Arbeit (BRESSLAU 1907) und ausserdem vor kurzem in einem zusammenfassenden Referat über den Mammarapparat (BRESSLAU 1910) besprochen. Es genügt daher wohl, auf diese Ausführungen hinzuweisen. Auch die näheren Mittheilungen von KLAATSCH über seine Einzelbefunde an den von ihm vor mir untersuchten Präparaten stelle ich hier nicht noch einmal zusammen, weil sie sich schon in Band II dieses Sammelwerkes finden (KLAATSCH 1895). Wer unsere Beobachtungen zu vergleichen wünscht, den bitte ich KLAATSCH'S Arbeit selbst zur Hand nehmen. Da es sich hier und dort um die gleichen, in identischer Weise bezeichneten Präparate handelt, wird das Auffinden der einander entsprechenden Angaben keine Schwierigkeiten bereiten.

Statt die Befunde an den 19 in toto erhaltenen Bauchhautstücken, die mir vorlagen, einzeln zu beschreiben, stelle ich sie in der folgenden Tabelle (S. 633) zusammen, die einen rascheren Ueberblick über die beobachteten Verhältnisse gestattet. Soweit es möglich ist, bediene ich mich dabei zahlenmässiger Daten, über deren Gewinnung allerdings einige Bemerkungen vorausgeschickt werden müssen.

Zunächst ist zu beachten, dass es sich bei den Untersuchungsobjecten um aus der Bauchhaut herausgeschnittene Stücke handelt, die seit mehr als 15 Jahren in Gläsern, eins auf das andere gepackt, aufbewahrt worden sind. Dabei waren sie natürlich den mannigfachsten Druckwirkungen ausgesetzt, die sich besonders bei den Stücken unangenehm bemerkbar machen, deren Härtung in nicht ganz normaler Lagerung erfolgte. So haben sich bei den einzelnen Stücken mancherlei Deformationen fixirt, die vor der Untersuchung jedesmal erst redressirt werden müssen.

Da hierbei das subjective Ermessen des Untersuchers eine nicht unwesentliche Rolle spielt, können die Zahlenangaben der Tabelle nur als Annäherungswerthe gelten, einen Anspruch auf absolute Genauigkeit aber nicht erheben. Das gilt sowohl von den Daten, die die Tiefe der Bruttasche betreffen, wie von den Maassverhältnissen des Bruttaschenfeldes. Ein anderer Untersucher wird vielleicht um einige Millimeter abweichende Zahlen erhalten. Das allgemeine Resultat der Messungen wird jedoch dadurch nicht verändert.

Unter Bruttaschenfeld verstehe ich das Feld der Bauchhaut, das von den als Sphincter incubatorii zu bezeichnenden Grenzbündeln des Panniculus carnosus umschlossen, selbst aber hautmuskelfrei ist. Gemessen wurden seine Dimensionen stets mit dem Zirkel; dabei wurden die Bauchhautstücke zuvor in Präparirschalen mit Stecknadeln aufgespannt, derart, dass sie die behaarte Seite der Unterlage, die innere

cutane Fläche, woran die Hautmuskulatur und die Mammarydrüsen bereits aus Anlass der früheren Untersuchungen frei präpariert waren, dem Beschauer zukehrten. Mit dieser Befestigung wurde jedesmal der Versuch verbunden, den die Bruttasche zwischen sich fassenden Sphincterbündeln ihre ungefähr normale Lagerung wiederzugeben. Eine Messung der Stücke aus freier Hand, ohne vorherige Aufspannung, erwies sich bei der Verzerrung und Verrundung der meisten Objecte als undurchführbar.

No.	Bezeichnung des Objekts	Bruttasche, ungefähre Tiefe	Bruttaschenfeld, Breite : Länge in mm	Craniale Durchflechtung des Sphincter incubatorii	Drüsenfelder	Rechte Mammarydrüse, Länge:Höhe : Dicke in mm	Bemerkungen
I 1	H	fehlt	27 : ?	fraglich	links flach, rechts leicht erhaben	7 : 4 : 2	
2	I (Z ₁) ¹⁾	10 mm	35 : 55	deutlich	fast flach	20 : 11 : 8	
3	II (A?)	10 "	30 : 50	"	eingezogen	22 : 15 : 6	
4	N	10 "	35 : 50?	defekt	tief eingezogen	21 : 17 : 4	
5	E	10 "	36 : 55?	"	fast flach	34 : 16 : 6	
6	O	10 "	30 : 50	deutlich	erhaben, aber als Ganze in Gruben zurückgezogen	31 : 15 : 7	
7	V	15 "	33 : 53?	defekt	rechts flach, links eingezogen	28 : 10 : 7	
8	Q	20 "	27 : 50?	"	eingezogen	20 : 10 : 5	Sehr geringe Entwicklung der Mammarydrüsen
9	Z	20 "	39 : 55?	"	links flach, rechts eingezogen	28 : 15 : 11	
10	III	20 "	35 : 50?	"	stark erhaben	29 : 17 : 8	In rechte Mammarydrüse ein tretende Sphincterfasern dgl., aber links
11	IV	20 "	32 : 50	deutlich	eingezogen, links besonders tief	30 : 16 : 7	
12	V	20 "	30 : 40?	defekt	wie bei No. 6	32 : 18 : 8	
13	VI	20 "	30 : 40?	"	eingezogen	26 : 19 : 7	
14	VII	25 "	30 : 44	deutlich	"	26 : 18 : 6	
15	C	durch einen Längsschnitt halbiert	27 ? : 38 ?	defekt	erhaben	26 : 15 : 11	
16	D	25 mm	27 : 37	deutlich	rechts tief eingezogen, links flach	34 : 20 : 5	
17	Y	35 "	27 : 32	"	rechts flach, links eingezogen	34 : 20 : 11	Incubatorium auf der Höhe der Entfaltung
18	VIII	35 "	26 : 36	"	leicht eingezogen	45 : 23 : 10	dgl.
III 19	K	flach, 5 mm	35 : 40?	defekt	stark erhaben	55 : 25 : 15	Bruttasche wieder rückgebildet

Unter Breite des Bruttaschenfeldes ist der grösste transversale Abstand zwischen den beiderseitigen Grenzbündeln des Hautmuskels zu verstehen, unter Länge der in der Längsrichtung des Körpers gemessene Abstand zwischen der cranialen und caudalen Durchflechtung der Sphincterbündel (s. Taf. XXXVI, Fig. 1 *Sph*). Da die gegenseitige Durchkreuzung der beiderseitigen Hautmuskलगrenzbündel bei *Echidna* cranial bisweilen wenig intensiv ausgeprägt ist, und eine Anzahl der Bauchhautstücke in dieser Gegend sei es bei der Excision, sei es bei der späteren Präparation entstandene Defecte der Hautmuskulatur aufweisen, liess sich die Länge in einzelnen Fällen nicht ganz genau messen. Eine ungefähre Feststellung des vorderen Bruttaschenfeldrandes war aber auch bei diesen Objecten fast immer möglich, wenn man auf die Reste der erhalten gebliebenen Hautmuskलगrenzbündel achtete. Die auf diese Weise erhaltenen Zahlen sind in der Tabelle mit einem Fragezeichen versehen.

1) KLAATSCH erwähnt auf p. 173 seiner Arbeit (1895) zwei verschiedene Bauchhautstücke als Object Z. Ich habe diese Bezeichnung für das eine von ihnen, das KLAATSCH auf Taf. XV, Fig. 10 abgebildet hat, beibehalten (No. 9 der Tabelle), das andere dagegen, dessen Identificirung mit Object I (No. 2 der Tabelle) weniger sicher ist, Z₁ benannt.

Hinsichtlich der Dimensionen der Mammarydrüsen unterscheidet ich mit KLAATSCH (1895, p. 168) als Länge den grössten in cranio-caudaler Richtung durch den Drüsenkörper gelegten Durchmesser, als Höhe den Abstand vom Drüsenfeld zum lateralen, convexen Rand der Drüse, als Dicke ihren grössten ventrodorsalen Durchmesser. Auch bei der Bewerthung dieser Maasse ist dem offenbar sehr wechselnden Erhaltungszustand der Drüsen Rechnung zu tragen. Bei einzelnen Objecten erscheinen die Mammarydrüsen stark abgeplattet, bei anderen wieder ist ihre Höhe oder Länge verkürzt, bei entsprechender Vergrösserung ihrer Dicke. Bisweilen ergeben auch die beiden Mammarydrüsen des gleichen Stückes, obwohl sie ihrem gesammten Habitus nach immer ungefähr die gleiche Ausbildung zeigen, recht verschiedene Maasse. Nichtsdestoweniger ist allemal die allgemeine Höhe der Mammarydrüsenentfaltung aus diesen Zahlen gut zu erkennen. Weil es zur Charakterisirung genügt, habe ich immer nur die an der rechten Mammarydrüse gewonnenen Maasse in der Tabelle eingetragen.

Wie die dritte Längsspalte der Tabelle lehrt, besitzen 18 der untersuchten Bauchhautstücke eine Bruttasche, also alle mit Ausnahme von Object H (No. 1 der Tabelle), das, wie schon KLAATSCH bemerkt, nach den geringen Dimensionen seiner Mammarydrüsen zu schliessen, offenbar von einem ganz jugendlichen Weibchen stammt. Die Haut des Bruttaschenfeldes zeigt hier die gleiche Beschaffenheit wie das übrige Bauchintegument, nur dass sie natürlich durch das Fehlen der Hautmuskulatur charakterisirt ist. Taschenbildungen sind nicht wahrzunehmen.

Alle anderen Objecte dagegen entsprechen durch den Besitz eines Incubatoriums dem Berichte SEMON's (1894), dass die von ihm gesammelten *Echidna*-Weibchen die Bruttasche „in allen Phasen ihres Auftretens, Bestehens und Verstreichens“ erkennen liessen. Demgemäss lassen sie sich in 3 Gruppen anordnen, von denen die erste No. 2—16, die zweite No. 17 und 18, die dritte No. 19 der Tabelle umfasst. Die erste, durch weitaus die meisten Stücke repräsentirte Gruppe veranschaulicht die Entstehung der Bruttasche beim erwachsenen Weibchen, Gruppe II zeigt das Incubatorium auf der Höhe seiner Entfaltung, Object K (No. 19) endlich liefert als einziger Vertreter der Gruppe III ein Beispiel für die Rückbildung der Bruttasche. In den Dimensionen seines Incubatoriums ähnelt dieses Object durchaus manchen Stücken der Gruppe I. Für seine richtige Zuordnung ist jedoch ein unzweideutiges Kriterium vorhanden: der Entwicklungsstand seiner Mammarydrüsen. Wie seit SEMON bekannt, ist das Säugegeschäft bei *Echidna* nicht beendet, wenn das Junge aus dem Incubatorium entlassen wird. Mit der Involution der Bruttasche ist daher nicht gleichzeitig auch die Rückbildung der Mammarydrüsen verbunden; sie zeigen vielmehr gerade um diese Zeit ihre stärkste Entfaltung. Die vorletzte Längsspalte der Tabelle liefert dafür den zahlenmässigen Beweis.

Die Feststellung, dass ich bei allen 18 Objecten ein Incubatorium und nichts als ein solches finde, auch da, wo KLAATSCH an seiner Stelle das Vorhandensein zweier oder nur einer einzigen Mammarytasche beschreibt, trifft bereits den Kernpunkt der ganzen Mammarytaschenfrage: die „Mammarytaschen“ KLAATSCH's können danach nur Bildungen darstellen, in denen ich die Bruttasche selbst oder Theile von ihr erkenne.

Dass wir beide die gleichen Bildungen in so verschiedener Weise deuten, hat seinen Grund darin, daß KLAATSCH seiner Beschreibung der Bauchhautstücke den Befund zu Grunde legt, den sie zur Zeit darbieten, ohne ihrer Deformirung Rechnung zu tragen. Unter der Deformirung hat aber jeweils das Incubatorium, als der besonders zur Druckverunstaltung disponirte Theil der Objecte, am meisten gelitten. Daher ist es fast immer entstellt und bisweilen soweit unkenntlich geworden, dass es erst nach Reposition der verlagerten Theile wieder in Erscheinung tritt.

Ich möchte die Art der Deformationen, die die Bauchhautstücke betroffen haben, zunächst an der Hand einiger Schemata erläutern und dabei von Objecten mit völlig ausgebildeter Bruttasche ausgehen. Textfig. 1 und 2 stellen unter Beiseitelassung der Drüsenfelder und Mammardrüsen Querschnitte durch ein Incubatorium dar, das sich, wie etwa Object Y (No. 17 der Tabelle), im Stadium der „höchsten Vollendung“ (KLAATSCH) befindet. Von den Bildern giebt Textfig. 2 das zur Zeit thatsächlich vorliegende, Textfig. 1 das reconstruirte Verhalten wieder. Dass letzteres dem normalen Zustand entspricht, unterliegt wohl keinem Zweifel. Eine Bruttasche in dem durch einen in dorsoventraler Richtung (Pfeil *a*) wirkenden Druck com-

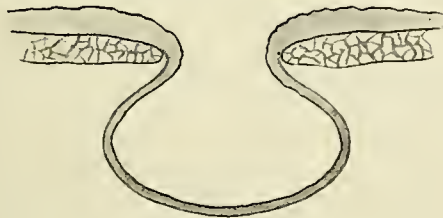


Fig. 1.

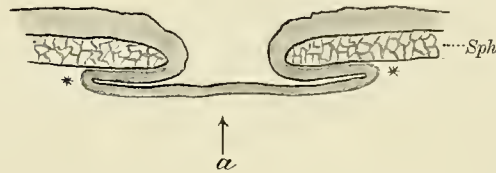


Fig. 2.

Fig. 1. Querschnitt durch eine vollentwickelte Bruttasche.

Fig. 2. Querschnitt durch eine vollentwickelte, aber deformierte Bruttasche. — *Sph* Sphincter incubatorii.

primierten Zustande der Fig. 2 würde überhaupt nicht als Behälter für das Ei oder für das Junge dienen können. Wie Textfig. 2 zugleich lehrt, wird die voll entfaltete Bruttasche durch die Zusammendrückung nicht so weit entstellt, dass ihr der Charakter als Incubatorium verloren geht. Auch pflegen dabei keine Verfaltungen aufzutreten, die die Existenz von Mammartaschen vortäuschen könnten. So erklärt sich die Angabe von KLAATSCH, dass bei den Stücken mit voll entwickelter Bruttasche die paarige Entstehung des Incubatoriums aus den Mammartaschen nicht mehr zu erkennen ist. Die Objecte der Gruppe II (No. 17 und 18) weisen daher auch nach KLAATSCH keine Mammartaschen auf.

Anders liegt die Sache bei den Stücken der Gruppe I¹⁾. Hier, wo die Bruttasche noch nicht die Entfaltung erreicht hat, wie in Gruppe II, werden die Druckwirkungen sich in differenter Weise äussern. Zur Erläuterung stelle ich zunächst wieder einen schematischen Querschnitt voran, der dem reconstruirten normalen Zustande etwa der Objecte V, Z, III und IV (No. 7, 9—11) entsprechen könnte (Textfig. 3). Der Querschnitt zeigt, dass sich die schwächere Entfaltung des Incubatoriums nicht nur in seiner geringeren Tiefe äussert, sondern auch in einer bedeutenderen Weite des Bruttascheneinganges: sein Querdurchmesser (*aa*) kommt infolgedessen dem Querdurchmesser der Bruttasche selbst (*bb*) an Länge mindestens gleich, ein Verhalten, dessen Bedeutung später noch zu besprechen sein wird.

Erfolgt jetzt wieder eine Abplattung in dorsoventralen Richtung (Pfeil *a*), so wird daraus etwa der in Textfig. 4 wiedergegebene Zustand resultiren. Infolge der Weite des Bruttascheneinganges und der geringeren Ausmessungen des Incubatoriums selbst ist es nicht möglich, dass sich die Bruttaschenhaut jederseits unterhalb des Sphincterquerschnittes fängt (vgl. Textfig. 2**) und demgemäss den Taschenzustand bei der Zusammendrückung fixirt. Die Mitte der Bruttasche wird sich vielmehr zusammenfallen, dadurch vorwölben und auf diese Weise einen medianen Längswall („Mittelwulst“, KLAATSCH) bilden. Dieser zerlegt das Incubatorium in 2 Abteilungen, deren laterale Ränder die Bruttaschenfalten darstellen. (Vgl. KLAATSCH

1) Mit Gruppe III brauchen wir uns hier nicht näher zu beschäftigen. Sie wird in meinem Material nur durch das einzige Object K (No. 19) vertreten und KLAATSCH erwähnt bei seiner Beschreibung dieses Stückes nichts von Mammartaschen. Ich habe selbstverständlich keine derartigen Taschenbildungen daran gefunden.

Taf. XV, Fig. 16.) Wer diesen Zustand als normal ansieht, wird also „in dem sogenannten Marsupium die Mammartaschen wiederfinden“, die beide „zur Herstellung eines Brutbehälters zusammenwirken“ (Object A, O, V, N, D, KLAATSCH). — Ist die Bruttasche noch schwächer ausgebildet, hat sie sich noch nicht so weit entfaltet, als es das Schema der Textfig. 3 zeigt, so wird sich der durch die Aufwölbung des

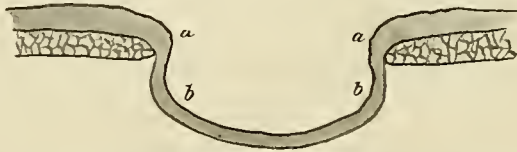


Fig. 3.

Fig. 3. Querschnitt durch eine noch nicht zu voller Entfaltung gelangte Bruttasche.



Fig. 4.

Fig. 4. Dieselbe Bruttasche wie in Textfig. 3, aber in deformiertem Zustande (Querschnitt).

Bruttascheninneren entstehende Mittelwall ganz zur Höhe der umgebenden Bauchhaut erheben können (Textfig. 5) und damit das Incubatorium scheinbar ganz verschwinden. Dieses wird dann zwei getrennten Längsrinnen Platz machen, deren laterale Ränder natürlich gleichfalls an die Bruttaschenfalten geknüpft sind und demgemäß infolge des caudal stärker ausgeprägten Sphincterschlusses cranial di-, caudal convergiren. Solche Fälle können dann einen „Zustand zweier gesonderter Mammartaschen“ vortäuschen, während es sich thatsächlich nur um die Deformation eines schwach ausgeprägten Incubatoriums handelt (Object E, Taf. XV, Fig. 9, KLAATSCH). — Wiederum verschieden wird sich die Missbildung einer Bruttasche von der Art der in Textfig. 3 gezeichneten gestalten, wenn ihre Kompression nicht



Fig. 5.

Fig. 5. Querschnitt durch eine im Beginn der Entwicklung begriffene, deformierte Bruttasche.



Fig. 6.

Fig. 6. Durch schiefen Druck (Pfeil b) deformierte Bruttasche des Stadiums der Textfig. 3 (Querschnitt).

in genau dorsoventraler, sondern in schiefer Richtung erfolgt. Würde der Druck beispielsweise von links her einwirken (Textfig. 6, Pfeil b), so würde die linke Bruttaschenfalte dadurch ganz zum Verstreichen gebracht und das Incubatorium in Gestalt einer Hautduplicatur unter den rechten Randwall der Bruttasche verlagert werden, wie es Textfig. 6 veranschaulicht. Das Umgekehrte würde bei schief von rechts her erfolgendem Druck eintreten. Wird in einem solchen Falle die Deformation verkannt, so kann der äussere Befund allein den Anschein erwecken, als ob nur eine Mammartasche vorhanden sei und „zur Herstellung eines Brutbehälters genüge“ (Object Z, Taf. XV, Fig. 10, KLAATSCH).

Die soeben geschilderten Deformationstypen stellen nun keineswegs bloss Constructionen dar, Versuche, überall eine Bruttasche zurecht zu schematisiren, auch dort, wo sie sich an den Bauchhautstücken nicht ohne weiteres erkennen lässt, sondern existiren in Wirklichkeit.

Der Nachweis hierfür wird dadurch erbracht, dass sich die Deformirung, der die Bauchhautstücke ausgesetzt waren, nicht nur im Unkenntlichwerden der Bruttasche, sondern vielfach auch in einer Verlagerung der Mammarydrüsen äussert. Diese ist aber stets leicht und sicher zu constatiren, da die normalen, charakteristischen Lageverhältnisse der Mammarydrüsen seit OWEN, ihrem Entdecker, genau bekannt sind. Ich schildere sie im Folgenden mit den eigenen Worten KLAATSCH's und verweise dazu auf Fig. 1, Taf. XXXVI, die das Gesagte gut illustriert: „Die Drüse stellt ein ovoides Gebilde dar, welches vom Drüsen-

felde aus sich mit einem schmalen Stiel anhebt und sich dann sehr stark verbreitet (Fig. 1 *Gl. mamm.*). Die Mündungspartie ist immer medial, der Drüsenkörper lateral gelagert. Dieser schiebt sich so zwischen Bauchhautmuskel und tiefe Bauchmusculatur ein, dass wir an ihm eine vordere laterale und eine hintere mediale Fläche unterscheiden können. Lateral haben wir einen convexen Rand Allen Objecten gemeinsam ist das Verhalten der Drüsen und des Drüsenfeldes zum Bauchhautmuskel Nach der Seite zu weichen die Muskelfaserzüge in weitem Bogen auseinander und decken hier die vordere laterale Fläche der Mammarydrüsen.“

Diese laterale Ausbreitung des Mammarydrüsenkörpers dorsal von den Randbündeln des Sphincter incubatorii ist ein völlig constantes Merkmal. Sie beginnt sich schon während der Entwicklung der Mammarydrüsen auszubilden (BRESSLAU 1907, Taf. XXIX, Fig. 11) und kann daher als einfaches topographisches Kriterium zur Beurtheilung normaler oder abnormer Lageverhältnisse dienen.

Wie steht es nun in dieser Beziehung mit den hier zur Untersuchung vorliegenden Bauchhautstücken?

Als Antwort folge die genauere Beschreibung von Object Z (No. 9 der Tabelle), bei dem nach KLAATSCH ausschliesslich die rechte Mammarytasche als Brutbehälter functioniren soll, ein Fall „von der allergrössten Bedeutung“, der „alle Zweifel an der Exactheit der OWEN'schen Beobachtung hinfällig“¹⁾ macht. Fig. 2 der Taf. XXXVI zeigt die Ventralansicht dieses Bauchhautstückes in ihrem jetzigen Zustande (Photogramm in natürlicher Grösse, vgl. dazu KLAATSCH's Fig. 10, Taf. XV). Wie man sieht, liegt hier das linke Drüsenfeld (*Dr*) ganz frei zu Tage, während das rechte in einer tiefen, in charakteristischer Weise von cranial und lateral nach caudal und medial verlaufenden Falte verborgen ist, der rechten Mammarytasche KLAATSCH's.

Liegen hier nun normale Verhältnisse vor? Um dies zu erfahren, drehen wir das Stück, ohne sonst an ihm irgend etwas zu verändern, um und betrachten seine den freipräparirten Sphincter incubatorii und die Mammarydrüsen zeigende Kehrseite (Fig. 3, Taf. XXXVI). Alsdann stellt sich heraus, dass zwar die rechte Mammarydrüse annähernd normal gelegen ist, die linke (*Gl. mamm.*) aber nicht. Während bei der rechten Mammarydrüse der convexe Rand in normaler Weise lateralwärts gerichtet ist, schaut er bei der linken medianwärts. Während rechts die Ventralfläche der Drüse dem Sphincter incubatorii anliegt, ruht links der ganze Drüsenkörper auf dem hautmuskelfreien Bruttaschenfelde. Die linke Mammarydrüse ist also aus ihrer ursprünglichen Lage unterhalb der lateralen Randbündel des Bruttaschenschliessmuskels um fast 180° medialwärts herumgeklappt worden, wobei ihr zum Drüsenfeld ziehender Stiel als Drehpunkt diente. Es ist dies der Typus des vorhin am Beispiel der Textfig. 6 erläuterten Deformationsfalles, der somit nicht bloss eine schematische Construction bedeutet!

Wie sieht nun das Stück aus, wenn man die linke Mammarydrüse wieder in ihre normale Lage zurückbringt und also den regulären Situs, den Tafelfig. 1 veranschaulicht, wieder herstellt. Das Object liefert damit die Probe auf das Exempel. Sowie man den Drüsenkörper lateralwärts herumklappt, verlässt die durch den schief von links her wirkenden Druck nach rechts verlagerte Hautduplicatur der angeblichen rechten Mammarytasche ihre asymmetrische Lage. Betrachtet man jetzt die Ventralansicht (Fig. 4, Taf. XXXVI), so zeigt sich, dass damit die „rechte Mammarytasche“ als solche verschwunden ist und sich in ein ganz symmetrisches und bereits relativ geräumiges Incubatorium verwandelt hat.

Was ich an diesem Stück des Näheren ausgeführt habe, gilt mutatis mutandis auch für alle übrigen Objecte. Immer lässt sich ihr jetziger Zustand mit Sicherheit auf den einen oder den anderen der vorhin erörterten Deformationsfälle zurückführen. Ueberall handelt es sich nur um mehr oder weniger unvollständig entwickelte Bruttaschen; die vermeintlichen Mammarytaschen aber existiren nicht.

1) Im Original gesperrt.

Verhalten der Drüsenfelder im fertigen Zustande.

Wie schon KLAATSCH angegeben hat, zeigen die Drüsenfelder bei den vorliegenden Bauchhautstücken ein sehr wechselvolles Bild. Neben flachen Drüsenfeldern, die ganz im Niveau der Bruttaschenhaut liegen, finden sich solche, die deutlich erhaben, und andere, die mehr oder minder tief eingezogen sind (vgl. die drittletzte Längsspalte der Tabelle p. 633). Die Einziehung erscheint bei einzelnen Objecten nicht nur als „eine leichte Vertiefung“, wie KLAATSCH angiebt, sondern als eine sehr deutliche Grube (Textfig. 8).

Die Erhebung des Drüsenfeldes fällt nach KLAATSCH keineswegs mit einer besonders voluminösen Entfaltung der Bruttasche zusammen. Vielmehr findet er „diese Anfänge einer Zitzenbildung“ gerade an Objecten, „welche offenbar der jedesmal zwischen den Brunstperioden sich vollziehenden Rückbildung des Beutels entgegengehen“ (Object K, No. 19). Dass sich die starke Ausprägung der „Zitzen“ mit der Vergrößerung der Drüsen combinirt, ist ihm ein wichtiges Zusammentreffen, geeignet, einen Hinweis auf die physiologische Bedeutung dieser „Warzen“ zu liefern. Da bei *Echidna* das aus dem Incubatorium entlassene Junge von der Mutter zunächst noch eine Zeitlang gesäugt wird, unterliege es keinem Zweifel, „dass mit dieser Brutpflege die starke Erhebung der Warzen zusammenhängt, womit ja auch gut der gleichzeitig rudimentäre Charakter des Beutels stimmt. Zu einem ‚Ansaugen‘ wird es freilich nicht kommen, aber immerhin wird die Thätigkeit des Jungen beim Sauggeschäft den Factor darstellen, der die Anfänge von Zitzenbildungen hervorgehen lässt.“

Hierzu habe ich zu bemerken, daß allerdings keinerlei Zusammenhang zwischen der Erhebung der Drüsenfelder und der Entfaltung der Bruttasche besteht; ebensowenig aber finde ich eine Beziehung dieser Erhebungen zu dem Ausbildungsgrade der Mammardrüsen. Object III (No. 10 der Tabelle) zeigt beispielsweise schön erhabene Drüsenfelder bei relativ mässig entwickelten Mammardrüsen. Die Erhebungen geben hier denen von Object K kaum etwas nach, obwohl sich die Drüsenmassen wie $29 \times 17 \times 8$ zu $55 \times 25 \times 15$ mm verhalten.

Dazu kommt, dass sich bei einer ganzen Anzahl der Bauchhautstücke (Object V, Z, D, Y) die zusammengehörigen Drüsenfelder verschieden darstellen und gleichzeitig zwei Zustände, auf der einen Seite den eingezogenen, auf der anderen den flachen bis erhabenen, präsentiren. HECK (1908) beobachtete ferner im Berliner zoologischen Garten an einem säugenden *Echidna*-Weibchen, dessen Incubatorium sich auf etwa dem gleichen Stadium wie bei Object K befand, dass die für gewöhnlich warzenförmig erhobenen Drüsenfelder sich plötzlich gleichsam zu tiefen Gruben einstülpten, wenn man das Tier an den Hinterbeinen hochhob. Dadurch wird bewiesen, dass die Niveauverhältnisse der Drüsenfelder bei demselben Object vielfachem Wechsel unterworfen sein können, in morphologischer Hinsicht also ohne Belang sind. Das „warzenförmig erhabene“ Drüsenfeld bedeutet demnach dem flachen oder eingezogenen Drüsenfeld gegenüber keineswegs einen Entwicklungsfortschritt. Alle drei Niveaustände, Erhebung, Einziehung und flache Ausbreitung, sind vielmehr gleichmässig durch gewisse Strukturverhältnisse der Drüsenfelder selbst bedingt, die diesen von Anfang an eigen sind.

Es handelt sich hierbei um die stark entwickelte glatte Musculatur im Bereiche der Drüsenfelder und des übrigen Bruttascheninteguments, die GEGENBAUR (1886) zuerst erkannt und beschrieben hat. Auch KLAATSCH gedenkt ihrer ausdrücklich bei Besprechung seiner Textfig. 2 (reproducirt in Textfig. 7), aus der die enorme Entfaltung der glatten Musculatur leicht ersichtlich ist. Die meisten Muskelzüge findet KLAATSCH der Oberfläche parallel angeordnet; zum Theil ziehen sie zwischen den Drüsen in transversaler Richtung

zur Körperlängsaxe, zum Theil aber, und zwar gerade in den tieferen Schichten, bilden sie ein annähernd longitudinales System, das in sehr viele kleine Bündel aufgelöst ist. Das Bild (Textfig. 7) zeigt ferner, dass das Drüsenfeld deutlich erhoben ist, obwohl das *Echidna*-Weibchen (Object B), von dem der Querschnitt stammt (vgl. KLAATSCH, Fig. 16, Taf. XV), nach der Entwicklung seiner Bruttasche und Mammarydrüsen

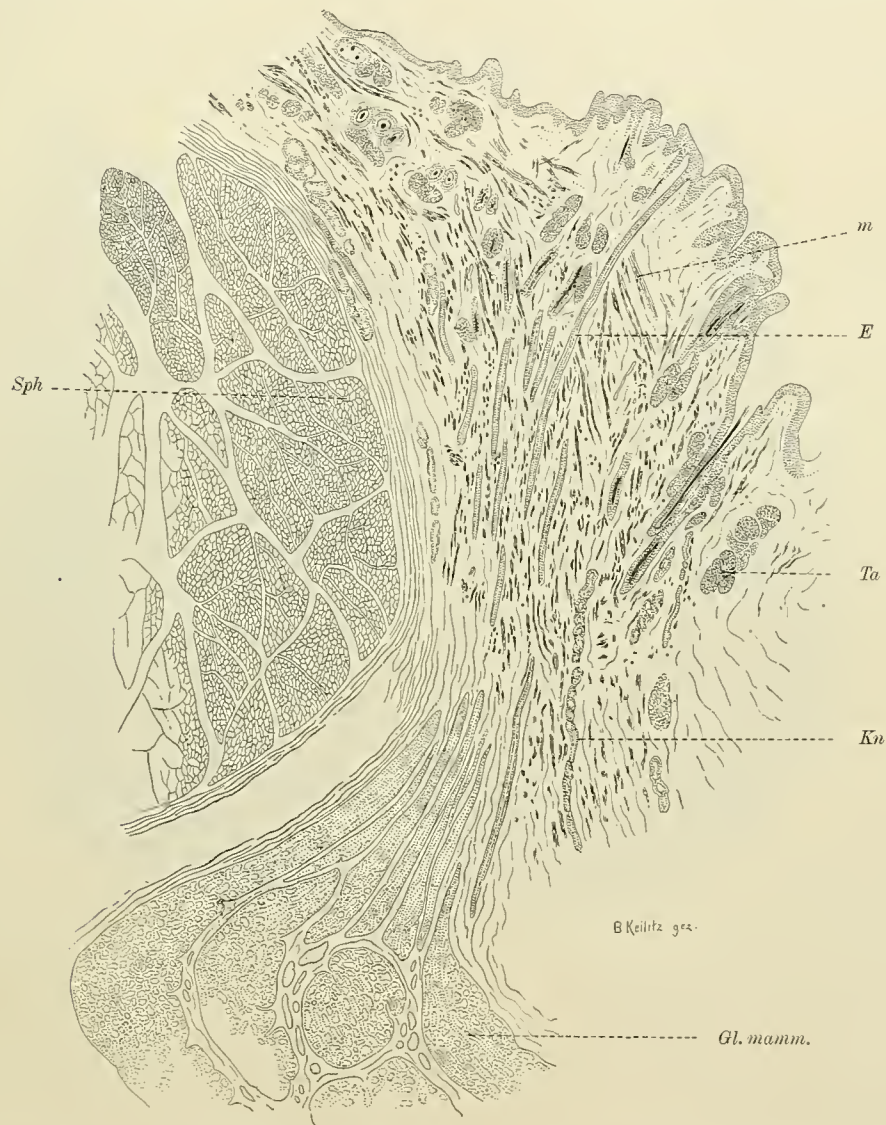


Fig. 7. Querschnitt des Drüsenfeldes von *Echidna*, Object B. — *Gl. mamm.* Mammarydrüse, *E* Ausführungsgang, *Ta* Talgdrüsen, *Kn* Knäueldrüsen, *m* glatte Musculatur, *Sph* Sphincter incubatorii. Schwache Vergrößerung (nach KLAATSCH, 1895, Textfig. 2).

zu urtheilen, sich noch keineswegs auf der Höhe des Brutgeschäftes befand. Zugleich lässt sich aus dem Bilde entnehmen, dass das Drüsenfeld seine Erhebung dem mächtigen Polster glatter Muskelfasern verdankt, die, mit reichen Bindegewebszügen untermischt, hier die Cutis durchziehen. Dies bestätigten auch die Querschnitte selbst, die ich mir von Object B, dessen Stücke sich erfreulicherweise unter dem mir zugegangenen Materiale befanden, anfertigen konnte.

Den umgekehrten Fall illustriert Textfig. 8, ein Querschnitt durch die Gegend des linken Drüsenfeldes von Object IV (No. 11 der Tabelle), auf dessen tiefe, grubenförmige Einziehung ich schon oben hingewiesen habe. Die Ursache der Einziehung des Drüsenfeldes und eines Theiles des medial sich daran anschliessenden Bruttaschenhautabschnittes tritt aus der Figur klar zu Tage: die unterhalb der Grube gelegenen, in regelmässig concentrischer Anordnung verlaufenden Bogenzüge der glatten Musculatur beweisen, dass ihre Contraction die Einziehung hervorgerufen hat. Eine artificielle Einfaltung des Drüsenfeldes ist nach der Art des Muskelfaserverlaufes so gut wie ausgeschlossen.



Fig. 8. Querschnitt des Drüsenfeldes von *Echidna*, Object IV. — *Gl. mamm.* Mammarydrüse, *Dr* Drüsenfeld, *Sph* Sphincter incubatorii, *Sph. acc.* accessorische Sphincterbündel.

So finden die verschiedenen Niveauverhältnisse der Drüsenfelder eine denkbar einfache Erklärung. Je nach der Thätigkeit der glatten Muskelfasern, mit denen sie ausgestattet sind, werden sie erhoben, flach oder eingezogen sein und jeder dieser drei Zustände wird, wenn die Umstände es erfordern, durch einen der beiden anderen abgelöst werden können. Daneben ist zu berücksichtigen, dass eventuell die Anschwellung des Mammarydrüsenkörpers zur Vorwölbung der Drüsenfelder beiträgt, oder dass umgekehrt vermöge der lateralen Fixirung der Mammarydrüsenschläuche dorsal von den Randbündeln des Sphincter incubatorii das Drüsenfeld directen Zugwirkungen ausgesetzt sein kann (vgl. BRESSLAU 1907, p. 498, 499).

Es ist demnach gänzlich ausgeschlossen, den Niveauverhältnissen der Drüsenfelder irgend welche morphologische Bedeutung beizumessen. Weder wäre es möglich, in den grubenförmig eingesenkten Drüsenfeldern Mammarytaschen zu erblicken, falls man etwa den Versuch machen wollte, die Mammarytaschentheorie auf dieser Basis zu retten, noch kann man die Erhebung der Drüsenfelder einem Erfolg der Brutpflege

zuschreiben. Auch die Annahme, als seien die Anfänge der Zitzenbildung auf die Saugthätigkeit der Jungen zurückzuführen, lässt sich auf dieser Basis nicht begründen. So ansprechend die Vorstellung auch erscheint, dass sich die Zitze in Anpassung an den Mund des saugenden Jungen geformt habe (GEGENBAUR), in den tatsächlichen Verhältnissen findet sie keine Stütze, weder bei *Echidna* noch bei den Marsupialiern, wie schon hier bemerkt sein mag.

Wir müssen zum Schlusse dieses Kapitels noch einmal auf Textfig. 8 verweisen, da sie eine bemerkenswerthe, bisher noch nicht beschriebene Erscheinung zeigt. Man erkennt links den Querschnitt des Sphincter incubatorii (*Sph*), daneben nach rechts anschliessend die Mammarydrüsen-schläuche (*Gl. mamm.*) und ihre zur Oberfläche (*Dr*) aufsteigenden Ausführungsgänge. Ausserdem aber finden sich in dem am weitesten lateral (links) gelegenen Bereich der Mammarygänge noch 3 weitere, allerdings sehr geringfügig entwickelte Muskelquerschnitte (*Sph. acc.*), die also schwachen Faserzügen des Hautmuskels entsprechen, welche sich zwischen die Ausführungsgänge der Mammarydrüsen einzwängen.

Wir haben es hier allem Anschein nach mit einer Muskelvarietät zu thun, die vielleicht nicht ganz selten ist. In der Regel bleibt das Gebiet der Mammarydrüsen gänzlich von den Fasern des Panniculus carnosus verschont, wie z. B. Textfig. 7 vom Object B lehrt. Die Grenzbündel des Hautmuskels umranden für gewöhnlich nur das Bruttaschenfeld, ohne auch in dessen Bereich überzugreifen. Indessen habe ich ausser bei Object IV, von dem Textfig. 8 stammt, noch bei einigen anderen Bauchhautstücken Spuren von Faserzügen beobachtet — allerdings nicht auf Querschnitten, sondern bei makroskopischer Betrachtung des freipräparirten Sphincter incubatorii — die scheinbar in den Mammarydrüsenstiel eintreten. Ganz sicher konnte ich dies für die rechte Mammarydrüse von Object III feststellen, so dass ich diesen Befund auch in der Tabelle (No. 10) vermerkt habe.

Ob das Vorkommen dieser aberranten Hautmuskelbündel functionell eine Bedeutung besitzt, möchte ich dahingestellt sein lassen. Denkbar ist jedenfalls, dass sie im Stande sind, die Niveaubeschaffenheit der Drüsenfelder mitzubeeinflussen. Wichtiger scheint mir ihre Bedeutung in theoretischer Hinsicht zu sein: für die Vorstellungen, die ich mir seiner Zeit über die ontogenetischen Beziehungen des Hautmuskels zu den am Platze der Drüsenfelder zuerst auftretenden Primäranlagen gebildet habe (1907). Indem die Primäranlagen zu der Zeit, wo sich bei den ausgeschlüpften Jungen der Verschluss der Leibeswand über der Nabelöffnung ausbildet, dem Vordringen der beiderseitigen, einander entgegenwachsenden Anlagen des Panniculus carnosus Einhalt gebieten, bewirken sie, dass dieser Bezirk der Bauchhaut hautmuskel-frei bleibt, schaffen sie also das spätere Bruttaschenfeld. Entsprechend dieser Annahme könnte man in den jetzt beobachteten Verhältnissen gewissermaassen vergebliche Versuche des Panniculus carnosus erblicken, das mechanische Hinderniss, das die Drüsenfelder seiner Ausbreitung entgegensetzen, zu überwinden und sich, wie bei *Ornithorhynchus*, auch auf das Gebiet des Bruttaschenfeldes auszudehnen. Nicht zulässig dagegen erscheint mir die Auffassung, als lägen hier Rudimente von Theilen des Hautmuskels vor, die ursprünglich auch den jetzt von ihnen verschonten Bezirk des Bruttaschenfeldes bestrichen hätten. Im Falle regressiver Variation hätten die Rudimente sich eher während der Entwicklung des Panniculus carnosus bei den Jungen zeigen müssen, — was nicht der Fall war —, als bei den erwachsenen Thieren.

Die Bruttasche des erwachsenen Echidna-Weibchens und die Ursachen ihrer periodischen Ausbildung.

Schon 1907 habe ich darauf hingewiesen, dass der Mammarapparat bei den Monotremen in höherem Maasse als bei den übrigen Säugethieren eine in beiden Geschlechtern gleichmässige Ausbildung zeigt. Männchen und Weibchen sind mit Mammarydrüsen ausgestattet, die ungefähr die gleichen Dimensionen aufweisen, bei beiden Geschlechtern ist ferner die zum Mammarapparat in Beziehung stehende Hautmusculatur der Ventralseite in der gleichen Weise ausgebildet. Dementsprechend besitzt, wie RUGES schöne Abbildung (1895, Fig. 5, p. 85) beweist, das Männchen von *Echidna* gleich dem Weibchen einen Sphincter incubatorii und ein von diesem umrandetes Bruttaschenfeld. Nur darin besteht ein Unterschied, dass bei den erwachsenen Männchen die Bruttasche selbst nicht mehr zur Ausbildung gelangt, obwohl sie in frühen Entwicklungsstadien angelegt wird.

Eine grössere Bedeutung kommt diesem Unterschied indessen nicht zu. Er beweist vielmehr nur, dass sich die Männchen von *Echidna* heutigen Tages nicht mehr an der Brutpflege betheiligen — entsprechend der Thatsache, dass auch die nicht lactirenden Weibchen kein Incubatorium besitzen. Es legt dies den Schluss nahe, dass die jeweilige Einsenkung des Incubatoriums lediglich einen functionell bedingten Zustand des morphologisch in beiden Geschlechtern gleich gestalteten Bruttaschenfeldes darstellt. Im Verlauf der Ontogenie steht das Bruttaschenfeld infolge 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 Anlage des Incubatoriums erscheinenden Vertiefung des Bruttaschenfeldes. Späterhin stellen sich die zur Ausbildung der Bruttasche nothwendigen physiologischen Verhältnisse nur noch bei den Weibchen während der Trächtigkeitsperioden wieder ein.

Für diese Deductionen lassen sich jetzt, nach Untersuchung der Verhältnisse bei den erwachsenen *Echidna*-Weibchen weitere Beweise erbringen.

Durchmustert man die stattliche Reihe der von SEMON gesammelten Bauchhautstücke, so wird man leicht gewahr, dass sich die Haut des Bruttaschenfeldes in ganz bestimmter Weise von dem Integument der Umgebung unterscheidet. Noch nicht ausgeprägt ist diese Differenz bei Object H (No. 1 der Tabelle), bei dem auch kein Incubatorium vorhanden ist. Um so deutlicher tritt sie dagegen bei den folgenden Objecten zu Tage, die, der Gruppe I angehörig, die allmähliche Bildung der Bruttasche vor Augen führen. Man bemerkt zunächst, dass bei ihnen die Bruttaschenhaut sehr viel stärker gerunzelt ist als das übrige Integument (vgl. besonders Object O, No. 6), und dass die Falten und Runzeln anfangs relativ dicht bei einander stehen. Bei anderen Objecten kommt dann eine Auflockerung der Haut des Incubatoriums hinzu, die dadurch wesentlich an Dicke verliert. Mit zunehmender Vertiefung der Bruttasche wird das sie auskleidende Integument immer dünner, ein Theil der Runzeln verstreicht, so dass sich zwischen die noch übrig bleibenden Runzeln kleine Strecken glatter, schlaffer Haut einschieben. Zugleich werden dadurch die Abstände zwischen den einzelnen Haaren der Bruttaschenhaut erheblich vergrössert. Auch an Dehnbarkeit nimmt sie beträchtlich zu, wie KLAATSCH hervorhebt.

Diese Unterschiede erreichen in der Gruppe II, bei den Bauchhautstücken mit voll entfaltetem Incubatorium, ihr Maximum. Als Maass hierfür diene die Angabe, dass sowohl bei Object Y wie bei Object VIII (No. 17 und 18 der Tabelle) die Dicke der Bruttaschenhaut kaum ein Sechstel von der des umgebenden

Bauchintegumentes¹⁾ beträgt! Besonders bei Object VIII ist sie auffällig schlaff und dünn. Vergleicht man dies Bauchhautstück mit irgend einem anderen der Gruppe I, so wird ohne weiteres klar, dass die Bildung des Incubatoriums zum einen Theil durch eine beträchtliche Auflockerung und Verdünnung der Haut des Bruttaschenfeldes herbeigeführt wird, Prozesse, die selbstverständlich eine bedeutende Vergrößerung dieser Hautoberfläche bewirken.

Die gleichen Prozesse, aber in umgekehrter Reihenfolge, werden sich natürlich abspielen, wenn nach Beendigung der Brutpflege des Jungen im Incubatorium dieses wieder zurückgebildet wird. Als Beispiel dafür dient Object K (No. 19), dessen Bruttaschenhaut — wenn auch noch dünner als das übrige Bauchintegument — im Vergleich zu Object VIII wieder bedeutend an Dicke zugenommen hat und durch ihre intensive Runzelung sehr an das Verhalten von Object O erinnert.

Die Vergrößerung der Hautoberfläche ist schon von GEGENBAUR (1886) als ursächliches Moment für die Entstehung — allerdings nicht des Incubatoriums —, sondern der Mammartaschen zur Discussion gestellt worden. Im Gegensatz zu der mit Recht für irrig erklärten Annahme OWEN's, die Taschenbildung käme durch bedeutenderes Wachstum des umgebenden Integumentes zu Stande, lässt GEGENBAUR die Haut des Mammartaschenbezirkes selbst ihre Oberfläche vergrößern, und zwar in Folge einer Wachsthums-thätigkeit der glatten Musculatur. „Denkt man jene Muskelzüge mit sich vergrößernden Elementen, also eine Volumzunahme der Muskelzellen, vielleicht auch begleitet von ihrer Vermehrung, etwa wie beides vom schwangeren Uterus bekannt ist, so wird die Folge eine Ausdehnung der betreffenden Hautfläche sein. Eine solche Fläche muss sich aber nothwendig krümmen, sobald sie im Zusammenhang mit anderem Integumente gegeben ist. Die Krümmung muss durch letzteren Umstand zugleich eine Concavität nach aussen herstellen, da der Rand jener Fläche beim Uebergange ins indifferentere Integument durch die wachsende Musculatur gleichfalls mitausgedehnt wird und sich folglich erheben muss“ (GEGENBAUR, 1886, p. 36).

Wie schon gesagt, suchte GEGENBAUR auf diese Weise lediglich die Bildung der angeblichen Mammartaschen zu erklären. Mit Recht konnte RUGE daher dagegen einwenden, dass die glatte Musculatur einen viel ausgedehnteren Hautbezirk bestreicht als bloss die Gegend dieser Mammartaschen. „Die Art der Ausdehnung der Muskelzellenbündel über die Dorsalfäche des Panniculus carnosus und über den ganzen Beutelbezirk ist der Annahme nicht günstig, dass nur die Mammartaschen dieser Musculatur ihre Entstehung verdanken; denn der Brutbeutel erfreut sich gleicher, wenn nicht engerer Beziehungen zu letzterer. Es ist ebenso möglich, dass das gesammte Beutelfeld durch die Muskellage vertieft werde; nach Maassgabe der kopfwärts weit ausgedehnten Züge indessen wird es sicher, dass die Function damit nicht erledigt sein könne“ (RUGE, 1895, p. 123).

Ueber die functionelle Bedeutung dieser proximal vom Bruttaschenfeld ausgebildeten Bündel glatter Musculatur vermag ich ebensowenig etwas auszusagen wie RUGE; ich habe auch nicht weiter untersucht, wieweit sie sich beim erwachsenen Thier (RUGE's und meine Beobachtungen beziehen sich bloss auf Bruttaschenjunge) ausdehnen. Wohl aber glaube ich, dass jetzt GEGENBAUR's und RUGE's Vorstellungen, mit einander combinirt, eine gute Erklärung für die Oberflächenzunahme der Bruttaschenhaut und damit auch für das Zustandekommen des Incubatoriums liefern. Auch KLAATSCH (1895, p. 177) hat auf die wichtige Rolle, die der glatten Musculatur des Bruttaschenintegumentes zukommt, mehrfach hingewiesen. Lehrreich erscheint mir besonders GEGENBAUR's Hinweis auf die Volumzunahme der glatten Musculatur beim schwangeren Uterus als Analogon zu den Vorgängen bei der Bruttaschenevolution. Die von mir schon betonte Abhängig-

1) Selbstverständlich wurde die Dicke der Hautmusculatur hierbei nicht mitgemessen.

keit der periodischen Neubildung des Incubatoriums von physiologischen, im Zusammenhang mit der Trächtigkeit sich einstellenden Momenten wird durch diesen Vergleich ins rechte Licht gesetzt.

Daneben ist jedoch noch ein zweiter, bisher von anderer Seite nicht beobachteter Vorgang bei der Bruttaschenbildung activ thätig. Er lässt sich aus den in der vierten Längsspalte der Tabelle auf p. 633 zusammengestellten Daten ablesen, die über die Dimensionen des Bruttaschenfeldes der einzelnen Bauchhautstücke Aufschluss geben.

Diese Daten lehren, dass die Grösse des Bruttaschenfeldes bei den Objecten 2—18 continuirlich abnimmt, sowohl was die Breite, als ganz besonders was die Länge anbelangt. Während die Breite des Bruttaschenfeldes bei den Objecten No. 2—14 der Tabelle 30 und mehr Millimeter beträgt, sinkt sie bei den folgenden Objecten (No. 15—18) unter 30 herab, eine Differenz, die ich auch in den Textfigg. 1 und 3 schematisch zur Anschauung gebracht habe. Viel deutlicher noch documentirt sich die Längenabnahme. Bei den Objecten 2—11 misst das Bruttaschenfeld in craniocaudaler Richtung 50 und mehr Millimeter, bei den Objecten 12—14 nur noch 40—44 mm, bei No. 15—19 endlich erreicht der Längendurchmesser noch nicht einmal 40 mm. Die geringste Länge, 32 mm, die Object Y, eines der Bauchhautstücke mit voll entfalteter Bruttasche, darbietet, beträgt nur etwa $\frac{3}{5}$ der Länge, die das Bruttaschenfeld bei den Objecten mit noch in Entwicklung begriffenem Incubatorium besitzt. Das Bruttaschenfeld erfährt also mit zunehmender Entfaltung von Incubatorium und Mammardrüsen eine continuirliche, recht bedeutende Verkleinerung seiner eigenen Dimensionen.

Es bedarf wohl keiner näheren Begründung, dass diese Erscheinung als der Ausdruck einer bestimmten Gesetzmässigkeit, nicht aber etwa als das Ergebniss einer zufälligen Combination individueller Verschiedenheiten der einzelnen Bauchhautstücke anzusehen ist. Selbstverständlich spiegelt sich in den Zahlen der Tabelle auch die individuelle Variabilität der Objecte wieder; sie stört aber den Eindruck der Gesetzmässigkeit eher, als daß sie ihn fördert. Wenn es beispielsweise nicht gelingt, die Objecte so anzuordnen, dass die Zahlen der 3., 4. und 7. Längsspalte der Tabelle wirkliche Reihen in auf- oder absteigendem Sinne ergeben, so ist hierfür gerade die individuelle Variation der Befunde verantwortlich. In ihr Bereich fällt es, dass sich unter den Objecten mit erst schwach entwickelter Bruttasche solche finden, deren Mammardrüsen bereits relativ bedeutende Grösse erreicht haben (Object E, O), oder umgekehrt solche, bei denen die geringe Entfaltung der Mammardrüsen nicht im Verhältniss zu der Ausbildung des Incubatoriums steht (Object Q). Wenn die Zahlen der Tabelle zu Schlüssen führen, so geschieht es trotz, nicht aber wegen dieser Variabilität.

Nach der unseren Messungen zu Grunde gelegten Definition ist das Bruttaschenfeld identisch mit der unpaaren medianen Muskellücke, die der Panniculus carnosus des Ameisenigels an seiner Ventralseite aufweist. Verkleinerung des Bruttaschenfeldes besagt demnach: Verkleinerung dieser Muskellücke, d. h. also Verkleinerung des Rahmens, mit dem der Sphincter incubatorii die Bruttasche umgiebt. Dieser Rahmen wird enger, während das Incubatorium sich entfaltet; dagegen erfährt die von ihm umschlossene Bruttaschenhaut selbst, wie wir gesehen hatten, gleichzeitig eine bedeutende Oberflächenvergrößerung. Wird schon letzterer Vorgang für sich allein eine Krümmung der Bruttaschenhaut herbeiführen, so muss diese Krümmung jetzt noch viel energischer sich einstellen, wo der Rahmen, in den die wachsende Hautfläche eingespannt ist, sich zusammenzieht. Dass diese Krümmung ihre Concavität nach aussen richtet, ist eine nothwendige Folge des Zusammenhanges der Bruttaschenhaut mit dem übrigen Integument (GEGENBAUR), zugleich auch der Fixirung der Mammardrüsen lateral unterhalb der Grenzbindel des Hautmuskels. Eine nach aussen convexe Krümmung, ein Prolaps dieser Hautfläche wird dadurch unmöglich gemacht. Als Erfolg ergibt sich die Entstehung einer Bruttasche.

Die Bildung des Incubatoriums wird also durch zwei verschiedene Reihen von Vorgängen herbeigeführt, die sich gegenseitig in ihrem Effect steigern. Veränderungen in der glatten Musculatur des Bruttaschenintegumentes bewirken eine Vergrößerung seiner Oberfläche, Veränderungen in der quergestreiften Hautmusculatur bewirken eine Verengerung des vom Sphincter incubatorii umrandeten Bruttaschenfeldes. Beide Reihen von Veränderungen verlaufen parallel mit der Entfaltung der Mammarydrüsen und fallen damit unter den Complex physiologischer Geschehnisse, die der Eintritt der Trächtigkeit und die nach neueren Anschauungen dadurch ausgelöste Bildung im Körper kreisender sog. Hormone zur Folge hat. Daraus erklärt sich die periodische Evolution und Involution des Incubatoriums auf der morphologischen Grundlage des einfachen, für gewöhnlich nicht eingesenkten, von den Bündeln des Sphincter incubatorii umschlossenen, in seinem proximalen Abschnitt jederseits die Mammarydrüsenmündungen tragenden Bruttaschenfeldes. Diese morphologische Grundlage ist auch bei den Männchen des Ameisenigels vorhanden. Die Ausbildung der Bruttasche selbst unterbleibt jedoch hier, weil der physiologische Anlass fehlt.

Literaturverzeichniss.

- 1898 BONNET, R., Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Physiologie. *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.*, Bd. VII, p. 937—976.
- 1907 BRESLAU, E., Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentaler. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethiere. I. Entwicklung und Ursprung des Mammarapparates von *Echidna*. SEMON, *Zool. Forschungsreisen*, Bd. IV (*Denkschr. d. Med.-naturwiss. Ges. Jena*, Bd. VII), p. 455—518, Taf. XXVIII—XXX, 14 Textfig.
- 1910 — Der Mammarapparat. (Entwicklung und Stammesgeschichte.) *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.*, Bd. XIX, p. 275—349.
- 1886 GEGENBAUR, C., Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen, Leipzig, W. Engelmann, 39 pp., 1 Taf.
- 1908 HECK, L., *Echidna*-Züchtung im Berliner Zoologischen Garten. *Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde-Berlin*, p. 187—189, 1 Textfig.
- 1895 KLAATSCH, H., Studien zur Geschichte der Mammarorgane. 1. Theil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen. SEMON, *Zool. Forschungsreisen*, Bd. II, p. 157—188, 3 Taf.
- 1895 RUGE, G., Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. *Ebenda*, p. 104—127, 1 Taf.
- 1894 SEMON, R., Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. *Ebenda*, p. 61—74, 8 Taf., 10 Textfig.

Tafel XXXVI.

Tafel XXXVI.

Alle Figuren nach photographischen Aufnahmen in natürlicher Grösse. *Dr* Drüsenfeld,
Gl. mamm. Mammarydrüse, *Sph* Sphincter incubatorii.

- Fig. 1. *Echidna* Object I (Nr. 2 der Tabelle p. 633), Ansicht der frei präparirten Dorsalseite des Bruttaschenfeldes; normaler Situs.
- „ 2. *Echidna* Object Z (Nr. 9 der Tabelle p. 633), Ventralansicht: scheinbare Ausbildung einer einzigen (rechten) Mammartasche; links das freiliegende Drüsenfeld.
- „ 3. Dasselbe Object, Dorsalansicht des Bruttaschenfeldes: die rechte Mammarydrüse liegt richtig, die linke verkehrt.
- „ 4. Dasselbe Object, Ventralansicht nach Herstellung des regelrechten Situs der Mammarydrüsen; Vorhandensein eines typischen Incubatoriums.
-

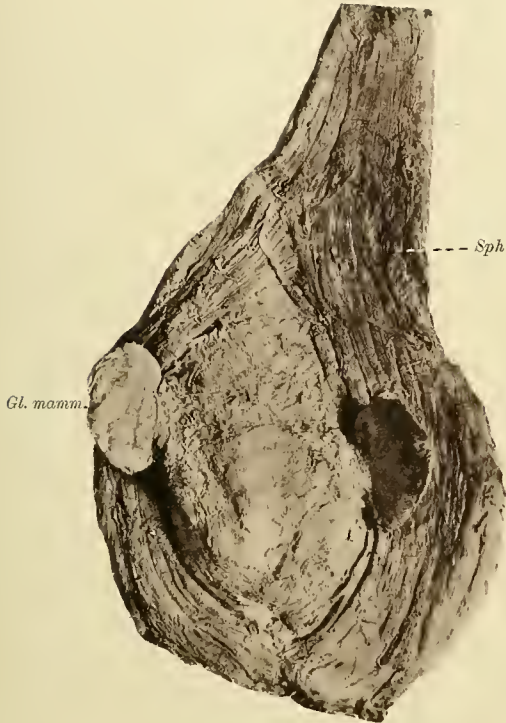


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

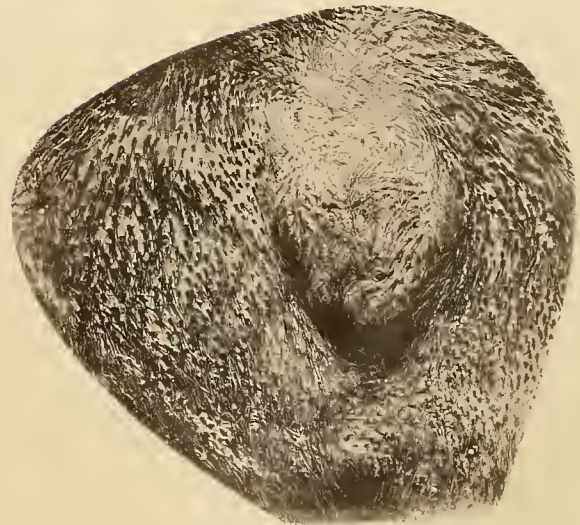


Fig. 4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1897-1912

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Bresslau Ernst

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentaler. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethiere. 627-646](#)