

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

Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethiere.

III. Entwicklung des Mammarapparates der Marsupialier, Insectivoren,
Nagethiere, Carnivoren und Wiederkäuer.

Von

Professor Dr. Ernst Bresslau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Strassburg.)

Mit Tafel XXXVII—XLVI und 122 Figuren im Text.

Alexander Goette

zum siebzigsten Geburtstage in Dankbarkeit.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	653
Beschreibender Theil	656
I. Marsupialia	656
Material und Untersuchungsmethoden	656
Didelphyidae	659
Gattung <i>Didelphys</i>	659
„ <i>Marmosa</i> und <i>Peramys</i>	668
Dasyuridae	672
Gattung <i>Dasyurus</i>	672
„ <i>Phascologale</i>	681
„ <i>Sminthopsis</i>	684
„ <i>Myrmecobius</i>	689
Peramelidae	691
Gattung <i>Perameles</i>	691
Phascolarctidae	703
Gattung <i>Phascolarctos</i> und <i>Phascalomys</i>	703
Phalangeridae	713
Gattung <i>Trichosurus</i>	714
„ <i>Phalanger</i>	725
„ <i>Petaurus</i>	726
„ <i>Acrobates</i>	729
„ <i>Tarsipes</i>	732
Macropodidae	733
Gattung <i>Aepyprymnus</i> , <i>Thylogale</i> und <i>Macropus</i>	734
Ueber die Ausbildung des Mammarapparates im männlichen Geschlecht und seine Beziehungen zur Anlage des Scrotums und zum Descensus testicularum	753
II. Placentalia	763
Material und Ziel der Untersuchung	763
Insectivora	765
Gattung <i>Talpa</i>	765
Rodentia	772
Gattung <i>Mus</i>	772
„ <i>Sciurus</i>	781

652	Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier.	26
		Seite
	Carnivora	791
	Gattung <i>Meles</i>	791
	Bovidae	794
	Gattung <i>Ovis</i>	794
	Allgemeiner Theil ¹⁾	798
	I. Der Mammarapparat der Marsupialier	798
	Primäranlagen des Mammarapparates	798
	Mammaranlagen und Zitzen	800
	Anzahl und Anordnung der Zitzen	805
	Milchdrüsen und Mammarhaare	813
	Beutel und Marsupialtaschen	817
	II. Die Beziehungen des Mammarapparates der Placentalier und Marsupialier	838
	Milchstreifen und Milchlinie	839
	Mammaranlagen und Zitzen	845
	Milchdrüsen	852
	Beutel- und Beutelschliessmuskelreste	853
	Hyperthelie	855
	Der Mammarapparat der Säugethiere, vergleichende Zusammenfassung	857
	Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Marsupialier	862
	Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Säugethiere	869
	Literaturverzeichniss	871

Corrigenda.

- S. 655 Zeile 8 von oben lies: WINGE (1893) statt (1888).
S. 665 Zeile 15 und 17 von oben lies: Fig. 44 statt 33.
S. 728 Zeile 22 von oben lies: Bauchhaut statt Beutelhaut.
S. 731 Zeile 9 von oben lies: vordere statt vorderste.
S. 741 in Erklärung zu Fig. 48 lies: 50 mm statt 40 mm.

¹⁾ Der Abschluss des Allgemeinen Theils konnte aus äusseren Gründen erst im März 1912 erfolgen. Der Druck des Beschreibenden Theils (bis p. 797) war bereits Ende 1910 fertiggestellt.

Alle unsere Vorstellungen über die Stammesentwicklung der Säugethiere sind davon abhängig, wie wir die phylogenetischen Beziehungen der Monotremen (Ornithodelphia), Marsupialier (Didelphia) und Placentaler (Monodelphia) zu einander bewerthen. Dass aus der natürlichen Folge von Organisationsstufen, die diese 3 Gruppen der recenten Mammalia scheinbar repräsentiren, nicht etwa ein Stammbaum abzuleiten ist, der von den Monotremen über die Marsupialier in directer Linie zu den Placentaliern führt, ist sicher. Wie HUXLEY (1880) schon vor 30 Jahren klar und scharf auseinandergesetzt hat, verkörpern die Monotremen und Marsupialier in ihrem Bau neben ancestralen Charakteren so viele unzweifelhaft moderne Merkmale, dass eine derartige Anordnung unmöglich in Frage kommen kann. Kein einziges Schema der Säugethierphylogenie aus moderner Zeit arbeitet denn auch mit der Voraussetzung, dass die Stammesentwicklung der Mammalia einen so geraden Weg gegangen sei.

In den bisherigen Discussionen über die Phylogenie der Mammarorgane ist jedoch fast immer stillschweigend mit dieser Annahme operirt worden. Seit GEGENBAUR (1873) hat man versucht, den Milchdrüsenapparat der Placentaler als eine unmittelbare Fortbildung der bei den Monotremen und Marsupialiern vorhandenen Einrichtungen zu deuten und zu erklären. GEGENBAUR selbst hatte diesen phylogenetischen Zusammenhang allerdings nur für die vermeintlichen Mammartaschen von *Echidna* und die Zitzen der Marsupialier und Placentaler angenommen, die Mammarydrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der übrigen Säugethiere dagegen einander als nicht homolog gegenübergestellt. Spätere Untersucher glaubten jedoch auch diese Unterscheidung beseitigen und eine einheitliche Entwicklung der Milchdrüsen durch die ganze Reihe der Mammalia hindurch nachweisen zu können.

Sieht man von dieser Controverse ab, so ist die directe Ableitung des Mammarapparates der Marsupialier von dem der Monotremen bis in die allerneueste Zeit hinein nicht in Zweifel gezogen worden. Das Gleiche gilt hinsichtlich der Ableitung der Placentaler-Milchorgane von denen der Marsupialier. Nur KLAATSCH (1892) hat es einmal, gelegentlich der Beschreibung angeblicher Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren, als denkbar bezeichnet, „dass die Hufthiere niemals ein Marsupialstadium durchliefen“. Der einige Jahre darauf durch SCHWALBE (1898) und PROFÉ (1899) geführte Nachweis, dass die Inguinalgruben der Artiodactylen die ihnen von KLAATSCH gegebene Deutung keinesfalls zulassen, entzog jedoch gerade diesen Ueberlegungen — die mittlerweile in verschiedene Betrachtungen über die Stammesgeschichte der Säugethiere Eingang gefunden hatten (HUBRECHT 1895, WILSON und HILL 1897, BENSLEY 1901a) — ihre Unterlage.

Der im Grunde selbstverständliche Satz, dass alle Fragen der Stammesgeschichte des Mammarapparates zugleich Theilprobleme der Säugethierphylogenie darstellen, darf indessen nicht länger ignorirt werden. Er liefert den Gesichtspunkt, von dem alle weiteren Untersuchungen auszugehen haben, wenn ihnen Aussicht auf Erfolg beschieden sein soll. Und was das Verständniss des speciellen Organsystems

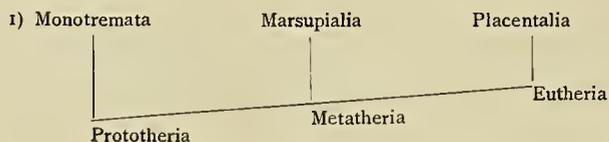
dabei gewinnt, kommt umgekehrt zugleich auch der Erkenntnis der allgemeinen Zusammenhänge zu gute. Je mehr Organsysteme derart erforscht werden, je genauer ihre Verwandtschaft in den verschiedenen Säugethiergruppen festgestellt wird, um so natürlicher werden sich diese selbst in ein phylogenetisches Schema einfügen lassen.

Dass solche Untersuchungen dringend Noth tun, zeigt wohl nichts besser, als die extreme Gegensätzlichkeit der Meinungen, die angesehene Forscher auf dem Gebiet der Säugethierphylogenie heute vertreten. Am gemässigsten ist HUXLEY's (1880) Anschauung, die durch Annahme dreier hypothetischer, successive aus einander hervorgegangener Stammformen¹⁾ der scheinbar natürlichen Organisationsfolge der drei recenten Säugethiergruppen noch in weitem Masse Rechnung trägt; ihr hat sich in neuerer Zeit vor allem BENSLEY (1901b, 1903) angeschlossen. Autoren wie WILSON und HILL (1897, 1898), DOLLO (1899, 1900) u. A. haben dagegen eine Abstammung der Marsupialier von placentalen Ahnen für wahrscheinlich erklärt. Noch weiter ist HUBRECHT (1909) gegangen, der ausserdem in der Oviparität der Monotremen eine secundär erworbene Eigenschaft erblickt und diese Gruppe unabhängig von den übrigen Säugethieren mitsammt den Sauropsiden von viviparen Vorfahren ableitet. Auch von paläontologischer Seite ist vielfach ein diphyletischer Ursprung der Säugethiere angenommen worden.

Die hergebrachten Anschauungen über den Milchdrüsenapparat lassen sich mit keiner dieser Vorstellungen in Einklang bringen, vor allem nicht mit jenen neueren Theorien, die das scheinbar natürliche, in HUXLEY's Schema berücksichtigte Verwandtschaftsverhältniss der drei jetzt lebenden Säugethiergruppen gewissermaassen umkehren. Sollte es nicht möglich sein, durch sorgfältige Analyse der Onto- und Phylogenie des Mammarapparates Material zur Kritik der mit einander in Widerstreit liegenden Meinungen zu gewinnen?

Die Untersuchung des Mammarapparates von *Echidna* in meiner ersten in diesem Werk erschienenen Abhandlung (BRESSLAU 1907) hat gezeigt, wie wenig die bisher herrschenden Vorstellungen über die Mammarorgane der Monotremen den thatsächlichen Verhältnissen entsprachen. Sie hat zugleich erkennen lassen, dass die traditionelle Annahme, als lasse sich der Milchdrüsenapparat der höheren Säugethiere unmittelbar an die bei *Echidna* vorhandenen Einrichtungen anknüpfen, aufgegeben werden muss. Das bedeutet einen ersten Schritt hinaus auf die Bahn der modernen Anschauungen über die Stammesgeschichte der Säugethiere.

Alles Weitere hängt von den Aufschlüssen ab, die aus der Ontogenie des Mammarapparates der Beutelhie zu gewinnen sind. Die Marsupialier stehen, was die Stammesgeschichte der Säugethiere anbetrifft, im Mittelpunkte des Interesses. Verkörpern sie uns in ihren ancestralen Charakteren den Typus der Metatheria, oder sind sie, umgekehrt, degenerirte Abkömmlinge placentaler Vorfahren? Und weiterhin: müssen wir für die Metatheria und Monotremata eine gemeinsame Abstammung von Prototheria annehmen, oder besteht keinerlei directes Verwandtschaftsverhältniss zwischen ihnen, wie HUBRECHT meint? Mit Bezug auf die Milchorgane lassen sich diese Fragen so formuliren: 1) liefern die entwicklungsgeschichtlichen Befunde Hinweise darauf, dass der Mammarapparat der Beutelhie primitiver ist als der der Placentaler oder umgekehrt? — und 2) lassen sich in den ersten Entwicklungsstadien Beziehungen zwischen dem Mammarapparat der Marsupialier und Monotremen erkennen, die die Annahme



einer gemeinsamen Abstammung möglich machen oder nicht¹⁾? Erhalten wir auf diese Fragen einigermaßen klare Antwort, so wird viel gewonnen sein, sowohl für das Verständniss der Stammesgeschichte des Mammarapparates, wie für das Problem der Säugethierphylogenie.

Die nachfolgenden Mittheilungen über die Entwicklung des Mammarapparates der Marsupialier und einiger Placentaler sollen nun versuchen, Material in dieser Richtung zu liefern. Der grosse Umfang, in dem Vertreter der wichtigsten Marsupialierfamilien zur Untersuchung gelangten, ermöglicht es ferner, einige Schlüsse auf die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Glieder des Beutelthierstammes selbst zu ziehen und auf dieser Grundlage die von WINGE (1888), DOLLO (1899) und vor allem von BENSLEY (1901b, 1903) zu Tage geförderten, in manchen Punkten voneinander abweichenden Ergebnisse über die „adaptive radiation“ der Marsupialier zu beurtheilen. Die kurzen Mittheilungen über Beobachtungen an Placentaliern haben vor allem den Zweck, einige strittige Verhältnisse aufzuklären, die bei der Vergleichung bisher Schwierigkeiten bereiteten.

Dass diese bereits 1907 angekündigte Abhandlung so spät erscheint, hat seinen Grund in äusseren Schwierigkeiten, die sich der Beantwortung der zweiten der oben genannten beiden Fragen entgegenstellten. Ueber die ersten Anfänge der Entwicklung des Marsupialier-Milchdrüsenapparates konnten nur jugendliche Uterinembryonen von Beutelthieren Aufschluss geben, entsprechend den frühen Embryonalstadien, in denen bei den Monotremen und Placentaliern die ersten Anlagen des Mammarapparates auftreten. Ein so reiches Untersuchungsmaterial mir aber auch nach und nach zur Verfügung gestellt wurde, jugendliche Beutelthierembryonen waren niemals darunter enthalten. Schon glaubte ich, als der Endtermin zur Fertigstellung dieses Bandes des SEMON'schen Reisewerkes heranrückte, mein Manuscript abschliessen zu müssen, ohne hierüber Klarheit erlangt zu haben. Da bot sich mir im April dieses Jahres (1910), schon kaum mehr erwartet, die Gelegenheit, Einblick in die schönen HILL'schen Serien von Beutelthierembryonen zu thun und damit Kenntniss von den mir bisher fehlenden Stadien zu erlangen. Sie öffneten mir die Augen über Zusammenhänge, deren Vorhandensein ich zwar mit Bestimmtheit erwartet hatte, von deren Art aber nur die directe Beobachtung Kunde geben konnte.

Damit komme ich dazu, dankbar der reichen Förderung zu gedenken, die meine Arbeit im Laufe der Jahre von so vielen Seiten erfahren hat. Durch die Liebenswürdigkeit der Herren Geheimrath Prof. FÜRBRINGER-Heidelberg und Prof. SEMON-München wurde mir nach und nach das gesammte Material an Marsupialierbeutelungen aus der Ausbeute der SEMON'schen Forschungsreisen uneingeschränkt zur Verfügung gestellt. Durch Ueberlassung und Zusendung weiteren Materials unterstützten mich ferner die zoologischen Sammlungen und Museen von Berlin, Frankfurt a. M., Hamburg, Leiden, London München, Perth (Westaustralien), Stockholm, Strassburg und Stuttgart in liberalster Weise, wofür ich den Herren Prof. MATSCHIE, RÖMER †, KRAEPELIN, JENTINK, THOMAS und BOULENGER, DOFLEIN, WOODWARD, LECHE, GOETTE, DÖDERLEIN und LAMPERT zu grösstem Danke verpflichtet bin. Die Güte von Herrn Prof. Jas. P. HILL-London weiss ich um so höher zu schätzen, als die Schnittserien, die er mir anvertraute, ihm selbst zu noch im Gange befindlichen, unpublicirten Untersuchungen dienen. Auch die

1) Die gleiche Frage — aber bezüglich der Placentaler und Monotremen — würde zu stellen sein, falls die Beantwortung der Frage 1 ein primitiveres Verhalten der Placentaler ergeben hätte. Diese Frage wäre aber mit Nein zu beantworten, wie ohne weiteres aus der Vergleichung der genügend bekannten Entwicklung des Monotremen- und Placentaler-Mammarapparates hervorgeht.

gastliche Aufnahme in dem von ihm geleiteten Zoologischen Laboratorium des University College wird mir in dauernder Erinnerung bleiben. Dankbar möchte ich endlich die Unterstützung der unserer Strassburger Universität angegliederten Vertretung der CUNITZ-Stiftung hervorheben, die mir die Reise nach London zum Studium der Präparate von Prof. HILL und der im Britischen Museum (Natural History) aufbewahrten Marsupialierschätze ermöglichte.

Beschreibender Theil.

I. Marsupialia.

Material und Untersuchungsmethoden.

Wie ich vor 3 Jahren, am Schlusse des *Echidna* behandelnden Theiles dieser Arbeit angegeben habe, erstreckten sich meine Beobachtungen über die Entwicklung des Mammarapparates der Marsupialier damals bereits auf ein Material von nahezu 200 Beuteljungen der verschiedensten Arten und Stadien. 144 stammten aus der Ausbeute der SEMON'schen Forschungsreisen, der Rest war mir von anderen Sammlungen zur Verfügung gestellt worden.

Seither hat sich die Zahl der von mir untersuchten Stadien noch weiter vergrössert, durch ca. 30 Beuteljunge und Embryonen aus dem Besitze von Prof. HILL und fast 70 Beuteljunge aus den Vorräthen des Britischen Museums. Rechnet man dazu die 90, der Mehrzahl nach von *Didelphys marsupialis* stammenden Beuteljungen, über die ich schon bei meinen früheren Untersuchungen verfügte, so beläuft sich die Zahl der Marsupialierjungen, die seit 10 Jahren durch meine Hände gegangen sind, auf etwa 380—390 Exemplare, die erwachsenen Thiere nicht mitgerechnet.

Dass das Bestreben, meine Untersuchungen auf eine so breite Basis zu stellen, wohl berechtigt war, werden, wie ich hoffe, ihre im Folgenden mitgetheilten Ergebnisse zeigen. Nur eine grössere Anzahl lückenloser Reihen von Entwicklungsstadien konnte Aufschluss über die complicirten Erscheinungen mit allen ihren grossen und kleinen Variationen liefern, die bei der Ontogenese des Mammarapparates in der so vielgestaltigen Ordnung der Marsupialier zu Tage treten, besonders bei der Beutelentwicklung, die, in jeder der verschiedenen Marsupialierfamilien anders und doch im Ganzen nach einem grossen, einheitlichen Plane verlaufend, bei einem weniger reichhaltigen Untersuchungsmateriale vielfach unverständlich geblieben wäre. So führte das grosse Material der SEMON'schen Forschungsreisen, nachdem es eine Fülle neuer, aber zunächst in vielen Punkten nicht miteinander in Zusammenhang zu bringender Beobachtungsthatfachen erschlossen hatte, mit Nothwendigkeit dazu, die Untersuchung immer weiter auszudehnen, immer mehr Material heranzuziehen, um den mangelnden Connex zwischen den einzelnen Befunden herzustellen. Erst jetzt glaube ich sagen zu dürfen, dass sich die Lücken einigermaassen geschlossen haben; zu viel Material habe ich aber immer noch nicht gehabt.

Für die Zwecke dieser Arbeit kamen selbstverständlich zunächst nur die weiblichen Thiere in Betracht. Vor allem zur mikroskopischen Untersuchung wurden, mit Ausnahme einiger Männchen, nur die Weibchen herangezogen. Die Zahl der in dieser Weise bearbeiteten weiblichen Exemplare beträgt im Ganzen 165, von denen etwa ein Drittel schon in meinen früheren Arbeiten beschrieben worden ist. Ueber den Rest berichtet erst die vorliegende Abhandlung.

Die 115 weiblichen Jungen, von denen im Folgenden die Rede sein wird, vertheilt sich über die nachstehenden 18 Gattungen:

1. <i>Didelphys</i>	} I. Didelphyidae	11. <i>Trichosurus</i>	} V. Phalangeridae
2. <i>Marmosa</i>		12. <i>Phalanger</i>	
3. <i>Peramys</i>		13. <i>Petaurus</i>	
4. <i>Dasyurus</i>	14. <i>Acrobates</i>		
5. <i>Phascologale</i>	15. <i>Tarsipes</i>		
6. <i>Sminthopsis</i>	} II. Dasyuridae	16. <i>Aepyprymus</i>	} VI. Macropodidae.
7. <i>Myrmecobius</i>		17. <i>Thylogale</i>	
8. <i>Perameles</i>	III. Peramelidae	18. <i>Macropus</i>	
9. <i>Phascolarctos</i>	} IV. Phascolarctidae		
10. <i>Phascolomys</i>			

Die Zahl der Species und Individuen, die von jeder Gattung untersucht wurden, ist bei diesen selbst angegeben. In der Nomenclatur bin ich TROUESSART (Catalogus Mammalium, Bd. III) gefolgt.

Aus dieser Uebersicht geht hervor, dass mit Ausnahme der erst in neuerer Zeit entdeckten und nur in je einer Art (*Notoryctes typhlops*) oder Gattung (*Caenolestes*) bekannten Notoryctidae und Epanorthidae Vertreter aller Beutelhierfamilien zur Untersuchung gelangten. Allerdings deckt sich die von mir gewählte Familieneintheilung, die oben zum Ausdruck gebracht ist, mit keinem der zur Zeit gebräuchlichen Systeme vollkommen.

Die Anschauungen über die Zuordnung der recenten Marsupialiergattungen zu den verschiedenen Familien unterscheiden sich zur Zeit vornehmlich in zwei Punkten: bezüglich der Stellung der Gattungen *Phascolarctos* und *Phascolomys* und bezüglich des Verhältnisses der Phalangeridae und Macropodidae. Während O. THOMAS (1888) und ebenso BENSLEY (1903) *Phascolarctos* den Phalangeridae zurechnen und demgemäss nur die Phascolomyidae als besondere Familie anerkennen, vereinigen WINGE (1893) und WEBER (1904) beide Genera zur Familie Phascolarctidae. Die beiden letzteren Autoren fassen ferner die von THOMAS und BENSLEY als getrennte Familien angesehenen Phalangeridae und Macropodidae zu einer einzigen Familie (Phalangeridae) zusammen.

Das Ergebniss meiner Untersuchungen zwingt mich, in dem einen Punkte diesen, in dem anderen Punkte jenen Autoren zu folgen, von WINGE und WEBER die Familie der Phascolarctidae zu acceptiren, mit THOMAS und BENSLEY dagegen die känguruhartigen Thiere als besondere Familie zu betrachten. Bau und Entwicklung des Mammarapparates sprechen ebenso unzweideutig für die nahe systematische Zusammengehörigkeit von Koala und Wombat, wie sie eine engere Vereinigung der Phalangeridae und Macropodidae ausschliessen. Auf ihr Zeugniß gründet sich die oben zum Ausdruck gebrachte systematische Auffassung, deren nähere Begründung selbstverständlich erst später gegeben werden kann.

Bei der Untersuchung der Objecte war ich zunächst immer an die allgemeine Vorschrift gebunden, das mir anvertraute Material thunlichst zu schonen und für andere Zwecke verwendbar zu erhalten. Infolgedessen wurde in der Regel, selbst bei der Mehrzahl der jugendlichen Stadien trotz ihrer geringen Grösse, davon abgesehen, das ganze Abdomen in Schnitte zu zerlegen. Fast überall, wohl in 90 Proc. aller Fälle, wandte ich vielmehr die Excisionsmethode an, die natürlich, je kleiner die Objecte waren, um so grössere Schwierigkeiten mit sich brachte. Nach einiger Uebung gelang es jedoch fast immer, unter dem binocularen Mikro-

skop mit einer feinen Scheere den die Anlagen des Mammarapparates tragenden Abschnitt der Bauchwand unversehrt herauszuschneiden und dabei auch die Embryonen und Beutelungen nicht weiter als unumgänglich nothwendig zu verletzen. Theile des zumeist ventralwärts umgeschlagenen Schwanzes und der Genitalanlage konnten in den jüngsten Stadien natürlich nicht immer geschont werden. Bei grossen Objecten bereitet die Excision der fraglichen Hautpartien in der Regel keine Schwierigkeit. Doch ist bei der Mehrzahl der Phalangeriden und bei den Macropodiden¹⁾ zu beachten, dass sich die Anlagen ihres Mammarapparates tief in die Cutis einsenken und oftmals viel weiter caudalwärts erstrecken, als es nach der Ausdehnung der Beutelöffnung den Anschein hat.

Daneben veranlasste mich noch ein anderer Umstand, die Excisionsmethode in so grossem Umfange anzuwenden. Meine früheren Untersuchungen an *Didelphys marsupialis* hatten mich darüber belehrt, dass einfache Totalpräparate über gewisse Vorgänge bei der Entwicklung des Mammarapparates oft viel klarere Auskunft liefern als Schnittserien und die aus ihnen zu gewinnenden Reconstructionsbilder. Es wurde daher diesmal von vornherein der grösste Werth auf eine sorgfältige Totaluntersuchung gelegt. Diese setzt aber wegen der dabei nothwendigen Manipulationen stets die Excision des die Anlagen des Mammarapparates tragenden Hautstückes voraus. Selbst die einfache Eröffnung des Marsupiums durch einen Einschnitt in die ventrale, den Einblick in das Beutelinere verwehrende Beutelwand lässt sich bei kleineren Objecten nur am excidirten Hautstück mit Erfolg ausführen; andernfalls gelingt es oft nicht, die Schnittländer gehörig zum Klaffen zu bringen. Ganz unerlässlich aber ist die Excision in jenen Stadien, wo die Anlagen des Mammarapparates der directen äusseren Wahrnehmung nicht zugänglich sind, sei es weil sie in der Cutis versteckt, sei es weil sie unter dem dicken Epitrichium verborgen liegen. In diesen Fällen liefert eine vorsichtige Präparation der herausgeschnittenen Hautstücke mit nachfolgender Färbung und Aufhellung vielfach unschätzbare Aufschlüsse, auf die man bei der directen Mikrotomirung der ganzen Objecte einfach verzichten müsste. Besonders anschaulich werden die Bilder, wenn es gelingt, an den excidirten Hautabschnitten Epidermis und Cutis von einander zu trennen und auf diese Weise reinliche Totalpräparate der epithelialen Anlagen des Mammarapparates herzustellen (vgl. z. B. Fig. 14—16 oder Textfig. 17). Es ist dies jedoch nur möglich, wenn die Epidermis bereits in Folge der Conservirung die Neigung zeigt, sich von der Cutis zu lösen, oder wenn von einem Stadium so reichliches Material zur Verfügung steht, dass man das Risiko eines Misslingens der Präparation auf sich nehmen kann.

Die auf den Tafeln XXXVII—XL reproducirten Photogramme erläutern zur Genüge, wie viel sich bereits an den Totalpräparaten beobachten lässt. Die Aufnahmen wurden, soweit sie von mir stammen, theils bei auffallendem, theils bei durchfallendem Licht mit dem der Zoologischen Sammlung unserer Universität gehörigen Apparat hergestellt. Eine Anzahl von Aufnahmen fertigte Mr. HERRING vom Natural History Museum (London) in liebenswürdigster Weise für mich an. Bisweilen wurden die Objecte, wenn es sich um gar zu winzige Hautstückchen handelte, nach der Färbung in Photoxylin eingeschlossen. Die Photoxylinblöcke wurden nach der Härtung rechteckig zugeschnitten und gestatteteten dann, in Cedernholzöl aufgehell, die Präparate von allen Seiten zu betrachten und zu photographiren, ohne ihre Beschädigung befürchten zu müssen.

Fast in allen Fällen wurden die Totalpräparate nach beendigter Untersuchung und Anfertigung der Photogramme noch in Schnitte zerlegt. Oft handelte es sich dabei um Objecte, die durch Aufschneiden

1) Besonders bei den Macropodiden täuschen die äusseren Verhältnisse derart, dass man bei zu raschem Vorgehen fast jedesmal die Anlagen des Mammarapparates nur unvollständig ausschneiden, eventuell gerade die wichtigsten Abschnitte in der Cutis zurücklassen wird. Auf diese Weise erklärte es sich z. B., daß REIN (s. u.) bei einem 5 cm langen *Macropus*-Beutelungen die Mammaranlagen nicht auffinden konnte.

der Beutelwand und Auseinanderzerren der Schnittländer zum Sichtbarmachen des inneren Beutelreliefs erhebliche Deformationen erlitten hatten. In diesen Fällen wurde stets versucht, vor der Mikrotomirung den ursprünglichen Habitus der Stücke durch Erweichen in schwachem Alkohol und Neuhärtung nach sorgfältiger Reposition aller verschobenen Theile, insbesondere der klaffenden Schnittländer wieder herzustellen. Schnitt- und Färbemethoden waren die üblichen. Da es weniger auf die feinsten histologischen Details als auf die morphologische Structur ankam, genügte die Conservirung der Objecte fast in allen Fällen für die Zwecke meiner Arbeit. Hautorgane haben ja ohnedies günstigere Chancen, hinlänglich conservirt zu werden, als die inneren, schwerer zugänglichen Organe. Es muss aber hervorgehoben werden, dass die Mehrzahl der mir zur Verfügung gestellten Beuteljungen, insbesondere was das SEMON'sche Material betrifft, in sehr gutem Erhaltungszustande war.

Bezüglich der Maasse der Beuteljungen, die bei den einzelnen Gattungen und Arten in Tabellenform zusammengestellt sind, verweise ich auf das, was ich bereits in dem *Echidna* behandelnden Theile dieser Arbeit (1907, p. 467) darüber ausgeführt habe. Im Allgemeinen begnügte ich mich mit der Messung der Rückenlänge (d. h. der längs der dorsalen Mittellinie gemessenen Entfernung von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel) und der Schwanzlänge. Die Scheitelsteisslänge habe ich nur bei einzelnen Arten angeführt. Sie giebt vergleichbare Werthe allenfalls da, wo das Material aus einer Quelle stammt und daher eine ungefähr gleichmässige Behandlung erfahren hat. Wo aber die verschiedenen Stadien verschiedenen Sammlungen angehören und bald in stärker, bald in schwächer gekrümmter Haltung conservirt sind, hat die Ermittlung dieser Zahlen und das Operiren mit ihnen keinen Werth. Die Messung der Rückenlänge wurde, durch Anlegen eines Fadens vorgenommen, wenn die Grösse der Beuteljungen es erlaubte. Anderenfalls wurde mit dem Zeichenapparat bei bekannter Vergrößerung eine genaue Profilansicht der Thierchen entworfen und aus ihr die Rückenlänge berechnet.

Eine allgemeine historische Einleitung glaube ich mir sparen zu können, da ich in meiner ersten Arbeit über die Entwicklung der Mammarorgane bei den Beutelthieren (BRESSLAU 1902 a) den damaligen Stand unserer Kenntnisse ausführlich besprochen und sodann in einem erst vor kurzem erschienenen zusammenfassenden Referat (BRESSLAU 1910) dargelegt habe, welche Modificationen diese Anschauungen nach den Forschungsergebnissen der letzten Jahre zu erfahren haben. Ich werde daher nur, soweit nothwendig, gelegentlich der Besprechung der speciellen Befunde bei den verschiedenen Gattungen und Arten auf die Ergebnisse früherer Untersuchungen zurückkommen.

Didelphyidae.

In dieser nach Ansicht fast aller Autoren ursprünglichsten der heute lebenden Beutelthierfamilien werden zur Zeit neben dem ans Wasser angepassten Genus *Chironectes* 6 weitere Gattungen (*Marmosa*, *Peramys*, *Dromiciops*, *Metachirus*, *Caluromys*, *Didelphys*) unterschieden, in die man, vorwiegend auf Grund der sorgfältigen Untersuchungen von THOMAS (1888) und WINGE (1888), das ursprüngliche Genus *Didelphys* aufgelöst hat. Letzterer Name ist bei der bekanntesten und am meisten untersuchten Species *Didelphys marsupialis* L. verblieben, die allerdings innerhalb der Familie selbst keinesfalls den primitivsten Typus repräsentirt. Auch zur Untersuchung der Ontogenese des Mammarapparates hat sie allein ausgiebiges Material geliefert. Von den übrigen Gattungen, die zum Theil eines Beutels entbehren und sich auch sonst durch das bemerkenswerthe Verhalten ihrer Milchorgane auszeichnen, sind bisher nur vereinzelte Stadien zur Beobachtung gelangt.

Gattung *Didelphys*.

Die Entwicklung des Mammarapparates beim Opossum (*D. marsupialis* L.) ist in ihren Hauptzügen seit längerer Zeit bekannt. Einzelne Entwicklungsstadien sind von GEGENBAUR (1876) und KLAATSCH (1884) beschrieben worden, ausführlichere Mittheilungen über den Verlauf der Ontogenese habe ich selbst in zwei Arbeiten (BRESSLAU 1902a, 1904) gegeben.

Meine früheren Untersuchungen begannen bei einem 18 Stunden vor der Geburt dem mütterlichen Uterus entnommenen, also $7\frac{1}{4}$ Tage alten Embryo von 20,5 mm Länge aus dem Besitze von Prof. SELENKA †. Er zeigte bereits die wohl differenzierten Anlagen des späteren Milchdrüsenapparates (Mammaranlagen) in Gestalt von 13 (7 + 6) völlig von einander isolirten, kleinen, linsenförmigen Epidermisverdickungen. 4 + 4 der 13 Mammaranlagen fanden sich caudalwärts vom Nabel, die übrigen, links 3, rechts 2, lagen in der Nabelgegend. Bei Beuteljungen (Bj.) von 30–40 mm Länge bestand der einzige Entwicklungsfortschritt in der Umwandlung der linsenförmigen Mammaranlagen in zapfen- und schliesslich kolbenförmige Gebilde (Textfig. 1, Schnitt a, *ma*), in deren Umkreise sich die Cutis immer deutlicher zum Areolargewebe (KLAATSCH) differenzierte. Von einer Anlage des Beutels war noch nichts zu bemerken.

Seine Entwicklung beginnt erst bei Bj. von etwa 40 mm. Im Umkreise der Mammaranlagen entstehen in die Cutis einwuchernde solide Epidermisringe, die sich auf Schnitten als mächtige, die Mammaranlagen flankirende Epidermiszapfen darstellen (Textfig. 1, Schnitt b, c). Zuerst legen sich die Ringleisten an, die die 3 caudalen Mammaranlagenpaare und die centrale Anlage umgeben (Taf. XXXVII, Fig. 1), allmählich aber schreitet der Process ihrer Ausbildung auch zu den cranialen Anlagen fort. Die Haut der Beutelgegend selbst ist zunächst nach aussen hin vollständig glatt und eben. Beutelfalten sind einstweilen noch nicht vorhanden.

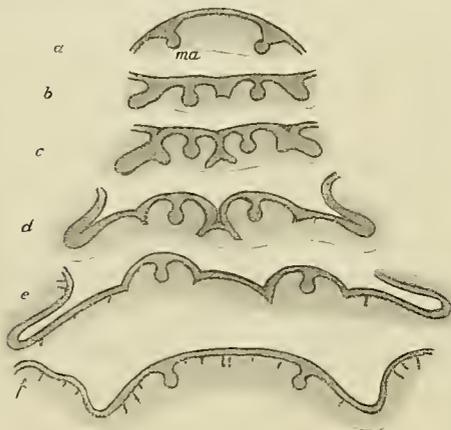


Fig. 1. Schnitte durch die Bauchhaut verschiedener Beuteljungen von *Didelphys marsupialis*, in der Höhe des ersten caudalen Mammaranlagenpaares (*ma*), etwas schematisirt, Epidermis dunkel, Cutis heller. Schnitte b–e in ungefähr gleicher Vergrößerung, Schnitt a etwa $\frac{1}{3}$ stärker, Schnitt f etwa $\frac{1}{4}$ schwächer vergrössert. Die Länge der zu den Schnitten gehörigen Bj. beträgt bei a 3,55 cm, bei b 3,8 cm, bei c 4,4 cm, bei d 5,1 cm, bei e 7,75 cm, bei f 8,65 cm. Nach BRESSLAU (1904, Fig. 12).

Anfangs besitzen die Ringleisten deutlich eigene Individualität, wie aus dem Verhalten ihrer lateralen Ränder zu ersehen ist (Fig. 1). Bei Bj. von 45–50 mm Länge verliert sich jedoch diese Selbständigkeit, indem sich die lateralen Ränder der 3 caudalen Ringleistenpaare unter Verlust der individuellen Krümmungen jederseits mehr und mehr zu einer einheitlichen, schwach gebogenen Leiste zusammenfügen. Gleichzeitig beginnt innerhalb der Epidermisleisten selbst ein Verhornungsprocess, der allmählich durch Ausstossung der gebildeten Hornpfropfe zu ihrer Aushöhlung führt. Ist dieser Process vollendet, so sind die bis dahin soliden Ringleisten zu richtigen, die Mammaranlagen concentrisch umziehenden Ringfalten oder -taschen (Marsupialtaschen) geworden, deren laterale Ränder, soweit sie den 3 caudalen Marsupialtaschenpaaren angehören, zugleich die Beutelfalten darstellen (Textfig. 1 Schn. d).

Nach kurzem Bestande beginnen die Marsupialtaschen sich wieder zurückzubilden, indem — bei Bj. von 65–85 mm Länge — die gebildeten Ringfalten allmählich verstreichen (Textfig. 1, Schn. e, f), mit Ausnahme der Beutelfalten, die allein erhalten bleiben. Das Areal des Marsupiums erfährt dadurch eine

bedeutende Vergrößerung, während die Marsupialtaschen als solche schliesslich ganz verschwunden sind (Textfig. 1, Schn. f).

Während der ganzen Dauer der Beutelentwicklung haben sich, obwohl die Bj. in dieser Zeit auf nahezu das Dreifache ihrer ursprünglichen Länge herangewachsen sind, sonst nur geringe Veränderungen am Mammarapparat vollzogen. Die Entwicklung der Haare in der Bauchhaut, die bei etwa 40 mm langen Bj. begonnen hatte, ist wesentlich fortgeschritten. In der Cutis ferner, die anfangs in ihrer ganzen Dicke, bis zur Bauchmusculatur herunter gleichzeitig den Charakter jugendlichen, indifferenten Bindegewebes besessen hatte, ist inzwischen die Bildung des subcutanen Fettgewebes und damit die Sonderung von Corium und Subcutis vor sich gegangen. An den Stellen der Mammaranlagen zeigt das Corium im Zusammenhang mit dem hier schon früh zur Ausbildung gelangten Areolargewebe regelmässig eine erhebliche Verdickung, das sogenannte Mammarstroma, das mit zackigen Vorsprüngen tief in das subcutane Fettgewebe hineinreicht (Textfig. 2 *ms*).

Die Mammaranlagen selbst sind bei den Bj. von ca. 35–87 mm Länge im Wesentlichen unverändert auf dem kolbenförmigen Stadium stehen geblieben (vgl. Textfig. 1, Schn. a und f). Erst bei etwa 90 mm langen Bj. beginnen auch sie sich weiter zu differenzieren, treten indessen in einen Umwandlungsprocess ein, der zu ganz anderen Resultaten führt als bei den übrigen Marsupialiern. Während dort, wie GEGENBAUR (1876) vermuthet und KLAATSCH (1884) zuerst gezeigt hatte, die von MORGAN (1833) entdeckten Zitzentaschen aus ihnen hervorgehen, erfahren sie hier eine langsame Rückbildung, so dass sie bei 150 mm langen Bj. nur noch als geringfügige Verdickungen der Epidermis von unregelmässiger Gestalt erscheinen (Textfig. 2). Gleichzeitig sind aus ihnen eine Anzahl (je 8) Epithelsprossen hervorgeknospt, die ihrerseits rasch in die Tiefe des Mammarstromas einwuchernd je einen secundären und ein Paar tertiärer Sprossen hervorgetrieben haben. Die Primärsprossen (*ha*) stellen die Anlagen von Haaren, die tertiären (*ta*) solche von Talgdrüsen dar; aus den Secundärsprossen (*dr*), die durchaus den Schweißdrüsenanlagen in der übrigen Haut entsprechen und stets an der dem Centrum der Mammaranlage zugekehrten Seite der Primärsprossen hervorwachsen, entwickeln sich allmählich die Milchdrüsen.

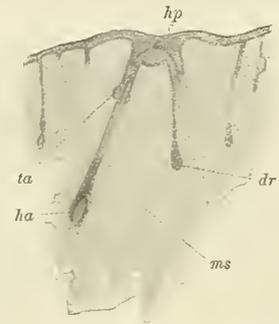


Fig. 2. Schnitt durch die erste linke Mammaranlage eines 14,9 cm langen Beuteljunges von *Didelphys marsupialis*. Vergrößerung 50:1. — *dr* Milchdrüsenanlage; *ha* Haaranlage; *hp* Hornpfropf; *ms* Mammarstroma; *ta* Talgdrüsenanlage.

Soweit die Ergebnisse der früheren Untersuchungen. Sie liefern zwar ein leidlich abgeschlossenes Bild der Vorgänge, die beim Opossum den Mammarapparat entstehen lassen, indessen erst von relativ späten Stadien der Embryonalentwicklung an. Es war daher mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Monotremen und Placentaliern wünschenswerth, an jüngeren Embryonen zu prüfen, ob sich bei ihnen etwa noch frühere Anlagen des Milchdrüsenapparates finden. Wichtig war es ferner, die Entwicklung des Beutelschliessmuskels genauer zu verfolgen, die in den früheren Arbeiten gänzlich vernachlässigt worden war. Ueber diese und einige andere Punkte bin ich nun im Stande, auf Grund neuer Beobachtungen Aufschluss zu geben.

Dank der Freundlichkeit von Prof. HILL-London konnte ich in London die Querschnittserie durch einen *Didelphys*-Embryo untersuchen, der wesentlich jünger war als der in meiner ersten Arbeit (1902 a) besprochene. Der hier erhobene, überraschende Befund besitzt in phylogenetischer Beziehung grösste Bedeutung.

Die Länge des Embryos betrug 17,5 mm, über sein Aussehen orientirt Textfig. 3 a; verglichen mit den von SELENKA (1887) abgebildeten Embryonen, kann sein Alter auf etwa 6 Tage geschätzt werden.

Durchmustert man den der Abdominalregion angehörigen Theil der Serie, so bemerkt man bei genauerem Zusehen, dass auf etwa 105 Schnitten, von der Nabelöffnung inguinalwärts bis zum Ansatz des Geschlechtshöckers, die Bauchhaut jederseits an einer circumscribten Stelle besonders differenzirt ist. Die Lage dieser Hautbezirke (Textfig. 3 b *ma*) entspricht jederseits der ventralen Endigung der Stammmusculuranlage (*sm*) in den tieferen Partien der Leibeswand und ist dadurch leicht zu ermitteln. Die Epidermis erweist sich hier etwas verdickt und von einer zellen- und blutgefässreichen Partie der Cutis unterlagert. Die Cutisverdichtung besonders ist vielfach so auffällig, dass sie schon bei schwacher Vergrößerung den Blick auf die differenzirten Stellen lenkt.

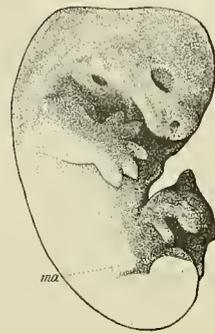


Fig. 3 a.

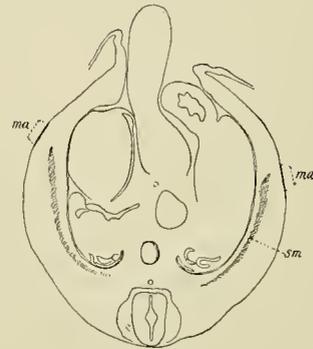


Fig. 3 b.

Fig. 3 a. *Didelphys marsupialis*, Embryo, 17,5 mm, Seitenansicht. Vergr. 6:1. Nach einem von HILL bei 3-facher Vergrößerung aufgenommenen Photographum in 4-fachem Maassstabe gezeichnet und bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert. *ma* Primäranlage des Mammarapparates.

Fig. 3 b. Querschnitt durch diesen Embryo in der Höhe der Primäranlagen (*ma*). Vergr. 20:1. *sm* Anlage der Stamm-muskulatur.

Die Verdickungen der Epidermis sind auf den fraglichen 105 Schnitten, die wir von der Gegend des Geschlechtshöckers aus cranialwärts numeriren wollen, nicht überall gleichmässig gestaltet. Sie beginnen ein wenig cranial vor dem Ansatz des Genitalhöckers und erreichen schon auf Schnitt 8 (Taf. XLI, Fig. 43 b) eine ansehnliche Höhe. Das sonst erst zweischichtige Epithel zeigt sich hier aus 5—7 Lagen zusammengesetzt, so dass eine Verdickung von linsenförmiger Gestalt resultirt, die sich nach aussen schwach, stärker dagegen in die Cutis hinein vorwölbt und eine Höhe von ca. 40 μ bei einer Breite von etwa 110 μ besitzt. Auf den folgenden Schnitten nimmt die Verdickung rasch wieder an Höhe ab und setzt sich von da ab in etwas anderer Gestalt als Zone von grösserer Breite, aber von geringerer Dicke cranialwärts fort. Zur Veranschaulichung diene der in Fig. 43 a abgebildete Theil von Schnitt 77 (den ganzen Schnitt giebt Textfig. 3 b wieder), der auch die Cutisverdichtung mit den sie durchsetzenden Blutgefässen erkennen lässt. Der verdickte Abschnitt der Epidermis übertrifft hier die angrenzenden Partien nur noch um 1—3 Zellenlagen, misst aber bei ca. 17—20 μ Höhe jetzt in der Breite etwa 210—220 μ . Infolge ihrer wechselnden Ausbildung ist es nicht ganz leicht, die Epidermisverdickung jederseits continuirlich über alle 105 Schnitte zu verfolgen; aber ebensowenig lässt sich etwa von einer Differenzirung in einzelne Anlagen reden. Man erkennt wohl hie und da An- oder Anschwellungen, jedoch ohne die Möglichkeit, sie gegeneinander sicher abzugrenzen. Nur am caudalen Ende hebt sich die linsenförmige Anschwellung deutlich heraus. Im Ganzen überwiegt der Eindruck einer einheitlichen Verdickung.

Es fragt sich, haben wir ein Recht, diese Bildungen auf Anlagen des Mammarapparates zu beziehen? Die Antwort hierauf ergibt sich unzweideutig aus ihren topographischen Beziehungen: die Stellen der Bauchhaut, die von den eben beschriebenen Epidermisverdickungen eingenommen werden, sind identisch mit dem Ort, an dem sich später, bei älteren Embryonen, die Reihen der Mammaranlagen finden. Beide Bildungen zeigen die gleiche Lage in den seitlichen Theilen der Bauchhaut¹⁾, entsprechend der ventralen Endigung der Stammmusculaturanlagen und den damit correspondirenden Blutgefäßen der Bauchhaut. Beide besitzen ferner die gleiche Längserstreckung, die von der Inguinal- bis zur Umbilicalgegend reicht.

Die letztere Uebereinstimmung tritt besonders deutlich bei einem genaueren Vergleich mit dem früher von mir untersuchten Embryo aus dem Besitze von Prof. SELENKA zu Tage.

Bei diesem Embryo begann die erste (= am meisten caudal gelegene) Mammaranlage jederseits auf dem 8. Schnitt ($\approx 15 \mu$) cranialwärts vor dem Anschnitt des Genitalhöckers aufzutreten. Verfolgt man von diesem Schnitt aus die Serie in cranialer Richtung, so findet sich das erste Mammaranlagenpaar noch auf weiteren 4 Schnitten, erstreckt sich also im Ganzen über Schnitt 1—5 (Schnitt 4 abgebildet BRESSLAU 1902 a, Taf. X, Fig. 1, 2). Das zweite Mammaranlagenpaar folgt sodann auf Schnitt 6—12, das dritte auf Schnitt 14—20, das vierte auf Schnitt 26—32, das fünfte links auf Schnitt 37—43, rechts auf Schnitt 42—49, das sechste links auf Schnitt 50—56, rechts auf Schnitt 56—62, die nur links ausgebildete siebente Mammaranlage auf Schnitt 63—69.

Vergleichen wir hiermit das bei dem Londoner Embryo Beobachtete, so ergibt sich das Folgende: Wie schon oben berichtet, betrug die Zahl der Schnitte, auf denen ich hier die Epidermisverdickungen von der Inguinalgegend kurz vor dem Anschnitt des Genitalhöckers an cranialwärts verfolgen konnte, ungefähr 105. Bei einer Schnittdicke von 10μ bedeutet dies also eine Längenausdehnung von ca. 1050μ . Nach meinen eben mitgetheilten Notizen aus dem Jahre 1900 — die ich erst nach meiner Rückkehr aus London wieder zur Hand genommen habe — beanspruchen die Mammaranlagen bei dem damals untersuchten Embryo 69 Schnitte $\approx 15 \mu$, was also einer Längserstreckung von 1035μ entspricht. Das ist eine geradezu überraschend genaue Uebereinstimmung der ganz unabhängig von einander ermittelten Zahlen. Selbstverständlich handelt es sich dabei bis zu einem gewissen Grade um eine Zufälligkeit: Längenberechnungen auf Grund von Serienschnitten mit ihrer niemals ganz gleichmässigen Dicke besitzen höchstens approximativen Werth; bei dem allmählichen Uebergang der Epidermisverdickungen in Zonen normalen Epithels beruht ferner die Schnittzahl 105, wie schon der Zusatz „ungefähr“ hervorhebt, nur auf einer Schätzung. Immerhin darf aber auf Grund der gefundenen zahlenmässigen Concidenz die Identität der beiden Areale und damit die Beziehung der Epidermisverdickungen zum Mammarapparat als bewiesen angesehen werden.

Was die Breitenausdehnung betrifft, so habe ich sie für die einzelnen Mammaranlagen des früher von mir untersuchten Embryos auf etwa $86-90 \mu$ (1902 a, p. 264) angegeben. Bei dem Londoner Embryo dagegen beträgt der Querdurchmesser der Epidermisverdickung in ihrem cranialen Abschnitt ca. $210-220 \mu$, caudal, an der Stelle der sich aus ihr besonders heraushebenden linsenförmigen Anschwellungen, aber nur noch ca. 110μ . Diese annähernde Reducirung des Breitendurchmessers der Epidermisverdickungen auf das bei den Mammaranlagen beobachtete Maass legt im Verein mit der charakteristischen Gestalt der linsen-

1) Dass die Epidermisverdickungen bei dem Londoner Embryo scheinbar etwas weiter lateral liegen als die Mammaranlagen bei dem älteren Embryo (vgl. BRESSLAU 1902 a, Taf. X, Fig. 2) hängt nur mit seinem geringeren Alter zusammen. Der ventrale Verschluss des Rumpfes wird hier noch wesentlich durch die embryonale Membrana reuniens bewirkt, die später durch die einander entgegenwachsenden Abschnitte der definitiven Leibeswand ersetzt wird. Eine absolute Lageübereinstimmung kann also in dieser Hinsicht nicht gefordert werden, die relative Uebereinstimmung wird aber durch die genannten Marken (Stamm-musculaturanlage und Hautblutgefäße) hinreichend gekennzeichnet.

förmigen Anschwellungen selbst den Gedanken nahe, dass wir hier die beginnende Differenzierung der ersten Mammaranlagen aus einem zunächst für alle Mammaranlagen einer Seite gemeinsamen Blastem vor uns haben.

Zu Gunsten dieser Annahme spricht ferner, dass die linsenförmigen Anschwellungen sich gerade am caudalen Ende der Epidermisverdickungen finden. Ich habe schon in meinen beiden früheren Arbeiten (1902a, 1904) darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwicklung der cranialen Mammaranlagen hinter der der caudalen erheblich zurückbleibt, vor allem aber darauf, dass die Bildung der Marsupialtaschen caudal ihren Anfang nimmt und erst allmählich cranialwärts fortschreitet. Damit harmonirt es auf das beste, wenn wir finden, dass auch der Differenzierungsprocess der Mammaranlagen aus einer gemeinsamen paarigen Anlage sich in der gleichen Richtung bewegt.

Nachdem die Schnittuntersuchung zur Entdeckung der Epidermisverdickungen geführt hatte, war es selbstverständlich wichtig, zu wissen, ob sie etwa bereits makroskopisch wahrnehmbar gewesen waren. Die Gewohnheit von Prof. HILL, vor der Mikrotomirung Photogramme der zur Untersuchung gelangenden Embryonen und Beutelungen herzustellen, ermöglichte es, hierüber noch nachträglich Aufschluss zu erlangen. Wir waren beide überrascht, wie deutlich auf der Photographie des *Didelphys*-Embryos die rechte der beiden Epidermisverdickungen als weisslicher Fleck in der kritischen Gegend des Abdomens zu erkennen war. Ich gebe in Textfig. 3a den Embryo in einer Zeichnung nach dem Photogramm wieder, das mir von Herrn Prof. HILL freundlichst zur Verfügung gestellt wurde. Dieses selbst war, da es nur bei 3-facher Vergrösserung und nicht zum Zwecke der Publication aufgenommen worden war, zur Reproduction nicht geeignet. Es zeigte indessen die rechte Primäranlage (*ma*) nicht weniger klar als die Zeichnung, bei deren Anfertigung ich mich bemüht habe, die Verhältnisse der Vorlage möglichst getreu zu copiren.

Das ganze Verhalten der Epidermisverdickungen, ihre Topographie, ihre Dimensionen, ihr histologischer Aufbau und nicht zuletzt ihre makroskopische Erscheinung fordert unwillkürlich zum Vergleich mit den von mir bei *Echidna*-Embryonen beobachteten Verhältnissen (BRESSLAU 1907, p. 468 ff., Textfig. I—VIII) heraus. Es bedarf daher wohl nur dieses Hinweises, um auch für sie den Namen: Primäranlagen des Mammarapparates gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Ihre weitere theoretische Bedeutung, insbesondere die Frage, ob ausser den Beziehungen zu *Echidna* nicht etwa auch noch solche zu den Placentaliern vorhanden sind, wird erst später zu erörtern sein.

Eine Besonderheit des Mammarapparates von *Didelphys* scheint zunächst geeignet zu sein, den eben entwickelten Vorstellungen gewisse Schwierigkeiten zu bereiten: das Vorhandensein der medianen unpaaren Zitze. Wie ist ihre Existenz zu erklären, wenn der Mammarapparat aus paarigen Primäranlagen seine Entstehung nimmt?

Die Antwort hierauf lieferte die Untersuchung dreier sehr jugendlicher *Didelphys*-Bj., die mir mit dem SEMON'schen Material zusammen zur Verfügung gestellt worden waren. Ihre — natürlich nicht australische — Herkunft war nicht näher bezeichnet; die Etiquettennotiz gab *Didelphys aurita* (= *Did. marsupialis* var. *aurita* WIEDM.) als Namen an. Alle äusseren Anzeichen sprachen dafür, dass die Bestimmung richtig war. Die winzigen Thierchen, wohl unmittelbar nach der Geburt conservirte Bj., besaßen eine Rückenlänge von 21,5 mm bei einer Schwanzlänge von 4 mm, waren also nur wenig grösser als der seinerzeit von mir untersuchte Embryo aus SELENKA'schem Besitz und erheblich kleiner als die jüngsten mir bisher zu Gesicht gekommenen Bj., die alle über 30 mm gemessen hatten.

Die 3 Weibchen, Geschwister von 2 in dem gleichen Glase enthaltenen männlichen Bj. liessen bei äusserer Betrachtung zunächst nichts von Bildungen des Mammarapparates erkennen. Die Untersuchung ihrer in toto excidirten, gefärbten und aufgehellten Bauchhaut lieferte dagegen über die Differenzirung und Anordnung der Mammaranlagen klaren Aufschluss. Wie das in Fig. 2 reproducirte, bei 12-facher Vergrösserung aufgenommene Photogramm eines dieser Präparate beweist, wird das von den Mammaranlagen eingenommene Feld von der Anlage des Beutelmuskels umrahmt und seitlich von den schon wiederholt (1902a, 1904) von mir beschriebenen, längsverlaufenden Blutgefässen flankirt, die als cutane Aeste dem Bereich der Arteriae bzw. Venae epigastricae angehören. Innerhalb dieses Feldes zählt man rechts 6, links 5 als rundliche, dunkle Flecke sich darstellende Mammaranlagen, ausserdem aber in der Mitte hinter dem Querschnitt des an seinen Gefässen leicht kenntlichen Nabels, an der Stelle, wo die mediane unpaare Mammaranlage zu erwarten gewesen wäre, nicht nur eine einzige, sondern ein Paar solcher Bildungen. Alle 3 Weibchen zeigten übereinstimmend dies wichtige Verhalten.

Wie die Schnittuntersuchung lehrte, besaßen die lateralen Mammaranlagen nicht mehr die bei den Embryonen beobachtete linsenförmige Gestalt. Sie wölbten sich vielmehr zapfenförmig in die Cutis vor (Fig. 33 *ma₃*), als Mittelformen zwischen dem linsenförmigen Stadium, das für die Embryonen, und zwischen dem kolbenförmigen Stadium, das für die älteren Bj. charakteristisch ist. Das centrale Mammaranlagenpaar (Fig. 33 *ma₂*) war dagegen bemerkenswerther Weise erheblich weniger weit entwickelt und erst auf dem Uebergang vom linsen- zum zapfenförmigen Stadium begriffen.

Für diese Befunde giebt es meines Erachtens nur eine einzige Erklärung¹⁾, die zugleich Licht auf den Ursprung der unpaaren, medianen Mammaranlage wirft. Da die eben beschriebenen *D. awrita*-Bj. erheblich jünger sind als alle anderen Bj., die bisher zur Untersuchung gelangten, lehren sie uns, dass der bei diesen zu beobachtenden unpaaren, medianen Mammaranlage ontogenetisch ein Stadium mit zwei getrennten, centralen Anlagen vorausgeht. Die sonderbare und bisher ganz unverständliche Unpaarigkeit jener Bildungen ist also danach als das Ergebniss einer Verschmelzung ursprünglich paariger Anlagen anzusehen, die erst nach Abschluss des Embryonallebens vor sich geht.

In bemerkenswerther Uebereinstimmung hiermit habe ich seinerzeit, bei dem in meiner ersten Arbeit (1902a) beschriebenen *Didelphys*-Embryo, constatiren müssen, dass eine mediane, unpaare Anlage nicht aufzufinden war. Während ich mir damals ihr Fehlen²⁾ nicht recht zu erklären vermochte, ist dieser negative Befund jetzt sehr wohl verständlich. Eine mediane Anlage war bei dem Embryo³⁾ noch gar nicht vorhanden; ihre paarigen Vorläufer aber, von deren Existenz ich damals noch nichts ahnte, wurden von mir vermuthlich übersehen, einmal wegen ihrer Lage ausserhalb der Medianlinie, sodann wegen ihrer geringeren Grösse. Eine directe Verificirung dieser Vermuthung war allerdings leider

1) Eine andere Erklärung der beobachteten Verhältnisse scheint mir nur unter der Voraussetzung möglich, dass man ihnen den normalen Charakter abspricht. Man würde dann eine atypische Verdoppelung der normalen unpaaren Anlage anzunehmen haben. Diese Deutung dürfte indessen, von allen anderen Gründen, die dagegen sprechen, abgesehen, schon deswegen ausgeschlossen sein, weil eine Verdoppelung der medianen unpaaren Mammaranlage oder Zitze bisher niemals bei Bj. oder erwachsenen Weibchen beobachtet worden ist, hier dagegen übereinstimmend gleich auf einmal bei 3 Individuen vorliegen würde.

2) Ich meinte damals (1902a, p. 265), ihr Fehlen auf einen leichten, augenscheinlich beim Abschneiden des Nabelstranges entstandenen Defect zurückführen zu sollen, den die Bauchhaut unterhalb des Nabels zeigte. Die Durchsicht meiner alten Zeichnungen ergibt indessen, dass der fragliche Hautdefect erst in der Höhe des vierten (von caudal an gerechnet) Mammaranlagenpaares, also jedenfalls oberhalb (cranial) der Stelle beginnt, an der die mediane Mammaranlage sich finden sollte. Er kann also keineswegs für ihr Fehlen verantwortlich gemacht werden.

3) Dass es ein Irrthum ist, wenn SELENKA in seiner Abbildung eines unmittelbar vor der Geburt stehenden Embryos (1887, Taf. XXVII, Fig. 6) eine oberhalb des Nabels gelegene unpaare, mediane Mammaranlage zeichnet, habe ich schon in meiner ersten Arbeit (1902a, p. 265, Anm.) hervorgehoben.

nicht möglich, da die Schnittserie in dem SELENKA'schen Nachlass nicht mehr aufgefunden werden konnte.

Als Ursprungsgebiet der bei den 21,5 mm-Beuteljungen zu beobachtenden paarigen, centralen Anlagen können nur die Primäranlagen in Frage kommen, schon deshalb, weil andere Bildungen, auf die sie zurückgeführt werden könnten, nicht vorhanden sind. Zudem ist die Thatsache, dass die Primäranlagen die späteren Mammaranlagen an Breite sehr beträchtlich — um mehr als das Doppelte — übertreffen, durchaus geeignet, diese Herkunft begrreiflich erscheinen zu lassen. Es ist kein Grund vorhanden, warum die Differenzierungsprocesse, die regelmässig die Primäranlagen ihrer Länge nach in die einzelnen Mammaranlagen zerfallen, gegebenenfalls nicht auch in transversaler Richtung wirksam sein sollen. Auf diese Weise würden, soweit die Breite der Primäranlagen es zulässt, doppelte Reihen von Mammaranlagen bzw. Zitzen entstehen können, eine Erscheinung, die bekanntlich bei gewissen Didelphyiden (*Peromys henseli* u. a., vergl. Textfig. 6, S. 671) zu beobachten ist. Für gewöhnlich jedoch scheint die Bildung doppelter Mammaranlagen nur auf ein einziges Paar beschränkt zu sein, und auch dieses Paar bleibt als solches nicht erhalten, sondern verschmilzt schliesslich zu einem einheitlichen, unpaaren Gebilde.

Eine derartige Verschmelzung von Mammaranlagen ist an sich durchaus kein unerhörtes Vorkommnis. Ein analoger Fall ist vielmehr seit langem bekannt, allerdings nicht von Marsupialiern, sondern von Placentaliern. Bei Pferd und Esel entstehen nach den Untersuchungen von GEGENBAUR (1873) und CLARA HAMBURGER (1900) die Zitzen jeweils aus zwei ursprünglich weit von einander getrennten Mammaranlagen, die allmählich mehr und mehr zusammenrücken, um sich schliesslich zu einer einheitlichen Bildung zu vereinigen.

Bei den Perissodactylen erfolgt diese Verschmelzung der Mammaranlagen erst relativ spät, nachdem jede für sich bereits das kolbenförmige Stadium erreicht hat. Um so leichter kann also diese Verschmelzung bei *Didelphys* sich vollziehen, wo die beiden centralen Mammaranlagen, wie Fig. 2 und 44 lehren, schon auf dem linsen- bis zapfenförmigen Stadium einander ganz nahe gerückt sind. Da sie ferner wesentlich geringere Dimensionen besitzen als ihre lateralen Genossinnen, so wird aus der Vereinigung eine kolbenförmige Mammaranlage hervorgehen, die sich auch in ihrer Grösse nicht von den übrigen Bildungen dieser Art unterscheidet.

Dass die Primär- und Mammaranlagen von den Seiten her nach der Mittellinie des Abdomens hin zusammenrücken — was der Fall sein muss, wenn eine Verschmelzung der beiden centralen Anlagen zu Stande kommen soll — ist gleichfalls eine aus den Präparaten direct zu entnehmende Thatsache. Ich habe auf die Ursache dieser Lageveränderung, die Ersetzung der Membrana reuniens durch die ventralwärts vorwachsenden Ränder der definitiven Leibeswand, schon oben (S. 663, Anm.) hingewiesen. Hierbei werden die Primäranlagen und die aus ihr sich differenzirenden Mammaranlagen immer mehr und mehr gegen die Bauchmittellinie zu verschoben. Dass dieser Vorgang bei den 21,5 mm-Beuteljungen noch nicht beendet sein kann, ergibt sich ohne weiteres aus der Ausmessung der Fig. 1 im Vergleich mit Fig. 2. Aus Fig. 2 (Vergr. 12×) berechnet sich die Entfernung der beiden Mammaranlagen des dritten Paares gleich $15,5 \text{ mm} : 12$ oder $1,3 \text{ mm}$, aus Fig. 1 (Vergr. 18×) auf $10 \text{ mm} : 18 = 0,55 \text{ mm}$. Während die Beuteljungen von 21,5 mm (Fig. 2) auf 44 mm (Fig. 1), also auf die doppelte Länge heranwachsen, verringert sich die Distanz der Mammaranlagen des dritten Paares von $1,37 \text{ mm}$ auf $0,62 \text{ mm}$, also auf mehr als die Hälfte. Die Entfernung zwischen den beiden centralen Anlagen in Fig. 2 beträgt aber nur $2 \text{ mm} : 12 = 0,17 \text{ mm}$. Selbst wenn man mit starken individuellen Schwankungen rechnet, wird also die Zusammenschiebung der Mammaranlagen in medianer Richtung — die den Verschluss der bei den 21,5 mm-Beuteljungen (Fig. 2) noch nicht vernarbten, später aber gänzlich (Fig. 1) verschwindenden Nabelöffnung begleitet — bei weitem

ausreichen, um die centralen Mammaranlagen mit einander in unmittelbarem Contact und zur Verschmelzung zu bringen.

Damit wird die Schwierigkeit hinfällig, auf die zu Beginn dieses Abschnittes hingewiesen wurde. Die neu erkannten Thatsachen fügen sich vielmehr zwanglos an einander, zu einem zusammenhängenden Bilde der Genese des Mammarapparates von *Didelphys* von seinen ersten Entwicklungsstadien an.

Diese beginnt schon in relativ früher Embryonalzeit mit der Bildung eines Paares von Primäranlagen, die jederseits den gesammten Hautbezirk umfassen, der später Mammaranlagen hervorzubringen hat. Die Sonderung der Mammaranlagen innerhalb dieser Primäranlagenbezirke geschieht noch vor der Geburt, und zwar in allmählicher Folge, caudal beginnend und von hier aus cranialwärts fortschreitend, wie dies auch für andere Bildungen des Mammarapparates von *Didelphys* charakteristisch ist. Dabei entstehen zwei laterale Reihen von Mammaranlagen, die ein central gelegenes Paar kleinerer Mammaranlagen zwischen sich schliessen. Letztere verschmelzen sodann nach der Geburt zu der für die späteren Stadien typischen, unpaaren, medianen Mammaranlage.

Auf diese Weise wird der Anschluss an die Stadien erreicht, von denen meine früheren Untersuchungen ausgingen. Zu ihren Ergebnissen habe ich, was die Beutelentwicklung, das weitere Verhalten der Mammaranlagen und der von ihnen entspringenden Haar-, Milch- und Talgdrüsenanlagen betrifft, nichts hinzuzufügen. Nur über den Beutelschliessmuskel sind noch einige Beobachtungen nachzutragen.

Die Durchsicht meiner Präparate ergab, dass die Entwicklung des Sphincter marsupii augenscheinlich erst nach der Geburt der Beuteljungen beginnt. Bei dem Londoner Embryo war nichts von seiner Anlage zu bemerken, ebensowenig auf meinen zahlreichen Skizzen nach den Schnitten durch den älteren Embryo aus SELENKA'schem Besitz. Dagegen fand sich eine deutliche Sphincteranlage bei den 21,5 mm-Beuteljungen, wie sowohl die Totalpräparate (Fig. 2) als auch die Schnitte (Fig. 44 *bm*) erkennen liessen. Nicht immer jedoch zeigt sie sich schon in so jugendlichen Stadien; einzelne meiner Präparate von über 30 mm langen Beuteljungen liessen sie vielmehr ganz vermissen oder doch nur höchst unsichere Spuren von ihr wahrnehmen. Erst von Beuteljungen über 38 mm an ist die Sphincteranlage regelmässig vorhanden, jedoch in wechselnder Stärke. Auch während der späteren Entwicklungsstadien ist das Verhalten des Beutelschliessmuskels nicht constant. Noch bei halbwüchsigen Thieren ist er oft nur sehr schwach ausgebildet, wie ich in Uebereinstimmung mit A. CARLSSON (1903) beobachten konnte. Vor allem aber ist hervorzuheben, dass er mit der Bildung des Marsupiums nicht das Mindeste zu thun hat. Dieses entwickelt sich vielmehr lediglich durch active Wucherung und Faltenbildung der Epidermis, ohne dass der Beutelschliessmuskel bei diesen Vorgängen irgendwelche Rolle spielt.

Die Beschaffenheit des Mammarapparates beim erwachsenen Opossum-Weibchen darf als bekannt vorausgesetzt werden; Präparate von ♀, die eine grössere Anzahl von Jungen an den Zitzen befestigt im Beutel tragen, sind ja jetzt fast in jeder Sammlung anzutreffen. Nur einer wichtigen Thatsache sei gedacht, die vielleicht für die Gattung *Didelphys* s. str. und für die Species *D. marsupialis* charakteristisch ist: nie mals sind hier Zitzentaschen zu beobachten, wie sonst bei den übrigen Didelphyiden und bei den Marsupialiern der alten Welt.

Ich habe eine grössere Anzahl halbwüchsiger und nahezu ausgewachsener jungfräulicher Weibchen untersuchen können, aber hier ebenso wie bei lactirenden Weibchen, deren Zitzen nicht alle beansprucht waren, an Stelle der unter gleichen Verhältnissen bei anderen Beutlern vorhandenen taschenförmigen, eine retrahierte Zitze bergenden Vertiefungen stets nur kleine, oft kaum wahrnehmbare Erhebungen gefunden. Es ist dies eine natürliche Folge davon, dass sich die Mammaranlagen schon bei Beuteljungen von 10 cm Länge an wieder zurückbilden, anstatt Zitzentaschen zu erzeugen (BRESSLAU 1902a). Wenn daher GEGENBAUR (1876) über ein Marsupium von *Didelphys cancrivora* (= *marsupialis*) mit 7 wohlentwickelten Zitzentaschen berichtet, so möchte ich vermuthen, dass hier die Art nicht richtig bestimmt war. Dass OWEN (1868), wie GEGENBAUR citirt, solche Zitzentaschen bei *Didelphys virginiana* (gleichfalls synonym zu *marsupialis*) beschrieben hätte, scheint mir aus dem Text des englischen Autors nicht hervorzugehen, da an der fraglichen Stelle nur von *Didelphys*, ohne Nennung der Species, die Rede ist. Wenn es sich bestätigen sollte, dass diese eigenartige Rückbildung der Mammaranlagen nur bei *Did. marsupialis* vorkommt, so würde das Verhalten der Zitzen ein ausgezeichnetes Merkmal zur Bestimmung der sonst nicht immer leicht erkennbaren, halbwüchsigen Weibchen liefern.

Andere Gattungen der Didelphyidae (*Marmosa*, *Peramys*).

Dem Wenigen, was bisher über die Ontogenese des Mammarapparates der nicht zur Gattung *Didelphys* gehörigen Didelphyiden bekannt geworden ist, habe ich leider auch nur wenig hinzuzufügen. Gerade diese Formen beanspruchen wegen der verschiedenartigen Ausbildung ihrer Milchorgane ein hohes Interesse und bedürfen zur richtigen Würdigung ihrer phylogenetischen Stellung dringend einer genauen embryologischen Untersuchung.

Entwicklungsgeschichtliche Daten, die den Milchdrüsenapparat betreffen, liegen bisher nur über das Genus *Marmosa* (= *Micoureus*) und zwar über die Species *M. murina* (L.) (= *dorsigera*)¹⁾ vor. KATZ (1882) beschrieb bei einem 47 mm langen weiblichen Beuteljungen das Vorhandensein von 11 [5—1—5]²⁾ Mammaranlagen, die sich auf dem kolbenförmigen Stadium befanden. Unter ihnen war die mediane unpaare Anlage zwar nicht länger, aber doch breiter als die übrigen und „nahm sich, der Länge nach durchschnitten, wie eine mit einem kleinen mittleren und zwei grösseren seitlichen Ausläufern versehene Figur aus“. Der Hinweis auf die grössere Breite der mittleren unpaaren Anlage erscheint mir mit Rücksicht auf ihren nach meinen Befunden bei *D. marsupialis* wahrscheinlich paarigen Ursprung bemerkenswerth, die weitere Bemerkung ist möglicher Weise auf eine Marsupialtaschenanlage zu beziehen.

Ich selbst habe sodann in meiner ersten Arbeit (1902a) über die Befunde bei einem aus Surinam stammenden jugendlichen Weibchen (Eigentum des Zoologischen Instituts Strassburg) berichtet, das bei einer Rückenlänge von 66,5 mm und einer Schwanzlänge von 50 mm bereits ein wohlentwickeltes Haarleid trug. Beutelfalten fehlten. In der Inguinalgegend fanden sich in der zuerst von CARUS (1840, Taf. VIII, Fig. 3) abgebildeten, von KATZ für die Zitzen dieser Species beschriebenen, charakteristischen Anordnung 15 (7—1—7) kleine rundliche Gruben (Textfig. 4 *mt*), von deren Grunde wiederum kleine Taschen (*zt*) in die Tiefe sich einsenkten. Diese letzteren waren an dem zu ihnen gehörigen Areolar-

1) Doch steht die Richtigkeit der Artbestimmung weder bei dem von KATZ, noch bei dem von mir früher untersuchten Exemplar ganz sicher fest.

2) In dieser Formel bezeichnet die mittlere Ziffer die mediane Mammaranlage, die 1. und 3. Ziffer die Anzahl der in den beiden lateralen Reihen gelegenen Anlagen.

gewebe bzw. Mammarstroma als Zitzentaschen kenntlich und mit starken Haaren (*h*) sammt Milch- (*dr*) und Talgdrüsen sprossen ausgerüstet. Die grösseren Gruben (*mt*) glaubte ich danach als Marsupialtaschen auffassen zu können.

An neuem Material habe ich seither nur ein kleines ♀ Beuteljunges von 33 mm Rücken- und 7 mm Schwanzlänge untersuchen können, das mit 7 Geschwistern zu einem *M. murina*-Weibchen der Strassburger Zoologischen Sammlung (alte Collection) gehörte. Es besass ebenso wie das von KATZ beschriebene Bj. II (5-1-5) kolbenförmige Mammaranlagen, zeigte aber sonst nichts wesentlich Neues. Haaranlagen fehlten noch, ebenso war von den eigenartigen, von der Linea alba in die Cutis und zu einem Theil der Mammaranlagen ausstrahlenden, sehnigen Lamellen, die KATZ (1882) beschrieben hat, nichts zu beobachten. Der Cutiswall um die Mammaranlagen war sehr deutlich ausgeprägt, ebenso die zu ihnen ziehenden Fasern des Musculus cremaster (vergl. Textfig. 4 *cr*). Eine Anlage des Sphincter marsupii war nicht ausgebildet, ebensowenig wie bei dem der Textfig. 4 zu Grunde liegenden Exemplar. Dem entspricht die zuerst von LECHE (1888) festgestellte Erscheinung, dass die erwachsenen Weibchen dieser und noch einiger anderer beutelloser Species des Beutelschliessmuskels entbehren.



Fig. 4. *Marmosa murina*, jugendl. Weibchen, 6,65 cm. Querschnitt durch die Bauchdecke in der Höhe des hintersten Zitzenpaares. Vergr. 15:1. *cr* Musculus cremaster; *dr* Milchdrüsen spross; *g* Blutgefäss; *h* Haarbalg; *mt* Marsupialtasche; *zt* Zitzentasche.

Ueber die definitive Gestaltung des Mammarapparates beim erwachsenen Thier konnte ich mich sodann bei einem sehr gut conservirten *M. murina*-Weibchen unterrichten, das die Strassburger Zoologische Sammlung 1903 aus Alto Puros bei Manaos (Brasilien) erhalten hatte (Rückenlänge 137 mm, Schwanzlänge 183 mm). Ein Beutel war bei dem noch nicht trüchtig gewesenen Thier ebensowenig vorhanden wie bei der Mutter des 33 mm-Beuteljunges; die durch dünnere Behaarung ausgezeichnete Mammergegend der Bauchhaut war im Gegentheil unter dem Einfluss der bereits ansehnlich entwickelten Milchdrüsen etwas vorgewölbt. Die II (5-1-5) Zitzen waren sämtlich in Zitzentaschen eingeschlossen, befanden sich aber insofern auf verschiedenen Entwicklungsstufen, als die beiden caudalen Paare, sowie die mittlere Zitze fast an die Oberfläche der Bauchhaut heranreichten oder sogar ein wenig über sie hervorsahen, während die übrigen noch ganz in den Zitzentaschen verborgen waren. Die grosse Differenz dieser Zustände geht wohl am besten aus Textfig. 5 hervor, in der Medianschnitte durch die zweite¹⁾ linke (*a*) und vierte rechte Zitzentasche (*b*) neben einander abgebildet sind. Zu beiden Seiten der caudalen Zitzen waren bei makroskopischer Betrachtung schwache halbmondförmige, ihre Concavitäten einander zukehrende Falten erkennbar, die vielleicht auf Marsupialtaschen hinweisen, bei den cranialen Paaren jedoch nur

1) Ich zähle die Mammaranlagen und Zitzen der Marsupialier stets so, dass das hinterste caudale Paar als erstes gerechnet wird.

undeutlich und zum Theil nur einseitig ausgeprägt waren. Auch die Schnitte stellten die Diagnostizierung dieser Faltenbildungen keineswegs sicher, wengleich die Möglichkeit besteht, auch in der Textfig. 5 a (*mt?*) neben der Zitzentasche noch eine Marsupialtasche herauszufinden. Nach den später zu besprechenden Erfahrungen bei den Murinen kann eine solche Deutung ohne Kenntniss der entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge aber nur mit allem Vorbehalt gegeben werden.



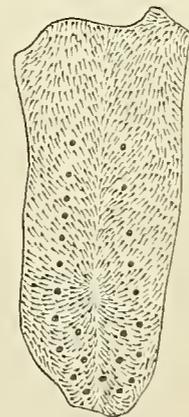
Fig. 5. *Marmosa murina*, erwachs. Weibchen, 13,7 cm. a Querschnitt durch die zweite linke, b durch die vierte rechte Zitzentasche. Vergr. 15:1. *mt?* Marsupialtasche; *zt* Zitzentasche.

Ich hätte es auch kaum gewagt, diese Vermuthung hier auszusprechen, wenn mir nicht in allerletzter Zeit Beobachtungen an einer Anzahl erwachsener *M. murina*-Weibchen aus dem Besitz des Britischen Museums neuen Anlass dazu gegeben hätten. Ein Marsupium fand sich bei keinem der Exemplare, wohl aber waren die einzelnen Zitzentaschen oder Zitzen häufig von charakteristischen Ringfalten umgeben. Besonders deutlich war dies bei dem in THOMAS' (1888) Marsupialierkatalog auf p. 346 mit p bezeichneten Weibchen der Fall, dessen Zitzen zum Theil eben erst aus den Zitzentaschen hervorzutreten begannen, so dass es also nicht möglich war, diese mit den sie umrundenden Ringfalten zu verwechseln. Auch unter den 7 auf p. 347 des Kataloges unter x—e₁ aufgeführten Weibchen befanden sich einige ausgewachsene Exemplare, bei denen diese Bildungen deutlich ausgeprägt waren. Bei dem in Fig. 5 nach einer von Mr. HERRING-London aufgenommenen Photographie abgebildeten Individuum ist das die Milchdrüsen tragende Feld deutlich vorgewölbt und von der übrigen Bauchhaut durch zwei seichte Furchen abgegrenzt, die jedoch, lediglich durch die vorhandenen Niveauunterschiede hervorgerufen, nichts mit Beutelfalten zu thun haben. Von den 5—1—5 Zitzen ist das fünfte (craniale Paar) noch gänzlich in die Zitzentaschen retrahirt. Völlig hervorstülpt ist nur die zweite linke, die mediane und die vierte rechte Zitze, nahezu hervorgetreten sind die Zitzen des caudalen Paares und die zweite rechte Zitze; die übrigen befinden sich in verschiedenen Stadien der Eversion. Im Umkreise fast aller Zitzen sind zugleich Ringfalten ausgebildet, die allerdings meist in den lateralen Abschnitten ihres Umfanges verstrichen sind. Ich habe gerade dieses Bild mit seinen Unregelmässigkeiten zur Wiedergabe gewählt, weil es mir um so deutlicher dafür zu zeugen scheint, dass es sich hier nicht bloss um zufällige oder durch irgendwelche Schrumpfungsprozesse herbeigeführte, artificielle Faltenbildungen handelt. Vielmehr bieten die Marsupialtaschen von *Didelphys marsupialis* (vgl. BRESSLAU 1904, Fig. 8—10) kurz vor ihrem Verstreichen einen ganz ähnlichen Anblick dar. Ob hier eine Homologie vorliegt, wird allerdings — ich wiederhole es — erst durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen festgestellt werden können.

Ueber die Gattung *Peramys* habe ich nur ein paar kurze Beobachtungen mitzuthellen. Auch sie wurden an Material aus dem Britischen Museum angestellt.

Unter den fast ein Dutzend zählenden *Peramys*-Arten verdient besonders *P. henseli* THOMAS wegen seines Mammarapparates Beachtung, da diese Species nicht nur unter den Marsupialiern, sondern unter allen Säugethieren überhaupt die grösste Zitzenanzahl besitzt. Es war mir daher sehr erwünscht, in London das von THOMAS (1888) als Typus dieser Art beschriebene und abgebildete Weibchen kennen zu lernen. Es besass 25 (11—5—9) Mammae, deren Genese aus Zitzentaschen deutlich zu erkennen war, während sich über das Vorhandensein von Ringfalten (Marsupialtaschen) nichts Sicheres aussagen liess. Die beiden lateralen Zitzenreihen, von denen die rechte 11, die linke 9 zählte, begannen in der Inguinalgegend und verliefen in leicht S-förmig geschwungenem Bogen cranialwärts, um hier 1—2 cm von den Achselhöhlen entfernt zu endigen. Die 5 inneren Zitzen beschränkten sich auf die untere Bauchgegend: am weitesten caudal stand die unpaare Zitze, daran schlossen sich, den lateralen Zitzen parallel gestellte Reihen bildend, 2 Zitzenpaare an. Zu diesem ♀, dessen genaue Maasse THOMAS (1888, p. 362, a) mittheilt, waren 3 Junge vorhanden, 2 ♀, 1 ♂. Von einem der jungen Weibchen, die bereits völlig behaart waren (Rücklänge 60 mm, Schwanzlänge 21 mm) durfte ich die Bauchhaut zur näheren Untersuchung exstirpieren. Dabei ergab sich (Textfig. 6 und Taf. XXXVII, Fig. 6) das interessante Resultat, dass hier gleichfalls rechts 11, links dagegen nur 9 Zitzenanlagen vorhanden waren, dass also die auffällige Zitzenasymmetrie keine Somation, sondern ein erbliches Merkmal darstellt. Bemerkenswerth war ferner die eigenartige Stellung der Haare, die Textfig. 6 mit möglichster Genauigkeit zu charakterisiren versucht. Die Haare convergiren hier nicht nur nach der Bauchmittellinie, sondern umstellen ausserdem ein kleines, etwa in der Höhe des fünften Zitzenpaares gelegenes Feld, das der Gegend des Nabels entspricht. Der Haarstrich spiegelt damit die Richtung jener Kräfte wieder, die bei den zur Herstellung der definitiven Leibeswand führenden Wachstumsprocessen thätig waren. Aus diesem Kraftlinienschema ergibt sich, dass neben der medianwärts gerichteten Verschiebung der beiden einander entgegenwachsenden Bauchwandhälften eine besonders energische Zusammenziehung der Epidermis zum Verschluss der Nabelöffnung stattfand, so dass diese Gegend gewissermaassen als das Centrum der ganzen Zusammenziehung angesehen werden kann.

Fig. 6. Stück der Bauchhaut eines jugendlichen Weibchens von *Peramys henseli*. Vergr. 2,5 : 1. Die schwarzen Punkte bezeichnen die Anordnung der Mammaranlagen, die kleinen Striche die Stellung der Haare; der verdickte Theil der Striche entspricht der Basis der Haare (vgl. auch Taf. XXXVII, Fig. 6).



Bei der Schnittuntersuchung zeigte sich nichts, was erhebliche Beachtung verdiente. Ein Sphincter marsupii bezw. seine Anlage fehlte, ähnlich wie dies A. CARLSSON (1903) für *Peramys sorex* festgestellt hat. Die Mammaranlagen befanden sich auf dem Zitzentaschenstadium, d. h. sie stellten kleine grubenförmige Einsenkungen von geringer Tiefe dar, an deren Grunde Haare und die in typischer Weise dazugehörigen Drüsensprossen mündeten. Die Mammarhaare — wie ich die Haare, von denen die Milchdrüsen ihren Ursprung nehmen, kurz bezeichnen möchte — durchsetzten die Haut in sehr schräger Richtung und divergirten dabei beträchtlich, ebenso wie bei *M. murina* (vgl. Textfig. 4 h). Infolgedessen fehlten in der Cutis unmittelbar unterhalb der Mammaranlagen die sonst überall sehr dicht gedrängten Haarbälge, woraus sich erklärt, dass die Stellen der Zitzenanlagen schon bei Betrachtung des ohne vorhergehende Färbung aufgehellten Totalpräparates in Durchsicht (Fig. 6) als kleine, rundliche, helle Flecke (nicht, wie in Textfig. 6, dunkel) sehr deutlich hervortraten. Ebenso, wie bei dem *M. murina*-Beuteljungen (Textfig. 4, dr),

waren die von den Mammarhaaren ausgehenden Milchdrüsenprossen nur wenig weit entwickelt, viel weniger als bei etwa gleichaltrigen Beuteltungen aus anderen Marsupialierfamilien (vgl. z. B. Fig. 50, 55 u. a.).

Dasyuridae.

In dieser unter den australischen Beutlern zweifellos eine sehr primitive Stellung einnehmenden Familie werden für gewöhnlich die eigentlichen Dasyurinae mit der nur durch die einzige Art des Ameisenbeutlers vertretenen Gattung *Myrmecobius* zusammengefasst. BENSLEY (1903) trennt von den Dasyurinae noch die Thylacinae als besondere Unterfamilie ab. Material von letzteren, in extrem carnivorer Richtung specialisirten Formen stand mir nicht zur Verfügung. Dagegen konnte ich unter den Dasyurinae die Entwicklung des Mammarapparates sowohl bei den echten Beutelmardern (*Dasyurus*), wie bei den insectivoren Gattungen *Sminthopsis* und *Phascogale* untersuchen.

Gattung *Dasyurus*.

Eingehendere Mittheilungen über die Entwicklung der Milchorgane bei den Beutelmardern liegen bis jetzt nicht vor. Einige kurze Angaben über die makroskopischen Verhältnisse der Beutelanlage weiblicher Beuteltungen finden sich in der Arbeit von KATZ (1882), ein einzelnes Stadium habe ich früher (1902a) beschrieben.

Das von mir neu untersuchte *Dasyurus*-Material stammte nur zum kleinen Theil, — 6 Bj., darunter 2 Männchen — aus der Ausbeute der SEMON'schen Expedition. 6 weitere Bj., leider sämmtlich Männchen, erhielt ich aus Stockholm, ferner je ein weibliches Bj. aus Stuttgart und aus Strassburg (BRESSLAU 1902 a). Von diesen insgesamt 14 Bj. kamen also nur 6 ♀ für meine Zwecke in Betracht, die obendrein nur 3 Entwicklungsstadien repräsentirten¹⁾. So wäre das Untersuchungsergebniss recht unzureichend ausgefallen, wenn mir nicht zuguterletzt Herr Prof. HILL-London Einblick in seine vortrefflichen Schnittserien zur *Dasyurus*-Entwicklung gewährt hätte. Damit fügten sich 1 Embryo und 9 aufeinander folgende Stadien weiblicher Bj. vom Neugeborenen an meinem Materiale ein, das alsdann einen nahezu vollständigen Ueberblick über den Verlauf der Mammarapparatentwicklung ermöglichte.

Alle Londoner Exemplare, sowie das Stuttgarter und Strassburger Bj. gehörten zur Species *Dasyurus viverrinus* SHAW, die Bj. der SEMON'schen Sammlung zur Species *D. geoffroyi* GOULD, die sich von jener durch den Besitz eines Hallux unterscheidet. Da beide Arten gleiche Zitzenzahl (6) und Beutelverhältnisse aufweisen, so kann diese Speciesverschiedenheit für unsere Untersuchung unberücksichtigt bleiben. Erwähnt sei jedoch, dass eine Art, *D. hallucatus* GOULD, 8 Zitzen besitzt (THOMAS 1888, p. 270) und dass, laut mündlicher Mittheilung von Prof. HILL, auch bei erwachsenen Weibchen von *D. viverrinus* bisweilen 8 Zitzen zur Ausbildung gelangen. KLAATSCH (1884, p. 227) hat seinerzeit augenscheinlich gleichfalls ein solches Weibchen vorgelegen.

Die nachstehende Tabelle giebt über die Grössen- und Altersverhältnisse der untersuchten Exemplare Auskunft und lehrt, dass die von SEMON gesammelten Bj. die Reihe der Stadien, die ich aus London erhielt, unmittelbar fortsetzen. Da Herr Prof. HILL zur Zeit selbst noch mit der Bearbeitung seines Materials beschäftigt ist, steht mir selbstverständlich eine nähere Charakterisirung der Stadien No. 1—10

1) Vgl. in der nachstehenden Tabelle die Maasse der Bj. 11, 12, — 13, 14, — 15, 16, die paarweise nahezu identisch sind.

No.	Rückenlänge ¹⁾ in mm	Schwanzlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Sammlung	Alter	Bemerkungen
1	10	—	6	HILL- London	Embryo	Querschnittserie
2	9	—	5,5		Neugeborenes	Sagittalschnittserie Stad. A (HILL)
3	9,5	0,75	5,75—6		Bj. 3 Std. nach Geburt	„ Stad. B
4	10,2	1	6		26 Std. nach Geburt	„ Stad. C
5	16	—	7		„ Stad. D	
6	17,5	1,5	8		5—6 Tage alt	„ Stad. E
7	19	1,7	8,5—9		ca. 7 Tage	„ Stad. F
8	32	—	13,5		ca. 14 Tage	„ Stad. H
9	38	—	16,5—17		19 Tage	Querschnittserie Stad. I
10	47	—	20		25 Tage	„ Stad. J
11	48	8	21		—	—
12	ohne Kopf	9	—		—	—
				SEMON		
13	77	23	44	—	—	
14	77	23	44	—	—	
15	101	33	—	Stuttgart	—	
16	116,5	36	—	Strassburg	—	

nicht zu. Ich habe hier nur so viel mitzuthemen, als zum Verständniss der Entwicklung des Mammarapparates selbst unbedingt nothwendig ist.

Der *Dasyurus*-Embryo No. 1 verhielt sich hinsichtlich der Anlagen des Mammarapparates ganz ähnlich wie der oben beschriebene Londoner *Didelphys*-Embryo. In der gleichen Lage wie dort, von der Nabelgegend caudalwärts sich erstreckend und topographisch der ventralen Endigung der Stammmusculatur entsprechend, fand sich jederseits eine typische Primäranlage in Gestalt eines verdickten und von verdichtetem Cutisgewebe unterlagerten Abschnittes der Bauchhaut. Dieser zuerst aus der Durchsicht der Querschnittserie abgeleitete Befund wurde sodann makroskopisch durch die von Prof. HILL hergestellten Photogramme des Embryos bestätigt. Zwei Aufnahmen in Seitenansicht liessen übereinstimmend die Primäranlagen als weissliche Flecke von charakteristischer Gestalt und Lage erkennen. Die Publication der Bilder des Embryos wird erst in Prof. HILL's Arbeit erfolgen.

Bei dem neugeborenen und dem 3 Stunden alten Bj. (No. 2 und 3 der Tabelle), die zusammen besprochen werden können, waren die Primäranlagen als solche nicht mehr so leicht erkennbar wie bei dem Embryo. Einmal deswegen, weil nur Längsschnittserien vorlagen, sodann weil in diesen Stadien die tiefere, bleibende Lage der Epidermis neben dem sich stark färbenden Epitrichium bei Betrachtung mit schwächerer und mittlerer Vergrösserung kaum bemerkbar ist. Erst die Durchmusterung der Schnitte bei starker Vergrösserung führte zur Auffindung der längere Zeit zuerst vergeblich gesuchten Bildungen, wobei es sehr zu Statten kam, dass die HILL'schen Longitudinalserien in vorzüglicher Orientierung geschnitten worden waren. Infolgedessen war es von vornherein gegeben, dass die Mammaranlagen in nächster Nähe vor und hinter den Medianschnitten der Serie zu suchen waren. Auch die Anlagen der Stammmusculatur erwiesen sich dabei wiederum als brauchbare Leitmerkmale. Der praktische Werth dieses Merkmals ergibt sich sofort aus Textfig. 7, in der die caudale Hälfte eines links von der Medianebene geführten Längsschnittes durch das Bj. No. 3 abgebildet ist. Die Nabelöffnung ist bei dem jugendlichen Thierchen noch nicht völlig verschlossen; sie wird von einem Walle wuchernder Epidermis umgeben, deren epitrichialer Theil besonders auffällig verdickt ist (*na*). Die Anlage der Stammmusculatur hat sich mit ihrem ventrocaudalen Zipfel (*sm*) unterhalb der Nabelnarbe bereits bis nahe an die Medianlinie vorgeschoben, und genau daran

1) Die Maasse der No. 1—10 sind laut Angabe von Herrn Prof. HILL, dem ich sie verdanke, nur approximativ.

anschliessend, dort wo der abdominale Theil der Bauchwand unter nahezu rechtem Winkel inguinalwärts umbiegt, findet sich in der Epidermis die Anlage des Mammarapparates (*ma*), allerdings erst, wenn man diese Gegend bei starker Vergrösserung ins Auge fasst (Taf. XLI/XLII, Fig. 45). Die tiefe Lage der Epidermis zeigt hier eine andere Beschaffenheit als in der Umgebung. Ihre Zellen sind innerhalb dieses Bezirkes höher und streckenweise bereits in zwei Schichten differenzirt, während sonst ringsum einschichtige Anordnung vorherrscht. Auffällig ist ferner, dass hier die Basallamelle, mit der sich die Epidermis scharf gegen die Cutis absetzt, unabhängig vom Epitrichium wellig gebogen verläuft, so dass der caudale Abschnitt des fraglichen Bezirkes eine deutliche linsenförmige Epidermisanschwellung (Fig. 45 *ma*) aufweist. In geringer Entfernung cranialwärts davon findet sich eine zweite, schwächere Verdickung, die auf den folgenden Schnitten noch etwas deutlicher hervortritt und jedenfalls eine beginnende, weitere Differenzirung ähnlicher Art darstellt. Dass es sich hier nicht um zufällige, bedeutungslose Bildungen handeln kann, geht daraus

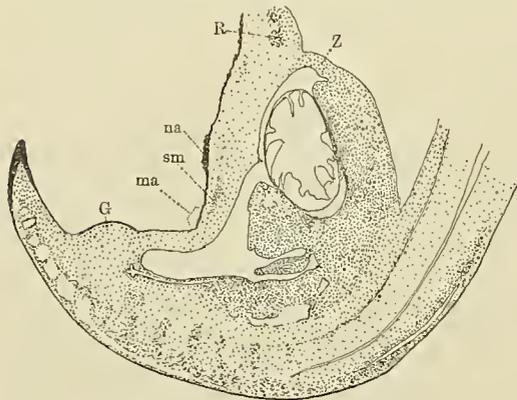


Fig. 7.

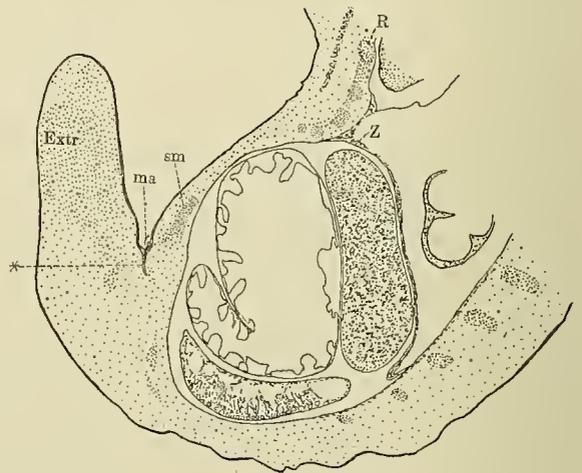


Fig. 8.

Fig. 7. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 3 (9,5 mm). Sagittalschnitt durch die hintere Körperhälfte in der Gegend der Anlage des Mammarapparates (*ma*). Vergr. 30:1.

Fig. 8. *D. viverrinus*, Bj. No. 4 (10,2 mm), ähnlicher Sagittalschnitt wie in Textfig. 7; statt des Genitalhöckers (*G*) ist jedoch die Anlage der hinteren Extremität (*Extr*) getroffen. Vergr. 30:1. *na* Nabelgegend; *R* Rippenanlage; *sm* Anlage der Bauchmuskulatur; *Z* Zwerchfellansatz; * in die Cutis einwuchernde Epidermisstreifen (Anlage des caudalen Bauchwandabschnittes). Die mit *ma* bezeichneten Abschnitte der Textfig. 7 und 8 sind auf Taf. XLI/XLII, Fig. 45, 46 in starker Vergrösserung dargestellt.

hervor, dass derartige Anschwellungen der Epidermis andernorts fehlen, dagegen aber charakteristischer Weise an der entsprechenden Stelle der rechten Seite vorhanden sind. Die fraglichen Epidermisbezirke entsprechen also den Primäranlagen des Embryos, die als solche nach der Geburt wesentlich an Deutlichkeit verlieren, während sich aus ihnen gleichzeitig die einzelnen Mammaranlagen — und zwar, ebenso wie bei *Didelphys*, zuerst am caudalen Ende der Primäranlagen — zu differenziren beginnen. Zum Unterschied von *Didelphys* wird bei *Dasyurus* diese Sonderung nicht schon im embryonalen Leben vollendet. Im Uebrigen herrscht jedoch grösste Uebereinstimmung. Dies gilt insbesondere auch für die aus dem Verschluss der Nabelöffnung resultirende, medianwärts gerichtete Verschiebung der Primäranlagenbezirke, die bei dem Embryo viel weiter lateral gelegen waren.

Diese Lageverschiebungen erreichen im Zusammenhange mit gewissen anderen Wachstumsvorgängen in den nächsten Stadien einen noch grösseren Umfang und führen dabei, was den Mammar-

apparat betrifft, zu höchst eigenartigen Erscheinungen. Das Wesentliche dieser Vorgänge besteht, wie hier nur ganz kurz angedeutet werden kann, darin, dass die Rückenseite der Bj. ein sehr viel stärkeres und schnelleres Wachstum durchmacht als die Bauchseite. Ein Vergleich der Textfigg. 7—11 lehrt, dass, während die Bj. von 9,5 mm (Bj. No. 3 der Tabelle, Textfig. 7) auf 19 mm Rückenlänge (Bj. No. 7, Textfig. 11) heranwachsen, die freie Strecke der Bauchwand zwischen dem Ansatz des Genitalhöckers (*G*) bzw. der hinteren Extremität (*Extr*) und dem Ansatz des Zwerchfells (*Z*) oder dem caudalen Ende des Rippenbogens (*R*) so zu sagen keine nennenswerthe Vergrößerung erfährt, und dass — als mechanischer Effect dieser Wachstumsincongruenz — die unmittelbar nach der Geburt fast gestreckten Bj. sich über die Bauchseite stark zusammenkrümmen. Wie bedeutend ihre Gestaltveränderung dabei ist, beweisen die von KEIBEL (1902) in HERTWIG's Handbuch der vergl. Entwicklungslehre der Wirbelthiere (1906, Bd. I, 2, p. 115, Fig. 48 γ und δ) nach Photogrammen HILL's abgebildeten *Dasyurus*-Bj. von denen das jüngere (γ) etwa dem Bj. No. 3, das ältere (δ) etwa dem Bj. No. 6 meiner Tabelle entspricht. Diese intensive Zusammenkrümmung ist jedoch natürlich nicht von Dauer, da sich schliesslich auch die Bauchwand in entsprechendem Maasse vergrössert. Vorbereitet wird dies schon vom Stadium des Bj. No. 4 (Textfig. 8) an, indem die Oberhaut an der Uebergangsstelle vom abdominalen zum inguinalen Abschnitt der Bauchwand, die schon bei dem Bj. No. 3 durch ein kleines in die Cutis vorspringendes Epidermiszipfelchen gekennzeichnet war (Fig. 45*), eine von Stadium zu Stadium an Mächtigkeit zunehmende solide Wucherung in die Tiefe der Inguinalbeuge vorschickt (Textfig. 8, 9, 10, 11, Fig. 46, 47*). Schon bei den Bj. No. 6 und 7 beginnt dann im Innern dieser Epidermiswucherung ein Verhornungsprocess (Fig. 47*), der sehr rasch zu ihrer Aushöhlung führt, indem die Hornpfropfe bald nach ihrer Bildung ausgestossen werden. Ist dies geschehen, wie bei dem Bj. No. 8 (Textfig. 12*), so zeigen die Thiere eine sehr beträchtliche Entspannung ihres vorher stark gekrümmten Zustandes (vergl. Fig. 48 ϵ nach HILL bei KEIBEL loc. cit.), vor allem aber hat die Bauchwand dadurch mit einem Schlage eine Vergrößerung um die ganze, nicht unbeträchtliche Länge der ursprünglich soliden Epidermiswucherung erfahren.

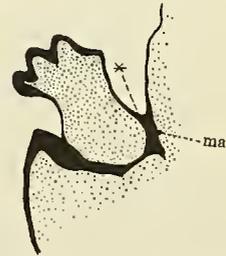


Fig. 9. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 5 (16 mm). Sagittalschnitt durch das Abdomen in der Gegend der Mammaranlagen (*ma*) und des Ansatzes der hinteren Extremität. Vergr. 30:1.

Für die Anlagen des Mammarapparates, deren Differenzirung bei dem Bj. No. 3 gerade begonnen hat, ergeben sich nun aus den eben skizzirten Vorgängen wichtige topographische Consequenzen. Das erste Einwachsen der soliden Epidermiswucherung zur Verlängerung der Bauchwand (Fig. 45*) erfolgt caudal von dem Sitz der Primäranlagen (*ma*), und zunächst ganz unabhängig von ihnen. Blicke das auch weiterhin der Fall, so würden sich die Mammaranlagen schliesslich etwa in halber Höhe des Abdomens finden, nicht aber an den Platz in der Inguinalgegend gelangen, den sie thatsächlich zuletzt einnehmen. Die Verlängerung der Bauchwand muss also in der Weise vor sich gehen, dass die Mammaranlagen dabei zugleich caudalwärts verschoben werden. Dies wird dadurch herbeigeführt, dass die in der Inguinalbeuge sich ausbildende Epidermiswucherung nicht nur unter Vermehrung der Zellen an der in Fig. 45 mit * bezeichneten Stelle in die Tiefe vordringt, sondern dass sich an ihrem Zuwachs gleichzeitig auch die angrenzenden Oberhautschnitte und damit auch die von den Primär- bzw. Mammaranlagen eingenommenen Hautbezirke betheiligen (Textfig. 8, Fig. 46 *ma*). So kommt es, dass die Mammaranlagen allmählich mit der immer weiter vorwuchernden Epidermisverdickung (Textfig. 9 *ma*) von der freien Bauchoberfläche weg in die Tiefe der Cutis hinein verschoben werden (Textfig. 10, 11 *ma*) und sich infolgedessen ihre relative Position innerhalb der Bauchwand dauernd bewahren.

Während dieser Vorgänge vollzieht sich auch die definitive Sonderung der Mammaranlagen aus den Primäranlagenbezirken. Bei den Bj. No. 3 und 4 (Fig. 45, 46 *ma*) beginnen sie als linsenförmige Anschwellungen aufzutreten, ihre Anzahl ist jedoch aus den Sagittalschnitten nicht genau festzustellen. Bei den folgenden Bj. ist die Differenzierung der Mammaranlagen so weit perfect, dass ihre Zahl stets mit Sicherheit zu bestimmen ist. Bei dem Bj. No. 5 (Textfig. 9 *ma*) stellen sie zapfenförmige Bildungen dar, bei denen jedoch bereits — ebenso wie bei den Bj. No. 6 und 7 — geringe Einschnürungen am Halse des Zapfens auf den Uebergang zum kolbenförmigen Stadium hindeuten (Fig. 47 *ma*). Dieses ist sodann bei dem Bj. No. 8 (Textfig. 12) erreicht und bleibt von nun an bis in die späten Stadien der Bj. 13 und 14 hinein bestehen. Die Länge des in die Cutis vorspringenden Zapfens der Mammaranlagen beträgt bei dem Bj. No. 7 erst 0,04 mm,

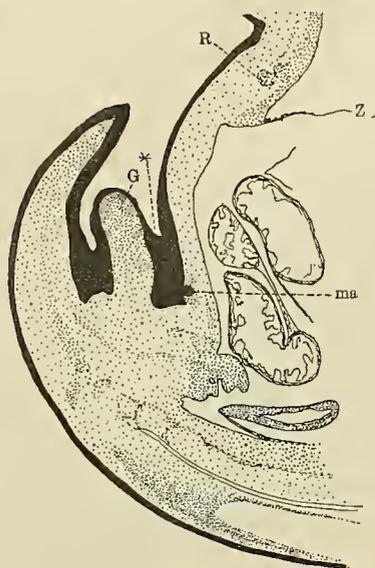


Fig. 10.

Fig. 10. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 6 (17,5 mm). Sagittalschnitt durch die hintere Körperhälfte in der Gegend der Mammaranlagen. Vergr. 30:1.

Fig. 11. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 7 (19 mm). Sagittalschnitt wie in Textfig. 10. Vergr. 30:1. Bezeichnungen wie in Textfig. 7 und 8.

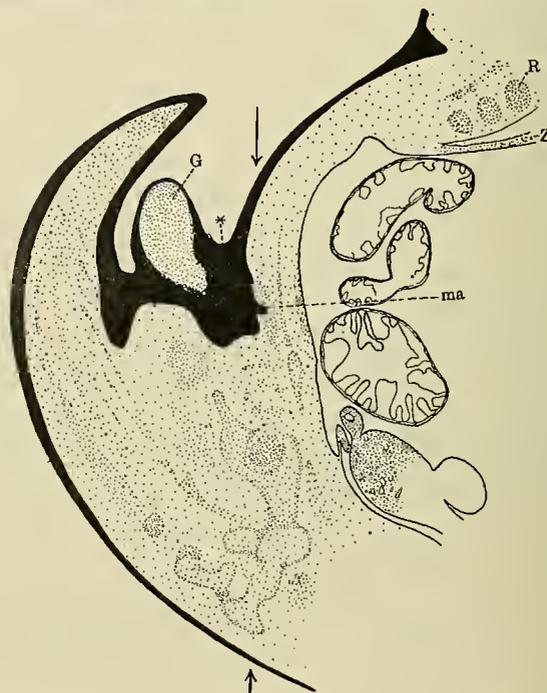


Fig. 11.

bei dem Bj. No. 8 nach Erreichung des kolbenförmigen Stadiums dagegen bereits nahezu 0,1 mm. In der Regel sind die Mammaranlagen in der Normalzahl 6 ausgebildet; die Bj. No. 7 und 8 zeichneten sich jedoch durch den Besitz von 4 Paaren von Mammaranlagen (Textfig. 12 ma_{1-4}) aus. Regelmässig sind die Mammaranlagen in zwei leicht geschwungenen Längsreihen angeordnet, die ihre Concavitäten einander zuehren. Dabei zeigen die beiden Mammaranlagen des caudalen Paares den geringsten, die des dritten Paares den grössten gegenseitigen Abstand, woraus sich die Reihenfolge erklärt, in der die einzelnen Mammaranlagen auf den Sagittalschnitten¹⁾ auftreten: die des caudalen Paares (Textfig. 12 ma_1) der Medianebene am nächsten, die des dritten Paares (ma_3) am weitesten davon entfernt.

1) Es sei darauf hingewiesen, dass nur Sagittalschnitte in diesen Stadien verständliche Bilder geben, Querschnitte allein dagegen nicht. So konnte ich bei Prof. HILL eine Transversalserie durch ein dem Bj. No. 7 entsprechendes Stadium durchsehen, deren ungefähre Schnitttrichtung durch die in Textfig. 11 eingetragenen Pfeile angedeutet wird. Wie leicht zu sehen, verhielten sich diese Schnitte, obzwar quer durch den Rumpf geführt, hinsichtlich des Mammarapparates wie Frontalschnitte und lieferten daher höchst sonderbare Bilder, die alle Mammaranlagen fast zugleich getroffen und aus einer im Innern des Körpers gelegenen, unförmigen Epidermismasse entspringend zeigten. Das betreffende Bj. war ausserdem noch bemerkenswerth, weil bei ihm 7, auf der einen Seite 3, auf der anderen 4 Mammaranlagen ausgebildet waren.

Während die Primäranlagen des Mammarapparates bei dem Embryo No. 1 frei an der Bauchoberfläche gelegen und hier bei Lupenbetrachtung äusserlich erkennbar gewesen waren, verschwinden infolge der eben beschriebenen Prozesse die Mammaranlagen nach der Geburt für längere Zeit, vom Stadium No. 4 bis No. 7, von der Bildfläche und werden damit der äusseren Inspection entzogen. Erst nach etwa 14 Tagen des Beutellebens, vom Stadium No. 8 an, gelangen sie wieder an die Oberfläche des Abdomens, bleiben jedoch zunächst noch unter dicken, erst nach und nach zur Verhornung und Abstossung gelangenden Epidermisschichten verborgen. Die Abschilferung dieser Massen schreitet, wie Textfig. 12 lehrt, in caudocranialer Richtung fort, so dass sich die Bauchhaut zunächst in der Höhe des ersten (caudalen) Mammaranlagenpaares egalisiert (Schnitt c), während weiter lateral und cranialwärts die Aushöhlung der Epidermiswucherung noch nicht beendet ist (Schnitt a und b). Alle diese Vorgänge bewirken jedoch, das sei ausdrücklich constatirt, lediglich die Ausgestaltung der definitiven Leibeswand der Beuteljungen. Die Einrichtungen des Mammarapparates werden zwar scheinbar auffällig dabei in Mitleidenschaft gezogen, ihre Entwicklung geht jedoch ganz unabhängig davon vor sich. Für das Verständniss der Ontogenese des Mammarapparates sind die zuletzt geschilderten Erscheinungen daher ohne

jede prinzipielle Bedeutung. Die eigenartige Entstehungsweise der Leibeswand bei *Dasyurus* complicirt zwar das Bild der Mammarapparatentwicklung in topographischer Beziehung. Thatsächlich aber erfolgt in dieser Zeit nichts anderes, als was wir schon bei *Didelphys* gefunden hatten: die Differenzirung der einzelnen Mammaranlagen aus dem embryonalen Primäranlagenpaar.

Erst nachdem die Mammaranlagen nach Aushöhlung der ursprünglich soliden, inguinalen Bauchwandlamelle wieder an die freie Oberfläche des Abdomens gelangt sind¹⁾, beginnt eine neue Etappe in der Entwicklung des Milchdrüsenapparates.

Schon bei dem Bj. No. 8 ist zu bemerken, dass sich das sehr kräftig entwickelte Areolargewebe (Textfig. 12 c, *ag*), das die Mammaranlagen umgiebt, in Form eines Cutiswalles (*cw*) in die Epidermis vorwölbt. Letztere bildet infolgedessen um die Mammaranlagen eine Art ringförmigen Wulst, wie die auf den Schnitten in Gestalt kleiner, zu beiden Seiten des Cutiswalles in die Unterhaut vorspringenden Epidermiszipfel (Textfig. 12 a, ++) erkennen lassen. Diese bei dem Bj. No. 8 noch ziemlich unscheinbaren Bildungen sind bei dem Bj. No. 9 (Textfig. 13) bereits zu recht erheblicher Grösse herangewachsen. Alle 6 Mammaranlagen (*ma*) dieses Bj., deren Kolben eine Länge von ca. 0,11 mm besitzen, zeigen sich auf den Schnitten jederseits von starken soliden Epidermiszapfen (++) flankirt, die mit einander combinirt ring-

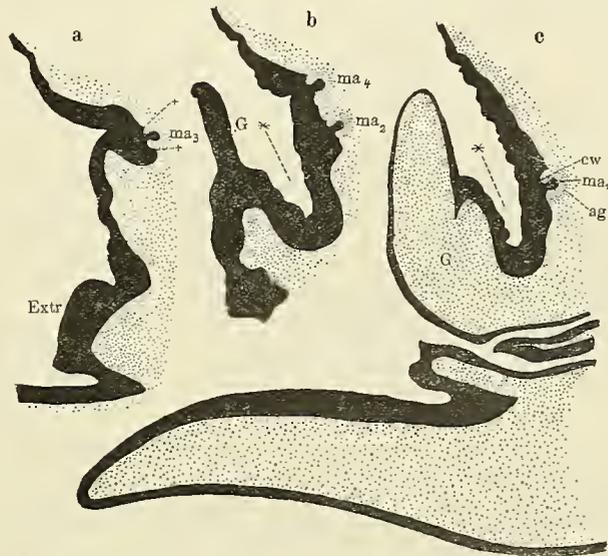


Fig. 12 a—c. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 8 (32 mm). Sagittalschnitte durch das Abdomen und die Mammaranlagen der linken Seite. c der Medianebene am nächsten, b als 10., a als 18. Schnitt (à 10 μ) darauf folgend. Die Schwanzpartie ist nur in c mitgezeichnet. Vergr. 30:1. *ag* Areolargewebe; *cw* Cutiswall; *Extr* Anschnitt der hinteren Extremität; *g* Genitalhöcker; *ma*₁₋₄ die 4 Mammaranlagen.

1) Von nun an liefern auch Querschnitte wieder brauchbare Bilder.

förmige, die Mammaranlagen concentrisch umziehende Leisten ergeben. Caudal hat bereits die Aushöhlung dieser Ringleisten begonnen, cranial macht sie sich erst wenig bemerkbar (Textfig. 13 *mt*). Nach vollendeter Aushöhlung würden sie Ringfalten darstellen und damit genau den bereits von *Didelphys* her bekannten Marsupialtaschen entsprechen. Dadurch, dass die drei in Aushöhlung begriffenen Marsupialtaschen jeder Seite unter sich an einander grenzen, wird die Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Didelphys* noch erhöht: ebenso wie dort sind auch hier die Marsupialtaschen die Vorläufer der Beutelbildung.

Eine Anlage der Beutelfalten selbst dürfte bei dem Bj. No. 9, nach dem Schnittbefund zu schliessen, makroskopisch noch nicht deutlich erkennbar gewesen sein, wenn auch das Gebiet des zukünftigen

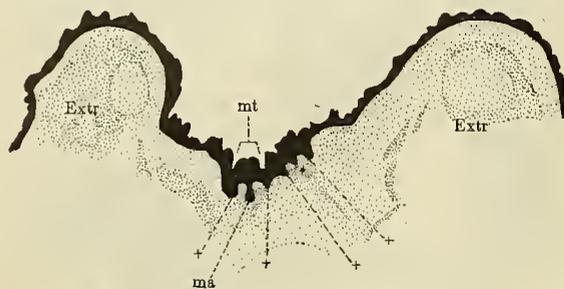


Fig. 13. *Dasyurus viverrinus*, Bj. No. 9 (38 mm). Querschnitt durch das Abdomen in der Höhe des 3. (cranialen) Mammaranlagenpaares. Vergr. 30:1. *Extr* hintere Extremität; *ma* Mammaranlage; *mt* Marsupialtasche.

Marsupiums innerhalb der zwischen den beiden hinteren Extremitäten (Textfig. 13 *Extr*) gelegenen Hautregion sich vielleicht durch eine kleine Depression bemerkbar machte. Hervorgehoben aber sei, dass, wie Textfig. 13 lehrt, die Marsupialtaschen- bzw. Beutelanlage lediglich im Anschluss an die Mammaranlagen und ganz unabhängig von jener Epidermiswucherung auftritt, die in den vorhergehenden Stadien die Ausbildung des inguinalen Bauchhautabschnittes besorgte. Diese, die sich in den früheren Stadien über das ganze zwischen den Hintergliedmaassen gelegene Hautgebiet erstreckte,

ist bei dem Bj. No. 9 wieder gänzlich verschwunden. Es bestätigt sich damit auch hinsichtlich des Marsupiums, was ich schon oben betonte, dass jene Epidermiswucherung keinerlei Beziehungen zur Genese des Mammarapparates aufweist.

Ueber den Beginn der Differenzirung des Sphincter marsupii lassen sich nach den Sagittalserien bestimmtere Angaben nicht machen. In der Querschnittserie durch das Bj. No. 9 fanden sich zwar schwache Faserzüge des Hautmuskels, die sich ventralwärts ausbreiteten. Ob sie eine Anlage des Sphincter bildeten oder nicht, war jedoch nicht zu entscheiden. Erst von den folgenden Stadien an ist der Beutelschliessmuskel einigermaassen deutlich angelegt, doch contrastirt seine geringfügige Ausbildung auffällig mit der starken Entfaltung, die er später bei den erwachsenen Weibchen zeigt. Auf keinen Fall hat er an der Entstehung des Beutels irgend welchen Antheil.

An die bei dem Bj. No. 9 beobachteten Verhältnisse schliessen sich die der Bj. No. 10, 11 und 12 unmittelbar an. Ihrer geringen Grössendifferenz entsprechend zeigten sie alle drei fast die gleiche Ausbildung des Mammarapparates, so dass es genügt, die Befunde bei einem von ihnen genauer zu beschreiben. Ich wähle dazu das Bj. No. 11, das jüngste Stadium aus dem SEMON'schen Material, das ich ebenso wie die folgenden Bj. noch ungeschnitten erhielt und daher auch makroskopisch untersuchen konnte.

Das Thierchen (No. 11 der Tabelle) war blind und am Rumpf noch gänzlich haarlos. Am Kopf begannen die ersten Haare hervorzuspriessen, die Zehen trugen bereits ganz kurze Krallen. In der caudalen Hälfte des Abdomens war die Anlage des Beutels gerade eben erkennbar. Es zeigten sich hier zwei schwache, seitliche Falten von etwa 1,3 mm Länge, die ein im Maximum fast 1 mm breites, etwas unter das Niveau der Bauchhaut eingesenktes Feld zwischen sich schlossen. Die beiden Falten waren leicht gekrümmt und kehrten ihre concave Biegung einander zu; doch standen sie weder cranial noch caudal mit einander in Verbindung, sondern endigten vorn und hinten jede für sich und von der anderen völlig getrennt

(vgl. auch KATZ, 1882, p. 618). Das zwischen ihnen gelegene Feld war daher weder kopf- noch schwanzwärts von der übrigen Bauchhaut bestimmt abgegrenzt. Bei genauerer Betrachtung unter starker Lupenvergrößerung und bei auffallendem Licht waren darin jederseits drei kleine rundliche Erhebungen erkennbar, die von breiten Ringfurchen umzogen wurden. Die lateralen Ränder dieser Ringfurchen waren mit den Beutelfalten identisch. Bei Untersuchung des herausgeschnittenen, gefärbten und aufgehellten Beutelfeldes in durchfallendem Licht boten diese 3 Paare von Ringfurchen das typische Bild von Marsupialtaschen dar, ähnlich wie es in den correspondirenden Stadien von *Didelphys marsupialis* erhalten wurde.

Diesem Befunde entsprechend war das Ergebniss der Schnittuntersuchung leicht verständlich; es sei daher nur kurz auf Fig. 48 (Schnitt durch das dritte Mammaranlagenpaar des Bj. No. 11) verwiesen. Man erkennt zunächst die vom Areolargewebe (*ag*) umschlossenen Mammaranlagen, die sich auf dem kolbenförmigen Stadium befinden (Länge der in die Cutis sich einsenkenden Kolben ca. 0,17 mm). Jederseits von ihnen wölben sich bereits zum grössten Theil durch den bekannten Verhornungsprocess zu seichten Falten ausgehöhlte Epidermiszapfen in die Cutis vor, die Querschnitte der Marsupialtaschen (*mt*). Ihre lateralen Ränder sind stärker erhoben und stellen sich infolgedessen zugleich als Beutelfalten (*bf*) dar. Das ganze Bild ist ohne weiteres aus dem beim Bj. No. 9 (Textfig. 13) beschriebenen Verhalten abzuleiten.

Die gleichaltrigen Bj. No. 13 und 14 waren ebenfalls noch blind, auf ihrem Rücken waren aber bereits die Haare durchgebrochen, ebenso hatten die Vibrissen der Schnauze schon eine gewisse Länge erreicht. Auch machten sich bereits die Anfänge der für die Beutelmarder charakteristischen Tüpfelzeichnung bemerkbar. Die Beutelanlage war der Grösse der Thiere entsprechend in ihren Dimensionen (3 mm lang, 2,5 mm breit) viel besser ausgebildet als bei dem Bj. No. 11, ohne aber in ihrem Aussehen wesentliche Veränderungen erfahren zu haben. Demgemäss zeigt das in Fig. 7 abgebildete, bei auffallendem Lichte in 8-facher Vergrößerung hergestellte Mikrophotogramm der Beutelanlage die beiden nicht mit einander zusammenhängenden Beutelfalten, median von diesen jederseits 3 Marsupialtaschen, breit mit einander verschmolzen, eine jede von ihnen eine rundliche Erhebung umschliessend, von deren Gipfel aus sich die Mammaranlage in die Tiefe senkt. Zwischen den Marsupialtaschen der rechten und der linken Seite wölbt sich der sie trennende, freie Streifen des Beutelfeldes relativ stark in die Höhe.

Der eigentliche Fortschritt in der Ausbildung des Mammarapparates, den die Bj. No. 13 und 14 gegenüber dem vorhergehenden Stadium erfahren haben, offenbart sich erst auf den Schnitten (Fig. 49). Einmal sind in der Bauchhaut überall wohlentwickelte Haaranlagen aufgetreten, ferner ist in der Unterhaut, die bei den vorhergehenden Bj. noch rein bindegewebigen Charakter zeigte, die Differenzirung des subcutanen Fettgewebes (*sc*) erfolgt. Vor allem aber ist mit den im Centrum der wohl ausgebildeten Marsupialtaschen (*mt*) in das Corium sich einsenkenden Mammaranlagen eine weitgehende Veränderung vor sich gegangen, die in scharfem Gegensatz zu den für *Did. marsupialis* typischen Verhältnissen steht. Während dort die Mammaranlagen sich nach Ablauf des kolbenförmigen Stadiums zurückbilden, sind sie hier zu langgestreckten, weit in die Tiefe des Mammarstromas sich einsenkenden Epidermiscylindern (Fig. 49 *ma*) ausgewachsen, deren Höhe ca. 0,36 mm, also mehr als das Doppelte der im vorhergehenden Stadium gemessenen Kolbenlänge der Mammaranlagen beträgt. Vom Grunde dieser Mammaranlagen knospen aus der MALPHIGI'schen Schicht jeweils sechs Epithelsprossen hervor, die sich ihrerseits wieder in primäre (*ha*) und sekundäre Sprossen (*dr*) gabeln. Ihr histologischer Bau zeigt völlige Uebereinstimmung mit den von *Did. marsupialis* (BRESSLAU 1902 a, p. 281 f.) her bekannten Verhältnissen.

Aufschluss darüber, was aus den so umgewandelten Mammaranlagen wird, liefern endlich die beiden letzten Bj. meiner Entwicklungsreihe, No. 15 und 16 der Tabelle (No. 16 bereits in meiner ersten Arbeit

beschrieben). Die beiden ungefähr gleichaltrigen Bj. waren am ganzen Körper leicht behaart und trugen am Kopf lange Tastborsten. Die charakteristische weisse Tüpfelzeichnung in der schwarz pigmentirten Haut war deutlich ausgeprägt.

Auch hinsichtlich der Ausbildung des Mammarapparates verhielten sich beide Bj. vollkommen identisch. Ihr Beutelfeld, von etwa 3,5 mm Breite und 4,5 mm Länge, wurde, wie bei den vorhergehenden Bj., seitlich von zwei nicht mit einander zusammenhängenden, ca. 1,25 mm tiefen Beutelfalten begrenzt. Die Mitte des Beutelfeldes war in ihrer ganzen Länge fast bis zum Niveau der übrigen Bauchhaut emporgewölbt, so dass an Stelle eines einheitlichen Beutels eigentlich zwei seitlich von den Beutelfalten umrandete, schwach gebogene, tiefe Längsrinnen vorhanden waren. Diese Längsrinnen entsprachen, wie die Schnitte (Fig. 50 *mt*) lehrten, den drei der Quere nach mit einander verschmolzenen Marsupialtaschen jeder Seite. In jeder der beiden Rinnen fanden sich drei Erhebungen von geringer Höhe, die auf ihrem Gipfel kleine Oeffnungen trugen. Diese führten in kleine, nach Lage, Tiefe (0,36 mm) und Gestalt vollkommen mit den Mammaranlagen der Bj. No. 13 und 14 (Fig. 49 *ma*) identische Gruben (*zt*). Die Mammaranlagen haben sich also hier in Zitzentaschen umgewandelt, und zwar auf dem Wege der Verhornung, wie die Hornpfropfe oder deren Reste beweisen, die sich noch im Innern der einzelnen Zitzentaschen (Fig. 50 *zt*) finden.

Die Zitzentaschen tragen an ihrem Grunde regelmässig kleine papillenartige Erhebungen, auf denen jeweils 6¹⁾ mächtige, mit kleinen Talgdrüsen (*ta*) ausgestattete Haare (*ha*) ausmünden, die Abkömmlinge der bei den vorhergehenden Bj. beschriebenen Primärsprossen (Fig. 49 *ha*). Die an der dem Centrum der Mammaranlagen bzw. Zitzentaschen zugewandten Seite dieser Primärsprossen abzweigenden Secundärsprossen (*dr*) sind zu langen Drüsenschläuchen ausgewachsen und geben sich durch ihre mehrfach gegabelten und bereits canalisirten Verzweigungen deutlich als die Anlagen der Milchdrüsen zu erkennen.

Wie sich aus den zuletzt beschriebenen Verhältnissen der Beutel der erwachsenen *Dasyurus*-Weibchen herleitet, ist leicht zu verstehen, auch ohne dass directe Beobachtungen darüber angestellt werden konnten. Je tiefer die beiden Beutelfalten (vgl. Fig. 7) auswachsen, desto eher wird zwischen ihnen eine Verbindung vorn oder hinten oder an beiden Enden zu Stande kommen, und auf diese Weise ein Marsupium entstehen, dessen Oeffnung entweder caudal- oder cranial- oder rein ventralwärts schaut. So erklärt sich gerade aus dem Umstand, dass bei *Dasyurus* von vornherein, kraft der Anordnung der Marsupialtaschen, eine Verbindung zwischen den beiderseitigen Beutelfalten — die z. B. bei *Didelphys marsupialis* durch das Aneinandergrenzen der beiden caudalen Marsupialtaschen bewerkstelligt wird (vgl. Fig. 1 u. 3) — nicht besteht, das so stark variable Aussehen des fertigen Marsupiums, auf das z. B. auch KATZ (1882, p. 618f.) und LECHE (1897, p. 974) ausdrücklich aufmerksam machen. Beim Opossum ist schon auf Grund der ersten Anlage ein derartiges Variiren der Beutelgestalt ausgeschlossen, bei *Dasyurus* dagegen präjudicirt die erste Beutelanlage nichts, und es hängt von den späteren Wachstumsverhältnissen ab, wohin das Marsupium sich öffnet. Nach KATZ scheint die Mündung des Marsupiums in der Regel etwas mehr nach hinten als nach vorn gerichtet zu sein, während THOMAS (1888) als Norm „pouch opening vertically downwards, its walls of about equal depth all the way round“ angiebt. Bemerkenswerth ist, dass nach KATZ (1882, p. 627) mit der vorschreitenden Ausbildung der Jungen und der gleichzeitigen massigeren Entwicklung der Milchdrüsen eine starke Reduction der bei der Geburt der Jungen und noch einige Zeit nachher sehr ansehnlichen Beutelfalten Hand in Hand gehen soll.

1) Auch in den Zitzen erwachsener *Das. viverrinus* ♀ fand ich dementsprechend nur 6 Milchdrüsenausführgänge, während KLAATSCH (1884) deren Zahl auf 8 angiebt.

Gattung *Phascologale*.

Ueber die Entwicklung des Mammarapparates der Beutelbilche oder -wiesel ist bisher nichts bekannt. Seine Ausbildung bei den erwachsenen Weibchen zeigt innerhalb der Gattung recht erhebliche Verschiedenheiten. Die Zahl der Zitzen schwankt bei den einzelnen Arten zwischen 4 und 10 (THOMAS 1888), das Beutelfeld wird meist nur durch schwache, seitliche Falten abgegrenzt. Bei einer Species scheinen auch diese zu fehlen (*Ph. swainsoni*, Fig. 8), bei einer anderen (*Ph. minutissima*) dagegen ist ein wohl ausgebildetes, caudalwärts sich öffnendes Marsupium vorhanden.

Als Untersuchungsmaterial diente mir, da 6 *Phascologale*-Bj. der SEMON'schen und eines der Leidener Sammlung sich als Männchen erwiesen, die Nachkommenschaft dreier Weibchen von *Ph. flavipes* WATERHOUSE var. *typica* und eines Weibchens von *Ph. minutissima* GOULD aus dem Besitze des Britischen Museums. Die 3 erstgenannten ♀, in THOMAS' Marsupialierkatalog p. 291 unter a, u und v aufgeführt, hatten je 7 bzw. 8 Beuteljunge, das letztere, auf p. 293 mit b bezeichnet, ebenfalls 7 Beuteljunge. Aus allen 4 Sätzen von Beuteljungen konnte ich dank der Liberalität des Herrn THOMAS eine Anzahl weiblicher Exemplare für meine Zwecke verwenden. Ihre Grössenverhältnisse waren die folgenden:

No.	Species	Rückenlänge in mm	Schwanzlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	<i>Ph. flavipes</i>	26	2	10	THOMAS p. 291 a
2	" "	27	3,5	10,5	" p. 291 v
3	" "	35	4	14,5	" p. 291 u
4	<i>Ph. minutissima</i>	39	14	25	" p. 293 b

Ph. flavipes gehört zu den Species mit schlecht entwickeltem Marsupium. Bei den 3 Mutterthieren war das Beutelfeld in Folge der vorgeschrittenen Entfaltung der Milchdrüsen stark vorgewölbt; die Beutelfalten waren nur wenig ausgeprägt und functionell wohl ohne jede Bedeutung. Die Zitzenzahl beträgt 8¹⁾.

Die Bj. No. 1 und 2 waren nach ihrer Grösse und ebenso auch hinsichtlich der Ausbildung des Mammarapparates nur wenig verschieden. Sie waren noch blind und gänzlich haarlos, die Krallenentwicklung hatte kaum begonnen. Sie waren über die Bauchseite stark zusammengekrümmt, ähnlich wie die *Dasyurus*-Bj. No. 5—7, denen sie auch etwa im Alter entsprechen mochten.

Da ich von den jüngsten *Dasyurus*-Bj. nur Schnittserien untersuchen konnte, lag mir viel daran, Totalbilder der Anlage des Mammarapparates bei *Phascologale* herzustellen. Das Resultat dieser Bemühungen veranschaulichen die in Fig. 9 und 10 wiedergegebenen Photogramme. Um ersteres Bild zu erhalten, wurden bei einem der Bj. No. 1 die hinteren Extremitäten, Genitalhöcker und Schwanz dicht über ihrem Ansatz abgeschnitten. Auch dann war zunächst in der fraglichen Gegend noch nichts zu sehen, da eine dicke Epitrichialschicht alles verdeckte. Bei dem Versuch, mit einer feinen Pincette diese Schicht abzuheben, löste sich die ganze Epidermis mitsamt den aus ihr entspringenden 8 Mammaranlagen, die sich bereits auf dem kolbenförmigen Stadium befanden, von der Cutis los. Infolgedessen erkennt man in Fig. 9 acht kleine rundliche Löcher in der Cutis, in denen die Mammaranlagen steckten. Sie vertheilen sich über ein winziges, unmittelbar vor dem Genitalhöcker gelegenes Feld von 0,8 mm Breite und nur 0,4 mm Höhe, das von den Beutelfalten umrandet wird. Die Anordnung der Mammaranlagen ist sehr eigenartig, insofern als die vordersten beiden Anlagenpaare nicht hinter, sondern in einer queren Reihe neben einander

1) Unter den von A. CARLSSON (1903) beschriebenen 4 Weibchen besaßen 3 nur laterale Beutelfalten. Bei dem vierten Exemplar war der Beutel rings geschlossen und seine Mündung ventralwärts gerichtet, ausserdem besaß das Thier 10 Zitzen. Ob allerdings die Species sicher richtig bestimmt ist, geht aus dem Text nicht hervor.

liegen. Die einzelnen Mammaranlagenlöcher selbst sind von deutlich erhobenen Cutiswällen umgeben, die bei den 4 Mammaranlagen jeder Seite unmittelbar an einander grenzen. Die Cutiswälle ihrerseits wieder werden, soweit ihre Peripherie frei, d. h. nicht mit dem benachbarten Cutiswall verschmolzen ist, von Ringfurchen umzogen, die in ihren lateralen Abschnitten mit den Beutelfalten zusammenfallen. Ihnen entsprechen an dem herausgelösten Epidermisstück concentrisch die Mammaranlagen umkreisende Ringleisten, also die Anlagen von Marsupialtaschen. Der Antheil, den jede der Marsupialtaschen zur Herstellung der Beutelfalten beiträgt, ist aus der Photographie gut erkennbar. Da der Verlauf der Beutelfalten durch die Anordnung der Marsupialtaschen bestimmt wird, erscheint die Beutelanlage cranial viel schärfer abgegrenzt als caudal. Zu beachten ist dabei, dass der craniale Beutelabschluss keinen einheitlich von links nach rechts hinüberziehenden Bogen bildet, sondern sich aus zwei symmetrischen Componenten zusammensetzt, die nicht direct in einander übergehen. Es rührt dies daher, dass zwar die benachbarten Mammaranlagen jeder Seite mit ihren Cutiswällen unmittelbar zusammenstossen, nicht aber auch die beiden inneren cranialen Mammaranlagen von rechts und links. Infolgedessen läuft der vordere Bogen jeder Beutelfalte nur bis in die Nähe der Bauchmitte und biegt hier, dem Rande der inneren cranialen Marsupialtasche folgend, caudalwärts um, während in der Medianlinie selbst eine kammartige Erhebung der Bauchhaut bestehen bleibt, die den rechten und linken Mammaranlagencomplex scharf von einander scheidet und damit in sehr instructiver Weise Zeugniß ablegt für die paarige Entstehung des Mammarapparates. Nach dem Vorgange von *Didelphys* und *Dasyurus* können wir uns vorstellen, dass auch bei *Phascologale* die beiden Mammaranlagencomplexe mitsammt den zugehörigen Marsupialtaschen und den daraus hervorgehenden Beutelfalten sich auf der Grundlage eines Paares von Primäranlagen entwickeln, die, ursprünglich weiter lateral gelegen, allmählich bis zur Bauchmitte zusammengeschoben werden.

Neben diesen Befunden am Totalpräparat ergaben Schnitte, die ich von anderen Bj. der Stadien No. 1 und 2 anfertigte, nichts wesentlich Neues. Sie zeigten die bekannten Bilder der kolbenförmigen Mammaranlagen (Kolbenlänge ca. 0,1 mm), flankirt von den Epidermiszapfen der Marsupialtaschen. Die Anlage eines Sphincter marsupii war in diesen Stadien nicht festzustellen.

Bei den Bj. des Stadiums No. 3 begann auf Kopf und Rücken die Behaarung bereits durchzubrechen. Ihre Beutelanlage war bei Lupenbetrachtung auch ohne die umständliche Präparation erkennbar, die bei dem Bj. No. 1 vorgenommen werden musste. Sie nahm ein Feld von fast 1,5 mm Breite und 0,9 mm Höhe ein, das, wie dort, von den Beutelfalten umrandet und von einer schwachen, medianen Erhebung in zwei seitliche Abtheilungen gesondert war. Der vordere Abschluss der Beutelanlage hatte im Vergleich zu den seitlichen, stärker vertieften Theilen der Beutelfalten an Bedeutung verloren. Die Marsupialtaschen waren unter der Lupe bei auffallendem Licht nicht sehr deutlich sichtbar; um sie darzustellen, wurde daher das die Beutelanlage tragende Bauchwandstück excidirt, und nach Entfernung der Bauchmuskulatur in der gleichen Weise, die seinerzeit (1904) bei *Didelphys marsupialis* so gute Resultate geliefert hatte, als Totalpräparat gefärbt und aufgehellt. In dem so erhaltenen Bild (Fig. 10) erkennt man zunächst die 8 Mammaranlagen, von zellenreichem und daher intensiver als die übrigen Bauchhaut gefärbtem Areolargewebe umgeben. Die Areolarzone selbst wird jedesmal rings von dunkleren Streifen umgrenzt, die den Marsupialtaschen entsprechen. Die 4 Marsupialtaschen jeder Seite stossen mit ihren Rändern an einander, während sie sich von rechts und links her nicht berühren. Ihre ursprünglich rundliche Form (Fig. 9) ist infolge gegenseitiger Abplattung verloren gegangen. Lateral bilden ihre Ränder jederseits einen einheitlichen Bogen, der in Folge der Aushöhlung zur Beutelfalte doppelten Contour zeigt. Hinter den beiden caudalen Mammaranlagen bezeichnen zwei unscharf begrenzte, dunklere Flecken die Anlagen der Corpora inguinalia (WEBER 1898), deren Bedeutung später zu besprechen sein wird. Auch die bei der Präparation

an dem Hautstück gebliebenen Faserzüge der *Musc. cremasteres* (*M. compressores mammae*) sind deutlich bemerkbar. Sie strahlen von beiden Seiten her medianwärts in die dorsale Wand des Marsupiums ein und werden ausserdem, ähnlich wie es KATZ (1882) zuerst für *Dasyurus* (vgl. Fig. 50 *cr*) beschrieben hat, durch querverlaufende, in der Photographie besonders scharf hervortretende Fasern mit einander in Verbindung gebracht.

Die Schnitte (Textfig. 14) entsprachen dem Totalbild, was Mammaranlagen, Marsupialtaschen, Areolargewebe und Cremasterfasern anbelangt. Die ersteren hatten eine Kolbenlänge von 0,14 mm erreicht. Ein Sphincter marsupii war nicht mit Sicherheit festzustellen. In der Unterhaut hatte die Sonderung der tieferen Cutisschichten bereits begonnen, eine Differenzierung des subcutanen Fettgewebes war jedoch noch nicht erfolgt. Im Grossen und Ganzen glich das Bild etwa dem bei dem *Dasyurus*-Bj. No. 11 (Fig. 48) beobachteten. Nur die auffällige Erscheinung von 4 Mammaranlagen auf einem Querschnitt in Folge der eigenartigen Anordnung der beiden cranialen Mammaranlagenpaare sei als Besonderheit nochmals hervorgehoben.

Von *Phascologale flaviceps* waren ältere Stadien nicht vorhanden; doch bildeten die in der Tabelle mit No. 4 bezeichneten Bj. von *Ph. minutissima* dafür einen guten Ersatz. Ihre geringe Länge darf nicht unmittelbar mit der von den *Ph. flaviceps*-Bj. verglichen werden. Wie der Name andeutet, ist *Ph. minutissima* die weitaus kleinste aller Beutelbilcharten. Ihre Körperlänge beträgt im erwachsenen Zustande nur etwa 70 mm, während *Ph. flavipes* eine Grösse von ca. 100–130 mm erreicht.

Dementsprechend waren die Bj. No. 4, unter denen sich 5 weibliche Exemplare befanden, relativ weit entwickelt und bereits am ganzen Körper behaart. Auf dem Rücken waren die Haare bräunlich gefärbt, am Bauch noch hell und zart.

Die erwachsenen Weibchen von *Ph. minutissima* sollen nach THOMAS (1888, p. 292) nur 8 Mammae in einem wohlentwickelten Beutel besitzen, dessen vordere und seitliche Umwallung eine Höhe von 4–6 mm besitzt, nach hinten zu aber niedriger wird, so dass er sich also als Ganzes caudalwärts öffnet. Bei den von mir untersuchten Bj. fanden sich jedoch 10 Mammaranlagen, deren Anordnung aus Fig. 11 hervorgeht. Auch hier stehen die beiden vordersten Paare in nahezu einer Linie neben einander, dann folgen schwanzwärts jederseits zwei hinter einander gelegene Mammaranlagen und nur wenig nach hinten, aber stark medianwärts verschoben, ein weiteres caudales Mammaranlagenpaar. Es ist im Vergleich zu *Ph. flavipes* (Fig. 9, 10) schwer zu entscheiden, welches der 5 Mammaranlagenpaare von *Ph. minutissima* den Zuwachs bedeutet. Am ehesten scheint mir dafür das zweite oder allenfalls das dritte Paare in Frage zu kommen.

Das von den Mammaranlagen eingenommene, wie die übrige Bauchhaut mit zarten Haaren bestandene Feld war vorn und seitlich von den Beutelfalten umrandet, hinten dagegen nicht deutlich abgegrenzt. Die Anlage des Marsupiums zeigte dementsprechend cranial ihre stärkste Vertiefung, nach hinten verliefen die Beutelfalten flach in der Haut der Genitalgegend. Der durch den cranialen Bogen der Beutelfalten bewirkte Abschluss war nahezu einheitlich, liess jedoch seine paarige Entstehung aus dem Zusammenfluss der beiderseitigen Beutelfaltenschenkel noch erkennen. Auch wurde das ganze marsupiale Feld in der anscheinend für alle Dasyuriden typischen Weise durch eine mittlere, leistenartige Erhöhung in zwei symmetrische Hälften geteilt. Bei dem der Fig. 11 zu Grunde liegenden Präparat war sie auf der einen Seite von einer tiefen Furche begleitet, bei den anderen Objecten fiel die mittlere Erhöhung sanft und gleichmässig nach beiden Seiten hin ab.



Fig. 14. *Phascologale flavipes* var. *typica*, Bj. No. 3 (35 mm). Querschnitt durch das Abdomen in der Höhe der beiden cranialen Mammaranlagenpaare. Vergr. 40:1. *cr* Musculus cremaster.

Die Mammaranlagen selbst erschienen, infolge ihrer beginnenden Aushöhlung zu Zitzentaschen, als kleine Vertiefungen (Fig. 11), inmitten schwacher Vorwölbungen gelegen. Die Marsupialtaschen im Umkreise dieser Vorwölbungen waren mit Ausnahme der aus ihnen hervorgegangenen Beutelfalten fast vollständig verstrichen, liessen sich jedoch auf Schnitten noch diagnostizieren (Textfig. 18 *mt*). Im Uebrigen ergaben die Schnitte nichts von Bedeutung. Ihr Befund stand etwa in der Mitte zwischen dem in Fig. 49 und 50 dargestellten Verhalten der *Dasyurus*-Bj. No. 13 und 16. Am Grunde der in Aushöhlung begriffenen Mammaranlagen mündeten jeweils 6 Haare, zu denen ebensoviele Milchdrüsen sprossen und Talgdrüsenpaare gehörten. Die Differenzirung des Panniculus adiposus in der Unterhaut war nur wenig weiter vorgeschritten als in Fig. 49. Eine deutliche Anlage des Sphincter marsupii war nicht zu erkennen.

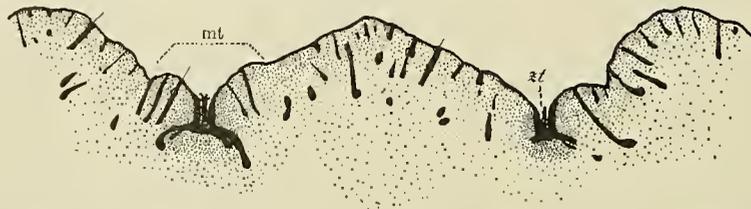


Fig. 15. *Phascogale minutissima*, Bj. No. 4 (39 mm). Querschnitt durch das Abdomen in der Höhe des zweiten Mammaranlagenpaares. Vergr. 40:1. *mt* Marsupialtasche, *zt* Zitzentasche.

Den kurzen Angaben über den Mammarapparat der erwachsenen Weibchen von *Ph. flavipes* und *minutissima*, die schon oben vermerkt sind, habe ich aus eigenen Beobachtungen weiter nichts hinzuzusetzen. Von *Ph. swainsoni* WATERH. konnte ich in London das von THOMAS (1888, p. 286 sub b) beschriebene Weibchen selbst in Augenschein nehmen (Fig. 8, nach einer in natürlicher Grösse aufgenommenen Photographie, die ich Mr. HERRING verdanke). Das die Zitzen tragende Feld der Bauchhaut, dessen Haare grösstentheils künstlich entfernt sind, war ziemlich stark vorgewölbt, von Beutelfalten fehlte dagegen jede Spur. Ebenso waren sichere Andeutungen von Marsupialtaschen nicht vorhanden, wenn sich auch zu Seiten einzelner Zitzen bogenförmige Falten fanden. Die Zitzen selbst standen am Rande dieses Feldes in der Anzahl von 9, rechts 5, links 4, und waren noch mit einem Theile ihrer Länge in die Zitzentaschen zurückgezogen. THOMAS hat die Vermuthung geäussert, die Normalzahl der Zitzen bei dieser Art betrage 10, da es wahrscheinlicher sei, den Ausfall einer Zitze als das Hinzutreten einer neuen anzunehmen. Ob dies zutrifft, wird sich erst durch Untersuchung weiterer Exemplare unterscheiden lassen. Bis dahin bleibt es auch unsicher, ob *Ph. swainsoni* wirklich typisch beutellos ist, oder ob es sich bei dem untersuchten ♀ etwa nur um eine temporäre Rückbildung des Marsupiums handelt, wie sie nach KATZ (1882) bei *Dasyurus* durch die auf der Höhe der Laktation mächtig anschwellenden Milchdrüsen herbeigeführt werden soll (s. o. p. 680). Eine Präparation des Londoner Exemplars habe ich nicht vornehmen können, so wichtig es auch gewesen wäre, den Ausbildungsgrad seiner Milchdrüsen und das Vorhandensein oder Fehlen eines Sphincter marsupii festzustellen.

Gattung *Sminthopsis*.

Auch von dieser hinsichtlich ihres Mammarapparates sehr bemerkenswerthen Gattung verdanke ich mein Untersuchungsmaterial dem Britischen Museum. Unter den dort aufbewahrten Spiritusexemplaren von *Sminthopsis crassicaudata* GOULD, der Buschmaus der australischen Kolonisten (SEMON 1903), fanden sich 3 Weibchen mit 8 bezw. 10 Beuteljungen, von denen ich eine Anzahl zur Bearbeitung erhielt. Ueber ihre Grössenverhältnisse giebt die nachstehende Tabelle Auskunft:

No.	Rückenlänge in mm	Schwanzlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	17	2,5	7	THOMAS, Marsupialkatalog, p. 307 a
2	21,5	3,5	11	aus Glas 97. 11. 3
3	23,5	4,5	14	aus Glas 85. 6. 11

Alle drei Mutterthiere besaßen 10 Zitzen und einen wohlentwickelten Beutel; nähere Angaben über seine Beschaffenheit folgen weiter unten.

Die Bj. des Stadiums No. 1 waren ihrer geringen Grösse entsprechend noch wenig entwickelt. Anlagen des Haarkleides fehlten gänzlich, ebenso war am Kopf der vorzüglich conservirten Thierchen äusserlich kaum etwas von den Augen oder den Anlagen des äusseren Ohres zu bemerken. An den vorderen Zehen hatte gerade die Bildung der Krallen begonnen. Der Rumpf der Thierchen war bauchwärts sehr stark eingekrümmt.

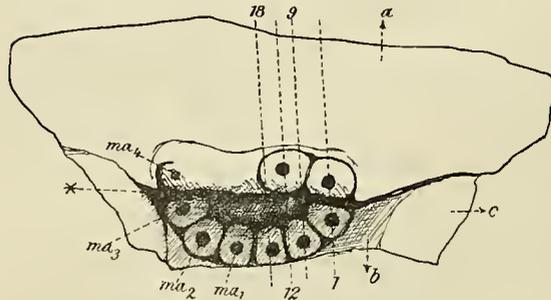
Es wurde zunächst von einem der Bj. eine Sagittalschnittserie angefertigt, die über den Entwicklungszustand des Mammarapparates Aufschluss gab. Sie lehrte, dass das vorliegende Stadium etwa in der Mitte zwischen dem der *Dasyurus*-Bj. No. 7 und 8 stand. Wie schon die Zusammenkrümmung der Bj. vermuthen liess, wird auch bei *Sminthopsis* die Ausbildung des caudalen Abschnittes der Bauchwand, ähnlich bei wie *Dasyurus*, durch eine anfangs solide, später sich aushöhlende Epidermiswucherung verbreitet. Während bei dem *Dasyurus*-Bj. No. 7 die Aushöhlung der Epidermiswucherung kaum begonnen hatte, bei dem Bj. No. 8 dagegen bereits nahezu vollendet war, ist sie bei dem *Sminthopsis*-Bj. No. 1 gerade mitten im Gange (Textfig. 16). Jedenfalls in Folge der gleichen Verschiebungsprozesse, die oben von *Dasyurus* ausführlich besprochen wurden, finden sich auch hier die Mammaranlagen im Bereich der Epidermiswucherung, also in dem zukünftigen inguinalen Bezirk des Abdomens. Im Ganzen sind ihrer jederseits 5 zu zählen; 3 von ihnen (ma_{1-3}) entspringen noch aus dem soliden Abschnitt der Epidermiswucherung, 2 dagegen (ma_4 und ma_5) sind in Folge des Aushöhlungsprocesses schon dem Bereich der freien Bauchwand zuzurechnen. Sie befinden sich sämmtlich auf dem kolbenförmigen Stadium (Kolbenlänge 0,08 mm).



Fig. 16. Sagittalschnitte (links von der Medianebene) durch die Anlage des caudalen Bauchwandabschnittes und die Mammaranlagen (ma_{1-5}) von *Sminthopsis crassicaudata* (Bj. No. 1, 17 mm). Vergr. 60:1. Verhornte Partien der Epidermis schwarz, diese selbst grau. Pfeil *a* bezeichnet den zur Bauchwand, Pfeil *b* den zum Genitalhöcker gehörigen Abschnitt. Die Ziffern geben die Aueinanderfolge der Schnitte (à 15 μ) in der Serie an.

Ganz ähnlich wie bei dem *Dasyurus*-Bj. No. 8 ist ferner um jede der Mammaranlagen ein kräftiger Cutiswall ausgebildet und im Zusammenhang damit die Anlage einer Marsupialtasche. Da reichliches Material vorhanden war, wurde in der Hoffnung, eine Gesamtansicht dieser Bildungen zu erhalten, bei einem anderen Bj. des Wurfes No. 1 die hintere, ventrale Partie des Rumpfes exstirpiert und in absolutem Alkohol gehärtet, nachdem vorher die hinteren Gliedmaassen, Schwanz und Genitalhöcker so weit als möglich vom Leibe abgespreizt worden waren. Aus diesem Präparat wurde darauf unter der binocularen Lupe das zwischen den beiden Extremitäten gelegene Stück der Bauchwand mit dem Ansatz des Genitalhöckers herausgeschnitten, und sodann mit feinen Pincetten die Oberhaut von der Cutis zu lösen versucht. Es gelang dabei, die ganze Epidermiswucherung mit den von ihr entspringenden Mammaranlagen und

Marsupialtaschen fast unversehrt zu isoliren; nur die fünfte Mammaranlage der einen Seite und die zugehörige Marsupialtasche, sowie ein Theil der vierten riss dabei ab und blieb in der Cutis stecken. Das winzige Epidermisstückchen (von ca. 1,5 mm Breite und 0,8 mm Länge) wurde dann gefärbt, aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen und lieferte nun thatsächlich die gewünschte Uebersicht. Bei der Dicke des Hautstückes (vgl. Textfig. 16) und der Situation der Mammaranlagen in verschiedenen Ebenen war es nicht möglich, eine Photographie des Präparates herzustellen. Statt dessen giebt Textfig. 17, die unter



Weglassung aller nebensächlichen Details genau nach dem Präparat gezeichnet ist, eine Darstellung der an ihm zu beobachtenden Verhältnisse.

Fig. 17. *Smynthopsis crassicaudata*, Bj. No. 1 (17 mm). Uebersichtsbild des die Mammar- und Marsupialtaschenanlagen tragenden Epidermisabschnittes. Vergr. 60:1. ma_{1-4} Mammaranlagen; Pfeil *a* bezeichnet den zur Bauchwand, Pfeil *b* den zum Genitalhöcker, Pfeil *c* den zur Extremität gehörigen Abschnitt. * entspricht der Kante des Winkels, unter dem Abschnitt *a* und *b* aneinander stoßen. Die Linien 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 correspondiren mit den Schnitten von Textfig. 16.

Es sind an dem Hautstückchen zunächst zwei Abschnitte zu unterscheiden, die durch eine quere, im Präparat tief dunkel erscheinende Grenzlinie getrennt sind, ein cranialer zur Bauchwand gehöriger Abschnitt (Textfig. 17, Pfeil *a*) und ein caudaler, der zum Genitalhöcker hinüberzieht (Pfeil *b*). Rechts und links (Pfeil *c*) ist der Ansatz der beiden hinteren Extremitäten. Abschnitt *a* und *b* liegen nicht in einer Ebene, sondern stoßen unter einem Winkel an einander, wie ein Vergleich mit Textfig. 16 (Schnitt 9, Pfeil *a* und *b*) verständlich macht. Allerdings ist dieser Winkel in dem Totalpräparat bei weitem nicht so spitz, als bei dem der Sagittalserie zu Grunde liegenden Bj., sondern vermittelt der durch Härtung fixirten Abspreizung des Genitalhöckers von der Leibeswand künstlich so stumpf als möglich gemacht. Dass die Kante des Winkels, den Abschnitt *a* und *b* mit einander bilden (Textfig. 17 *), im Präparat so dunkel erscheint, wird ebenfalls aus Textfig. 16 ohne weiteres verständlich: sie entspricht der Stelle, wo die Epidermiswucherung am dicksten ist und ausserdem der sich stark tingirende Hornpfropf am tiefsten in ihr Inneres eindringt (Schnitt 12 *).

In diesem Winkel finden sich nun dicht gedrängt die Mammaranlagen mit den zu ihnen gehörigen, unmittelbar aneinander grenzenden Marsupialtaschen. Rechts von der Mittellinie (Textfig. 17) sind ihrer 5 zu erkennen, links nur 4 wegen des bereits erwähnten Defectes. Dem Schnittbefund entsprechend liegen 3 der Mammaranlagenpaare (ma_{1-3}) in der Tiefe von Abschnitt *b* des Präparates, 2 dagegen (ma_4 und ma_5) im Abschnitt *a*. Die in Textfig. 17 eingetragenen Schnittlinien erklären zugleich, warum auf den Schnitten der Textfig. 16 die Mammaranlagen in der Reihenfolge 4, 3, 2, 5, 1 erscheinen. Die Uebereinstimmung der Schnittbilder mit den Verhältnissen des Totalpräparates ist in hohem Maasse überraschend, wenn man bedenkt, dass diese Befunde von zwei verschiedenen Bj. gewonnen wurden.

Eine Beutelanlage war in dem vorliegenden Stadium äusserlich ebensowenig bemerkbar gewesen, als die übrigen Bildungen des Mammarapparates. Trotzdem aber ist sie bereits vorhanden, und zwar gebildet von der Gesamtheit der äusseren Randabschnitte der Marsupialtaschenanlagen, die sich zu einem nur cranial offenen, einheitlichen Bogen zusammenfügen (Textfig. 17). *Smynthopsis* zeigt also in dieser Beziehung ein ganz ähnliches Verhalten wie *Did. marsupialis* (Fig. 1), nur dass seine Beutelanlage viel versteckter und der Beobachtung schwerer zugänglich ist als beim Opossum. Der Grund dafür liegt jedoch nicht in den Verhältnissen des Mammarapparates, sondern in den bereits bei *Dasyurus* beobachteten Vorgängen, die mit der Ausbildung des caudalen Abschnittes der Leibeswand zusammenhängen.

Diese Vorgänge sind bei den Bj. des Stadiums No. 2 nahezu abgelaufen. Die Thierchen boten deshalb schon äusserlich einen ganz veränderten Anblick dar. Die stark zusammengekrümmte Haltung war verschwunden, der Rumpf gestreckt und auch der Kopf stark von der Brust abducirt. Sehr eigenartig war die Behaarung entwickelt, die auf dem Rücken eben hervorzubrechen begann, während der übrige Körper nackt war, mit Ausnahme des sehr grossen Kopfes, der bis zur Ohrgegend mit Schöpfen bereits bräunlich pigmentirter und bis zu 2 mm langer Haare bedeckt war. Die Augen waren noch geschlossen, das äussere Ohr in Bildung begriffen.

Von den Bildungen des Mammarapparates war äusserlich nicht viel zu sehen. In der Inguinalgegend des Bauches, zwischen den hinteren Extremitäten, unmittelbar vor dem Genitalhöcker fand sich eine kleine, flache Mulde mit nur schwach ausgeprägten Rändern, in ihr als kleine Erhebungen die Mammaranlagen, cranial deutlicher, caudal kaum unterscheidbar. Querschnitte ergaben, dass die Epidermiswucherung des Stadiums No. 1 fast völlig verschwunden war, und dass daher 8 der 10 Mammaranlagen an die freie Oberfläche des Abdomens gelangt waren. Nur die Anlagen des ersten, caudalen Paares lagen noch in der Tiefe verborgen. Im Uebrigen boten die Schnitte nichts besonders Bemerkenswerthes. Die Kolben der Mammaranlagen hatten eine Länge von ca. 0,1 mm erreicht. Die Marsupialtaschen in ihrem Umkreise waren im Gefolge der weitgehenden Aushöhlung der Epidermiswucherungen flach und sehr unscheinbar geworden. Das Feld, über das sich die Mammaranlagen vertheilten, besass zwar immer noch querovale Gestalt, hatte jedoch durch das Verstreichen der Epidermiswucherung beträchtlich an Länge gewonnen.

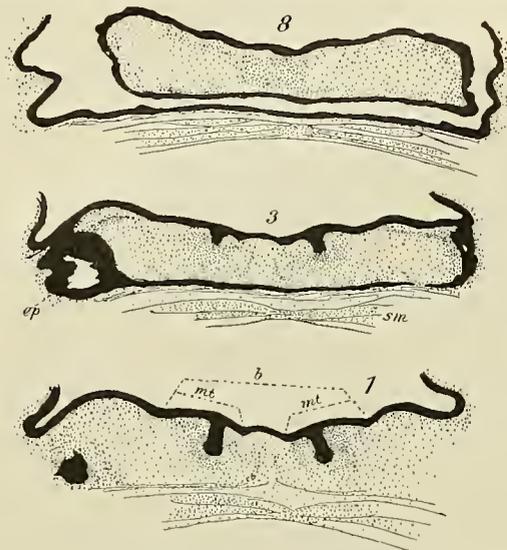
In eigenartiger Weise war die Anlage des Mammarapparates im Stadium No. 3 entwickelt. Auch die Mutter dieser Jungen unterschied sich nach der weiter unten zu besprechenden Bildung seines Beutels auffällig von den beiden anderen Mutterthieren.

Dem äusseren Habitus nach waren die acht Bj. No. 3, worunter sich leider nur ein einziges weibliches Exemplar befand, den Bj. des vorhergehenden Stadiums sehr ähnlich. Der Kopf war ebenso wie dort stark von der Brust abgestreckt, so dass seine Längsachse fast mit der des Rumpfes zusammenfiel. Seine Behaarung war ebenso dicht, wenn auch vielleicht etwas weniger pigmentirt. Die Anlagen der Ohrmuscheln hatten etwas an Grösse zugenommen, die Augenlider waren aber noch verwachsen. Die Ventralseite trug noch keine Haare.

Die Beutelanlage fand sich zwischen den beiden hinteren Extremitäten nicht in einer Einsenkung unter das Niveau der Bauchhaut, wie sie sonst zu beobachten war, sondern auf einer ovalen, deutlich vorgewölbten, schildartigen Bildung, deren cranialer Rand ein ganzes Stück über die Oberfläche der Leibeswand hervorragte (Fig. 12). Ventralwärts trug dieser Schild in einer flachen Vertiefung von 1,1 mm Breite und 0,65 mm Höhe zehn in typischer Weise angeordnete kleine Erhebungen, die Mammaranlagen, umzogen von den seichten Ringfurchen der Marsupialtaschen, deren äussere Ränder dem Abfall der Beutelfalten entsprachen.

Ueber die Entstehung dieser merkwürdigen, schildartigen Bildung vermag ich leider nichts Genaueres anzugeben. Aus den Verhältnissen, die bei den Beutelungen der früheren Stadien zu beobachten waren, ist sie jedenfalls nicht unmittelbar abzuleiten. Auch die Querschnitte, in die das der Fig. 12 zu Grunde liegende Präparat nach Herstellung des Photogramms zerlegt wurde, lieferten keinen näheren Aufschluss. Im caudalen Abschnitt zeigten die Schnitte überhaupt nichts Besonderes. Je weiter nach vorn, desto deutlicher trat das abdominale Schild als eine polsterförmige Anschwellung der Leibeswand zwischen den hinteren Extremitäten hervor, wie Textfig. 18 erkennen lässt. Schnitt 1 dieser Figur ist durch das vorderste Paar der Mammaranlagen geführt, deren Kolbenlänge jetzt ca. 0,12 mm beträgt. Die Marsupialtaschen (*mt*) sind als seichte Vertiefungen sichtbar; ihre lateralen Falten begrenzen das Beutelgebiet (*b*), nicht die weiter

seitlich gelegenen, tieferen Falten, die zu den Extremitäten hinüberführen. Zwei Schnitte (à 20 μ) weiter cranialwärts (Schnitt 3, Textfig. 18) steht der Rand des Bauchhautschildes noch zum grössten Theile in Zusammenhang mit der Leibeswand, zwischen ihm und die Bauchmuskulatur (*sm*) hat sich jedoch ein mit der Oberhaut in Verbindung stehender Epidermisstreifen eingeschoben, der auf der einen Seite (*ep*) bereits ein grosses Fenster trägt, auf der andern Seite eben durchzubringen beginnt. Auf den folgenden Schnitten treten diese beiden Fenster in querer Richtung mit einander in Verbindung, so dass schliesslich der craniale Rand des Schildes im Querschnitt für sich allein (Schnitt 8), ohne Verbindung mit der Leibeswand getroffen wird, die ihrerseits, nunmehr sehr dünn geworden, nur noch aus der Bauchmuskulatur und der fast unmittelbar darüber gelagerten Epidermis besteht, während das vorher so mächtige Bindegewebspolster ganz geschwunden ist.



Es wäre instructiver gewesen, wenn zum genaueren Studium dieser Verhältnisse eine Sagittalschnittserie zur Verfügung gestanden hätte. Leider liess sich die Absicht, eine solche herzustellen, nicht verwirklichen, da ich erst zu spät wahrnahm, dass die übrigen 7 Bj. des Wurfs lauter Männchen waren, eine Möglichkeit, mit der ich nicht gerechnet hatte.

Fig. 18. *Smynthopsis crassicaudata*, Bj. No. 3 (23,5 mm). Querschnitte durch die Bauchwand in der Höhe des 5. Mammaranlagenpaares (Schn. 1, 3) und den cranialen Abschnitt der schildförmigen Anlage (Schn. 8). Vergr. 40:1. *b* Beutelfeld; *ep* Epidermisstreifen mit Fenster; *mt* Marsupialtasche; *sm* Bauchmuskulatur.

Bemerkenswerther Weise zeigte nun die Mutter der Bj. No. 3 eine gleichfalls sehr eigenartige Beutelbildung, die sich auffällig von dem durchaus normalen Marsupium der beiden andern Mutterthiere unterschied. Bei diesen besass der Beutel eine ventralwärts gerichtete Oeffnung von ca. 8–9 mm Durchmesser, der in eine etwa 15–17 mm tiefe und der Länge und Breite nach ca. 18–20 mm messende Tasche führte. Die Beutelfalten waren ringsum gut entwickelt, caudalwärts vielleicht ein wenig stärker als cranial. In ähnlicher Weise war der Beutel auch bei einem erwachsenen Weibchen von *Sm. crassicaudata* ausgebildet, das A. CARLSSON (1903) beschreibt. Bei zwei augenscheinlich etwas jüngeren Exemplaren, die der gleichen Forscherin vorlagen, wurde das Marsupium nur caudal und seitlich durch schwache Falten begrenzt, zeigte also eine cranialwärts gerichtete Mündung. Dies Verhalten stimmt mit der von mir beobachteten Anordnung der Marsupialtaschen (Textfig. 17) gut überein, wenn es auch nachher durch die starke Entwicklung der Beutelfalten und den dadurch herbeigeführten cranialen Abschluss des Marsupiums etwas modificirt wird.

Ganz anders lagen dagegen die Verhältnisse bei dem Mutterthier No. 3. Statt eines Beutels im wahren Sinne dieses Namens, der eine Tasche der Bauchhaut dargestellt hätte, bildete das Marsupium hier eine Art schüsselförmiges Anhängsel der ventralen Leibeswand, dessen seltsame Gestalt Fig. 13 — nach einer schönen, bei 2,2-facher Vergrößerung von Mr. HERRING für mich aufgenommenen Photographie — besser veranschaulicht als eine lange Beschreibung. Dass diese Beutelbildung, der ich sonst aus der Gruppe der Marsupialier nichts Aehnliches an die Seite zu stellen wüsste, functionsfähig war, beweisen die 8 wohlentwickelten Bj., die zu dem Mutterthier gehörten. Die bei einem von ihnen beobachtete schildförmige Anlage schliesst zugleich die Möglichkeit aus, das Marsupium des Mutterthiers als eine pathologische, etwa

durch Prolaps eines regulären Beutels entstandene Bildung aufzufassen. Die Abweichung vom normalen Beuteltypus der Art ¹⁾, die hier vorliegt, wird dadurch vielmehr als eine erbliche Variation gekennzeichnet.

Bei Betrachtung der Fig. 13 fällt sodann noch eine bedeutsame Erscheinung auf, die indessen nicht nur dem Mutterthier No. 3, sondern auch den beiden anderen Weibchen (No. 1 und 2) eigen und also wohl für *Sminthopsis crassicaudata* allgemein charakteristisch ist. Die Bodenfläche des Beutels wird hier nämlich durch eine Reihe mehr oder minder stark vorspringender Falten in eine Anzahl von Abtheilungen geschieden, deren Zahl ungefähr der der functionirenden Zitzen entspricht.

Schon bei dem Mutterthier No. 1 mit seinen noch sehr kleinen Jungen sind diese Falten vorhanden, wenn auch noch relativ schwach. Bei den beiden anderen Weibchen sind sie dagegen gut entwickelt und rufen durch den Umstand, dass sie innerhalb des Beutels kleinere Taschen für die einzelnen Zitzen herstellen, unmittelbar die Erinnerung an die Marsupialtaschen wach. Es würde sich daraus die Annahme ergeben, dass die Marsupialtaschen bei *S. crassicaudata* nicht nur den Beutel erzeugen helfen, sondern auch später — während der Lactationsperiode — wieder in Erscheinung treten. Welche Function sie dabei erfüllen, lehrte das Mutterthier No. 2, dessen Junge, als ich es untersuchte, noch zum Theil im Beutel befestigt waren. Die Marsupialtaschen zeigten hier allerdings eine in den Einzelheiten etwas andere Anordnung als bei dem Weibchen No. 3. Zunächst wurde der Innenraum des Beutels durch eine etwa S-förmig verlaufende starke Längsfalte in zwei Hauptabtheilungen geschieden. Diese wiederum wurden durch seitlich von der Mittelfalte in schräger oder querer Richtung abzweigende Falten in Unterabtheilungen zerlegt, deren mindestens 7 — bei 8 functionirenden Zitzen — unterschieden werden konnten. Im übrigen aber bildete in fast allen Taschen, ähnlich wie bei dem Mutterthier No. 3 (Fig. 13), der Boden eine rundliche Vertiefung, aus deren Mitte die Zitze aufragte. In die Vertiefung passte die Schnauze der Jungen, wobei sie zugleich vom Rande der Marsupialtasche in einem grossen Theile ihres Umfanges umfasst wurde (Textfig. 19). Es ist klar, dass auf diese Weise die Jungen viel sicherer im Beutel befestigt werden, als wenn sie nur den Zitzen anhängen, zumal dann, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben, und ihre anfangs starke Flexion einer mehr gestreckten Haltung gewichen ist. Auch die Annahme, dass sich damit bei *Sminthopsis* ein Hinweis auf die ursprüngliche Function der Marsupialtaschen erhalten hat, liegt recht nahe. Doch kann der Erörterung dieser Frage erst in einem späteren Kapitel näher getreten werden.

Fig. 19. Schema der Wirkungsweise der Marsupialtaschen bei *Sminthopsis crassicaudata*. Das Bj. hängt innerhalb des nur angedeuteten Beutels an einer (punktirt gezeichneten) Zitze, die bis tief in den Rachen hineinreicht. Ausserdem wird seine Schnauze von der Marsupialtaschenwand umfasst. Das Bj. gehört dem Wurf No. 2 an. Sein durch den grossen und dorsal langbehaarten Kopf auffälliger Habitus ist genau wiedergegeben. Vergr. 1,5:1.



Gattung *Myrmecobius*.

Da der einzige Vertreter der Myrmecobiinae, *M. fasciatus* WATERH., wegen der Eigenart seiner Bezeichnung schon vielfach zu phylogenetischen Discussionen Anlass gegeben hat, wäre es mir sehr erwünscht gewesen, die Entwicklung seines Mammarapparates im Zusammenhange kennen zu lernen. Neues Material hat mir indessen nicht zur Untersuchung vorgelegen. So muss ich mich darauf beschränken, hier kurz zusammenzustellen, was durch frühere Arbeiten von LECHE (1888, 1891) und mir (1902b) darüber bekannt geworden ist.

1) Vorausgesetzt natürlich, dass das Individuum richtig bestimmt war, was bei seiner Determinirung durch einen so vorzüglichen Kenner der Marsupialier, wie O. THOMAS, wohl angenommen werden darf.

Zur Beobachtung gelangten bis jetzt 2 Stadien des Ameisenbeutlers, ein Beuteljunges von 16 mm Scheitelsteisslänge, das noch völlig unbehaart war, und ein jugendliches, 108 mm langes Weibchen mit wohlentwickeltem Haarkleid. Das Bj. (LECHE 1891, BRESSLAU 1902 b) zeigte in der Bauchgegend ein etwa hufeisenförmig abgegrenztes, etwas vertieftes Feld. Dieser Beutelanlage entsprechend fanden sich auf den Schnitten 4 Mammaranlagen, die zu je zweien hintereinander am Grunde leistenartig mit einander verbundener, in die Cutis sich einsenkender Epidermiswucherungen entsprangen (Textfig. 20). Die Combination der Schnitte (Textfig. 21) ergab, dass diese Epidermiswucherungen nur als Marsupialtaschenanlagen

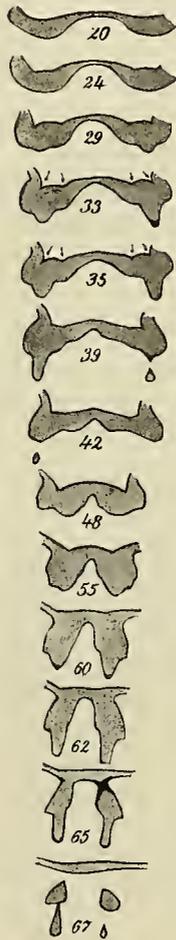


Fig. 20.

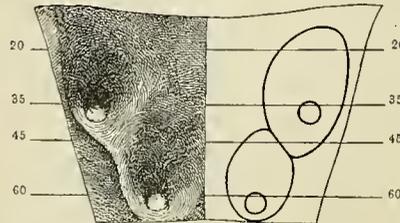


Fig. 21.

Fig. 20. Ausgewählte Schnitte einer Querschnittserie durch die epidermoidale Anlage des Mammarapparates eines 1,6 cm langen Bj. von *Myrmecobius fasciatus*. Vergr. 20:1.

Fig. 21. Reconstruction der bei diesem Bj. vorhandenen epidermoidalen Anlage des Mammarapparates in Ansicht von der dorsalen (d. h. an die Cutis grenzenden) Seite aus. Links die Marsupialtaschen- und Mammaranlagen plastisch gezeichnet, rechts sind nur ihre Umrisse eingetragen. Die Schnittlinien correspondiren mit den gleichnamigen Schnitten der Textfig. 20. Vergr. ca. 40:1.

zu besprechenden Verhältnisse bei den Diprotodontia lehren werden, variirt dieser Zeitpunkt beträchtlich, so dass bei nächstverwandten Arten in entsprechenden Stadien bald Ringfurchen, bald solide Wucherungen angetroffen werden können.

Ogleich die Aushöhlung der Marsupialtaschenanlagen bei dem *Myrmecobius*-Bj. noch in ihren ersten Anfängen stand, so hatte sie doch bereits die Bildung der geringfügigen Beutelanlage herbeigeführt, die makroskopisch zu beobachten war. Die Beutelfalten werden dabei, wie aus der Schnittserie zu erkennen ist, in typischer Weise von den lateralen Rändern der Marsupialtaschenanlagen geliefert.

Die Anlage des Marsupiums stellt jedoch nur eine vergängliche Bildung dar. Bei dem jugendlichen ♀, das LECHÉ (1888) untersucht hat, war keine Spur eines Beutels vorhanden; auch Bildungen nach Art von Marsupialtaschen werden nicht beschrieben,

so dass ihre Anlagen also entweder wieder rückgebildet oder nach vollendeter Aushöhlung gänzlich verstrichen sein müssen. Nur der Mangel der langen, hellen Haare, welche den übrigen Theil der Bauchhaut bedeckten, liess das ursprüngliche Beutelgebiet als ein dreieckiges, vor der Kloakenöffnung gelegenes Feld von der Umgebung unterscheiden. Innerhalb dieses Feldes waren keine Zitzen zu erkennen. Auf Schnitten liessen sich jedoch innerhalb mächtig entwickelter Zonen von Areolargewebe 5 mit Resten von Hornpfröpfen erfüllte Zitzentaschen nachweisen, an deren Grunde je 4 von Secundärsprossen — den Anlagen der Milchdrüsen — begleitete Haare mündeten. Auch beim erwachsenen Weibchen ist nach THOMAS (1888) und LECHÉ (1897, p. 975) entgegen den Angaben von WATERHOUSE (1841) ein eigentliches

aufgefasst werden können, wenn sie auch solide Bildungen darstellen und nicht, wie etwa beim Opossum oder bei den Dasyurinen, die Mammaranlagen als Ringfurchen umgeben. Dieser Unterschied beruht jedoch lediglich darauf, dass bei jenen Formen die Marsupialtaschenanlagen sehr bald ausgehöhlt werden, und würde sofort verschwinden, wenn man sich auch die soliden Epidermiswucherungen des *Myrmecobius*-Bj. vollkommen in der Weise ausgehöhlt denkt, wie es die in Textfig. 20, Schnitt 33 und 35 eingetragenen, die Richtung des erst beginnenden Verhornungsprocesses andeutenden Pfeile angeben. Thatsächlich handelt es sich also bloss um eine Verschiebung des Zeitpunktes der Aushöhlung der Marsupialtaschenanlagen. Wie die später

Marsupium nicht vorhanden, wengleich nach Mittheilung von STIRLING an LECHE die Jungen nach der Geburt „in einer seichten, löffelförmigen, vor der Kloake befindlichen Vertiefung zu liegen kommen, welche ebenso wie die Bauchhaare den Jungen einen gewissen Schutz gewähren mag“. Dagegen findet sich ein deutlicher, ringförmig geschlossener Sphincter marsupii (LECHE 1888). Aus diesen Beobachtungen ist der Schluss zu ziehen, dass das Fehlen des Marsupiums bezw. der Marsupialfalten „eine secundäre Erscheinung ist, somit auf regressiver Entwicklung beruht“ (LECHE 1897).

Peramelidae.

Die Beuteldachse oder Bändikuts nehmen unter den Marsupialiern dadurch eine besonders ausgezeichnete Stellung ein, dass sie mit einer im Wesentlichen polyprotodonten Organisation, von der Bezahnung an bis herab zum Bau des Carpus und Tarsus (THOMAS), das nur den Diprotodontia eigene Merkmal einer Syndactylie der zweiten und dritten Zehe verbinden und ausserdem mit den höheren Säugethieren den Besitz einer allantogenen Placenta theilen.

Es war mir daher sehr werthvoll, von Vertretern der Gattung *Perameles* ein der Zahl nach überaus reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung zu haben: nicht weniger als 45 Bj., wovon 40 aus der Collection SEMON's stammten, je 2 aus dem Berliner Zoologischen Museum und dem Stuttgarter Naturalien-cabinet und 1 Exemplar aus der Strassburger Zoologischen Sammlung. Dazu kam dann noch ein Embryo aus dem Besitz von Prof. HILL. Unter den Bj. wurden zur Untersuchung 17 Weibchen ausgewählt, die jedoch z. Th. dem gleichen Entwicklungsstadium angehörten. In der nachstehenden Uebersicht über die Grössenverhältnisse sind daher nur 11 dieser 17 Bj. aufgeführt, die im Folgenden näher besprochen werden sollen. Sämmtliche Bj., sowie der Embryo gehörten zur Species *P. obesula* SHAW, mit Ausnahme des einzigen Strassburger Exemplars (No. 11 der Tabelle), das von *P. doreyana* QUOY u. GAIM. stammte. Ich habe sein Verhalten bereits in meiner ersten Arbeit beschrieben. Ausserdem liegen in der Literatur nur die auf eine Anzahl Bj. von *Perameles gunni* GRAY bezüglichen Angaben von KLAATSCH (1884) vor, auf die ich bei der Besprechung der von mir untersuchten Bj. gleichen Alters zurückkommen werde.

No.	Rückenlänge in mm	Schwanzlänge in mm	Sammlung
1 (Embryo)	19	—	HILL
2	22	3	} SEMON
3	25	3,5	
4	33	5	
5	35,5	5,5	
6	41,5	7,5	
7	ca. 65	ohne Kopf und Schwanz	
8	72	16	} Stuttgart
9	112	40	
10	119	43	SEMON
11	128	28	Strassburg
12	130	48,5	SEMON

Der Embryo (No. 1 der Tabelle) war noch ungeschnitten und wird erst später von Prof. HILL bearbeitet werden. Ich kann daher hier nur über das Ergebniss seiner äusseren Inspection berichten. Dabei liess sich auf den ersten Blick das Vorhandensein von Primäranlagen des Mammarapparates feststellen, auf deren Existenz ich bisher immer nur aus Schnitten und Photogrammen hatte schliessen müssen.

In Alkohol unter der Lupe betrachtet erschien die Körperfarbe des vorzüglich conservirten Embryos als ein durchsichtiges Hellbraun. Nur in der Inguinalgegend fielen zu beiden Seiten des Abdomens zwei ovale Felder, die sich etwa von der Höhe des Nabels bis in die Nähe des Ansatzes der hinteren Extremitäten

erstreckten, durch hellere, weissliche Färbung auf: die Primäranlagen des Mammarapparates. Ihr helleres Aussehen hat den gleichen Grund, den ich schon bezüglich der Primäranlagen von *Echidna* (BRESSLAU 1907, p. 472 Anm.) unter Hinweis auf eine Angabe RÖMERS angeführt habe: der kleine Embryo bleibt nach der Conservirung bis zu einem gewissen Grade durchsichtig, wobei aber die verdickten Stellen der Epidermis, also die Primäranlagen, weniger transparent sind als die anderen, dünneren Strecken. „Man kann hier, wo die Zellschichten der Epidermis doppelt so zahlreich sind, nicht so tief in den Embryo hineinsehen; die Strahlen werden reflectirt, und daher erscheinen die hellen Flecke.“

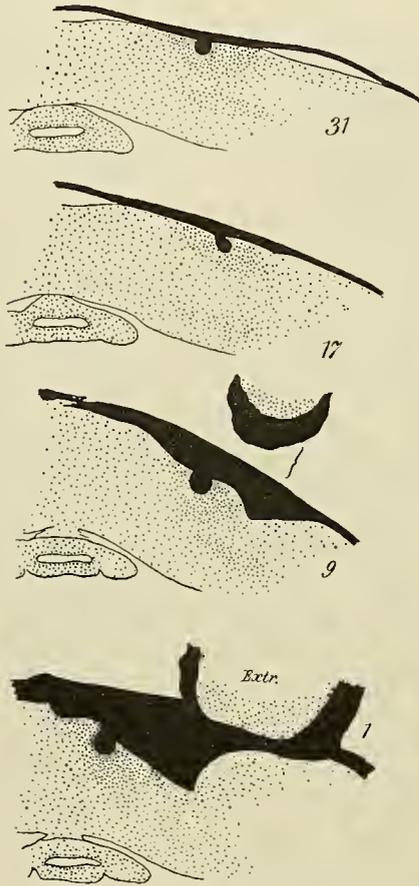


Fig. 22.

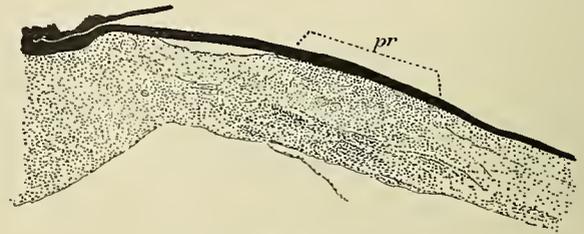


Fig. 23.

Fig. 22. *Perameles obesula*, Junges No. 2 (22 mm). Querschnitte durch die Primäranlage und die 4 Mammaranlagen der linken Seite. Vergr. 40:1. Extr. Ansatz der hinteren Extremität. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte (\dot{a} 10 μ) in der Serie an. Die Epidermis ist streckenweise von der Unterhaut abgehoben, im Bereich der Primäranlagen ist ihre Verbindung mit der Cutis jedoch überall intact.

Fig. 23. Querschnitt durch den cranialen Abschnitt der linken Primäranlage (*pr*) des gleichen Thierchens (Schnitt 72 der Serie, von Schn. 1 der Textfig. 22 an gerechnet). Vergr. 50:1.

Dass die bei dem Embryo No. 1 in toto beobachteten Bildungen wirklich die Primäranlagen des Mammarapparates darstellen, wird sodann durch die Befunde bei dem in der Tabelle unter No. 2 aufgeführten Jungen bewiesen. Dieses jüngste der von mir genauer untersuchten Thierchen dürfte, da ihm noch Reste des Nabelstranges anhängen, höchstens als Neugeborenes zu bezeichnen sein. Angaben über seine Herkunft lagen mir nicht vor. Es kann sich also möglicherweise auch um einen Embryo handeln.

Als Ergebniss der äusseren Besichtigung des Thierchens, dessen Untersuchung schon 1905 erfolgte, habe ich notirt, dass nichts von Anlagen des Mammarapparates zu bemerken war.

Doch ist dabei zu berücksichtigen, dass mir um diese Zeit die Existenz der Primäranlagen noch nicht bekannt war. Auf den Querschnitten durch die Bauchhaut dieses Jungen sind die Primäranlagen indessen ganz deutlich zu erkennen. Durchmustert man die Serie von dem Ansatz der Extremitäten an cranialwärts, so findet sich auf 80–90 Schnitten (\dot{a} 10 μ) bis in die Gegend des Nabels hinein jederseits eine Epidermisverdickung von jenem typischen Aussehen, das ich schon öfter beschrieben habe, und zu dessen Erläuterung Textfig. 22 und 23 dienen mögen. Der in letzterer Figur abgebildete Schnitt ist der 72. der Serie, von Schnitt 1 der Textfig. 22 an gerechnet, und gibt die Verhältnisse in der Cutis, die dort nur schematisch dargestellt sind, bei etwas stärkerer Vergrösserung mit möglichster Genauigkeit wieder. Die Epidermisverdickung (*pr*) hat hier eine Breite von ca. 0,45 mm und wird von einer sehr deutlich hervortretenden, durch Zellen- und Blutgefässreichthum ausgezeichneten Cutispartie unterlagert. Weiter

cranialwärts nimmt die Epidermisverdickung allmählich an Breite und Höhe ab, so dass sie etwa in der Höhe des Centrums der Nabelöffnung allmählich verschwindet, ohne dass sich aber ein bestimmter Schnitt als ihr vorderes Ende angeben lässt. In caudaler Richtung wächst ihre Breite ganz allmählich, bis sie etwa mit 0,65 mm im Schnitt 17 der Textfig. 22 ihr Maximum erreicht und alsdann in der formlos erscheinenden Epidermismasse aufgeht, die mit dem Anschnitt des Ansatzes der hinteren Extremität zusammenhängt (Schnitt 9 und 1). Im Ganzen genommen ergibt sich also für die Epidermisverdickung aus dem Schnittbefund die Gestalt eines Ovals von etwa 0,8–0,9 mm grösster Länge und 0,65 mm grösster Breite.

Wie Textfig. 22 lehrt, liegen aber bei dem Jungen No. 2 nicht bloss die Primäranlagen vor, sondern es ist auch bereits die Differenzirung der Mammaranlagen vollzogen. Bemerkenswerter Weise haben sich die Primäranlagen selbst dabei nicht zurückgebildet; auch ist die Sonderung der Mammaranlagen nicht innerhalb des ganzen Bereiches der Primäranlagen erfolgt, sondern nur in ihrem caudalen Abschnitte, etwa den hintersten 35 Schnitten entsprechend. Wir finden hier im Ganzen ihrer 4 Paare, in Uebereinstimmung mit der Zitzenzahl der erwachsenen Thiere, die bei *Perameles obesula* 8 beträgt. Alle 4 Mammaranlagen der linken Seite sind in den Schnitten der Textfig. 22 zur Darstellung gebracht. Es geht daraus hervor, dass sie in cranialer Richtung an Grösse abnehmen, dass also vermuthlich die Sonderung der caudalen Mammaranlagen früher erfolgt, als die der cranialen, ähnlich wie es oben von *Did. marsupialis* beschrieben wurde. Auch nach ihrem Aussehen erscheinen die cranialen Anlagen jünger als die caudalen: so stellen sich die Anlagen des vordersten Paares (Schnitt 31) lediglich als annähernd halbkugelige Epidermiszapfen dar und lassen noch nichts von der halsartigen Einschnürung erkennen, die bereits bei dem nächsten Paare (Textfig. 22, Schnitt 17, und Fig. 51) auf den Uebergang zum kolbenförmigen Stadium hindeutet. Bezüglich der Mammaranlagen der beiden caudalen Paare ist zu bemerken, dass sie in Textfig. 22, Schnitt 9 und 1, nicht in ihrer vollen Länge erscheinen, sondern in Folge ihres schrägen Ursprunges aus der Epidermis etwas schief getroffen sind. Die Mammaranlagen der beiden cranialen Paare haben einen gegenseitigen Abstand von 1,1–1,2 mm. Die Länge des Kolbens beträgt bei den beiden hinteren Mammaranlagenpaaren etwa 0,08–0,09 mm, bei denen des 3. Paares (Fig. 51) etwa 0,07 mm, die Länge des Zapfens bei dem vordersten (4.) Mammaranlagenpaare ca. 0,055 mm. Der Querdurchmesser der Kolben, die jeweils auf 5–6 Schnitten getroffen sind, beträgt etwa 0,05–0,06 mm. Ein eigentliches zu den Mammaranlagen gehöriges Areolargewebe ist in der Cutis noch nicht differenzirt. Nur ist die cutane Zellenanhäufung, die den ganzen Bereich der Primäranlagen auszeichnet, in der Gegend der Mammaranlagen noch etwas dichter als in den unmittelbar angrenzenden Partien.

Bei dem Bj. No. 3 war von Nabelstrangresten nichts mehr vorhanden. Der Nabel selbst war völlig geschlossen, die Nabelnarbe aber noch deutlich erkennbar, so dass das Thierchen nur wenige Stunden alt geworden sein kann. Von Anlagen des Mammarapparates wurde äusserlich nichts bemerkt.

Zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung wurde das ganze Hinterende des Bj. in Querschnitte zerlegt. Dabei stellte sich zunächst die Thatsache heraus, dass statt der normalen Anzahl 5 Paare von Mammaranlagen (Textfig. 25) vorhanden waren. Da, soweit mir bekannt, in der Gattung *Perameles* und speciell bei *P. obesula* die Zitzenzahl 8 niemals überschritten wird, gewinnt dieses Vorkommniss als Fall von embryonaler (oder genauer postembryonaler) Hyperthelie besonderes Interesse.

Die Mammaranlagen des Bj. befinden sich sämmtlich auf dem kolbenförmigen Stadium (Fig. 52), erscheinen aber bei einem Vergleich mit denen des Jungen No. 2 (siehe die in gleicher Vergrösserung gezeichnete Fig. 51) schlanker und bei kaum grösserer Kolbenlänge (ca. 0,09 mm) viel weniger massig als diese. Sehr auffällig ist das Verhalten der Epidermis über den verschiedenen Anlagen. Das erste

(caudale) Mammaranlagenpaar (Textfig. 25, Schn. 1 ma_1) entspringt unmittelbar vor dem Ansatz des Genitalhöckers (gh Textfig. 24) aus einer relativ starken Epidermiswucherung, die, in der Inguinalbeuge in die Tiefe vorwachsend, den caudalen Abschnitt der Leibeswand ausbilden hilft, ähnlich wie dies vorher bei den Dasyuriden zu beobachten war. Doch erreicht diese Epidermiswucherung bei weitem nicht die Ausdehnung wie dort, sondern steht nur noch mit dem zweiten Mammaranlagenpaar (Schn. 3 ma_2), das 2 Schnitte ($\approx 15 \mu$) darauf folgt, in Verbindung. Indessen ist auch hier bereits ihre Höhe wesentlich geringer, trotzdem jede der beiden Anlagen einen gewissen Antheil zu der Verdickung beisteuert. Auf den folgenden Schnitten verschwindet sie sodann vollkommen, so dass die Epidermis in der Bauchmittellinie rasch normales Aussehen erlangt (Schn. 5). Rechts und links von der Mitte bleibt dagegen eine paarige Verdickung erhalten, die vorher wegen jener anderen Epidermiswucherung nicht klar zu Tage getreten war,

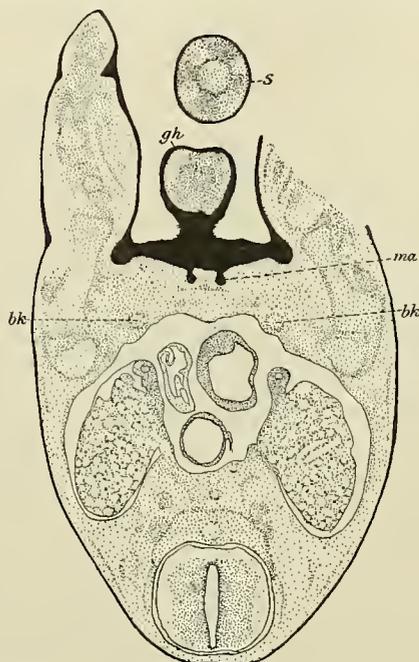


Fig. 24.

Fig. 24. *Perameles obesula*, Bj. No. 3 (25 mm). Querschnitt durch das Abdomen in der Höhe des ersten (caudalen) Mammaranlagenpaares. Vergr. 30:1. *bk* Beutelknochen; *gh* Genitalhöcker; *ma* Mammaranlagen; *s* Querschnitt des Schwanzes.

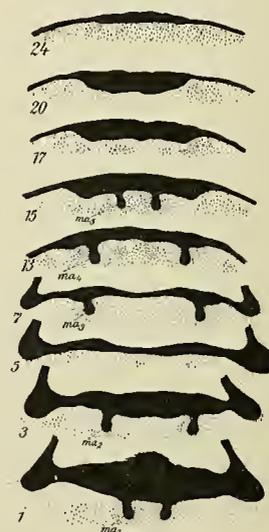


Fig. 25.

Fig. 25. Querschnitte durch die Primär- und Mammaranlagen (ma_{1-5}) des gleichen Bj. Vergr. 40:1. Epidermis schwarz, Cutis punctirt. Die Zahlen geben die Aueinanderfolge der Schnitte ($\approx 15 \mu$) in der Serie an. Schn. 1 s. Textfig. 24; Schn. 13 s. Fig. 52 (Taf. XLI/XLII).

die aber, wie die nunmehr cranial folgenden Schnitte lehren, in unmittelbaren Beziehungen zu den Mammaranlagen steht. Zunächst entspringt aus ihr das dritte Mammaranlagenpaar (Schn. 7 ma_3), wobei der paarige Charakter der ganzen Bildung sehr deutlich zu Tage tritt, um so mehr da hier der Abstand der beiden Mammaranlagen erheblich grösser ist (0,45 mm) als bei den übrigen Paaren. Schon bei dem vierten Paar (Schn. 13 ma_4) ist diese Distanz auf ca. 0,35 mm gesunken und im Zusammenhang damit eine Berührung der beiden zugehörigen Epidermisverdickungen in der Mittellinie zu constatiren. Dies führt sodann zu ihrer völligen Verschmelzung, so dass das fünfte Paar der Mammaranlagen (Schn. 15 ma_5), die einen auffällig geringen, gegenseitigen Abstand zeigen (0,13 mm), wieder aus einer scheinbar einheitlichen, scharf begrenzten und noch dazu sehr mächtigen Epidermisverdickung seinen Ursprung nimmt. Diese letztere setzt sich dann, obwohl Mammaranlagen weiter cranial nicht mehr auftreten, in einer Breite von ca. 0,5 mm noch über

etwa 7—8 Schnitte fort (Textfig. 25, Schn. 17, 20), um sodann (Schn. 24) auf weiteren 4—5 Schnitten rasch abzunehmen und darauf ganz zu verschwinden.

So merkwürdig diese Befunde auf den ersten Blick auch erscheinen, unverständlich sind sie deshalb nicht. Sie lassen sich vielmehr aus den Verhältnissen des vorhergehenden Stadiums ableiten, wenn man sich die bereits bekannten Verschiebungsprozesse, die der Schwund der Membrana reuniens und der Verschluss der Nabelöffnung für die Anlagen des Mammarapparates mit sich bringt, in ihren Folgeerscheinungen vergegenwärtigt. Den zahlenmässigen Nachweis für die Grösse dieser Verschiebungsprozesse liefert ein Vergleich der Abstände zwischen den entsprechenden Mammaranlagen der Stadien No. 2 und 3. Im ersteren Stadium — bei noch nicht völlig geschlossenem Nabel — waren die Anlagen des dritten und vierten Paares (Textfig. 22, Schn. 17 und 31) ca. 1,1 bis 1,2 mm von einander entfernt, bei dem Bj. No. 3 dagegen, dessen Nabelöffnung in Vernarbung begriffen ist, wird als Maximum bei dem dritten Mammaranlagenpaar (Textfig. 25, Schn. 7) eine Distanz von 0,45 mm erreicht, also nur wenig mehr als ein Drittel des ursprünglichen Abstandes. Es hat sonach eine beträchtliche, medianwärts gerichtete Verschiebung der cranialen Mammaranlagen stattgefunden. Die caudalen Mammaranlagen, die weiter von dem Centrum der Zusammenschiebung abliegen, erfahren eine wesentlich geringere Verlagerung. Die Querdistanz zwischen den Anlagen des ersten (caudalen) Paares misst im Stadium No. 2 (Textfig. 22, Schn. 1) etwa 0,25 mm, bei dem Bj. No. 3 (Textfig. 25, Schn. 1) etwa 0,15 mm. Die relative Reduction des Abstandes der Mammaranlagen erreicht also hier nur den Wert von etwa $\frac{2}{5}$ (0,10:0,25), während sie cranial nahezu $\frac{2}{3}$ ([1,2—0,45]:1,2) beträgt.

Zugleich mit den Mammaranlagen, den sichtbaren Marken der Lageveränderung, müssen aber selbstverständlich auch die Primäranlagenbezirke verschoben werden, die, wie das Stadium No. 2 lehrte, bei *Perameles* nicht so frühzeitig verschwinden als bei *Didelphys* oder *Dasyurus*. Da die Verschiebung ferner cranial einen grösseren Betrag erreicht als caudal, wird der Fall eintreten, dass die cranialen Abschnitte der Primäranlagen einander bis zur Berührung genähert werden und infolgedessen, je weiter nach vorn, desto inniger, mit einander verschmelzen. Aus dieser Ueberlegung heraus ergibt sich meines Erachtens die Erklärung für die bei dem Bj. No. 3 zu beobachtenden Verhältnisse: dass nämlich die Epidermisverdickung, aus der hier die Mammaranlagen entspringen, ein Derivat der Primäranlagen darstellt. Auf den caudalen Schnitten (Textfig. 25) stellt sie sich deutlich paarig dar, wenigstens auf Schnitt 5 und 7, wo der Einblick in die Verhältnisse nicht durch die zur Bildung des caudalen Leibeswandabschnittes dienende Epidermiswucherung gestört wird (wie auf Schnitt 1 und 3). Weiter cranial treten sodann zunächst die beiden Anlagen (Schn. 13) mit einander in Berührung, um darauf zu einer völlig einheitlichen Bildung (Schn. 15) zu verschmelzen. Was ferner schon im Stadium No. 2 zu constatiren war, dass nämlich die Primäranlagen sich auch über das eigentliche Ursprungsgebiet der Mammaranlagen hinaus noch eine Strecke weit cranialwärts fortsetzen, findet sich auch bei dem Bj. No. 3, nur dass hier in Folge des Verschmelzungsprocesses eine unpaare Epidermisverdickung (Schn. 17, 20, 24) diese Fortsetzung bildet. Nichts kann endlich die Primäranlagenatur dieses cranialen Abschnittes der Epidermisverdickung schlagender zum Ausdruck bringen, als das aus ihm entspringende, überzählige Mammaranlagenpaar. Ein Vergleich der Textfigg. 22 und 25 lässt keinen Zweifel darüber, dass die 4 caudalen Mammaranlagenpaare (ma_{1-4}) hier und dort nach ihren gegenseitigen Lagebeziehungen einander homolog sind, dass also das fünfte, am weitesten craniale Mammaranlagenpaar des Bj. No. 3 (Textfig. 25 ma_5) die hypertheliale Bildung darstellt. Potentiell muss eben der ganzen Epidermisverdickung — ebenso wie dem Gesamtgebiet der Primäranlagen, von denen sie sich herleitet — die Fähigkeit zur Differenzirung von Mammaranlagen zukommen, wenn auch diese Möglichkeit für gewöhnlich nur im caudalen Abschnitt realisirt wird.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einmal darauf hinzuweisen, dass die zuletzt besprochene Epidermisverdickung scharf von jener Wucherung zu unterscheiden ist, die bei den Dasyuriden als Anlage des caudalen Abschnittes der Leibeswand so auffällige Bilder erzeugt und auch bei *Perameles*, wenngleich in viel bescheidenerem Umfange, vorhanden ist. Diese hat zu den Mammaranlagen lediglich topographische Beziehungen, während die weiter cranialwärts gelegene Epidermisverdickung als Derivat der Primäranlagen aufs engste mit der Genese des Mammarapparates verknüpft ist.

Die Differenzierungen innerhalb der Cutis sind bei dem Bj. No. 3 noch gering; nur das Areolargewebe ist in der Umgebung der Mammaranlagen gut entwickelt (Fig. 52 *ag*). In den tieferen Schichten der Leibeswand beginnt sich die Bauchmusculatur zu sondern (*sm*), während gleichzeitig auf den Schnitten durch die beiden caudalen Mammaranlagenpaare auch die Anlage der Beutelknochen (Textfig. 24 *bk*) zu erkennen ist. Bemerkenswerth ist ferner, dass dicht unterhalb der Mammaranlagen quer verlaufende Muskelfasern (Fig. 52 *cr*), die ich in späteren Stadien nicht mehr so deutlich ausgeprägt fand, die beiden Cremasteren mit einander verbinden, wie das für *Dasyurus* (s. oben S. 683) seit langem bekannt ist. Von einer Differenzierung des Beutelmuskels ist noch nichts wahrzunehmen.

Das Bj. No. 4 war seinem äusseren Habitus nach nur wenig weiter entwickelt als die vorhergehenden Bj. Die Nabelnarbe war verschwunden; an den vorderen Extremitäten begannen sich eben die Krallen zu bilden. Von einer Beuteleinsenkung war auch hier noch keine Spur vorhanden. Da sich die Epidermis des Thierchens bei der Conservirung stellenweise von der Cutis abgehoben hatte, gelang es bei ihm die gesammte epidermoidale Anlage des Mammarapparates in toto zu isoliren. Das winzige Epidermisstückchen lieferte gefärbt, in Photoxylin eingeschlossen und in Cedernholzöl aufgehellte ein ganz vorzügliches Untersuchungsobjekt.

Das in Fig. 14 dargestellte, bei 16-facher Vergrößerung aufgenommene Photogramm zeigt das isolirte Epidermisstückchen zunächst bei auffallendem Lichte in Seitenansicht. Die Ränder des Stückes sind natürlich nicht ganz glatt, sondern bei der Excision etwas eingerissen; der Hinterrand (*h*) ist in Folge der Körperkrümmung und der hier ansetzenden Clitoris etwas in die Höhe gebogen. An der Unterseite — also in die Cutis hinein — wölbt sich eine bedeutende Verdickung (maximale Stärke ca. 0,43 mm) der Epidermis vor, die jederseits vier von ihr entspringende kolbenförmige Zapfen — die Mammaranlagen — trägt, deren Gestalt aus dem bei stärkerer Vergrößerung (35mal) und in durchfallendem Lichte aufgenommenen Photogramme der Fig. 15 noch deutlicher hervorgeht. Die beiden cranialen Mammaranlagen der rechten Seite (Fig. 15, 4 und 3) sind bei der Isolirung des Epidermisstückchens abgebrochen und in der Cutis stecken geblieben, die beiden caudalen Anlagen (2 und 1) dagegen tadellos erhalten. Die Mammaranlagen der linken Seite sind sämmtlich bei der Isolirung etwas beschädigt worden, was aber im Uebrigen den instructiven Wert des Präparates nur wenig beeinträchtigt.

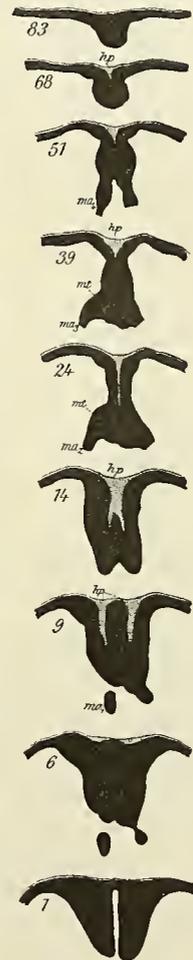
Die Epidermisverdickung erstreckt sich aber nicht, wie es nach Fig. 14 scheinen könnte, nur auf das Gebiet der 4 Mammaranlagenpaare. Der optische Längsschnitt der Verdickung, den man bei genauerer Betrachtung in Fig. 15 erkennen kann, zeigt vielmehr, dass sie zwar caudal dicht hinter dem ersten Mammaranlagenpaare ganz scharf und unvermittelt aufhört, nach vorn dagegen sich noch ein bedeutendes Stück über das vierte Anlagenpaar hinaus — wenn auch in wesentlich geringerer Stärke — weiter fortsetzt, um schliesslich, immer flacher werdend, allmählich zu verschwinden. Viel besser noch geht dies aus Fig. 16 hervor, die eine photographische Aufnahme der Ventralansicht des Epidermisstückchens bei durchfallendem Licht und 35-facher Vergrößerung wiedergibt. Man sieht dabei auf die Aussenfläche der Epidermis — so wie sie sich bei Betrachtung des Beuteljungens von der Bauchseite her in

natürlicher Lage dargestellt hätte — und durch diese hindurch auf die in die Cutis sich einsenkende Verdickung. Diese besitzt danach eine viel geringere Breite (Maximum in der Höhe des ersten Mammaranlagenpaares ca. 0,3 mm), als man nach der Seitenansicht anzunehmen geneigt sein dürfte. Rechts und links bemerkt man in dem caudalen Abschnitt der Verdickung die 4 bei dieser Ansicht nur wenig vorspringenden Mammaranlagen (Fig. 16, 1–4). Cranialwärts von ihnen setzt sich die Verdickung fast noch einmal so weit fort (ca. 0,45 mm), als die Längsausdehnung des Mammaranlagenbezirkes (ca. 0,5 mm) beträgt; dieser selbst erscheint wegen seiner grösseren Dicke in der Photographie bedeutend dunkler, als der vordere Abschnitt. — Von vorn nach hinten nimmt die Verdickung etwas an Breite zu und endet, während sie cranial eine vollkommen einheitliche Masse darstellt, caudal paarig, indem sie hier in zwei symmetrische, nach hinten scharf abgesetzte, seitlich aber allmählich in die benachbarte Epidermis übergehende Lappen ausläuft. Die Paarigkeit dieses hinteren Abschnittes zeigt sich auch darin, dass der dunkle Streifen, den man in Fig. 16 die ganze Länge der Verdickung durchziehen sieht, sich caudal den beiden Lappen entsprechend Y-förmig gabelt. Der Streifen selbst hängt mit dem in dem vorliegenden Stadium beginnenden Verhornungsprocess zusammen, der die spätere Aushöhlung der ganzen Verdickung vorbereitet.

Zur Ergänzung der aus dem Totalpräparat gewonnenen Befunde wurde das Epidermisstück nach Herstellung der Photogramme in Schnitte zerlegt, deren Abbildung in Textfig. 26 nach dem Gesagten wohl ohne weiteres verständlich ist. In den Schnitten 9, 24, 39 und 51 sind die 4 Mammaranlagenpaare (ma_{1-4}) getroffen, die Gabelung des verhornten Streifens (hp) ist aus Schnitt 14 und 9, die caudale, paarige Endigung der Verdickung aus Schnitt 1 zu erkennen.

Die Deutung dieser Befunde kann unmittelbar an die bei den vorhergehenden Bj. beobachteten Verhältnisse anknüpfen, da sich die einzelnen Stadien lückenlos aneinander reihen. Hätte bei einer weniger glücklichen Reichhaltigkeit des Materials die Serie von Entwicklungsstadien, die mir vorlag, erst mit dem Bj. No. 4 begonnen, so würde man den eben geschilderten Befunden vollkommen verständnislos gegenüberstehen.

Fig. 26. *Perameles obesula*, Bj. No. 4 (33 mm). Querschnitte durch die epidermoidale Anlage des Mammarapparates (s. Fig. 14–16, Taf. XXXVIII). Vergr. 30:1. hp Hornpfropf; ma_{1-4} Mammaranlagen; mt Marsupialtaschenbezirk. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an.



Bei dem Bj. No. 3 war der Nabel noch nicht völlig vernarbt und im Zusammenhang damit die von beiden Seiten her medianwärts gerichtete Bewegung der Bauchhaut noch nicht zu ihrem Abschluss gelangt. Erst das Bj. No. 4 führt das endgültige Resultat dieses Verschiebungsprocesses vor Augen: für die Anlagen des Mammarapparates bedeutet es eine Zusammendrängung in der Mitte des caudalen Bauchhautabschnittes, wie sie intensiver kaum gedacht werden kann. Infolgedessen sind die bei dem Bj. No. 3 (Textfig. 25) noch als Derivate der Primäranlagen erkennbaren Epidermisverdickungen jetzt zu einer in der Bauchmittellinie gelegenen, schmalen, vollkommen einheitlichen Epidermisleiste vereinigt, deren ursprünglich paarige Anlage nur noch in ihrem äussersten caudalen Zipfel (Fig. 16, Textfig. 26, Schnitt 1) und in der caudalen Gabelung des die spätere Aushöhlung herbeiführenden Verhornungsstreifens zu Tage tritt. Die Zusammendrängung in der Bauchmitte ist sogar so intensiv, dass der an der Oberfläche verfügbare Raum für die Breite der Epidermisverdickung — die bei dem Bj.

No. 3 in der Höhe des fünften Mammaranlagenpaares ca. 0,5 mm betrug — nicht mehr ausreichte und sie daher zwang, sich nach der Tiefe auszudehnen. So erklärt es sich, dass, wie die Schnittbilder lehren (Textfig. 26), die Mammaranlagen jetzt nicht mehr von der freien Bauchoberfläche entspringen, sondern tief in die Cutis hinein verlagert worden sind¹⁾. Zugleich haben sie dabei — als notwendige mechanische Folge dieser Verlagerung — ihre ursprünglich nahezu senkrecht gegen die Bauchoberfläche gerichtete Stellung eingebüsst, so dass die Kolbenachsen der Mammaranlagen von rechts und links jetzt zum Theil stark divergiren (Textfig. 26, Schnitt 24, 39). Um die Grösse der Zusammenschiebung zahlenmässig zu versinnbildlichen, sei angeführt, dass der gegenseitige Abstand zwischen den Mammaranlagen des dritten Paares, der im Stadium No. 2 (Textfig. 22, Schnitt 17) ca. 1,2 mm und bei dem Bj. No. 3 (Textfig. 25, Schnitt 7) noch 0,45 mm betrug, jetzt (Textfig. 26, Schnitt 39) nur noch 0,25 mm misst.

Die Bedeutung des cranialen, mammaranlagenfreien Abschnittes der Epidermisverdickung (Textfig. 26, Schnitt 68, 83) bedarf nach dem, was über die entsprechenden Verhältnisse des Bj. No. 3 gesagt wurde, keiner weiteren Erläuterung. Er repräsentirt die vordere Hälfte der beiden mit einander verschmolzenen Primäranlagen, in der bei dem Bj. No. 4 ein überzähliges fünftes Mammaranlagenpaar nicht zur Ausbildung gelangt ist.

Die Zusammendrängung der Mammaranlagen in der Mitte des Abdomens beeinflusst zwar das Aussehen der ganzen Organbildung in hohem Maasse, stellt aber, streng genommen, doch nur einen passiven Vorgang dar. Daneben sind indessen auch active Fortschritte in der Entwicklung des Mammarapparates zu verzeichnen. Einmal ist die Kolbenlänge der Mammaranlagen (vergl. Fig. 15) auf ca. 0,2 mm, also auf mehr als das Doppelte der im vorigen Stadium gemessenen Länge (0,09 mm) herangewachsen. Sodann aber ist sowohl aus den Schnitten (Textfig. 26, Schnitt 6, 24, 39, 51) wie aus der Totalansicht (Fig. 15) zu constatiren, dass die Epidermisverdickung jedesmal an der Ursprungsstelle der Mammaranlagen eine charakteristische Auftreibung zeigt. Es entstehen dadurch Bilder, die an die bei dem *Myrmecobius*-Bj. beobachteten Verhältnisse erinnern und demzufolge eine Deutung dieser Auftreibungen als Anlagen von Marsupialtaschen (*mt*) nahelegen. Dass sie bei *Perameles* in die Tiefe der Cutis versenkt sind, während die Marsupialtaschenanlagen von *Myrmecobius* sich an der freien Bauchoberfläche finden, widerstreitet dieser Auffassung nicht, sondern hängt lediglich mit der verschiedenen Intensität jener Verschiebungsprocesse zusammen, die der Schwund der Membrana reuniens und der Verschluss der Nabelöffnung mit sich bringt.

Immerhin stellen die Marsupialtaschen bei *Perameles* relativ unbedeutende und wenig auffällige Bildungen dar. Das zeigt sich auch bei der Entwicklung des Beutels, die in den nunmehr folgenden Stadien vor sich geht.

Das Bj. No. 5 stimmte in Grösse und Aussehen fast mit dem Bj. No. 4 überein, liess aber in der Beutelgegend bereits eine kleine, rinnenförmige Einsenkung erkennen. Schnitte (Textfig. 27) durch das in Frage kommende Hautstück zeigten bald, dass in dieser Gegend eine massige Epidermisverdickung vorhanden war, die an ihrem Grunde 4 Paare kolbenförmiger Mammaranlagen entspringen liess und im Wesentlichen das gleiche Aussehen zeigte wie die bei dem Bj. No. 4 beschriebene Epidermisverdickung. Die rinnenförmige Aushöhlung war dadurch zu Stande gekommen, dass der Streifen verhornter Epidermis, der schon bei dem Bj. No. 4 bemerkt wurde, zum Theil ausgefallen war, und zwar cranial beginnend bis etwas hinter die Gegend des zweiten Mammaranlagenpaares. Der caudale Abschnitt der Epidermis-

¹⁾ Es sei hier schon darauf hingewiesen, dass sich eine ähnliche Verlagerung der Mammaranlagen in die Tiefe der Cutis bei den Phalangeriden Schritt für Schritt verfolgen lässt.

verdickung enthielt noch die beiden Theile des hier wie bei dem Bj. No. 4 gegabelten, verhornten Streifens und entbehrte infolgedessen der Aushöhlung. Das hinterste, vollkommen solide Ende der Verdickung liess eben noch die auf die paarige Anlage des Ganzen hinweisende Theilung in zwei Lappen (vgl. Textfig. 26, Schnitt 1) erkennen, wengleich die beiden Hälften inniger mit einander verschmolzen waren, als bei dem Bj. No. 4. In der Cutis war rechts und links von der Epidermisverdickung ein Streifen verdichteten Gewebes wahrzunehmen, die erste Anlage des späteren Beutelmuskels.

Bei dem im Vergleich zu den Bj. No. 4 und 5 äusserlich nicht weiter entwickelten Bj. No. 6 fand sich statt einer flachen Rinne dicht vor der Erhebung der Clitoris eine bereits ziemlich tiefe Beuteleinsenkung in Gestalt eines schmalen Längsspaltens von etwa 1,3 mm Länge und nahezu 1 mm Tiefe. Bei Auseinanderdrängen der Spaltränder liessen sich am Grunde der Einsenkung keine besonderen Differenzirungen nachweisen. Aus der Querschnittserie (Textfig. 28) ergab sich ein Verhalten, das nach den Befunden bei den vorher besprochenen Bj. ohne weiteres verständlich ist. Die bei dem Bj. No. 5 noch zum Theil solide Epidermisverdickung (vgl. Textfig. 27) erwies sich jetzt als fast gänzlich ausgehöhlt, so dass

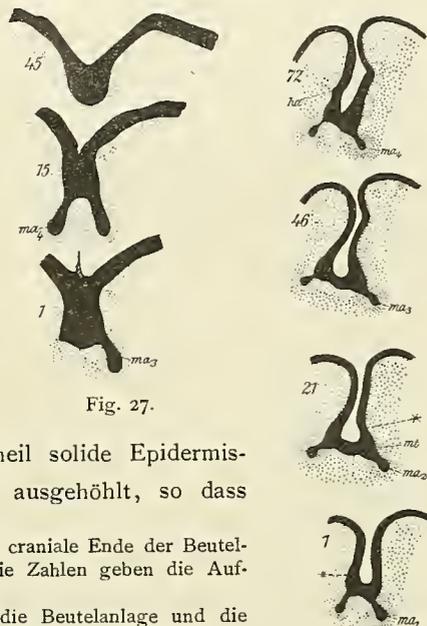


Fig. 27.

Fig. 27. *Perameles obesula*, Bj. No. 5 (35,5 mm). Querschnitte durch das craniale Ende der Beutelanlage und die beiden vorderen Mammaranlagenpaare ($ma_{3,4}$). Vergr. 30:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an.

Fig. 28. *Perameles obesula*, Bj. No. 6 (41,5 mm). Querschnitte durch die Beutelanlage und die 4 Mammaranlagenpaare (ma_{1-4}). Vergr. 20:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an. *ha* Haaranlage; *mt* Marsupialtaschenanlage. Schn. 46 s. Fig. 53 Taf. XL1, XLII.

Fig. 28.

dadurch eine reguläre Einfaltung der Bauchhaut zu Stande gekommen war. Innerhalb des Bereiches dieser Einfaltung hatte die Epidermis infolgedessen fast überall wieder ihr gewöhnliches Aussehen und normale Stärke erlangt; an einzelnen Stellen zeigten sich sogar bereits die ersten Knospen von Haaranlagen (Schnitt 72 *ha*). Nur am Grunde war die Aushöhlung noch nicht ganz beendet, sondern liess jederseits 4 Auftreibungen (*mt*) erkennen, die den Marsupialtaschenanlagen der vorhergehenden Bj. entsprachen, bedeutendere Dimensionen indessen nicht erlangt hatten. Aus ihnen entsprangen in nahezu regelmässigen Abständen 4 Paare von Mammaranlagen (ma_{1-4}), die sich noch immer auf dem kolbenförmigen Stadium (Kolbenlänge 0,15 mm) befanden. Von der ursprünglich paarigen Anlage des Ganzen, die sich bei den Bj. No. 4 und 5 wenigstens caudal noch ausprägte, war jetzt auch nicht die geringste Spur mehr wahrzunehmen. Cranial erstreckte sich die Beutelinne noch weit (ca. 65 Schnitte $\approx 10 \mu$) über die Ursprungsstelle des vierten Mammaranlagenpaares (Textfig. 28, Schnitt 72 ma_4) hinaus, während sie caudal nur noch auf 15 Schnitten hinter dem ersten Mammaranlagenpaar (Schnitt 1 ma_1) getroffen war. Die histologischen Verhältnisse der ganzen Bildung geben zu besonderen Erörterungen keinen Anlass. Das Areolargewebe im Umkreise der Mammaranlagen war gut entwickelt (Fig. 53 *ag*), die Anlage des Sphincter marsupii (*bm*) in typischer Weise differenzirt; in der Tiefe der Cutis fand sich die knorpelige Anlage der späteren Beutelknochen.

Da die Epidermis am Grunde der Beuteleinsenkung noch vollkommen glatt über die Mammaranlagen hinwegzieht, war selbstverständlich äusserlich von ihnen nichts zu erkennen. Daraus erklärt es sich, wenn angegeben wird (KATZ 1882), dass bei den verschiedenen Marsupialierarten das erste Auftreten der Zitzenanlagen zeitlich sehr verschieden und bei *Perameles* z. B. später als bei *Dasyurus* erfolgen soll. Auch KLAATSCH (1894) berichtet, dass er bei seinen jüngsten *Perameles*-Bj., die etwa das Alter des Bj. No. 6

besessen haben dürften, zwar die Anlage des Beutels als eine etwa 1 mm lange Einsenkung dicht über der Genitalpapille, aber noch nichts von Milchdrüsenanlagen wahrnehmen konnte. Thatsächlich beginnt jedoch die Bildung der Mammaranlagen bei *Perameles* etwa zur gleichen Zeit wie bei den Didelphyiden und Dasyuriden, jedenfalls lange vor dem ersten Auftreten der Beutelanlage.

Die beiden folgenden Bj. No. 7 und 8 standen ungefähr auf der gleichen Entwicklungsstufe. An den hinteren Extremitäten begannen die Krallen aufzutreten, ferner bei dem Bj. No. 8 — dem Bj. No. 7 fehlte der Kopf — an der Schnauze die ersten Tasthaare. Beide Bj. besaßen im caudalen Abschnitte der Bauchhaut eine Beutelanlage, die — ebenso wie bei den von KLAATSCH (1894) beschriebenen älteren *Perameles*-Bj. — einen in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden, schmalen, etwa 3 mm langen und fast 2 mm tiefen Spalt darstellte. Der Spalt war cranial scharf umrandet, lief dagegen caudalwärts sanft aus, entsprechend dem Verhalten des fertigen Beutels der *Perameles*-Arten, dessen Oeffnung caudalwärts gerichtet ist.

Um ein genaues Bild des Grundes der Beuteleinsenkung zu gewinnen, wurde die vordere Umrandung des Spaltes, die das Auseinanderklappen der Ränder erschwerte, längs durchschnitten. Es zeigten sich dann am Boden der Einsenkung 4 Paare kleiner, seichter Löcher (Fig. 17, vom Bj. No. 7 stammend), deren jedes von einem schwachen Walle umgeben war. Die Wälle vereinigten sich jederseits lateral zu einer ziemlich breiten, längsverlaufenden Erhebung (Fig. 17 *), die innerhalb des Marsupiums parallel zum Beutelrande (*br*) verlief und von diesem durch eine besondere Einsenkung getrennt war.

Die Schnittuntersuchung ergab, wie zu erwarten, dass sich den 8 Vertiefungen am Boden der Beuteleinsenkung entsprechend die Mammaranlagen in die Cutis einsenkten, allerdings in einer gegen das kolbenförmige Stadium wesentlich veränderten Gestalt (Fig. 54 *zt*). Der Hals des Kolbens war, sich trichterförmig verjüngend, bis zu einer Länge von fast 0,4 mm weit in die Tiefe vorgewachsen, während das dem Kolbengrunde entsprechende Ende der Mammaranlage sich zu einer ziemlich flachen Scheibe umgewandelt hatte, die sich scharf gegen den oberen, trichterförmigen Abschnitt absetzte. Gleichzeitig hatte der Verhornungsprocess, der bei den vorhergehenden Bj. die Aushöhlung der ursprünglich soliden Epidermisverdickung zur Beuteleinsenkung herbeigeführt hatte, auch auf die Mammaranlagen übergreifen und damit ihre Umwandlung in die Zitzentaschen eingeleitet. Allerdings waren die Hornpfropfe (*hp*) bei dem vorliegenden Bj. nur erst aus dem Anfangstheil der Zitzentaschen (*zt*) ausgestossen. Doch genügte diese verhältnissmässig geringfügige Aenderung bereits, um der Physiognomie des Beutellinneren (Fig. 17) ein schon an den definitiven Zustand erinnerndes Aussehen zu geben.

Vergleicht man den Beutelquerschnitt des Bj. No. 8 (Fig. 54) mit dem entsprechenden Schnitt durch die Beutelanlage des Bj. No. 6 (Fig. 53), so macht sich ausser der bereits beschriebenen Umwandlung der Mammaranlagen besonders die kolossale Ausdehnung bemerkbar, die das Marsupium des ersteren erlangt hat. Vor allem fällt dabei die starke Einfaltung innerhalb des Beutels (Fig. 54 * *) in die Augen, die mit der bereits erwähnten Einsenkung zwischen dem Beutelrand (Fig. 17 *br*) und der parallel zu ihm verlaufenden, die Zitzentaschen umwallenden Erhebung (*) identisch ist. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich ihre Entstehung auf die inzwischen zum Abschluss gelangte Aushöhlung der Marsupialtaschen, die bei dem Bj. No. 6 (Textfig. 28, Schnitt 21, *mt*) noch als solide Anlagen vorhanden waren, zurückführe. Die Punkte * * der Fig. 54 würden danach den lateralen Rändern der Marsupialtaschenanlagen des Bj. No. 6 (Fig. 53 * *) entsprechen, um so wahrscheinlicher, als in der Höhe des ersten und zweiten Mammaranlagenpaares bereits die ersten Anfänge einer Einfaltung an den betreffenden Stellen (Textfig. 28, Schnitt 1, 24 *) erkennbar sind. Nicht damit zu verwechseln ist eine auf dem in Fig. 53 abgebildeten Schnitt durch das

dritte Mammaranlagenpaar an der linken (in der Figur rechten) Seite des Beutelspaltes befindliche Einfaltung, deren Entstehung auf die Manipulationen bei der Totaluntersuchung des Marsupiums zurückzuführen ist.

Der bedeutende Entwicklungsfortschritt der Bj. No. 7 und 8 äussert sich auch in der Differenzierung der übrigen Hautgebilde. Die Haaranlagen, die bei dem Bj. No. 6 zuerst aufgetreten waren, finden sich bei dem Bj. No. 8 nicht nur in der Haut des Beutels selbst, sondern auch in der Wand der zu den Zitzenaschen sich umwandelnden Mammaranlagen (Fig. 54 *ha*), die sich dadurch also, wie KLAATSCH (1894) zuerst nachgewiesen hat, als echte Integumentabschnitte documentiren. In der Cutis hat sowohl die Differenzierung des subcutanen Fettgewebes (*sc*) als auch die Ausbildung des Mammarstromas (*ms*) begonnen; der Sphincter marsupii (*bm*) ist bereits recht kräftig entwickelt. Der geschilderte Befund stimmt im Grossen und Ganzen mit den Verhältnissen überein, die KLAATSCH (1894) von einem wohl nur wenig jüngeren, 5,6 cm langen Bj. von *Perameles gunni* beschrieben hat.

Die 4 Bj. No. 9—12, die ich in der Uebersicht auf S. 691 zuletzt aufgeführt habe, können wiederum gemeinsam besprochen werden, da sie trotz ihrer Grössen- und sonstigen Unterschiede hinsichtlich der Verhältnisse ihres Mammarapparates etwa dem gleichen Entwicklungsstadium angehörten. Die Bj. No. 9 und 10 trugen an der Schnauze lange Tasthaare und am Rumpfe einen leichten, dorsal etwas kräftiger als ventral entwickelten Haarflaum, bei dem Bj. No. 11 (*Perameles doreyana*) waren die Haare erst auf der Rückenseite des Rumpfes zum Durchbruch gekommen, das Bj. No. 12 endlich besass bereits ein ziemlich dichtes Haarkleid.

Die Inguinalgegend trug bei allen 4 Bj. ziemlich dicht über den Genitalien eine kleine, rundliche Oeffnung von etwa 4 mm Durchmesser, die in eine schräg nach vorn in die Bauchhaut sich ein-senkende Beuteltasche von 6—7 mm Tiefe führte, so dass die ganze Bildung mit ihrer caudalwärts gerichteten Mündung bereits ein verkleinertes Abbild des für die erwachsenen *Perameles*-Weibchen typischen Marsupiums darstellte. In dem cranialen Beutelblindsack erblickte man nach Aufschneiden der vorderen Beutelwand (Fig. 18) acht in zwei leicht nach innen concaven Reihen zu je vier angeordnete, kleine Gruben, die den Zitzenaschen entsprachen. Sie waren von jener hufeisenförmigen, nach hinten offenen Falte umgeben, die ich schon bei den Bj. No. 7 und 8 beschrieben habe (vgl. Fig. 17 *). Die Mächtigkeit dieser inneren Falte, die gewissermaassen einen kleineren Beutel innerhalb des Marsupiums umgrenzte, war bei den 4 Bj. recht verschieden. Am stärksten war sie bei dem der Fig. 18 zu Grunde liegenden Bj. No. 10 ausgebildet, beiderseits ungleichmässig und verhältnissmässig schwach bei dem Bj. No. 12 (Fig. 55 * *).

Ebenso wie die makroskopisch festzustellenden Beutelverhältnisse knüpften die bei der Schnittuntersuchung zu Tage tretenden Befunde unmittelbar an die bei den Bj. No. 7 und 8 beobachteten Vorkommnisse an. Die Aushöhlung der Mammaranlagen, die dort (Fig. 54 *zt*) erst begonnen hatte, war nunmehr (Fig. 55 *zt*) vollendet; im Innern der dadurch entstandenen, ca. 0,8 mm tiefen Zitzenaschen fanden sich nur noch spärliche Hornpfropfreife (*hp*) vor. Die Gestalt der Zitzenaschen entsprach bei den Bj. No. 9, 10 und 12 von *Perameles obesula* durchaus den trichterförmigen Mammaranlagen der Bj. No. 7 und 8, während sie bei dem Bj. No. 11 von *P. doreyana*, das ich schon in meiner ersten Arbeit (1902a, Fig. 25) beschrieben hatte, an ihrer Oeffnung erheblich enger waren als am Grunde. Von dieser unbedeutenden Abweichung abgesehen, zeigten die Zitzenaschen der beiden Arten jedoch völlig gleichen Bau. Ihr Boden war regelmässig zu einer kleinen Papille erhoben, in deren Circumferenz eine Anzahl mächtiger, mit ihren Spitzen frei in das Lumen der Taschen hineinragender Haare (Fig. 55 *ha*) ausmündeten. Die Zahl dieser „Mammarhaare“ schwankte — sogar bei demselben Individuum — zwischen 5 und 6: bei dem

Bj. No. 9, dessen Marsupium in Frontalschnitte zerlegt wurde, fanden sich z. B. sechsmal ihrer je 5, während die beiden übrigen Zitzentaschen mit je 6 Mammarhaaren ausgestattet waren. Sie erwiesen sich bei näherer Untersuchung durchweg als Kolbenhaare, wie ich bereits (1902 a, p. 292) von dem Bj. No. 11 angegeben habe, und steckten mit ihren besenreiserartig ausgefaserten Enden regelmässig ein beträchtliches Stück weit von der Papilla pili entfernt inmitten der Haarbälge, die an den Stellen, wo die Haare endigten, stark, mitunter fast rechtwinklig abgelenkt (Fig. 55 *ha*) und in ihrem unteren Stück meist erheblich atrophirt waren. Diese Involutionerscheinungen bildeten ein auffälliges Merkmal der Haare des Zitzentaschengrundes, durch das sie sich scharf von den zum Theil mächtig entwickelten Haaren der übrigen Beutelhaut (*ha*₁) und des Zitzentaschenhalses unterschieden. Jedes der Mammarhaare war mit einem Paar histologisch wohl charakterisirter Talgdrüsenanlagen (*ta*) und ausserdem mit je einem Milchdrüsenpross (*dr*) ausgestattet. Diese mündeten immer an der dem Centrum der Zitzentaschen zugekehrten Seite des Haarhalses ein, als langgestreckte Drüsenschläuche, deren freie, bauchig erweiterte Enden regelmässig ein bereits recht bedeutendes Lumen besaßen. Die Zitzentaschen waren von einem mächtig entwickelten, von zahlreichen, concentrisch zu ihnen verlaufenden Faserzügen durchsetzten Mammarstroma (*ms*) umhüllt, das im gefärbten Präparat in Folge seines Kernreichthums auffällig gegen das blass subcutane Fettgewebe (*sc*) abstach. In die Gegend des Mammarstromas strahlten jederseits die quergestreiften Faserbündel des Musculus cremaster (*cr*) aus, die unter einander noch durch quere, ähnlich wie bei *Dasyurus* von einer Seite zur anderen verlaufende Muskelbündel verbunden wurden.

Die verhältnissmässig grosse Kluft zwischen dem Verhalten der Zitzentaschen der Bj. No. 7 und 8 einer- und No. 9—12 andererseits wird auf das glücklichste durch die Befunde überbrückt, die KLAATSCH (1884) bei zwei Bj. von *Perameles gunni* (Scheitelsteisslänge 8,5 cm) erheben konnte. Die Beutelanlage zeigte eine Länge von 7 mm und eine geringste Breite von 4 mm. In ihrem Innern fanden sich 4 Paare symmetrisch angeordneter Erhebungen von 1 mm Durchmesser, die eine starke, centrale Vertiefung trugen. Die Vertiefungen entsprachen den Zitzentaschen, deren Aushöhlung, wie die Schnittuntersuchung lehrte, zwar noch nicht vollendet, aber central doch bereits bis zu ihrem Grunde vorgeschritten war. Längs der ganzen Wand der Zitzentaschen fanden sich theils Haaranlagen, theils bereits fertig ausgebildete Haare. Auch an ihrem Grunde mündeten kräftige Haare, sechs an der Zahl, deren Bälge noch keinerlei Degenerationserscheinungen erkennen liessen. Statt der Milchdrüsenschläuche trugen sie an ihrer dem Centrum der Zitzentaschen zugekehrten Seite kurze Secundärprossen, in denen KLAATSCH allerdings, da ihm über die Milchdrüsenentwicklung der Marsupialier noch nichts bekannt war, die Anlagen „langer Talgdrüsen“ erblickte. Dass es sich aber thatsächlich um die Milchdrüsenanlagen handelt — die also bei *Perameles* genau so entstehen, wie bei den bisher besprochenen Marsupialiern — wird durch KLAATSCHS Figur (1884, Taf. XIII, Fig. 4), die fast genau in der Mitte zwischen meinen Figg. 54 und 55 steht, klar erwiesen.

Anfang und Ende der Entwicklung des Mammarapparates stimmen also bei *Perameles* mit den von den anderen Beutlern her bekannten Verhältnissen gut überein. Hier wie dort beginnt die Ontogenese mit der Differenzirung von Primäranlagen, hier wie dort findet sie in der Bildung von Zitzentaschen ihren vorläufigen Abschluss. Die dazwischen sich abspielenden Vorgänge, die zur Entstehung des Beutels führen, tragen dagegen bei *Perameles* ein ganz anderes Gepräge als bei *Didelphys marsupialis* oder bei den Dasyuriden. Dort gingen die Primäranlagen ganz in der Bildung der Mammaranlagen und der diese umgebenden Marsupialtaschen auf, und nur die letzteren traten bei der Beutelbildung in Action: das von ihnen eingenommene Gebiet wurde zum Beutelfeld, der periphere Theil ihrer Umwallungen schloss sich zur Herstellung

der Beutelfalten zusammen. Bei *Perameles* dagegen bleiben Derivate der Primäranlagen auch neben den Mammar- und Marsupialtaschenanlagen erhalten und entwickeln sich unabhängig von diesen weiter, besonders in cranialer Richtung, wo sie weit über deren Gebiet hinausgreifen. Sie sind es, auf deren Grundlage sich hier zunächst der Beutel und insbesondere sein vorderer Blindsack bildet, während die Marsupialtaschen morphologisch dabei eine mehr untergeordnete Rolle spielen.

In einem Punkte bietet jedoch das Verhalten der Marsupialtaschen bei *Perameles* hohes Interesse dar: insofern nämlich, als — ganz ähnlich wie bei den übrigen Beutlern — die lateralen Ränder ihrer Umwallung sich zu einheitlichen Falten zusammenschliessen, die, zu den eigentlichen Beutelfalten parallel verlaufend, den die Mammaranlagen tragenden Theil des Beutelareals umziehen und abgrenzen (Fig. 17, 18, 54, 55 *). Auf diese Weise hebt sich bei *Perameles* aus dem grösseren Bereiche des eigentlichen Marsupiums, das sich nach einem von dem bisher bekannten abweichenden Typus entwickelt, ein Theilgebiet heraus, sozusagen ein Beutel im Beutel, der nach Entstehung und Lagebeziehungen unmittelbar zu einem Vergleich mit dem Marsupium der Didelphyiden und Dasyuriden herausfordert und geeignet ist, auf die später zu erörternden Beziehungen des *Perameles*-Beutels zu dem der übrigen Marsupialier einiges Licht zu werfen.

Bei den erwachsenen und trächtigen Bändikutweibchen ist von diesen Falten, die innerhalb des Beutels das Sitzengebiet umgrenzen, nicht mehr viel zu sehen. Doch fand ich sie bei einem der Strassburger Zoologischen Sammlung gehörigen Weibchen von *P. gunni* — von dessen 8 Mammae 7 noch ganz unentwickelt waren, während die vorderste linke Zitze bereits eine Länge von 12 mm erreicht hatte — noch in gut erkennbarer Weise angedeutet. Dass diese Falten, die functionell wohl keine Bedeutung mehr haben, während der Trächtigkeit verstreichen, ist bei der enormen Entfaltung, die der Beutel und besonders sein vorderer Blindsack erfährt, nicht verwunderlich. Bei einem aus der SEMON'schen Sammlung stammenden Marsupium eines jedenfalls lactirenden *P. obesula*-Weibchens, das auch EGGELING (1905) vorgelegen hatte, maass der nach hinten und abwärts gerichtete, längsovale Beuteleingang etwa 25×18 mm. Durch den Eingang schaute man auf das die 8 Zitzen tragende Gebiet, das etwa 17 mm lang und 15 mm breit war. Von hier erstreckte sich ein mächtiger Beutelblindsack nach vorn, dessen Länge, von dem am weitesten cranial gelegenen Zitzenpaar an gemessen noch mindestens 60 mm bei ca. 40 mm Breite betrug. Die Haut dieses Beutelblindsackes ist im wahren Sinn des Wortes als papierdünn zu bezeichnen.

Ueber den Beutelmuskel des erwachsenen Weibchens von *P. obesula* hat KATZ eine von einer Abbildung (1882, Taf. XXXIX, Fig. 14) begleitete, durchaus zutreffende Schilderung gegeben.

Phascolarctidae.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, vereinige ich mit WINGE und WEBER *Phascolarctos*, der sonst den Phalangeridae zugezählt wird, und *Phascolomys* zu einer Familie. Bei beiden Gattungen stimmt der Mammarapparat in Bau und Entwicklung so vollkommen überein, dass ihre Verhältnisse gemeinsam besprochen werden können.

Gattung *Phascolarctos* und *Phascolomys*.

Vom Koala, *Phascolarctos cinereus* (GOLDF.), standen mir im Ganzen 30 Embryonen und Bj. zur Verfügung, von denen 5 aus dem Besitze von Prof. HILL, die übrigen aus der SEMON'schen Sammlung stammten; doch wurden aus letzteren nur 9 Weibchen zur näheren Untersuchung ausgewählt. Die Grössenverhältnisse

dieser 5 + 9 Individuen sind in dem ersten Teil der nachstehenden Tabelle (arabische Numerierung) eingetragen.

Die gleiche Tabelle bringt in den römisch bezifferten Reihen die Maasse der Wombatembryonen bzw. -Bj., die ich untersuchen konnte. Soweit ich sie Prof. HILL verdanke, gehören sie der australischen Species *Phascolomys mitchelli* OWEN an. Die Artzugehörigkeit der beiden älteren Bj. aus dem Eigenthum der Zoologischen Staatssammlung zu München war nicht zu ermitteln, da ihr Fundort unbekannt war, die äusseren Merkmale der noch recht jungen Thierchen aber nicht zu entscheiden gestatteteten, ob die bereits genannte oder die tasmanische Species *Ph. ursinus* (SHAW) vorlag.

No.	Rückenlänge ¹⁾ in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Sammlung	Bemerkungen	
1	20	7,5	HILL	Embryonen	
2	21	9			
3	21	11			
4	30	—	SEMON	} <i>Phascolarctos</i>	
5	28	17	HILL		
6	—	16,5			
7	ca. 45	—	SEMON		
8	60	—			
9	65	—			
10	ca. 65	—			
11	ca. 90	—			
12	97	—			
13	ca. 110	—			
14	235	—			
I	—	8,5	HILL		Embryonen
II	22	9			
III	30	15,5			
IV	31	18			
V	70	—	München	} <i>Phascolomys</i>	
VI	167	—			

Ueber die Befunde an dem Londoner Material kann ich mit Rücksicht auf seine Bearbeitung durch Prof. HILL nur ganz kurz berichten. Die Embryonen No. 1, 2 und II, die in Querschnittserien vorlagen, ergaben mit Sicherheit, dass auch bei *Phascolarctos* und *Phascolomys* die Entwicklung des Mammarapparates mit der Bildung von Primäranlagen beginnt. In der Inguinalgegend fanden sich auf beiden Seiten Bezirke verdickten Epithels in typischer Lage, die über eine grössere Anzahl von Schnitten bis in die Höhe der Nabelöffnung zu verfolgen waren. Auch bei dem Wombatembryo No. I, der längs geschnitten war, liessen sich auf den Schnitten rechts und links vom Genitalhöcker in der fraglichen Gegend verdickte Epithelpartien constatiren, die meines Erachtens auf Primäranlagen zu beziehen sind, jedoch weniger klar hervortraten als in den Querschnittserien, die in diesen Stadien geeignete Bilder liefern. Leider waren die Embryonen vor der Mikrotomirung nicht frei, sondern innerhalb der Embryonalhüllen photographirt worden, so dass die Aufnahmen über das Vorhandensein der Primäranlagen nichts aussagen konnten.

Bei dem Embryo No. 3 war die Entwicklung erheblich weiter vorgeschritten. Statt der Primäranlagen mit ihrer ausgesprochen seitlichen Lagerung zeigte die Querschnittserie bereits deutlich differenzirte Mammaranlagen, die dank der bekannten Lageverschiebungen bei der Ausbildung der definitiven

1) Bei der Bestimmung der Rückenlänge wurde hier von mir der Schwanzstummel mitgemessen; ein eigentlicher Schwanz fehlt sowohl *Phascolarctos* wie *Phascolomys*. Die Maasse der No. 1—3, 5, 6 und I—IV, die ich Herrn Prof. HILL verdanke, sind nur approximativ.

Leibeswand schon die eigentliche Ventralfläche des Abdomens erreicht hatten. Sie fanden sich hier (Textfig. 29, Schnitt 1) dicht vor dem Anschnitt des Genitalhöckers jederseits in nächster Nähe des Ansatzes der hinteren Extremitäten (*Extr*) in der Gestalt von Epidermiswucherungen (*ma*), die cranial schmaler als caudal, dafür aber stärker in die Cutis vorgewölbt waren, ein Zeichen für den Uebergang vom linsenförmigen zum zapfenförmigen Stadium (Schnitt 3 und 5). Cranial von diesem Mammaranlagenpaar war noch ein zweites angelegt, das sich indessen erst auf dem linsenförmigen Stadium befand und erheblich geringere Dimensionen aufwies. Da die erwachsenen Weibchen der Phascolarctiden regelmässig nur ein Zitzenpaar besitzen, handelt es sich also hier um eine überzählige Bildung. Sehr interessant ist es, dass die embryonale Hyperthelie im Gegensatz zu *Perameles*, wo sie nur in einem einzigen Falle beobachtet wurde, beim Koala und Wombat ein anscheinend regelmässiges Vorkommnis darstellt. Wenigstens war sie bei allen übrigen Embryonen beider Arten — mit Ausnahme des *Phascalomys*-Embryos No. III — und bei einer ganzen Anzahl von Bj. anzutreffen.

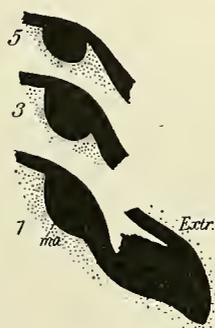


Fig. 29.

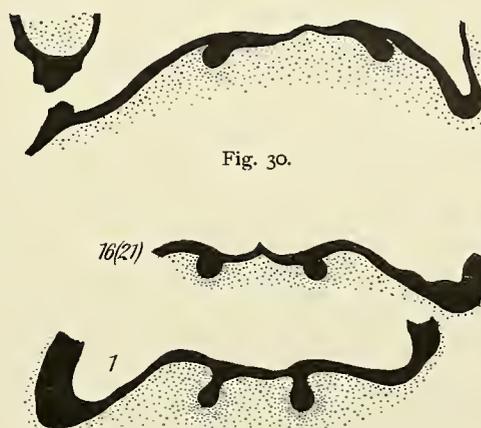


Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 29. *Phascolarctos cinereus*, Embryo No. 3 (21 mm). 3 Querschnitte durch die caudale Mammaranlage (*ma*) der linken Seite. Auf Schnitt 1 ist auch der Ansatz der hinteren Extremität (*Extr*) mitgezeichnet. Vergr. 60:1.

Fig. 30. *Phascalomys mitchelli*, Embryo No. III (30 mm). Querschnitt durch die Bauchwand in der Höhe des einzigen Mammaranlagenpaares. Vergr. 30:1.

Fig. 31. *Phascolarctos cinereus*, Embryo No. 5 (28 mm). Querschnitte durch die Bauchwand in der Höhe der beiden Mammaranlagenpaare. Die beiden überzähligen Mammaranlagen sind in der Serie auf Schnitt 16 bzw. 21 (von dem caudalen Mammaranlagenpaar, Schnitt 1, an gerechnet), getroffen, in der Figur aber mit einander combinirt. Vergr. 30:1.

Die Befunde in den folgenden Stadien schliessen sich unmittelbar an die eben besprochenen Verhältnisse an. Die beiden Mammaranlagen des Wombatembryos No. III (Textfig. 30) hatten das zapfenförmige Stadium (Zapfenlänge 0,1 mm) erreicht und waren bereits etwas mehr gegen die Bauchmittellinie zu verschoben als bei dem Koalaembryo No. 3. Noch etwas weiter war dieser Verschiebungsprozess bei den Embryonen No. 4 (Fig. 56 b), IV, 5 (Textfig. 31, Schnitt 1) und bei dem Bj. No. 6 gediehen, wie sich sowohl aus der Verringerung der gegenseitigen Distanz der Mammaranlagen, wie aus ihrem vergrösserten Abstände vom Extremitätenansatz ergibt. Die den typischen Zitzen entsprechenden Mammaranlagen des Embryos No. 4 (Fig 56 b) waren eben auf dem Uebergang zum kolbenförmigen Stadium begriffen. Doch wölbten sich die Kolben, deren Länge ca. 0,12 mm betrug, noch ohne deutlichen Hals zapfenartig in die Cutis vor, deren Zellen in ihrer Umgebung etwas dichter angeordnet waren, aber noch kein richtiges Areolargewebe bildeten. Die überzähligen Mammaranlagen (Fig. 56 a), die sich etwa 20 Schnitte (à 10 μ) cranialwärts von den typischen Anlagen fanden, besaßen noch linsenförmige Gestalt.

In gleicher Entfernung vor den normalen Mammaranlagen (ca. 0,2 mm) fanden sich die überzähligen Anlagen bei den Embryonen No. IV und 5, sowie bei dem Neugeborenen No. 6. Bei den beiden Embryonen hatten sie sich zu zapfenförmigen Bildungen weiter entwickelt (Textfig. 31, Schnitt 16), während sie bei den Neugeborenen auf dem linsenförmigen Stadium, wie es Fig. 56 a vom Embryo No. 4 wiedergibt, stehen geblieben waren. Die typischen Mammaranlagen hatten indessen bei allen 3 Individuen das kolbenförmige Stadium voll erreicht. Zugleich hatten sich die Cutisabschnitte in ihrem Umkreise durch die zu den Mammaranlagen concentrische Anordnung ihrer Zellen zum Areolargewebe ausgebildet. Die Kolbenlänge betrug bei dem Embryo No. IV ca. 0,16 mm, bei dem Embryo No. 5 (Textfig. 31, Schnitt 1), der wahrscheinlich unmittelbar vor der Geburt stand, und bei dem Neugeborenen übereinstimmend bereits etwa 0,2 mm.

Von den 10 bisher besprochenen Stadien hatte mir nur der Embryo No. 4 in toto vorgelegen. Wie nach dem in Fig. 56 dargestellten Befunde begreiflich, hatte seine äussere Inspection bezüglich der Anlagen des Mammarapparates zu einem negativen Resultat geführt. Auch bei den älteren Embryonen und bei dem Neugeborenen kann, nach den Schnitten zu urtheilen, äusserlich kaum etwas davon zu erkennen gewesen sein. Dies wird jedoch nach der Geburt anscheinend sehr rasch anders.

Schon bei dem jüngsten Bj. des SEMON'schen Materials, No. 7, das im übrigen noch wenig entwickelt war, zeigte sich in der Gegend, wo der Mammarapparat liegen musste, eine makroskopisch als Beutelanlage erscheinende Bildung: eine seichte, rinnenförmige Einsenkung der Haut, die in der Mittellinie des Bauches verlaufend dicht vor der Clitoriswurzel ihren Anfang nahm und eine Länge von ca. 0,9 mm besass. Die Schnittuntersuchung bestätigte, dass an dieser Stelle nichts anderes als eine einfache Einfaltung der Epidermis vorlag. Im caudalen Abschnitt der Einfaltung (Fig. 57), deren äussere Oberfläche in Folge von Abschilferung des Eptrichiums einen sehr unregelmässigen Contour aufwies, entsprangen aus ihren Seitenwänden die typischen, vom Areolargewebe umgebenen, kolbenförmigen Mammaranlagen (Kolbenlänge ca. 0,2 mm), während in ihrem cranialen Abschnitte nichts von überzähligen Mammaranlagen nachzuweisen war. In einiger Entfernung zeigte sich beiderseits von der Rinne in der Cutis ein zellenreicher Streifen, die erste Anlage des Beutelschliessmuskels (*bm*).

Die Erklärung für dieses Verhalten liefert wiederum jener Verschiebungsprocess, der die Mammaranlagen in Folge des Schwundes der Membrana reuniens und des Verschlusses der Nabelöffnung aus ihrer ursprünglich mehr seitlichen Lagerung Schritt für Schritt nach der Mitte des Abdomens zusammenführt, ohne indessen die Configuration des Mammarapparates so complicirt zu gestalten, wie bei *Perameles*. Dort werden die beiden Primäranlagenbezirke, nachdem sie bis zu ihrer gegenseitigen Berührung medianwärts verschoben sind, ohne dass die Zusammenschiebung damit ihr Ende erreicht hat, zur Verschmelzung zu einer einheitlichen Epidermisverdickung gebracht. Bei den Phascolarctiden dagegen tritt diese Verschmelzung der Primäranlagenbezirke nicht ein, ihre Zusammenschiebung, die aus den gleichen Ursachen wie bei *Perameles* erfolgt, führt vielmehr zu einem anderen, viel einfacheren und übersichtlicheren Resultat: die zwischen den Mammaranlagen befindliche Hautstrecke faltet sich ein, wobei sich zugleich die Mammaranlagen von der freien Bauchoberfläche weg in die Tiefe verschieben. Selbstverständlich umfasst diese Einfaltung nicht bloss die Gegend, in der sich die typischen Mammaranlagen finden, sondern das gesammte Gebiet der ursprünglichen Primäranlagen, also auch deren craniale Abschnitte, die normaler Weise keine Mammaranlagen hervorbringen.

Das Bj. No. 8 zeigte äusserlich nahezu das gleiche Bild. Auch bei ihm fand sich in der Inguinalgegend eine längsverlaufende Rinne der Bauchhaut, die lediglich ein wenig tiefer und länger

(ca. 1,1 mm) war. Die Oberfläche der Epidermis erschien auf den Schnitten ziemlich glatt. Wiederm fanden sich im caudalen Abschnitte der Rinne die beiden kolbenförmigen Mammaranlagen (Fig. 58), deren Länge auf ca. 0,25 mm gewachsen war. Ihr Areolargewebe wölbte sich jetzt nach Art eines Cutiswalles in die Epidermis vor, die ihrerseits auf den Schnitten rechts und links von den Mammaranlagen kleine zapfenartige Wucherungen (**) in die Cutis vorgetrieben hatte. Diese Zapfen finden sich auf sämtlichen Schnitten, auf denen die Mammaranlagen getroffen sind, und fließen vor und hinter ihnen mit einander zusammen, stellen also die Querschnitte von Leisten dar, die ebenso wie die Anlagen der Marsupialtaschen vom Opossum oder der Dasyuriden die Mammaranlagen ringförmig umziehen. Ueberzählige Mammaranlagen waren wiederum nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Möglicher Weise sind als ihre letzten Reste zwei Verdickungen der Epidermis anzusehen, die sich auf einer Anzahl von Schnitten durch den cranialen Theil der Beutelrinne rechts und links am Grunde finden.

Bei den nahezu gleichaltrigen Bj. No. 9 und 10 zeigte schon die äussere Gestalt ihrer Beutelanlage einen merklichen Unterschied gegenüber den vorhergehenden Bj. Statt eines einfachen Längspaltes besass sie jetzt etwa die Form eines Kreuzes (Fig. 20a), indem jederseits von der ca. 1,5 mm messenden Längsrinne etwa an der Grenze ihres zweiten und hintersten Drittels eine kurze, quer verlaufende Furche von 0,25 mm Länge abzweigte. Die Ränder der Beutelanlage liessen sich nur wenig auseinanderdrängen, da sie von einem kräftigen Schliessmuskel umzogen wurden, dessen Verlauf sich als deutliche Vorwulstung im Umkreise des Kreuzspaltes (Fig. 20a) zu erkennen gab. Erst als die Hinterwand der Beutelanlage durch einen Längsschnitt gespalten wurde, gelang es, die Reliefverhältnisse in ihrem Innern zu überblicken. Dabei ergab sich (Fig. 20b), dass die Querfurchen, die die Kreuzgestalt der Beutelanlage hervorriefen, sich in deren Innerem weiter fortsetzten und zwei kleine, innerhalb der Seitenwände des Beutelspaltes gelegene Erhebungen (*) umgrenzten. Um weiteren Aufschluss über die Natur dieser Bildungen zu erhalten, wurde sodann zur Mikrotomirung der Präparate geschritten, nachdem sie vorher in schwächerem Alkohol erweicht und mit aneinander gelegten Schnitträndern neu gehärtet worden waren, um möglichst die ursprüngliche Gestalt der Beutelanlage wiederherzustellen. Die Beutelanlage des Bj. No. 9 wurde in Querschnitte, die des Bj. No. 10 in Frontalschnitte zerlegt.

Die Querschnitte lehrten zunächst, dass sich die Mammaranlagen, wie bei den vorhergehenden Bj., im caudalen Theile der Beutelrinne fanden (Fig. 59, in der Richtung der in Fig. 20b eingetragenen Pfeile geschnitten) und nach wie vor auf dem kolbenförmigen Stadium (Kolbenlänge ca. 0,3 mm) standen. Die Beutelrinne selbst erreichte hier die erhebliche Tiefe von etwa 0,8 mm. In Folge der energisch vorgeschrittenen Einfaltung standen sich die Mammaranlagen an den Seitenwänden des Beutelspaltes jetzt derart gegenüber, dass ihre Axen ungefähr in eine Richtung — nahezu parallel der Bauchoberfläche — zusammenfielen, während sie ursprünglich — bei dem Embryo No. 4 (Fig. 56b) — senkrecht zu dieser gestanden hatten. Im Ganzen hatte also jede der beiden Mammaranlagen eine Drehung von ungefähr 90° erfahren, deren einzelne Etappen durch die Figg. 56b, 57, 58 und 59 veranschaulicht werden.

Hinsichtlich der Querrinnen, die die Kreuzgestalt der Beutelanlage verursacht hatten, ergaben die Schnitte, dass sie jenen Epidermisleisten entsprachen, die schon (Fig. 58 * *) bei dem Bj. No. 8 im Umkreise der Mammaranlagen vorhanden, aber in Folge der noch glatten Auskleidung der Beutelrinne nach aussen nicht bemerkbar gewesen waren. Sie waren jetzt erheblich stärker entwickelt und bereits zu seichten Rinnen ausgehöhlt (Fig. 59 *mt*). Denkt man sich den in Fig. 59 gezeichneten Querschnitt auseinandergeklappt, so dass die Mammaranlagen um 90° zurückgedreht wieder in ihre ursprüngliche Stellung zu liegen kämen, so würde ein Bild resultiren, das nahezu vollkommen mit den von *Didelphys marsupialis*

oder von *Dasyurus* her bekannten Querschnittsbildern durch den Bereich der Marsupialtaschenanlagen (vgl. z. B. Fig. 48) übereinstimmt. Es kann danach keinem Zweifel unterliegen, dass es sich auch hier um die Anlagen solcher Marsupialtaschen handelt.

Allerdings erscheint sowohl die Art ihres Auftretens wie ihre äussere Gestalt etwas anders als bei den genannten Beutlerarten. Bei diesen liegen die Mammaranlagen an der freien Bauchoberfläche, wenn die Bildung der Marsupialtaschen erfolgt; letztere besorgen daher ganz allein die Herstellung der Beuteleinsenkung. Bei den Phascolarctiden dagegen geht der Bildung der Marsupialtaschen jene Einfaltung der Bauchhaut voraus, die die Anlagen des Mammarapparates in die Tiefe versenkt und damit zugleich die Beutelentwicklung einleitet. Dann aber greifen auch die Marsupialtaschen in die Ausbildung des Beutels ein, wie sich mit besonderer Klarheit aus dem Frontalschnitt der Textfig. 32 ergibt. Der craniale Abschnitt der von dem Sphincter marsupii (*bm*) umrahmten Beutelanlage, in dem sich normaler Weise keine Mammaranlagen und Marsupialtaschen entwickeln, zeigt die Gestalt eines einfachen spaltförmigen Schlitzes. Ihr caudales Drittel dagegen, das die kolbenförmigen Mammaranlagen

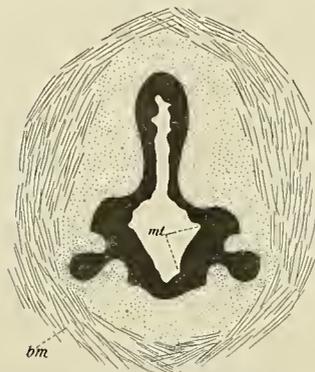


Fig. 32. *Phascolarctos cinereus*, Bj. No. 10 (ca. 65 mm). Frontalschnitt durch die Bauchwand in der Gegend der Beutelanlage. Vergr. 30:1. Epidermis schwarz, Cutis punctirt. *bm* Sphincter marsupii; *mt* Marsupialtaschenanlage.

beherbergt, ist in Folge der Aushöhlung der zugehörigen Marsupialtaschen (*mt*) bereits zu einer kleinen Tasche erweitert. Die Rollenvertheilung ist also derart, dass durch die primäre Einfaltung der Bauchhaut nur eine mehr oder minder tiefe Rinne, aber noch kein Beutel hervorgebracht wird, und dass erst die Marsupialtaschen seine innere Ausgestaltung herbeiführen.

Die zweite Abweichung, die nicht ringförmig geschlossene, sondern nur etwa hufeisenförmige Gestalt (Fig. 20 b) der Marsupialtaschen hängt meines Erachtens mit ihren Beziehungen zu den Beutelfalten zusammen. Diese werden bei *Didelphys* und *Dasyurus* von den lateralen Rändern der Marsupialtaschenumwallung gebildet, bei den Phascolarctiden dagegen in erster Linie durch die der Marsupialtaschenanlage vorausgehenden Einfaltung der Bauchhaut. Es kann hier daher der Schluss der Marsupialtaschen nach der Seite der bereits anderweit entstandenen Beutelfalten hin unterbleiben. Ihre Hufeisengestalt würde dann etwa in ähnlicher Weise zu verstehen sein wie bei *Didelphys*, wo die nach der Bildung der Beutelfalten übrig bleibenden Marsupialtaschenreste sich gleichfalls hufeisenförmig nach der Seite der Beutelumwallung hin öffnen (vgl. BRESSLAU, 1904, Fig. 9 u. 10, oder 1910, Fig. 7).

Dass beim Wombat die Entwicklung in der gleichen Weise fortschreitet wie beim Koala, zeigte das im Vergleich zu den Bj. No. 9 und 10 nur wenig ältere *Phascolomys*-Bj. No. V. Seine Untersuchung ergab sowohl hinsichtlich der charakteristischen Configuration des kreuzspaltförmigen Beuteleinganges (Fig. 21a), wie hinsichtlich der inneren Reliefverhältnisse des Beutels (Fig. 21b) vollständige Uebereinstimmung mit den eben besprochenen Bj. Wie bei diesen senkten sich die kolbenförmigen Mammaranlagen (Textfig. 33, Schn. 1) von dem Gipfel kleiner Erhebungen, die sich innerhalb der Seitenwände des Beutelspaltes vorwölbten und von hufeisenförmigen, lateral offenen Marsupialtaschen umzogen wurden (Fig. 21b), in die Cutis ein. Die Aushöhlung der Marsupialtaschen war etwas weiter vorgeschritten als bei den vorhergehenden Bj. und infolgedessen der Grund des Beutelspaltes etwas breiter geworden (vgl. Textfig. 33, Schn. 1, und Fig. 59). In seiner Auskleidung begannen hie und da die ersten Anlagen von Haaren (Textfig. 33, Schn. 87, *ha*) aufzutreten.

Ausserdem zeigte sich hier — nachdem zum besseren Einblick in die inneren Verhältnisse der Beutelanlage nicht nur der hintere, sondern auch der vordere Rand des Kreuzspaltes durchschnitten und seine Wände vollständig auseinandergeklappt waren — vor den hufeisenförmigen caudalen Marsupialtaschenrinnen noch ein weiteres Paar schwach gebogener Rinnen (Fig. 21 b *), das den cranialen Abschnitt des Beutelgrundes furchte. Den Querschnitten (Textfig. 33, Schn. 87) zufolge entsprachen sie topographisch den Streifen verdickter Epidermis, die sich bei dem Bj. No. 8 an der gleichen Stelle der Beutelanlage gefunden hatten. Es handelt sich also hier wohl nicht um zufällige Einfaltungen des Beutelgrundes, sondern um Andeutungen eines cranialen, überzähligen Marsupialtaschenpaares, dessen zugehörige Mammaranlagen, die in früheren Stadien zu beobachten gewesen waren, sich nicht über das linsen- bis zapfenförmige Stadium hinaus entwickelt, sondern wieder zurückgebildet haben.

Auch die Beutelanlage des *Phascolarctos*-Bj. No. 11 zeigte in ihren makroskopisch festzustellenden Verhältnissen den gleichen Befund wie die vorhergehenden Bj. Aus der Schnittserie ergab sich, dass die Haut des Beutels jetzt reichlicher mit jungen Haaranlagen (Fig. 60b *ha*) ausgestattet, und dass die Rinnen der Marsupialtaschenanlagen (*mt*) noch etwas tiefer ausgehöhlt waren. An den Mammaranlagen, die eine Länge von nahezu 0,4 mm erreicht hatten, setzte sich der kugelförmig ausgebauchte Kolbengrund scharf gegen den trichterartig ausgezogenen Hals ab. Cranial vor dem typischen Marsupialtaschenpaar fanden sich wiederum die als tiefe Furchen angelegten Marsupialtaschenrudimente. Zwischen ihnen und den typischen Mammaranlagen wölbte sich — und zwar nur an der rechten Seite des Beutelspaltes — eine eigenthümliche Sprossbildung der Epidermis (Fig. 60a *) in die Cutis vor, die zunächst an eine überzählige Mammaranlage erinnerte, sich aber bei genauerer Betrachtung als eine den anderen in der Entwicklung weit vorausgeeilte, stark hypertrophische Haaranlage herausstellte.

Bei den beiden folgenden Bj. No. 12 und 13 war schon bei äusserer Inspection der Beutelanlage ein neuer Fortschritt in der Entwicklung zu constatiren. Die querverlaufenden vorderen Schenkel der Marsupialtaschenrinnen, die in den vorhergehenden Stadien die Kreuzgestalt des Beuteleinganges hervorgerufen hatten, waren jetzt von aussen kaum mehr sichtbar, so dass sich sein äusserer Umriss wieder mehr der Form eines einfachen Längsspalt (von 2,5—3 mm Länge) näherte. Nach Einschneiden der vorderen und hinteren Umgrenzung des Spaltes waren die hufeisenförmigen, tief ausgehöhlten Marsupialtaschenrinnen jedoch deutlich erkennbar (Fig. 22 u. 23). Sie umzogen zwei sich ziemlich stark vorwölbende Erhebungen, die in ihrem Centrum, der Stelle des Ursprunges der Mammaranlagen entsprechend, kleine Gruben trugen, die bei dem Bj. No. 12 (Fig. 22) ziemlich schwach, bei dem Bj. No. 13 (Fig. 23) etwas stärker entwickelt waren. Bei letzterem Bj. wurden die Einschnitte in den vorderen und hinteren Beutelrand so weit geführt, dass die Seitenwände des Marsupiums vollständig auseinanderklafften. Dabei traten im cranialen Beutelabschnitte zwei tiefe, vor den typischen Marsupialtaschenrinnen gelegene Furchen in Erscheinung (Fig. 23), die wohl wiederum als Anlagen überzähliger Marsupialtaschen aufzufassen sind.

Der Beutel des Bj. No. 12 wurde in dem in Fig. 22 abgebildeten Zustande geschnitten, ohne dass vorher versucht wurde, sein ursprüngliches Aussehen durch Neuhärtung wiederherzustellen. Infolgedessen entspricht auf dem in Fig. 61 wiedergegebenen Querschnitt weder der weite Eingang (**) des Beutel-

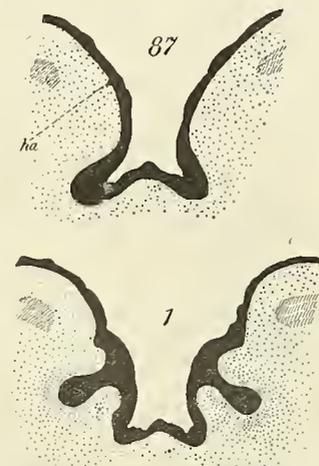
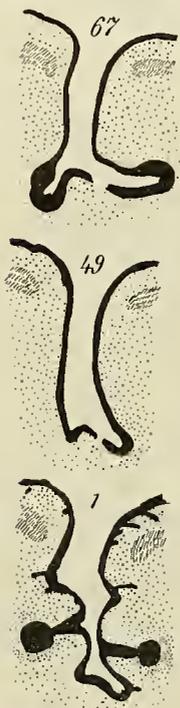


Fig. 33. *Phascolomys* spec., Bj. No. V (70 mm). Querschnitte durch die Beutelanlage. Vergr. 30:1. *ha* Haaranlage.

spaltes noch die stark divergierende Richtung seiner Wände dem normalen Verhalten, wie auch daraus hervorgeht, dass die Axen der beiden Mammaranlagen etwa einen rechten Winkel mit einander bilden, während sie de facto annähernd in eine Linie zusammenfallen sollten. Vortrefflich ist dagegen zu erkennen, zu welcher mächtigen Bildungen sich jetzt die Marsupialtaschen (*mt*) entwickelt haben. Auch die Mammaranlagen sind erheblich herangewachsen (Kolbenlänge ca. 0,45 mm), ebenso die innerhalb des Beutelbezirkes sich findenden Haaranlagen (*ha*). Der Grund der Mammaranlagenkolben zeigte auf den Querschnitten anstatt der früheren, kreisrunden Gestalt einzelne kleine Ausbauchungen, die Vorläufer späterer Sprossbildungen. In den Hals der Mammaranlagen hinein erstrecken sich kleine Hornpfropfe, deren partielle Abschilferung jene schwachen Einsenkungen hervorgerufen hat, die schon bei der makroskopischen Betrachtung des Beutellinneren wahrzunehmen waren. In der Cutis hat die Sonderung des Unterhautfettgewebes begonnen.



Ganz ähnliche Befunde lieferte auch die Querschnittserie durch das Marsupium des Bj. No. 13, das jedoch vor der Mikrotomirung in normalen Situs zurückgebracht und neugehärtet worden war. Textfig. 34, Schn. 1, giebt infolgedessen das Aussehen des Beutelspaltes in der Gegend der Mammaranlagen richtiger wieder als Fig. 61. Die Marsupialtaschenrinnen sind wohl ausgebildet, der Hals der rechten Mammaranlage (in der Figur links) lässt den Fortschritt der Aushöhlung (im Vergleich zu Fig. 61) erkennen. Die Kolbenlänge der Mammaranlagen beträgt jetzt ca. 0,6 mm. Schnitt 67 ist durch die Gegend der vorderen, als Rudimente überzähliger Marsupialtaschen aufzufassenden Furchen des Beutelgrundes geführt, um ihre bedeutende Ausbildung darzutun. In der Gegend zwischen ihnen (Schnitt 67) und den eigentlichen Marsupialtaschen (Schnitt 1) besitzt der Beutel dagegen einen einfach spaltförmigen Querschnitt, wie Schnitt 49 beweist.

Fig. 34. *Phascolarctos cinereus*, Bj. No. 13 (ca. 110 mm). Querschnitte durch die Beutelanlage. Vergr. 15:1. Die Zahlen geben die Aueinanderfolge der Schnitte ($\approx 15 \mu$) in der Serie an.

Zwischen den beiden ältesten Bj., die mir von *Phascolomys* (No. VI) und von *Phascolarctos* (No. 14) vorlagen, und dem zuletzt besprochenen Stadium liegt, wie schon die in der Tabelle auf S. 704 aufgeführten Grössenangaben beweisen, eine bedeutende Kluft. Während die Bj. No. 12 und 13 noch vollkommen unbehaart und mit dem primitiven Saugmaul ausgerüstet waren, besaßen die Bj. No. VI und 14 bereits ein typisches Quermaul, und das erstere ein leichtes flaumartiges, das letztere ein schon in Pigmentierung begriffenes, ziemlich dichtes Haarkleid. Dem entsprechend ist auch der Mammarapparat der beiden Bj. wesentlich weiter entwickelt.

Der äussere Anblick des Marsupiums der beiden Bj. war, trotz ihrer Zugehörigkeit zu verschiedenen Gattungen, durchaus identisch. In der von starken Querrunzeln durchfurchten Bauchhaut zeigte sich ein tiefer Längsspalt, der bei einer Breite von ca. 1,5–2 mm bei dem Bj. No. VI (Fig. 24a) eine Länge von ca. 6 mm und eine Tiefe von ca. 4 mm, bei dem Bj. No. 14 eine Länge von ca. 13 mm und eine Tiefe von etwa 7 mm erreichte. Der Beutelspalt war vorn etwas schärfer begrenzt als am hinteren Rande, wo seine Umwallung eine geringere Höhe besass. Von der Kreuzgestalt des Beuteleinganges der früheren Stadien (vgl. Fig. 20a u. 21a) war nichts mehr zu bemerken.

Bei der bedeutenden Tiefe der beiden Beutel genügte eine Längsspaltung ihrer vorderen Ränder, um das Beutellinnere der Inspection zugänglich zu machen. Das Bj. No. VI (Fig. 24b) zeigte dann am Grunde des von einem leichten Haarflaum ausgekleideten Marsupiums zwei kleine, einen Durchmesser von

etwa 0,7 mm besitzende, von ringförmigen Furchen umschlossene, zitzenartige Erhebungen (*), von deren Gipfel je ein trichterförmiges Loch in die Tiefe führte. In einiger Entfernung wurden diese Erhebungen noch von weiteren Furchen des Beutelgrundes umzogen, die bei auseinandergeklapptem Beutel die Gestalt eines nach hinten offenen Hufeisens besaßen (§). Die lateralen Schenkel dieser im cranialen Beutelabschnitt fast verstrichenen Furchen bogen am Seitenrande des Beutels je in eine der tiefen Querrunzeln der Bauchhaut um. Ganz ähnlich war der Anblick bei dem Bj. No. 14 (Fig. 25). Das Innere des Beutels enthielt hier gleichfalls jene beiden zitzenartigen, von ringförmigen Furchen umkreisten Erhebungen, deren Durchmesser jedoch der bedeutenderen Grösse des Bj. entsprechend ca. 1,6 mm betrug. Aus den Löchern, die beide Erhebungen auf ihrem Gipfel trugen, schaute in dem vorliegenden Präparate je ein Bündel langer starker Haare hervor. Auch sonst waren überall im Inneren des Beutels zahlreiche Haare ausgebildet. In einiger Entfernung von den beiden Erhebungen fanden sich ferner wie bei dem Bj. No. VI jene nach hinten offenen, hufeisenförmigen Furchen, die jetzt fast das ganze Gebiet des Beutelgrundes umzogen.

Vergleicht man diese Befunde mit den Verhältnissen bei den Bj. No. 12 und 13 (Fig. 22 u. 23), so könnte man zunächst vielleicht an eine Beziehung der Ringfurchen, die bei den Bj. No. VI und 14 die zitzenartigen Erhebungen (Fig. 24 b *) umschliessen, zu den dort beobachteten Marsupialtaschen denken. Bei genauerem Zusehen erweist sich diese Annahme jedoch als unzutreffend. Einmal sprechen die Grössenverhältnisse der in Frage stehenden Bildungen dagegen, insofern als der Durchmesser der Ringfurchen bei dem Bj. No. VI (0,7 mm, Fig. 24 b) erheblich kleiner ist als der der Marsupialtaschenrinnen des Bj. No. 13 (1,0 mm, Fig. 23), während doch sein Marsupium den Beutel des letzteren um mehr als das Doppelte an Grösse übertrifft. Auch bei dem um mehr als das Vierfache grösseren Beutel des Bj. No. 14 (Fig. 25) wäre der Durchmesser der Ringfurchen (1,6 mm) im Vergleich zu jenem der Marsupialtaschenrinnen verhältnissmässig viel zu klein. Ferner ist zu beachten, dass die Marsupialtaschen der Bj. No. 9—13 Hufeisenform besitzen, während die fraglichen Bildungen der Bj. No. VI und 14 ringförmig geschlossen sind.

Die Hufeisengestalt der Marsupialtaschen legt vielmehr den Gedanken nahe, ihre Homologa bei den beiden letzteren Bj. in den hufeisenförmigen Rinnen des Beutelgrundes zu erblicken, die jene Ringfurchen in einiger Entfernung umziehen. Allerdings öffnen sich diese Furchen in den Figg. 24 b (§) und 25 rein caudalwärts, während die Marsupialtaschen (Fig. 20 b, 21 b, 22, 23) ihre Oeffnung mehr lateralwärts richteten. Diese Differenz wird jedoch lediglich dadurch vorgetäuscht, dass der Beutel bei den verschiedenen Bj. zum Zweck des Auseinanderklappens in verschiedener Weise aufgeschnitten wurde: bei dem Bj. No. 9 (Fig. 20 b) nur hinten, bei den Bj. No. V, 12 und 13 (Fig. 21 b, 22, 23) an beiden Enden, bei den Bj. No. VI und 14 nur vorn (Fig. 24 b, 25). Bei geschlossenem Beutelspalt schaut indessen die Oeffnung des Hufeisens überall gleichmässig lateralwärts, nach der Seite der Beutelfalten zu. Auch die bedeutende Grösse des Querdurchmessers der hufeisenförmigen Rinnen bei den Bj. No. VI (ca. 2 mm) und No. 14 (ca. 5 mm) steht dem beträchtlichen Wachstum des ganzen Beutels entsprechend im richtigen Verhältniss zu dem der Marsupialtaschen des Bj. No. 13 (ca. 1 mm).

Aus der Annahme einer Homologie dieser Bildungen folgt sodann weiter, dass die von den hufeisenförmigen Rinnen umzogenen Ringfurchen (Fig. 24 b *, Fig. 25) der Bj. No. VI und 14 mitsamt den von ihnen umschlossenen zitzenartigen Erhebungen von den Mammaranlagen der vorhergehenden Bj. abzuleiten sind, die zu deren Marsupialtaschen die gleichen Lagebeziehungen aufweisen. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird nun durch das Ergebniss der Schnittuntersuchung durchaus bestätigt.

Die Querschnitte, die durch die Marsupien der beiden Bj. hergestellt wurden, liessen den gewaltigen Fortschritt der Entwicklung der Beutelverhältnisse auf das deutlichste erkennen, vor allem die riesige

Zunahme aller Dimensionen, die sich ohne weiteres aus einem Vergleich der Figg. 62 und 63 — von denen die erstere ein Stück der rechten Beutelhälfte des Bj. No. VI, die letztere die rechte Beutelhälfte des Bj. No. 14 darstellt — mit dem in Textfig. 34 wiedergegebenen Schnitt 1 durch das Marsupium des Bj. No. 13 ergibt. Die Beutelhaut beider Bj. war von zahlreichen Haarbälgen durchsetzt, das subcutane Fettpolster mächtig entwickelt.

Mammaranlagen in kolbenförmiger Gestalt, wie sie noch das Bj. No. 13 aufzuweisen hatte (Textfig. 34, Schn. 1), waren bei den vorliegenden Bj. nicht mehr vorhanden. Auf den Schnitten fanden sich an ihrer Stelle, durch das mächtige Mammarstroma (Fig. 63 *ms*) charakterisirt, jene zitzenartigen, von Ringfurchen umzogenen Erhebungen (Fig. 62, 63 *zt*), die schon die makroskopische Betrachtung kennen gelehrt hatte. Jederseits in einiger Entfernung von ihnen zeigte sich ausserdem, den Querschnitten der hufeisenförmigen Rinnen entsprechend, eine leichte Einfaltung der Beutelhaut (*mt*). Bei dem Bj. No. VI enthielt jede der beiden Erhebungen (Fig. 62 *zt*) eine ca. 0,6 mm tiefe, taschenartige Grube, die mit weiter, von den Schnitten leider sehr ungünstig getroffener Oeffnung auf ihrem Gipfel ausmündete. Am Grunde dieser Gruben senkten sich zahlreiche Haarbälge in die Tiefe, von denen wiederum kleine Talgdrüsen und langgestreckte, an ihren freien Enden verzweigte und kanalisirte Drüsenschläuche (*dr*) ihren Ursprung nahmen. Bei dem Bj. No. 14 waren die zitzenartigen Erhebungen des Beutelgrundes (Fig. 63 *zt*) bedeutend höher als bei dem Bj. No. VI, dafür aber die auf ihrem Gipfel eingesenkten Gruben wesentlich seichter (Tiefe ca. 0,2 mm). An ihrem Grunde mündeten wiederum zahlreiche Haarbälge (*ha*) aus, die jetzt, dem weiter vorgeschrittenen Entwicklungszustande des Bj. gemäss, lange, über den Rand der Gruben weit hervorragende Haare enthielten. Ihre Gesamtheit bildete jene Haarbüschel, die in dem Photogramm der Fig. 25 so deutlich erkennbar sind.

So gross der Abstand zwischen den Schnittbefunden bei dem Bj. No. 13 und den Bj. No. VI und 14 auch erscheint, so sind sie doch nach dem, was bereits über die Zitzenentwicklung bei den Marsupialiern bekannt ist und durch die im folgenden Kapitel zu besprechenden Beobachtungen bei den Phalangeriden noch genauer bekannt werden wird, leicht mit einander in Beziehung zu setzen. Zunächst wird die Aushöhlung der Mammaranlagen, die schon bei den Bj. No. 12 und 13 begonnen hatte, bei weiterem Fortschreiten zur Herstellung von Zitzentaschen geführt haben. An ihrem Grunde werden gleichzeitig Epithelsprossen aufgetreten sein, aus denen sich nach und nach die primären Haaranlagen mit den aus ihnen hervorknospenden Secundärsprossen der Milch- und Tertiärsprossen der Talgdrüsenanlagen differenzirten. Bald nach vollendeter Aushöhlung der Zitzentaschen wird sodann drittens ihre Umstülpung und Umwandlung zu den definitiven Zitzen begonnen haben, wie ich dies schon früher (1902a) bei *Trichosurus* beobachten konnte. Die von Ringfurchen (Fig. 24 b * Fig. 25) umschlossenen Erhebungen am Grunde des Marsupiums der Bj. No. VI und 14 stellen also in Bildung begriffene Zitzen dar und leiten sich damit von den Mammaranlagen der vorhergehenden Bj. ab, wie bereits auf Grund der makroskopischen Verhältnisse angenommen werden konnte.

In Folge ihrer Altersverschiedenheit veranschaulichen die beiden Bj. No. VI und 14 zwei verschiedene Stadien der Zitzenbildung, die interessanten Aufschluss darüber liefern, wie hier die Umstülpung der Zitzentaschen vor sich geht. Sie erfolgt nicht, wie man vielleicht meinen könnte, in der Weise, dass der Grund der Zitzentaschen sich zuerst erhebt und dass also in Folge dieser von unten her beginnenden Umstülpung der Gipfel der späteren Zitze mit der Ausmündung der Milchdrüsenschläuche zuerst an der Oberfläche erscheint. Vielmehr findet umgekehrt eine allmähliche, von aussen nach innen fortschreitende Umkrepelung der Zitzentaschenränder statt, die die definitive Papillenspitze erst zuletzt hervortreten lässt. So erklärt es sich, dass bei dem jüngeren Bj. No. VI (Fig. 62 *zt*) der umgekrepelte Theil der Zitzentasche noch nicht sehr mächtig, und die Zitze daher selbst relativ niedrig ist, während der noch in

seiner ursprünglichen Gestalt erhaltene Theil der Zitzentasche eine beträchtliche Tiefe (ca. 0,6 mm) besitzt. Bei dem Bj. No. 14 (Fig. 63 *zt*) dagegen ist die Umstülpung bereits erheblich weiter vorgeschritten: die Erhebung der Zitze ist infolgedessen höher, der Rest der ursprünglichen Zitzentasche dafür aber viel unbedeutender (Tiefe nur noch ca. 0,2 mm) geworden.

Die bei diesem Bj. zu beobachtenden Verhältnisse verdienen noch aus einem weiteren Grunde besonderes Interesse. Unter der grossen Zahl von Bj. aller Stadien und Arten, die mir im Verlauf meiner Untersuchungen in die Hände kamen, war es das einzige Exemplar, das die Bildung der „Mammarhaare“, von denen die Milchdrüsensprossen (Fig. 63 *dr*) ihren Ursprung nehmen, schon makroskopisch erkennen liess (Fig. 25). Wenngleich diese Haare auch bei allen anderen Marsupialiern regelmässig am Grunde der Zitzentaschen gebildet werden, so ist ihr Vorhandensein doch fast immer nur aus Schnittpräparaten feststellbar. Der eigenthümliche Anblick von Haarbüscheln auf dem Gipfel der Zitzen dürfte deswegen so selten sein, weil die Lebensdauer der Mammarhaare nur kurz ist. Wie früh sie zu degeneriren beginnen, zeigten die *Perameles*-Bj. No. 9–12; wie rasch sie schwinden, werden wir bei *Trichosurus* sehen. Nur ein glücklicher Zufall kann also die Mammarhaare in dem kurzen Zeitraum ihrer vollen Entfaltung direkt zur Anschauung bringen.

Dass sie auch bei den Phascolarctiden nur vergängliche Bildungen darstellen, lehren die Beobachtungen von EGDELING (1905) beim erwachsenen Koala-Weibchen. Die Zitze enthält hier 24 Milchdrüsenausführgänge, deren jeder an einem soliden, cylindrischen, als Haarbalgrudiment aufzufassenden epithelialen Zapfen ausmündet. Von den Haaren selbst fehlt jede Spur, ebenso auch von den ursprünglich zu ihnen gehörigen Talgdrüsen, die bei dem Bj. No. 14 so gut entwickelt sind (Fig. 63 *ta*).

Phalangeridae.

Wie schon bekannt, fasse ich die Phalangeridae etwas enger als die Mehrzahl der neueren Autoren (THOMAS, WINGE, WEBER, BENSLEY), indem ich sowohl die Phascolarctidae als auch die Macropodidae als besondere Familien von ihnen abtrenne. Wenn WEBER (1904, p. 348), der die Macropodidae mit den Phalangeridae vereinigt, beiden Familien als gemeinsames Merkmal — gegenüber den Phascolarctidae mit nur zwei Zitzen — den Besitz von vier Zitzen zuschreibt, so trifft das keineswegs zu. Bei den känguruhartigen Thieren sind allerdings regelmässig vier Zitzen vorhanden. Unter den Phalangeriden aber zeigt z. B. *Trichosurus* meist statt vier nur zwei Zitzen¹⁾, während umgekehrt die embryonale Hyperthelie der normaler Weise nur zweizitzigen Phascolarctiden auf die Vierzahl der Mammae hindeutet. Weit besser eignet sich zur Beurtheilung der gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen die Art der Beutelentwicklung, die es, wie wir sehen werden, unmöglich macht, die Macropodidae mit unter die Phalangeridae einzureihen.

Von Phalangeriden konnte ich Vertreter der Gattungen *Trichosurus*, *Phalanger*, *Petaurus* und *Acrobates* untersuchen, die in der genannten Reihenfolge besprochen werden sollen. Ausserdem verfügte ich über zwei Entwicklungsstadien der weit abseits stehenden, nur in einer Art bekannten Gattung *Tarsipes*, die für gewöhnlich als besondere Unterfamilie (Tarsipedinae) den eigentlichen Phalangerinae gegenübergestellt wird.

In der Literatur liegen bisher nur kurze Angaben über die Entwicklung des Mammarapparates bei *Trichosurus vulpecula* (KATZ 1882, KLAATSCH 1884, 1891, BEARD 1898, BRESSLAU 1902a) sowie bei *Acrobates*

1) Auch bei einzelnen *Petaurus*-Arten (KLAATSCH 1884, THOMAS 1888) sind bisweilen nur 2 (oder 3) Zitzen vorhanden, ebenso bei *Distoechurus* (THOMAS 1888).

(KATZ 1882) vor; da sie immer nur vereinzelte Stadien betreffen, werden sie im Folgenden jeweils an der ihnen zukommenden Stelle Berücksichtigung finden.

Gattung *Trichosurus*.

Aus dieser Gattung standen mir im Ganzen 17 Bj. vom Fuchskusu, *Tr. vulpecula* (KERR) zur Verfügung, von denen ich 2 schon in meiner ersten Arbeit (1902a) besprochen habe. 13 von ihnen, darunter 5 Weibchen, stammten aus dem SEMON'schen Materiale, 2 weitere weibliche Bj. verdanke ich dem Königl. Naturalienkabinet Stuttgart. Die Zahl der untersuchten weiblichen Exemplare, deren Maasse unten wiederum tabellarisch zusammengestellt sind, beläuft sich also auf 9.

In der gleichen Tabelle füge ich ausserdem, durch Bezeichnung mit römischen Ziffern gekennzeichnet, die Maasse einer Anzahl von Bj. an, die ich ohne nähere Bezeichnung der Species aus dem Naturhistorischen Museum zu Hamburg (1 Exemplar ♀) und der Zoologischen Staatssammlung in München (6 Exemplare, darunter 3 ♀) erhielt. Das Hamburger Exemplar stammte laut einer beigefügten Notiz aus Westaustralien, bei den Münchener Stücken fehlte auch die Fundangabe. Nach den äusseren Merkmalen der Bj. liess sich feststellen, dass es sich nur um Angehörige der Gattungen *Trichosurus* oder *Phalanger* handeln konnte. Eine weitere Bestimmung der Thierchen war jedoch bei ihrer Jugend nicht möglich. Wenn ich sie trotzdem der Gattung *Trichosurus* zurechne, so bestimmen mich hierzu zwei Gründe: einmal die Herkunft des Hamburger Exemplars¹⁾ (die Gattung *Phalanger* kommt in Westaustralien nicht vor), sodann der Umstand, dass alle 4 weiblichen Exemplare nur zwei Mammaranlagen besaßen, eine Zahl, die nur bei *Trichosurus*, nicht aber bei den stets mit 4 Zitzen ausgestatteten *Phalanger*-Arten angetroffen wird. Auch fügten sie sich hinsichtlich der Entwicklung des Mammarapparates durchaus in den Rahmen der bei *Tr. vulpecula* zu beobachtenden Verhältnisse ein.

No.	Rückenlänge in mm	Schwanzlänge in mm	Sammlung
1	70	22	Stuttgart
2	75	24	} SEMON
3	101,5	39,5	
4	113,5	53	} Strassburg
5	128	76,5	
6	141	63	Stuttgart
7	150	76	} SEMON
8	157	80	
9	161	81	Strassburg
I	69	22	Hamburg
II	55	15	} München
III	65	16	
IV	73	22	

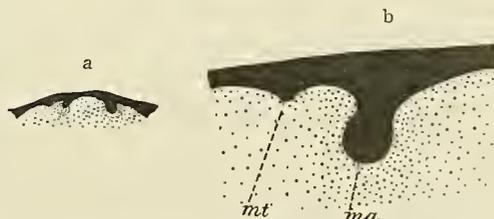
Von den in der Tabelle aufgeführten Bj. erwies sich das Hamburger Bj. No. I, nach seinem äusseren Habitus, insbesondere nach dem Ausbildungszustande seiner Extremitäten zu urtheilen, als das jüngste. Ein Haarkleid fehlte ihm noch vollständig, ebenso wie auch den Münchener Bj. No. II—IV, während das Bj. No. 1 von *Trichosurus vulpecula* auf seinem Rücken bereits von einem ganz leichten, zarten Haarflaum bedeckt war. Auch in der Ausbildung des Mammarapparates zeigte sich die grössere Jugend des Bj. No. I, das mit dem Bj. No. 1 und 2 zusammen eine continuirliche Entwicklungsreihe bildete, während die Bj. No. II—IV eine zweite, etwas anders sich verhaltende, parallele Entwicklungsfolge repräsentirten. Es ist

1) Laut freundlicher Mittheilung von Herrn Prof. KRAEPELIN ist die Fundangabe allerdings nicht absolut verbürgt.

danach wahrscheinlich, dass die Bj. II—IV nicht der Varietät *typicus* (= *Johnstoni*) von *Tr. vulpecula* angehören, wie die übrigen Bj., sondern entweder der tasmanischen Var. *fuliginosus* oder der zweiten Species der Gattung *Trichosurus*, *Tr. caninus* OGILBY. Auch bei dem Bj. No. 5, das ich nur mit der Bezeichnung *Trichosurus spec.* erhielt (BRESSLAU 1902a, p. 289), deutet die für seine Grösse auffällige Schwanzlänge möglicher Weise auf die Zugehörigkeit zur Var. *fuliginosus* oder zu *Tr. caninus* hin.

Da das Bj. No. I bereits einem relativ vorgeschrittenen Entwicklungsstadium angehörte, kann ich über die erste Entstehung des Mammarapparates von *Trichosurus* nicht aus eigener Anschauung berichten. Glücklicher Weise bieten einige, allerdings ziemlich fragmentarische Angaben früherer Autoren dafür einen gewissen Ersatz. So berichtet BEARD (1888), dass sich bei einem Embryo von 14 mm Scheitelsteisslänge¹⁾ unbestimmten Geschlechts, bei dem äusserlich nichts vom Mammarapparat zu sehen war, auf Querschnitten durch die Inguinalgegend ein Paar nach innen gerichteter Epidermiswucherungen fand, die er als Mammaranlagen deutet²⁾. Auch bei einem noch sehr jugendlichen Bj. von 18 mm Scheitelsteisslänge, das KATZ (1882) untersuchte, fehlten alle äusseren Anzeichen des Mammarapparates. Querschnitte durch die nach aussen noch vollkommen ebene Bauchhaut ergaben indessen, dass hier zwei Paare kolbenförmiger Mammaranlagen ausgebildet waren; die beiden cranialen Anlagen waren etwa nur halb so gross wie die caudalen (Kolbenlänge 0,24 mm) und von weniger dichtem Areolargewebe umgeben, entsprechend dem Umstande, dass die vorderen Zitzen bei *Trichosurus* häufig fehlen oder, wo sie zur Ausbildung gelangen, stets nur schwach entwickelt sind. In das Areolargewebe strahlte die Anlage des *Musc. cremaster* ein. Aus den von KATZ gegebenen Zeichnungen (1882, Taf. XL, Fig. 21 u. 22), deren für uns wesentliche Theile in Textfig. 35a und b reproducirt sind, geht ferner hervor, dass die gegenseitige Entfernung der beiden caudalen Mammaranlagen ca. 0,6 mm betrug, und dass die Epidermisstrecken, aus denen sie entsprangen, augenscheinlich in einer Weise differenzirt waren, die auf die erste Anlage von Marsupialtaschen (*mt*) hindeutet.

Fig. 35. *Trichosurus vulpecula*, Bj., 18 mm Scheitelsteisslänge. Nach KATZ (1882, Taf. XL, Fig. 21 u. 22). a Schnitt durch die Bauchwand in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 10:1. b Stück der linken Hälfte dieses Schnittes stärker vergrössert (55:1). *ma* Mammaranlage; *mt* Epidermiszapfen als erste Andeutung der Marsupialtaschenanlage.



Dass diese Annahme durchaus zulässig ist, lehren die Verhältnisse bei dem Hamburger Bj. No. I die von überraschender Einfachheit und Klarheit waren.

Wie das in Fig. 26 dargestellte, bei auffallendem Licht in 10-facher Vergrösserung aufgenommene Photogramm erkennen lässt, trug die Bauchhaut des Thierchens in der Beutelgegend eine seichte Delle, in der sich zwei scharf begrenzte, durch einen kleinen Zwischenraum (0,15 mm) von einander getrennte Ringfurchen fanden, die einen Durchmesser von ca. 0,5 mm besaßen. Die rechte dieser beiden, ohne jede Frage als Marsupialtaschen zu bezeichnenden Ringfurchen lag ein wenig weiter cranialwärts verschoben als die linke. Der Innenraum beider Taschen war kuppenartig emporgewölbt und trug auf seinem

1) Aus der von BEARD (1888, Taf. VI, Fig. 1) gezeichneten Profilsicht des Embryos lässt sich seine Rückenlänge auf etwa 26 mm, seine Schwanzlänge auf etwa 5,25 mm berechnen.

2) Nach der Figur BEARD's (Taf. VI, Fig. 4) ist die Bedeutung der Epidermisverdickungen nicht ganz sicher zu beurtheilen; doch besteht durchaus die Möglichkeit, dass wirklich Mammaranlagen vorliegen. Anders verhält es sich jedoch mit den Bildungen, die BEARD bei einem neugeborenen Männchen von 15 mm Scheitelsteisslänge als Mammaranlagen beschreibt. Die hierzu gehörige Figur (Taf. VI, Fig. 5) lässt mit Sicherheit erkennen, dass es sich hier um die Anlagen des Scrotums handelt (s. darüber weiter unten).

Gipfel einen, je nach der Einfallsrichtung des Lichtes hell oder dunkel erscheinenden Fleck: die Ursprungsstelle der Mammaranlagen.

Die Schnittuntersuchung (Fig. 65, Schnitt in der Richtung der in Fig. 26 eingetragenen Pfeile) bestätigte und erweiterte diesen Befund dahin, dass ein Paar kolbenförmiger Mammaranlagen (*ma*) vorhanden war, die eine Länge von ca. 0,35 mm und einen gegenseitigen Abstand von etwa 0,5 mm besitzen. Rechts und links werden sie von den Querschnitten der Marsupialtaschenfalten (*mt*) flankiert, die zum Theil noch von Hornmassen erfüllt sind. Lateral begrenzen die Marsupialtaschenfalten zugleich die flache Ein-senkung, die bereits am Totalpräparat (Fig. 26) zu bemerken war und somit als Beutelanlage anzusehen ist. Als solche wird sie auch durch die lateral von den Marsupialtaschen gelegenen Muskelbündel des Sphincter marsupii (*bm*) gekennzeichnet.

Dank dieser selbständigen Entfaltung treten die Marsupialtaschen bei dem Bj. No. I mit einer Anschaulichkeit zu Tage, die selbst bei *Didelphys marsupialis*, wo sie erst im gefärbten und aufgehellten Präparat sichtbar waren, nicht erreicht wird. Wie aber dort die Marsupialtaschen im Zusammenhang mit den Vorgängen bei der Beutelenwicklung rasch verschwinden, so scheint auch bei *Trichosurus* ihre Selbständigkeit nur von kurzer Dauer zu sein. Wenigstens zeigten die folgenden Bj. schon makroskopisch wesentlich veränderte Verhältnisse und ein Zurücktreten der Marsupialtaschen hinter der auffallenderen Anlage des Beutels.

Bereits bei dem Bj. No. I war diese Beutelanlage kräftig entwickelt, wie aus Fig. 28a zu ersehen ist. Die stark gewulsteten, hufeisenförmigen Beutelfalten umgrenzten hier, cranialwärts divergirend und seicht auslaufend, ein Feld von fast 0,75 mm Tiefe und ca. 1,5 mm Länge, dessen seitliche Abschnitte sie zum Theil überlagerten und verdeckten. Infolgedessen wurde, um einen besseren Einblick in die Reliefverhältnisse des Beutelfeldes zu ermöglichen, die Bauchhaut von hinten her durch einen bis an den caudalen Abschluss des Beutels reichenden Längsschnitt gespalten. Es zeigte sich alsdann (Fig. 28 b), was auch bereits bei uneröffnetem Beutel theilweise übersehen werden konnte, dass das Beutelfeld in seinem caudalen Abschnitte zwei ca. 0,5 mm breite, tiefe Ringtaschen enthielt, über deren Identität mit den Marsupialtaschen des Bj. No. I kein Zweifel bestehen konnte. Die laterale und caudale Umgrenzung dieser Marsupialtaschen fiel genau mit den Beutelfalten zusammen. Das Innere der Taschen wölbte sich ziemlich stark convex hervor und liess in seinem Centrum die von hier aus sich in die Tiefe senkenden Mammaranlagen als undeutlich begrenzte, etwas hellere Stellen erkennen. Von einem zweiten, cranialen Paare von Mammaranlagen war ebenso wie bei dem Bj. No. I nichts nachzuweisen.

Vor der Mikrotomirung wurde die Beutelanlage mit wieder aneinandergelegten Schnittträgern (Fig. 28 b * *) neugehärtet, um ihre ursprüngliche Gestalt (Fig. 28a) wiederherzustellen. Doch wurde hierbei die Annäherung der Beutelfalten, die vorher stark auseinandergezogen worden waren, versehentlich etwas übertrieben, so dass der in Fig. 67 abgebildete Schnitt den Beuteleingang ein wenig zu eng darstellt. Im Uebrigen sind aber die hier zu Tage tretenden Verhältnisse ohne weiteres verständlich. Die kolbenförmigen Mammaranlagen (*ma*) haben durch starkes Auswachsen ihres Halses jetzt eine Länge von ca. 0,45 mm erreicht. Jederseits von ihnen senken sich die Querschnitte der Marsupialtaschenfalten als ziemlich tief ausgehöhlte Epidermiszapfen in die Cutis ein, und zwar lateral, den Beutelfalten entsprechend, etwas tiefer als medial.

Das nur wenig ältere Bj. No. 2 zeigte etwa den gleichen Befund wie das Bj. No. I. Das äussere Bild des Beutels unterschied sich nur in einem einzigen Punkte von dem in Fig. 28 a und b dargestellten Verhalten, dadurch nämlich, dass sich in seinem Inneren cranialwärts von dem typischen, von tief ausgehöhlten Ringfurchen umgebenen Mammaranlagenpaar noch ein zweites Paar kleiner, schwach

entwickelter Erhebungen fand, ähnlich wie dies auch KATZ (1882) bei einem Bj. von 25 mm Scheitelsteisslänge constatirt hatte. Der Schnittbefund (Textfig. 36 a) lehrt, dass es sich hier um das vordere, inconstante Mammaranlagenpaar handelte, das bei den bisher besprochenen Bj. überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt war. Die Erhebungen, deren linke in Textfig. 36a nur im Anschnitt zu sehen ist, verdankten ihre Entstehung der Aushöhlung ringwallartiger Epidermiswucherungen, die somit auf Anlagen von Marsupialtaschen zu beziehen sind. Von den Erhebungen aus, aber nicht genau von ihrem Gipfel, sondern etwas medianwärts verschoben (Textfig. 36a ma_2) senkten sich nur schwach entwickelte, kolbenförmige Epidermiszapfen als Mammaranlagen in die Cutis ein. Die typischen Mammaranlagen (Textfig. 36 b) unterschieden sich kaum von denen des Bj. No. 1 (Fig. 67). Die zugehörigen Marsupialtaschenfalten (mt) waren jedoch medial von den Mammaranlagen erheblich weiter verstrichen, lateral — als Beutelfalten — aber gut entwickelt.

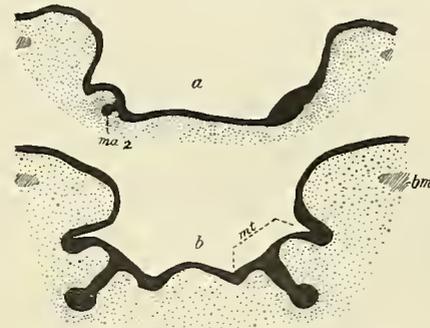


Fig. 36. *Trichosurus vulpecula*, Bj. No. 2 (75 mm). Querschnitte durch die Beutelanlage in der Höhe der beiden Mammaranlagenpaare. Vergr. 30:1. bm Sphincter marsupii; ma_2 craniale Mammaranlage; mt Marsupialtasche.

Die Befunde bei den bisher besprochenen *Trichosurus*-Bj. machen uns mit einem Typus der Beutelentwicklung bekannt, dessen einfacher Verlauf mancherlei Licht auf die analogen Vorgänge bei den übrigen Marsupialiern, insbesondere bei den Phascolarctiden¹⁾ wirft.

Wie bei allen Beutlern entwickeln sich auch bei *Trichosurus* die Mammaranlagen lange vor dem Beginn der Beutelbildung. Sie entspringen zunächst aus der freien, ebenen Bauchhaut und sind anfangs weiter (0,6 mm bei dem KATZschen Bj.) von einander entfernt als später (0,5 mm bei dem wesentlich älteren Bj. No. I). Es findet also auch hier eine Zusammenschiebung der Mammaranlagen nach der Mitte des Bauches zu statt. Der Umfang dieser Verschiebung ist allerdings mangels jüngerer Entwicklungsstadien nicht genau zu bestimmen; sicher aber, das lehrt das Bj. No. I, ist er nicht so beträchtlich als bei den Phascolarctiden oder gar bei *Perameles*. Daher kann bei *Trichosurus* die Beutelentwicklung in ähnlicher Weise beginnen wie bei *Didelphys* oder bei den Dasyuriden: mit der Bildung von Marsupialtaschen, die als concentrische Ringfurchen die Mammaranlagen umziehen (Bj. No. I, Fig. 26, 65). Bei den Phascolarctiden und Perameliden ist dagegen dieser Modus schon deswegen ausgeschlossen, weil wegen der starken Zusammendrängung der Mammaranlagen für die sie umfassenden Marsupialtaschen kein Raum an der freien Bauchoberfläche zur Verfügung steht; ihre Entwicklung kann daher nur nach Verlagerung des ganzen Mammaranlagencomplexes in die Tiefe der Cutis vor sich gehen.

Auch bei *Trichosurus* reicht jedoch der an der freien Bauchoberfläche verfügbare Raum nicht dazu aus, die definitive Ausgestaltung des Beutels in der von *Didelphys* und *Dasyurus* her bekannten, directen Weise — durch Aushöhlung und Verstreichen der Marsupialtaschenfalten im Innern des Beutelbezirkes, dagegen Fortwachsen der mit einander zu den Beutelfalten verschmolzenen, lateralen Marsupialtaschenränder — zu gestatten. Vielmehr combinirt sich damit eine Einfaltung der Haut des Beutelareals in der Mittellinie des Abdomens, deren Ursache einfache Wachsthumsvorgänge, deren Zweck Oberflächenvergrößerung darstellt. Dadurch werden die Mammaranlagen und die zugehörigen Marsupialtaschen allmählich gleichfalls von der Oberfläche des Abdomens weg ins Innere einer besonderen Einsenkung der

1) Wenn ich diese zuerst besprochen habe, so geschah es nur, weil ich hier auch über die jüngeren — von *Trichosurus* leider fehlenden — Entwicklungsstadien verfügte.

Bauchhaut verlagert, die sich bemerkenswerther Weise, wie bei *Perameles* und bei den Phascolarctiden (s. S. 706), nicht bloss auf das Gebiet des caudalen Mammaranlagen- und Marsupialtaschenpaares erstreckt, sondern auch kopfwärts stets so weit ausdehnt, als es das craniale Paar dieser Anlagen bedingen würde, wenn es, wie in seltenen Fällen (Bj. No. 2), selbst zur Ausbildung gelangt. Diese Einsenkung tritt aber nicht primär, als erste Anlage des Beutels in Erscheinung, wie bei den Phascolarctiden und Perameliden, sondern wahrscheinlich erst sekundär, nach dem Auftreten der Marsupialtaschen, oder frühestens — das Bj. No. I gestattet eine sichere Entscheidung darüber nicht — gleichzeitig mit diesen. So vermitteln also die Befunde bei *Trichosurus* zwischen den beiden Typen der Beutelentwicklung, die bei *Didelphys* und den Dasyuriden (primäres Auftreten der Marsupialtaschen) einer- und bei *Perameles* und den Phascolarctiden (primäres Auftreten einer medianen Beuteleinsenkung) andererseits zu beobachten waren.

Zur Beurteilung des Verhältnisses, in dem diese verschiedenen Typen der Beutelbildung zu einander stehen, liefern sodann die Befunde bei den drei Münchner Bj. No. II—IV noch weiteres Material. Ebenso wie die Bj. No. 1 und 2 besaßen sie alle drei eine schon mit blossem Auge erkennbare, ziemlich tiefe Beutelanlage.

Bei dem Bj. No. II stellte sie eine schlitzförmige Einsenkung der Bauchhaut von etwa 0,5 mm maximaler Tiefe dar, die kopfwärts seicht auslief, nach hinten aber von den caudalwärts convergirenden und hufeisenförmig in einander übergehenden Beutelfalten scharf umrandet war, so dass der äussere Umriss des Marsupiums dem des Bj. No. I von *Tr. vulpecula* (Fig. 28 a) glich. Die maximale Distanz der beiden Beutelfalten betrug etwa 0,4 mm. Zum Unterschiede von dem *Tr. vulpecula*-Bj. war aber auch bei Auseinanderdrängen der Beutlränder am Grunde der Einsenkung nichts von Mammaranlagen oder Marsupialtaschen wahrzunehmen. Ihr Boden erschien vielmehr bei äusserer Betrachtung völlig glatt.

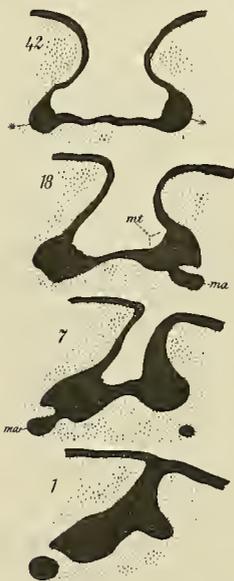


Fig. 37. *Trichosurus* spec., Bj. No. II (55 mm). Schnitte durch die caudale Hälfte der Beutelanlage. Vergr. 30:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an. Die rechte Mammaranlage ist in Schn. 1 und 7 (ma), die linke in Schn. 7 und 18 (ma) getroffen. mt Marsupialtaschenanlage. Schn. 7 = Fig. 66 (Taf. XLIII/XLIV).

Bei der Zerlegung des Objectes in Schnitte erklärte sich das Fehlen der äusseren Reliefstructuren rasch. Die Beutelanlage war auf etwa 125 Schnitten ($\approx 10 \mu$) getroffen und lief cranial breit und flach aus; caudal hingegen verschmälerte sie sich zu einem schmalen, tiefen Spalt, wie die Schnitte der Textfig. 37 erläutern. Während die Epidermis im cranialen Abschnitte der Beutelanlage überall gleichmässige Dicke besitzt, bildet sie in der caudalen Hälfte jederseits im lateralen Winkel des Bodens der Einsenkung eine Verdickung, die nach hinten zu immer mehr an Stärke zunimmt (Schn. 18, 7, 1), cranial dagegen allmählich schwächer wird (Schn. 42 * *) und schliesslich (etwa bei Schn. 48) ganz verschwindet. Die beiden Epidermisverdickungen sind, solange die Beutelfalten noch hinreichenden Abstand von einander haben, durch eine Epidermisstrecke von normaler Dicke getrennt (Schn. 42, 18). Mit zunehmender Enge des Beutelspaltes nähern sie sich jedoch immer mehr (Schn. 7), um schliesslich am caudalen Ende der Beutelanlage ganz mit einander zu verschmelzen. Nach Verschwinden der Beuteleinsenkung selbst findet sich noch auf einigen Schnitten eine einheitliche, in die Cutis sich vorwölbende, solide Epidermiswucherung (Schn. 1), deren Entstehung aus zwei ursprünglich getrennten Componenten nur noch durch ihre Y-förmige Gabelung angedeutet wird.

Aus jeder der beiden caudalwärts sich mit einander vereinigenden Epidermisverdickungen entspringt ferner ein solider, kolbenförmiger Zapfen (Schn. 7, 18 *ma*), der sich etwas gebogen in die Tiefe der Cutis einsenkt. Der histologische Aufbau dieser Zapfen (Fig. 66 *ma*), sowie das sie umgebende Areolargewebe kennzeichnet sie trotz der Schrägschnitte ohne weiteres als Mammaranlagen. Daraus ergibt sich zugleich, dass die Epidermisverdickungen, aus denen die Mammaranlagen ihren Ursprung nehmen, nichts anderes als die Anlagen von Marsupialtaschen darstellen.

Die Richtigkeit dieser Deutung beweisen die Befunde bei den beiden älteren Bj. No. III und IV. Das Bj. No. III zeigte gegenüber dem vorigen äusserlich keine nennenswerthen Unterschiede in dem Verhalten der Beutelanlage. Ihr Inneres war wohl etwas breiter und tiefer, liess aber gleichwohl auch bei Auseinanderdrängen der Beutelfalten deutliche Reliefstrukturen nicht erkennen. Erst die Schnitte wiederum klärten darüber auf, dass die gleichen Bildungen, wie bei dem Bj. No. II, vorhanden waren, nur insofern verändert, als ihre Bedeutung jetzt klarer zu Tage trat. Entsprechend den soliden Epidermisverdickungen des Bj. No. II fand sich in den lateralen Winkeln des Beutelgrundes ein Paar ohne weiteres diagnostizierbarer Marsupialtaschenanlagen (Textfig. 38 *mt*), die von aussen nur deshalb nicht bemerkbar waren, weil ihre Aushöhlung noch nicht weit genug vorgeschritten war. Aus jeder von ihnen entsprang eine typische, kolbenförmige Mammaranlage (*ma*).



Fig. 38.

Fig. 38. *Trichosurus* spec., Bj. No. III (65 mm). Querschnitt durch den caudalen Abschnitt der Beutelanlage. *ma* Mammaranlage; *mt* Marsupialtaschenanlage. Vergr. 30:1.



Fig. 39.

Fig. 39. *Trichosurus* spec., Bj. No. IV (73 mm). Querschnitt wie in Textfig. 38. Vergr. 30:1.

Das Bj. No. IV endlich führte zu vollkommen bekannten Verhältnissen hinüber. Am Boden seines Beutels zeigten sich schon bei makroskopischer Betrachtung — ganz ähnlich, wie bei den Bj. No. 1 und 2 von *Tr. vulpecula* (vgl. Fig. 28 a) — zwei wohl entwickelte, wenn auch nicht sehr tiefe, ringfurchenartige Marsupialtaschen, deren Inneres etwas emporgewölbt war. Ein kleiner, weisslich erscheinender Fleck auf dem Gipfel dieser Erhebungen markierte die Ursprungsstelle der Mammaranlagen. Der in Textfig. 39 abgebildete, in der Höhe der Mammaranlagen durch den Beutel geführte Schnitt bedarf danach keiner weiteren Erläuterung. Ein Blick auf den entsprechenden Schnitt durch die Beutelanlage des *Tr. vulpecula*-Bj. No. 2 (Textfig. 36 b) beweist, dass hier und dort identische Verhältnisse vorliegen.

Vergleicht man diese Befunde mit den bei den Bj. No. I, 1 und 2 beobachteten, so ergibt sich, dass genau das gleiche Resultat, dieselbe Ausbildung des Marsupiums, hier und dort auf scheinbar recht verschiedenen Wegen herbeigeführt wird: bei den *Tr. vulpecula*-Bj. dadurch, dass die Marsupialtaschen, die sich primär an der freien Bauchoberfläche bilden, erst sekundär in die Tiefe einer Epidermiefaltung verlagert werden, bei den Münchner Bj. aber dadurch, dass der Ausbildung der Marsupialtaschen eine primäre Einsenkung der Haut des Beutelareals vorausgeht, ähnlich wie bei den Phascolarctiden oder Perameliden¹⁾. Nichts kann wohl die prinzipielle Gleichwertigkeit dieser verschiedenen Typen der Beutel-

1) Wie denn überhaupt der bei dem *Trichosurus*-Bj. No. II erhobene Befund (Textfig. 37, Fig. 66) in mancher Beziehung an die bei *Perameles* (Bj. No. 4, 5, 6, Textfig. 26, 27, 28) beobachteten Verhältnisse erinnert.

entwicklung klarer an den Tag legen als die Thatsache, dass sie bei nah verwandten Varietäten oder Arten einer und derselben Gattung neben einander vorkommen.

Die beiden Arten von *Trichosurus*-Bj. zeigen aber noch in einem weiteren Punkte einen bedeutsamen Unterschied in der Marsupialtaschenbildung. Bei den Bj. No. 1, 1 und 2 von *Tr. vulpecula* entstehen die Marsupialtaschen von vorn herein in Gestalt typischer Ringfurchen, ebenso wie bei *Didelphys*, bei den Dasyuriden und Phascolarctiden. Bei den Münchner Bj. dagegen legen sie sich zunächst als massige, solide Epidermiswucherungen an, die erst später ausgehöhlt werden, ganz ähnlich wie bei *Myrmecobius* und *Perameles*. Was aber bei den letztgenannten beiden Formen nicht direct beobachtet werden konnte — dass aus diesen soliden Anlagen echte Marsupialtaschen hervorgehen — wird durch die Münchner *Trichosurus*-Bj. zu unmittelbarer Anschauung gebracht. Damit wird nicht nur die Richtigkeit meiner schon vor Jahren (BRESSLAU 1902 b) gegebenen Deutung der Befunde bei *Myrmecobius* (s. o. S. 690) dargethan, sondern auch bewiesen, dass die Marsupialtaschen der verschiedenen Beutler trotz ihrer differenten Entstehungsweise homöloge Bildungen darstellen.

Für die Untersuchung der weiteren Entwicklungsvorgänge standen ausschliesslich Bj. von *Tr. vulpecula* zur Verfügung.

Das Bj. No. 3 unterschied sich von den Bj. No. 2 und IV durch seine bedeutendere Grösse, ein reicher ausgebildetes Flaumhaarkleid und durch den Besitz von Schnurrhaaren. Seine Beutelanlage zeigte indessen bei äusserer Betrachtung kaum etwas Bemerkenswerthes. Sie bildete ein etwas vergrössertes Abbild (ca. 2 mm Länge und 1,5 mm Tiefe) des bei diesen Bj. beobachteten Marsupiums und enthielt, wie bei dem Bj. No. 2, zwei Paare von Mammaranlagen. Als einziger Unterschied war zu constatiren, dass die als tiefe Ringfurchen sich darstellenden caudalen Marsupialtaschen nicht durch einen Zwischenraum von einander getrennt wurden (vgl. Fig. 28 b und 67 *mt*), sondern in der Mitte des Beutels mit einander zusammenstiessen (Fig. 68 b *mt*). Das dem Ursprung der Mammaranlagen entsprechende Centrum der beiden von den Marsupialtaschen umschlossenen Erhebungen war etwas eingesunken und stach durch dunklere Färbung von der Umgebung ab.

Die Schnittuntersuchung ergab für das vordere Mammaranlagenpaar (Fig. 68 a) das gleiche rudimentäre Verhalten, wie bei dem Bj. No. 2: vom Gipfel der von den cranialen Marsupialtaschenringfurchen umzogenen Erhebungen senkten sich kümmerlich ausgebildete, kolbenförmige Mammaranlagen (Kolbenlänge kaum 0,1 mm) in die Cutis ein. Bedeutend weiter waren dagegen die Mammaranlagen des hinteren Paares entwickelt (Fig. 68 b). Vom Grunde der beiden im Grossen und Ganzen noch immer als kolbenförmig zu bezeichnenden Anlagen (Kolbenlänge ca. 0,45 mm) entsprang eine Anzahl (rechts 9, links 7) typischer Haaranlagen (*ha*), deren verschiedene Länge erkennen liess, dass sie nicht gleichzeitig, sondern gruppenweise nach einander gebildet waren. Die Mehrzahl von ihnen trug bereits kleine Secundärsprossen (*dr*), bei einzelnen begann in der Höhe des Abganges der Secundärsprossen schon die Bildung tertiärer Ausstülpungen. Die Querschnitte dieser Sprossen ergaben histologisch genau die gleichen Bilder, die ich schon früher (BRESSLAU 1902 a, p. 282) von *Didelphys marsupialis* beschrieben habe. Wie die Haaranlagen (*ha*) an ihrer peripheren Zellschicht mit regelmässig radiär angeordneten Kernen, so waren die Querschnitte der Secundärsprossen (*dr*) an ihrer Zusammensetzung aus zahlreichen, unregelmässig angeordneten Zellen leicht erkennbar. Kleinere Haaranlagen waren übrigens auch schon im ganzen Bereich der Beutelhaut sichtbar und begannen sogar aus dem Stratum Malpighii des Halses der Mammaranlagen hervorzuknospen (Fig. 68 b *ha*₁). In den Hals der Mammaranlagen selbst senkten sich in Folge des von der Oberfläche nach der Tiefe zu vorschreitenden Verhornungsprocesses keilförmige Hornpföpfe (*hp*) ein, deren Abschilferung jene schon bei

der makroskopischen Untersuchung constatirten Einsenkungen im Inneren der Marsupialtaschen verursacht hatte. Die von letzteren umschlossenen Erhebungen waren bei weitem nicht mehr so stark gewölbt, wie bei dem Bj. No. 1 (Fig. 67), auch wohl noch etwas flacher als bei dem Bj. No. 2 (vgl. Textfig. 36). Ihre Abflachung dürfte mit dem Wachsthum des ganzen Thieres zusammen die bedeutende Tiefenzunahme des Beutels herbeigeführt haben, die Fig. 68 b erkennen lässt.

Das seinem Habitus wie seiner Grösse nach nur wenig weiter entwickelte Bj. No. 4 hatte nichtsdestoweniger eine wesentliche Veränderung in der äusseren Gestalt des Beutels erfahren. Statt der hufeisenförmigen Einsenkung (vgl. Fig. 28 a), die, wenn auch seitlich von den Beutelfalten überwölbt, doch die ganze Länge des Marsupialfeldes übersehen liess, fand sich in einiger Entfernung vor der Clitoris eine schräg von vorn nach hinten in die Bauchhaut eingesenkte Tasche, die nur durch eine kleine, halbkreisförmige Oeffnung nach aussen mündete. Die Vorderwand dieser Tasche bedeckte den Beutelgrund vollständig und musste daher aufgeschnitten werden, um die Gegend der Mammaranlagen sichtbar zu machen. Man erblickte alsdann, wie der in Fig. 69 abgebildete Querschnitt erkennen lässt, im Innern des Beutels eine ziemlich breite Fläche, in der ein mittlerer Längswulst zwei seitliche Abschnitte abtrennte. Innerhalb dieser vertieften Seitenfelder fand sich je eine ziemlich tiefe, von Bruchstücken bräunlich verhornter Massen erfüllte Grube.

Vergleicht man die Figg. 67, 68 b und 69 mit einander, so ergibt sich aus der Betrachtung dieser successiven Stadien ohne weiteres, dass die vertieften Seitenabschnitte des vorliegenden Beutels den Marsupialtaschen (*mt*), die Gruben innerhalb derselben den aus den Mammaranlagen hervorgegangenen Zitzentaschen entsprechen. Die Anlage des mittleren, die beiden Marsupialtaschen von einander trennenden Wulstes — die bei dem Bj. No. 3 ausnahmsweise fehlte — ist bereits bei dem Bj. No. 1 (Fig. 67) sehr deutlich zu erkennen.

Die Zitzentaschen waren bei dem vorliegenden Bj. bereits ziemlich weit, bis in die Gegend des ursprünglichen Kolbengrundes, ausgehöhlt; gleichzeitig hatte die bei den Mammaranlagen bisher immer ziemlich gestreckt verlaufene Kolbenachse eine etwas stärkere Verkrümmung erfahren. Sie wurden infolgedessen bei der Herstellung der Schnittserie recht ungünstig getroffen, so dass in Fig. 69 rechts nur ein ziemlich schräger Querschnitt durch den Hals der Zitzentasche mit den aus ihrer Wand entspringenden Haaranlagen (*ha*₁) zu sehen ist, die bedeutend herangewachsen sind und bereits kleine Secundärsprossen — die Anlagen späterer Schweissdrüsen — tragen. Auf der linken Seite der Figur ist in Gestalt einer in der Cutis gelegenen, mit unregelmässigen Ausläufern versehenen, soliden Epidermisinsel der Grund der anderen Zitzentasche mit den von ihr abzweigenden Primärsprossen zu erkennen. Die diesen ansitzenden Milchdrüsenanlagen haben, wie die übrigen Schnitte der Serie ergeben, im Vergleich zu dem Bj. No. 3 nur wenig an Länge zugenommen. Von einem vorderen Mammaranlagenpaar war bei dem vorliegenden Bj. nichts nachzuweisen. In der Cutis hatte die Differenzirung des subcutanen Fettgewebes begonnen.

Das bereits in meiner ersten Arbeit (1902 a) beschriebene Bj. No. 5 gehörte zusammen mit den Bj. No. 6 und 7, sowie mit einem von KLAATSCH (1884) untersuchten Bj. von 9,5 cm Scheitelsteisslänge ungefähr dem gleichen Entwicklungsstadium an. Ich kann mich daher darauf beschränken, lediglich die neu zur Untersuchung gelangten Bj. No. 6 und 7 genauer zu besprechen. Bei beiden war an Stelle des runden Saugmaules, mit dem alle vorhergehenden Bj. ausgestattet gewesen waren, die definitive, quere Mundspalte zur Ausbildung gelangt.

Das Marsupium der beiden Bj. stellte sich bei der äusseren Inspection zunächst, wie bei dem Bj. No. 4, als eine kleine, schräg nach hinten gerichtete, 3—4 mm tiefe Tasche dar. Nachdem jedoch ihre den

Einblick in das Beutelinere verwehrende Vorderwand durch einen Längsschnitt gespalten, und die Schnitt- ränder nach hinten und aussen auseinandergezogen waren, zeigte sich ein wesentlicher Unterschied im inneren Relief beider Marsupien. Bei dem Bj. No. 7 (Fig. 30) traten innerhalb der Beutelfalten die Marsupial- taschen noch als tiefe, durch einen medianen Längswulst von einander geschiedene Ringfurchen zu Tage. Sie umgaben je ein stark convex vorgewölbtes Feld, in dessen Mitte ein tiefes Loch den Eingang in die Zitzentasche bildete. Bei dem Bj. No. 6 (Fig. 29) dagegen war die Umwandlung der inneren Beutelfläche auf Kosten der Marsupialtaschen, die schon bei dem Bj. No. 4 begonnen hatte, weiter vorgeschritten. Die Marsupialtaschen, die dort noch als solche deutlich erkennbar gewesen waren (vgl. Fig. 69 *mt*), hatten sich hier in tiefe, seitliche Blindsäcke des Marsupiums umgewandelt, in die man nicht einmal bei völlig eröffnetem Beutel Einblick gewinnen konnte (Fig. 29). Erst die Querschnitte, die nach Wieder- aneinanderlegen der klaffenden Schnitt- ränder (* *) und Neuhärtung des Beutels hergestellt wurden, liessen ihre Marsupialtaschennatur erkennen (Fig. 70 *mt*). An ihrem Grunde versteckt öffneten sich die tiefen Gruben der inzwischen gänzlich ausgehöhlten Zitzentaschen (*zt*), die bei den Bj. No. 4 und 7 noch frei auf dem Gipfel des vorgewölbten Inneren der Marsupialtaschen ausgemündet hatten (Fig. 69, 30). Da die Zitzentaschen noch mehr als bei dem Bj. No. 4 von ihrer ursprünglich geraden Verlaufsrichtung ab- gebogen waren, konnten sie natürlich auf den Schnitten nicht in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen werden. Infolgedessen zeigt Fig. 70 linkerseits (*zt*) zwar den grössten Theil des oberen Abschnittes der Zitzentasche, jedoch nicht ihren basalen Abschnitt, von dem die Milchdrüsenanlagen entspringen. Umgekehrt ist rechter- seits nur dieser allein getroffen, ohne den Halstheil der Zitzentasche, der die Verbindung mit dem Beutel- innern herstellt. In Folge der tief im Innern des Beutels versteckten Lage der Zitzentaschen ist auf dem Querschnitt der Fig. 70 der Eingang in das Marsupium noch nicht getroffen. Sein Lumen wird hier vielmehr noch völlig durch die vordere Beutelwand nach aussen abgeschlossen, die nur künstlich gespalten wurde, um das innere Relief des Beutels der Betrachtung zugänglich zu machen. Allerdings liegt dieser Schnitt dicht hinter dem caudalen Rande des Beuteleinganges, wie der Umstand beweist, dass die beider- seitigen Fasern des Beutelschliessmuskels (*bm*) sich noch nicht völlig durchkreuzen. Verfolgt man die Serie weiter cranialwärts, so sieht man die in Fig. 70 mit * * bezeichneten Einschnürungen der vorderen Beutel- wand sich immer mehr einander nähern und nach wenigen Schnitten mit einander in Verbindung tretend einen Beuteleingang herstellen, wie ihn z. B. Fig. 69 erkennen lässt.

Die Ausbildung der Epidermisabkömmlinge zeigte bei den beiden Bj. (Fig. 70) einen wesentlichen Fortschritt gegenüber dem Bj. No. 4 (Fig. 69). In der ganzen Haut des Bauches, des Beutels und auch der Zitzentaschen fanden sich dichtgedrängt zahlreiche, grossentheils bereits zum Durchbruch gelangte Haare mit wohlentwickelten schlauchförmigen Schweissdrüsen und kurzen, in der Nähe des Haarhalses sich aus- bauchenden Talgdrüsen. Am Grunde der Zitzentaschen, der sich papillenartig vorwölbte (Fig. 70 *pa*), mündeten 9–13 Mammarhaare von besonderer Grösse aus, und zwar sämmtlich dichtgedrängt auf dem Gipfel der papillenartigen Vorwölbung, von dem aus sie strahlenartig in die unterliegende Cutis hinein divergirten. Die von ihnen abzweigenden, die Milchdrüsenanlagen darstellenden Drüsenschläuche zeichneten sich vor den Schweissdrüsen der Bauch- und Beutelhaut nur durch etwas grössere Länge aus; im Uebrigen aber waren beide Drüsenarten auf dem vorliegenden Stadium noch völlig gleichartig entwickelt. Selbstverständlich fehlten den Haaren am Zitzentaschengrunde auch die Talgdrüsen nicht.

Das Bj. No. 8 war seinem Habitus nach nur wenig weiter entwickelt als das Bj. No. 7. Sein Marsupium schien äusserlich von dem Beutel der vorher besprochenen Bj. nur durch etwas grössere Breite und Tiefe unterschieden. Nach Spaltung der vorderen Beutelwand zeigte sich indessen ein wesentlich

anderes Bild der inneren Reliefverhältnisse, als es sowohl das Bj. No. 6 wie das Bj. No. 7 dargeboten hatte. Die Ringfurchen im Umkreise der caudalen Zitzentaschen, in welcher Gestalt die Marsupialtaschen bei dem Bj. No. 7 noch so auffällig in Erscheinung getreten waren (Fig. 30), waren verschwunden, andererseits aber hatten die aus ihnen hervorgegangenen seitlichen Beutelblindsäcke noch nicht so bedeutende Tiefe erlangt, wie bei dem Bj. No. 6 (Fig. 29). Infolgedessen kamen die am Grunde dieser Blindsäcke gelegenen caudalen Zitzentaschen, von denen bei dem Bj. No. 6 nichts zu sehen war, nach Auseinanderziehen der Beutlränder als tiefe Gruben zum Vorschein (Fig. 31). Das Bj. No. 8 stand also rücksichtlich der Ausbildung der caudalen Marsupialtaschen etwa in der Mitte zwischen den Bj. No. 6 und 7. Ausserdem zeichnete es sich vor ihnen durch das Vorhandensein eines zweiten, cranialen Paares von Zitzentaschen aus, die etwa 2 mm vor den beiden typischen, caudalen Zitzentaschen gelegen waren (Fig. 31). Die im Vergleich zu den caudalen Bildungen geringe Tiefe und Kleinheit der beiden cranialen Zitzentaschen deutete auf ihren rudimentären Charakter hin. Sie waren von ganz seichten, in der Photographie aber trotzdem gut herausgekommenen Ringfurchen, Andeutungen von Marsupialtaschen, umgeben.

Bei der mikroskopischen Untersuchung nach Mikrotomirung des Beutels erwiesen sich die cranialen Zitzentaschen (Fig. 71a *zt*) als unbedeutende Gruben von kaum 0,4 mm Tiefe, während die caudalen Zitzentaschen (Fig. 71b) etwa 1 mm tief waren. Vom Grunde der ersteren senkten sich kleine, von schwächtigen Drüsenschläuchen begleitete Haaranlagen in die Tiefe. Auch das sie umgebende Mammarstroma war schwach entwickelt. Die kümmerliche Ausbildung der cranialen Zitzentaschen entsprach damit durchaus dem Verhältniss, in dem bei dem Bj. No. 3 die cranialen Mammaranlagen zu den caudalen (vergl. Fig. 68a u. b) gestanden hatten.

Das caudale Zitzentaschenpaar (Fig. 71b) unterschied sich von den homologen Zitzentaschen des Bj. No. 7 (Fig. 70) hauptsächlich durch seine etwas grösseren Verhältnisse. Die Zitzentaschen waren zwar nicht tiefer, dafür aber breiter geworden, die Mammarhaare (*ha*) waren erheblich herangewachsen, vor allem aber zeichneten sich die Milchdrüsenanlagen (*dr*) durch ihre Grössenzunahme aus. Stark gebogen durchsetzen sie das mächtig entwickelte, von zahlreichen, die Zitzentaschen concentrisch umgebenden Faserzügen durchflochtene Mammarstroma (*ms*), um in das subcutane Fettpolster (*sc*) der Beutelgegend einzutauchen. Ihre freien, etwas bauchig erweiterten Enden enthielten bereits ein Lumen und zeigten ausserdem die ersten Ansätze zu weiterer Verzweigung. Die kanalisirten Abschnitte der Milchdrüsenschläuche besaßen ein zweischichtiges Epithel, eine innere, dem Lumen zugekehrte Lage gleichmässig radiär gestellter, fast cylindrischer Zellen und eine äussere Schicht mehr cubischer Zellen. In dem das Mammarstroma umhüllenden Fettgewebe (*sc*) fanden sich zahlreiche Züge des Musculus cremaster (*cr*), der sich hier in vielfache Bündel aufsplitterte.

Das letzte der von mir untersuchten Bj. (No. 9), das ich, wie das Bj. No. 5, schon in meiner früheren Arbeit (1902a) beschrieben habe, trug bereits am ganzen Körper kleine, weiche Haare. Sein Beutel zeigte äusserlich etwa die gleiche Gestalt, wie der des Bj. No. 8, nur war er erheblich breiter und flacher. In seinem Inneren gewahrte man nach Auseinanderdrängen der Beutlränder zwei Paare stark ausgeprägter, zitzenartiger Erhebungen, die weit lateralwärts nahe den seitlichen, blindsackartig vertieften Umschlagsfalten des Beutels gelegen waren. Von einem Aufschneiden der vorderen Beutelwand wurde in diesem Falle, um das Präparat zu schonen, abgesehen; ein genauerer makroskopischer Befund wurde also nicht erhoben.

Nach der Zerlegung in Schnitte zeigte sich eine beträchtliche Grössendifferenz zwischen den beiden Paaren von Erhebungen: die des hinteren Paares hatten eine Höhe von über 1 mm, die beiden vorderen dagegen waren nur etwa 0,3 mm hoch. Abgesehen hiervon waren die beiden Zitzenpaare jedoch fast

gleich gebaut. Auf dem Scheitel der Erhebungen (Textfig. 40) war die Epidermis etwas verdickt und stark verhornt (*hp*). Von dieser Stelle ging eine grössere Zahl epidermoidaler Sprossen aus, die sich nach ihrer Structur in drei verschiedene Kategorien eintheilen liessen: in mächtig entwickelte Talgdrüsen (*ta*), lange, in ihrem untersten Abschnitt kanalisirte Drüsenschläuche (*dr*) und verhältnissmässig kurze, in Rückbildung begriffene Haarbälge (*ha*). Immer je drei dieser Sprossen — je einer von jeder Kategorie — mündeten gemeinschaftlich auf der Papille aus. Im Ganzen liessen sich in jeder Papille 13 solcher Gruppen bestimmen.

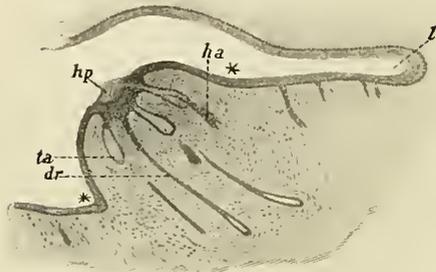


Fig. 40. *Trichosurus vulpecula*, Bj. No. 9 (161 mm). Querschnitt durch die craniale linke Zitze. Vergr. 40:1. *dr* Milchdrüsenanlage; *ha* Haaranlage; *hp* Hornpfropf; *l* lateraler Zipfel des aus der Marsupialtasche hervorgegangenen Beutelblindsackes.

Schon in meiner früheren Arbeit (1902 a, p. 290) hatte ich auf die Uebereinstimmung dieser Zahl mit der von KLAATSCH (1884) und neuerdings auch von EGGELING (1905) festgestellten Zahl der Milchdrüsenausführungsgänge in der Zitze der erwachsenen Weibchen¹⁾ hingewiesen und daraus gefolgert, dass die bei dem vorliegenden Bj. vorhandenen langen, zum Theil bereits kanalisirten Drüsenschläuche (Textfig. 40 *dr*) die Anlagen der späteren Milchdrüsen darstellen, und ferner, dass die Erhebungen, auf denen sie ausmünden, die definitiven, durch eine verhältnissmässig sehr früh erfolgte Umstülpung der ursprünglichen Zitzentaschen entstandenen Zitzen repräsentiren. An dieser Deutung dürfte jetzt kein Zweifel mehr möglich sein. Die charakteristische Anordnung, in der die Haare, Talgdrüsen und Milchdrüsenanlagen im Centrum der Zitze des Bj. No. 9 ausmünden, ist vollkommen identisch mit der Ausmündung der entsprechenden Bildungen bei den Bj. 6 bis 8, wie besonders ein Vergleich der Textfig. 40 mit der in Fig. 70 dargestellten, am Zitzentaschengrunde sich erhebenden Papille (*pa*) lehrt. Bei der Umstülpung der Zitzentasche muss selbstverständlich diese Papille auf den Gipfel der neugebildeten Zitze zu liegen kommen, während die dem ursprünglichen Zitzentascheneingang entsprechenden Punkte (Fig. 71 b * *) jetzt den Fuss der Zitzenerhebung bilden (Textfig. 40 * *). Gleichzeitig unterliegen die Haare, an denen die Milchdrüsenanlagen entstanden, einer Rückbildung, die schliesslich auch zum vollständigen Schwunde der Haarbälge und der zugehörigen, bei dem vorliegenden Bj. noch so mächtig entwickelten Talgdrüsen führen muss, da nach EGGELING (1905) beide Bildungen in der Zitze der erwachsenen Thiere fehlen.

Wie bei den Phascolarctiden ist also für die im Wesentlichen identischen Vorgänge der Zitzenbildung bei *Trichosurus* ihr frühzeitiger Beginn und rascher Ablauf charakteristisch. Im Einzelnen ergänzen sich zugleich die Befunde hier und dort aufs beste. Gerade die Stadien der Zitzenentwicklung, die bei den Phascolarctiden nicht zur Beobachtung gelangten (s. S. 712): die Aushöhlung der Mammaranlagen zu den Zitzentaschen und die allmähliche Bildung der verschiedenen Epithelsprossen an ihrem Grunde, werden durch die *Trichosurus*-Bj. No. 3—8 successive zur Anschauung gebracht. Umgekehrt aber vermitteln die beiden ältesten Phascolarctidenbj. (*Phascolomys* No. VI und *Phascolarctos* No. 14) zwischen den *Trichosurus*-Bj. No. 8 und 9; letztere zeigen den Zustand vor und nach vollendeter Umstülpung der Zitzentaschen, erstere den Zustand während des Umstülpungsprocesses selbst. Bei dem *Trichosurus*-Bj. No. 8 (Fig. 71 b) befinden sich die tief ausgehöhlten Zitzentaschen am Ende dieses Entwicklungsstadiums und sind zur Umstülpung reif. Bei dem *Phascolomys*-Bj. No. VI (Fig. 62) ist die Umstülpung mitten im Gange, aber erst etwa zur Hälfte voll-

1) Beide Autoren geben die Zahl übereinstimmend auf 13 an.

zogen, die Erhebung der Zitzen daher noch schwach. Bei dem Bj. No. 14 von *Phascolarctos* (Fig. 63) ist der definitive Zustand fast erreicht, und nur noch ein geringer Rest der ursprünglichen Zitzentasche übrig, woraus die dem Ganzen einen so eigenartigen Anblick (Fig. 25) verleihenden Büschel der Mammarhaare hervorragen. Die fertige Zitze unmittelbar nach ihrer Bildung führt sodann das *Trichosurus*-Bj. No. 9 vor Augen (Textfig. 40): sowohl die Zitzentasche wie die Mammarhaare sind jetzt vollständig verschwunden.

Ueber den Mammarapparat des erwachsenen Fuchskusuweibchens stehen mir eigene Beobachtungen nicht zur Verfügung. Nach den Angaben von KATZ werden meist nur zwei Zitzen angetroffen, doch müssen auch vierzitzige Exemplare vorkommen (OWEN). Es ist daher nicht wahrscheinlich, dass in den Fällen, in denen bei den Jungen vier Mammaranlagen zur Beobachtung gelangen, stets zwei — und zwar die beiden vorderen — wieder zurückgebildet werden, wie KATZ annehmen möchte. Auch der Befund von vier, ausser ihrer Grössendifferenz nahezu gleichartig entwickelten Zitzen bei dem Bj. No. 9 spricht nicht dafür, dass die beiden cranialen Mammaranlagen immer nur als temporäre Bildungen (embryonale Hyperthelie) auftreten.

Besonderes Interesse verdient der Umstand, dass innerhalb des Beutels von *Trichosurus* und einiger anderer Phalangeriden die Marsupialtaschen nicht völlig verschwinden, wie z. B. beim Opossum oder den Dasyuriden, sondern als sogenannte Beutelblindsäcke (KATZ 1882) in mehr oder minder grosser Ausdehnung anscheinend dauernd erhalten bleiben. Auf die nahen Beziehungen dieser Beutelblindsäcke zu den Beutelfalten hat zuerst KLAATSCH (1891) in einer viel beachteten Arbeit aufmerksam gemacht, allerdings in der irrigen Voraussetzung, dass es sich dabei um Derivate der Zitzentaschen handle. Die Unhaltbarkeit dieser Vorstellung, auf die ich schon früher (1902a) hingewiesen habe, wird jetzt durch das bei der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu Tage getretene Schicksal der Zitzentaschen, ihr völliges Aufgehen in den Zitzen, unwiderleglich dargethan. Gleichzeitig lässt die Entstehung der Beutelblindsäcke aufs deutlichste ihre Marsupialtaschennatur (vergl. Fig. 67, 68b, 69, 70, 71b *mt*) erkennen, die ihre Beziehungen zu den Beutelfalten ohne weiteres verständlich macht.

Gattung *Phalanger*.

Von dieser Gattung stand mir ein weibliches Bj. von 123 mm Rücken- und 68 mm Schwanzlänge aus dem Zoologischen Museum zu Leiden zur Verfügung. Es gehörte der Species *Phalanger orientalis* PALL. var. *typicus* THOMAS an. Sein ganzer Körper trug einen leichten Haarflaum, die Schnauze lange Vibrissen.

Der Beutel des Thieres, der äusserlich dem der etwa gleichaltrigen *Trichosurus*-Bj. No. 5—7 glich, stellte eine kleine, vorn offene, schräg nach hinten in die Bauchhaut sich einsenkende Tasche von ca. 5 mm Tiefe und 3 mm Breite dar. Sein Inneres, das erst nach Einschneiden der vorderen Beutelwand der Betrachtung zugänglich wurde (Fig. 32), zeigte einen gewölbten, von der Mitte zu nach beiden Seiten hin leicht abfallenden Boden. In den seitlichen Beutelwinkeln fanden sich jederseits zwei von tiefen Ringfurchen umzogene, als flache Kuppen sich vorwölbende Erhebungen, die in ihrem Centrum eine tiefe Grube trugen. Die lateralen Abschnitte der Ringfurchen oder Marsupialtaschen, wie wir sie nach Analogie der bei *Trichosurus* beobachteten Verhältnisse nennen dürfen, fielen fast mit der ganzen Länge der Beutelränder zusammen, wie Fig. 32 deswegen besonders klar erkennen lässt, weil die Beutelränder nur in ihrem caudalen Abschnitt stark (vergl. die Schnittränder Fig. 32 * *) auseinandergezogen, cranial dagegen mehr in ihrer natürlichen Lage belassen wurden. Infolgedessen sind nur die Ringfurchen der caudalen Marsupialtaschen in ihrer ganzen Ausdehnung zu übersehen, während die cranialen, den hier weniger verzerrten Beutelfalten angeschmiegt Taschen nur in Seitenansicht erscheinen.

Die Schnittserie ergab, wie zu erwarten, dass die Gruben im Inneren der Marsupialtaschen den Zitzentaschen entsprachen, die sich ziemlich stark gebogen — und zwar beiderseits in verschiedenem Grade — in die Tiefe der Cutis einsenkten. Es war infolgedessen schwierig und nur durch mehrfaches Wechseln der Schnittrichtung möglich, brauchbare Bilder von ihrem Bau zu erhalten. In Fig. 72 (*zt*) ist daher nur die rechte Zitzentasche des cranialen Paares (nach 2 Schnitten combinirt) in ihrem ganzen Verlaufe zu sehen, von der linken (*zt'*) dagegen nur der oberste Halsabschnitt getroffen. Leider ist auf dem Querschnitt die Configuration des Beutelgrundes (vergl. den Verlauf der Bauchmuskulatur, Fig. 72 *sm*), vor allem aber der rechten Marsupialtasche, stark verzerrt, da der Versuch, dem Beutel vor der Mikrotomirung seine ursprüngliche Gestalt, wie sie vor dem Aufschneiden der Vorderwand bestanden hatte, durch Neuhärtung wiederzugeben, nicht recht glückte.

Die Zitzentaschen des vorliegenden Bj. bildeten mächtige, bei einem Durchmesser von ca. 0,4 mm über 1 mm tiefe Gruben (Fig. 72 *zt*), die in ihrem Inneren von normaler, dieselben Haar- und Drüsenanlagen wie die übrige Beutelhaut tragender Epidermis ausgekleidet waren. Der seinem Durchmesser nach etwas verjüngte Grund der Zitzentaschen war noch nicht völlig ausgehöhlt, sondern solid, wengleich sich auch in ihm bereits die Aushöhlung durch Verhornung (Fig. 72 *hp*) vorbereitete. Am Grunde entsprangen eine grössere Anzahl Epidermissprossen, die sich, wie bei den bisher beschriebenen Formen, als Primär-, Secundär- und Tertiärsprossen unterscheiden liessen. Die Primärsprossen stellten verhältnissmässig schwach entwickelte Haaranlagen (*ha*) dar, die an ihnen entspringenden Secundärsprossen lange, an ihren freien Enden dichotomisch verzweigte und hier bereits canalisirte DrüsenSchläuche (*dr*, Milchdrüsenanlagen). Die tertiären Sprossen erschienen in dem vorliegendem Stadium erst als kurze Auswüchse am Halse der primären. Als Besonderheit fand ich an einem der Primärsprossen 2 von ihm abgehende, secundäre DrüsenSchläuche entwickelt. Mammarstroma, Beutelmuskel etc. waren, wie aus Fig. 72 zu ersehen ist, in typischer Weise ausgebildet.

Im Grossen und Ganzen stimmt somit der Befund bei *Phalanger* völlig zu den bei *Trichosurus* beobachteten Verhältnissen. Nur ein einziger wichtiger Unterschied ist vorhanden: die gleichmässige Ausbildung der beiden Zitzentaschenpaare und der zugehörigen Marsupialtaschen, deren vorderes Paar bei *Trichosurus* mehr oder minder vollständig zum Ausfall gelangt ist. Infolgedessen tritt hier, bei *Phalanger*, die Coincidenz der Beutelfalten mit den lateralen Rändern der Marsupialtaschen viel deutlicher zu Tage als dort, wo die Beutelfalten zwar eine der Bildung von ursprünglich zwei Marsupialtaschenpaaren entsprechende Länge besitzen, cranial aber diesen genetischen Zusammenhang in Folge der Reduction des vorderen Taschenpaares meist nicht mehr erkennen lassen.

Gattung *Petaurus*.

Die Gattung *Petaurus* war in meinem Materiale durch Bj. zweier Arten vertreten. 8 Exemplare, darunter 5 Weibchen, aus der SEMON'schen Sammlung gehörten der Species *Petaurus sciureus* SHAW (Beutel- oder Zuckereichhörnchen) an. Ein weibliches Bj. von *P. breviceps* WATERH. var. *papuanus* THOMAS (= *P. ariel*) verdankte ich dem Zoologischen Museum zu Leiden. Da es sich der Ausbildung des Mammarapparates nach völlig in die Reihe der übrigen *Petaurus*-Bj. einfügte, habe ich es in der nachstehenden Tabelle unter diesen an dem ihm nach seiner Grösse zukommenden Platze aufgeführt (No. 4).

Exemplar No. 1, ein neugeborenes Thierchen oder ein kurz vor der Geburt stehender Embryo, trug an seinem Bauche deutliche Nabelreste. Von einer Anlage der Flughaut, die die erwachsenen Thiere auszeichnet, war noch nichts zu sehen. Auch von einem Beutel war noch keine Spur vorhanden.

No.	Rückenlänge in mm	Schwanzlänge in mm	Sammlung
1	20	3,5	} SEMON
2	54	21,5	
3	55	23	
4	60	23	} Leiden
5	75	31	} SEMON
6	89	49	

Schnitte durch die excidierte Bauchhaut ergaben das Vorhandensein zweier Paare von Mammaranlagen, die sich etwa auf dem Uebergange vom zapfen- zum kolbenförmigen Stadium befanden. Die Gestalt einer der Mammaranlagen zeigte eine gewisse Unregelmässigkeit (Fig. 73 *ma*), die mitunter auch bei anderen Formen vorkommt, eine besondere Bedeutung aber anscheinend nicht besitzt (vergl. BRESSLAU 1902a, Taf. X, Fig. 4). In der Gegend der Mammaranlagen war die Epidermis etwas verdickt, was möglicher Weise auf Reste von Primäranlagen hindeutet (Fig. 73 *). Das Gewebe der Cutis war in der Umgebung der Mammaranlagen etwas verdichtet. Die Distanz zwischen den Mammaranlagen des cranialen Paares (0,75 mm) war etwa um ein Drittel grösser als bei dem caudalen Paare.

Bei den wesentlich weiter entwickelten, nahezu gleichaltrigen Bj. No. 2 und 3 war die Anlage der Flughaut als schwache Faltenbildung an den Körperseiten zwischen den Extremitäten erkennbar. Sie besaßen jedoch beide noch das typische Saugmaul. Auf dem Kopfrücken zeigten sich die ersten Anfänge der Behaarung, aber noch keine Vibrissen.

Am Bauch fand sich bei beiden Bj. ein wohlentwickelter Beutel, über dessen äusseren Anblick Fig. 33 a orientirt. Er stellte sich als eine unregelmässig umrissene, über 1 mm tiefe Grube dar, die fast in ihrer ganzen Circumferenz von den Beutelfalten umwallt war. Nur in der Mitte des cranialen Beutelerandes war es nicht zum völligen Zusammenschluss der Beutelfalten gekommen, und daher eine kleine Lücke in der Umwallung vorhanden, die einen vorderen Eingang in das Beutellinnere herstellte.

Durch einen medianen Längsschnitt, der die Bauchhaut vom hinteren Rande des Marsupiums an caudalwärts spaltete, wurde es möglich, die Beutelfalten seitlich auseinanderzuziehen und einen Einblick in seine inneren Reliefverhältnisse zu gewinnen. Es zeigte sich dann das in Fig. 33 b wiedergegebene, äusserst charakteristische Bild. Das Beutellinnere wurde durch eine cranial sich V-förmig gabelnde, mit der oben erwähnten Lücke in der Beutelumwallung correspondirende, tiefe Furche in zwei seitliche Abschnitte getheilt. Diese waren ihrerseits wieder allseitig wallartig umgrenzt, indem die Beutelfalten jederseits sowohl cranial wie caudal umbogen und längs der medialen Furche innerhalb des Beutels als faltenartige Erhebungen (Fig. 33 b *) in sich zurückkehrten. Das eingesenkte Innere der seitlichen Unterabtheilungen des Beutels trug je zwei, bei günstiger Beleuchtung weisslich erscheinende Vorwölbungen, die durch eine tiefe Querfurche von einander getrennt wurden. Den Erhebungen entsprachen auf den Schnitten (Fig. 74) stark verdickte Stellen der Epidermis, an denen die etwa am Ende des kolbenförmigen Stadiums stehenden Mammaranlagen (*ma*) entsprangen. Die Halsabschnitte der Mammaranlagen besaßen die Gestalt von Kegeln, die ihre Basis dem Beutellumen zukehrend sich in die Cutis einsenkten und an Stelle der Kegelspitze den ausgebauchten Grund des ursprünglichen Kolbens trugen (Gesamtkolbenlänge ca. 0,3 mm).

Wenngleich zwischen dem Bj. No. 1 mit seinen einfachen Verhältnissen und dem jetzt vorliegenden Befunde alle Zwischenstufen fehlen, so kann dennoch über seine Bedeutung kein Zweifel herrschen. Es darf als sicher angenommen werden, dass die beiden Paare von Ringfurchen (Fig. 74 *ml*), die jederseits die Mammaranlagen (*ma*) umschliessen, Marsupialtaschen darstellen, die hier in einer den Taschenzustand besonders gut demonstrierenden Weise (vgl. vor allem *ml* links in Fig. 74) in Erscheinung treten. Zugleich

fallen wiederum die Beutelfalten in ihrer ganzen Ausdehnung mit den äusseren Rändern der Marsupialtaschen zusammen. In welcher Weise der Beutel selbst entstanden ist, ist allerdings nach dem vorliegenden Befunde allein nicht zu entscheiden. Es ist möglich, dass seine Entwicklung nach dem von *Trichosurus vulpecula* her bekannten Modus vor sich gegangen ist, ebenso gut aber auch, dass sie durch primäre Einfaltung der Bauchhaut und erst secundär eingetretene Marsupialtaschenbildung erfolgt ist. Nach der Tiefe des Beutels in dem vorliegenden Stadium zu urtheilen, dürfte der letztere, für die Münchner *Trichosurus*-Bj. und für die Phascolarctiden charakteristische Typus mit grösserer Wahrscheinlichkeit vorliegen.

Das Bj. No. 4 unterschied sich in seinem Aeusseren dadurch von den Bj. No. 2 und 3, dass an Stelle des Saugmauls die quere Mundspalte getreten war. In den makroskopisch feststellbaren Beutelverhältnissen herrschte annähernd Uebereinstimmung, nur waren die Ringfurchen im Umkreise der den Mammaranlagen entsprechenden Erhebungen etwas schwächer ausgeprägt, und die letzteren selbst durch einen Verhornungsprocess, der die Umwandlung der Mammaranlagen in die Zitzentaschen vorbereitete, auf ihrem Scheitel zu flachen Gruben ausgehöhlt. Diese beginnende Aushöhlung zeigte sich noch klarer auf den Schnitten, die durch den Beutel geführt wurden (Fig. 75 *zt*). Im Uebrigen besaßen die Mammaranlagen fast die gleiche Gestalt wie in dem vorhergehenden Stadium (Fig. 74); ihr Grund war jedoch nicht mehr wie früher kolbenförmig ausgebaucht, sondern hatte eben mit der Sprossenbildung angefangen. Auf Medianschnitten durch die Mammaranlagen kamen die von der MALPIGHI'schen Schicht ausgehenden Epidermissprossen wegen ihrer geringen Länge nur undeutlich als kleine Unregelmässigkeiten in der Gestalt des Kolbengrundes zum Ausdruck (Fig. 75 links); desto deutlicher aber waren sie auf den Anschnitten der Mammaranlagen zu erkennen (Fig. 75 *sp*). Auch im Bereich des Halses der Mammaranlagen und in ihrer unmittelbaren Umgebung zeigte die Epidermis zahlreiche ganz junge Sprossbildungen (*ha₁*), während sonst die Entwicklung der Haaranlagen innerhalb der Beutelhaut (*ha*) keine nennenswerthen Fortschritte gegenüber dem vorhergehenden Stadium (vgl. Fig. 74 *ha*) gemacht hatte.

Bei dem Bj. No. 5 hatte sich die Behaarung auch auf den Rücken des Rumpfes auszudehnen begonnen. An der Schnauze waren lange Tasthaare hervorgesprosst. Die Flughaut war ein wenig weiter, wenn auch immer noch nicht sehr ansehnlich entwickelt.

Der an der Bauchseite etwa 5—6 mm vor dem Clitorisansatz gelegene Beutel bildete, wie bei den vorigen Bj., eine fast genau ventralwärts gerichtete Tasche von nahezu 2 mm Bodenbreite und etwa 1 mm Tiefe. Die Umwallung dieser Tasche war nicht völlig zu einem Kreise geschlossen, sondern besass eine vordere Lücke, an der die Beutelfalten, ähnlich wie bei den vorhergehenden Bj., gegen das Lumen des Beutels zu nach innen umbogen (Fig. 34 *). Das innere Relief des Beutels, das wiederum durch Einschneiden des hinteren Beutelrandes der Betrachtung zugänglich gemacht wurde (Fig. 34), war trotz des erheblichen Entwicklungsfortschrittes ohne weiteres aus den in Fig. 33 b dargestellten Verhältnissen bei den jüngeren Bj. herzuleiten. Die dort beobachteten Marsupialtaschen waren noch in deutlichen Resten erhalten, die allerdings nicht mehr vollkommen geschlossene Ringfurchen darstellten, sondern zum Theil verstrichen waren. Ihr Inneres war etwas erhoben und enthielt jeweils eine tiefe Grube, die etwa zur Hälfte ausgehöhlte Zitzentasche.

Bei dem äusserlich trotz seiner beträchtlichen Grössenzunahme kaum weiter entwickelten Bj. No. 6 waren die Marsupialtaschen bei auseinandergeklappten Beutelrändern kaum mehr zu erkennen (Fig. 35). Nichtsdestoweniger aber waren sie nach Ausweis der wohlgelungenen Schnittserie (Textfig. 41 *mt*) deutlich vorhanden, als seitliche Beutelblindsäcke, zu denen sie sich jederseits vereinigt hatten. Der mittlere Abschnitt des jetzt fast 3 mm breiten Beutelbodens bildete eine nach aussen schwach convex gewölbte, von der ventralen Mittellinie nach beiden Seiten zu sanft abfallende Fläche, die die Beutelblindsäcke von

einander trennte. In diesen fanden sich je zwei tiefe, grubenförmige Zitzentaschen (*zt*). Stärker als bei den vorhergehenden Bj. prägte sich bei dem vorliegenden Exemplar der craniale Abschluss des Marsupiums aus, wenn auch bei weitem nicht so stark, als es nach Fig. 35 den Anschein hat, wo dieser Abschluss durch das Auseinanderziehen der die hintere Beutelwand spaltenden Schrittränder künstlich accentuirt ist.

Hinsichtlich der histologischen Verhältnisse des Beutellinneren stimmten die Bj. No. 5 und 6 im Grossen und Ganzen mit einander überein. Bei beiden waren in der Haut des Beutels überall deutliche Haar- und von diesen ausgehende Drüsenanlagen zur Entwicklung gekommen (Textfig. 41). Der verkehrt kegelförmig in die Cutis sich einsenkende, breite Hals der Zitzentaschen war bereits etwa zur Hälfte ausgehöhlt, der Grund des ursprünglichen Kolbens hatte eine sehr unregelmässige Gestalt angenommen. Die von ihm entspringenden Primärsprossen, 7 bis 8 an der Zahl, deren erste Anlage das Bj. No. 4 (Fig. 75 *sp*) kennen gelehrt hatte, waren zu längeren, stark gebogen verlaufenden Haarbälgen umgewandelt, von denen sich noch unverzweigte und nicht kanalisirte Milchdrüsenanlagen (*dr*) als secundäre Sprossen abzweigten. In der Cutis waren Mammarstroma und Fettgewebe differenzirt.

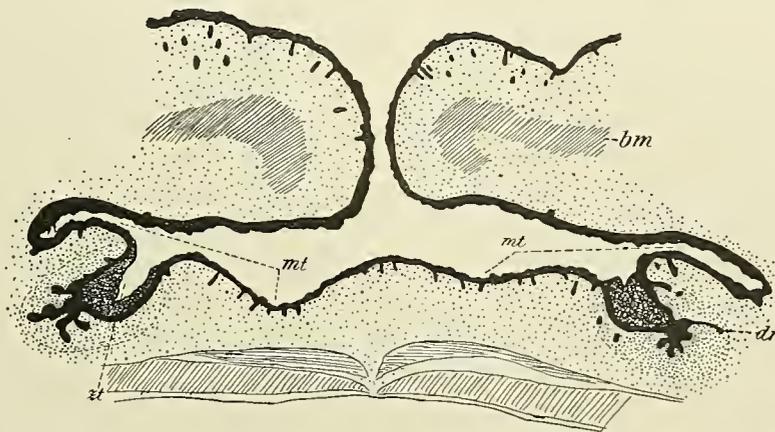


Fig. 41. *Petaurus sciureus*, Bj. No. 6 (89 mm). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des cranialen Zitzentaschenpaares. Vergr. 40:1. *bm* Sphincter marsupii; *dr* Milchdrüsenanlage; *mt* Marsupialtasche; *zt* Zitzentasche.

Der Beutel des erwachsenen Thieres dürfte sich von dem des Bj. No. 6 nicht mehr wesentlich unterscheiden. Ueber eigene Beobachtungen verfüge ich jedoch nicht.

Bei anderen *Petaurus*-Arten, so bei *P. breviceps* WATERH. öffnet sich der Beutel anscheinend in etwas stärker ausgeprägtem Maasse cranialwärts als bei *P. sciureus*. Eine eigenthümliche Ausbildung des Beutels fand KATZ (1882) bei einem erwachsenen Weibchen der ersteren Art, indem sich hier die seitlichen Beutelblindsäcke, die in ihrem hinteren Abschnitte die beiden typischen Zitzenpaare beherbergten, cranialwärts in zwei schmalere, mit ihren blinden Enden nach vorn gerichtete Zipfel fortsetzten, die selbstverständlich keine Zitzen umschlossen. Ich selbst konnte bei einem erwachsenen, aber noch jungfräulichen Weibchen von *P. breviceps* aus der Strassburger Zoologischen Sammlung diese vorderen Fortsetzungen der seitlichen Blindsäcke nicht finden, ebensowenig wie LECHÉ (1897) oder wie KATZ selbst bei drei anderen Exemplaren dieser Species. Es bleibt also fraglich, wie dieser wohl abnorme Befund zu deuten ist.

Gattung *Acrobates*.

Die Reihe des mir aus der Gruppe der Phalangerinen zur Verfügung stehenden Materials beschloss das Genus *Acrobates*, das, wie *Petaurus*, durch den Besitz einer Flughaut ausgezeichnet ist, ohne

jedoch deshalb zu der letzteren Gattung in näheren genetischen Beziehungen zu stehen¹⁾. Demgemäss fügte sich auch die Anlage seines Mammarapparates zwar dem allgemeinen Phalangerinentypus vollkommen ein, liess aber im Uebrigen charakteristische Unterschiede gegenüber den bisher besprochenen Formen erkennen.

Ueber die äusseren Beutelverhältnisse des Zwergflugbeutlers (*A. pygmaeus* SHAW), des einzigen Vertreters der Gattung *Aerobates*, verdanken wir KATZ (1882) eine Reihe von Angaben. KATZ fand bei einem 4 Monate alten Weibchen von 49 mm Rückenlänge ein Marsupium, das zwei seitliche, nach hinten gerichtete Blindsäcke besitzt, „die durch ein medianes longitudinales Septum, den Vereinigungspunkt der beiden längs über die hintere Bauchfläche sich hinziehenden Marsupialfalten von einander geschieden werden“. Ein etwas grösseres Exemplar von 41 mm Scheitelsteisslänge zeigte die Beutelfalten nach hinten mehr abgerundet, die Oeffnung des Beutels kleiner, die beiden hinteren Blindsäcke merklich grösser geworden. Auch bei einem erwachsenen, vom Scheitel zum Steiss 60 mm messenden Weibchen setzten sich die beiden Beutelfalten, hinten in der ventralen Mittellinie nach vorn umbiegend, in eine longitudinale, 3 mm hohe Lamelle fort, die wiederum die beiden seitlichen Blindsäcke des Beutels von einander trennte. Bei einem anderen, gleichfalls ausgewachsenen Exemplar von 58 mm Scheitelsteisslänge dagegen waren die hinteren Beutelblindsäcke durch die starke Entwicklung der Milchdrüsen fast zum Verstreichen gebracht, und daher von den Beutelfalten nur noch die vorderen und seitlichen Theile erhalten, die eine vorgewölbte Partie des abdominalen Integumentes zwischen sich schlossen.

Ich selbst konnte im Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. ein erwachsenes Weibchen von *Aerobates pygmaeus* (SHAW) von 80 mm Rücken- und 77 mm Schwanzlänge untersuchen, das, wie das zuletzt erwähnte KATZ'sche Exemplar, kein Marsupium im wahren Sinne des Wortes mehr besass, sondern nur zwei seitliche Falten aufwies, die das von den mächtig entwickelten Milchdrüsen vorgewölbte Beutelfeld umgrenzten. An den Zitzen innerhalb des Beutelfeldes hingen drei Junge; ein viertes, das seine Zitze losgelassen hatte, wurde mir zur Mikrotomirung zur Verfügung gestellt. Es besass eine Rückenlänge von 40 mm, eine Schwanzlänge von 20 mm, ein wohl entwickeltes Quermaul und am Kopfe kurze Schnurrborsten.

Der Beutel des Thierchens war ganz ähnlich gebaut, wie es KATZ von dem jüngsten seiner Bj. beschrieben und abgebildet hat (1882, Taf. 38, Fig. 1, 2). Die beiden caudalwärts convergirenden und daher ähnlich wie bei *Trichosurus vulpecula* (vergl. Fig. 28a) ein nach vorn offenes, hufeisenförmiges Beutelfeld umschliessenden Beutelfalten vereinigten sich hinten in der ventralen Mittellinie mit einander und bildeten dann, in cranialer Richtung umbiegend, ein median verlaufendes, unpaares Septum, das die hinterste Beutelpartie in zwei seitliche Blindsäcke zerlegte, sich jedoch nur ein kurzes Stück weit nach vorn erstreckte. Der craniale, weitaus grössere Abschnitt des Beutels war vollkommen einheitlich. Im Inneren des Beutels waren makroskopisch sonstige Differenzirungen nicht wahrzunehmen, weder Erhebungen, die den Mammaranlagen entsprochen hätten, noch Zitzen- oder Marsupialtaschen. Erst die Mikrotomirung des Beutels gab hier weiteren Aufschluss.

Es zeigten sich dabei zwei Paare von Mammaranlagen, deren geringe Entwicklung auffällig mit dem hohen Ausbildungszustande des Beutels und der sonstigen Hautorgane contrastirte. Im ganzen Bereiche der Beutelhaut waren bereits überall zahlreiche, kräftige Haarbälge hervorgesprosst, in der Cutis war das Unterhautfettgewebe wohl ausgebildet (Fig. 76 *sc*). Während aber bei den übrigen Phalangerinen in Stadien mit derartig weit vorgeschrittener Differenzirung der Haut (vergl. Fig. 69–72 und

1) Bekanntlich verdanken wir O. THOMAS (1888) den interessanten Nachweis, dass innerhalb der Phalangerinae dreimal Stammformen arboricoler Arten (*Distoechurus*, *Gymnobelideus*, *Pseudoehirus*) ganz unabhängig von einander Flugbeutler (*Aerobates*, *Petaurus*, *Petauroides*) aus sich hervorgehen liessen.

Textfig. 41) die Mammaranlagen bereits mehr oder minder weit zu Zitzentaschen ausgehöhlt zu sein pflegen, waren sie hier noch vollkommen solide Bildungen, die kaum das kolbenförmige Stadium verlassen hatten. Der Hals der Anlagen (Fig. 76 *ma*) war in ähnlicher Weise trichterförmig erweitert wie bei den relativ viel jüngeren Bj. No. 2 und 3 von *Petaurus* (vergl. Fig. 74, 75). Von dem noch deutlich kolbig ausgebauchten Grunde der Mammaranlagen entsprang eine kleine Anzahl (3—4) kräftiger Primärsprossen (*sp*), an denen erst ganz winzige, seitliche Vorwölbungen auf die Entstehung secundärer Sprossen hinwiesen. Dabei waren diese noch so unentwickelten Anlagen von einem wohl ausgebildeten, von zahlreichen Bindegewebsfaserzügen durchsetzten Mammarstroma umgeben.

Das vorderste Paar der Mammaranlagen war in dem einheitlichen, cranialen Theile des Beutels, und zwar in dessen äussersten seitlichen Winkeln nahe der Umschlagsstelle der Beutelfalten gelegen (Fig. 76 *ma*). Von dem medianen Septum war in dieser Gegend noch nichts zu sehen. Es begann vielmehr erst weiter hinten aufzutreten, in der Gegend des caudalen Mammaranlagenpaares, das allerdings, da es sich in anderer Richtung wie das vordere Paar in die Cutis einsenkte, von der Schnittserie nicht günstig getroffen worden war. Textfig. 42, Schnitt a zeigt das Septum als hohe Falte (*s*), die sich vom Boden des hintersten Beutelabschnittes erhebend diesen in zwei seitliche Säcke (*mt*) zerlegt. Die linke Mammaranlage ist in der Serie bereits einige Schnitte vorher getroffen, ihr Mammarstroma (*ms*) aber noch deutlich zu erkennen. Drei Schnitte (à 20 μ) weiter nach hinten hat das Septum die Höhe der äusseren Hautoberfläche erreicht und sich mit den Beutelfalten vereinigt, die ja, wie schon erwähnt, caudalwärts umbiegend, zur Bildung des Septums zusammentreten. Infolgedessen stellt es sich hier (Textfig. 42, Schnitt b) nicht mehr als Falte dar, sondern bildet nur noch die Scheidewand (*s*), die die beiden Partien des Beutelmuskels (*bm*) und die unter der Haut verborgenen, hintersten Zipfel der beiden Beutelblindsäcke (*mt*) von einander trennt, in deren rechtem (in der Figur links) jetzt die Mammaranlage (*ma*) aufzutreten beginnt. Verfolgt man die Serie noch einige Schnitte weiter caudalwärts, so verschwinden die beiden Beutelblindsäcke vollständig, während gleichzeitig die vorher getrennten Bündel des Beutelmuskels sich in der Mittellinie gegenseitig durchflechten.

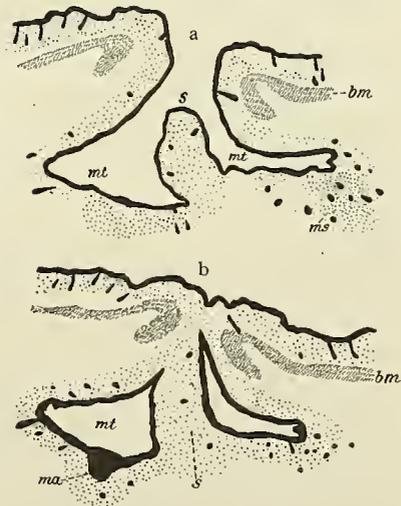


Fig. 42. *Acrobates pygmaeus*, Bj. 40 mm. Querschnitte a durch den caudalen Beutelabschnitt, b durch die hintersten Ausläufer der beiden Beutelblindsäcke (*mt*). Vergr. 40 : 1. *bm* Sphincter marsupii; *ma* Mammaranlage; *ms* Mammarstroma; *s* Septum zwischen den Beutelblindsäcken.

Bei zwei erwachsenen *Acrobates*-Weibchen der Strassburger Zoologischen Sammlung konnte ich im Gegensatz zu KATZ die selbständige Entfaltung der beiden Blindsäcke, die bei dem Bj. so deutlich zu Tage getreten war, nicht mehr nachweisen. Ihr Beutelfeld besass eine Breite von ca. 2,5 mm, eine Länge von ca. 3,5 mm und wurde von hufeisenförmigen, vorn offenen Beutelfalten umrandet. Diese waren caudal nur schwach entwickelt, erreichten seitlich dagegen eine maximale Höhe von fast 1 mm, wohl ein Hinweis darauf, dass die lateralen Beutelblindsäcke ursprünglich jedenfalls auch hier ausgebildet waren. Zugleich erstreckte sich von der caudalen Vereinigungsstelle der beiden Falten noch ein schwacher Rest des früheren Septums eine kurze Strecke weit in das Beutellinnere hinein. Bei dem einen der beiden Exemplare (Expl. e der Strassburger Sammlung), das sicher noch nicht geboren hatte, traten in den seitlichen Abschnitten des Beutellinneren vier durch die braune Färbung der in ihnen enthaltenen Hornpfropfreste auffallende, ziemlich tiefe

Zitzentaschen frei zu Tage; bei dem anderen (Expl. a) dagegen fanden sich vier typische Zitzen von 0,25—0,45 mm Höhe.

Trotz des Fehlens sonstiger Entwicklungsstadien liegt die Deutung dieser Befunde auf der Hand. Nach Analogie der bei *Trichosurus* und *Petaurus* beobachteten Verhältnisse ist es zweifellos, dass die beiden Beutelblindsäcke, die bei den Bj. des Zwergflugbeutlers so besonders klar in Erscheinung treten, Derivate der beiden hinteren Marsupialtaschen darstellen. Da sich bei *Petaurus* gezeigt hatte, dass die Umwallung der Marsupialtaschen nicht nur an der Bildung der Beutelfalten beteiligt ist, sondern auch im Inneren des Marsupiums zunächst erhalten bleibt und dessen Sonderung in die Bereiche der beiden Beutelblindsäcke besorgt (vergl. Fig. 33 b, 34 *), so darf mit Recht auch die Entstehung des medianen hinteren Septums im *Acrobates*-Beutel aus der erhalten gebliebenen und besonders stark entfalteten medianen Umwallung des caudalen Marsupialtaschenpaares angenommen werden.

Gattung *Tarsipes*.

Vom Rüsselbeutler *T. spencerae* GRAY (= *rostratus* GERV. u. VERR.) konnte ich ein der Strassburger Zoologischen Sammlung gehöriges erwachsenes Weibchen, das zwei Junge in seinem Beutel trug, sowie ein weibliches Bj. aus dem Leidener Zoologischen Museum untersuchen.

Der Beutel des Mutterthieres stellte eine etwa 12,5 mm tiefe, 9 mm breite und 18,5 mm lange, also im Verhältniss zu der geringen Grösse des Thierchens (90 mm Rücken-, 94 mm Schwanzlänge) recht geräumige Tasche dar, die durch eine craniale Oeffnung von nur 4 mm Länge und 2 mm Breite nach aussen mündete. Ein Einblick in das Innere des Marsupiums war erst möglich, nachdem die ventrale Beutelwand durch einen vom Hinterrande des Beuteleinganges an caudalwärts geführten Schnitt von ca. 11 mm Länge der Mitte nach gespalten worden war. Alsdann zeigte sich, dass die vordere Hälfte des Beutels durch eine an seinem Grunde septumartig vorspringende, mediane Längsfalte von ca. 10,5 mm in zwei seitliche Abtheilungen geschieden wurde, in deren jeder ein Junges an einer langen Zitze befestigt hing. Das Septum endigte in der caudalen Hälfte des Marsupiums in der Höhe eines hinteren zweiten Zitzenpaares, das nicht zum Saugen benutzt wurde.

Die noch mit dem Saugmaul ausgestatteten Bj. besaßen eine Rückenlänge von 22 mm, eine Schwanzlänge von 4,5 mm und waren noch vollständig haarlos. Beide waren weiblichen Geschlechts und trugen im inguinalen Abschnitte der Bauchhaut als Anlage des Beutels eine medioventrale seichte Rinne von ca. 0,8 mm Länge, deren Endigung caudal schärfer ausgeprägt war als vorn, wo sie flach auslief. Weitere Differenzirungen waren bei Lupenbetrachtung nicht zu erkennen.

Aus der Querschnittserie durch die excidirte Beutelanlage ergab sich, dass von den Seitenwänden des Längsspaltes zwei Paare kolbenförmiger Mammaranlagen (Kolbenlänge ca. 0,18 mm) entsprangen, und zwar jeweils aus verdickten Abschnitten der Epithelauskleidung des Spaltes, deren Marsupialtaschennatur aus Fig. 77 ohne weiteres zu Tage tritt. Der hier abgebildete Schnitt hat das craniale Paar der Marsupialtaschen getroffen, und zwar instructiver Weise die linke (*ml*) nur im Anschnitt, die rechte dagegen in der Höhe des Ursprunges der zugehörigen Mammaranlage (*ma*). Für die Gestalt der Marsupialtaschen folgt daraus, dass sie hier in ihrer ersten Anlage als relativ compacte Bildungen erscheinen und demnach etwa die Mitte zwischen den beiden Typen halten, die wir bei den *Trichosurus*-Bj. (vgl. Fig. 66 und 67) kennen gelernt hatten. Gross ist auch die Aehnlichkeit mit den Befunden bei den *Phascollartus*-Bj. No. 8 und 9 (Fig. 58 und 59), wengleich sich dort der Ringtypus der Marsupialtaschen schärfer ausprägte.

Das caudale Mammaranlagen- und Marsupialtaschenpaar verhielt sich im Wesentlichen ebenso wie das craniale. Doch war die gegenseitige Distanz der Mammaranlagen viel geringer als dort (0,1 mm gegen fast 0,2 mm), so dass sich die rechte und linke Marsupialtasche unmittelbar berührten. Auch die beiden in der Längsrichtung auf einander folgenden Marsupialtaschen jeder Seite hingen kontinuierlich mit einander zusammen, bildeten also in Folge ihrer soliden Anlage jederseits eine Art einheitliche Leiste, ähnlich wie dies bei *Myrmecobius* aus gleichen Gründen zu beobachten war.

Im Bereich des Beutelspaltes, der jedenfalls vor der Bildung der Marsupialtaschen durch primäre Einfaltung der Bauchhaut entstanden sein muss, waren bei den vorliegenden Bj. Haaranlagen noch nicht aufgetreten, wohl aber in den umgebenden Hautabschnitten. Sehr deutlich war der Sphincter marsupii entwickelt (Fig. 77 *bm*).

Das Leidener Bj. (Rückenlänge 32 mm, Schwanzlänge 9 mm) war äusserlich erheblich weiter entwickelt. Es besass bereits ein wohl ausgebildetes Quermaul, aus dem die für die Rüsselbeutel charakteristische, lange Zunge weit hervorragte.

Das Thierchen zeigte eine ganz ähnliche, spaltförmige Beutelanlage wie die vorhergehenden Bj., die gleichfalls bei äusserer Inspection weitere Details nicht erkennen liess. Ihre Länge betrug ca. 0,95 mm. Auch an dem aufgehellten Totalpräparat war nicht mehr festzustellen, als dass sich 4 Mammaranlagen von den Seitenwänden des Beutelspaltes aus schräg in die Tiefe der Cutis senkten.

Bei der Schnittuntersuchung ergaben sich gleichfalls keine Befunde von besonderer Wichtigkeit. Die Mammaranlagen hatten durch Auswachsen des Kolbenhalses eine Länge von ca. 0,35 mm erreicht; Sprossbildung an ihrem Grunde hatte noch nicht begonnen. Hinsichtlich der gegenseitigen Entfernung zwischen den Mammaranlagen des cranialen (0,28 mm) und caudalen Paares (0,15 mm) herrschte das gleiche Verhältniss wie bei den vorhergehenden Bj. Die Marsupialtaschen waren stark abgeflacht, ähnlich wie bei dem *Phascolarctus*-Bj. No. 11 (Fig. 60 *b*). In der Haut des Beutelspaltes war bereits eine ganze Anzahl von Haaranlagen aufgetreten.

Nach dem Ergebniss der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dürfen die beiden seitlichen Abtheilungen im Beutel des erwachsenen *Tarsipes*-Weibchens wohl unbedenklich als Reste der Marsupialtaschen gedeutet werden.

Macropodidae.

In der Familie der Macropodidae erreicht das — 4 Zitzen enthaltende — Marsupium seine unter allen Beuteltieren weitaus grösste Entfaltung, wie Jedermann von den Känguruhweibchen der zoologischen Gärten her kennt, die ihre Jungen bis zu 8 Monaten und länger im Beutel tragen, so lange jedenfalls, dass man am Ende kaum mehr begreift, wie die grossen Geschöpfe darin den nöthigen Platz finden. Diese bedeutende Geräumigkeit des Beutels ist aber nicht nur den durch ihre Körpergrösse ausgezeichneten, echten Känguruhs eigen, sondern auch den kleineren Kängururatten, die in ihrer Grösse etwa dem Beuteldachs oder den grösseren Kusuarten gleichen.

Im engsten Zusammenhange damit steht die eigenartige Entwicklung des Marsupiums, die seine beträchtlichen Dimensionen im definitiven Zustande durchaus verständlich macht. Von allen bisher beobachteten Typen der Beutelbildung in charakteristischer Weise unterschieden, zeigt sie in den verschiedenen Unterfamilien der Macropodidae durchaus identischen Verlauf, der ebenso klar die nahe Zusammengehörigkeit dieser Formen vor Augen führt, wie er ihre Vereinigung mit den Phalangeridae

(WINGE, WEBER), deren Beutellentwicklung trotz aller Variation in den Einzelheiten nach einem ganz anderen Schema vor sich geht, gänzlich ausgeschlossen erscheinen lässt.

Die Einheitlichkeit der Beutelentstehung und der übrigen Vorgänge bei der Entwicklung des Mammarapparates der Macropodidae geht so weit, dass eine getrennte Besprechung der verschiedenen von mir untersuchten Arten zu überflüssigen Wiederholungen führen würde, so dass es daher angezeigt erscheint, meine Beobachtungen, die mit Ausnahme der allerersten Stadien ein ziemlich vollständiges Bild des ganzen Entwicklungsverlaufes ergeben haben, zu gemeinsamer Darstellung zu verbinden. Als Hauptform liegt ihr die von THOMAS zur Unterfamilie der Potoroinae, von BENSLEY zu den Bettongiinae gestellte Känguruhratte oder Barunga der australischen Eingeborenen (SEMON 1903), *Aepyprymnus rufescens* (GRAY), zu Grunde, von der mir ein reiches Material zur Verfügung stand. Auch ermöglichten ihre kleineren Dimensionen eine bequemere Untersuchung und die Herstellung übersichtlicherer Abbildungen, als die ungeschlachten Macropodidae, deren Mammarapparat im Wesentlichen nur eine vergrösserte Ausgabe von dem der Känguruhratte darstellt. Die Befunde bei den echten Känguruhs, von denen mir Bj. verschiedener Arten vorlagen, werden daher immer nur im Anhang an die entsprechenden Stadien von *Aepyprymnus* kurz beschrieben werden.

Die in der Literatur bis jetzt vorliegenden, durchaus unzusammenhängenden Angaben über die Entwicklung des Mammarapparates von Macropodiden habe ich bereits in meiner ersten Arbeit (1902 a) zusammengestellt; ich werde daher nur, soweit nothwendig, bei der Besprechung der von mir untersuchten correspondirenden Stadien auf sie zurückkommen.

Gattung *Aepyprymnus*, *Thylogale* und *Macropus*.

Mein gesamntes Material von *Aepyprymnus rufescens* erhielt ich aus der SEMON'schen Sammlung, die nicht weniger als 39 Bj. dieser Art umfasste. Ueber die Grössenverhältnisse der 16 Weibchen, die unter ihnen zur Untersuchung gelangten, giebt die nachstehende Uebersicht (S. 735) Auskunft.

Weniger einheitlich war das in der Tabelle unter Bezeichnung mit römischen Ziffern gleichfalls aufgeführte Känguruhmaterial. Im Ganzen verfügte ich über 11 weibliche Bj., von denen 1 aus der SEMON'schen Collection, 4 aus dem Stuttgarter Naturalien cabinet, je 1 aus dem Senckenbergischen Museum zu Frankfurt, dem Naturhistorischen Museum zu Hamburg, der Zoologischen Staatssammlung zu München und 3 aus dem Strassburger Anatomischen Institut stammten. Zwei Exemplare (No. I und X) von *Macropus rufus* DESM. vertraten darunter die grossen Känguruhformen; alle übrigen erwiesen sich als Bj. der kleineren Wallaby-Arten, sowohl die zu *Thylogale eugenei* (DESM.) gehörigen, auf den Etiketten durchweg mit dem Synonym *Macropus thetidis* LESS. bezeichneten, als die mir undeterminirt übergebenen und nicht näher bestimmbar Exemplare. Es ist wichtig, das im Auge zu behalten, da infolgedessen die Grössenangaben das Altersverhältniss keineswegs richtig widerspiegeln.

Da Embryonen in dem aufgeführten Macropodidenmaterial nicht vorhanden und von keiner Seite für mich erhältlich waren, muss die Darstellung mit Stadien beginnen, in denen die Mammaranlagen bereits gebildet sind. Ueber ihre Entstehung fehlen somit directe Beobachtungen. Nichtsdestoweniger ist es nach dem Verhalten der übrigen Marsupialier sehr wahrscheinlich, dass sie sich auch hier aus Primäranlagen differenzieren. Für die Berechtigung dieses Analogieschlusses spricht besonders der Umstand, dass die Entwicklung des Macropodiden-Mammarapparates — wie eigenartig sich auch ihr späterer Verlauf gestaltet — in den ersten Stadien des Beutellebens, kurz nach der Geburt, vollkommen an bereits bekannte Befunde anknüpft.

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Schwanzlänge in mm	Sammlung	Species	Bemerkungen
1	27	15	5	SEMONT	<i>Aepyprymnus rufescens</i>	Ohne Kopf ¹⁾ Schwanz abgeschnitten
2	28,5	17	5,5			
3	ca. 34	—	6,5			
4	36,5	19	—			
5	40	20,5	8,5			
6	50	—	10			
7	ca. 57	—	15			
8	59	32	17			
9	66	38	18			
10	68	42	19			
11	80	44	25,5			
12	86	51	27,5			
13	94	53	36			
14	117	75	46,5			
15	154	90	79			
16	179	104	86			
I	44	19,5	6	SEMONT	<i>Macropus rufus</i>	
II	85	—	18	Stuttgart	<i>M. thetidis</i>	Etikettennotiz: <i>Halmaturus spec.</i>
III	87	—	25			
IV	106	—	31	Strassburg	<i>Macropus spec.</i>	
V	108	—	35	München	" "	
VI	135	—	43	Stuttgart	" "	
VII	146	—	54	Strassburg	" "	
VIII	148	—	55	Stuttgart	<i>M. thetidis</i>	
IX	143	—	63	Frankfurt/M.	<i>M. thetidis?</i>	
X	175	—	86	Hamburg	<i>M. rufus</i>	
XI	199	—	110	Strassburg	<i>Macropus spec.</i>	

Schon BEARD (1898) hatte berichtet, dass bei einem noch sehr jugendlichen, weiblichen Bj. von *Macropus thetidis* (20 mm Scheitelsteisslänge) zwei Paare solider, typisch kolbenförmiger Mammaranlagen, aber noch keine Spuren eines Beutels vorhanden waren. Genau das Gleiche war bei den drei jüngsten der von mir untersuchten Bj. No. 1—3 der Fall. Den kleinen Thierchen fehlten an den hinteren Extremitäten noch völlig die Krallenanlagen; am Kopf waren sowohl die Anlagen der Augen wie des äusseren Ohres unter dem Epitrichium verborgen und kaum durch dieses hindurch wahrzunehmen. Die Haltung der Thierchen war ziemlich gestreckt. Die Bauchhaut war in der Inguinalgegend bei den beiden ersten Bj. ziemlich stark gerunzelt, liess aber bei äusserer Betrachtung nicht das Geringste von Anlagen des Mammarapparates, insbesondere des Beutels erkennen.

Bei der Schnittuntersuchung zeigten die drei Bj. bemerkenswerthe Verschiedenheiten. Das jüngste von ihnen, No. 1, besass 4 Mammaranlagen, die ihrer Gestalt (Textfig. 43, S. 736) nach erst vor kurzem aus dem zapfen- in das kolbenförmige Stadium übergegangen sein konnten (Kolbenlänge ca. 0,11 mm). Sie gehörten paarweise nicht so zusammen, wie es Schnitt 13 und 17 der Textfig. 43 in Folge der nicht sehr günstig gewählten Schnittrichtung vortäuschen, sondern derart, dass die Mammaranlage von Schnitt I mit der linken und die von Schnitt 33 mit der rechten Anlage der Schnitte 13 und 17 je ein Paar bilden. Die beiden Mammaranlagen des caudalen Paares (Schn. 1 und 13 *ma*₁) stehen der Bauchmittellinie wesentlich näher als die beiden cranialen Anlagen; ihr gegenseitiger Abstand beträgt daher nur 0,6 mm gegen 1 mm beim vorderen Paare.

Alle vier Mammaranlagen entspringen bei dem Bj. No. 1 aus der freien Bauchhaut, die in der Höhe des cranialen Paares (Schn. 33, 17 und 13 *ma*₂) keine weiteren Besonderheiten erkennen lässt, als die auch bei den gleichaltrigen Bj. der übrigen Marsupialier beobachtete geringe Verdickung des Epidermisbezirkes,

1) Längenangabe nach Vergleich mit einem ungefähr gleichaltrigen ♂.

aus dem die Mammaranlagen hervorknospen (vgl. z. B. Fig. 56b, 73). Etwas anders verhält sich die Epidermis dagegen in der Höhe des caudalen Mammaranlagenpaares, das sich dicht vor dem Ansatz des Genitalhöckers findet. Hier tritt auf den Schnitten unmittelbar hinter den Mammaranlagen eine starke Verdickung der Oberhaut auf, die in der linken Hälfte von Schnitt 1 bereits getroffen ist und von einer in der Inguinalbeuge in die Tiefe der Cutis vorwachsenden Epidermiswucherung herrührt, deren Aufgabe, ähnlich wie oben von *Dasyurus* beschrieben, darin besteht, eine Verlängerung der Bauchwand vorzubereiten. Ausserdem sind in Schnitt 13 und 17 (Textfig. 43) rechts und links von ma_1 in die Cutis vorspringende Epidermiszapfen zu sehen, die ohne weiteres an die von anderen Beutlern her bekannten Schnittbilder der Marsupialtaschenanlagen erinnern und mit der in Schnitt 1 dargestellten Bauchwandlamelle, in die sie kontinuierlich übergehen, zusammenhängen.

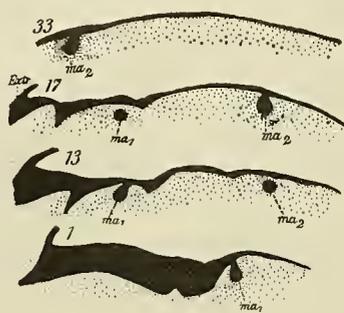


Fig. 43.

Fig. 43. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 1 (27 mm). Querschnitte durch die Bauchwand in der Höhe der Mammaranlagen (*ma*). Vergr. 30:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte (à 15 μ) in der Serie an. *Extr* Ansatz der hinteren Extremität.

Fig. 44. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 2 (28,5 mm). Querschnitte wie Textfig. 43. Vergr. 30:1. *gh* Ansatz des Genitalhöckers.

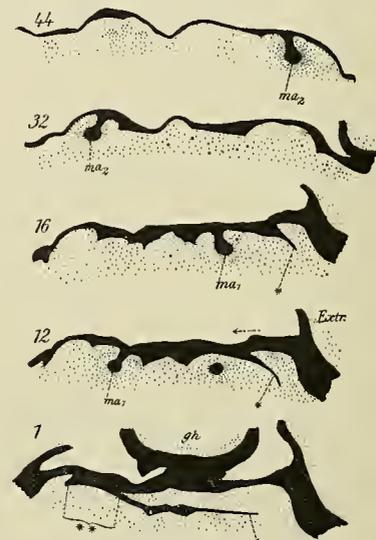


Fig. 44.

Auch bei dem Bj. No. 2 (Textfig. 44) sind zwei Paare von Mammaranlagen vorhanden, die jedoch bereits die Gestalt typischer Kolben mit langem, cylindrischem Hals und kuglig erweitertem Kolbengrunde angenommen und eine Länge von ca. 0,15 mm erreicht haben. Das sie umgebende Areolargewebe ist kräftig entwickelt und vermuthlich daran schuld, dass das Gebiet der cranialen Mammaranlagen (Schn. 32, 44 ma_2) etwas vorgewölbt erscheint, da die verdichtete Cutis hier der durch die Conservirung herbeigeführten Verrunzelung grösseren Widerstand leistete. Die Mammaranlagen entspringen noch immer aus der freien Bauchhaut, das caudale Paar (Schn. 12 und 16 ma_1) unweit des Ansatzes der Clitoris (Schn. 1 *gh*) innerhalb des zwischen den beiden hinteren Extremitäten (*Extr*) gelegenen Hautbezirkes, das vordere Paar ca. 0,3 mm weiter cranialwärts. Die gegenseitige Entfernung der zusammengehörigen Mammaranlagen beträgt noch, wie bei dem Bj. No. 1, annähernd 0,5 mm bzw. 1 mm. Dagegen finden sich jetzt auch bei dem vorderen Mammaranlagenpaar (Schn. 32, 44) jene eigenartigen Epidermiszapfen, die bei dem Bj. No. 1 erst caudal ausgebildet waren. Sie setzen sich nach hinten in eine Epidermisverdickung von eigenartiger Gestalt fort (Schn. 16 und 12 *), die indessen nicht mehr einfach mit der in der Inguinalgegend zur Ausbildung gelangten Bauchwandlamelle identisch ist, sondern unabhängig davon in Beziehungen zu dem caudalen Mammaranlagenpaare steht. Wengleich die Gestalt dieser Epidermiswucherung durch Textfig. 44 nicht besonders klar veranschaulicht wird, da sie von den Schnitten in ziemlich schräger

Richtung getroffen wurde, so ist doch zu erkennen, dass sie einmal im Zusammenhang mit den Mammaranlagen symmetrischen Bau besitzt, vor allem aber, dass sie sich, je weiter man bei der Betrachtung der Serie in caudaler Richtung fortschreitet, desto mehr von jener anderen Verdickung der Oberhaut, die die Bauchwandlamelle bildet, loslöst und dadurch als selbständige Bildung kennzeichnet. In Folge der schrägen Schnittrichtung beginnt diese Loslösung auf Schnitt 16 der Textfig. 44 rechts (bei *), wo ein Epidermiszipfel schräg nach unten und lateralwärts in die Cutis vorspringt. Auf Schnitt 12 (*) ist dieser Zipfel bereits erheblich grösser geworden, sein Ursprung aus der Epidermis bedeutend weiter mediad verschoben. Auf den caudal folgenden Schnitten rückt sein Ansatzpunkt immer weiter in der gleichen (durch den Pfeil in Schnitt 12 bezeichneten) Richtung vor, unter stetig zunehmender Loslösung von der äusseren Haut. Dies geht soweit, dass er auf Schnitt 1 einen in der Tiefe der Cutis parallel zur Oberhaut verlaufenden Epidermisstreifen (*) darstellt, der nur noch links in der durch ** bezeichneten Ausdehnung mit dem Integument in Verbindung steht. Einige Schnitte darauf ist auch diese Verbindung gelöst, der Epidermisstreifen also vollkommen selbständig, zugleich aber auch immer dünner geworden, so dass er kurz darauf ganz verschwindet.

Noch deutlicher treten diese Verhältnisse bei dem Bj. No. 3 zu Tage, dessen Bauchhaut nicht so stark verrunzelt war wie bei den vorhergehenden Bj. Infolgedessen war es bei ihm möglich, die Anlagen des Mammarapparates bereits am gefärbten und aufgehellten Totalpräparat wahrzunehmen, trotzdem bei der Excision des sie tragenden Bauchwandstückes die Epidermis in der Gegend des Clitorisansatzes etwas verletzt worden war. Das Bild, das sich dabei darbot, ist in Fig. 36 nach einem bei durchfallendem Licht in 18-facher Vergrößerung aufgenommenen Photogramm wiedergegeben. Man erkennt darin innerhalb eines von 2 grossen Blutgefässstämmen der Länge nach durchzogenen Feldes die beiden Mammaranlagenpaare als 4 grosse, runde, dunkle Flecke. Die beiden Anlagen des caudalen Paares werden durch eine auffällige, dunkle Brücke verbunden, die dem durch grösseren Querabstand ausgezeichneten cranialen Mammaranlagenpaare fehlt.

Bei der Schnittuntersuchung ergab sich dementsprechend, dass das craniale Mammaranlagenpaar (Textfig. 45, S. 738, Schn. 40, 28 *ma*₂) noch immer aus der freien Bauchhaut entspringt, das caudale Paar dagegen nicht mehr. Dieses findet sich jetzt vielmehr im Innern der Cutis verborgen (Schn. 1, 8 *ma*₁), in Zusammenhang mit dem bereits von dem Bj. No. 2 (Textfig. 44, Schn. 1) her bekannten, aber jetzt viel bedeutender entwickelten Epithelstreifen, der in dem Totalbilde der Fig. 36 als Verbindungsbrücke zwischen den beiden caudalen Mammaranlagen erschienen war. Verfolgt man diesen Streifen, dessen aus den Beziehungen zu den Mammaranlagen resultierende symmetrische Beschaffenheit hier aufs deutlichste zu erkennen ist, in der Serie weiter cranialwärts, so zeigt sich, dass er, sowohl an Breite wie an Mächtigkeit zunehmend, allmählich wieder Zusammenhang mit der hier gleichfalls stark verdickten Oberhaut gewinnt (Schn. 17) und schliesslich wieder gänzlich mit dieser zusammenfliesst (Schn. 23, 28). In der Höhe des cranialen Mammaranlagenpaares documentiren sich sodann seine letzten Reste nur noch in Gestalt jener die Anlagen beiderseits flankirenden Zapfen, die bereits bei dem vorhergehenden Bj., allerdings weniger auffällig, ausgebildet waren.

Was diese seltsame Bildung bedeutet, wird durch die folgenden Stadien völlig klargestellt. Da ich aber von *Aepyprymnus* nur Querschnittserien hergestellt habe, möchte ich vorher die Besprechung des *Macropus*-Bj. No. 1 einschalten, das eine instructive Sagittalserie lieferte. Seinem äusseren Habitus nach war das Bj. No. 1 trotz seiner grösseren Länge nicht weiter entwickelt als das Bj. No. 3. Hinsichtlich der Ausbildung des Mammarapparates hielt es etwa die Mitte zwischen diesem und dem Bj. No. 2. Seine Bauchhaut war stark gerunzelt.

In Textfig. 46 sind zwei Stücke von Sagittalschnitten abgebildet, in die das Abdomen des Bj. No. 1 zerlegt wurde. In Schnitt 1 ist der Genitalhöcker (*gh*) und die linke caudale Mammaranlage (*ma*₁)

getroffen, in Schnitt 15 die linke craniale Mammaranlage (ma_2), während der Genitalhöcker bereits fast ganz wieder verschwunden ist. Der in Fig. 78 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete Schnitt stammt von der rechten Körperhälfte und zeigt sowohl den Genitalhöcker als die beiden Mammaranlagen dieser Seite (ma_1 nur im Anschnitt). Auf allen drei Schnitten senkt sich in der Inguinalbeuge eine starke Epidermiswucherung (ep) in die Cutis ein, die, wie bereits auseinandergesetzt, die Ausbildung des caudalen Bauchwandabschnittes in die Wege leitet. Die hinteren Mammaranlagen (ma_1) sind beiderseits (Textfig. 46, Schn. 1, Fig. 78) in den Bereich dieser Bauchwandlamelle mithineinbezogen, genau so, wie dies früher bei *Dasyurus* zu beobachten war. Die cranialen Mammaranlagen (Textfig. 46, Schn. 15, Fig. 78 ma_2) dagegen liegen noch im Bereich der freien Bauchhaut, oberhalb des Beginns jener Epidermiswucherung. Zum Unterschiede von *Dasyurus* (vgl. Textfig. 10, 11, S. 676) zeigt sich aber gleichzeitig eine sehr charakteristische, dort

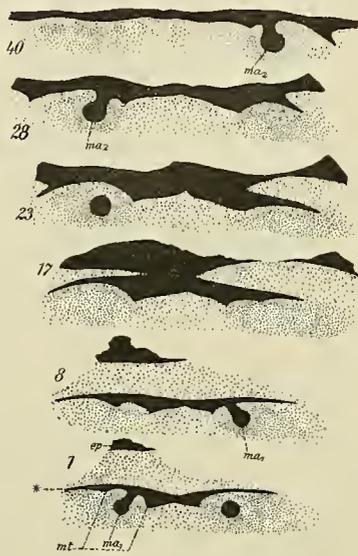


Fig. 45.

Fig. 45. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 3 (ca 34 mm). Querschnitte durch die Bauchwand in der Höhe der Mammaranlagen (ma). Vergr. 30:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an. ep Epidermis (in den Schnitten 1—23 zum Theil defekt); mt Marsupialtaschenanlage.

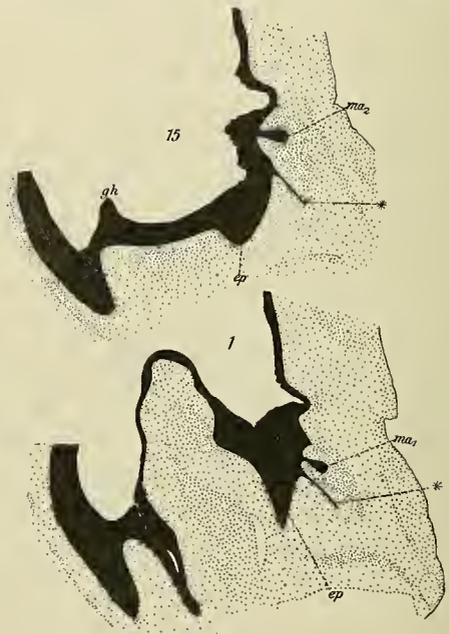


Fig. 46.

Fig. 46. *Macropus rufus*, Bj. No. I (44 mm). Sagittalschnitte ($\approx 20 \mu$) durch die Bauchwand in der Gegend der Mammaranlagen (ma) der linken Seite. Vergr. 20:1. Schn. 1 unweit der Medianebene, Schn. 15 weiter lateral. ep Epidermislamelle als Anlage des inguinalen Bauchwandabschnittes; gh Genitalhöcker.

nicht vorhandene Bildung: ein langer, dünner Epithelstreifen (Textfig. 46, Fig. 78 *), der sich von der Hauptmasse der Bauchwandlamelle ep abzweigt und schräg in die Tiefe der Cutis in der Richtung auf das Becken zu vorstrebt. Es ist dies der gleiche Epithelstreifen im Längsschnitt, der bei den *Aepyprymnus*-Bj. No. 2 und 3 im Querschnitt (Textfig. 44, 45 *) zu beobachten war. Veranschaulichten die Querschnittsbilder vor allem die Breitenausdehnung und Modellirung dieses Epithelstreifens, so illustriren jetzt die Sagittalschnitte sein Verhältniss zu der inguinalen Epidermiswucherung. Sie zeigen klar, dass er als eine Bildung besonderer Art aus dem caudalen Bauchwandabschnitt entspringt, dessen Anlage die inguinale Epidermiswucherung darstellt. Während diese, wie schon bei *Dasyurus* zu beobachten war, nur vorübergehende topographische Beziehungen zum Mammarapparat aufweist, für seine nähere Gestaltung aber ohne jede

Bedeutung ist, haben wir es hier mit einer zum Mammarapparat selbst gehörigen Bildung zu thun, die selbständig in die Tiefe der Cutis vorwächst und dabei nach und nach die Mammaranlagen mit sich nimmt. Die Bj. No. 2, I, 3 veranschaulichen drei auf einander folgende Stadien dieses Processes: bei dem Bj. No. 2 (Textfig. 44) hat die Bildung des Epithelstreifens begonnen, die caudalen Mammaranlagen liegen aber noch an der Bauchoberfläche; bei dem Bj. No. I (Textfig. 46, Fig. 78) sind sie bereits etwas in die Tiefe verlagert, befinden sich aber noch im Gebiet der inguinalen Bauchwandlamelle; bei dem Bj. No. 3 (Textfig. 45) dagegen sind sie bereits in den Bereich des Epithelstreifens selbst gelangt und mit diesem tief in das Unterhautbindegewebe eingesunken.

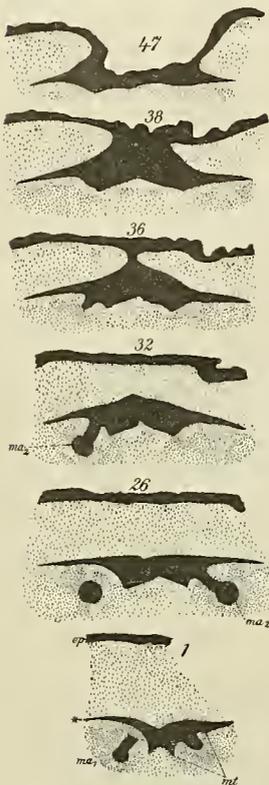
Dass die Verbindung des Epithelstreifens mit der inguinalen Epidermiswucherung nur von kurzer Dauer ist, lässt sich bereits aus dem Verhalten des Bj. No. I entnehmen. Betrachtet man den in Fig. 78 gezeichneten Sagittalschnitt, so bemerkt man, dass die Bauchwandlamelle (*ep*) keineswegs mehr eine vollkommen compacte Bildung darstellt, sondern sich schon zur Aushöhlung vorbereitet. Vom Epitrichium (*epitr*) wölbt sich bereits ein Hornpfropf (*hp*) ziemlich tief in ihr Inneres vor, und auch die in seiner Fortsetzung gelegenen Zellen zeigen durch Färbung und Kernbeschaffenheit ihre beginnende Verhornung an. Wie bei *Dasyurus* handelt es sich hier also nur um eine vorübergehende Bildung, die verschwindet, sobald sie ihre Aufgabe, den caudalen Bauchhautabschnitt herzustellen, erfüllt hat, — was geschehen ist, sobald der Hornpfropf zur Ausstossung gelangt. Während aber bei *Dasyurus* die Mammaranlagen alsdann wieder an die freie Oberfläche des Abdomens zu liegen kommen, von der sie im Zusammenhang mit der Bildung der inguinalen Epidermiswucherung eine Zeit lang verschwunden waren, bleiben sie bei den Macropodiden dauernd der freien Bauchoberfläche entzogen, da sie der inzwischen aufgetretene und durch das Verschwinden der Bauchwandlamelle in seiner Existenz nicht gestörte Epithelstreifen mit sich in die Tiefe der Cutis genommen hat.

Diese Verlagerung beschränkt sich nämlich nicht bloss auf das caudale Mammaranlagenpaar, sondern betrifft in gleicher Weise auch die cranialen Anlagen, wie die beiden folgenden *Aepyprymnus*-Bj. No. 4 und 5 lehren. Sie waren dem äusseren Habitus nach einander sehr ähnlich und hatten vor allem durch die weiter vorgeschrittene Entwicklung der caudalen Körperhälfte das stark embryonenhafte Aussehen der vorhergehenden Bj. verloren. An den hinteren Extremitäten begannen eben die Krallen aufzutreten. Die Oeffnung des äusseren Ohres fehlte noch immer.

Auch bezüglich des Mammarapparates gab sich schon bei äusserer Betrachtung ein grosser Entwicklungsfortschritt zu erkennen: eine Beutelanlage war in Erscheinung getreten. Sie fand sich bei dem Bj. No. 4 in Gestalt einer schwachen, bei dem Bj. No. 5 jedoch bereits ziemlich tiefen Einsenkung der Bauchhaut in geringer Entfernung vor dem Ansatz des Genitalhöckers. Bei dem Bj. No. 4 war sie nur seitlich einigermaassen deutlich abgegrenzt, während sie vorn und hinten seicht auslief. Bei dem Bj. No. 5 dagegen war ringsum eine Umwallung der Beuteleinsenkung ausgebildet, deren vordere Wand allerdings ein wenig schwächer erschien als die hinteren und seitlichen Abschnitte. Der Boden der Einsenkung, der bei beiden Bj. der Inspection leicht zugänglich war, zeigte nicht die geringste Andeutung weiterer Differenzirungen.

Bei der Schnittuntersuchung ergab sich zunächst, dass die inguinale Epidermiswucherung zum grössten Theile ausgehöhlt und daher als solche verschwunden war. Das Product ihrer Umwandlung bildete jener freie Bauchwandabschnitt, der sich jetzt zwischen der Beuteleinsenkung und der Clitoriswurzel ausbreitete. Der mit den Mammaranlagen in Verbindung stehende Epithelstreifen war dagegen erheblich stärker geworden und um ein Bedeutendes in die Tiefe der Cutis vorgewachsen. Bei dem Bj. No. 3 (Textfig. 45) hatte sich der Epithelstreifen bis zu seiner Vereinigung mit der Oberhaut über ca. 25 Schnitte

(à 10 μ) erstreckt, bei dem Bj. No. 5 (Textfig. 47) dagegen beanspruchte er mehr als 40 Schnitte von gleicher Dicke. Ein Vergleich des Abstandes zwischen der Oberhaut *ep* und dem Epithelstreifen * in den Schnitten 1 der Textfig. 45 und 47 lehrt zugleich, welchen Fortschritt seine Verlagerung in die Tiefe der Cutis inzwischen gemacht hat. Bei allen 3 Bj. (No. 3—5) entsprangen aus dem Epithelstreifen



die beiden caudalen, von dichtem Areolargewebe umgebenen Mammaranlagen (*ma*₁), deren Kolben bei den Bj. No. 4 (Fig. 79b) und 5 (Textfig. 47, Schn. 1) eine Länge von ca. 0,2 mm erreichten. Verfolgt man die Serien von hier aus cranialwärts weiter, so nähert sich — wie schon bei dem Bj. No. 3 beobachtet — der Epithelstreifen unter stetiger Zunahme an Dicke und Breite allmählich der Oberhaut (Textfig. 47, Schn. 26, 32), um schliesslich mit ihr durch eine zuerst schmale (Schn. 36), dann aber rasch immer breiter werdende Brücke (Schn. 38) in Verbindung zu treten. Während man aber bei dem Bj. No. 3 erst nach vollendeter Vereinigung des Epithelstreifens mit der Oberhaut dem cranialen Mammaranlagenpaare (*ma*₂) begegnete (Textfig. 45, Schn. 28, 40), trifft man es bei dem Bj. No. 4 (Fig. 79a) bereits im Bereich des in die Cutis vorwachsenden, aber an dieser Stelle noch breit mit der Epidermis zusammenhängenden Epithelstreifens. Bei dem Bj. No. 5 endlich ist diese Verlagerung noch weiter vorgeschritten, so dass der Epithelstreifen an der Stelle, wo das craniale Mammaranlagenpaar aus ihm entspringt (Textfig. 47, Schnitt 26, 32 *ma*₂), im Querschnitt keine Verbindung mit der Oberhaut mehr zeigt. Erst eine Strecke weiter cranialwärts (Schn. 38) trifft man auf Bilder, die in dieser Hinsicht der Fig. 79a entsprechen.

Fig. 47. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 5 (40 mm). Querschnitte durch die Bauchwand mit Beutel- und Mammaranlagen (*ma*). Vergr. 30:1. Die Zahlen geben die Aueinanderfolge der Schnitte (à 10 μ) in der Serie an. *ep* Epidermis; *mt* Marsupialtaschenanlage.

Um endlich der Beuteleinsenkung, die bei der äusseren Betrachtung zu bemerken war, ansichtig zu werden, muss man die Durchmusterung der Schnittserien noch weiter kopfwärts fortsetzen. Schon in Fig. 79a ist die Oberhaut an der Stelle, wo der Epithelstreifen mit ihr in Verbindung tritt, ein wenig eingesenkt; weiter cranialwärts wird diese Einsenkung deutlicher und erstreckt sich als seichte Mulde so weit nach vorn, als die durch die Verschmelzung mit dem Epithelstreifen hervorgerufene Verdickung der Epidermis reicht. Zugleich ist in diesem Stadium zum ersten Male der Sphincter marsupii (Fig. 79b *bm*) wohl differenzirt zu erkennen. Klarer noch tritt die Natur der Beuteleinsenkung bei dem Bj. No. 5 (Textfig. 47) zu Tage. Wenn man von den artificiell entstandenen Runzeln absieht, ist in Schnitt 36 und weiter caudalwärts, in der Gegend, wo die Mammaranlagen getroffen sind, die Bauchhaut völlig eben. Erst auf Schnitt 38 begegnet man, ähnlich wie in Fig. 79a, einer leichten Einsenkung, die auf den folgenden Schnitten rasch eine bedeutende Tiefe erlangt (Schnitt 47), um sodann, etwa ein Dutzend Schnitte weiter cranialwärts, wieder zu verschwinden. Die Einsenkung verdankt also ihre Entstehung der fortschreitenden Aushöhlung jenes so oft genannten Epithelstreifens, der damit also seine Bedeutung für die Beutelbildung enthüllt.

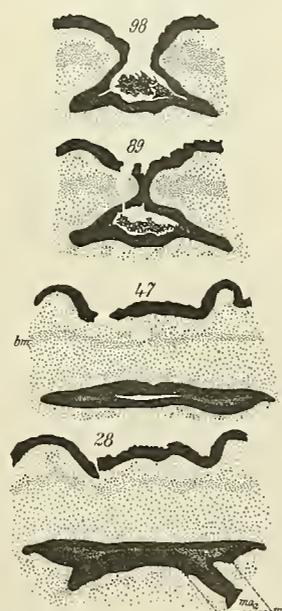
Vollkommene Aufklärung hierüber liefern sodann die beiden folgenden Bj. No. 6 und 7, die wiederum nach ihrem äusseren Habitus eng zusammengehörten. Die Mündung des Meatus auditorius externus war jetzt vorhanden, das äussere Ohr lag jedoch — ein charakteristischer Unterschied gegenüber den älteren Bj. — noch

nach vorn geklappt dem Kopf dicht an. An der Schnauze waren die ersten Spuren der Schnurrhaaranlagen zu erkennen, die Vibrissen selbst aber noch nicht durchgebrochen. Die hinteren Extremitäten zeigten jetzt die für die kanguruhartigen Thiere charakteristische Gestalt.

Beide Thierchen waren mit einer Beutelanlage ausgestattet, die bei äusserer Betrachtung durchaus als eine Miniaturausgabe des Marsupiums älterer Exemplare erschien. Eine rundliche, ventral- und cranialwärts gerichtete Oeffnung von ca. 0,5 mm Länge und 0,4 mm Breite bildete den Eingang in eine Tasche, die bei dem Bj. No. 6 die Einführung einer dünnen Sonde auf eine Strecke von fast 0,5 mm, vom Hinterrande der Beutelöffnung an gemessen, gestattete; bei dem Bj. No. 7 liess sich die Sonde reichlich 1,5 mm weit einführen. Der Boden der Tasche war bei dem Bj. No. 6 vollkommen eben, sowohl in seinem vorderen Abschnitt, der von der Mündung aus übersehen werden konnte, wie in seiner hinteren Partie, die zur besseren Besichtigung durch einen die ventrale Wand des Beutels vom Hinterrand der Oeffnung an caudalwärts spaltenden Medianschnitt freigelegt wurde. Von den Mammaranlagen, die bei den älteren Bj. stets am Grunde des Beutels zu finden waren, liess sich nicht die geringste Spur wahrnehmen. Das Gleiche war auch bei dem Bj. No. 7 der Fall. Doch war hier der Boden des Beutels nur in seinen vorderen zwei Dritteln plan. Im hinteren Drittel zeigte sich dagegen nach Spaltung der ventralen, den Einblick hemmenden Beutelwand eine breite mediane Rinne, die sich nach hinten zu einem schmalen Schlitz verschmälerte. Sonstige Details waren nicht zu bemerken.

Fig. 48. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 6 (40 mm). Querschnitte durch die craniale Hälfte der Beutelanlage bis zur Höhe des cranialen Mammaranlagenpaares (ma_2). Vergr. 20:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte (à 10 μ) in der Serie an, von dem auf Taf. XLV/XLVI in Fig. 80 abgebildeten Schnitt als No. 1 an gerechnet. *mt* Marsupialtaschenanlage; *bm* Sphincter marsupii.

Bei der Schnittuntersuchung ergab sich, dass die Beutelanlage des Bj. No. 6 (Textfig. 48) nichts anderes vorstellte als den stärker ausgewachsenen und weiter ausgehöhlten Epithelstreifen, der bei dem Bj. No. 5 (Textfig. 47) nur in seinem vordersten Abschnitt ausgehöhlt, in der ganzen Länge des in die Cutis versenkten Abschnittes aber noch völlig solid gewesen war. Auch jetzt ist aber der Aushöhlungsprocess bei weitem noch nicht zu Ende. Verfolgt man vielmehr die Schnittserie von der eigentlichen Beutelpartie (Schn. 98 und 89 der Textfig. 48) aus weiter caudalwärts, so sieht man den Beutelspalt schmäler und schmäler werden, bis man in die Gegend kommt, wo ihn der Längsschnitt, durch den die ventrale Wand des Marsupiums eröffnet worden war, gar nicht mehr getroffen hat (Schnitt 47). Die Uebereinstimmung mit den von dem Epithelstreifen der vorhergehenden Bj. her bekannten Bildern ist hier bereits evident. Wenige Schnitte darauf verschwindet der Spaltraum vollständig, so dass die Beutelanlage von nun an wiederum eine solide Bildung darstellt, die natürlich bei der Totaluntersuchung in keiner Weise wahrgenommen werden konnte. In diesem Abschnitt, der sich noch über ca. 50 Schnitte (à 10 μ) ausdehnt, finden sich sodann die noch immer kolbenförmigen Mammaranlagen (Kolbenlänge ca. 0,45 mm), das craniale Paar (ma_2) in der Höhe von Schnitt 28 der Textfig. 48, das caudale in der in Fig. 80 abgebildeten Gegend. Histologisch unterscheidet sich jedoch die Beutelanlage auch hier bereits von dem Epithelstreifen der vorhergehenden Bj. (vgl. Fig. 79 b): insofern als eine Reihe von Zellen in ihrem Innern bereits zu verhornen begonnen hat und damit die bevorstehende Aushöhlung auch dieses Abschnittes ankündigt. Während dies in Textfig. 48, Schnitt 47 und 28 nur schematisch angedeutet werden konnte, giebt Fig. 80 ein genaues Bild



15*

96*

davon; aus dem Schrägschnitt durch den Ansatz der rechten caudalen Mammaranlage ist zugleich zu ersehen, dass auch schon ein Centrum (*) für deren zukünftige Verhornung in Bildung begriffen ist, die später zu ihrer Umwandlung in die Zitzentaschen führt.

Den Befund bei dem Bj. No. 7 illustriert Textfig. 49: die Aushöhlung des Marsupiums, die bei dem Bj. No. 6 am Ende des zweiten Drittels der Beutelanlage Halt machte, erstreckt sich jetzt bis in die Gegend der Mammaranlagen und darüber hinaus bis nahezu an das Ende der ganzen Anlage. Daraus erklärt sich also, dass schon makroskopisch eine so beträchtliche Grössenzunahme des Beutels constatirt werden konnte. Immerhin hat die Aushöhlung auch jetzt noch nicht die cranialen Mammaranlagen, die unter der sie gleichmässig überziehenden Epidermis verborgen liegen (Textfig. 49, Schn. 43 ma_2), der directen Beobachtung am Totalpräparat erschlossen, von dem caudalen Paar (ma_1 , Schn. 1), in dessen eigentlichen Bereich die Aushöhlung überhaupt noch nicht vorgedrungen ist, ganz zu schweigen. Bemerkenswerther Weise hat sich aber, noch ehe dies geschehen ist, jene bereits bei der Totaluntersuchung beobachtete, auffällige Einfaltung des Beutelbodens ausgebildet, die dem Querschnitt der vorher flach ausgebreiteten, caudalen Hälfte des Marsupiums jetzt eine etwa dreieckige Gestalt verleiht und dabei zugleich die Mammaranlagen so dreht, dass ihre Axen ungefähr parallel zur äusseren Hautoberfläche verlaufen.

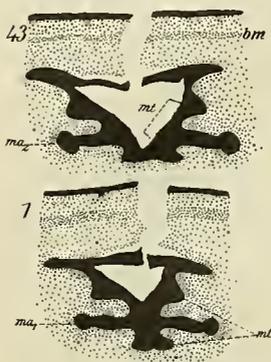


Fig. 49. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 7 (ca. 57 mm). Querschnitte ($\approx 10 \mu$) durch die caudale Beutelhälfte in der Höhe der beiden Mammaranlagenpaare (ma_1 und ma_2). Vergr. 20:1. *bm* Sphincter marsupii; *ml* Marsupialtaschenanlage.

Damit documentirt sich der Beginn einer neuen Phase in der Entwicklung des Beutels, über deren Bedeutung die nächstfolgenden Bj. No. 8—10, die ihrer Ausbildung nach nahe zusammengehören, in anschaulicher Weise Auskunft geben.

Ihrem äusseren Habitus nach unterschieden sich die 3 Thierchen von den vorhergehenden Bj. durch den Besitz aufgerichteter und nach hinten abstehender Ohrmuscheln, von den folgenden durch das Vorhandensein des rundlichen Saugmundes und das Fehlen von Vibrissen, die noch nicht aus ihren jetzt sehr deutlich warzenartig erhobenen Anlagen hervorgebrochen waren.

Der Beuteleingang hatte seine Form gegen früher nicht verändert. Bei dem Bj. No. 8 waren auch seine Dimensionen (Länge 0,6 mm, Breite 0,5 mm) nur unbedeutend gewachsen, während sie bei den Bj. No. 9 und 10 eine beträchtliche Zunahme (Länge und Breite ca. 1 mm) aufwiesen. Um so interessanter war der Anblick, den die Innenfläche der Marsupien darbot, nachdem sie durch Aufschneiden der ventralen Beutelwand der Betrachtung zugänglich gemacht worden war.

Bei dem Bj. No. 8 zeigte sich alsdann (Fig. 37), dass die äussere Beutelöffnung (zwischen *b* und *c*) in einen ca. 1,6 mm tiefen Blindsack (zwischen *a* und *b*) führte, dessen dorsaler, ca. 0,5 mm breiter Boden in seiner cranialen Hälfte annähernd eben war, während die caudale Hälfte zwei Paare schwacher, rundlicher, von tiefen Ringfurchen allseitig umzogener Erhebungen enthielt. Die Erhebungen liessen jeweils bei geeigneter Beleuchtung eine dunklere Partie in ihrem Zentrum erkennen. Die sie umgebenden Ringfurchen, deren Durchmesser ca. 0,5 mm betrug, stiessen sowohl in der Quere wie in der Längsrichtung mit einander zusammen und bildeten dabei jene mediane Rinne, die bereits bei dem Bj. No. 7 zu beobachten gewesen war.

Bei dem Bj. No. 9 wurde, um Schnitte von der intacten Beutelanlage herzustellen, von einer Totaluntersuchung abgesehen, zumal da in dem Bj. No. 10 ein fast gleichaltriges Object vorlag. Der bei diesem

erhobene Befund (Fig. 38) war dem eben beschriebenen sehr ähnlich. Der Beutelblindsack hatte sowohl an Breite (ca. 1 mm im vorderen Abschnitt) wie an Länge (2,25 mm) bedeutend zugenommen und war in seiner caudalen Hälfte wiederum mit zwei tiefen Ringfurchenpaaren ausgestattet, deren Inneres sich etwas vorwölbte. Die beiden cranialen Ringfurchen berührten sich aber nicht mehr gegenseitig, sondern waren durch eine ebene Hautstrecke von einander getrennt. Die einfache mediane Rinne am Beutelboden der vorhergehenden Bj. hatte daher jetzt Y-Form angenommen.

Nach den im Laufe dieser Arbeit bereits gewonnenen Erfahrungen bedarf es zur Deutung der Befunde, die hier in so klaren Bildern zu Tage treten, keiner langen Auseinandersetzungen: es handelt sich um nichts anderes als um die Marsupialtaschen, die sich jetzt im Umkreise der Mammaranlagen ausgebildet haben. Man braucht nur Fig. 37 und 38 mit den bei den Phalangeriden beobachteten Figg. 26 und 28 zu vergleichen, um von der Identität der Ringfurchen mit den Marsupialtaschen überzeugt zu sein. Die Mammaranlagen entspringen hier wie dort innerhalb der von den Marsupialtaschen umzogenen Erhebungen und geben sich dabei als kleine, je nach der Art des Lichteinfalles heller oder dunkler erscheinende Flecke kund.

Die Schnittuntersuchung lieferte eine volle Bestätigung dieser Deutung. Bei allen drei Bj. entsprachen den am ganzen Object beobachteten Ringfurchen bereits zum guten Theil ausgehöhlte, in die Cutis vorspringende Epidermiszapfen (Textfig. 50, 51 *mt*), wie sie so oft schon als Querschnitte der



Fig. 50.

Fig. 50. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 9 (66 mm). Querschnitt durch die Beutelanlage in der Höhe des caudalen Mammaranlagenpaares (*ma*₁). Vergr. 20:1. Die Beutelanlage wurde vor der Mikrotomirung nicht aufgeschnitten, die ihre Lichtuog erfüllenden Hornmassen konnten daher nicht herausfallen.



Fig. 51.

Fig. 51. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 10 (68 mm). Querschnitt durch die Beutelanlage in der Höhe des cranialen Mammaranlagenpaares (*ma*₂). Vergr. 20:1. *mt* Marsupialtaschenanlage.

Marsupialtaschen beschrieben wurden. Da der innerhalb der Beutelanlage in cranio-caudaler Richtung fortschreitende Verhornungsprocess die caudalen Marsupialtaschenanlagen später erreicht als die cranialen, waren erstere (Textfig. 50 *mt*) noch nicht so weit ausgehöhlt wie die letzteren (Textfig. 51 *mt*), die infolgedessen, wie bereits Fig. 38 lehrte, nicht mehr unmittelbar an einander grenzten. Die Mammaranlagen befanden sich noch immer auf dem kolbenförmigen Stadium (Kolbenlänge 0,45 mm), doch zeigte der Kolbengrund bei den Bj. No. 7—10 infolge localisirter Zellvermehrungsprocesse, die die in den nächsten Stadien einsetzende Sprossenbildung vorbereiten, bereits geringe Abweichungen von der fast genau kugelförmigen Gestalt, die er bei den vorhergehenden Bj. besessen hatte. Beachtenswerth ist sodann die aus Textfig. 50 ersichtliche Gestalt des Querschnittes durch die unverletzte Beutelanlage, aus der sich ergibt, dass beim Uebergang vom Stadium des flach ausgebreiteten, noch des Lumens entbehrenden Epithelstreifens (Textfig. 48, Schn. 28) zum ausgehöhlten Marsupium nicht bloss der dorsale Boden, sondern auch die ventrale, vordere Wand des Beutels eingefaltet wird. Es ist danach wahrscheinlich, dass auch die in Textfig. 49 und 51 abgebildeten Beutellumina im unberührten Zustande eine ähnliche Gestalt zeigten, die nur durch das Aufschneiden der Vorderwand des Marsupiums und das Auseinanderziehen der Schnittränder zum Zwecke der Totaluntersuchung verändert wurde und sich nachher bei den Repositionsversuchen vor der Mikrotomirung nicht richtig wiederherstellte.

Den zuletzt beschriebenen *Aepyprymnus*-Bj. reihten sich die *Macropus*-Bj. No. II und III an, sowohl nach dem äusseren Habitus wie hinsichtlich der Ausbildung des Mammarapparates. Ihre Beutelanlage

zeigte der Grösse der Thiere entsprechend etwas grössere Dimensionen. Die Länge ihres Beutelblindsackes betrug ca. 4,5 mm, seine grösste Breite etwas über 2 mm. Ganz am Grunde des Beutels fanden sich dicht hinter einander die beiden Mammaranlagenpaare, von äusserlich nicht sehr stark ausgeprägten Ringfurchen umgeben. Bei dem Bj. No. II war der Beutelboden noch flach ausgebreitet, bei dem Bj. No. III zeigte er dagegen bereits die mediane rinnenförmige Einfaltung.

Bei der Schnittuntersuchung ergab sich, dass die Mammaranlagen bei typisch kolbenförmiger Gestalt (Textfig. 52, Schn. I *ma*₂) die stattliche Länge von 0,5 mm erreichten und von relativ noch wenig ausgehöhlten Epidermiszapfen, den Querschnitten der Marsupialtaschen (*mt*), flankirt waren. Nach vorn zu setzten sich die cranialen Marsupialtaschen bei dem Bj. No. II bis in die Gegend des Beuteleinganges als solide Leisten (Schn. 72 * *) fort, während zugleich noch eine weitere mediane Leiste die bevorstehende rinnenförmige Einfaltung des Beutelbodens vorbereitete. Bei dem Bj. No. III waren diese Leisten, insbesondere die letztere, etwas weiter ausgehöhlt und im Zusammenhang damit der Querschnitt des Beutellumens in der gleichen Weise wie bei den *Aepyprymnus*-Bj. No. 7—10 verändert.

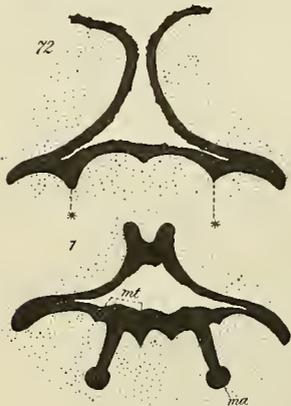


Fig. 52. *Thylogale eugenei* (*Macropus thetidis*), Bj. No. II (85 mm). Querschnitte durch den vorderen Beutelabschnitt und das craniale Mammaranlagenpaar (*ma*). Vergr. 20:1. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Schnitte ($\approx 10 \mu$) in der Serie an. *mt* Marsupialtaschenanlage.

Aus diesen Befunden erklären sich in einfacher Weise die Angaben REIN's (1882) über die Beutelverhältnisse eines etwas jüngeren *Macropus*-Bj., die mir zur Zeit der Abfassung meiner ersten Arbeit (1902 a), wo ich über entsprechende Stadien nicht verfügte, unverständlich geblieben waren.

Das von REIN untersuchte Bj. hatte eine Länge von 50 mm (mit einem Faden vom Schwanzansatz bis „zum vorragendsten Punkte des Kopfes“ gemessen). Die Anlage des Beutels zeigte sich bei ihm in Gestalt „einer seichten Vertiefung, welche etwa einen grossen Stecknadelkopf in sich aufnehmen konnte“. Haarbalg- oder Hautdrüsenanlagen waren noch nirgends ausgebildet. Dagegen fanden sich auf den Schnitten durch die Beutelanlage regelmässig vier solide Zapfen, welche die MALPIGHI'sche Schicht in die Tiefe schiebt. „Diese Zapfen übertreffen an Länge um das Dreifache die ganze Dicke des MALPIGHI'schen Netzes. Sie sind symmetrisch zu je einem Paare an die Seitenwände der Vertiefung, welche sonst an ihrem Grunde keinerlei Veränderungen zeigt, angeschlossen . . . und nehmen um so mehr an Höhe ab, je mehr man sich dem vorderen oder hinteren Ende der Vertiefung nähert.“ Mammaranlagen konnte REIN in seinen Schnitten nicht auffinden.

Während ich mich früher vergeblich fragte, welche Besonderheiten in der Entwicklung des Macropodiden-Mammarapparates die Ursache dafür sein könnte, dass so auffällige Bildungen, wie die Mammaranlagen, in so vorgeschrittenen Stadien dem Untersucher verborgen bleiben konnten, fällt jetzt die Beantwortung dieser Frage sehr leicht. REIN's *Macropus*-Bj., das seiner Grösse nach zwischen den Bj. No. I und II meiner Tabelle stand, dürfte eine Beutelanlage besessen haben, wie sie etwa das *Aepyprymnus*-Bj. No. 5 (Textfig. 47) zeigte. Wenn REIN hier zum Zweck der Mikrotomirung die Bauchhaut nur so weit excidirte, als die Beuteleinsenkung äusserlich sichtbar war, so konnte er freilich in seiner Schnittserie die Mammaranlagen vergeblich suchen, die sich erst eine ganze Strecke weit caudalwärts vom Hinterende der Beutelumwallung finden (vgl. das oben S. 658 Anm. 1 Gesagte). Was er dagegen beobachtete, ergibt sich ohne weiteres aus Schnitt 72 der Textfig. 52 mit seinen 5 soliden Zapfen, von denen 4 „zu je

einem Paare an die Seitenwände der Vertiefung . . . angeschlossen“ sind. Die mediane Leiste war bei dem REIN'schen Bj. jedenfalls noch nicht ausgebildet, weil bei der Jugend des Thierchens die Einfaltung des Beutelbodens noch nicht bevorstand.

Die zuletzt besprochenen *Aepyprymnus*- und *Macropus*-Bj. lehren also, dass auch bei den känguruhartigen Beutlern, wie bei allen übrigen untersuchten Beutelthieren, die Marsupialtaschen activ in den Process der Beutelbildung eingreifen. Sie zeigen dabei die typische Gestalt, wenn auch ihr Auftreten dem äusseren Anscheine nach wesentlich später erfolgt, als sonst üblich. Thatsächlich liegt jedoch auch in dieser Beziehung kein principieller Unterschied vor. Was sich relativ spät documentirt, ist lediglich die äussere Sichtbarkeit der Marsupialtaschen; ihre Anlage erfolgt jedoch bereits in viel früheren Stadien. Wenn ich bisher nicht darauf eingegangen bin, so geschah es nur, um die Darstellung der bei den Macropodiden besonders verwickelten Verhältnisse der Beutelbildung etwas zu vereinfachen. Ein kurzer Rückblick auf die vorher betrachteten Bj. lässt aber das Versäumte rasch nachholen.

Gehen wir von den Verhältnissen bei den Bj. 9 und 10 (Textfig. 50 und 51) aus rückwärts, so lehrt ein Blick auf Textfig. 49, dass die charakteristischen Anlagen der Marsupialtaschen bereits bei dem Bj. No. 7 als solide Bildungen vorhanden sind (Schn. 1, 43 *mt*). Das Gleiche gilt auch für die Bj. No. 6, 5 und 3, bei denen immer einzelne der abgebildeten Schnitte (Textfig. 48, Schn. 28; Textfig. 47, Schn. 1; Textfig. 45, Schn. 1) die Marsupialtaschenanlagen (*mt*) zur Anschauung bringen. Damit sind wir aber bereits bei Stadien angelangt, in denen auch bei den übrigen Beutelthieren die Marsupialtaschen aufzutreten pflegen. Auch bei dem Bj. No. 4 sind die Marsupialtaschenanlagen deutlich zu erkennen. Die Schnittbilder verdienen hier noch besonderes Interesse, weil sie (Fig. 79a) den Anschein erwecken können, als ob der ganze, von der Oberhaut sich ablösende Epithelstreifen mit den unter einander in Contact getretenen soliden Marsupialtaschenanlagen identisch sei, ihnen also seine Entstehung verdanke. Aus dieser Annahme würde sich dann weiterhin als Consequenz die Herleitung des ganzen Macropodidenbeutels von den Marsupialtaschen ergeben.

Dies kann jedoch nicht zutreffen, wie aus der einfachen Thatsache folgt, dass die Marsupialtaschen dort, wo ihre sichere Abgrenzung von dem Epithelstreifen möglich ist — bei den Bj. No. 7—10 —, eben nicht das Gesamtgebiet der Beuteleinsenkung repräsentiren (Textfig. 49—51). Auch die Befunde bei den Bj. No. 1 (Textfig. 46) und 2 (Textfig. 44) sind damit nicht zu vereinigen. Wohl aber lässt sich selbst bei vorsichtigster Ausdeutung der Befunde behaupten, dass die Marsupialtaschen schon in sehr frühen Stadien in Verbindung mit dem Epithelstreifen auftreten. Wenn dieser Epithelstreifen nur die Anlage des unpaaren Beutels herbeizuführen hätte, würde sein von Anfang an so auffällig symmetrischer Bau nur schwer verständlich sein. Diese Schwierigkeit fällt jedoch weg, wenn man sich vorstellt, dass die paarigen Marsupialtaschenanlagen sofort nach ihrer Entstehung Anschluss an den etwa gleichzeitig auftretenden Epithelstreifen gewinnen und mitsammt den zugehörigen Mammaranlagen längs der durch ihn vorgezeichneten Bahn in die Tiefe der Cutis sinken. Diese innige Verbindung der Marsupialtaschenanlagen mit dem Epithelstreifen macht es in den ersten Stadien schwierig, wenn nicht unmöglich, sie von letzterem abzugrenzen. Es muss daher unentschieden bleiben, wie weit sie mit den Epidermiszapfen, die bei den Bj. No. 1 und 2 (Textfig. 43, 44) in der Umgebung der Mammaranlagen zu beobachten waren, in Verbindung gebracht werden dürfen.

Aus dem Gesagten folgt also, dass der Beutel der Macropodiden nicht allein aus den Marsupialtaschen hervorgeht, sondern dass bei seiner Genese noch ein zweiter Factor eine Rolle spielt, jener Epithelstreifen, der die Verlagerung der Marsupialtaschen in die Cutis vermittelt und ihnen hier ein grösseres

Gebiet zur Entfaltung erschliesst, als es an der freien Bauchoberfläche verfügbar gewesen wäre. So eigenartig die Bilder auch erscheinen, in denen dieser Verlagerungsprocess uns hier vor Augen tritt, etwas für die Marsupialier Unerhörtes bedeutet er deswegen nicht. Man vergegenwärtige sich nur den Verlauf der Beutelentwicklung bei den Perameliden oder Phalangeriden, um sofort zu erkennen, dass bereits bei ihnen principiell die gleichen Vorgänge zu beobachten waren. Allerdings vollzogen sie sich hier unter anderen Formen, die besonders bei den Phalangeriden das Wesen des Processes viel klarer und leichter verständlich hervortreten liessen.

Bei den Phalangeriden war es eine einfache, rinnenförmige Einfaltung des caudalen Bauchhautabschnittes, die den ganzen Complex der Mammar- und Marsupialtaschenanlagen allmählich von der freien Oberfläche des Abdomens in die Tiefe verlagerte. Bei den Macropodiden dagegen existirt um die Zeit, wo der Verlagerungsprocess beginnt, der caudale Bauchwandabschnitt noch gar nicht, die mächtige solide Epidermismasse (Textfig. 46, Schn. 1 ep), die seine Anlage bildet, kann sich aber unmöglich direct einfalten. Wenn daher die Verlagerung der Marsupialtaschen hier auf eine andere Weise bewerkstelligt wird, so ist das eine nothwendige Folge der allgemeinen ontogenetischen Situation.

Der Weg, der dabei eingeschlagen wird, ist gleichfalls entwicklungsgeschichtlich durchaus verständlich. Bekanntermaassen treten embryogenetisch nicht selten die Prozesse der Einfaltung und der soliden Einwucherung vicariirend für einander ein, man denke z. B. an die Bildung des Neuralrohres der Vertebraten. Auch unter den Organen des Mammarapparates selbst wurde Aehnliches bereits beobachtet: bezüglich der Marsupialtaschen, deren Bildungsmodus bei nahe verwandten Arten (s. das Kapitel über *Trichosurus*, S. 720) wechselt, indem sie bald als typische Ringtaschen entstehen, bald aus vollkommen soliden Anlagen sich entwickeln. Um so weniger befremdlich liegt also der Fall hier, wo obendrein die correlativen Formbedingungen, die den Wechsel im ontogenetischen Geschehen nothwendig machen, so offensichtlich zu Tage treten. Die Genese des Beutels der Macropodiden fällt also keineswegs aus dem Rahmen des bei den Marsupialiern üblichen Entwicklungsverlaufes heraus, sondern lässt sich ihm, wie genauere Analyse zeigt, zwanglos einfügen.

Die Frage, ob bei den Macropodiden die Marsupialtaschenbildung primär oder erst secundär nach der Entstehung des Epithelstreifens erfolgt, ist schwer zu entscheiden, weil, wie schon oben ausgeführt, gerade in den ersten Entwicklungsstadien (Bj. No. 1 und 2) sichere Kriterien zur Abgrenzung beider Bildungen gegen einander fehlen. Principielle Wichtigkeit kommt übrigens der Beantwortung dieser Frage nicht zu, wie daraus hervorgeht, dass sich bei den Phalangeriden beide Typen: primäres und secundäres Auftreten der Marsupialtaschen, bei Vertretern derselben Gattung (*Trichosurus*) neben einander finden. Sicher ist aber jedenfalls, dass der Epithelstreifen, einerlei ob seine Anlage der der Marsupialtaschen vorangeht oder nicht, bei der Herstellung des Marsupiums zuerst activ wird, und dass ihm zunächst die Bildung des Beuteleinganges und des Beutellumens in Rechnung zu stellen ist. Erst wesentlich später beginnen auch die Marsupialtaschen an der Ausgestaltung des Beutels theilzunehmen.

Mit den zuletzt besprochenen Stadien lenkt die Genese des Mammarapparates der Macropodiden wieder in bekanntere Bahnen ein, die eine bedeutend kürzere Darstellung der weiteren Entwicklungsvorgänge möglich machen. Auch werde ich nicht mehr die Befunde bei den auf einander folgenden Bj. einzeln beschreiben, sondern die Ausbildung der verschiedenen Organe des Mammarapparates (Beutel, Mammaranlagen und Milchdrüsen) fortlaufend durch die ganze Reihe der noch übrigen Bj. betrachten.

Was zunächst die *Aepyprymnus*-Bj. betrifft, so gehörten die Bj. No. 11 und 12 nach ihrem äusseren Habitus nahe zusammen. Die Vibrissen über und unter dem Auge, an der Schnauze und am Carpus

(BEDDARD 1902) waren eben zum Durchbruch gelangt, und die epitheliale Verklebung der seitlichen Mundränder begann sich zu lösen. Bei dem Bj. No. 13 hatte sowohl die Oeffnung der Mundspalte wie das Wachsthum der Schnurrhaare weitere Fortschritte gemacht, im Uebrigen war das Thierchen aber noch völlig nackt. Erst das Bj. No. 14 liess am Rumpf die Spuren eines eben hervorbrechenden Haarflaums erkennen, während am Kopf zugleich die Bildung der allerdings noch völlig mit einander verwachsenen Augenlider sich deutlicher ausprägte. Die Ränder des Mundspaltes waren in den seitlichen Winkeln noch immer auf eine ganz kurze Strecke mit einander verklebt. Bei dem Bj. No. 15 war auch hier die Verklebung geschwunden; seine Schnurrhaare erreichten eine Länge von etwa 1 cm, die sehr auffällig mit der Kürze des kaum weiter als bei dem vorhergehenden Bj. entwickelten Haarflaums am übrigen Rumpfe contrastirte. Das Bj. No. 16 endlich war am ganzen Körper mit einem leichten Pelz versehen, auch das Rhinarium zeigte jetzt die für *Aepyprymnus* charakteristische Ausbildung der Behaarung. Das Thierchen war wohl noch immer als blind zu bezeichnen, wenn auch die Lidspalte im nasalen Augenwinkel sich eben zu öffnen begann.

Die Bj. No. 11 und 12 besaßen ein Marsupium, das in seiner Gestalt (Fig. 39) noch ganz den Typus des Beutels der Bj. No. 8—10 (vgl. Fig. 37, 38) zeigte und nur in seinen Dimensionen erheblich vergrößert war. Der Beutelblindsack erreichte eine Länge von über 3 mm, die mediane, rinnenförmige Einfaltung des Beutelbodens erstreckte sich jetzt durch die ganze Länge des Marsupiums. Die Marsupialtaschen an seinem Grunde waren bei beiden Bj. wohl entwickelt, ihr Inneres deutlich vorgewölbt; der Gipfel der Vorwölbungen liess inmitten einer leichten Depression die Ursprungsstelle der Mammaranlagen erkennen. Die cranialen Marsupialtaschen waren, wie bei dem Bj. No. 10, eine ganze Strecke weit von einander entfernt, aber auch die caudalen grenzten nicht mehr unmittelbar an einander. Die Form des Querschnittes in der Höhe des caudalen Mammaranlagenpaares dürfte Textfig. 53 (S. 748) trotz des Einschnittes in der ventralen Beutelwand ungefähr richtig zur Darstellung bringen. Wie tief der Beutelblindsack jetzt bereits in die Cutis eingebettet ist, geht daraus hervor, dass auf dem Schnitt, der in Textfig. 53 der Raumerparniss halber nur partiell wiedergegeben ist, die nicht mitabgebildete Bauchoberhaut etwa 1,5 mm Abstand von den durch die Sternchen (* *) gekennzeichneten Punkten besitzt, was also in der Figur mit ihrer 20-fachen Vergrößerung einer Entfernung von 3 cm entsprechen würde. Wie die Figur des weiteren lehrt, hat die Aushöhlung der seitlichen Abschnitte der Beutelanlage noch immer nicht ganz ihren Abschluss gefunden.

Wesentlich anders gestaltete sich der Anblick, den das Marsupium des Bj. No. 13 darbot. Die Tiefe seines Beutelblindsackes erreichte jetzt nahezu 4 mm, hatte also eine erhebliche, wenn auch im Verhältniss zum Wachsthum des ganzen Thieres nicht übermässige Steigerung erfahren. Beträchtlich über das aus den allgemeinen Grössenproportionen sich ergebende Maass hinaus hatte dagegen die Grösse des Beutellumens zugenommen, wie sich nach Aufschneiden der Ventralwand des Marsupiums herausstellte. Bei dem Vergleich der Fig. 39 und 40, ist allerdings zu beachten, dass bei dem Bj. No. 13 die Ränder des die ventrale Beutelwand spaltenden Schnittes (Fig. 40 * *) zur Klarlegung des Beutellinneren etwas energischer auseinandergezogen wurden als bei dem Bj. No. 11 (Fig. 39 * *).

Nichtsdestoweniger ist der Unterschied in der Geräumigkeit beider Beutel frappant. Dort (Fig. 39) erfüllen die Marsupialtaschen fast den ganzen Grund des Beutels, hier (Fig. 40) dagegen nehmen sie nur einen relativ kleinen Bezirk im medialen Abschnitt des Beutelgrundes zu beiden Seiten der ihn durchfurchenden Einfaltung ein, während sich die Beutelfläche jederseits lateral weit ausdehnt. Die Ringfurchen der Marsupialtaschen, die bei dem Bj. No. 11 noch ringsum, und besonders seitlich, gut ausgeprägt waren, sind jetzt flach und in ihren lateralen Abschnitten bereits zum Theil verstrichen. Auch aus den in gleicher

Vergößerung gezeichneten Querschnitten in Textfig. 53 (Bj. No. 11) und Textfig. 54 (Bj. No. 13) ergibt sich der gewaltige Grössenzuwachs des Beutellumens.

Sehr interessant ist nun, was sich als Ursache dieses auffälligen excentrischen Wachstums herausstellt. Aufklärung hierüber liefert ein Vergleich der Textfigg. 49—51 und 53—54, der erkennen lässt, dass fast die ganze Vergrößerung des Areals der Beutelfläche dem Wachstum der lateralen Abschnitte der Marsupialtaschenumwallung zuzuschreiben ist, während das Innere der Marsupialtaschen selbst (*mt*) und ihre medialen Wandabschnitte nur wenig an Grösse zugenommen haben. Damit stellt sich wiederum eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten der übrigen Beutelthiere heraus, wo gleichfalls die laterale Umwallung der Marsupialtaschen sich fast durchweg durch besonders starkes Wachstum auszeichnet, sei es, dass sie die Beutelfalten direct herstellt oder doch an ihrer Bildung mitbetheiligt ist. Bei den Macropodiden können die Marsupialtaschen in Folge ihrer Versenkung in die Tiefe sich an der Herstellung der äusseren Beutelumwallung nicht betheiligen. Um so intensiver ist dafür der Antheil, den die lateralen Abschnitte ihrer Umwallung an der Ausgestaltung der Beutellinnenfläche nehmen.



Fig. 53.

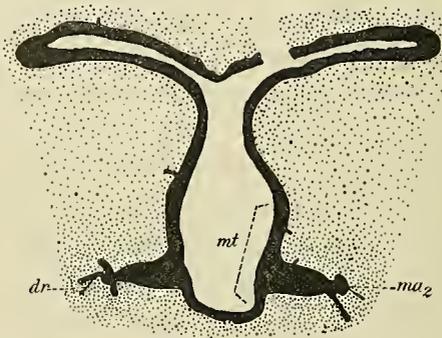


Fig. 54.

Fig. 53. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 11 (80 mm). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des caudalen Mammaranlagenpaares (*ma*₁). Vergr. 20:1. *dr* Secundärspross (Milchdrüsenanlage).

Fig. 54. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 13 (94 mm). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des cranialen Mammaranlagenpaares (*ma*₂). Vergr. 20:1. *dr* Milchdrüsenanlage; *mt* Marsupialtasche.

Bei dem Bj. No. 13 hat der Beutel im Wesentlichen seine definitive Gestalt erreicht, die Bj. No. 14 bis 16 zeigen daher nur den weiteren Fortgang der gleichen Prozesse, die dort wirksam waren, unter allmählicher Zunahme der Dimensionen des Beutels. Bei dem Bj. No. 14 (Fig. 41) betrug die Tiefe des Beutelblindsackes etwa 5 mm, bei den Bj. No. 15 (Fig. 42) und 16 dagegen bereits 10 und 12 mm. Von den Marsupialtaschen fanden sich bei dem Bj. No. 14 noch deutliche Reste. Sie besaßen jene auffällige Hufeisengestalt, die ich schon mehrfach, zuerst (1902a) von *Didelphys marsupialis*, als charakteristisch für die verstreichenden Marsupialtaschen beschrieben hatte. Bei den Bj. No. 15 und 16 waren in der Umgebung der Mammaranlagen nur noch einzelne Runzeln vorhanden, die wahrscheinlich, wie Fig. 42 lehrt, auf Marsupialtaschenreste zurückzuführen sind.

Für die Mammaranlagen hatte, wie schon oben constatirt, bei dem Bj. No. 10 das Ende des kolbenförmigen Stadiums begonnen. Kleine Auftreibungen des Kolbengrundes bildeten hier die ersten Anzeichen jener Sprossbildungsprozesse, die in den folgenden Stadien die Entwicklung der Milchdrüsen herbeiführen. Noch früher, bei dem Bj. No. 6 (Fig. 80 *), hatten sich bereits die Anlagen von Verhornungscentren für jede

der Mammaranlagen ausgebildet, die, gleichfalls nunmehr in Action tretend, ihre allmähliche Umwandlung in Zitzentaschen besorgen. Wie der Beutel, so erlangen auch die Zitzentaschen hier unter allen Marsupialiern die stärkste Entfaltung. Es ist deshalb wohl kein blosser Zufall, dass ihre Existenz gerade beim Känguruh entdeckt wurde (MORGAN 1833a).

Die Vorgänge, die sich bei diesen Processen abspielen, zeigen in allen wesentlichen Punkten den typischen, in dieser Arbeit bereits mehrfach besprochenen Verlauf. Ich begnüge mich daher damit, den Befund in den einzelnen Stadien nur kurz zu registriren, ohne auf die histogenetischen Details genauer einzugehen.

Bei den Bj. No. 11, 12 und 13 waren die Mammaranlagen noch völlig solid, wengleich ihre Ursprungsstellen sich in den Photogrammen der Figg. 39 und 40 so deutlich herausheben, dass man den Eindruck gewinnt, als befänden sie sich bereits ziemlich weit auf dem Wege der Aushöhlung. Thatsächlich war jedoch bei allen dreien nur ein relativ kleiner Hornpfropf ausgebildet, der eine kurze Strecke weit in den Hals der Mammaranlagen hineinragte (Textfig. 53 *ma*₁, 54 *ma*₂). Den Mammaranlagen selbst war auf günstig ausgefallenen Schnitten (Textfig. 53 *ma*₁) die ursprüngliche Kolbengestalt noch deutlich anzusehen. Zumeist jedoch lieferten sie Bilder von unregelmässigem Umriss, infolge der mit zunehmender Grösse (Kolbenlänge in den vorliegenden Stadien ca. 6 mm) aufgetretenen Krümmungen des Kolbenhalses, die genaue Längsschnitte nicht mehr zuließen. Daneben wurde ihr Aussehen auch durch den Process der Sprossbildung selbstverständlich stark verändert.

Bei den Bj. No. 11 und 12 waren an jeder der Mammaranlagen 6 Primärsprossen (Textfig. 53) aufgetreten, die etwa dem Durchmesser des Kolbengrundes (0,2 mm) an Länge gleichkamen. In Gestalt und Grösse stimmten sie vollkommen mit den Haaranlagen der Bauchhaut überein, deren erste Knospen bei dem Bj. No. 7 (Textfig. 49, Schn. 1) zu bemerken gewesen waren. Viel weniger weit entwickelt waren dagegen die Haaranlagen, die sich in der übrigen Haut des Marsupiums eben zu bilden begannen und noch so spärlich waren, dass immer nur auf etwa je einem Dutzend Schnitte eine von ihnen angetroffen wurde. Von den Primärsprossen trug jeder an seiner dem Centrum der Mammaranlagen zugekehrten Seite einen bei dem Bj. No. 11 (Textfig. 53 *dr*) noch winzig kleinen, bei dem Bj. No. 12 in Folge überaus schnellen Wachstums bereits etwa die halbe Länge des primären, erreichenden secundären Spross. Bei dem Bj. No. 13 waren die Secundärsprossen (Textfig. 54 *dr*) fast ebenso lang als die Primärsprossen, die ihrerseits kräftig herangewachsen und den Haaranlagen der Bauchhaut an Stärke deutlich überlegen waren. Zugleich zeigten die Secundärsprossen an ihren freien Enden bereits die ersten Ansätze zu di- und trichotomischer Verzweigung. Tertiäre Sprossen waren noch nicht zu bemerken. Dagegen waren jetzt auch an den Seitenwänden der Mammaranlagen die ersten Haarsprossen aufgetreten. Die Haaranlagen der Beutelhaut waren zahlreicher geworden und beträchtlich gewachsen.

Das rasche Wachsthum, durch das sich die Primär- und Secundärsprossbildungen auszeichnen, führte bei dem Bj. No. 14 zu einem eigenartigen Contrast gegenüber den in ihrer Entwicklung weniger schnell fortschreitenden Mammaranlagen. Diese waren (Textfig. 55, S. 750) immer noch völlig solid, wenn auch in ihrem Innern bis zu drei Vierteln ihrer jetzt ca. 0,8 mm betragenden Länge verhornt. Nur nach dem Beutellumen zu war ein wenig von den verhornten Massen zur Ausstossung gelangt und damit der Beginn der Aushöhlung eingeleitet. Gewaltige Fortschritte hatten dagegen die Sprossbildungen am Grunde der Mammaranlagen gemacht. In die soliden und noch nicht einmal der Verhornung anheimgefallenen Epithelmassen, die ihn ausfüllten, ragten 6 mächtige Haare hinein (Textfig. 55 *ha*), deren Bälge sich tief in das Mammastroma einsenkten. An jedem der Haare mündete — aus dem Secundärspross hervor-

gegangen — ein langer, grösstentheils bereits kanalisirter Milchdrüsen Schlauch (*dr*), dessen freie verzweigte Enden, noch über die eigentliche Areolarzone hinausragend, in das inzwischen zur Ausbildung gelangte subcutane Fettgewebe eintauchten. Ausserdem trug jedes der Haare noch ein Paar tertiärer Sprossen (*ta*), die histologisch bereits als Talgdrüsen characterisirt waren.

Den Mammarhaaren dem Grade ihrer Ausbildung nach am nächsten standen die Haarbildungen, die von den Seitenwänden der Mammaranlagen und von der Beutelhaut aus ihren Ursprung nahmen, wenn es auch bei dem Bj. No. 14 noch keine von ihnen zur Erzeugung des Haarschaftes gebracht hatte. Noch weiter

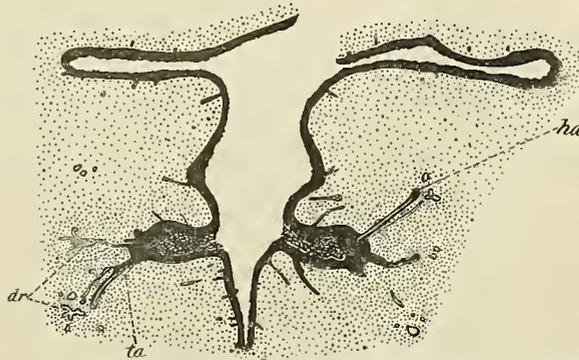


Fig. 55. *Aepyprymnus rufescens*, Bj. No. 14 (117 mm). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des caudalen Mammaranlagenpaares. Vergr. 20:1. *dr* Milchdrüsen sprossen; *ha* Mammarhaar; *ta* Talgdrüsenanlage.

in ihrer Entwicklung zurück waren die Haarkeime der freien Bauchoberfläche, obwohl ihre erste Anlage gleichzeitig, wenn nicht sogar noch etwas früher erfolgt war, als die der Mammarhaare. Die an der Ventralseite zur Ausbildung gelangenden Haare entwickeln sich also bei *Aepyprymnus* in um so rascherem Tempo, je näher sie dem Grunde der Mammaranlagen liegen. Genau das Gleiche ist, wie ich schon in meiner ersten Arbeit (1902 a, p. 285) beschrieben habe, bei *Macropus* der Fall.

Erst bei den Bj. No. 15 (Fig. 42) und 16 fanden sich Zitzentaschen, 1,2—1,5 mm tiefe Gruben, die nur noch lose Brocken schmutzig-bräunlicher Hornsubstanzmassen enthielten. Bei dem Bj. No. 15 war die Aushöhlung noch nicht ganz bis zum Grunde des ursprünglichen Kolbens vorgedrungen, und die Mammarhaare daher noch nicht zum Durchbruch gelangt. Bei dem Bj. No. 16 lag dagegen auch der Boden der Zitzentasche mitsamt den dort ausmündenden 6 Mammarhaaren (*ha*) frei zu Tage. Der in Fig. 81 abgebildete, etwas schräge Querschnitt durch den Zitzentaschengrund veranschaulicht zugleich auch die bedeutende Entfaltung der Milchdrüsenanlagen (*dr*).

Bei den *Macropus*-Bj. No. IV bis XI verläuft die Entwicklung im Grossen und Ganzen ebenso wie bei den älteren *Aepyprymnus*-Bj. Ich kann daher auf eine nähere Beschreibung um so eher verzichten, als drei von ihnen (No. IV, VII und XI) bereits in meiner ersten Arbeit (1902 a) ausführlich besprochen sind. Nur das Verhältniss der *Macropus*-Bj. zu den correspondirenden Stadien von *Aepyprymnus* soll kurz skizzirt werden.

Die Bj. No. IV und V entsprachen nach der Ausbildung ihrer noch sprossenlosen Mammaranlagen (siehe BRESSLAU 1902 a, Taf. XI, Fig. 20) etwa dem *Aepyprymnus*-Bj. No. 10 (Textfig. 51). Die Gestalt des Beutellumens auf Querschnitten durch die caudale Hälfte des Marsupiums erinnerte jedoch wegen der sehr stark ausgeprägten Einfaltung des Beutelbodens an die bei den Bj. No. 11 und 12 zu beobachtenden Bilder (Textfig. 53). Bei dem Bj. No. V waren die Ringfurchen der Marsupialtaschen zwar erkennbar, aber nur schwach ausgeprägt; bei dem Bj. No. IV, das ich vor 10 Jahren, wo mir die makroskopische Sichtbarkeit der Marsupialtaschen noch unbekannt war, untersuchte, dürfte ich damals ihr Vorhandensein übersehen haben.

Auch bei dem Bj. No. VI und VII zeigte sich, dass die Marsupialtaschen bei *Macropus* makroskopisch weniger deutlich hervortreten als bei *Aepyprymnus*, dass sie aber nichtsdestoweniger vorhanden sind. Zum Beweise diene der in Textfig. 56 nach Fig. 22 meiner früheren Arbeit (1902 a, Taf. XI) reproducirte Querschnitt

durch das intacte Marsupium des Bj. No. VII. Während ich seiner Zeit geneigt war, die mit $x x$ bezeichneten Falten auf die Marsupialtaschen zu beziehen, wissen wir jetzt, dass sie den seitlichen Abschnitten des ursprünglichen Epithelstreifens entsprechen (vgl. Textfig. 52, Schn. 1), dass dagegen der Bereich des Marsupialtascheninneren (mt) wesentlich enger ist. Im Uebrigen deckt sich das Bild (Textfig. 56) im Wesentlichen mit dem Querschnitt der Textfig. 54, nur dass bei dem *Aepyprymnus*-Bj. No. 13 die Gegend des cranialen (ma_2), hier dagegen die des caudalen Mammaranlagenpaares (ma_1) getroffen, und die Rinne am Beutelboden daher wesentlich schmaler ist.

Als Zwischenstadium zwischen dem bei den *Aepyprymnus*-Bj. No. 13 und 14 beobachteten Verhalten stellten sich die Mammaranlagen des *Macropus*-Bj. No. VIII (Textfig. 57) dar, dessen Beutelinneses fast genau das in Fig. 41 abgebildete Aussehen hatte. Der Verhornungsprocess war in den Mammaranlagen erst etwa bis zur Hälfte ihrer Länge vorgedrungen, die etwa 1 mm betrug. Die Primärsprossen stellten typische Haaranlagen (ha) dar, die nicht nur langen Secundärsprossen (dr), sondern auch einer histologisch bereits unterscheidbaren Tertiärsprossengeneration (ta) den Ursprung gegeben hatten, als Anlage der Talgdrüsen, mit denen die späteren Mammarhaare ausgestattet sind.

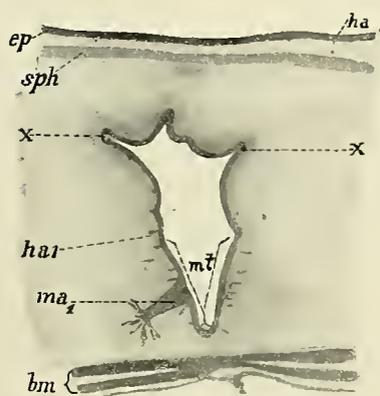


Fig. 56.



Fig. 57.

Fig. 56. *Macropus* spec., Bj. No. VII (146 mm). Querschnitt durch Bauchwand und Beutel in der Höhe der rechten caudalen Mammaranlage (ma_1). Vergr. 6:1. bm Bauchmuskulatur; ep Oberhaut; ha Haaranlage der Bauchhaut; ha_1 Haaranlage der Beutelhaut; mt Marsupialtasche; sph Sphincter marsupii; xx siehe Text.

Fig. 57. *Thylogale eugenei* (*Macropus thetidis*), Bj. No. VIII (148 mm). Schnitt durch eine Mammaranlage mit Primär- (ha), Secundär- (dr) und Tertiärsprossen (ta). Vergr. 20:1.

Ueber die Bj. No. IX, X und XI ist besonders Bemerkenswerthes nicht zu berichten, da sie hinsichtlich der Ausbildung des Beutels und der Mammaranlagen völlig mit den *Aepyprymnus*-Bj. No. 14—16 übereinstimmten. Nur die Zahl der Mammarhaare, die, wie der früher von mir abgebildete Längsschnitt (1902a, Taf. XI, Fig. 23) veranschaulicht, am Boden der Zitzentaschen auf einer kleinen papillenartigen Erhebung ausmündeten, war beträchtlich grösser (ca. 15 bei dem Bj. No. XI). Ueberall war (s. oben S. 750) die für die Macropodiden charakteristische Erscheinung zu constatiren, dass die Mammarhaare sich sowohl rascher wie stärker entwickeln als die übrigen Haare der Beutel- und Bauchhaut.

Während bei den Phalangeriden und Phascolarctiden die Mammaranlagen in der Regel nicht allzuange auf dem Zitzentaschenstadium verharren, sondern relativ frühzeitig, noch vor Abschluss des Beutel- lebens, die definitiven Zitzen aus sich hervorgehen lassen, bleiben sie bei den Macropodiden verhältniss- mässig lange Zeit auf dem von den Bj. No. 16 und XI erreichten Zustande stehen. Ich konnte mich davon selbst bei einem etwa halbwüchsigen Weibchen von *Petrogala penicillata* (GRAY) aus dem Besitze des Strass-

burger Instituts überzeugen konnte. Das Beutellinnere des eine Rumpflänge von ca. 34 cm besitzenden Thieres zeigte, von den veränderten Dimensionen und der besonders in der Umgebung der Zitzentaschen reichlich entwickelten Behaarung abgesehen, noch immer das gleiche Bild wie Fig. 42.

Wie lange dieses Zitzentaschenstadium dauert, ist nicht genau bekannt. Nach SELENKA (1892) soll bei der Känguruhrattenart *Bettongia (Hypsiprymnus) cuniculus* OGILBY sich der Beutel einige Wochen vor Eintritt der Brunst um das Doppelte oder Dreifache vergrössern und zugleich die Eversion der Zitzen erfolgen. Nach MORGAN (1833 a, b) dagegen soll das craniale Zitzenpaar schon beim jungfräulichen Weibchen hervortreten können, während das caudale Paar erst beim Herannahen der Lactationsperiode zur Ausbildung gelangt.

MORGAN theilt ferner mit, dass die neugeborenen Jungen immer nur an einer der beiden unteren Zitzen angesaugt gefunden werden, und erklärt daher die beiden oberen Zitzen für „apparently supernumerary and useless“ (1833 b, p. 462). Von einer Functionsunfähigkeit der oberen Zitzen kann indessen keine Rede sein, wie vielfache Mittheilungen in der Literatur (z. B. OWEN 1834, Taf. VII, Fig. 5) beweisen. Ich selbst konnte gleichfalls das Gegentheil an zwei ausgeschnittenen Beuteln von *Macropus rufus* DESM. beobachten, die ich mit dem SEMON'schen Material zur Untersuchung erhielt. Beide Marsupien bargen Junge, und zwar das grössere von ihnen (A) das winzige Bj. No. I, das in dem ca. 430 ccm fassenden Innenraum fast verschwand, während das kleinere Marsupium (B) mit einem Innenraum von ca. 160 ccm durch ein stark zusammengekrümmtes, männliches Bj. von etwa 160 mm Rückenlänge fast ausgefüllt wurde. Im Beutel B massen die linke Zitze des cranialen und die rechte Zitze des caudalen Paares beide über 30 mm, während die beiden anderen Zitzen nur eine Länge von 8 mm (cranial rechts) bzw. 12 mm (caudal links) erreichten. Mindestens die beiden langen Zitzen, und damit auch eine dem cranialen Paare angehörige, waren also in Function. Im Marsupium A waren zwar die beiden caudalen Zitzen weitaus die längsten (links 17 mm, rechts 48 mm), zugleich aber so dick, dass sie unmöglich in dem winzigen Saugmaul des Bj. No. I, das leider nicht mehr an seiner Zitze hing, sondern frei im Beutel lag, Platz gehabt haben konnten. Dagegen zeigte die linke Zitze des cranialen Paares (12 mm lang) jenen charakteristischen verjüngten und der Mundöffnung des Jungen angepassten Endabschnitt, den schon MORGAN (1833a, Taf. 3, Fig. 5), allerdings von einer caudalen Zitze, abgebildet hat. Sie war es also, die vermuthlich zur Anheftung des Jungen diente. Immerhin finde ich auch bei HECK (1897, p. 676) die ausdrückliche Angabe, dass sich das neugeborene Känguruhjunge an einer der unteren Zitzen ansaugt. Vielleicht verhalten sich die zahlreichen *Macropus*-Arten in dieser Beziehung etwas verschieden, so dass bei einzelnen wirklich eine gewisse physiologische Minderwerthigkeit des cranialen Zitzenpaares zu constatiren ist.

MORGAN's in jedem Falle zu weitgehender Versuch, die vorderen Zitzen der Känguruhs als überzählige, functionsunfähige Bildungen zu deuten, rührt zum Theil wohl daher, dass ihm die Frage, wie Thiere, die in jedem Wurf ausnahmslos nur ein einziges Junges zur Welt bringen, vier Zitzen besitzen können, ernsthafte Schwierigkeiten bereitete. MORGAN selbst vermuthete schliesslich, dass bei den frei in Herden lebenden Känguruhs ab und zu sich auch noch das Kind einer anderen Mutter in den Beutel eines säugenden Weibchens verirre. Thatsächlich aber liegen die Verhältnisse viel weniger romantisch, wie schon OWEN gezeigt hat: die lange Ernährung des Känguruhjungen durch die Mutter bringt es mit sich, dass es den mütterlichen Nahrungsquell auch dann noch aufsucht und an den freien (nach HECK oberen) Zitzen saugt, wenn bereits das Junge des nächsten Wurfes geboren ist. Auf diese Weise wird also die Uniparität für die Milchdrüsen und Zitzen praktisch bedeutungslos gemacht; ja sie werden vielleicht nicht nur ebenso stark, sondern sogar noch stärker beansprucht, als wenn sie für zwei Junge eines Wurfes zu sorgen hätten.

Ueber die Ausbildung des Mammarapparates im männlichen Geschlecht und seine Beziehungen zur Anlage des Scrotums und zum Descensus testicularum.

Hinsichtlich der Ausbildung des Mammarapparates im männlichen Geschlecht besteht ein auffälliger Unterschied zwischen den Marsupialiern und allen übrigen Säugethieren. Bei den Monotremen und Placentaliern sind die Männchen stets mit Organen des Milchdrüsenapparates ausgestattet, wenn auch der Grad der Entwicklung, zu dem diese Bildungen gelangen, innerhalb weiter Grenzen — vom kümmerlichen Rudiment an bis zum fast functionsfähigen Zustande — schwankt. Bei den Männchen der Beuteltiere, zumal der australischen Formen, wird man dagegen meist vergeblich nach irgend welchen Spuren des Mammarapparates suchen.

Allerdings kennt die Literatur seit langem Ausnahmen von dieser Regel; die Zahl der Fälle, in denen auch bei den Männchen der verschiedensten Beuteltierarten bald Marsupialrudimente, bald Zitzen oder Milchdrüsenreste zur Beobachtung gelangt sein sollen, ist sogar ziemlich gross. Viele von ihnen sind indessen, wie schon LECHE (1897, p. 976) hervorgehoben hat, „mehr als zweifelhaft“. Zur Begründung dieses Urtheils möchte ich im Folgenden über einige Erfahrungen an dem von mir bearbeiteten grossen Marsupialiermaterial, das auch etwa 200 Beuteljunge und ausgewachsene Individuen männlichen Geschlechtes umfasste, berichten. Ich hebe aber ausdrücklich hervor, dass es sich nur um gelegentliche Beobachtungen handelt, deren Publication in erster Linie bezweckt, zu einer systematischen Untersuchung dieser interessanten Verhältnisse anzuregen.

Ich stelle zunächst die mir bekannt gewordenen Mittheilungen aus der Literatur kurz zusammen. Weit-aus die meisten von ihnen betreffen Beuteljunge oder ganz jugendliche Exemplare. Auf erwachsene Thiere bezieht sich meines Wissens, von einer weiter unten zu erwähnenden Angabe LAURENT's (1837) abgesehen, nur die kurze Notiz OWEN's (1847, p. 328; 1868, p. 771), wonach die Männchen von *Thylacinus* ein rudimentäres Marsupium besitzen sollen „in the form of a broad triangular depression or shallow inverted fold of the abdominal integument, from the middle of which the peduncle of the scrotum is continued“. In neuerer Zeit hat BEDDARD (1891) diese Beobachtung bestätigt und durch eine nicht gerade gut gelungene Figur ergänzt. Danach ist das Scrotum des erwachsenen *Thylacinus*-Männchens von einem Felde nackter Haut umgeben, das im Vergleich zu dem umgebenden behaarten Integument etwas eingesenkt ist, und zwar vorn etwas tiefer als hinten.

Beutelreste ganz ähnlicher Art hat sodann KATZ (1882) von einer grösseren Anzahl jugendlicher Individuen verschiedener Arten beschrieben. Bei *Dasyurus viverrinus*, *Trichosurus vulpecula*, *Petaurus breviceps* und *Perameles nasuta* fand er eine mehr oder weniger „regelmässige und scharf hervortretende, durch eine Faltung der Haut bewirkte Vertiefung, welche aus ihrer Mitte den breiten und kurzen Stiel des Scrotum hervorgehen liess“, bei *Acrobates pygmaeus* zwei seitliche, longitudinale Hautfalten, die das Scrotum zwischen sich schlossen. Zitzenreste waren neben diesen angeblichen Beutelresten in keinem Falle zu bemerken. Erwachsene Männchen zeigten auch die letzteren nicht mehr.

Beutelrudimente mit Zitzen kennt man dagegen von den Didelphyiden. Die ersten Angaben hierüber stammen von LAURENT (1837), der bei 3 männlichen Bj. von *Did. marsupialis*, in der gleichen Lage wie beim Weibchen, einen flachen halbovalen Beutel mit 2 Zitzen beobachtete. Auch bei einem erwachsenen Männchen fand er ein von einer fast kreisförmigen Hautfalte umrandetes Beutelfeld, das 5 Zitzen trug. 3 halbwüchsige Männchen besaßen dagegen keinen Beutel, wohl aber 6 bis 9 mehr oder weniger deutliche Zitzen, die etwas weniger regelmässig angeordnet waren als beim Weibchen. Aehnliche Beobachtungen

wurden sodann von GEGENBAUR (1876) und KATZ (1882) angestellt. Auch KLAATSCH (1890, p. 638) sah bei männlichen *Didelphys* „das schwache, aber bis in die Einzelheiten getreue Abbild des Beutels mit seinen Zitzen“. In neuerer Zeit hat sodann VAN DEN BROEK (1907, p. 311, Fig. 2) die Anlage eines Marsupiums mit 5 darin enthaltenen Zitzen (2 Paare und dahinter eine fünfte unpaare Mammaranlage) bei einem männlichen Opossum-Bj. beschrieben und abgebildet.

Als Milchdrüsenrest deutete endlich KATZ eine leistenartige Verdickung der Epidermis, die er bei einem 4 cm langen *Perameles*-Bj. jederseits am Grunde der erwähnten, das Scrotum umziehenden vermeintlichen Marsupialfalte fand, wenn er auch die Möglichkeit einer rein localen Wucherung nicht ausschliessen konnte. Eine andere Art Milchdrüsenrest sollte nach WEBER (1898) möglicherweise das von ihm bei jugendlichen und erwachsenen *Phascalomys*-Männchen entdeckte, jederseits unter der Haut der Leistengegend gelegene Corpus inguinale darstellen, und zwar hauptsächlich deswegen, weil es in ähnlicher Weise von Fasern des Musc. cremaster bestrichen wird, wie die Milchdrüsen der Weibchen von den Fasern des homologen Compressor mammae. Die lymphoide Natur des Inguinalkörpers glaubte WEBER nicht als Hinderniss für seine Vorstellung ansehen zu sollen; vielmehr hielt er es für denkbar, dass die Milchdrüse bei ihrer Rückbildung durch Umwandlung ihrer bindegewebigen Theile zu einer Lymphdrüse transformirt wurde.

Aus der ganzen Reihe dieser Angaben sind nun lediglich diejenigen zutreffend, die sich auf die Didelphyiden beziehen. Hier findet mit einer gewissen Regelmässigkeit die Anlage von Theilen des Mammarapparates statt, die besonders bei *Didelphys marsupialis* nicht selten zu charakteristischer Ausbildung gelangen. So zeigen z. B. Fig. 3 und 4 der Taf. XXXVII (nach bei 2,5-facher Vergrösserung aufgenommenen Photographen) die hintere Bauchhälfte zweier jedenfalls dem gleichen Wurf angehöriger Opossum-Bj., die ich unter der Bezeichnung *Didelphys azarae* (Rio Grande do Sul) aus der Zoologischen Staatssammlung in München erhielt. Das eine der beiden Geschwister, deren Rückenlänge 97 mm betrug, ein Weibchen (Fig. 3), enthält in seinem Beutel II (5—1—5) Zitzenanlagen in typischer Anordnung. Das andere (Fig. 4), an seinem Scrotum als Männchen erkennbar, besitzt an der dem Beutel des Weibchens entsprechenden Stelle des Abdomens ein leicht eingesenktes, von schwachen Hautfalten umrandetes Feld, mit 3 (1—1—1) Zitzenanlagen in seinem Inneren. Bei beiden Individuen beträgt der Abstand der mittleren unpaaren Zitzenanlagen vom After übereinstimmend 1 cm¹⁾, wie denn überhaupt ein Blick auf die beiden Figuren genügt, um die Identität dieser Anlagen hier und dort sicherzustellen. Der scheinbare Unterschied im äusseren Aspect der Zitzenanlagen, die bei dem Männchen (Fig. 4) nicht so stark vorgewölbt wie beim Weibchen (Fig. 3), dafür aber in ihrem Inneren ausgehöhlt erscheinen, rührt daher, dass bei ersterem an der fraglichen Stelle des Abdomens infolge unzureichender Conservirung die Epidermis vollständig wegmacerirt war, und daher die Cutis selbst frei lag. Die Löcher in der Cutis entsprechen also den bis auf geringe, erst bei der Schnittuntersuchung nachweisbare Reste ausgefallenen kolbenförmigen Mammaranlagen.

Befunde dieser Art sind nun nach meinen Beobachtungen bei männlichen *Didelphys*-Individuen um so häufiger anzutreffen, je jüngere Thiere man vornimmt. So zeigte sich bei der mikroskopischen Untersuchung zweier männlicher *Didelphys aurita*-Bj. von 21,5 mm Rückenlänge, Geschwister zu den auf S. 664 dieser Arbeit erwähnten Weibchen, dass alle beide mit Mammaranlagen ausgestattet waren²⁾. Bei dem einen der winzigen Thierchen waren zwei Mammaranlagen vorhanden, die rechts und links vom Nabel

1) Der Abstand der mittleren Anlage vom oberen Ansatz des Scrotums beträgt bei dem Männchen 4 mm.

2) Ich möchte daher vermuthen, dass bei allen Embryonen von *Didelphys*, auch bei den männlichen, Primäranlagen zur Ausbildung gelangen, und dass es vielleicht auch überall zur ersten Sonderung der Mammaranlagen aus den Primäranlagen kommt. In dieser Vermuthung bestärkt mich die ausdrückliche Angabe SELENKAS (1887, p. 110), dass alle Embryonen von 7⁹/₁₆ Tagen, Männchen wie Weibchen, deutliche „Zitzen“, d. h. also Mammaranlagen in Gestalt von Milchhügeln erkennen lassen.

gelegen waren; bei dem anderen fand sich ein Paar Mammaranlagen etwas caudal vom Nabel, und davor in Nabelhöhe auf der einen Seite noch eine dritte. Verglichen mit dem bei den Weibchen beobachteten Befunde (Taf. XXXVII, Fig. 2), dürfte es sich also um das dritte oder vierte Mammaranlagenpaar gehandelt haben, ähnlich wie bei dem in Fig. 4 abgebildeten Männchen, dessen laterale Mammaranlagen wohl auch auf das dritte Paar des zugehörigen Weibchens (Fig. 3) zu beziehen sind¹⁾. Histologisch zeigten die Mammaranlagen der 21,5 mm-Männchen genau das in Fig. 44 *ma*₃ (Taf. XLI/XLII) vom Weibchen dargestellte Verhalten. Centrale Anlagen waren nicht ausgebildet.

In Stadien von 40–80 mm Rückenlänge, wo im weiblichen Geschlecht die Anlagen des Mammarapparates bereits makroskopisch sichtbar sind, erweist sich bei äusserer Inspection etwa jedes zweite bis vierte männliche Individuum damit ausgestattet. Doch halte ich es für wahrscheinlich, dass sich bei umfassenderer mikroskopischer Untersuchung, als ich sie vorgenommen habe, noch eine bedeutend grössere Häufigkeit herausstellen wird. In weiter vorgerückten Stadien wird der Procentsatz männlicher Thiere mit makroskopisch gut entwickelten Mammarorganen immer seltener, so dass solche bei erwachsenen Individuen wohl nur ganz selten anzutreffen sind.

Häufiger kommen dagegen vielleicht ganz unscheinbare Reste von Mammaranlagen vor. Zu dieser Annahme veranlasst mich der Umstand, dass ich bei einem erwachsenen Männchen von *Didelphys marsupialis* nach sorgfältigem Suchen in der in Frage kommenden Gegend des Abdomens, die nichts von einem Marsupialfeld erkennen liess, ein Paar kleiner Warzen fand, deren Sitznatur auf Schnitten sichergestellt werden konnte.

Die Entwicklung der Anlagen des Mammarapparates scheint anfangs bei den männlichen Beuteltaschen den gleichen Gang zu gehen wie bei den Weibchen. So ergab die mikroskopische Untersuchung von 7 Bj. verschiedener Grösse (40–127 mm Rückenlänge), die ähnlich wie das in Fig. 4 abgebildete Männchen schon äusserlich den Besitz von 2–5 Zitzenanlagen und zum Theil auch von Beutelfalten erkennen liessen, dass ihre Mammaranlagen (Textfig. 58 *ma*) typisch kolbenförmige Gestalt zeigten und in den Stadien, wo bei gleich grossen Weibchen die Marsupialtaschenanlagen aufzutreten pflegen, ebenfalls von den für diese charakteristischen Epidermisringlamellen (*mt*) umgeben waren. Nicht anders als im weiblichen Geschlecht wird auch hier durch die Aushöhlung dieser Marsupialtaschenanlagen die Entstehung der Beutelfalten herbeigeführt. Doch ist dabei zu bedenken, dass bei den Männchen immer nur die vorderen Marsupialtaschenpaare angelegt werden, während die caudalen Paare, die im weiblichen Geschlecht bei der Herstellung des Marsupiums gerade die Hauptrolle spielen (s. oben S. 660 und Fig. 1), fehlen. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn bei den Männchen schliesslich nach dem Verstreichen der Marsupialtaschen nur mehr oder minder kümmerliche Andeutungen von Beutelfalten vorhanden sind.

Männchen aus anderen Gattungen der Didelphyiden sind meines Wissens bisher in dieser Hinsicht nicht untersucht worden²⁾. Ich möchte jedoch annehmen, dass hier im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse vorliegen wie im Genus *Didelphys*, d. h. dass auch hier im männlichen Geschlecht die für die Weibchen typischen Organe des Mammarapparates mit einer gewissen Regelmässigkeit wenigstens zur Anlage gelangen. Beobachtungen hierüber konnte ich nur an ein paar Bj. von *Marmosa murina* aus dem



Fig. 58. *Didelphys marsupialis* ♂ Bj. (59 mm). Querschnitt durch die Bauchhaut in der Gegend der Mammaranlagen (*ma*). Vergr. 40:1. *ha* Haaranlage, *mt* Marsupialtaschenanlage.

1) Vgl. dazu auch KATZ (1882, p. 635).

2) Das von KATZ (1882, p. 634) beschriebene, mit zwei Zitzenanlagen ausgestattete männliche Bj. von *Did. murina* (?) kommt wegen seiner fraglichen Artzugehörigkeit nicht in Betracht.

Britischen Museum anstellen, die bei 2 männlichen Exemplaren zu einem positiven Resultat führten. Das eine von ihnen, ein winziges Thierchen von 24,5 mm Rückenlänge, liess nach der Zerlegung in Schnitte ein Paar etwa in Nabelhöhe gelegener, eben in das kolbenförmige Stadium eingetretener Mammaranlagen erkennen. Bei dem anderen Exemplar, das bei einer Rückenlänge von 60 mm bereits leicht behaart war, ergab schon die äussere Inspection das Vorhandensein von mindestens 2 Zitzenanlagen. Ob noch eine dritte Anlage ausgebildet war, liess sich nicht mit Sicherheit feststellen, da von einer mikroskopischen Untersuchung des Stückes abgesehen wurde.

Während durch die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen die über den Mammarapparat männlicher Didelphyiden in der Literatur bisher vorliegenden Daten bestätigt und sogar erweitert werden konnten, führt die Prüfung der auf die Männchen der australischen Formen bezüglichen Angaben zu einem durchaus negativen Resultat. Und zwar gilt dies sowohl betreffs dessen, was über vermeintliche Milchdrüsenreste, wie für das, was über scheinbare Beutelfalten dieser Formen berichtet ist.

Was zunächst die WEBER'sche Deutung des Corpus inguinale als Milchdrüsenrest betrifft, so hat bereits vor kurzem VAN DEN BROEK (1907, p. 390, 1910, p. 354, 465) nachgewiesen, dass dieser Körper nicht nur beim Wombat, sondern auch bei zahlreichen anderen Marsupialiern (*Didelphys*, *Dasyurus*, *Phascologale*, *Sminthopsis*, *Phascolarctos*, *Macropus*) vorhanden ist, und zwar nicht nur im männlichen, sondern auch im weiblichen Geschlecht, und dass er auch hier bisweilen (*Dasyurus*, *Sminthopsis*) von einzelnen Faserbündeln des M. cremaster (Compressor mammae) bestrichen wird. Damit entfällt also jede Möglichkeit, in ihm das Rudiment einer transformirten Milchdrüse zu erblicken. Vielmehr bildet er, wie VAN DEN BROEK feststellte, das Pendant zu einer zweiten Lymphdrüse, die sich bei allen mit Inguinalkörpern ausgestatteten Beutlern an der entsprechenden Stelle des Ansatzes der vorderen Extremität findet, was dafür spricht, die beiden Lymphdrüsenpaare mit den Gl. inguinales und axillares der menschlichen Anatomie zu vergleichen. Ich kann mich VAN DEN BROEK um so eher anschliessen, als ich den auf das Corpus inguinale bezüglichen Theil seiner Angaben in zahlreichen meiner Präparate bestätigt sehe¹⁾, besonders bei den Dasyuriden, wo die gleichen Schnitte durch das Abdomen weiblicher Bj. in bestimmten Stadien regelmässig sowohl die Anlagen des Mammarapparates wie des Inguinalkörpers zeigen. Die oft sehr deutlich zu constatirenden Beziehungen des M. cremaster zum Inguinalkörper haben sich ohne jeden Zweifel erst secundär herausgebildet.

Nicht besser als mit dem Inguinalkörper steht es mit den von KATZ bei *Perameles* beschriebenen angeblichen Milchdrüsenresten. Für diesen Vergleich fehlt überhaupt jede morphologische Grundlage, da es Milchdrüsenanlagen von leistenartiger Gestalt bei den Marsupialiern nicht giebt, die Milchdrüsen vielmehr am Grunde der kolbenförmigen Mammaranlagen im Anschluss an primär auftretende Haaranlagen entstehen. Die von KATZ beobachteten Epidermislamellen am Grunde der das Scrotum umziehenden Hautfalten können daher nichts anderes vorstellen als noch nicht ausgehöhlte Abschnitte dieser Hautfalten selbst, deren Natur wir später (s. S. 760/761) noch genauer kennen lernen werden. Dass KATZ sie trotzdem auf Milchdrüsenreste zu beziehen suchte, ist nur daraus zu verstehen, dass er bereits in den zugehörigen Hautfalten Theile des Mammarapparates, nämlich Beutelfaltenrudimente, erblickte.

Aber auch diese letztere Annahme ist unhaltbar, wie sich aus zwei durchschlagenden Gründen ergibt, die schon WINGE (1893, p. 110) namhaft gemacht hat. Einmal finden sich ähnliche Falten auch bei jugendlichen Männchen solcher Marsupialierarten (z. B. *Marmosa cinerea*), deren Weibchen keine Spur eines Beutels besitzen und auch ursprünglich wohl nie einen Beutel besessen haben.

1) Allerdings ist der Inguinalkörper, der zumeist lateral von den Querschnitten der die Marsupialgegend versorgenden grossen Blutgefässe (vgl. z. B. Taf. XLI/XLII, Fig. 50g) gelegen ist, in meinen Abbildungen der Raumersparniss wegen meist nicht mitgezeichnet. Nur in Fig. 65 (Taf. XLIII/XLIV) ist links unten noch ein kleines Stück des Inguinalkörpers zur Darstellung gelangt.

Zweitens nimmt — entgegen der auch von KLAATSCH (1890) und noch soeben erst von VAN DEN BROEK (1910, p. 434) wiederholten Angabe KATZ's — das Scrotum keineswegs die gleiche Stelle des Abdomens ein wie das Marsupium, sondern ist durchweg etwas weiter caudalwärts gelegen als der Beutel gleichaltriger Weibchen. Diese Regel gilt nach den Beobachtungen an meinem grossen Vergleichsmaterial anscheinend ganz allgemein, selbst bei den Formen, wo sich das Scrotum relativ hoch am Abdomen oder umgekehrt das Marsupium ziemlich nahe dem Schwanzende findet. Belege dafür liefern bereits die von LAURENT (1837, Taf. XXII, Fig. 2, 4) gegebenen Zeichnungen zweier gleichaltrigen *Didelphys*-Bj. (♂ u. ♀) oder bezüglich der australischen Beutler die von KATZ (1882, Taf. XXXVIII, Fig. 1—4) abgebildeten Bj. von *Acrobates pygmaeus* (♂ u. ♀ von gleicher Grösse). Auch KLAATSCH's Figuren (1890, Taf. XXII, Fig. 10, 11) zweier *Phascolumys*-Bj., die gerade die Correspondenz der Lage von Scrotum und Marsupium erläutern sollen, zeigen letzteres etwas weiter oralwärts gelegen als die Scrotalanlage, zumal wenn man bedenkt, dass die Figur des ♂ Bj. bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet wurde als die des ♀! Vollends klar ergibt sich diese topographische Verschiedenheit aus den Photogrammen der oben besprochenen beiden *Didelphys*-Geschwister (Taf. XXXVII, Fig. 3, 4), von denen das Männchen (Fig. 4) ausser den echten Zitzen- und Beutelresten obendrein auch noch die vermeintlichen, das Scrotum umschliessenden Beutelfaltenrudimente KATZ's erkennen lässt.

Können somit diese Hautfalten unmöglich als Reste eines von den Weibchen auf die Männchen vererbten Marsupiums angesehen werden, so gilt das Gleiche natürlich auch für das angebliche Beutlerudiment, mit dem nach OWEN und BEDDARD die erwachsenen *Thylacinus*-Männchen ausgestattet sein sollen. Auch hier handelt es sich lediglich um circumscrotale Hautfalten, die nur beim Beutlerwolf anscheinend länger erhalten bleiben als gewöhnlich.

Von den in der Literatur bisher vorliegenden Mittheilungen über die Ausbildung von Organen des Milchdrüsenapparates bei Männchen der australischen Beutler hält also keine einzige der Kritik Stand. Es erhebt sich daher die Frage, ob bei diesen Formen etwas Derartiges überhaupt vorkommt, oder ob ein vollkommen scharfer Gegensatz zu den amerikanischen Didelphyiden besteht, bei denen Bildungen des Mammarapparates im männlichen Geschlecht relativ häufig, ja vielleicht regelmässig angelegt werden. Die Antwort auf diese Frage lieferte mir ein im Besitze des Britischen Museums befindliches Bj. von *Trichosurus vulpecula*, das THOMAS in seinem Marsupialierkatalog auf p. 189 unter 1 als „Foetus ♂ (about 60 millim. long)“ aufführt, und dessen genaue Rückenlänge 72 mm beträgt. Das Thierchen, das etwa mit den oben (S. 714) von mir beschriebenen weiblichen Bj. No. 1 und 2 gleichen Alters gewesen sein dürfte, wurde durch den Besitz eines typischen Scrotums als Männchen charakterisirt, wie Fig. 27 (Taf. XXXIX, nach einem von Mr. HERRING in zweifacher Vergrösserung für mich aufgenommenen Photogramm) erkennen lässt. Das Scrotum war auch hier von jenen Hautfalten umschlossen, die KATZ zu der fälschlichen Deutung als Marsupialfalten veranlasst hatten. Davor aber fand sich zu meiner grössten Ueberraschung eine vollkommen normal entwickelte, von dem Marsupium gleichaltriger Weibchen (Fig. 28a) nur durch etwas geringere Dimensionen unterschiedene Beutelanlage. Ob in ihrem Inneren ähnliche Marsupialtaschenanlagen ausgebildet waren, wie bei den Weibchen (Fig. 28b), wurde nicht festgestellt, da ich mich im Interesse der Schonung des kostbaren Stückes lediglich auf seine äussere Inspection beschränkte. Immerhin genügt aber schon der aus Fig. 27 sich ergebende Befund, um darzuthun, dass auch bei den Männchen¹⁾ australischer Beutlerthiere die Mammarorgane bisweilen, wenn auch sehr selten²⁾,

1) Es wäre höchstens noch in Betracht zu ziehen, dass hier etwa ein Fall von Hermaphroditismus vorläge. Mangels näherer Untersuchung des Bj. kann ich diese Möglichkeit natürlich nicht ausschliessen. Sie erscheint mir aber im höchsten Maasse unwahrscheinlich.

2) Kein einziges der sonst noch von mir untersuchten zahlreichen Männchen australischer Beutlerarten zeigte etwas Aehnliches.

zur Anlage kommen. Zugleich wird dadurch aufs neue ganz schlagend bewiesen, dass an eine Homologie der das Scrotum umziehenden Hautfalten mit dem Marsupium nicht zu denken ist, weder bei den Didelphyiden, noch bei den übrigen Marsupialiern.

Die hier mitgetheilten Befunde scheinen mir nun in ihrer Gesamtheit eine neue Stütze für die schon im I. Theile dieser Arbeit (1907, S. 513f.) entwickelte Anschauung zu liefern, dass der Mammarapparat ursprünglich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern zur Anlage gelangte, nicht aber, wie heute fast allgemein gelehrt wird¹⁾, nur bei den Weibchen entwickelt und von diesen durch „amphigone Vererbung“ auf die Männchen übertragen wurde. Wäre letzteres der Fall gewesen, so müsste man in der aufsteigenden Säugethierreihe eine allmählich immer vollkommener werdende und bei den Placentaliern ihren höchsten Grad erreichende Ausbildung des Mammarapparates der Männchen finden, eine Ansicht, der beispielsweise GEGENBAUR in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (Bd. I, 1898, p. 130) Ausdruck gegeben hat. Thatsächlich ist aber eher umgekehrt bei den niederen Formen eine gleichmässige Ausbildung des Mammarapparates in beiden Geschlechtern zu constatiren als bei den höheren. So erreichen die Mammarorgane der Männchen unter allen Säugethieren nur bei den Monotremen die gleiche Höhe morphologischer Entfaltung wie bei den Weibchen; ebenso werden sie unter den Beutelthieren nur bei den Didelphyiden, die, wie später gezeigt werden soll, zweifellos als die primitivsten Marsupialier zu gelten haben, einigermaassen vollständig angelegt, während sie bei den höheren Formen fast immer fehlen. Diesen Verhältnissen gegenüber versagt, wie mir scheint, die Hypothese der Uebertragung durch amphigone Vererbung vollständig. Dagegen werden sie verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass mit der ursprünglichen Anwesenheit von Brütorganen in beiden Geschlechtern, bei den Männchen ebenso gut wie bei den Weibchen, die Grundlage zur Entstehung des Mammarapparates gegeben war, dass aber schliesslich die Beschränkung des Säugegeschäftes auf die Weibchen ein Rudimentärwerden der männlichen Mammarorgane nach sich ziehen musste. Bei den Männchen der Monotremen macht sich dieser Rückbildungsprocess morphologisch noch nicht bemerkbar, da das Ausbleiben der Einsenkung des Bruttaschenfeldes lediglich eine physiologisch bedingte Erscheinung ist (s. Teil I, S. 514, Teil II, S. 645). Bei den Männchen der Ditremen dagegen findet sich der Mammarapparat durchweg nur noch in rudimentärer Gestalt. Da die Marsupialier und Placentaler aller Wahrscheinlichkeit nach von gemeinsamen Vorfahren abstammen, zeigen ihre Männchen ursprünglich das gleiche Verhalten, indem sie übereinstimmend mit Mammaranlagen- und Zitzenrudimenten ausgestattet sind²⁾. Weiterhin ist aber bei der divergenten Entwicklung beider Ordnungen auch die Ausbildung des Mammarapparates der Männchen hier und dort ihre besonderen Wege gegangen. So ist es bei den Männchen der höheren Marsupialierarten durch Fortdauer der regressiven Metamorphose allmählich zu sozusagen vollständigem Verschwinden der Mammarorgane gekommen³⁾. Bei den Placentalmännchen dagegen hat diese hochgradige Rückbildung nicht stattgefunden; ihr Mammarapparat stellt daher überall ein rudimentäres Abbild der weiblichen Organe dar, ein Verhältniss, das unter den Marsupialiern nur bei den Didelphyiden zu beobachten ist.

Es bleibt endlich noch einer eigenartigen Anschauung über die Umwandlung von Theilen des Mammarapparates im männlichen Geschlecht zu gedenken, die KLAATSCH (1890, p. 633f.) in seiner grossen Arbeit über

1) Vgl. z. B. BOAS, Lehrbuch der Zoologie, 6. Aufl., 1911, p. 82, Anm. 1.

2) Dazu kommen bei den Didelphyiden noch Marsupialtaschen- und Beutelrudimente; doch stellen sie im Vergleich zu den Mammaranlagen- und Zitzenrudimenten secundäre Vorkommnisse dar, entsprechend der später ausführlich zu begründenden Thatsache, dass Marsupialtaschen und Beutel erst innerhalb der Marsupialierordnung selbst entstanden sind und folglich die jüngsten Bildungen des Mammarapparates darstellen.

3) Möglicherweise wird sich aber bei Schnittuntersuchung von Embryonen oder sehr jungen männlichen Bj. australischer Species, die ich nur in beschränktem Maasse vorgenommen habe, herausstellen, dass hier und da wenigstens noch die Primäranlagen des Mammarapparates gebildet werden.

den Descensus testicularum unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Marsupialiern entwickelt hat. KLAATSCH geht von der schon oben besprochenen Annahme aus, dass der Hodensack der Beutelhieren in seiner Lage mit dem Marsupium der Beutelhieren übereinstimme¹⁾, und dass ferner die sogenannte Area scroti wegen ihrer reichen Ausstattung mit glatter Musculatur den äusserlich wahrnehmbaren Bezirk eines primitiven Mammarorganes (etwa vom Charakter des Drüsenfeldes der Monotremen) repräsentire. Aus dieser Uebertragung der Mammarorgane auf das männliche Geschlecht erkläre es sich, dass die gleiche Partie des M. transversus abdominis, die bei den Weibchen als Compressor mammae fungirt, sich bei den Männchen zum Cremaster differenzirte; zugleich habe die periodische Grössenzunahme des Milchdrüsenkörpers eine Einstülpung der Bauchmusculatur vorbereitet, die als erste Anlage des Conus inguinalis einen locus minoris resistentiae in der Bauchwand schuf und damit dem Hoden die Möglichkeit gab, die Bauchhöhle zu verlassen. Der Mammarapparat habe somit bei den männlichen Beutelhieren eine ganz andersartige „Verwerthung“ im Dienste des Descensus testicularum erfahren. Infolgedessen sei zunächst zu erwarten, „dass bei den über den Monotremen stehenden Mammalien sich keine Milchdrüsen und Zitzen im männlichen Geschlechte finden werden, die in ihrer Lage von Scrotum unabhängig sind“. Dies bestätige sich bei den australischen Beutelhieren, die nach KLAATSCH eine viel niedrigere Stufe einnehmen, als die amerikanischen Didelphyiden. In Bezug auf die bei den letzteren und bei den Placentaliern zu beobachtenden Verhältnisse schliesst KLAATSCH: treten trotzdem „bei den höheren Säugethieren Milchdrüsen im männlichen Geschlechte auf, so handelt es sich um eine zum zweiten Male erfolgte Uebertragung der Mammarorgane.“ Dies documentire sich, wenn auch nur erst schwach ausgeprägt, bei den Beutelratten und weiterhin ausgesprochener bei den Placentaliern.

Gegen diese Anschauungen sprechen, soweit sie den Mammarapparat betreffen, eine ganze Reihe von Gründen, die sich zum Theil unmittelbar aus dem bereits Erörterten ergeben. Zunächst ist schon oben festgestellt worden, dass die topographische Voraussetzung der KLAATSCH'schen Annahme nicht zutrifft, insofern als Scrotum und Marsupialfeld in ihrer Lage durchaus nicht übereinstimmen. Sodann lehrt das in Fig. 27 abgebildete *Trichosurus*-Bj., dass auch bei australischen Beutlern Männchen mit unabhängig vom Scrotum entwickeltem Mammarapparat vorkommen können. Endlich aber erscheint es mir, wie im allgemeinen Theil ausführlich auseinandergesetzt werden wird, unmöglich, die australischen Beutler ihrem Mammarapparat nach als die primitiveren Formen, die amerikanischen Didelphyiden dagegen als diejenigen Marsupialier anzusehen, „die in jeder Beziehung sich am weitesten vom Ursprünglichen entfernt haben“ (KLAATSCH 1890, p. 638). Die Annahme einer zweimaligen Uebertragung des Mammarapparates vom weiblichen Geschlecht auf das männliche innerhalb der Ordnung der Beutelhieren muss danach als gänzlich unhaltbar bezeichnet werden.

Diese Erwägungen richten sich jedoch nur gegen den Theil der KLAATSCH'schen Hypothese, der sich speciell mit dem Mammarapparat beschäftigt. Das, was KLAATSCH und im Anschluss an ihn Andere (vgl. WEBER 1898, 1904; GEGENBAUR 1901) über die Entstehung des Descensus testicularum ausgesagt haben, wird deshalb nicht unbedingt mitgetroffen. Es bleibt vielmehr nach wie vor eine gewisse Möglichkeit, Beziehungen zwischen Mammarapparat und Scrotum anzunehmen, an die sich die Vorstellungen jener Autoren über die Phylogenie des Descensus anknüpfen lassen. Ich möchte im Folgenden kurz andeuten, wie man sich diese Beziehungen etwa denken kann, bin mir aber völlig bewusst, dass viel umfassendere

1) Eine directe Homologie von Marsupium und Scrotum hatte, wenn auch mit gewissen Einschränkungen, H. DE BLAINVILLE (1818) angenommen, ohne aber, wie verständlich, mit dieser Ansicht Beifall zu finden (vgl. LAURENT 1837 und KATZ 1882). KATZ und KLAATSCH selbst lag eine so weitgehende Annahme wohl fern, wie schon WEBER (1898, p. 103) hervorgehoben hat.

Beobachtungen über die erste Anlage des Scrotums der Marsupialier, als sie mir zur Verfügung stehen, nöthig sind, um die vorgetragene Anschauung auf festen Boden zu stellen.

Die Entwicklung des Scrotums der Marsupialier scheint bisher noch nicht zum Gegenstand besonderer Untersuchungen gemacht worden zu sein. Bei KLAATSCH (1890, p. 620) finde ich nur die Angabe, dass die Scrotumanlage „durchweg eine subepidermoidale Anhäufung von lockerem Bindegewebe“ darstellt. Ebenso soll nach FRANKL (1900) und VAN DEN BROEK (1910, p. 434) die erste Anlage des Hodensackes in der Cutis vor sich gehen.

Demgegenüber haben nun meine Beobachtungen an sehr jugendlichen, männlichen Bj. verschiedener Species — *Didelphys*, *Marmosa*, *Sminthopsis*, *Phascologale*, *Perameles*, *Phascolarctos*, *Aepyprymnus*¹⁾ — ergeben, dass überall mindestens gleichzeitig mit der in der Cutis entstehenden Zellwucherung charakteristische Anlagen epidermoidaler Natur auftreten, die die Bildung des künftigen Hodensackes vorbereiten. In den allerjüngsten Stadien (*Phascologale*, *Perameles*) erscheinen sie als eigenthümliche, in die Cutis sich leistenartig vorwölbende Epidermiswucherungen, die seitlich am Abdomen etwa in Nabelhöhe beginnen und, caudalwärts stark convergirend, bis in die Inguinalgegend reichen. Ihre Lage am Abdomen entspricht etwa der Stelle, an der sich bei jüngeren Embryonen die Primäranlagen des Mammarapparates finden; doch stand mir kein Material zur Verfügung, um zu prüfen, ob zwischen beiden Bildungen wirklich ein Zusammenhang besteht. Bei etwas älteren Embryonen werden die Anlagen des Scrotums mehr und mehr medianwärts zusammengeschoben und zeigen schliesslich ein Verhalten, wie es Fig. 19 (Taf. XXXVIII) und Fig. 64 a—c (Taf. XLIII/XLIV) von einem *Phascolarctos*-Bj. abbilden. Bei dem Thierchen (Grösse s. unten Anm. 1) war äusserlich noch nichts von der Scrotalanlage wahrzunehmen; sein Geschlecht war daher nur daran zu erkennen, dass ihm die bei weiblichen Bj. gleichen Alters (No. 7 der Tabelle S. 704) bereits makroskopisch sichtbare, rinnenförmig eingesenkte Beutelanlage fehlte. Ein Totalpräparat der Haut der Inguinalregion zeigte indessen, dass die Scrotalanlage bereits vollkommen differenzirt war und von zwei dicht vor dem Genitalhöcker gelegenen, unmittelbar an einander stossenden Epidermisringlamellen gebildet wurde (Fig. 19), die auffällig an die Marsupialtaschenanlagen weiblicher Bj. (vgl. Fig. 1, 26) erinnerten, mit dem Unterschiede natürlich, dass sie keine Mammaranlagen in ihrem Inneren umschlossen. Auch bei der Schnittuntersuchung documentirte sich diese überraschende Aehnlichkeit mit den Marsupialtaschenanlagen, wie ein Vergleich der in Fig. 64 a—c abgebildeten Schnitte mit Schn. 98—110 der Textfig. 1 meiner ersten Arbeit (BRESSLAU 1902a) oder mit Schnitt b der Textfig. 1 dieser Abhandlung (S. 660) lehrt.

Scrotalanlagen in Gestalt solcher Epidermisringlamellen fanden sich nun auch bei allen übrigen von mir untersuchten Formen (*Didelphys*, *Marmosa*, *Sminthopsis*, *Aepyprymnus*); ebenso hat BEARD (1898, Taf. VI, Fig. 5) ganz Aehnliches von einem neugeborenen Bj. von *Trichosurus vulpecula* abgebildet²⁾. Auch VAN DEN BROEK's Querschnitt durch die Area scroti eines 19,6 mm langen *Dasyurus*-Bj. weist auf die Bildung von Epidermisringlamellen hin (1907, p. 321, Fig. 7). Es scheint dies also der allgemeine Typus der Scrotalanlage bei den Marsupialiern zu sein. Zu einer Vorwölbung des Hodensackes kommt es zumeist erst in späteren Stadien nach Aushöhlung der Epidermisringlamellen, die dabei gleichzeitig verstreichen. Erfolgt

1) Die Rückenlänge der untersuchten Exemplare betrug: *Didelphys marsupialis*: 21,5 mm (Coll. SEMON) und 32 mm (Zool. Inst. Strassburg); *Marmosa murina* 24,5 mm (British Museum); *Sminthopsis crassicaudata* 17 mm (Brit. Museum); *Phascologale spec.* 16 mm; *Phascolarctos cinereus* 45 mm; *Aepyprymnus rufescens* 34 mm, alle 3 Bj. aus der Coll. SEMON. — Bei dem *Perameles*-Embryo (Scheitelsteisslänge 12,25 cm; Schnittserie im Besitze von Prof. HILL) dürfte die Rückenlänge ca. 20—21 mm betragen haben.

2) Nach dem von BEARD abgebildeten Schnitt unterliegt es keinem Zweifel, dass es sich um die typische Scrotalanlage eines männlichen Bj. handelt, wenngleich der englische Forscher selbst darin „the foundations of a mammary apparatus“ erblickte (s. oben S. 715 Anm.).

das Verstreichen nicht sofort oder nur unvollständig, so resultiren aus den ausgehöhlten Epidermisringlamellen jene die Basis des Scrotums umziehenden Falten, die von KATZ und anderen Autoren als Beutelrudimente gedeutet worden waren.

Die weitere Entwicklung des Scrotums zu verfolgen, hat für uns kein Interesse. Dagegen ist es bei der grossen Aehnlichkeit seiner ersten Anlage mit den Marsupialtaschenanlagen naheliegend, an genetische Beziehungen beider Bildungen zu denken und die Frage aufzuwerfen, ob die KLAATSCH-WEBER'sche Hypothese über den Ursprung des Descensus testicularum etwa auf dieser Basis aufrecht erhalten werden kann.

Sowohl KLAATSCH wie WEBER gehen von der Annahme aus, dass der Besitz eines Paares inguinaler Mammarorgane bei den Marsupialier-Männchen die Vorbedingungen für die Ausbildung des Compressor mammae zum Cremaster sowie für den Descensus testicularum schuf. Zum Nachweis der einstmaligen Existenz solcher inguinaler Mammae konnten aber beide Autoren nur wenig überzeugende Argumente beibringen, so KLAATSCH den Hinweis auf die angebliche topographische Uebereinstimmung vom Hodensack und Marsupium, oder WEBER die Deutung des von ihm entdeckten Inguinalkörpers als vermeintliches Milchdrüsenrudiment. Demgegenüber lässt sich jetzt die Vorstellung, dass thatsächlich ein Paar inguinaler Mammae den Ausgangspunkt der Scrotalbildung abgegeben hat, wesentlich leichter begründen. Zunächst vereinfachen sich unsere Ueberlegungen dadurch bedeutend, dass wir nicht mehr nöthig haben, einen geschlossenen, in einem Beutel enthaltenen Complex von Zitzen und Milchdrüsen als den phylogenetisch gegebenen Typus des Mammarapparates der Marsupialier anzusehen, sondern annehmen dürfen¹⁾, dass die ursprünglichsten Marsupialier beutellos waren und eine Anzahl aus den Primärorganen hervorgegangener, von einander unabhängiger Mammae besaßen, die sich von der Inguinalgegend aus verschieden weit nach vorn erstreckten, so wie dies die beutellosen Formen unter den Didelphyiden noch heute erkennen lassen. Im Umkreise dieser Mammae entwickelten sich dann zunächst Marsupialtaschen und erst secundär durch Zusammenschluss der Marsupialtaschen der Beutel. Nehmen wir nun weiter an, dass bei den Männchen der Mammarapparat ursprünglich in ähnlicher Weise zur Ausbildung gelangte wie bei den Weibchen der beutellosen Formen, so ist es sehr wohl denkbar — viel leichter jedenfalls als bei der früheren Annahme eines einheitlichen, in einem Marsupium eingeschlossenen Mammarorgancomplexes —, dass hier die einzelnen Mammarorgane einem verschiedenen Geschick anheimfielen und mangels Inanspruchnahme im Dienste ihrer eigentlichen Function theils rudimentär wurden (alle cranialen Paare), theils eine neue Verwendung erfuhren (das am weitesten inguinal gelegene Paar). Von den morphologischen Einrichtungen, die mit den beiden inguinalen Mammae gegeben waren, blieben bei dem Functionswechsel erhalten: die Beziehungen des M. compressor mammae zu jener Stelle der Leistengegend und die Marsupialtaschen, die die ursprünglichen Mammaranlagen umgeben hatten. Letztere selbst wurden zurückgebildet, Zeichen ihrer ehemaligen Existenz erhielten sich aber, wie ich mit KLAATSCH annehmen möchte, in den Areae scroti mit ihrer eigenthümlichen Hautbeschaffenheit, und ferner in charakteristischen linsenförmigen Verdickungen der Epidermis, die sich im Centrum der Scrotalanlagen (vgl. Fig. 64 b, wo sie sehr deutlich zu erkennen sind) bisweilen finden und vielleicht directe Reste der rückgebildeten Mammaranlagen²⁾ darstellen. Aus den beiden inguinalen, ähnlich wie bei den Opossumweibchen (vgl. Fig. 1, Taf. XXXVII) unmittelbar an einander grenzenden Marsupialtaschen entwickelte sich sodann durch Prolaps unter dem Einfluss der veränderten Bedingungen, die das Schwinden der Mammaranlagen und folglich auch der Zitzen und Milchdrüsen,

1) Siehe hierzu die Ausführungen im allgemeinen Theil.

2) Auch in anderen Fällen sicherer Rückbildung von Mammaranlagen sehen wir ihre Rudimente nur das linsenförmige Stadium erreichen und dann verschwinden (vgl. Fig. 56a und S. 705/706).

sowie die Verlagerung der Hoden mit sich brachte, schliesslich das Scrotum, über dessen paarige Entstehung ja kein Zweifel herrschen kann, auch wenn es wie bei manchen Beutlern äusserlich vollkommen einheitlich erscheint.

Für die soeben entwickelte Anschauung spricht es ferner, dass die bei den *Didelphys*-Männchen zu beobachtenden Zitzen- und Beutelrudimente, wie schon oben (s. S. 775) auseinandergesetzt wurde, immer nur auf die cranialen Anlagen der Weibchen zu beziehen sind. Inguinal können ja keine Rudimente mehr auftreten, wenn die zugehörigen Anlagen im Scrotum aufgegangen sind. Dass die Lage der inguinalen Mammaranlagen bezw. der sie umgebenden Marsupialtaschen beim Weibchen nicht ganz mit der des Scrotums im männlichen Geschlecht übereinstimmt (vgl. Fig. 3 u. 4), spricht wohl nicht unbedingt gegen die Homologie beider Bildungen, da die Umwandlung der inguinalen Marsupialtaschen zum Scrotum sehr wohl von einer Lageverschiebung begleitet gewesen sein kann. Ebenso wenig möchte ich in dem Umstande, dass die Scrotalanlagen häufig früher auftreten als die Marsupialtaschenanlagen gleichaltriger Weibchen¹⁾, ein Hinderniss für ihre Ableitung aus den letzteren erblicken. Frühzeitige Beanspruchung der Organe — und das Scrotum tritt ja viel früher in Function als die Marsupialtaschen bezw. das Marsupium — führt bekanntlich sehr häufig zu einer Zurückverlegung ihrer Entwicklung in jüngere Stadien, als es dem eigentlichen stammesgeschichtlichen Hergang entsprechen würde. Auch die Thatsache endlich, dass bei dem von mir beobachteten Londoner *Trichosurus*-Männchen (Fig. 27) der Mammarapparat scheinbar ebenso vollständig ausgebildet ist wie bei den Weibchen der gleichen Gattung, liefert keinen Einwand dagegen. Wie später auseinandergesetzt werden wird, lässt sich sicher zeigen, dass die Zitzenzahl bei den weiblichen Phalangeriden eine Reduction erfahren hat²⁾. Es ist daher sehr wohl denkbar, dass hier jenes inguinale Mammaranlagen- und Marsupialtaschenpaar, aus dem sich das Scrotum der Männchen entwickelt, in dem Beutel der Weibchen gar nicht enthalten ist, und es ist folglich auch möglich, dass im männlichen Geschlecht gelegentlich ein vollständiges Marsupium zur Ausbildung gelangt.

Ueber die speciellen Verhältnisse, die mit der Verlagerung der Hoden in Zusammenhang stehen und nach KLAATSCH, WEBER u. A. bei der Entstehung des Descensus eine Rolle spielen sollen (Ausbildung eines Conus inguinalis, Cremastersack etc.), enthalte ich mich jedes Urtheils, da ich hierüber eigene Untersuchungen nicht angestellt habe. Zweck dieser Zeilen ist ja auch nicht eine Erörterung der Lehre vom Descensus testicularum. Vielmehr handelt es sich nur darum, festzustellen, welche Bedeutung meine Beobachtungen, die die bisherigen Anschauungen über den Mammarapparat der männlichen Beuteltiere und über die Anlage des Scrotums in mancher Beziehung modificiren, für die daran geknüpften Hypothesen über den Descensus besitzen. Hierzu ist nun zu sagen, dass der Grundgedanke dieser Hypothesen durch die neuen Feststellungen nicht nur nicht alterirt wird, sondern sogar eher neue Unterstützung zu finden scheint. Selbstverständlich — ich wiederhole den schon oben gemachten Vorbehalt — sind erst noch weitere, eingehendere Untersuchungen über die Entwicklung des Scrotums der Marsupialier und über die speciellen Verhältnisse beim Descensus testicularum abzuwarten, ehe sich hier die Kette der Beweisführung schliessen lassen wird. Ich mache aber darauf aufmerksam, dass in der SEMON'schen Sammlung ein reiches Material an vorzüglich conservirten männlichen Marsupialier-Bj. vorhanden ist, das ich so gut wie unberührt gelassen habe. Hoffentlich findet sich bald jemand, der an der Hand dieses Materials die Bearbeitung der interessanten Frage aufnimmt.

1) Dies ist z. B. bei *Phaseolaretos* der Fall; bei den weiblichen Bj., die mit dem untersuchten Männchen (Fig. 64a—c) gleichaltrig waren, hatte die Entwicklung der Marsupialtaschen noch nicht begonnen (vgl. Fig. 57).

2) Speciell bei *Trichosurus* ist diese Reduction sogar noch weiter gegangen als bei den übrigen Phalangeriden, indem hier die Zitzenzahl von 4 für gewöhnlich auf 2 herabgesetzt ist (vgl. auch S. 713).

II. Placentalia.

Material und Ziel der Untersuchung.

Wie schon in der Einleitung bemerkt, war für meine Untersuchungen an placentalen Säugethieren lediglich der Gesichtspunkt leitend, eine Anzahl strittiger oder bisher von der Forschung vernachlässigter Verhältnisse aufzuklären, die bei der Vergleichung des Mammarapparates der Marsupialier und Placentaler Schwierigkeiten bereiteten. Eine alle Einrichtungen dieses Organsystems bei möglichst vielen Formen umfassende Bearbeitung lag nicht in meiner Absicht, hätte auch schwerlich in den Rahmen dieses dem Studium des SEMON'schen Materials gewidmeten Sammelwerkes gehört. So berichten die folgenden Mittheilungen über eine Anzahl von Einzeluntersuchungen, die sich auf drei unter einander nicht in directem Zusammenhange stehende Fragen aus der speciellen Entwicklungsgeschichte des Placentaler-Mammarapparates beziehen.

1) Die erste Reihe von Untersuchungen beschäftigt sich mit der Entstehung der Zitzen bei verschiedenen Placentalerarten, insbesondere beim Maulwurf und bei den Mäusen und Ratten, weil hier Verhältnisse vorliegen, die ebenso sehr von denen der übrigen Placentaler abweichen, wie sie an die Zustände bei den Marsupialiern erinnern. Die Zitzen liegen nämlich bei den genannten Formen bis zum Eintritt der Lactation in Scheiden eingeschlossen, die den Zitzentaschen der erwachsenen Beutler in so hohem Maasse gleichen, dass GEGENBAUR (1876) und später KLAATSCH (1884) beide Bildungen unbedenklich für homolog erklärten. Ein solcher Schluss lag damals um so näher, als andere Taschenbildungen im Umkreise der Zitzen weder bei Beuteltieren noch bei Placentaliern bekannt waren. Dies änderte sich jedoch, als die Untersuchung der Beutelentwicklung bei *Didelphys* (BRESSLAU 1902a) zur Entdeckung der Marsupialtaschen und damit zu Befunden führte, die besser zu den spärlichen Angaben und Bildern von GEGENBAUR, KLAATSCH und REIN (1882)¹⁾ über die Entwicklung der Zitzenscheiden bei den Muriden zu stimmen schienen, als die bei der Entstehung der Marsupialierzitzentaschen zu beobachtenden Verhältnisse. Ich machte daher den Versuch, die Zitzenscheiden statt mit den Zitzentaschen mit den Marsupialtaschen zu homologisiren. Mancherlei Bedenken, die vornehmlich durch die Beschäftigung mit dem Milchlinienproblem (BRESSLAU 1902b) ausgelöst wurden, machten mich aber späterhin auch in diesem Urtheil wieder schwankend und liessen es mir fraglich erscheinen, ob in der Bildung dieser Zitzenscheiden überhaupt Beziehungen zu den Marsupialiern zum Ausdruck kämen. Zur Beseitigung dieser Unklarheiten war es daher nothwendig, erneut die Entwicklungsgeschichte zu befragen und die Genese der Zitzenscheiden selbst genauer festzustellen, als es bisher geschehen war.

Des Vergleichs halber wurde sodann auch die Zitzenentwicklung beim Dachs und beim Schaf einer Untersuchung unterzogen, also bei Vertretern der Carnivoren und Ruminantien, deren Zitzen nach GEGENBAUR und KLAATSCH zwei sowohl unter sich als auch von den Mäusezitzen vollkommen verschiedene Typen repräsentiren sollten. Ueber die Entstehung der Carnivorenzitze lagen ausser den Angaben von KLAATSCH (1884) und einigen kurzen Notizen von REIN (1882) und BROUHA (1905) Mittheilungen in der Literatur nicht vor, eine ergänzende Nachprüfung erschien daher durchaus angezeigt. Bei der Untersuchung

1) Nach REIN (1882, p. 489) z. B. sollen sich die Zitzenscheiden der Ratten und weissen Mäuse als solide Epidermiswucherungen anlegen, die die Mammaranlagen concentrisch umgeben und sich auf Schnitten „als leicht bogenförmig gekrümmte und mit den Concavitäten gegen einander gerichtete“ Epithelzapfen darstellen; vgl. auch die von mir (BRESSLAU 1902a, Textfig. 14, p. 311) copirten Figuren von GEGENBAUR und KLAATSCH.

am Schaf war für mich der Wunsch maassgebend, aus eigener Anschauung ein Urtheil über den so viel umstrittenen morphologischen Werth der Wiederkäuerzitze zu gewinnen. Zwar konnte eigentlich nach den übereinstimmenden Angaben von REIN (1882), CURTIS (1889), TOURNEUX (1892) und PROFÉ (1899) kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass der sogenannte Strichkanal der Wiederkäuerzitze lediglich einen besonders entfalteten Milchdrüsenausführungsgang darstellt, nicht aber das Homologon einer Zitzentasche, wie GEGENBAUR (1873) und KLAATSCH (1884) angenommen hatten. Da in der herrschenden Lehre jedoch die letztere Anschauung noch immer ihren Platz behauptet, konnte es nicht überflüssig erscheinen, auch hier neues Thatfachenmaterial zur endlichen Entscheidung der Streitfrage beizubringen.

2) Ganz andere Ueberlegungen führten mich dazu, ausser den Muriden noch eine zweite Nagerfamilie zur Untersuchung herauszuziehen. Sie knüpfen an einige Beobachtungen an, über die O. SCHULTZE (1893, p. 175) in seiner grundlegenden Arbeit über die Milchlinie berichtet. SCHULTZE fand nämlich, dass beim Eichhörnchen die Mammaranlagen nicht, wie sonst bei den Placentaliern üblich, in einfachen Längsreihen auftreten, sondern dass jederseits eine Doppelreihe von ihnen gebildet wird, aus der er auf das Vorhandensein einer doppelten Milchlinie in frühen Embryonalstadien schliessen zu können glaubte. Es musste daher für die Beurtheilung des phylogenetischen Werthes der Milchlinie von grosser Wichtigkeit sein, hier den wahren Sachverhalt kennen zu lernen, um so mehr, da PROFÉ (1899, p. 279) versucht hatte, die doppelte Anlage der Zitzenreihen beim Eichhörnchen den Verhältnissen bei jenen Beutlern an die Seite zu stellen, die sich, wie *Peramys henseli* (s. oben S. 671), gleichfalls durch den Besitz doppelter Zitzenreihen auszeichnen.

3) Auch zu der letzten Untersuchungsreihe gaben Bildungen Anlass, deren Beziehungen zu dem Mammarapparat der Marsupialier seit langem in verschiedenem Sinne discutirt worden waren: die Inguinaltaschen der Schafe, die von MALKMUS (1887) und PROFÉ (1899) als rudimentäre Beutelfalten, von KLAATSCH (1892) und GEGENBAUR (1898) als Mammar- oder Zitzentaschen, von SCHWALBE (1898) und WEBER (1904) dagegen als Bildungen sui generis gedeutet worden waren. Dass ihr Vergleich mit den Zitzentaschen der Marsupialier nicht durchführbar war, hatten die Untersuchungen von SCHWALBE und PROFÉ überzeugend nachgewiesen. Noch weiterer Prüfung schien mir dagegen die Frage nach dem Verhältniss der Inguinaltaschen zum Marsupium der Beutelhüthiere bedürftig, trotzdem sich auch BÖHM (1905, p. 288) neuerdings kurz in negativem Sinne dazu geäussert hatte. Zugleich konnten bei Gelegenheit dieser Untersuchung Beobachtungen über die Zitzenentwicklung angestellt werden, deren Ziel schon oben auseinandergesetzt wurde.

Das von mir bearbeitete Material an Maulwurf- und Muridenembryonen entstammt den Vorräthen des Zoologischen Instituts, für das ich es vor Jahren grossenteils selbst gesammelt und conservirt hatte. Einige Embryonalstadien von der Hausmaus stellte mir Kollege Prof. Dr. HUGO FUCHS freundlichst zur Verfügung. Der Zoologischen Sammlung unserer Universität verdanke ich eine Serie von Dachsembryonen, die mir werthvolle Dienste leistete. Die Untersuchungen am Eichhörnchen ermöglichte mir ein sehr reiches Embryonenmaterial, in dessen Besitz ich im März 1910 dank der thatkräftigen Unterstützung der Kais. Forstverwaltung von Elsass-Lothringen gelangte. Auf ihre Veranlassung hin erhielt ich in diesem Monat aus den verschiedensten Förstereien unseres Landes eine grosse Anzahl Eichhörnchenweibchen sofort nach dem Abschuss zugesandt, die mir, soweit sie trüchtig waren, über 80 meist sehr gut erhaltene Embryonen aller Stadien (bis zur Länge von 78 mm) lieferten. Die Schafembryonen wurden aus dem hiesigen Schlachthause bezogen.

Bei Mittheilung der einzelnen Untersuchungsergebnisse folge ich im Nachstehenden nicht der oben angegebenen Disposition, sondern bespreche die Befunde bei den verschiedenen Gattungen und Arten nach ihrer systematischen Zusammengehörigkeit.

Insectivora.

Gattung *Talpa*.

Wer etwa erwartet, sich aus der Literatur zuverlässig über die Zahl und Anordnung der Zitzen beim Maulwurf (*Talpa europaea* L.) unterrichten zu können, wird eine Enttäuschung erleben. Obwohl es sich um einfache, bei trächtigen Weibchen sogar sehr markante Merkmale des Exterieurs eines der gewöhnlichsten unserer einheimischen Säugethiere handelt, läuten die Angaben darüber ganz verschieden. So sollen nach BLASIUS (1857), FATIO (1869), REIN (1882), KLAATSCH (1884), BONNET (1893) und O. SCHULTZE (1893) sechs, nach GIEBEL (1855), MILNE-EDWARDS (1870) und ADAMS (1902/03) acht, nach GEGENBAUR (1898) sechs bis acht Zitzen vorhanden sein. Auch der neueste Bearbeiter der Säugethiere Deutschlands, SCHÄFF (1911) citirt, statt selbst nachzusehen, einfach die Angaben von BLASIUS und ADAMS neben einander, so dass der Leser zwischen der Sechs- und Achtzahl die Auswahl hat. Nach REIN und KLAATSCH sollen ferner die 3 Zitzen jeder Seite in der unteren Bauch- und Inguinalgegend liegen, nach BONNET in der Bauch- und Rückengegend, während Brustsitzen, wie ausdrücklich betont wird, fehlen. GIEBEL dagegen schreibt dem Maulwurf 2 Zitzen an der Brust, 4 am Bauche und 2 in den Weichen zu.

So verschiedene Angaben wären verständlich, wenn die Verhältnisse, die sie betreffen, Variationen unterworfen wären. Dies ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr lehren meine Beobachtungen an zahlreichen Mutterthieren, Jungen und Embryonen von *Talpa europaea*, dass allein die Angaben von GIEBEL, MILNE-EDWARDS und ADAMS richtig sind. Von der seltenen Erscheinung der Hyperthelie (s. S. 766, Anm. 1) abgesehen, fand ich ausnahmslos 4 Zitzenpaare bzw. deren Anlagen (Textfig. 63, S. 767) in der von GIEBEL beschriebenen Anordnung. Die hintersten, inguinalen Zitzen (*i*) liegen zu beiden Seiten der äusseren Geschlechtsorgane oder nur wenig vor diesen, die pectoralen (*p*), die bei meinen Exemplaren niemals fehlten, in relativ erheblicher Entfernung vom Ansatz der vorderen Extremitäten, etwa in der Höhe der 3. oder 4. Rippe. Dazwischen vertheilen sich in ungefähr gleichen Abständen die beiden abdominalen Paare (*a*₁, *a*₂). Die inguinalen Zitzen liegen zwischen den hinteren Extremitäten; ihre gegenseitige Distanz ist noch nicht halb so gross wie bei den 3 anderen Paaren, die ziemlich weit lateralwärts verschoben, aber immer noch unzweifelhaft auf der Ventralseite liegen und in keinem Falle die von dem Ansatz der vorderen zu dem der hinteren Extremitäten gezogene Verbindungslinie überschreiten. Bei jungen und erwachsenen Weibchen ist die horizontale Zitzendistanz des zweiten abdominalen Paares am grössten, bei den Embryonen dagegen tritt die besonders starke laterale Verlagerung dieses Zitzenpaares (vgl. Textfig. 63 *a*₂) noch nicht zu Tage.

Ueber die Entwicklung der Maulwurfzitzen ist bisher nur wenig bekannt. O. SCHULTZE (1892, 1893) beobachtete bei Embryonen von 10 mm Länge jederseits 3 „Milchpunkte“, von denen der zweite und dritte bei einem Exemplar noch durch eine ganz schwache linienförmige Leiste verbunden war. Von dem dritten Punkte lief „nach unten in die Leistenbeuge eine lineare Fortsetzung“. REIN (1882, p. 490) fand auf Schnitten durch einen Embryo von 35 mm Länge die Zitze als einen niedrigen, sanft ansteigenden Hügel mit abgerundeter Oberfläche, eingefasst von zwei halbmondförmigen Epidermisausläufern, die in der Nähe der Hautoberfläche breit beginnen, sich nach unten zu allmählich verschmälern und dabei bis fast auf die Muskelschicht vordringen. Auf der Zitze mündeten zwei noch nicht kanalisirte Ausführungsgänge der Milchdrüse¹⁾. Auch in den seitlichen Epidermisausläufern, die REIN für die Anlage der Mammartasche ansieht, fand sich kein

1) Vgl. hierzu jedoch die Anmerkung auf S. 770.

Lumen. KLAATSCH (1884) endlich giebt an, dass bei jüngeren weiblichen Individuen die Zitzen als kleine Erhebungen erscheinen, die aus einer Vertiefung der Haut hervorragen.

Zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen wähle ich aus dem von mir untersuchten Material 12 Stadien aus, über deren Grössenverhältnisse die nachstehende Tabelle unterrichtet. Die Rückenlänge wurde in der auf S. 659 angegebenen Weise gemessen, zum Vergleich mit den in der Literatur üblichen Maassen ist stets auch noch die Scheitelsteisslänge angeführt.

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	18—19	6—7	Embryo
2	22	9	„
3	27	14	„
4	32	20	„
5	42	28	„
6	51,5	33	Neugeborenes
7	61	45	Junges
8	70	52	„
9	87	67	„
10	99	73	„
11	120	85	Kurz behaart, Schwanzlänge 20,5 mm
12	127	85	Haarkleid voll entwickelt, Schwanzlänge 24 mm

Da die Verhältnisse bei der ersten Anlage des Mammarapparates für die hier zu untersuchende Frage der Zitzenentstehung ohne Belang sind, beschränke ich mich auf ein paar kurze Bemerkungen darüber. Eine typische Milchlinie, der in noch jüngeren Stadien ein Milchstreifen vorhergeht, findet sich bei Embryonen von 18—19 mm Rückenlänge (No. 1 der Tabelle). Von dem Ansatz der vorderen Extremität zu dem der hinteren verlaufend, beginnt sie cranial mit einem kurzen, deutlich verbreiterten Abschnitt, dem Ursprungsgebiet der zuerst sich sondernden pectoralen Mammaranlage (Textfig. 59 *p*).

Daran schliesst sich, erheblich schmaler, der übrige Theil der Milchlinie, dessen mittlerer Abschnitt nochmals eine allerdings nur ganz schwach verbreiterte und ein wenig erhöhte Partie aufweist, in der sich die Differenzierung des ersten abdominalen Milhhügels (a_1) vorbereitet.

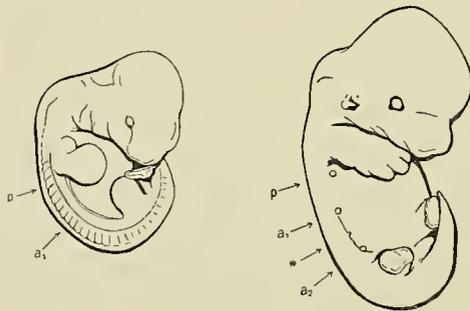


Fig. 59.

Fig. 60.

Fig. 59. *Talpa europaea*, Embryo No. 1 (19 mm Rückenlänge), Seitenansicht. Vergr. 5:1.

Fig. 60. Desgl., Embryo No. 2 (22 mm RL), Seitenansicht. Rechte hintere Extremität abgeschnitten. Vergr. 5:1. *p* pectorale, a_1 erste, a_2 zweite abdominale Mammaranlage, * überzählige Anlage.

Bei Embryonen, ähnlich den von O. SCHULTZE beobachteten (No. 2 der Tabelle), ist die Milchlinie schon fast ganz wieder verschwunden (Textfig. 60). Die pectorale Mammaranlage (*p*) stellt sich beiderseits als eine rundliche, eine kleine Strecke hinter der vorderen Extremitätenwurzel gelegene Erhebung dar, die makroskopisch und mikroskopisch mit der ersten abdominalen Mammaranlage (a_1) in keiner Verbindung

mehr steht. Diese dagegen hängt mit dem zweiten abdominalen Milhhügel (a_2) noch durch einen zarten leistenartigen Milchlinienrest zusammen¹⁾. Von a_2 aus setzt sich die Milchlinie noch weiter inguinalwärts fort, aber nur auf eine kurze Strecke weit makroskopisch als Leiste verfolgbar. Wo die Leiste verschwindet, übernimmt, wie sich aus den Schnitten ergibt, ein continuirlich mit ihr zusammenhängender Streifen schwach erhöhten Epithels (Milchstreifenrest) ihre Verlängerung bis zur inguinalen Mammaranlage hin. Sehr deutlich

1) Bei dem abgebildeten Embryo fand sich ausserdem in der Mitte zwischen a_1 und a_2 noch eine schwach entwickelte überzählige Mammaranlage (Textfig. 60 *), der einzige Fall von Hyperthelie beim Maulwurf, dessen ich gewahr worden bin.

prägt sich auf den Schnitten das verschiedene Alter der 4 Mammaranlagenpaare aus. p und a_1 , deren Differenzierung zuerst beginnt, befinden sich auf dem Uebergang vom zapfen- zum kolbenförmigen Stadium. a_2 ist noch deutlich zapfen- bis linsenförmig, während i erst einem eben aus der Milchlinie sich differenzierenden Milchhügel gleicht. Bei etwas älteren Embryonen (No. 3 der Tabelle) haben die beiden vordersten Mammaranlagenpaare (p und a_1) das kolbenförmige Stadium (Kolbenlänge 0,15 mm) erreicht, die beiden anderen (a_2 und i) dagegen lassen noch die Ausbildung eines deutlichen Kolbenhalses vermissen. Die pectoralen Mammaranlagen zeigen ausserdem auf ihrem Gipfel eine kleine, durch Abschilferung von Theilen der Hornschicht entstandene Einsenkung (Textfig. 61),—das erste Zeichen des Beginnes von Verhornungsprocessen, deren Wirken in den folgenden Stadien wesentlich das Aussehen der Mammaranlagen bestimmt.

Dies documentirt sich schon bei den Embryonen No. 4, indem ihre Mammaranlagen, statt wie bisher als kleine weissliche Erhebungen, als winzige, runde Löcher erscheinen. Die Ursache dieser Veränderung des makroskopischen Verhaltens ergibt sich ohne weiteres aus dem Schnittbefund (Textfig. 62): die Mammaranlagen sind zu langgestreckten, von deutlichem Areolargewebe (ag) umgebenen Kolben (Kolbenlänge 0,25 mm) herangewachsen und haben sich unter fortschreitender Verhornung in ihrem Halsabschnitt bereits eine Strecke weit ausgehöhlt. Im Princip verhalten sich alle 4 Mammaranlagenpaare dabei ungefähr gleich. Doch ist der Vorsprung in der Differenzierung bei den beiden cranialen Paaren im Vergleich zu den caudalen deutlich bemerkbar.



Fig. 61.



Fig. 62.

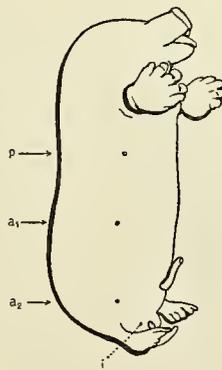


Fig. 63.

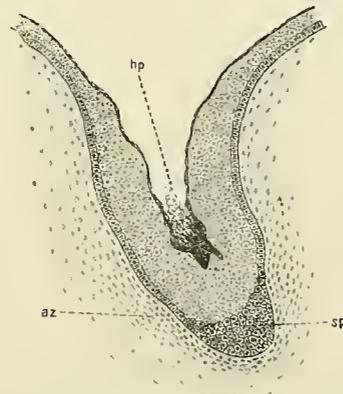


Fig. 64.

Fig. 61. *Talpa europaea*, Embryo No. 3 (27 mm RL). Medianschnitt durch die pectorale Mammaranlage. Vergr. 50:1.

Fig. 62. Desgl. Embryo No. 4 (32 mm RL). Medianschnitt durch die erste abdominale Mammaranlage. Vergr. 50:1. ag Areolargewebe; hm Anlage des Hautmuskels.

Fig. 63. Desgl. Embryo No. 5 (42 mm RL), Seitenansicht. Vergr. 2:1. p , a_1 und a_2 wie in Textfig. 60; i inguinale Mammaranlage.

Fig. 64. Schnitt durch die pectorale Mammaranlage eines Maulwurfembryos vom Stadium No. 5. Vergr. 120:1. az Areolarzone; hp Hornpropf; sp Milchdrüsen spross.

Viel charakteristischer noch gestaltet sich das Bild bei den Embryonen No. 5 (Textfig. 63), wo sich an Stelle der Mammaranlagen 4 Paare kleiner, cranial besonders tiefer Löcher finden. Mikroskopisch entspricht diesem Verhalten bei den pectoralen Anlagen der in Textfig. 64 wiedergegebene Befund. Die Mammaranlagen sind jetzt fast in der ganzen Länge des ursprünglichen Kolbens zu Zitzentaschen ausgehöhlt, deren Auskleidung, von etwas grösserer Dicke abgesehen, die Beschaffenheit normaler Epidermis besitzt. Nur an ihrem Grunde, aus dem Basalabschnitt des Kolbens hervorgegangen, findet sich eine Bildung besonderer Art, ein in die Tiefe der Cutis vorwuchernder Zellspross (sp), dessen Proliferation den Beginn der Milchdrüsenentwicklung einleitet. Der Contrast im Aussehen dieses Zellsprosses und der Auskleidung der

Zitzentasche ist sehr auffällig und in Textfig. 64 keineswegs übertrieben dargestellt. Auch in den caudalen Mammaranlagen (a_2 und i) ist der Aushöhlungsprocess weiter vorgeschritten, die durch ihn erzeugten Zitzentaschen sind jedoch weniger tief und zeigen auch sonst ein etwas anderes Verhalten. Wie Textfig. 65 lehrt — ein Querschnitt durch eine der inguinalen Anlagen desselben Embryos, von dem Textfig. 64 stammt — ist hier erst der Hals des Mammaranlagenkolbens ausgehöhlt, der Kolbengrund (vgl. Textfig. 62) dagegen noch solid. Zugleich ist die ausgehöhlte Partie, die bei den cranialen Anlagen eine relativ enge Tasche bildete (Textfig. 64), hier viel flacher ausgebreitet. Während also die pectoralen Anlagen nach ihrer Aushöhlung die Zitzentascengestalt zunächst beibehalten, beginnen die inguinalen Zitzentaschen schon während ihrer Entstehung zu verstreichen. Zwischen diesen beiden Extremen vermitteln die beiden abdominalen Anlagenpaare a_1 und a_2 ; erstere verhalten sich ähnlich wie p , letztere wie i .

Auch nach der Geburt bleibt dieser Unterschied im Verhalten der cranialen und caudalen Anlagen zunächst noch bestehen. Makroskopisch äussert er sich darin, dass bei neugeborenen Jungen (No. 6 der Tabelle) zwar die pectoralen Anlagen an den typischen Stellen noch als kleine Löcher erkennbar, die anderen Anlagen dagegen, insbesondere die inguinalen, nur sehr schwierig aufzufinden sind, zumal wenn sich bei der Conservirung die Haut der Thierchen gerunzelt hat. Beim Vergleich der in Textfig. 66 abgebildeten Schnitte wird dies ohne weiteres verständlich. Pectoral (Textfig. 66 a) sind noch immer tiefe Zitzentaschen vorhanden, die ausserdem im Vergleich zu den entsprechenden Bildungen der Embryonen No. 5 (Textfig. 64) jetzt verhältnissmässig bedeutende Breite erlangt haben; ihr Lumen ist grösstentheils von Hornmassen erfüllt. Caudal (Textfig. 66 b, Querschnitt durch a_2) dagegen sind die Zitzentaschen — worauf der Befund bei dem Embryo No. 5 (Textfig. 65) schon vorbereitete — bis auf eine äusserlich nur schwach



Fig. 65.

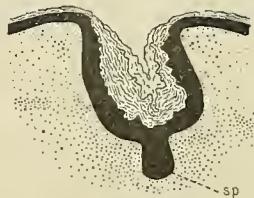


Fig. 66 a.

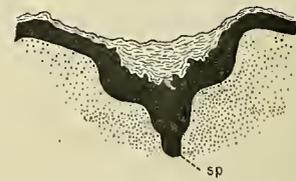


Fig. 66 b.

Fig. 65. Schnitt durch die inguinale Mammaranlage desselben Embryos wie in Textfig. 64. Vergr. 50:1.

Fig. 66. *Talpa europaea*, Stad. No. 5 (Neugeborene, 51,5 mm RL.). a Schnitt durch die pectorale, b durch die zweite abdominale Mammaranlage. Vergr. 50:1. *sp* Milchdrüsenpross.

hervortretende und bei verrunzelter Haut kaum von zufälligen Einsenkungen unterscheidbare Depression verstrichen. Von dem Grunde der pectoralen Zitzentaschen senkt sich jetzt ein deutlich abgesetzter, starker Milchdrüsenpross (Textfig. 66 a *sp*) in die Cutis ein. In den Zitzentaschen a_2 und i ist der ursprüngliche Kolbengrund noch nicht vollkommen ausgehöhlt und daher noch gut erkennbar; auch er schickt jetzt bereits einen Milchdrüsenpross (Textfig. 66 b *sp*) in die Tiefe.

Die Abflachung vollzieht sich indessen nicht nur an den caudalen Zitzentaschen, sondern ergreift successive auch die cranialen. Die Folge davon ist, dass es in den nächsten Stadien (No. 7 und 8 der Tabelle) nur bei grösster Aufmerksamkeit gelingt, die Mammaranlagen in toto zu entdecken, wenigstens an conservirtem Materiale. Textfig. 67 und 68 a, die Querschnitte durch pectorale Anlagen der Jungen No. 7 und 8 wiedergeben, zeigen, wie auch diese Zitzentaschen allmählich vollständig verstreichen. Bei den caudalen Anlagen a_2 und i kann es in Folge der intensiven Umkrepelung der Zitzentaschen bisweilen sogar zur Bildung einer leichten zitzenartigen Vorwölbung kommen (Textfig. 68 b). Die bei den Jungen No. 6 als breite epitheliale Wucherung angelegte Milchdrüsenknospe ist jetzt zu einem langgestreckten

cylindrischen Spross ausgewachsen (Textfig. 67), der bei dem Jungen No. 8 (Textfig. 68 a und b *sp*) sich bereits in Windungen zu legen begonnen hat. Bemerkenswerth ist, dass sich gleichzeitig mit der Abflachung der Zitzentaschen ihr ursprünglicher Boden etwas erhebt, so dass infolgedessen die Mündung der Milchdrüsen sprossen auf eine Art Papille zu liegen kommt. Es ist wohl sicher, dass dies in erster Linie durch Wucherungsvorgänge in der Cutis veranlasst wird. Zugleich betheiligt sich aber auch die epitheliale Auskleidung des Zitzentaschengrundes an dem Zustandekommen dieser Erhebungen. Man findet nämlich von jetzt ab auf den Schnitten (Textfig. 68 a, b) regelmässig zu beiden Seiten der Milchdrüsen sprossen (*sp*) kleine, in die Cutis sich einsenkende Epidermisvorwölbungen (* *), die vor und hinter den Sprossen mit einander zusammenfliessen, also Epidermislamellen angehören, die die Milchdrüsen sprossen ringförmig umgeben.



Fig. 67.



Fig. 68a.



Fig. 68b.

Fig. 67. *Talpa europaea*, Junges No. 7 (61 mm RL), pectorale Mammaranlage, Medianschnitt. Vergr. 50:1.

Fig. 68. Desgl., Junges No. 8 (70 mm RL), a pectorale, b caudale Mammaranlage, Medianschnitt. Vergr. 50:1. *ha* Haaranlagen; *sp* Milchdrüsen spross; * * Anlage der secundären Zitzenseide.

Hand in Hand mit der weiteren Ausbildung dieser Epidermislamellen verändert sich nun in den nächsten Stadien die äussere Erscheinung der Mammaranlagen noch einmal von Grund aus. Schon bei den Jungen No. 9 werden nämlich die Mammaranlagen wieder makroskopisch als kleine, flache Einsenkungen sichtbar, deren Inneres sich schwach convex vorwölbt. Diese Verlagerung in die Tiefe steigert sich, je älter die Jungen werden, immer mehr, so dass bei jugendlichen Weibchen (Stadium No. 11), deren Haarkleid eben hervorzubrechen beginnt, wieder tiefe Gruben die Stelle der Mammaranlagen einnehmen.

Was dabei vor sich geht, ergibt sich natürlich erst aus der Schnittuntersuchung. Man sieht bereits aus Textfig. 69 (Stadium No. 9), dass der Bereich der sich neu ausbildenden Einsenkung (*zs*), so gering ihre Tiefe auch noch ist, mit der bei den Jungen No. 8 (Textfig. 68 * *) beobachteten Epidermisringlamelle zusammenfällt, die unter gleichzeitiger Aushöhlung allmählich weiter in die Tiefe der Cutis vor-

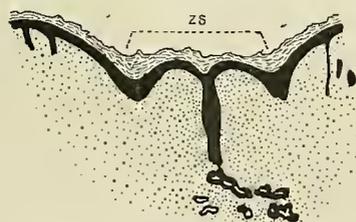


Fig. 69.

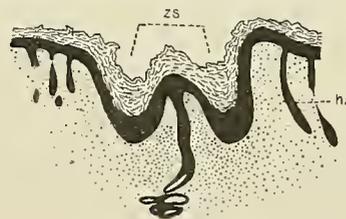


Fig. 70.

Fig. 69. *Talpa europaea*, Junges No. 9 (87 mm RL), pectorale Mammaranlage, Medianschnitt. Vergr. 50:1.

Fig. 70. Desgl., Junges No. 10 (99 mm RL), inguinale Mammaranlage, Medianschnitt. Vergr. 50:1. *zs* Zitzenseide; *ha* Haarbalg.

wächst. Im Stadium No. 10 ist diese Beziehung noch klarer, die Tiefe der Gruben — besonders der inguinalen (Textfig. 70 *zs*) — aber immer noch unbedeutend, da durch die Aushöhlung der Epidermislamelle zunächst nur eine Ringfalte entsteht, die eine hohe Papille umschliesst. Erst dadurch, dass bei weiterem Vorwachsen der Ringfalten sich gleichzeitig diese Papillen retrahiren, entstehen schliesslich die auffälligen, tiefen Gruben (Textfig. 71), die für die Jungen No. 11 charakteristisch sind. Doch documentirt

sich der alte Unterschied zwischen den pectoralen und inguinalen Anlagen auch hier in einer beträchtlichen Tiefendifferenz. Erstere erreichen im Stadium No. 11 eine Tiefe von 0,8–0,9 mm, bei fast flachem Boden. Die Tiefe der inguinalen Gruben beträgt dagegen nur ca. 0,45 mm, auch findet keine so vollständige Retraction der Papillen an ihrem Grunde statt. Die beiden abdominalen Anlagen vermitteln in ihrem Verhalten zwischen *p* und *i*.

Schon nach der bisherigen Darstellung ist es wohl klar, dass diese erneute Ausbildung von Taschen, die nunmehr die definitiven Zitzenscheiden darstellen, durch actives Wachsthum der am Grunde der Mammaranlagen im Umkreise der Milchdrüsen sprossen aufgetretenen Epidermisringlamellen herbei-

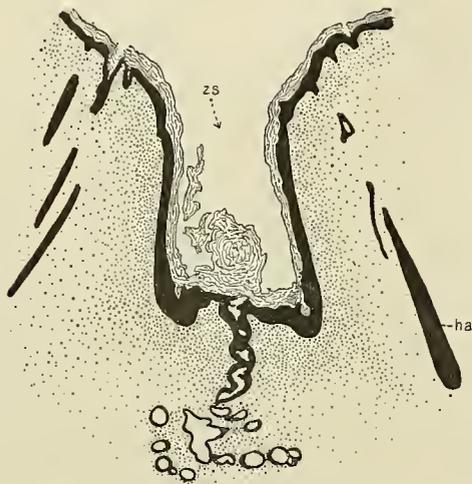


Fig. 71. *Talpa europaea*, Junges No. 11 (120 mm RL), pectorale Mammaranlage, Medianschnitt. Vergr. 50:1. *zs* Zitzenscheide; *ha* Haarbalg.

geführt wird, und nicht — was auch denkbar wäre — durch einen vom Gesamtintegument ausgehenden Einstülpungsprozess. Es lässt sich dies aber auch noch folgendermaassen sicher beweisen. Bei einfacher Einstülpung der ursprünglichen Mammaranlagenbezirke, d. h. also bei ihrer passiven Versenkung in die Tiefe durch stärkeres Wachsthum der sie umgebenden Hautpartien, müssten die Seitenwände der Zitzenscheiden von Theilen des allgemeinen Integumentes gebildet werden. Dies ist aber, wie leicht zu constatiren, nicht der Fall. Schon bei den Jungen No. 8 (Textfig. 68 a, b) bemerkt man, dass sich die Mammaranlagenbezirke von den angrenzenden Hautabschnitten durch das völlige Fehlen der Haaranlagen (*ha*) unterscheiden, die sich ringsum bereits in ziemlich dichter Anordnung finden. Dies Verhältniss bleibt auch in den folgenden Stadien (No. 9–11, Textfig. 69–71) unverändert bestehen, indem die Haarbälge höchstens den Rand der Zitzenscheiden erreichen, niemals aber auf deren Inneres übergreifen. Dank dieser ausge-

zeichneten scharfen Abgrenzung der Mammaranlagenbezirke von dem umgebenden Integument kann also kein Zweifel darüber bestehen, dass die zur Herstellung der Zitzenscheiden nothwendige Wachsthumarbeit ausschliesslich von den Mammaranlagen selbst geleistet wird.

Ueber das Verhalten der Milchdrüsen sprossen in den Stadien No. 9–11 orientiren Textfig. 69–71 zur Genüge. Ihre Kanalisierung, deren erster Anfang bereits in den pectoralen Mammaranlagen der Jungen No. 8 (Textfig. 68 a *sp*) bemerkbar ist, macht rasche Fortschritte; zugleich beginnt, begleitet von erheblichem Längenwachsthum, die Ausbildung secundärer Verzweigungen. Nach Ausweis meiner Präparate scheinen diese letzteren Prozesse in den pectoralen und inguinalen Anlagen (vgl. auch Textfig. 69 und 71 mit Textfig. 70) in etwas verschiedener Weise vor sich zu gehen; doch habe ich diese Erscheinung sonst nicht näher verfolgt. Immer beginnt die Verzweigung des Milchdrüsen sprosses erst in bedeutender Tiefe. Sein distales Stück bleibt dauernd einheitlich, so dass also die Maulwurfzitze nur einen einzigen Milchdrüsenausführungsgang enthält¹⁾.

1) Wie REIN zu der bestimmten Angabe kommt, bei dem von ihm untersuchten Maulwurfembryo „auf einem Vertical-schnitte 2 Ausführungsgänge der Drüse getroffen“ zu haben, ist schwer verständlich. Fast möchte ich annehmen, dass ihm überhaupt kein Maulwurfembryo, sondern irgend ein anderes, falsch etikettirtes Object vorgelegen hat. Nach REIN war der Embryo 3,5 cm lang, in der letzten Zeit des intrauterinen Lebens befindlich und mit 3 Paaren schon für das unbewaffnete Auge erkennbarer Zitzenanlagen (also nicht mit Zitzenaschen!) versehen. Die Bauchhaut enthielt Haarbälge mit hie und da vollständig entwickelten, über die Hautoberfläche hervorragenden Haaren. Das stimmt alles nicht zu meinen Beobachtungen am Maulwurf, dessen Embryonen völlig nackt sind, während die ersten Haare erst bei 7–8 cm langen Jungen auftreten.

Auch über die Vorgänge, die zur Entstehung der Zitzen selbst führen, habe ich nur wenig zu bemerken. Es handelt sich hier jedenfalls um Geschehnisse, die sich erst im späten individuellen Leben vollziehen. Wenigstens konnte ich feststellen, dass bei jungen Weibchen mit vollständig entwickeltem, dichtem Pelz (No. 12 der Tabelle) noch keine Zitzen ausgebildet sind. Nach Entfernung des Haarkleides fanden sich vielmehr an den typischen Stellen tiefe Taschen, die noch fast den gleichen Bau und die gleichen Dimensionen zeigten, wie die Zitzenscheiden der Jungen No. 11. Da mir ältere Stadien jungfräulicher Weibchen nicht zur Verfügung standen, kann ich nichts Bestimmtes darüber aussagen, wann das Hervortreten der Zitzen aus ihren Scheiden erfolgt. Möglicherweise geschieht die Umstülpung erst kurz vor oder während der Gravidität; hierfür lässt sich der Umstand anführen, dass selbst bei trächtigen Weibchen nicht immer alle 8 Zitzen vollkommen entwickelt sind, sondern dass bisweilen noch die eine oder andere Zitze mehr oder minder tief in der Zitzenscheide verborgen steckt.

Für die Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Zitzenscheiden sind diese letzten Stadien der Zitzenentwicklung übrigens ohne Belang. Hierfür kommen vielmehr lediglich die kurz vor und nach der Geburt an den Anlagen des Mammarapparates sich abspielenden Vorgänge in Betracht, deren Ablauf oben in lückenloser Folge geschildert werden konnte. Sie ermöglichen eine meines Erachtens sichere Lösung des uns interessierenden Problems.

Wie eingangs (S. 763) auseinandergesetzt, stehen sich zwei Hypothesen über die Bedeutung der Zitzenscheiden der Placentaler gegenüber. Nach der einen soll es sich um Homologa der Zitzentaschen, nach der anderen um Homologa der Marsupialtaschen der Beutelthiere handeln. Aus der Entwicklung der Zitzenscheiden beim Maulwurf ergibt sich nun zunächst sofort die Unhaltbarkeit der Marsupialtaschenhypothese. Allerdings trifft man auch beim Maulwurf Bilder, in denen die Anlage der Zitzenscheiden (Textfig. 68b * *) an die Anlage der Marsupialtaschen der Beutelthiere (vgl. z. B. Taf. XLIII/XLIV, Fig. 65 *mt*) erinnert. Während aber die Marsupialtaschen im Umkreise der Mammaranlagen (*ma*) und völlig unabhängig von ihnen sich entwickeln, gehen die Zitzenscheiden des Maulwurfes, wie wir sahen, unmittelbar aus den Mammaranlagen selbst hervor. Die Marsupialtaschen der Beutler und die Zitzenscheiden des Maulwurfs sind also genetisch ganz verschiedene Bildungen, deren Homologie nicht in Frage kommen kann.

Etwas complicirter gestaltet sich die Prüfung der Zitzentaschenhypothese. Zwar stellen sowohl die Zitzentaschen der Marsupialier als auch die Zitzenscheiden des Maulwurfs Derivate der Mammaranlagen dar, so dass also in diesem Punkte zwischen beiden Bildungen Uebereinstimmung herrscht. Anderweitige Verschiedenheiten der Entwicklungsvorgänge hier und dort machen aber trotzdem die Annahme einer Homologie unmöglich.

Bei den Marsupialiern entstehen die Zitzentaschen derart, dass sich die Mammaranlagen, nachdem sie das kolbenförmige Stadium erreicht haben, unter zunehmendem Längenwachsthum allmählich aushöhlen und damit also direct in tiefe Gruben verwandeln, an deren Grunde, der dem Gipfel der zukünftigen Zitze entspricht, die Milchdrüsenausführgänge ausmünden. Ganz anders dagegen beim Maulwurf. Zwar scheinen anfangs die von den Marsupialiern her bekannten Vorgänge sich genau zu wiederholen, indem auch hier vom kolbenförmigen Stadium an eine allmähliche Aushöhlung der Mammaranlagen stattfindet (Textfig. 62), so dass bei Embryonen kurz vor der Geburt (Textfig. 63) schon für das unbewaffnete Auge höchst auffällige, tiefe Gruben (Textfig. 64) vorhanden sind, die man unbedenklich als echte Homologa der Marsupialierzitzentaschen ansehen darf. Dann aber ändert sich die Situation vollkommen. Anstatt die definitiven Zitzenscheiden aus sich hervorgehen zu lassen, verstreichen die embryonalen Zitzentaschen rasch, so dass sie kurze Zeit nach der Geburt wieder gänzlich verschwunden sind (Textfig. 68). Nach ihrer

Rückbildung beginnt sodann ein neuer, secundärer Taschenbildungsprocess, der in der oben ausführlich geschilderten eigenartigen Weise zur Herstellung der definitiven Zitzenscheiden führt.

Nach diesen Vorgängen ist es meines Erachtens ausgeschlossen, in den Zitzenscheiden der Maulwürfe einfach von den Marsupialiern überkommene Erbstücke zu erblicken. Wollte man an dieser Vorstellung festhalten, was hätte dann der ganze Erscheinungscomplex der Rückbildung der primären Zitzentaschen und ihrer Ersetzung durch die secundären Zitzenscheiden zu bedeuten? Man braucht sich diese Frage nur zu stellen, um einzusehen, dass die ihr zu Grunde gelegte Voraussetzung falsch sein muss. Macht man sich dagegen von ihr frei, so zeigt sich sofort, wie dieser Entwicklungsabschnitt stammesgeschichtlich aufzufassen ist. Nur die Aushöhlung der Mammaranlagen zu Zitzentaschen und ihre erstmalige Umstülpung zu kleinen Zitzen erscheint dann als eine Recapitulation der bei der Zitzenbildung der Marsupialier zu beobachtenden Verhältnisse, und die palingenetischen Vorgänge haben ihr Ende erreicht, sobald die primären Zitzentaschen wieder vollständig verschwunden sind. Wenn sich nachher bei den jugendlichen Thieren noch einmal ähnliche Taschen in Gestalt der secundären Zitzenscheiden entwickeln, so handelt es sich dagegen sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch um Neubildungen, d. h. um einen selbständigen, von den Zitzentaschen der Marsupialier ganz unabhängigen Erwerb. Wie es zu diesem Erwerbe kam, wird vielleicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass das Auftreten solcher Zitzenscheiden bei Thieren mit grabender Lebensweise eine erhaltungsgemässe Fortbildung bedeutet haben wird, indem dadurch Verletzungen vermieden werden, denen prominente Zitzen sonst leicht ausgesetzt wären. Dieser Gesichtspunkt gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass auch bei den ähnlich lebenden Muriden ähnliche Verhältnisse angetroffen werden.

Rodentia.

Gattung *Mus*.

Die Gattungen und zum Theil auch die Arten der Muriden unterscheiden sich oft in höchst charakteristischer Weise nach Zahl und Anordnung ihrer Zitzen¹⁾. So besitzt von den von mir untersuchten Formen die Ratte, und zwar sowohl die Haus- wie die Wanderratte, 6, die Hausmaus dagegen nur 5 Zitzenpaare²⁾. Wie Textfig. 72 erkennen lässt, sind bei der Ratte 3 pectorale (p_{1-3}), 1 abdominales (a) und 2 inguinale (i_1, i_2) Zitzenpaare zu unterscheiden. Da bei der Hausmaus ebenfalls 3 pectorale und 2 inguinale Paare in ganz ähnlicher Lage vorhanden sind, lässt sich mit Bestimmtheit sagen, dass das ihr fehlende Zitzenpaar das abdominale ist. Uebrigens ist nach den sorgfältigen Untersuchungen HENNEBERG's (1900) schon bei der Ratte die Milchleiste — aus der hier nur die 4 vorderen Mammaranlagen jeder Seite hervorgehen, während die beiden inguinalen Milchhügel unabhängig davon und später entstehen — keine gleichmässige continuirliche Bildung mehr, sondern erweist sich von vornherein in einen pectoralen (Ursprungsgebiet von p_{1-3}) und einen abdominalen Abschnitt (Ursprungsgebiet von a) gesondert, die durch ein schwächeres Zwischenstück verbunden werden. Da es nahe liegt, in dieser schwächeren Ausbildung der Milch-

1) Diesem vielfach für die Bestimmung der Arten wichtigen Umstande ist es wohl zuzuschreiben, dass die Zitzenverhältnisse bei den Muriden besser bekannt sind als beim Maulwurf. Daneben kommt natürlich auch in Betracht, dass die geringere Dichte des Mäusehaarkleides ein leichteres Auffinden der Zitzen gestattet, sowie dass hier viel häufiger trüchtige Weibchen zur Beobachtung gelangen.

2) Nach BLASIUS (1857) sollen bei der Wanderratte die abdominale und die beiden inguinalen Zitzen jeder Seite ungefähr in gleichen Abständen von einander stehen, während bei der Hausratte die beiden inguinalen Paare „dicht zusammen zwischen den Hinterbeinen“ das abdominale Paar dagegen „entfernter von diesen vor den Hinterbeinen“ stehen soll. Auch für die 3 pectoralen Paare der Hausratte wird angegeben, dass p_2 und p_3 dicht zusammen hinter den Vorderbeinen, p_1 dagegen entfernter zwischen den Vorderbeinen gelegen ist. Ich hatte keine Möglichkeit, zu prüfen, ob diese Unterschiede zutreffen. Bei der Hausmaus fand ich den Abstand von p_1 und p_2 beträchtlich grösser als den von p_2 und p_3 .

linie zwischen ihrem pectoralen und abdominalen Abschnitt bereits eine Reductionserscheinung zu erblicken (HENNEBERG, p. 63), wäre es interessant gewesen, zu prüfen, wie sich die Anlage der Milchlinie bei der Maus in dieser Beziehung verhält¹⁾. Da mir jedoch hinreichend junge Mäuseembryonen gerade nicht zur Verfügung standen, habe ich keine Untersuchungen darüber anstellen können.

Ueber die Entwicklung der Zitzen selbst verdanken wir GEGENBAUR (1876, p. 276f.) die ersten Aufschlüsse. Sowohl bei *Mus decumanus* als bei *Mus musculus* fand er, dass die Zitzen ihre Basis aus taschenartigen Einsenkungen des Integumentes erheben. „Die verschiedenen in dieser Beziehung beobachteten Zustände sind folgende. An der Stelle der Zitze ist nur eine leichte Erhebung des Integumentes bemerkbar, auf deren Mitte man eine kleine Oeffnung wahrnimmt. An anderen ist die letztere kaum sichtbar und erscheint wie geschlossen. Daran reihen sich solche Formen, bei denen die Oeffnung in der prominirenden Hautstelle durch einen aus ihr etwas vorspringenden papillenartigen Körper eingenommen wird, der endlich an einer anderen Stelle grösser und damit unzweifelhaft als Zitze erscheint.“ Aus diesen Befunden schloss GEGENBAUR, dass hier dieselbe Einrichtung vorliege, wie sie in der Zitzentasche der Beuteltiere bekannt ist.

Anders stellten sich die Verhältnisse nach den Untersuchungen REIN's (1882, p. 487f.) dar. Während REIN bei jugendlichen Weibchen die Angaben GEGENBAUR's durchaus bestätigen konnte, sah er bei neugeborenen Thieren auf Schnitten durch die makroskopisch nur schwer zu entdeckenden Zitzenanlagen

„3 epitheliale Ausläufer in annähernd vertikaler Richtung von der Oberhaut ausgehend, fast bis in die Muskelschicht der Haut dringen. Der mittlere Ausläufer ist dicker und länger wie die seitlichen, verläuft in gerader Richtung und verästelt sich an seinem unteren Ende. Es ist das die Anlage der Drüse selbst. Die beiden leicht bogenförmig gekrümmten und mit den Concavitäten gegen einander gerichteten seitlichen Ausläufer erinnerten in allem an die oben für erwachsene Individuen geschilderten Verhältnisse, d. h. an den Beginn einer Taschenbildung.“ REIN glaubte sich danach zu der Annahme berechtigt, dass die Zitzentasche einer von der Mammaranlage unabhängigen, in deren Umkreise auftretenden Epidermiswucherung ihr Dasein verdanke, die sich zunächst solid anlegt und erst später aushöhlt. Bei einem 13 mm langen Embryo einer weissen Maus fand REIN nur kolbenförmige Mammaranlagen, Zitzen- oder Taschenbildungen waren noch nicht bemerkbar.

REIN gegenüber machte bald darauf KLAATSCH (1884, p. 288f.) wieder den GEGENBAUR'schen Standpunkt geltend, und zwar auf Grund von Untersuchungen an Rattenembryonen. Das jüngste von ihm studirte Stadium (1 cm) zeigte typische Milchhügel. Bei Embryonen von 3 cm Länge, bei denen äusserlich auch mit der Lupe nichts von einer Milchdrüsenanlage zu erkennen war, fand KLAATSCH dagegen auf Frontalschnitten Mammaranlagen von eigenthümlicher Gestalt. „Die Hornschicht überkleidet als dicke Lage einen epidermoidalen Hügel, auf dessen Mitte eine schwache Einsenkung sichtbar ist²⁾. Das Stratum Malpighii entsendet einen langen, flaschenförmigen Fortsatz. Die innerste Zellschicht der MALPIGHI'schen Schicht ist cylindrisch und lässt sich eine Strecke weit in den flaschenförmigen Fortsatz abwärts verfolgen. Die untere Hälfte

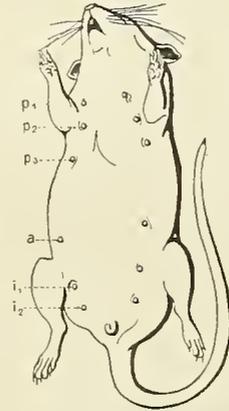


Fig. 72. Ventralansicht eines trächtigen Weibchens der Hausratte (nach HENNEBERG, 1900), ca. $\frac{1}{3}$ d. nat. Gr. p_1 — p_3 pectorale Zitzen; a abdominale Zitze; i_1 , i_2 inguinale Zitzen.

1) In der gleichzeitig mit HENNEBERG's Arbeit erschienenen Dissertation von SCHICKELE (1900, p. 541) werden einige Angaben über die Milchlinie und Stellung der Milchhügel bei Mäuseembryonen gemacht. Sie liefern indessen kein Material zur Beurteilung dieser Verhältnisse.

2) In der von KLAATSCH hierzu gegebenen Abbildung (1884, Taf. XIV, Fig. 8) ist allerdings nichts von dieser Einsenkung zu sehen. Es scheint mir daher möglich, dass der gezeichnete Schnitt die Mammaranlage in ihrem oberen Theil nicht median getroffen hat.

desselben ist nicht wie die obere gerade abwärts gerichtet, sondern nach der Seite des Körpers umgebogen. Hier ist eine Randschicht ausgeprägt, doch nicht durch cylindrische Zellen, grosse Zellen erfüllen das Innere dieses Abschnittes, dessen Wandungen nicht durch scharfe Linien begrenzt erscheinen. Dieser lange Fortsatz dringt tief in die Cutis ein. Der obere Theil des flaschenförmigen Gebildes ist von dichterem Gewebe umhüllt. In der Lederhaut ist hier Areolargewebe differenzirt.“ Für das Verständniss dieses Befundes sind nach KLAATSCH vor allem drei Punkte maassgebend, die gebogene Gestalt des Fortsatzes, seine verschiedene histologische Zusammensetzung und die Beschränkung des Areolargewebes auf seinen oberen Abschnitt. Aus ihnen schliesst KLAATSCH, dass der obere Theil des flaschenförmigen Fortsatzes die Zitzentaschenanlage¹⁾ darstellt, der untere dagegen die Anlage der späteren Milchdrüse. Infolgedessen erscheinen ihm auch die Verhältnisse in den späteren Stadien in ganz anderem Lichte als REIN, obwohl der Sachverhalt, den er bei 4,5 cm langen Rattenembryonen beobachtete, dem von REIN bei neugeborenen Mäusen gesehenen ganz ähnlich war. Die Befunde hier sind nach KLAATSCH aus dem vorhergehenden Stadium dadurch hervorgegangen, dass sich der Boden der Zitzentaschenanlage zu einer Papille erhoben hat, von deren Höhe sich eine Drüsenanlage in die Cutis einsenkt. Letztere entspricht dem mittleren der 3 epithelialen Ausläufer REINS, in dem dieser die ganze Mammaranlage erblicken wollte. Die beiden seitlichen Ausläufer dagegen, die REIN als Querschnitte einer unabhängig von der Mammaranlage aufgetretenen Epidermishwucherung ansah, gehören nach KLAATSCH der Mammar- oder Zitzentaschenanlage selbst an; ihre eigenartige Umbildung in diesem Stadium sucht KLAATSCH — wenn ich ihn recht verstehe — auf die Verminderung der bei den Muriden in der Zitze ausmündenden Milchdrüsen bis auf die Einzahl und auf eine damit zusammenhängende Reduction des Areolargewebes zurückzuführen. Nach KLAATSCH ist somit die Zitzenscheide der Ratte nicht als eine accessorische Bildung zu betrachten; „vielmehr in Erwägung der Veränderungen, denen die Ausdehnung des Areolargewebes und die Function der Mammartasche (s. unten Anm. I) unterworfen war, kann kein Zweifel darüber sein, dass die Mammartasche, wo sie sich bei einem Nagethier findet, derjenigen der Beutler und somit der von *Echidna* homolog ist“.

Weitere Untersuchungen über die Bedeutung der Zitzenscheiden bei den Muriden liegen nicht vor. Dass ich selbst in meiner ersten Arbeit (1902 a) nach Entdeckung der Marsupialtaschen bei den Beutelthieren auf Grund des in der Literatur vorliegenden Materials Stellung gegen die von GEGENBAUR und KLAATSCH vertretenen Zitzentaschenhypothese genommen habe, ist schon oben (S. 763) angeführt.

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	27,5	13	Embryo
2	32	15,5	„
3	57	37	junges Thier, beginnende Behaarung
4	75	46	halbwüchsig
5	92	60	fast ausgewachsen
I	30	15	Embryo
II	34	18	„
III	37	20	„
IV	39	21	neugeboren

Ich beginne die Besprechung meiner eigenen Befunde mit den bei der Hausmaus (*Mus. musculus* L.) beobachteten Verhältnissen, indem ich, wie immer, eine tabellarische Uebersicht über das bearbeitete

1) Im Sinne der von GEGENBAUR statuirten Homologie (Zitzentasche der Marsupialier = Mammartasche von *Echidna*) von KLAATSCH „Mammartaschenanlage“ genannt.

Material vorausschicke. Bei Zusammenstellung dieser Tabelle war es notwendig, zwischen den von freilebenden Thieren und den von gezüchteten weissen Mäusen stammenden Jungen zu unterscheiden, da die in der Ausbildung der Mammaranlagen einander entsprechenden Embryonalstadien bei den Albinos regelmässig etwas grösser waren als bei der gewöhnlichen braunen Rasse. Die Maasse der letzteren sind daher unter arabischen, die der ersteren unter römischen Ziffern angeführt.

Dem eben erwähnten Umstande entsprechend lieferten nicht die Embryonen 1 und 2 der braunen, sondern die etwas grösseren Embryonen I—III der albinotischen Rasse die jüngsten Entwicklungsstadien. Die Embryonen No. I liessen bei Lupenbetrachtung an den für die Mammaranlagen typischen Stellen kleine Löcher erkennen, die pectoral ein wenig deutlicher ausgeprägt waren als inguinal. Bei der Schnittuntersuchung zeigte es sich, dass diese Löcher den kolbenförmigen Mammaranlagen entsprachen, die REIN bei etwas jüngeren Embryonen (von 13 mm Scheitelsteisslänge, s. oben S. 773) noch vollständig solid angetroffen hatte. Ihr oberer Abschnitt war jetzt taschenartig ausgehöhlt, und zwar in den 3 pectoralen Anlagen, besonders in p_1 (Textfig. 73), tiefer als in den beiden inguinalen Anlagen, die obendrein von etwas geringerer Grösse waren. Es ist daher wahrscheinlich, dass sich die inguinalen Anlagen, ebenso wie dies HENNEBERG bei der Ratte beobachtet hatte, etwas später differenziren als die pectoralen¹⁾.

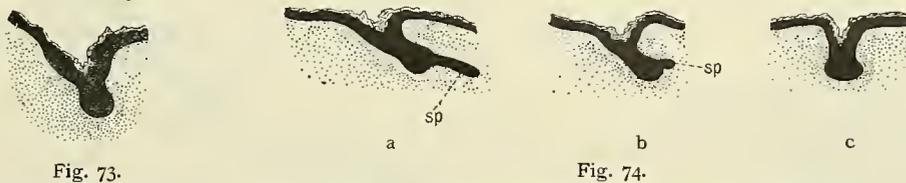


Fig. 73.

Fig. 74.

Fig. 73. Weisse Maus, Embryo No. I (30 mm RL), Mammaranlage p_1 , Medianschnitt. Vergr. 50:1.

Fig. 74. Desgl., Embryo No. II (34 mm RL). Medianschnitte durch die Mammaranlagen p_1 (a), i_1 (b) und i_2 (c). Vergr. 50:1. *sp* Milchdrüsenprozess.

Auch bei den Embryonen No. II befanden sich die Mammaranlagen (Textfig. 74) noch im Zitzen-taschenstadium. Ihre makroskopische Sichtbarkeit hatte jedoch etwas abgenommen, so dass sie schwieriger aufzufinden waren. Zugleich hatte sich das gegenseitige Verhältniss der pectoralen und inguinalen Anlagen gerade umgekehrt, indem die Löcher von i_1 und i_2 etwas tiefer erschienen als von p_1-3 . Die Ursache hierfür bildete, wie sich aus dem Schnittbefund ergab, der verschiedene Entwicklungszustand der einzelnen Mammaranlagen. Inguinal (Textfig. 74c) war jetzt nahezu der Aushöhlungsgrad erreicht, der im Stadium No. I in den Anlagen p_2 und p_3 vorgelegen hatte. Pectoral dagegen war das Maximum der Aushöhlung bereits überschritten und daher die Tiefe der Taschen durch Verstreichen wieder geringer geworden (Textfig. 74a). Ein bedeutender Entwicklungsfortschritt documentirte sich in dem Auftreten eines langen, soliden, epithelialen Fortsatzes (*sp*), der am Grunde der pectoralen Anlagen, allerdings nicht aus dessen Mitte, sondern mehr seitlich hervorgeknospt war und unverkennbar die Milchdrüsenanlage darstellte. Die Länge dieses Drüsenprozesses war bei p_1 am grössten, aber nur wenig grösser als bei p_2 und p_3 . Sehr bedeutend war dagegen die Differenz gegenüber den inguinalen Anlagen, von denen i_1 erst eine winzige Epithel-

1) Auch SCHICKELE's (1900) Angaben und Figuren sprechen dafür. Danach befinden sich bei Mäuseembryonen von 14 mm Rücken- und 8 mm Scheitelsteisslänge die pectoralen Mammaranlagen bereits auf dem Uebergang zum kolbenförmigen Stadium, während i_1 erst das zapfen- und i_2 gar erst das linsenförmige Stadium erreicht hat. Von den 3 pectoralen Anlagen soll nach SCHICKELE p_3 am stärksten entwickelt sein.

knospe mit ausgeprägt excentrischem Ursprunge zeigte (Textfig. 74 b *sp*), während bei i_2 auch diese noch nicht hervortrat (Textfig. 74 c), sondern höchstens in der auffälligen Verbreiterung des Kolbengrundes ihr bevorstehendes Erscheinen ankündigte.

Bemerkenswerth ist die überaus schräge Richtung, in der sich die Mammaranlagen in die Tiefe der Cutis einsenken, und zwar sowohl p_{1-3} wie i_1 (Textfig. 74 a, b). Nur i_2 (Textfig. 74 c) steht ungefähr senkrecht zur äusseren Oberfläche der Haut. Als Ursache dafür sind jedenfalls Verschiebungen des Integumentes bei Ausbildung der ventralen Leibeswand anzusehen, die, je näher der Hautoberfläche, um so energischer vor sich gehen. In Folge dieser schrägen Richtung ist es schwierig, die Mammaranlage so günstig zu treffen, wie es der in Fig. 74 a abgebildete Schnitt zeigt. Häufiger erhält man vielmehr Bilder, in denen der Kolbengrund nicht deutlich gegen den Drüsenspross abgesetzt erscheint, so dass das Ganze, Mammaranlage + Drüsenspross, den Eindruck eines flaschenförmigen Gebildes erweckt, wie es KLAATSCH bei der Ratte beschrieben hat. Mit Hilfe der von KLAATSCH ganz richtig beobachteten histologischen Differenz

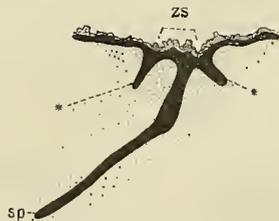


Fig. 75.

Fig. 75. Weisse Maus, Embryo No. III (37 mm RL), Mammaranlage p_2 , Medianschnitt. Vergr. 50:1. *sp* Milchdrüsenspross. * * Epidermisringlamelle als Anlage der Zitzenscheide (*zs*).

Fig. 76. Gesamtansicht der Zitzenscheiden- (*) und Milchdrüsenanlage p_2 eines Embryos wie in Textfig. 75, nach einem Totalpräparat. Vergr. 50:1.



Fig. 76.

zwischen Mammaranlage und Drüsenspross lässt sich aber auch in diesen Fällen die Abgrenzung beider Bildungen gegen einander vornehmen. Geringeres Gewicht möchte ich auf das gleichfalls von KLAATSCH als Unterscheidungsmerkmal herangezogene Verhalten des Areolargewebes legen, das in meinen Präparaten sehr wenig charakteristisch ausgebildet war. Gar nicht für die Unterscheidung von Mammaranlage und Drüsenspross kann endlich die gebogene Haltung des flaschenförmigen Fortsatzes in Frage kommen, da — entgegen KLAATSCH's Annahme¹⁾ — schon die Mammaranlagen sich schräg in die Cutis einsenken. Nichtsdestoweniger hat KLAATSCH das Verdienst, trotz viel weniger günstiger Schnittbilder, als sie mir zur Verfügung standen, für dies unter solchen Umständen schwierig zu beurtheilende Stadium bereits die richtige Deutung gefunden zu haben.

Bei den Embryonen No. III, die, ihrer Grösse nach (vgl. die Neugeborenen No. IV der Tabelle) zu urtheilen, unmittelbar vor der Geburt gestanden haben müssen, bedurfte es langen Suchens, ehe es mir bei der äusseren Inspection gelang, die Mammaranlagen aufzufinden. Die ursprünglichen Taschen waren jetzt zu Einsenkungen von ganz minimaler Tiefe reducirt, und nur noch an der kreisrunden Gestalt ihrer

1) KLAATSCH's (1884, p. 289) Argumentation lautet: „Gegen die Annahme, in ihm (dem flaschenförmigen Fortsatz) ausschliesslich eine Mammartaschenanlage zu sehen, spricht einmal seine Gestalt, die bei keinem anderen Thiere wiederkehrt. Ueberall ist die Taschenanlage ihrer Natur gemäss senkrecht abwärts gerichtet.“ Folglich ist der untere abgegebogene Theil des flaschenförmigen Fortsatzes als Drüsenspross aufzufassen. — Ich bemerke hierzu noch, dass sich die Mammaranlagen auch beim Maulwurf (Textfig. 62 u. f.) in schräger Richtung in die Cutis einsenken.

Begrenzung erkennbar. Auch die Schnitte (Textfig. 75) ergaben dementsprechend, dass die Zitzen-taschen fast vollständig verstrichen waren, so dass der inzwischen zu erheblicher Länge heran-gewachsene Milchdrüsenpross (*sp*) nahezu im Niveau der freien Hautoberfläche ausmündete. Zu seinen beiden Seiten zeigten sich etwas kürzere Epithelzapfen (* *), die einer in Totalpräparaten (Textfig. 76 *) sehr deutlich erkennbaren, ringförmig den Milchdrüsenpross umgebenden Epidermiswucherung entsprachen. Besonders instructiv waren die Totalpräparate ferner durch die klaren Bilder, die sie von der in diesem Stadium bereits ziemlich weit vorgeschrittenen Verästelung der Milchdrüsenanlage lieferten. Damit wird der Unterschied des Kalibers zwischen dem stärkeren oberen und dem schwächeren unteren Abschnitt des Milchdrüsenprosses (*sp*) in dem Schnitt der Textfig. 75 verständlich. Letzterer stellt nur einen der Neben-äste, ersterer dagegen den gemeinsamen Milchdrüsenausführgang dar.

Ueber die Deutung des vorliegenden Befundes kann nach den beim Maulwurf gemachten Erfahrungen kein Zweifel sein. Stimmen doch die Vorgänge hier und dort — primäre Aushöhlung der Mammaranlagen zu Zitzen-taschen, dann Verstreichen derselben und Auftreten einer Epidermisringlamelle im Umkreise des Milchdrüsenprosses — vollkommen mit einander überein. Allerdings war beim Maulwurf deutlicher als hier zu erkennen, dass die Epidermisringlamelle, d. h. die Anlage der späteren Zitzenscheide, keine von der Mammar-anlage völlig unabhängige Bildung darstellt, wie REIN es wollte, sondern aus dem Bereich der verstrichenen Zitzen-tasche selbst hervorgeht. Was aber hier bei der Maus in Folge der relativ grossen Kluft, die die Stadien No. II und III trennt, vielleicht an Evidenz fehlt, wird durch die bald zu besprechenden Befunde bei der Ratte reichlich wieder wettgemacht.



Fig. 77.



Fig. 78.

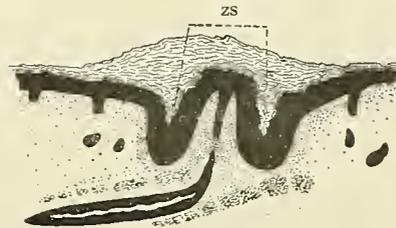


Fig. 79.

Fig. 77. *Mus musculus*, Embryo No. 1 (27,5 mm RL), Mammaranlage p_2 , Medianschnitt. Vergr. 50:1. *ha* Haaranlage; *sp* Milchdrüsenpross.

Fig. 78. Desgl., Embryo No. 2 (32 mm RL), Mammaranlage p_2 , Medianschnitt. Vergr. 50:1.

Fig. 79. Desgl., Junges No. 3 (57 mm RL), Mammaranlage p_2 , Medianschnitt. Vergr. 50:1. *zs* Anlage der Zitzenscheide.

Vorher müssen jedoch noch rasch die weiteren Entwicklungsvorgänge bei der Maus betrachtet werden. An die Embryonen No. III schliessen sich unmittelbar die Embryonen No. 1 der gewöhnlichen braunen Rasse an. Die geringen Reste der primären Zitzen-tasche, die dort noch vorhanden waren, sind jetzt ganz verschwunden (Textfig. 77), ja der ursprüngliche Boden der Mammaranlage erscheint eher etwas über das Niveau der umgebenden Haut hervorgewölbt. Milchdrüsenpross (*sp*) und Epidermis-ringlamelle verhalten sich im Uebrigen ganz ähnlich wie dort. Gleichfalls nichts wesentlich Neues ergeben ferner die mit einander vollkommen identischen Befunde bei den Embryonen No. IV und 2 (Textfig. 78), die genau den oben (S. 773) citirten Angaben REIN's entsprechen. Im Vergleich zum Stadium No. 1 stellen sich die bei ihnen zu beobachtenden Veränderungen lediglich als Wachstumsfortschritte dar. Die Ver-zweigung der Milchdrüsenanlage ist reicher geworden, in ihren Gängen hat die Bildung des Lumens begonnen. Die Epidermisringlamelle ist weiter in die Tiefe vorgewuchert, ohne aber bis jetzt im mindesten ausgehöhlt zu sein. In der Haut sind die bei den Embryonen No. 1 erst spärlich aufgetretenen Haaranlagen (Textfig. 77 *ha*) sehr viel zahlreicher geworden (Textfig. 78 *ha*).

Auch nach der Geburt unterbleibt noch für einige Zeit die Ausbildung der sekundären Zitzenscheiden, im Gegensatz zu dem beim Maulwurf beobachteten Verhalten. Infolgedessen erscheinen bei jungen Thieren, deren Haarpelz eben hervorzubrechen beginnt (No. 3 der Tabelle), die Mammaranlagen noch nicht, wie in den correspondirenden Maulwurfstadien (s. oben S. 769), als auffällige, tiefe Gruben, sondern als niedrige, nur schwer wahrnehmbare Erhebungen. Querschnitte durch diese Erhebungen (Textfig. 79) ergeben, dass die Vorwölbung im Wesentlichen nur noch von der Hornschicht hervorgebracht wird, die in dicker Lage die Epidermis überzieht und zugleich in die bisher vollkommen solid gewesene Epidermisringlamelle mächtige Hornpfropfe entsandt hat. Die Milchdrüsenanlage ist stark herangewachsen. Es ist klar, was die Folge sein wird, wenn diese Hornmassen nunmehr abgeworfen werden: die Zitzenscheiden — die sich beim Maulwurf ganz langsam und allmählich entwickeln — werden hier mit einem Schlage zur Ausbildung gelangen, zumal wenn sich gleichzeitig die Papille, auf der der Milchdrüsenausführgang mündet, retrahirt.

Dies ist nun bei halbwüchsigen Weibchen (No. 4 der Tabelle) geschehen. Streicht man hier in der Pectoral- oder Inguinalregion die Haare beiseite, so erkennt man leicht die Zitzenscheiden als kleine Taschen mit verhältnissmässig enger Oeffnung, die zudem stets auch durch ihre schmutzige Färbung von der übrigen Haut abstechen. Bei älteren Weibchen (No. 5 der Tabelle) tritt dann der bereits von GEGENBAUR (s. oben S. 773) beschriebene Zustand ein, dass die Zitzenscheiden ihre Oeffnung verbreitert haben und darin die Spitze der zukünftigen Zitze als prominente, aber noch nicht über das Niveau der Haut hervorragende Papille erblicken lassen. Die vollständige Evertirung der Zitzen erfolgt erst beim lactirenden Weibchen. Noch bei hochträchtigen Individuen fand ich in einzelnen Fällen die Zitzen kaum eben erst ein wenig aus ihren Scheiden hervorgetreten.

Sehr interessant gestalten sich im Vergleich zu der Maus die Verhältnisse bei der Hausratte (*Mus rattus* L.), von der ich die in der nachstehenden Tabelle aufgeführten 4 Stadien untersuchte.

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	34	17	Embryo
2	48	29,5	„
3	52	31	„
4	80	52	junges Thier

Bei den jüngsten von ihnen (No. 1 der Tabelle) waren die Mammaranlagen in der typischen Zwölfzahl äusserlich sehr deutlich als kleine weissliche Erhebungen sichtbar. Ihre mikroskopische Untersuchung ergab, dass sie sich sämmtlich auf dem kolbenförmigen Stadium befanden, im Einzelnen aber nicht unerheblich verschieden waren, wie die beiden in Textfig. 80 abgebildeten Schnitte, die von dem gleichen



Fig. 80. *Mus rattus*, Embryo No. 1 (34 mm RL.), Medianschnitte durch die Mammaranlagen p_1 (a) und i_2 (b). Vergr. 50:1. *ha* Haaranlage.

Embryo stammen, erkennen lassen. Schnitt b, durch die Anlage i_2 geführt, zeigt das charakteristische Bild einer kolbenförmigen Anlage, die erst seit kurzem in dieses Stadium eingetreten ist. Die Vorwölbung der Anlage ist noch auf die Erhebung eines Cutiswalles zurückzuführen, die äussere Oberfläche der Epidermis selbst ist gerade hier vollkommen flach. Die in Schnitt a wiedergegebene Anlage p_1 hat dagegen bereits

eine erhebliche Umgestaltung der ursprünglichen Kolbenform erfahren. Ihr Halsabschnitt ist zu einem langen Kegel ausgezogen, dem an der Spitze der ursprüngliche Kolbengrund kugelig aufsitzt. Der Cutiswall ist fast verschwunden, dafür ruft jetzt eine starke Anschwellung der Epidermis über der Mammaranlage ihre hügelartige Vorwölbung hervor. Von den übrigen Mammaranlagen sind p_2 und p_3 in ihrem Aussehen p_1 sehr ähnlich; auch die abdominale Anlage stellt bereits einen langgestreckten Kolben dar, während i_1 sich in seinem Verhalten nahe an i_2 anschliesst. Diese Verschiedenheit in der Ausbildung der Mammaranlagen entspricht der schon von HENNEBERG (1900) beschriebenen, beträchtlichen Differenz in der Zeit ihres Auftretens.

Bei den ihrer Grösse nach einander sehr nahe stehenden Embryonen No. 2 und 3 war schon makroskopisch eine starke Veränderung im Verhalten der Mammaranlagen zu constatiren, indem an die Stelle von Erhebungen kleine Löcher getreten waren; es hatte also die Umwandlung der Mammaranlagen in Zitzentaschen begonnen. Aeusserlich boten die Embryonen sonst nichts Bemerkenswerthes dar. Ueberaschend günstig gestaltete sich dagegen das Ergebnis ihrer mikroskopischen Untersuchung, besonders deshalb, weil der Altersunterschied zwischen den Embryonen No. 2 und 3 im Vergleich zu dem noch immer stark ausgeprägten Unterschied in der Ausbildung ihrer pectoralen und inguinalen Mammaranlagen relativ gering war. Die Befunde bei den verschiedenen Anlagen der verschiedenen Embryonen ergänzten daher einander aufs glücklichste und lieferten auf diese Weise Bilder von den successive auf einander folgenden Stadien des Umwandlungsprocesses der Mammaranlagen in die Zitzentaschen, die ihn in allen seinen Einzelheiten überblicken liessen. Sehr anschaulich ergibt sich dies aus Textfig. 81 und 82, wo beidemale die Schnitte a das Verhalten der Anlagen p_3 , die Schnitte b das der Anlagen i_1 wiedergeben, und zwar in Textfig. 81 vom Stadium No. 2, in Textfig. 82 vom Stadium No. 3. In der Reihenfolge: 81 b, 82 b, 81 a und 82 a betrachtet fügen sich die Figuren zu einer continuirlichen Reihe aneinander.

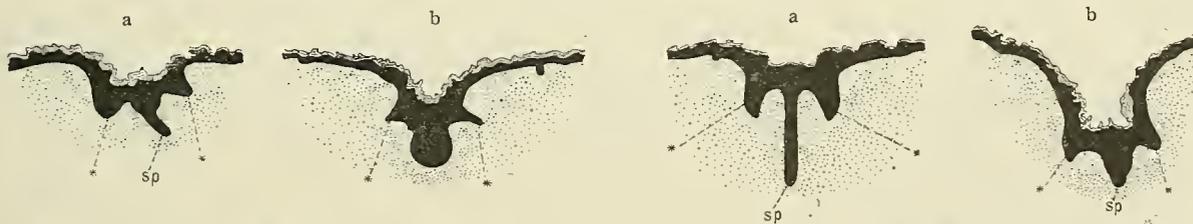


Fig. 81.

Fig. 82.

Fig. 81. *Mus rattus*, Embryo No. 2 (48 mm RL.), Medianschnitte durch die Mammaranlagen p_3 (a) und i_1 (b). Vergr. 50:1.

Fig. 82. Desgl. Embryo No. 3 (52 mm RL.), Medianschnitte durch die Mammaranlagen p_3 (a) und i_1 (b). Vergr. 50:1.

sp Milchdrüsen spross, * * Anlage der Zitzenscheide.

Sehr bemerkenswerth ist es nun, dass sich dieser Umwandlungsprocess bei der Ratte im Einzelnen etwas anders als beim Maulwurf oder bei der Hausmaus verhält. Es treten nämlich an den Mammaranlagen Bildungen auf, die schon in recht frühen Stadien die Anlage der späteren, secundären Zitzenscheiden vorbereiten. Ehe auch nur der Halsabschnitt der noch deutlich kolbenförmigen Mammaranlage ausgehöhlt ist, sprosst bereits an ihren Seitenwänden eine Epidermiswucherung hervor, die sich im Schnitt als ein jederseits dem Mammaranlagenhals ansitzender solider Epithelzapfen darstellt (Textfig. 81 b * *). In weiter ausgehöhlten Mammaranlagen finden sich diese Epithelzapfen (Textfig. 82 b * *) am Boden der Zitzentasche, an dem noch immer der ursprüngliche Kolbengrund als halbkuglig in die Cutis sich einsenkende Vorwölbung zu erkennen ist, trotzdem aus ihm wiederum ein kurzer Epithelspross (sp), die Milchdrüsenanlage, hervorgewachsen ist. Dies Verhältniss bleibt selbst dann zunächst noch bestehen, wenn die primäre Zitzentasche, die auch bei der Ratte nur sehr kurzen Bestand hat, wieder zu verstreichen beginnt. Der Boden der

Zitzentasche nähert sich dabei allmählich der äusseren Hautoberfläche (Textfig. 81a), mit ihm der halbkuglige Rest des einstigen Mammarkolbengrundes und der davon abzweigende Milchdrüsenpross (*sp*), sowie die ihn umgebende Epidermiswucherung (**). Aus letzterer wird dann, je weiter die Zitzentasche verstreicht, um so deutlicher jene Epidermisringlamelle (Textfig. 82a**), die in der gleichen Weise auch bei der Maus (vgl. Textfig. 75—78) und beim Maulwurf (vgl. Textfig. 68**) den nach Verstreichen der Zitzentasche an der freien Oberfläche der Haut ausmündenden Milchdrüsenpross (*sp*) umrundet. Von diesem Stadium an herrscht zwischen dem Verhalten der Mammaranlagen von Hausratte und Hausmaus völlige Uebereinstimmung. Die Rattenjungen No. 4 zeigten hinsichtlich ihrer Mammaranlagen genau den gleichen Befund wie die Mäusejungen No. 3 (vgl. Textfig. 79), denen sie auch in der Beschaffenheit ihres Haarkleides glichen.

Nach meinen allerdings nur spärlichen Beobachtungen schliesst sich die Wanderratte (*Mus decumanus* PALL.) in der ersten Entwicklung ihrer Mammaranlagen nicht der Hausratte, sondern eigenthümlicher Weise der Hausmaus an. Wenigstens waren bei Embryonen von 46 mm Rücken- und 28 mm Scheitelsteisslänge, die also im Alter etwa den Embryonen No. 2 der Hausratte entsprachen und



Fig. 83. *Mus decumanus*, Embryo (46 mm RL), Mammaranlage p_2 , Medianschnitt. Vergr. 50:1. *sp* Milchdrüsenpross.

äusserlich wie diese die Mammaranlagen als kleine Löcher erkennen liessen, alle Zitzentaschen, pectorale wie abdominale und inguinale, ganz nach dem für die Hausmaus (vgl. Textfig. 74) beschriebenen Typus gebaut (Textfig. 83). Trotzdem die Aushöhlung der Mammaranlagen relativ weit vorgeschritten war, und der Milchdrüsenpross (*sp*) — in den pectoralen Anlagen wenigstens — bereits eine bedeutende Länge erreicht hatte, war noch keine Spur von den Anlagen der secundären Zitzenscheiden zu bemerken, die den Mammaranlagen der Hausratte in diesen Stadien (vgl. Textfig. 81) ein so charakteristisches Aussehen verleihen.

Dass diese Bildungen bald darauf aber auch bei der Wanderratte auftreten, lehrten kurz vor der Geburt stehende (oder eben geborene?) Junge von 55 mm Rücken- und 37 mm Scheitelsteisslänge, deren von mir auf Schnitten untersuchte Anlagen a , i_1 und i_2 Bilder lieferten, die etwa dem der Textfig. 82a glichen. Nur war der Milchdrüsenpross erheblich weiter entwickelt und bereits mit einem Lumen versehen, dessen erste Anlage übrigens schon in dem vorgehenden Stadium (Textfig. 83) zu erkennen war.

Aus den geschilderten Vorgängen bei der Zitzenentwicklung der Muriden lassen sich leicht die phylogenetischen Konsequenzen ziehen. Die principielle Uebereinstimmung mit den beim Maulwurf beobachteten Verhältnissen ist ja, wie bereits des öfteren betont, so gross, dass auch die stammesgeschichtliche Deutung principiell die gleiche sein muss.

Zunächst ist wiederum zu betonen, dass die Marsupialtaschenhypothese, die ich seiner Zeit (1902a) gerade mit Rücksicht auf die Zitzenscheiden der Muriden aufgestellt hatte, nicht mehr aufrecht erhalten werden kann. Zwar ist die äussere Aehnlichkeit im Verhalten der Zitzenscheidenanlagen von Maus (Textfig. 78) und Ratte (Textfig. 82a) mit dem der Marsupialtaschenanlagen der Beuteltiere (Taf. XLIII/XLIV, Fig. 65 *mt*) geradezu frappant, weit grösser jedenfalls noch als beim Maulwurf, und der ohne Kenntniss ihrer Genese daraus abgeleitete Schluss auf eine Homologie beider Bildungen daher gewiss begrifflich. Nach ihrer gänzlich verschiedenen Entwicklung kann aber davon keine Rede mehr sein. Die Marsupialtaschen entstehen unabhängig von den Mammaranlagen, die Zitzenscheiden aber in unmittelbarem Anschluss an diese selbst. Schon die Befunde beim Maulwurf und bei der Maus liessen keine andere Deutung zu. Bei der Hausratte vollends liefert die directe Beobachtung (Textfig. 81b) hierfür den unantastbaren Beweis.

Dieselben Bilder zeugen aber gleichzeitig auch für die Richtigkeit des Standpunktes, den ich oben (S. 771 f.) gegenüber der Zitzentaschenhypothese vertreten habe. So sicher der Zusammenhang zwischen Mammaranlage und Zitzenscheide ist, ebenso sicher ist es, dass die Zitzenscheiden nicht einfach mit den primären Zitzentaschen identisch sind, sondern ihnen gegenüber eine secundäre Neubildung darstellen¹⁾. Die primären Zitzentaschen sind nichts anderes als die ausgehöhlten Mammaranlagen selbst, sowohl bei den Marsupialiern, wie bei denjenigen Placentaliern, wo es noch zu ihrer Aushöhlung kommt. Die Zitzenscheiden des Maulwurfs und der Muriden dagegen entwickeln sich auf der Grundlage einer erst secundär im Anschluss an die Mammaranlagen auftretenden, besonderen Epidermiswucherung, während gleichzeitig die primären Zitzentaschen nach kurzem Bestande ausnahmslos wieder verstreichen.

Regressive und progressive Entwicklungsvorgänge erscheinen daher bei der Ontogenese der Maulwurf- und Mäusezitzen eng mit einander verknüpft. Durch regressive Entwicklung sind bei allen Placentaliern die primären Zitzentaschen, die für die Marsupialier charakteristisch sind, reducirt worden. Als ihr Rudiment ist im Allgemeinen nur die kolbenförmige Mammaranlage erhalten, während ein Zitzentaschenstadium selbst nur noch selten durchlaufen wird. Damit combinirt sich beim Maulwurf und bei den Muriden die Neubildung secundärer Zitzenscheiden als Einrichtungen, die bei diesen in der Erde grabenden Thieren den Schutz der Zitzen übernehmen.

Dass Organe, die sich in aufsteigender Entwicklungsrichtung befinden, den Zeitpunkt ihrer ersten Anlage allmählich in immer jüngere Stadien der Ontogenese verschieben können, ist eine stammesgeschichtlich oft zu beobachtende Erscheinung. Ein Beispiel hierfür liefert auch die Entwicklung der Zitzenscheiden. Beim Maulwurf beginnt sie erst einige Zeit nach der Geburt und nach völligem Verstreichen der primären Zitzentaschen. Bei der Hausmaus fällt die Entstehung der Epidermisringlamellen als Anlage der secundären Zitzenscheiden bereits in das embryonale Leben, wenn auch erst in die Periode der Zitzentaschenrückbildung. Bei der Hausratte endlich ist noch ein Schritt weiter zu jüngeren Entwicklungsstadien hin gethan, und das Resultat daher die Anlage der secundären Zitzenscheiden bei Embryonen, bei denen noch nicht einmal die primären Zitzentaschen zur Aushöhlung gelangt sind. So eröffnet die Betrachtung dieser Reihe nicht nur den Weg zum Verständniss des eigenthümlichen Verhaltens der Mammaranlagen bei der Hausratte (Textfig. 81 b), sondern liefert zugleich auch ein weiteres Argument für die Auffassung, dass die secundären Zitzenscheiden nicht regressive, sondern progressive Bildungen darstellen.

Gattung *Sciurus*.

Die in der Literatur vorliegenden Angaben über Zahl und Anordnung der Zitzen beim Eichhörnchen unserer Wälder (*Sciurus vulgaris* L.) lassen eine ähnliche Unsicherheit erkennen, wie vorhin beim Maulwurf. CUVIER (1805, p. 157) schreibt ihm in seinem Tableau du nombre et de la situation des mamelles 8 Zitzen zu, von denen 2 an der Brust, 6 am Bauche liegen sollen; inguinale Zitzen werden ausdrücklich als fehlend angegeben. Nach ihm als Quelle beziffern MILNE-EDWARDS (1870) und wohl auch GEGENBAUR (1898) die Zitzenzahl auf 8. GIEBEL (1855) notirt für die Gattung *Sciurus* den Besitz von 2—4 Zitzenpaaren, ohne über *Sc. vulgaris* specielle Angaben zu machen. Dagegen bemerkt er, dass sich die 8 Zitzen des syrischen Eichhörnchens (*Sc. syriacus* EHRENB.) über Brust (1 Paar), Bauch (2 Paare) und Weichen (1 Paar) vertheilen. Nach BONNET (1893) besitzt das Eichhörnchen „meist“ 8 Zitzen, während es FATIO (1869) mit

1) Ich freue mich, in O. BÜTSCHLI'S Vorlesungen über vergleichende Anatomie (Leipzig 1910, p. 151) genau die gleiche Meinung ausgesprochen zu finden. Frl. Dr. HAMBURGER (Heidelberg) hatte die Güte mir mitzuthellen, dass sie auf Grund vor längerer Zeit angestellter, bisher nicht publicirter Untersuchungen ebenfalls zu diesem Resultat gelangt ist.

10—12 Zitzen versehen sein lässt. BLASIUS (1857) und SCHÄFF (1911) machen über die Zitzenzahl überhaupt keine Angaben.

Für diese beträchtlichen Differenzen in den Angaben ist nun beim Eichhörnchen eine Besonderheit seines Mammarapparates verantwortlich zu machen, die, soweit mir bekannt, unter allen Placentaliern nur bei ihm und einigen nahe verwandten Formen besteht. Allerdings handelt es sich dabei ebensowenig wie beim Maulwurf um eine Variabilität der Zitzenverhältnisse; diese sind vielmehr durchaus constant. Wohl aber ist hier eine Irreführung der Untersucher dadurch möglich, dass überall, bei Embryonen wie bei erwachsenen Thieren einerlei welchen Geschlechts, eine scheinbare Verdoppelung eines Theiles der Zitzenpaare zu beobachten ist (Textfig. 91, S. 786). Diese Verdoppelung betrifft nur die beiden vordersten Zitzenpaare, das pectorale (p) und das erste abdominale (α_1), indem sich auf jeder Körperseite in geringem Abstände medioventral von den typischen Zitzen noch ein zweites Warzenpaar (π neben p , α neben α_1) findet. Die beiden hinteren Zitzenpaare, von denen das eine noch auf dem Abdomen (α_2), das andere aber in der Inguinalregion zwischen den Beinen jederseits von den äusseren Genitalien gelegen ist (i), sind dagegen nicht verdoppelt. Aus diesen vom erwachsenen Thier meines Wissens bisher noch nicht beschriebenen Verhältnissen ergibt sich, dass die Angaben über die Zahl der Brustwarzen des Eichhörnchens auf 8 oder 10—12 lauten werden, je nachdem ob man nur die äusseren Zitzenreihen oder auch die Doppelbildungen mitrechnet. Die Differenz zwischen den Angaben GIEBEL's und CUVIER's erklärt sich gleichfalls vielleicht daraus, dass letzterer das inguinale Zitzenpaar (i) übersehen und dafür das abdominale Paar α mitgezählt hat.

In der entwicklungsgeschichtlichen Literatur ist diese Erscheinung dagegen bereits seit längerer Zeit bekannt, und zwar kommt das Verdienst ihrer Entdeckung O. SCHULTZE (1893) zu, der gelegentlich seiner Untersuchungen über die Milchlinie bei Eichhörnchenembryonen von 1,9 cm Scheitelsteisslänge dieselben Verhältnisse beobachtete, wie sie Textfig. 91 abbildet. Zugleich veranlasste ihn dieser Befund, die Vermuthung auszusprechen, dass in jüngeren Stadien eine doppelte Milchlinie vorhanden sei. Einige Jahre später machte sodann PROFÉ (1899) in seinen „Beiträgen zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane“ die bestimmte Behauptung, dass das Eichhörnchen „in frühen Embryonalstadien jederseits zwei nahezu parallel gerichtete Milchlinien erkennen lässt“, eine Angabe, die von hier aus weiter ihren Weg in die Literatur gefunden hat (vgl. SCHICKELE 1900, p. 19). Da PROFÉ nichts darüber mittheilt, bei welcher Gelegenheit dieser, wie er sich ausdrückt, „zweifellose Befund“ erhoben wurde, wohl aber weitgehende Schlüsse über die phylogenetische Bedeutung der Milchlinie daraus ableitet, schien es mir wichtig, die Verhältnisse beim Eichhörnchen selbst zu prüfen und mich davon zu überzeugen, ob hier wirklich eine doppelte Milchlinie vorhanden sei, oder ob sie etwa nur einem Missverständniss der hypothetischen Bemerkung O. SCHULTZE's ihr Dasein in der Literatur verdanke.

Zur Durchführung dieser Untersuchung diente mir das reiche Material an Embryonen, über dessen Herkunft ich schon oben (S. 764) berichtet habe¹⁾. Natürlich wird aus ihrer Zahl im Folgenden nur eine kleine Auswahl von Stadien zur Besprechung gelangen, über deren Grössenverhältnisse die nachstehende Tabelle (S. 783) Auskunft giebt.

Bei dem Embryo No. 1, dessen Körper noch eine geringe Spiralkrümmung zeigte, waren beide Extremitäten bereits flossenförmig ausgebildet und durch eine deutlich vorragende Extremitätenleiste verbunden. Diese war im grössten Theile ihrer Ausdehnung gleichmässig flach gewölbt, liess jedoch in

1) Es sei hier noch angemerkt, dass die grösste Zahl der von mir bei einem Weibchen angetroffenen Embryonen 6 betrug, während nach BLASIUS (1857) in einem Wurf 3—9 Junge zur Welt kommen sollen. Letzteres wäre — wenn diese Angabe richtig ist — recht interessant, da damit die Zahl der Jungen die der Zitzen überschreiten würde. Doch kommt das auch anderweit vor, so z. B. beim Meerschweinchen, bei dem nur 2 Zitzen in inguinaler Lage vorhanden, Würfe von 3, 4 und 5 Jungen aber keine Seitenheit sind.

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm
1	14	5
2	24	8,5
3	25	9
4	27,5	10,5
5	29	11
6	35	16
7	44	21
8	76	43

der Nähe der vorderen Extremität eine stärkere Wölbung erkennen, ganz ähnlich wie es HENNEBERG (1900) von einem 13 Tage 1 Stunde alten Rattenembryo beschrieben hat. Auch mikroskopisch ergab sich ein analoger Befund, indem ein Milchstreifen vorhanden war, dessen Breite fast genau mit der der Extremitätenleiste zusammenfiel. Wie bei der Ratte (HENNEBERG, p. 14, 15) zeichnete sich der Milchstreifen vor dem einschichtigen, flachen Epithel der Umgebung durch seine Zweischichtigkeit und durch die dichtgedrängte Anordnung der unmittelbar unter ihm gelegenen Mesenchymzellen aus. Ebenso war festzustellen, dass er sich bis in die Achselhöhlengegend ausdehnte.

Aus diesem Milchstreifen differenziert sich nun in den folgenden Stadien nicht etwa eine doppelte, sondern eine einzige Milchlinie, genau wie bei allen bisher daraufhin untersuchten Placentaliern. Diese Milchlinie beginnt als feine, durch ihre mehr weissliche Färbung auffallende Leiste cranial eine kurze Strecke unterhalb der Achselhöhle und verläuft von hier kontinuierlich bis in die Gegend der Inguinalbeuge, wo sie allmählich verschwindet und in dem Milchstreifen aufgeht. Dabei ist sie nicht überall von gleicher Dicke, sondern zeigt bei den Embryonen No. 2 (Textfig. 84)¹⁾ in ihrem cranialen Abschnitt kurz

nach dem Beginn eine langsam anhebende, stärkere Anschwellung, die sich ziemlich plötzlich gegen ein kurzes, sehr viel dünneres Stück absetzt, worauf wieder ein verhältnismässig langer dickerer Abschnitt folgt, der sich schliesslich allmählich zu einer ganz dünnen Leiste verschmälert²⁾. In den beiden Anschwellungen kündigt

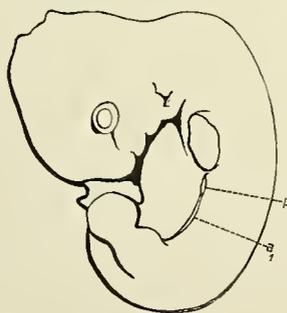


Fig. 84.

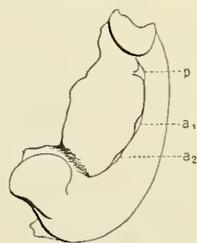


Fig. 85.



Fig. 86.

Fig. 84. *Scîurus vulgaris*, Embryo No. 2 (24 mm RL); Milchlinie der linken Seite mit beginnender Differenzierung des pectoralen (*p*) und ersten abdominalen Milchhügels (*a*₁). Vergr. 6:1.

Fig. 85. Desgl. Embryo No. 3 (25 mm RL); Stück der linken Rumpfhälfte. Differenzierung des pectoralen (*p*) und der beiden abdominalen Milchhügel (*a*₁, *a*₂). Vergr. 6:1.

Fig. 86. Desgl. Schnitt durch den sich zur Theilung vorbereitenden, linken, pectoralen Milchhügel eines Embryos vom Stadium No. 3. Vergr. 50:1.

sich die Anlage des pectoralen (*p*) und des ersten abdominalen (*a*₁) Milchhügels an, während für die beiden anderen Milchhügel die Zeit der Differenzierung noch nicht begonnen hat. Erst bei etwas älteren Embryonen (No. 3 der Tabelle) wird caudal von *a*₁, das jetzt eine der Anschwellung *p* der Embryonen No. 2 durchaus ähnliche Gestalt angenommen hat, noch eine dritte Anschwellung sichtbar, die Anlage von *a*₂ (Textfig. 85). Alle drei, bei makroskopischer Betrachtung als kleine, weissliche, längsovale Hügel sehr

1) Vgl. auch die von mir vor kurzem anderorts (BRESSLAU 1911) publicirten Photogramme dieses und der folgenden Embryonen.

2) Eine völlige Unterbrechung der Milchlinie von vornherein, wie sie HENNEBERG bei der Ratte bisweilen antraf, ist jedoch niemals zu constatiren.

deutlich hervortretende Anschwellungen hängen nur noch durch dünne, aber nirgends unterbrochene Verbindungsstücke mit einander zusammen, so dass die Milchlinie als solche immer noch vollkommen einheitlich ist. Vor p erstreckt sich ein kurzer, dünner Abschnitt der Milchlinie cranialwärts nach der Gegend der Achselhöhle hin, hinter a_2 ein ebensolcher caudalwärts in die Inguinalbeuge; eine Anlage von i ist jedoch um diese Zeit noch nicht vorhanden.

Viel bemerkenswerther ist aber eine andere Erscheinung, die Stadium No. 3 bereits bei äusserer Inspection beobachten lässt. Von der pectoralen Anschwellung (Textfig. 85 p) geht nämlich nicht nur das cranialwärts zur Achselhöhle ziehende und das in caudaler Richtung die Verbindung mit der ersten abdominalen Anschwellung herstellende Stück der Milchleiste aus, sondern es entspringt ausserdem von ihr noch ein medial gerichteter Ausläufer in Gestalt eines kurzen, nach der Bauchmitte zu spitzer und flacher werdenden Fortsatzes. Bei mikroskopischer Untersuchung erhält man das in Textfig. 86 wiedergegebene Querschnittsbild. Die Anschwellung p erscheint danach als typischer Milhhügel, der sich noch kaum in die Cutis einsenkt und sich lateral oder richtiger dorsal (in der Figur rechts) ziemlich unvermittelt aus der angrenzenden Epidermis erhebt. Medioventral (in der Figur links) dagegen folgt auf p , durch eine geringfügige Einschnürung abgesetzt, eine zweite niedrigere Erhebung (π), die ohne scharfe Grenze in das benachbarte Epithel übergeht. Sowohl das Total- wie das Querschnittsbild deutet also darauf hin, dass sich der pectorale Milhhügel zu einer Theilung in medioventraler Richtung, d. h. senkrecht zum Verlauf der Milchlinie selbst, vorbereitet.

Ein solcher Theilungsprozess vollzieht sich denn nun auch wirklich in den nächsten Stadien, und zwar nicht nur an der pectoralen, sondern ein wenig später auch an der ersten abdominalen Anlage. Beides liessen die Embryonen No. 4 schon bei der makroskopischen Inspection mit grösster Deutlichkeit erkennen (Textfig. 87). Die Verbindungsstücke der Milchlinie zwischen p , a_1 und a_2 waren bei ihnen verschwunden, es hatte sich also jetzt die definitive Sonderung dieser Zitzenanlagen vollzogen. Nur der von a_2 zur Inguinalbeuge ziehende caudale Fortsatz der Milchlinie war bei geeigneter Beleuchtung noch eben wahrnehmbar und verlief jetzt zu einer kleinen, länglichen, die Anlage des inguinalen Milhhügels i darstellenden Anschwellung, die in Textfig. 87 durch den Ansatz der hinteren Extremität verdeckt wird. Ausserdem aber zeigte sich, dass in geringer Entfernung medioventral von dem pectoralen Milhhügel p noch ein zweiter kleinerer Hügel π vorhanden, und dass gleichzeitig die erste abdominale Anlage a_1 gerade

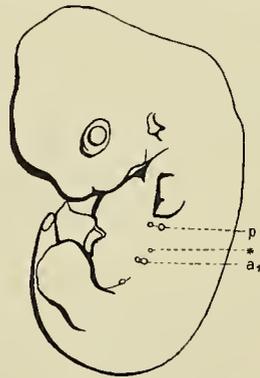


Fig. 87.

Fig. 87. *Sciurus vulgaris*, Embryo No. 4 (27,5 mm RL). Theilung der Mammaranlagen p und a_1 ; * Ueberzählige Anlage. Vergr. 4:1.

Fig. 88. Desgl. Querschnitte durch die in Theilung begriffenen Mammaranlagen eines Embryos vom Stadium No. 4. a Theilung der pectoralen Anlage in p und π . b Beginnende Theilung der ersten abdominalen Anlage in a_1 und a . Vergr. 50:1.



Fig. 88.

in Theilung begriffen war. Auch die Theilung von p und π war noch nicht ganz beendet; vielmehr spannte sich zwischen beiden Anlagen noch ein feiner, erst bei Lupenvergrösserung deutlich erkennbarer, weisslicher Strang als Verbindungsbrücke aus. Dementsprechend ergab die Schnittuntersuchung, dass der pectorale Milhhügel (Textfig. 88 a, p) der inzwischen abgeflacht und in das unterliegende Gewebe eingesunken, also in der von REIN zuerst beschriebenen typischen Weise in das linsenförmige Stadium übergegangen war,

in medioventraler Richtung durch einen Streifen verdickten Epithels mit einer zweiten linsenartigen Anschwellung π zusammenhing, die bei nahezu gleicher Breite eine wesentlich geringere Höhe zeigte. Die Entfernung der Centren von p und π , die im Stadium No. 3, wo beide Anlagen unmittelbar an einander grenzten, 0,15 mm betragen hatte, mass jetzt 0,35 mm, die Breite und Höhe von p ca. 0,2 mm und 0,12 mm, von π dagegen nur ca. 0,17 mm und 0,045 mm. Auch die erste abdominale Anlage (Textfig. 88b) hatte bei den Embryonen No. 4 bereits das linsenförmige Stadium erreicht, verhielt sich aber in Bezug auf den Theilungsvorgang ähnlich wie der pectorale Milchhügel des Stadiums No. 3 (Textfig. 86). Von der dorsolateral scharf gegen die angrenzende Epidermis abgesetzten Hauptanschwellung a_1 (Textfig. 88b) zweigte sich medioventral eine zweite, kleinere Anschwellung α ab, die allmählich flach in die Bauchhaut auslief. Der gleiche Vorgang, der sich bei dem Embryo No. 3 an dem pectoralen Milchhügel abgespielt hatte, wiederholt sich also jetzt an der ersten abdominalen Mammaranlage.

Ausser den 4 typischen Mammaranlagen p , a_1 , a_2 , i und den aus p und a_1 hervorgegangenen Hügeln π und α zeigt der in Textfig. 87 abgebildete Embryo aber noch eine weitere kleine Anlage (*), die zwischen p und a_1 gelegen ist und eine überzählige Bildung darstellt. Es handelt sich hier um einen Fall von Hyperthelie, eine Erscheinung, die beim Eichhörnchen keineswegs selten und sowohl während des embryonalen Lebens, nach Zerfall der Milchlinie in die einzelnen Milchhügel, als auch bei erwachsenen Thieren zu beobachten ist. Charakteristisch ist es, dass die überzähligen Anlagen immer an der gleichen Stelle des Milchliniensystems, d. h. zwischen p und a_1 , auftreten, und dass sie in den jüngsten Stadien¹⁾ stets näher zu a_1 als zu p liegen. Vielleicht ist in der auffällig langgestreckten Anschwellung, als welche a_1 bei seiner ersten Sonderung innerhalb der Milchlinie erscheint (Textfig. 84), stets die Anlage für eine überzählige Bildung mitenthalten, die aber weiterhin nur in einem Theil der Fälle zur Ausbildung gelangt. In der Mehrzahl der Fälle zeigte sich die Hyperthelie nur auf einer Seite, und zwar häufiger links als rechts, sehr selten dagegen beiderseitig. Bisweilen erwiesen sich selbst in 3 oder 4 Individuen umfassenden Würfen alle Geschwister mit accessorischen Anlagen ausgestattet, aber durchaus nicht etwa sämmtlich auf der gleichen Körperseite, sondern theils rechts, theils links. Genaue Zahlen über die Häufigkeit der Hyperthelie kann ich leider nicht mittheilen, da ich versäumt habe, mir von Anfang an darüber Notizen zu machen.

Bei den nur wenig älteren Embryonen No. 5 ist die Theilung von p und π vollendet, indem π eine ganze Strecke weit von p in medioventraler Richtung abgerückt ist, während dieses selbst sich seine relative Lage am Abdomen nahezu unverändert bewahrt hat. Auch die Theilung der ersten abdominalen Anlage ist ihrem Ende nahe; doch hängen ihre beiden Abkömmlinge a_1 und α noch durch eine ähnlich zarte Verbindungsbrücke mit einander zusammen, wie sie sich im vorhergehenden Stadium (Textfig. 87) zwischen den Anlagen p und π ausspannte.

Mikroskopisch zeigen diese Anlagen das in Textfig. 89 dargestellte Verhalten. Der Abstand zwischen den pectoralen Hügeln p und π (Schnitt a), von Mitte zu Mitte gemessen, ist jetzt auf 0,55 mm, die Breite von p auf ca. 0,3 mm gewachsen, während die Höhe etwa bei 0,12 mm stehen geblieben ist. Beträchtlich, von 0,17 mm auf 0,13 mm und von 0,045 mm auf 0,03 mm, hat dagegen sowohl die Breite als auch die Höhe von π abgenommen. Vergleicht man Textfig. 88a und 89a, so scheint es, als ob diese starke Abnahme mit der starken medioventralen Verlagerung von π zusammenhängt, indem sich jetzt das Zellenmaterial der Anlage π und der π mit p verbindenden Brücke auf einen grösseren Flächenraum vertheilt hat. Dass die Anschwellung von π trotz ihrer Geringfügigkeit makroskopisch noch immer so deutlich

1) Späterhin verschiebt sich dies Verhältniss derart, dass die überzählige Anlage von p und a_1 etwa gleich weit entfernt ist (vgl. Textfig. 87 und 90 *).

hervortritt, hat seinen Grund in einer sehr beträchtlichen Ansammlung von Mesenchymzellen in dem unmittelbar darunter gelegenen Gewebe. Diese, die viel bedeutender ist als unter p (vgl. Textfig. 89a), kompensiert für die optische Wirkung die Abnahme der Epidermisanschwellung, indem die Lichtstrahlen an dieser Stelle nicht so tief eindringen können, wie in das benachbarte Gewebe, sondern reflectirt werden und daher die Anlagen π als kleine weissliche Flecke hervortreten lassen. Die Anlagen a_1 zeigten bei den verschiedenen Embryonen dieses Stadiums ein ziemlich variables Verhalten. Bei den einen (Textfig. 89b) war der Milchhügel a_1 noch nicht einmal so weit in die Cutis eingesunken wie im Stadium No. 4 (Textfig. 88b); bei anderen dagegen war bereits das linsenförmige Stadium vollkommen erreicht (Textfig. 89c) und zugleich die Ablösung von α sehr viel weiter vorgeschritten. Im Uebrigen sind die Bilder bezüglich des Verhältnisses von a_1 zu α , das dem von p zu π vollkommen entspricht, wohl ohne weiteres verständlich.

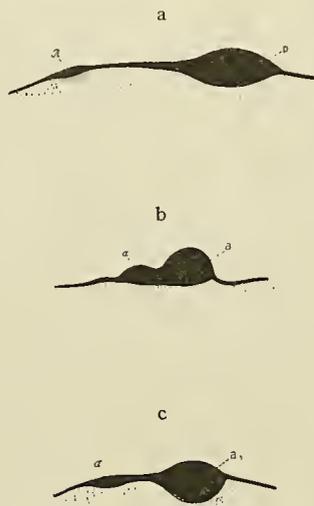


Fig. 89.

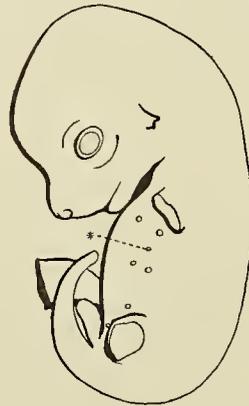


Fig. 90.

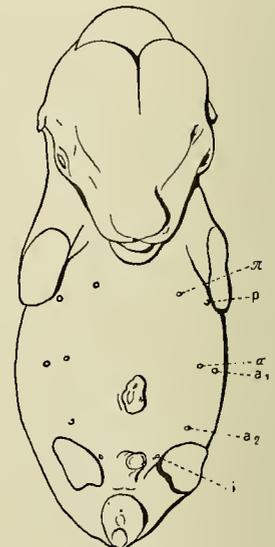


Fig. 91.

Fig. 89. *Sciurus vulgaris*, Stadium No. 5 (Embryonen von 29 mm RL). a Schnitt durch die Anlagen p und π ; b und c Schnitte durch die Anlagen a_1 und α bei 2 verschiedenen Embryonen des gleichen Wurfes. Vergr. 50:1.

Fig. 90. Desgl. Embryo No. 6 (35 mm RL). Theilung der pectoralen und ersten abdominalen Mammaranlage beendet. Dazwischen eine überzählige Anlage (*). Vergr. 4:1.

Fig. 91. Desgl. Embryo No. 7 (44 mm RL), Ventralansicht. Vergr. 4:1. p , a_1 , a_2 und i die 4 Mammaranlagen; π und α die durch Theilung aus p und a_1 hervorgegangenen Anlagen. — Zur Sichtbarmachung der Anlagen sind bei den Embryonen die Extremitäten abgeschnitten.

In den Stadien No. 6 und 7 wird sodann der Zustand erreicht, der bereits von O. SCHULTZE beobachtet wurde. Die Milchlinie ist gänzlich zurückgebildet, π und α sind von p und a_1 vollkommen losgelöst. Daher sind jetzt alle Merkmale verschwunden, die einen Beobachter dieses Stadiums, bei dem Versuch sich ohne Kenntniss jüngerer Materials ein Bild von der Entstehung des vorliegenden Befundes zu machen, auf den rechten Weg weisen könnten. Man wird das bei der Betrachtung der Textfig. 90 und 91 ohne weiteres begreifen. Bei den Embryonen No. 6 (Textfig. 90) beträgt der Abstand von π zu p 1,1 mm, der von α zu a_1 0,7 mm, bei den Embryonen No. 7 (Textfig. 91) sind die beiden Entfernungen auf 1,6 mm bzw. 1 mm gewachsen; a_2 und i dagegen stellen einfache Milchhügel dar, die keine Spur ähnlicher Verdoppelungserscheinungen zeigen. Der in Textfig. 90 abgebildete Embryo des Stadiums No. 6 ist ausserdem mit einer überzähligen Anlage (*) ausgestattet, die ausnahmsweise etwas stärker aus der die Mammaranlagen p und a_1 verbindenden Linie heraus medianwärts verschoben liegt.

Man könnte versucht sein, die Untersuchung der Verhältnisse beim Eichhörnchen an diesem Punkte zu schliessen, da der zunächst interessierende Entwicklungsprocess scheinbar sein Ende erreicht hat. Es war zu prüfen, wie die Verdoppelung der beiden vorderen Mammaranlagenpaare zu Stande kommt, ob ihr wirklich von vornherein eine doppelte Anlage in Gestalt einer doppelten Milchlinie zu Grunde liegt oder nicht. Diese Prüfung hat jetzt ergeben, dass das Eichhörnchen hinsichtlich seiner Milchlinie keine Ausnahmestellung unter den Placentaliern einnimmt, sondern sie jederseits in der typischen Einzahl bildet. Die Verdoppelung der beiden vorderen Mammaranlagenpaare stellt sich erst in späteren Stadien ein, als eine Besonderheit, die mit der Anlage der Milchlinie gar nichts zu thun hat. Sie beginnt vielmehr erst nach der Differenzirung der Milchhügel und vollzieht sich unter dem eigenartigen Bilde eines Theilungsvorganges, indem sich zuerst von dem pectoralen, dann von dem ersten abdominalen Milchhügel jeder Körperseite medial ein kleiner Abschnitt der epithelialen Anlage absondert und allmählich ventralwärts verschiebt, bis es schliesslich zur völligen Abtrennung des kleineren Hügel von dem grösseren kommt. Die beiden hinteren Mammaranlagenpaare betheiligen sich dagegen in keiner Weise an diesen Vorgängen.

Wollte man sich mit diesem Ergebniss begnügen, so würde man der Eigenart des Mammarapparates beim Eichhörnchen aber keineswegs gerecht. Die Absonderlichkeit seiner Ausbildung geht vielmehr noch weiter. Und zwar lassen dies bereits die Stadien No. 6 und 7 bei genauerer Untersuchung erkennen.

Schon aus der Betrachtung von Totalpräparaten ergibt sich nämlich bei diesen Embryonen, dass sich die Anlagen p und a_1 von den Anlagen π und α nicht nur durch ihre Grösse, sondern auch durch ihren ganzen Habitus unterscheiden. π und α stellen kleine, bei den Embryonen No. 7 etwas stärker als bei den Embryonen No. 6 vorgewölbte Hügel dar (Durchmesser ca. 0,12—0,17 mm), während die Anlagen p und a_1 kaum mehr über das Niveau der übrigen Hautoberfläche hervorragen, sondern als rundliche Flecken von weisslicher Färbung und ca. 0,2—0,25 mm Durchmesser erscheinen, deren Centrum sogar etwas eingesenkt ist. Klarheit über diese Differenz liefert aber erst die Schnittuntersuchung. Nur die Anlagen p (Textfig. 92, Stadium No. 6) und a_1 (Textfig. 93, Stadium No. 7) haben sich danach



Fig. 92.

Fig. 92. *Sciurus vulgaris*, Embryo No. 6 (35 mm RL). Schnitt durch die Anlagen p und π . Vergr. 50:1.

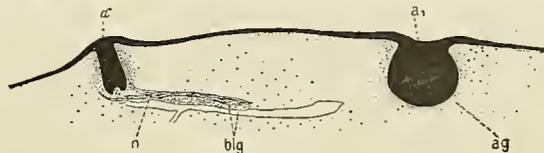


Fig. 93.

Fig. 93. Desgl. Embryo No. 7 (44 mm RL). Schnitt durch die Anlagen a_1 und α . Vergr. 50:1. ag Areolargewebe; blg Blutgefässe (Arterie + Vene); n Nerv.

in der für die Mammaranlagen typischen Weise weiterentwickelt. Sie befinden sich jetzt nach durchlaufenem zapfenförmigen auf dem Uebergange zum kolbenförmigen Stadium, auf welcher Entwicklungsstufe, wie schon REIN (1882) beschrieben hat, sehr häufig im Centrum der Anlagen eine durch Ausfallen verhornter Zellen entstandene, kleine Delle zu beobachten ist. In ihrer Umgebung hat die Differenzirung des Areolargewebes (Textfig. 93 ag) begonnen. Die Anlagen π und α haben dagegen eine ganz andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen. Ihre Vorwölbung als Hügel wird durch eine papillenartige Erhebung der Cutis herbeigeführt, von deren Höhe sich ein cylindrischer Fortsatz der Epidermis in die Unterhaut einsenkt. Bei den Embryonen No. 6 (Textfig. 92 π) hat dieser Epithelcylinder eine relativ gedrungene Gestalt, bei den Embryonen No. 7 (Textfig. 93 α) ist er bedeutend gestreckter. Zugleich hat hier der dichte Mantel von Mesenchymzellen, der ebenso wie dort den Epithelcylinder umgiebt,

dessen unteres Ende eingestülpt, wodurch das ganze Gebilde den Charakter einer Haaranlage erhält. Zu den bindegewebigen und epithelialen Theilen dieser Anlage kommen, in dem in Textfig. 93 abgebildeten Schnitt sehr auffällig erkennbar, noch starke Blutgefässe (*blg*) und Nerven hinzu. Der Nervenstamm (*n*) zieht schräg aufsteigend bis an den die Haarpapille umgebenden Mesenchymzellenmantel heran, „tritt aber nicht durch diese Zellen hindurch zum Epithel, sondern theilt sich noch ausserhalb jener Lage und umgreift mit mächtigen Aesten die ganze Haarbalkanlage“. Dieser letztere Befund ist so charakteristisch für die Anlage von Tast- oder Sinushaaren, dass die in Anführungszeichen stehenden Worte unmittelbar der von MAURER (1892, p. 728) gegebenen Beschreibung der Anlage der Kopftasthaare beim Maulwurf entnommen werden konnten¹⁾.

Diese eigenartige Natur der Anlagen π und α wird nun im Stadium No. 8 schon bei äusserer Inspection bemerkbar. Die Thierchen waren noch gänzlich unbehaart; nur die Vibrissen am Kopf und an der Beugeseite des Vorderarmes²⁾ waren bereits durchgebrochen. Ausserdem aber war bei sorgsamer

Lupenbetrachtung zu erkennen, dass jederseits auch aus den Hügeln π und α ein zartes Haar hervorrage. Totalpräparate von excidirten, gefärbten und aufgehellten Bauchhautstücken lehrten sodann, dass am Grunde der typischen Mammaranlagen (Textfig. 94 *p*, *a*₁, *a*₂) bereits die ersten Milchdrüsen sprossen — und zwar 5 an jeder Mammaranlage³⁾ — hervorgeknospt waren, während die Anlagen π und α kräftige, je ein Haar enthaltende Haarbälge darstellten. Die Haaranlagen der übrigen Haut, die 2 Arten von verschiedener Grösse (in Textfig. 94

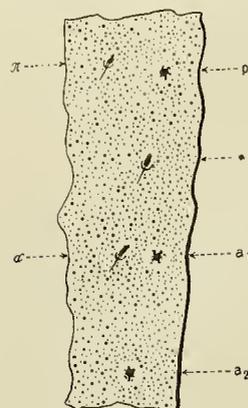


Fig. 94.



Fig. 95.

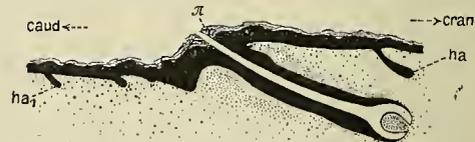


Fig. 96.

Fig. 94. *Sciurus vulgaris*, Embryo No. 8 (76 mm Rl.). Totalpräparat des die Mammaranlagen der linken Seite tragenden Hautstreifens, nach Färbung und Aufhellung in durchfallendem Licht betrachtet. In der Haut zahlreiche dunkel gefärbte Punkte (in 2 Grössen), den gewöhnlichen Haaranlagen entsprechend. Lateral (in der Figur rechts) hintereinander die 3 Mammaranlagen *p*, *a*₁ und *a*₂ (die inguinale Anlage ist nicht mit präparirt worden) mit je 5 von ihnen entspringenden Milchdrüsen sprossen. Ausserdem sind 3 bereits nach aussen hervorgebrochene Haare vorhanden, davon 2 als Abkömmlinge der Anlagen π und α , das dritte (*), zwischen *p* und *a*₁ gelegen, aus einer überzähligen Mammaranlage hervorgegangen. Vergr. 4:1.

Fig. 95. Schnitt durch die Mammaranlage *p* eines Embryos vom Stadium No. 8. Vergr. 50:1. *sp* Milchdrüsen spross.

Fig. 96. Schnitt durch die Anlage π desselben Embryos. Vergr. 50:1. *ha*, *ha*₁ gewöhnliche Haaranlagen der Haut (in 2 Grössen); *caud* caudal, *cran* cranial gerichteter Theil des Schnittes.

im richtigen Maassverhältniss als dickere und dünnere Punkte eingetragen) unterscheiden liessen, befanden sich erst in den Anfangsstadien ihrer Ausbildung. Mit Hyperthelie behaftete Individuen — wie z. B. der Embryo, von dem das in Textfig. 94 abgebildete Präparat stammt — liessen ausserdem erkennen, dass sich auch die accessorischen Bildungen nicht zu Mammaranlagen oder Rudimenten von solchen entwickeln, wie man wohl erwarten könnte, sondern gleichfalls zu Haarbälgen mit Haaren (Textfig. 94 *) werden.

1) Es sei hinzugefügt, dass ich im Anschluss an diese Beobachtung die Entwicklung der Kopftasthaare beim Eichhörnchen untersucht und auch hier die Angaben MAURER's durchaus bestätigt gefunden habe. Uebrigens geben bereits im Stadium No. 5 (Textfig. 89a) die Anlagen π in der „meilerförmigen“ Anordnung der Zellen des Epithelhügels und in der darunter befindlichen dichten Ansammlung von Mesenchymzellen ihren Charakter als junge Haaranlagen zu erkennen. Insofern als hier der erste Anstoss zu ihrer Bildung ganz unverkennbar von der aus der Mammaranlage hervorsprossenden Epithelknospe ausgeht, liefert dieser Befund einen neuen, eklatanten Beweis für die MAURER'sche Anschauung, dass die Entwicklung der Haaranlage mit einer primären Epidermiswucherung, nicht mit der Erhebung einer Cutispapille beginnt.

2) Dass das Eichhörnchen sogenannte carpale Vibrissen (BEDDARD 1902) besitzt, wurde bereits 1873 durch DIETL beschrieben.

3) In der Zitze des erwachsenen Eichhörnchens finden sich dementsprechend 5 Milchdrüsenausführgänge.

Alle diese Haare — in π , α und $*$ (Textfig. 94) — erheben sich nicht senkrecht, sondern sehr schräg geneigt aus der Haut, und zwar in ganz bestimmter Richtung: derart, dass ihre Spitzen caudal- und etwas medialwärts sehen. Infolgedessen ist es natürlich nicht mehr möglich, die zusammengehörigen Anlagen p und π oder a_1 und α gleichzeitig und vollständig auf Querschnitten zur Anschauung zu bringen; jede dieser Anlagen muss vielmehr für sich in besonderer Orientierung geschnitten werden. p und a_1 liefern alsdann das Bild (Textfig. 95) typischer kolbenförmiger Mammaranlagen, deren kurzer, stark verbreiterter Hals, ebenso wie das Verschwinden der in den Stadien 6 und 7 (Textfig. 92, 93 p , a_1) bemerkbar gewesenen centralen Einsenkung bereits auf ihr allmähliches Verstreichen hindeutet. Die an ihrem Grunde entspringenden Milchdrüsen sprossen durchsetzen das Areolargewebe, um ausserhalb desselben mit einer starken Anschwellung zu endigen. Das Verhalten von π , α und den accessorischen Anlagen illustriert dagegen Textfig. 96, das Bild eines mächtigen, einer caudalwärts sich vorwölbenden Cutiserhebung entspringenden Haares (π), von dessen Grösse man erst dann den richtigen Eindruck erhält, wenn man es mit den noch ganz unentwickelten Haaranlagen (ha , ha_1) der übrigen Haut vergleicht.

Was wird nun aus diesen Verhältnissen im fertigen Zustande? Antwort auf diese Frage liefert jedes Eichhörnchen, einerlei welchen Alters oder welchen Geschlechtes, das man sich daraufhin ansieht. Wählt man dazu ein nicht-trächtiges Weibchen oder ein Männchen, so stört allerdings zunächst der dichte Pelz bei der Untersuchung. Entfernt man aber mit der Scheere vorsichtig einen Theil der Haare an der Bauchseite, so wird man nach einigem Suchen bald die beiden Warzenpaare π und α , sodann lateral von ihnen die Zitzenpaare p und a_1 und caudalwärts von diesen a_2 und i finden¹⁾. Fast immer werden die genannten Bildungen in dieser Reihenfolge zur Beobachtung gelangen, und zwar deswegen, weil bei nicht-trächtigen Weibchen und Männchen die Warzen π und α bedeutend stärker zu prominiren pflegen als die eigentlichen Zitzen, und weil sie ausserdem, besonders bei frischen oder gut conservirten Thieren, oft durch dunklere Färbung auffallen. Nur bei trächtigen oder gar bei säugenden Weibchen kehrt sich das Verhältniss zu Gunsten der echten Zitzen um, die zu dieser Zeit natürlich sehr stark hervortreten. Giebt man beim Schneiden der Haare genügend Acht, so wird man meist feststellen können, dass aus den Warzen π und α je ein borstenartiges Haar entspringt, das die benachbarten Haare beträchtlich an Dicke und wohl um 2—3 cm an Länge übertrifft. Schneidet man bei frischen Objecten die Warze an oder quer durch, so bemerkt man, dass der Haarbalg einen Blutsinus enthält, aus dem ein Tropfen Blutes hervorquillt, dass also das durchschimmernde Blut der ganzen Warze die häufig an ihr zu beobachtende, dunklere Färbung verleiht. Längsschnitte (Textfig. 97) durch die Warzen klären dann vollends darüber auf, dass es

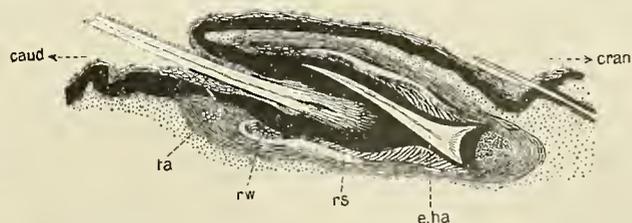


Fig. 97. *Sciurus vulgaris*, trächtiges ♀, Schnitt durch das aus der linken Anlage α hervorgegangene Sinushaar. Vergr. 40:1. *caud* caudal, *cran* cranial gerichteter Theil des Schnittes; *e.ha* Ersatzhaar; *rs* Ringsinus; *rw* Ringwulst; *ta* Talgdrüse.

sich hier um Tast- oder Sinushaare von typischem Bau handelt. In den oberen Theil des das Haar enthaltenden Follikels mündet ein Kranz kleiner Talgdrüsen (*ta*). Zwischen der äusseren und inneren Faserschicht des bindegewebigen Haarbalges findet sich ein Blutringsinus (*rs*), in den ein eigenartiger Ringwulst (*rw*) hineinragt. In allen mikroskopisch von mir untersuchten Fällen war ferner das eigentliche

1) Die Zitzen p , a_1 und a_2 liegen beim Männchen an genau den gleichen Stellen wie beim Weibchen (vgl. die orientirende Textfig. 91). Die Zitzen i finden sich als schwache Erhebungen inmitten eines kleinen, haarlosen Feldes jederseits vom Scrotum.

Tasthaar ein Kolbenhaar, während sich von der Haarpapille bereits ein noch im Follikel verborgenes Ersatzhaar (*e.Ha*) erhob. Genau wie die regelmässig vorhandenen Warzen π und α verhielten sich auch die hyperthelialen Bildungen, so oft sie bei erwachsenen Thieren zur Beobachtung gelangten. Immer handelte es sich um Erhebungen mit wohl ausgebildeten Tasthaaren, niemals um Zitzen mit Milchdrüsen oder Milchdrüsenrudimenten.

Unsere Untersuchung hat damit das eigenartige Resultat ergeben, dass beim Eichhörnchen an Brust und Bauch regelmässig 4, in den Fällen von Hyperthelie sogar 5 oder 6 lange Sinushaare von gleichem Bau wie die Spürhaare des Kopfes und des Vorderarmes zur Ausbildung gelangen, und dass diese Sinushaare zum Milchdrüsenapparat in directen genetischen Beziehungen stehen. Da die Anlagen dieser Tasthaare in den jüngsten Stadien makroskopisch den echten Milchhügeln sehr ähnlich sehen, haben sie Anlass zu der Annahme gegeben, es handle sich um doppelte, aus einer doppelten Milchlinie hervorgegangene Mammaranlagen. Da sie ferner im erwachsenen Zustande aus relativ stark prominirenden Warzen entspringen, kam man dazu, die Zitzenzahl des Eichhörnchens auf 10—12 zu beziffern (FATIO). Alles dies ist natürlich nicht richtig: weder giebt es beim Eichhörnchen eine doppelte Milchlinie, noch doppelte Mammaranlagen. Die Zahl der letzteren, ebenso wie die Zahl der Zitzen beträgt ausnahmslos nur 8.

Fragt man, was der beobachtete genetische Zusammenhang zwischen Zitzen und Mammar sinushaaren zu bedeuten hat, so fällt die Antwort nicht schwer, sobald man die Verhältnisse vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet. Stammesgeschichtlich sind nämlich, das dürfte aus den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit hinlänglich bekannt sein, die Beziehungen zwischen Haaren und Milchdrüsen gar nichts so Wunderbares. Entstehen doch bei den Monotremen ebenso wie bei allen Beutelthieren die Milchdrüsen als Secundärsprossen an Haaren, den sog. *Mammarhaaren*, die sich besonders bei den Marsupialiern durch ihr frühzeitiges Auftreten am Grunde der Mammaranlagen und ihre mächtige Entwicklung auszeichnen; ich erinnere nur an das auf Tafel XXXIX, Fig. 25 abgebildete Photogramm des Beutelinnern eines *Phascolarctos*-Jungen, wo die Mammarhaare aus Zitzen hervorragen, die schon fast fertig ausgebildet sind. Bei den Placentaliern kommen allerdings solche Mammarhaare nirgends mehr zur Entwicklung. Aber sie fehlen deswegen nicht gänzlich, sondern werden, wie v. EGGELING (1904) und BROUHA (1905) vor kurzem gezeigt haben, bei einzelnen Formen (Katze, Mensch) am Grunde der Mammaranlagen in Gestalt von Haarbälgen angelegt, die kurz vor oder bald nach der Geburt wieder gänzlich verschwinden, ohne es zur Ausbildung eines Haarschaftes gebracht zu haben. Es ist also bei den Placentaliern lediglich die Rudimentation der Mammarhaare, die ja auch bei den Marsupialiern nur vergängliche Bildungen von kurzer Lebensdauer darstellen, weiter vorgeschritten. Principiell sind dagegen die Mammaranlagen auch hier zur Erzeugung von Mammarhaaren fähig.

Wenn man sich dies vergegenwärtigt, so dürften, glaube ich, die beim Eichhörnchen zu beobachtenden Erscheinungen viel von ihrer Seltsamkeit einbüßen. Da die Anlagen π und α durch Theilung der Mammaranlagen p und α_1 entstehen, also selbst Theile von Mammaranlagen darstellen, haben sie auch deren Potenzen mitbekommen. Diese äussern sich bei den Placentaliern normaler Weise nur in der Hervorbringung von Milchdrüsen, schliessen aber latent, wie die hier und da zu beobachtenden Haarbalgrudimente beweisen, noch die Möglichkeit zur Erzeugung von Mammarhaaren in sich. Von dieser Möglichkeit wird nun in den Anlagen π und α beim Eichhörnchen ausschliesslich Gebrauch gemacht¹⁾, während gleichzeitig die Ausbildung von Milchdrüsen unterbleibt. Auch das Verhalten der hyperthelialen Anlagen, die hier ebenfalls Tasthaare liefern, beweist das Gleiche: dass den Theilen des ursprünglichen Milchliniensystems

1) Dass die Mammarhaare sich hier gerade zu Sinushaaren entwickeln, erklärt sich vielleicht dadurch, daß der Fortfall der Milchdrüsenbildung die reiche Blutgefässversorgung, durch die sich der Mammarapparat auszeichnet, zu anderer Verwerthung frei werden liess.

die Fähigkeit zur Erzeugung mächtiger Haare geblieben ist, wenn sie sich auch sonst bei den Placentaliern, soweit bisher bekannt¹⁾, nirgends mehr offen kundgibt.

Auf die Bedeutung dieser Befunde beim Eichhörnchen für das Verständniss des Wesens der Milchlinie und auf ihre Beziehungen zu den bei einzelnen Marsupialiern vorkommenden Doppelreihen von Mammaranlagen werde ich erst weiter unten im allgemeinen Theil zu sprechen kommen. Nur so viel sei hier schon gesagt, dass PROFÉ's Charakterisirung der Milchlinie als phylogenetisch bedeutungslose Bildung, soweit sie sich auf das angebliche Vorhandensein einer doppelten Milchlinie beim Eichhörnchen gründet, nach den hier beobachteten, thatsächlichen Verhältnissen vollkommen in sich zusammenfällt. Auch für die Auffassung der Erscheinung der *Hyperthelie* liefern diese Beobachtungen eine Reihe interessanter Fingerzeige, die aber gleichfalls erst später in grösserem Zusammenhange erörtert werden sollen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Mammartasthaare beim Eichhörnchen ist einstweilen wenig zu sagen, da ich bisher keine Gelegenheit hatte, directe Beobachtungen an lebenden Thieren anzustellen²⁾. Es liegt nahe, ihre Ausbildung mit der extrem arboricolen Lebensweise der Eichhörnchen in Verbindung zu bringen, da auch die Vibrissen an der Beugeseite des Vorderarmes vorwiegend bei arboricolen Formen unter den Säugethieren vorkommen bzw. bei solchen Formen, die ihre Extremitäten zum Greifen benutzen. Dass sie zum Mammarapparat bzw. zum Säugegeschäft in näheren functionellen Beziehungen stehen, ist unwahrscheinlich, da diese Sinushaare bei den Männchen ebenso gut entwickelt sind wie bei den Weibchen.

Carnivora.

Gattung *Meles*.

Wenn in der Literatur die Zitzenzahl des Dachses (*Meles meles* L.) auf 6 angegeben und über ihre Anordnung berichtet wird, dass ein Zitzenpaar an der Brust, zwei am Bauche liegen (GIEBEL 1855, SCHÄFF 1911), so ist ersteres richtig, letzteres aber nach meinen Beobachtungen an Embryonen nicht ganz zutreffend. Die Anordnung der 3 Zitzenanlagen jeder Seite ist hier vielmehr ähnlich, wie es Textfig. 63 (S. 767) für die Zitzenanlagen a_1 , a_2 und i des Maulwurfs zur Anschauung bringt, d. h. es sind zwei Zitzenpaare am Bauch und eines in der Inguinalregion vorhanden. Das vorderste der beiden abdominalen Zitzenpaare (a_1) liegt bei den Dachsembryonen und auch beim jugendlichen Thier dicht hinter dem caudalen Ende des Rippenbogens, kann also keinesfalls als pectoral bezeichnet werden.

Ueber die Entwicklung der Zitzen beim Dachs existiren bisher — ausser einer kurzen Beschreibung des makroskopischen Befundes beim neugeborenen Thier (KLAATSCH 1884, p. 301) — keinerlei Angaben. Alles, was über die fraglichen Verhältnisse bei den Carnivoren bekannt geworden ist, bezieht sich vielmehr lediglich auf Katze und Hund. Hier bilden nach REIN (1882) und KLAATSCH (1884) bei jugendlichen Embryonen die Zitzenanlagen kleine Hügel, von deren Höhe sich jeweils eine kolbenförmige Mammaranlage in die Cutis einsenkt. Letztere ist im Umkreise der Mammaranlagen zu einem beträchtlich entwickelten Areolargewebe differenzirt, wie denn überhaupt die ganze Bildung des Hügels einer Wucherung des Cutiswalles zuzuschreiben ist. In späteren Stadien, die nur KLAATSCH beobachtete, erscheinen die Zitzenanlagen als deutliche Erhebungen — bei der Katze steiler als beim Hunde —, die auf ihrer Spitze eine centrale Vertiefung tragen (Textfig. 100, 101, S. 793). Diese Vertiefung entspricht der Mammaranlage, die

1) Möglicherweise findet sich Aehnliches noch bei Pferd und Esel, da hier die Zitzen nach einer Figur von CL. HAMBURGER (1900) ein Paar starker Haare tragen.

2) Seit Niederschrift obiger Zeilen habe ich auch diese Beobachtungen nachholen können. Vgl. E. BRESSLAU, Die ventralen Tasthaare der Eichhörnchen, ihre Funktion und ihre Verbreitung. Festschr. f. SPENGLER, 1912.

zum grossen Theil ausgehöhlt und wieder verstrichen ist und zugleich den Milchdrüsen sprossen den Ursprung gegeben hat. Gegen Ende des Intrauterinlebens sind nur noch geringe Reste der ursprünglichen Mammaranlagen zu erkennen, die ganz auf den Gipfel der Zitzenanlagen erhoben sind (REIN, KLAATSCH). Bei der neugeborenen Katze endlich sind auch diese letzten Reste der Mammaranlage verschwunden, so dass die Milchgänge für sich gesondert auf der Zitzenoberfläche ausmünden (REIN, KLAATSCH und BROUHA 1905). Die Mamilla der Carnivoren entsteht also nach KLAATSCH wesentlich durch Erhebung des Cutiswalles, während die sich reducirende und abflachende Mammaranlage nur den obersten Theil der Zitzenoberfläche bildet. Beim neugeborenen Dachs, dessen Zitzen KLAATSCH als breite, nicht sehr stark erhobene Hügel charakterisirt, soll sich der von der Mammaranlage stammende Antheil schon makroskopisch von der übrigen Zitzenoberfläche gesondert erkennen lassen, und zwar bei einem Theil der Zitzen durch eine deutliche Ringfurche abgegrenzt.

Für meine Untersuchungen standen mir zwei Sätze von Embryonen und ein jugendliches Thier zur Verfügung, das wohl nur wenige Wochen alt gewesen sein dürfte. Ihre Grössenverhältnisse waren die folgenden:

No.	Rückenlänge in mm	Scheitelsteisslänge in mm	Bemerkungen
1	135	83	2 Embryonen
2	160	104	4 „
3	298	175	1 jugendliches Thier ♂

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, waren bereits die jüngsten Embryonen No. 1 von respectabler Grösse. Auch begann an ihrem Körper überall das Haarkleid hervorzubrechen. Demgemäss ist es nicht verwunderlich, dass ihre Mammaranlagen das kolbenförmige Stadium bereits überschritten hatten. An den Stellen, wo die Zitzen zu suchen waren, fanden sich vielmehr 6 kleine nur von ganz schwachen, haarlosen Ringwällen umgebene Löcher, die schon makroskopisch unmittelbar an die Zitzen-taschen des Maulwurfs und der Muriden erinnerten. Die Schnittuntersuchung (Textfig. 98zt) bestätigte



Fig. 98.

Fig. 98. *Meles meles*, Embryo No. 1 (135 mm RL). Schnitt durch die zweite abdominale Mammaranlage. Vergr. 40:1. * * Grenze der Zitzentasche (zt) gegen das benachbarte Integument.

Fig. 99. Desgl. Embryo No. 2 (160 mm RL). Schnitte durch die erste (a) und zweite (b) abdominale Mammaranlage. Vergr. 40:1. * * wie in Fig. 98.

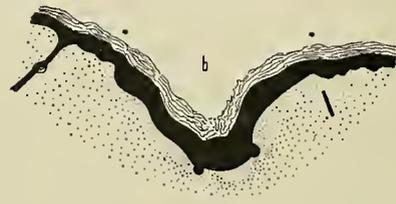
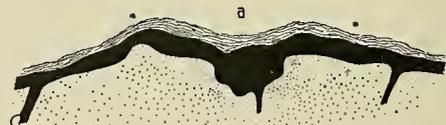


Fig. 99.

diese Diagnose vollkommen. Ebenso wie bei *Talpa* (Textfig. 65, S. 768) und *Mus* (Textfig. 73, S. 775) entsprachen die Löcher den in ihrem Halsabschnitt bereits völlig ausgehöhlt, an ihrem Grunde aber noch durchaus soliden Mammaranlagen, die sich in schräger Richtung in die Cutis einsenkten und hier von stark entwickeltem Areolargewebe (ag) umgeben waren. Am Kolbengrunde deutete der nicht mehr ganz regelmässige Contour auf die bevorstehende Sprossenbildung hin, die selbst noch nicht begonnen hatte. In der makroskopisch scheinbar haarlosen Umgebung der Zitzentasche waren dagegen kleine Haar-

anlagen vorhanden, die mit wachsender Entfernung von der Zitzentasche allmählich an Grösse zunehmend zu den fertig entwickelten Haaren der übrigen Bauchhaut hinüberleiteten. Der zur Zitzentasche gehörige, d. h. also aus der Mammaranlage stammende Epithelbezirk war rings durch eine kleine Einschnürung gegen die angrenzende Epidermis abgesetzt (* *). Diese Stellen entsprachen zugleich ungefähr dem makroskopisch sichtbar gewesenen, schwachen Ringwall, der nichts anderes als den Rest des in den vorhergehenden Stadien wahrscheinlich stärker entwickelten Cutiswalles darstellte.

Auch bei den Embryonen No. 2, die bereits dicht behaart waren, aber erst am Rhinarium und auf dem Kopfrücken den Beginn der charakteristischen Pigmentirung zeigten, bestand das Zitzentaschenstadium noch fort. Doch erschienen nur noch die Anlagen a_2 und i als richtige Gruben, die Anlagen a_1 dagegen als ganz schwache Erhebungen mit einer flachen Delle auf ihrem Gipfel. Die mikroskopische Untersuchung machte diese Verhältnisse ohne weiteres verständlich. In den Anlagen a_2 und i (Textfig. 99b) war der Aushöhlungsprozess weiter gegen den Grund des ursprünglichen Kolbens vorgeschritten und an diesem selbst die Milchdrüsensprossen (in der Figur nur im Anschnitt getroffen) hervorgeknospt; in allem Uebrigen glich der Zustand noch ganz dem in Textfig. 98 abgebildeten. Die Anlagen a_1 dagegen hatten ihr verändertes Aussehen dadurch erhalten, dass sich die Zitzentaschen, wie schon oben vom Maulwurf und von den Muriden beschrieben, flach ausgebreitet hatten und infolgedessen bis auf die geringfügige, dem noch in Aushöhlung begriffenen Kolbengrunde entsprechende Delle verstrichen waren. Ihr Areal war jedoch noch immer gegen die angrenzende Epidermis und den wieder schwach erhobenen Cutiswall deutlich abgesetzt (* *). In Grossen und Ganzen war der Befund durchaus dem von KLAATSCH bei Hunde- und Katzenembryonen beobachteten vergleichbar. Nur ist beim Hunde (Textfig. 100) die Erhebung des Cutiswalles stärker als beim Dachs, und bei der Katze (Textfig. 101) wiederum stärker als beim Hunde. Doch bringt gerade diese graduelle Abstufung der Unterschiede die principielle Uebereinstimmung der Verhältnisse mit



Fig. 100.

Fig. 100. *Canis familiaris*, Embryo (90 mm Scheitelsteisslänge), Schnitt durch eine Mammaranlage. Vergr. 40:1. (Nach KLAATSCH 1884, Taf. XIV, Fig. 11.)



Fig. 101.

Fig. 101. *Felis domestica*, Embryo (50 mm Scheitelsteisslänge), Schnitt durch eine Mammaranlage. Vergr. 40:1. (Nach KLAATSCH 1884, Taf. XV, Fig. 12.)

besonderer Klarheit zum Ausdruck. Das Junge No. 3, ein Männchen, zeigte makroskopisch gleichfalls eine Verschiedenheit im Verhalten der einzelnen Zitzenanlagen. Doch war es diesmal die Anlage i , die beiderseits ein den beiden anderen Anlagen a_1 und a_2 gegenüber etwas differentes Aussehen darbot. Letztere stellten sich als kleine zitzenartige Erhebungen mit breiter, ziemlich ebener Oberfläche dar, während die erstere eine ähnliche Erhebung bildete, jedoch weniger über das Niveau der übrigen Haut hervorragte, weil sie sich aus einer zitzenscheidenartigen Ringfurche erhob. Schnitte durch die Zitzenanlage a_2 der rechten Seite ergaben das in Textfig. 102 dargestellte Bild. Von der ursprünglichen Zitzentasche war nichts mehr zu sehen; diese war vielmehr durch gänzliche Aushöhlung und Umstülpung so weit zum Verstreichen gebracht, dass ihre einstige Auskleidung sozusagen die ganze Oberfläche der Zitze bildete, wie aus der Vertheilung der Milchgänge (dr) über dieselbe zu entnehmen ist. Von einer Erhebung des Cutiswalles war kaum etwas zu bemerken; dagegen sprang die Epidermis an den Stellen, wo die Auskleidung der

ehemaligen Zitzentasche an das benachbarte Integument angrenzte (* *), in Gestalt einer unregelmässigen Ringleiste in die Cutis vor. Denkt man sich diese Ringleiste ausgehöhlt, so würde jene Ringfurche zu Stande kommen, die an der Basis der inguinalen Zitzenanlagen des vorliegenden Individuums zu beobachten war, und die auch KLAATSCH bei einzelnen Zitzen des von ihm untersuchten neugeborenen Dachses gesehen zu haben scheint. Ob aus dieser Ringfurche weiterhin eine richtige Zitzenscheide wird, oder ob ihre Bildung nur einen rasch vorübergehenden Zustand bedeutet, vermag ich nicht zu sagen, da mir ältere Stadien nicht vorlagen. KLAATSCH berichtet, dass bei einem erwachsenen Exemplar nichts mehr davon zu sehen war. Bei Hund und Katze existirt eine Zitzenscheide jedenfalls nicht¹⁾.

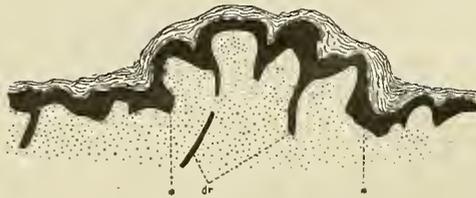


Fig. 102. *Meles meles*, Junges No. 3 (298 mm Rl.). Schnitt durch die zweite abdominale Mammaranlage. Vergr. 40:1. dr Milchdrüsen-sprossen; * * Grenze der ursprünglichen Zitzentasche gegen das benachbarte Integument.

Vergleicht man die beobachteten Verhältnisse mit den Zuständen, wie sie bei den übrigen bisher untersuchten Carnivoren vorliegen, so liefern sie gleichzeitig eine Bestätigung und Erweiterung der bisherigen Anschauungen über den für diese Familie charakteristischen Zitzentypus. Ueberall wird hier, wie KLAATSCH richtig angegeben hatte, die aus der ursprünglichen Mammaranlage hervorgehende Integumentstrecke ganz bei der Bildung der Zitzenoberfläche aufgebraucht. Doch geschieht dies beim Dachs noch ohne die weitgehende Reduction des primitiven Zitzentaschenstadiums, die nach KLAATSCH bei Hund und Katze stattfinden soll. Die Zitzentasche wird hier vielmehr in durchaus typischer Gestalt angelegt, um für längere Zeit erhalten zu bleiben. Auch ist beim Dachs der Antheil der Zitzentasche an der Herstellung der Zitzenoberfläche dem Cutiswall gegenüber sehr viel bedeutender als bei Katze und Hund²⁾. Im Einzelnen bestehen demnach bei den verschiedenen Repräsentanten der Carnivoren gewisse Verschiedenheiten in der Genese der Zitzen. Unter einander bilden sie jedoch eine continuirliche Reihe und stellen also im Ganzen einen durchaus einheitlichen Zitzentypus dar.

Bovidae.

Gattung *Ovis*.

Ueber meine Untersuchungen am Schaf kann ich mich kurz fassen, da sie in allen wesentlichen Punkten, sowohl hinsichtlich der Entwicklung der Inguinaltaschen wie der Zitzen und Milchdrüsen nur zu Resultaten geführt haben, die auch schon von diesem oder jenem der früheren Autoren erhalten wurden. Ich beschränke mich daher auf einen Bericht darüber, mit welchen der einander z. Th. widersprechenden Angaben sich meine Beobachtungen decken. Ueber die Fragen, auf deren Prüfung es mir ankam, und über die einschlägige Literatur ist bereits oben (S. 763 f.) referirt worden. Untersucht wurden an der Hand von Schnittserien im Ganzen 31 Embryonen verschiedensten Alters von 9 mm Scheitelsteiss- bzw. 25 mm Rückenlänge bis zu 113 mm Sl. (164 mm Rl.). Eine tabellarische Zusammenstellung ihrer Grössen-

1) Dagegen liegen die Verhältnisse beim Fuchs möglicherweise ähnlich wie beim Dachs. Wenigstens gibt KLAATSCH (1884, p. 301) an, dass hier bei jungen Thieren „auf der Höhe einer nach der Art der Katze gebauten Zitze eine Einsenkung, aus der sich eine Saugwarze erhebt“, vorhanden ist. Ich mache darauf aufmerksam, dass Fuchs und Dachs grabende Thiere sind, dass eine Zitzenscheide hier also ähnliche Dienste leisten könnte, wie beim Maulwurf und den Muriden (s. oben S. 772, 781).

2) Bei dem Jungen No. 3 hat es sogar den Anschein, als ob die Zitzentasche zunächst allein die Zitzenoberfläche liefert (Textfig. 102). Doch möchte ich in der geringen Ausbildung des Cutiswalles hier nur eine Folge der Zugehörigkeit des Jungen zum männlichen Geschlecht erblicken. Beim Weibchen dürfte der Cutiswall sicher zur Erhebung der Zitze beitragen.

verhältnisse erscheint mir, da im Folgenden nur auf eine kleine Zahl von ihnen kurz Bezug genommen wird, überflüssig.

Bei den 3 jüngsten der von mir untersuchten Embryonen (9, 11, 11,5 mm Scheitelsteisslänge bzw. 25, 28 und 30 mm Rückenlänge) fand ich, den Angaben PROFÉ's (1899) entsprechend, jederseits einen Milchstreifen als eine Zone erhöhten, zwei- bis dreischichtigen Epithels, die sich, unterlagert von einer Schicht dichtgedrängter Mesenchymzellen, von der Höhe des Nabels bis zum Ansatz der hinteren Extremität verfolgen liess. Aus ihm differenzieren sich, wie Sagittalschnitte durch einen Embryo von 15,5 mm Sl. (38 mm Rl.) ergaben, die Mammaranlagen als kleine linsenartige Verdickungen (Textfig. 103 *ma*), die unmittelbar unterhalb des caudalen Ansatzes des Nabelstranges (*umb*) gelegen sind. Cranial setzen sie sich (Textfig. 104 *ma*) ganz scharf gegen den angrenzenden Epidermisabschnitt ab, während sie caudal durch Vermittelung eines längeren Stranges verdickten Epithels (*) ganz allmählich in Haut von normaler Stärke übergehen.



Fig. 103.

Fig. 103. *Ovis aries*, Embryo (38 mm Rl.). Schnitt durch das Hinterende des Körpers aus einer Sagittalschnittserie (a 15 μ); der Schnitt ist der zehnte von dem Medianschnitt aus gerechnet. Nabelstrang (*umb*) und Schwanz (*sch*) sind noch getroffen, die hintere Extremität noch nicht angeschnitten; unmittelbar unterhalb des Nabelstrangansatzes findet sich die Mammaranlage (*ma*). Vergr. 20:1.



Fig. 104.

Fig. 104. Der die Mammaranlage (*ma*) tragende Epidermisabschnitt aus Fig. 103 in stärkerer Vergrößerung (100:1). * Milchlinienrudiment.

Letzterer kann als eine Andeutung der Milchlinie aufgefasst werden, die ja bei den Wiederkäuern nirgends zu voller Entwicklung gelangt.

Dank der raschen Ausbildung des Bauchwandabschnittes zwischen Nabel- und Inguinalgegend erhalten die Mammaranlagen in den folgenden Stadien sehr bald — bei Embryonen von 18—20 mm Sl. (40—42 mm Rl.) — einen grösseren Abstand von dem caudalen Ansatz des Nabelstranges, als es Textfig. 103 zeigt, und gelangen damit aus ihrer versteckten in eine der äusseren Inspection zugängliche Lage. Letztere hat BÖHM (1905, p. 279, 284, 287) nach einem grossen Material von Embryonen beider Geschlechter so ausführlich beschrieben, dass ich nichts hinzuzufügen habe.

Gleichzeitig beginnt in diesen Stadien die Anlage der späteren Inguinaltaschen, worüber gleichfalls bereits kurze Angaben von PROFÉ und BÖHM vorliegen. Die Entstehung dieser Bildungen ist nicht ganz leicht zu verfolgen, einmal weil das äussere Relief der Leistenbeugengegend, in der sie liegen, sehr von der Haltung der hinteren Extremitäten abhängig ist, sodann deswegen, weil schon geringe Differenzen in der Schnittrichtung genügen, um beträchtliche Verschiedenheiten im Aussehen der Schnitte durch die fragliche Gegend herbeizuführen. Eines ist aber leicht mit Sicherheit festzustellen — und zwar gerade das, worauf es für unsere Untersuchung ankommt — dass es sich hier um Faltenbildungen der Haut handelt, die jederseits ganz unabhängig von den Mammaranlagen entstehen. Ich habe

in dieser Beziehung nur die vollkommene Uebereinstimmung meiner Beobachtungen mit den Befunden von PROFÉ und BÖHM zu constatiren.

Allerdings glaubte PROFÉ (1899, p. 275) damit nicht nur die Hypothese KLAATSCH's (1892) über die Homologie der Inguinaltaschen mit den Marsupialierzitzentaschen widerlegt, sondern auch zugleich die von MALKMUS (1887) proclamirte Deutung dieser Taschen als Reste des Marsupialierbeutels „stricte bewiesen zu haben“. Maassgebend dafür war ihm: die Anlage der Inguinaltaschen als seitlich von den Mammaranlagen und später als diese entstehende Hautfalten, ihr histologischer Aufbau, ihre Lage und Ausdehnung, sowie ihre Beziehungen zur Musculatur, unter der stillschweigenden Voraussetzung natürlich, dass dieselben Verhältnisse auch für den Marsupialierbeutel — dessen Entwicklung damals noch nicht bekannt war — charakteristisch wären. Demgegenüber hat schon BÖHM unter Hinweis auf meine Untersuchungen an *Didelphys* (BRESSLAU 1902a, 1904) mit Recht eingewendet, dass die bei der Genese des Beutels zu Tage tretenden Epidermisringlamellen „beim Schaf in keinem Entwicklungsstadium“ zu beobachten sind. Hierzu ist jetzt hinzuzufügen, dass auch die durch die vorliegende Arbeit bekannt gewordenen, etwas complicirteren Vorgänge bei der Entwicklung des Beutels der Perameliden und Diprotodontia keine Möglichkeit bieten, die paarigen Inguinaltaschen des Schafes davon abzuleiten. Der MALKMUS-PROFÉ'schen Annahme ist daher die viel einfachere Auffassung SCHWALBE's (1898) und WEBER's (1904) vorzuziehen, wonach die Inguinaltaschen nur aus speciellen Verhältnissen hervorgegangene Faltenbildungen der Haut der Leistenbeuge darstellen, die in Verbindung mit localen Drüsenanhäufungen als Schmiergruben dienen. Bei dieser Deutung erscheint es auch keineswegs auffällig, dass sich die Inguinaltaschen nur bei Antilopen und Schafen finden, nächstverwandten Formen aber, wie z. B. den Ziegen, gänzlich fehlen. Dagegen bliebe die Singularität ihres Vorkommens ganz unverständlich, wenn man in ihnen so hartnäckig vererbte Bildungen erblicken wollte, wie es die Beutelrudimentannahme voraussetzt¹⁾.

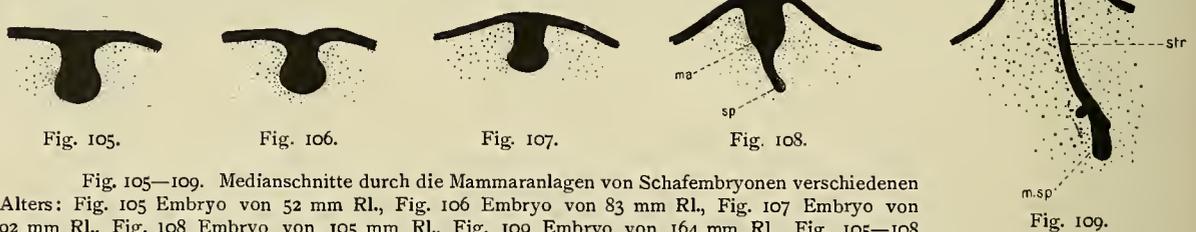


Fig. 105—109. Medianschnitte durch die Mammaranlagen von Schafembryonen verschiedenen Alters: Fig. 105 Embryo von 52 mm Rl., Fig. 106 Embryo von 83 mm Rl., Fig. 107 Embryo von 92 mm Rl., Fig. 108 Embryo von 105 mm Rl., Fig. 109 Embryo von 164 mm Rl. Fig. 105—108 Vergr. 40:1, Fig. 109 Vergr. 20:1. *ma* Mammaranlage; *sp* Milchdrüsenpross; *str* Strichkanal; *m.sp* sekundärer Milchdrüsenpross.

Ueber die Entwicklung der Mammaranlagen selbst ist zu berichten, dass sie bei Embryonen von etwa 26 mm Sl. (52 mm Rl.) das typische kolbenförmige Stadium (Textfig. 105) erreichen und darin verbleiben, bis die Körpergrösse etwa 55 mm Sl. (92 mm Rl.) erreicht hat (Textfig. 107). In dieser Zeit findet nicht nur kein Wachsthum der Mammaranlagen, sondern sogar eine directe Abnahme ihrer Kolbenlänge statt, und zwar von ursprünglich 0,29 mm (Textfig. 105) auf fast 0,21—0,22 mm (Textfig. 107). Da in den dazwischen liegenden Stadien zeitweise eine dellenförmige Einsenkung im Centrum der Mammaranlagen zu beobachten ist (Textfig. 106), die aber schliesslich verstreicht, erklärt sich diese Reduction der Kolben-

1) Ich erwähne hierzu, dass sich bereits in der Schrift LAURENT's (1837, p. 47) über den Mammarapparat der Marsupialier der Satz findet: „Ce serait encore abuser de l'analogie si l'on venait à considérer les petites poches latérales et paires des glandes sébacées abdominales des ruminants femelles (cerfs, antilopes) comme des indices d'une bourse marsupiale.“

länge ohne weiteres. Zugleich wird dadurch eine Vorwölbung des die Mammaranlage tragenden Feldes (Textfig. 107) herbeigeführt, die den Beginn der definitiven Zitzenbildung anzeigt¹⁾.

In den folgenden Stadien macht die Erhebung der Zitze rasche Fortschritte, die Mammaranlage selbst verändert dagegen ihre Kolbenlänge zunächst nicht, auch dann nicht, wenn die Milchdrüsenentwicklung einsetzt. Erst einige Zeit nach dem Beginn dieses Processes reducirt sie sich rasch bis zu ihrem vollständigen Verschwinden.

Den Beginn der Milchdrüsenentwicklung beim Schaf hat REIN (1882 b) — trotz KLAATSCH (1884, p. 258) — vollkommen zutreffend beschrieben. REIN beobachtete ihn bei Embryonen von ungefähr 6—7 cm Länge, die auch mir durchaus übereinstimmende Bilder lieferten. Textfig. 108 zeigt z. B. den Befund von einem Embryo von 69 mm Sl. (105 mm Rl.). Die Mammaranlage (*ma*) besitzt noch eine Kolbenlänge von ca. 0,22 mm, nur ist sie in ihrem Halsabschnitt erheblich massiver geworden. Von ihrem Grunde entspringt breit ein typischer, cylindrischer Milchdrüsen spross (*sp*), noch ohne Lumen, die Anlage des zukünftigen Strichkanals. Je weiter letzterer auswächst, desto mehr verkleinert sich unter gleichzeitiger Steigerung der Zitzenhöhe die Mammaranlage, genau in der gleichen Weise wie dies PROFÉ's schöne Bilder der Rinderzitzenentwicklung (1899, Taf. XXIII/XXIV, Fig. 17—19) veranschaulichen. Bei dem ältesten der von mir untersuchten Schafembryonen (Sl. 113 mm, Rl. 164 mm) hatte auf diese Weise der bereits vollständig kanalisirte Strichkanal (Textfig. 109 *str*) in der zu einem Kegel von ca. 0,6 mm Höhe erhobenen Zitze eine Länge von über 1 mm erreicht. An seinem Grunde war eine Anzahl kleiner secundärer Milchdrüsen sprossen (*m.sp*) hervorgeknospt. Der Rest der ursprünglichen Mammaranlage dagegen bildete nur noch eine unscheinbare Verdickung (*ma*), der aber bei stärkerer Vergrößerung noch immer, ähnlich wie bei den von PROFÉ untersuchten Rinderembryonen entsprechenden Alters, ihre Herkunft aus dem Mammaranlagenkolben anzusehen war.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergibt sich also erneut eine Bestätigung der zuerst von REIN gegen GEGENBAUR (1873) und sodann von CURTIS (1889), TOURNEUX (1892) und PROFÉ (1899) gegen KLAATSCH (1884) vertretenen Ansicht, dass der Strichkanal der Wiederkäuerzitze nicht den Werth einer Zitzentasche („Mammartasche“) besitzt, sondern lediglich einen besonders entfalteten Drüsenausführungsgang darstellt, der sich vom Grunde der Mammaranlage aus genau ebenso entwickelt wie die Ausführungsgänge der Milchdrüsen beim Maulwurf und bei der Maus (s. o. S. 769, 779) oder bei irgendwelchen anderen placentalen Säugethieren.

1) Auch BÖHM giebt an, dass die eigentliche Zitzenbildung bei Embryonen von ungefähr 6 cm Länge beginnt. Nicht bestätigen kann ich jedoch BÖHM's Angabe, dass sich bei Embryonen unter 4 cm Länge „die Anlage der Nebenzitze stets lateral neben derjenigen für die Hauptzitze“ findet. In den von mir beobachteten Fällen war stets, wie dies auch PROFÉ bereits constatirt hat, die accessorische Mammaranlage (= Nebenzitze) ein wenig weiter cranialwärts gelegen als die Hauptmammaranlage.

Allgemeiner Theil.

Es liegt kaum zwei Jahre zurück, dass ich versucht habe, ein Bild der Stammesgeschichte des Milchdrüsenapparates der Säugethiere zu entwerfen (BRESSLAU 1910), trotzdem ich mir von vornherein darüber klar war, dass dieser Versuch bei dem damaligen Stande unseres Wissens nur unvollständig gelingen konnte. Damals war die Genese des Mammarapparates der Marsupialier — von der einzigen Art *Didelphys marsupialis* abgesehen — noch recht unvollständig bekannt; vor allem fehlte jede Kenntniss der Verhältnisse, unter denen dieses Organsystem bei den Beutelhieren seine Entwicklung beginnt, Kenntnisse, die allein zu einer Vorstellung darüber führen konnten, wie etwa die aller Wahrscheinlichkeit nach vorhandenen Beziehungen des Beutelhier-Milchdrüsenapparates zu dem der Monotremen einerseits und dem der Placentaler andererseits gestaltet sein mochten. Heute lässt sich dieser Versuch mit, wie ich glaube, günstigeren Aussichten wiederholen. Gerade die eben bezeichneten Lücken unseres Wissens sind durch die im beschreibenden Abschnitte dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen zum guten Theil ausgefüllt, mancherlei neue Gesichtspunkte sind hinzugekommen. So kann jetzt gewagt werden, was 1910 noch nicht gelingen und nur als Forderung ausgesprochen werden konnte: an die Stelle der alten, als irrig erwiesenen Mammartaschentheorie eine neue Lösung für das Problem der Phylogenie des Mammarapparates zu setzen.

Bei diesem Versuch soll so vorgegangen werden, dass zunächst die Verhältnisse des Mammarapparates der Marsupialier für sich und im Vergleich mit den neomeletischen Einrichtungen der Monotremen zur Besprechung gelangen. Erst dann sollen auch die Placentaler in den Kreis der Betrachtung gezogen, und daran eine vergleichende Uebersicht über die Stammesgeschichte des Mammarapparates in der Reihe der Säugethiere geknüpft werden. Daran werden sich zwanglos einige Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Glieder des Beutelhierstammes im Speciellen und der Säugethiere im Allgemeinen anschliessen.

I. Der Mammarapparat der Marsupialier.

Ueberblickt man die bei den Beutelhieren beobachteten Verhältnisse, so ist als erstes und vielleicht wichtigstes Ergebniss der vorliegenden Untersuchungen die Thatsache zu verzeichnen, dass hier die Entwicklung des Milchdrüsenapparates schon in frühen embryonalen Stadien mit Bildungen beginnt, die als

Primäranlagen des Mammarapparates

bezeichnet werden mussten. Das Vorhandensein dieser Primäranlagen konnte bei *Didelphys* (S. 662), *Dasyurus* (S. 673) und *Perameles* (S. 691) direct beobachtet werden, sei es an der Hand von Photogrammen, sei es am ganzen Objecte selbst. Aus Schnitten konnte ihr Vorhandensein ferner bei *Phascolarctos* und *Phascolomys* (S. 704) mit Sicherheit festgestellt werden. Auch bei *Petaurus* (S. 727) und *Aepyprymus* (S. 735/736) waren, trotzdem hier jüngste Stadien fehlten, Bildungen nachweisbar, die augenscheinlich auf Reste der Primäranlagen zu beziehen sind. Es darf danach als sicher angenommen werden, dass die Primäranlagen allen Marsupialiern zukommen und die für diese Gruppe charakteristische, erste Anlage des Mammarapparates bilden.

Die Primäranlagen stellen bei den genannten Formen paarige Epidermisverdickungen dar, die sich in Gestalt längsovaler, leistenartiger Streifen¹⁾ jederseits innerhalb des zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten gelegenen, ventralen Rumpfabchnittes finden, und zwar an der Grenze zwischen den Seitenplatten des Rumpfes und der RATHKE'schen Verschlussmembran. Zellen- und blutgefässreiche Polster der Cutis unterlagern diese Epidermisverdickungen und bewirken, dass sie sowohl bei Beobachtung in toto wie auf Schnitten schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar sind. Ursprünglich ziemlich weit lateralwärts gelegen, rücken sie in Folge Schwindens der embryonalen Membrana reuniens allmählich einander medioventral entgegen, so dass die aus ihnen hervorgehenden Bildungen schliesslich vollkommen bauchständig werden.

Alle diese Merkmale der Primäranlagen sind aber ebenso auch den gleichnamigen Organen eigen, die ich früher (BRESSLAU 1907, p. 468 ff.) bei *Echidna* als erste Anlagen des Mammarapparates beschrieben habe. Unterschiede von Bedeutung existiren zwischen diesen Bildungen nicht, es ist daher nicht der geringste Grund vorhanden, an ihrer Homologie zu zweifeln. Auch der Umstand, dass schliesslich verschiedene Bildungen aus ihnen hervorgehen, dort das Drüsenfeld der Monotremen, hier die Mammarorgane der Marsupialier, giebt keinen Anlass zu irgendwelchen Bedenken, sondern gestattet durchaus eine Deutung der Primäranlagen im Sinne der seiner Zeit von mir für *Echidna* aufgestellten Brütorgantheorie (BRESSLAU 1907, p. 508 ff.). Danach würden die Primäranlagen Rudimente von Organen darstellen, die bei den Vorfahren der Mammalia an derselben Stelle des Abdomens wie die späteren Mammarorgane gelegen waren, aber als Brütorgane noch nicht im Dienste einer Mammarfunction standen, sondern vermöge ihrer topographischen, anatomischen und physiologischen Beziehungen nur die stammesgeschichtliche Grundlage lieferten, auf der sich später der Milchdrüsenapparat der Säugethiere entwickeln konnte. Da nun, wie später noch genauer auseinandergesetzt werden wird, für die Monotremen und Marsupialier eine gemeinsame Abstammung von Vorfahren anzunehmen ist, die mit Brütorganen ausgestattet waren, so können in beiden Gruppen Primäranlagen als Rudimente dieser Brütorgane wiederkehren. Die aus ihnen hervorgehenden Mammarorgane brauchen aber keineswegs identisch zu sein, da sich beide Ordnungen getrennt aus ihrer gemeinsamen Wurzel entwickelten. Complete Homologie wird und kann somit nur zwischen den Ausgangsbildungen beider Organsysteme, also den Primäranlagen hier und dort, erwartet werden.

Mit dieser Auffassung ist es ferner gut vereinbar, dass die Primäranlagen innerhalb der ganzen Klasse der Marsupialier, soweit sie beobachtet wurden, überall gleichmässig entwickelt sind und überall den Mutterboden abgeben, aus dem um die Zeit der Geburt oder kurz vor Beendigung des embryonalen Lebens die Anlagen des Mammarapparates hervorgehen, dass aber die Sonderung dieser Anlagen selbst nicht überall in der gleichen Weise verläuft. Wie bei *Didelphys marsupialis* (S. 662/663) direct beobachtet werden konnte, differenziren sich aus den Primäranlagen zunächst die einzelnen Mammaranlagen als gesonderte Anschwellungen innerhalb des ursprünglich einheitlichen, verdickten Epidermisbezirks. Das Gleiche darf auch für die übrigen Beutler aus der topographischen Coincidenz der Primäranlagenfelder mit dem später von den Mammaranlagen eingenommenen Gebiet gefolgert werden. Bei den Didelphyiden und Dasyuriden erscheint die Thätigkeit der Primäranlagen mit der Sonderung der Mammaranlagen im Grossen und Ganzen beendet; wenigstens bilden sie sich alsdann so rasch zurück, dass sie weiterhin nicht mehr für das Auge erkennbar sind. In den übrigen Familien dagegen ergeben sich aus dem Verhalten der Primäranlagen auch noch Beziehungen zu anderen Bildungen des Mammarapparates. Besonders deutlich

1) Bei *Didelphys marsupialis* beträgt z. B. die Länge der Primäranlagen ca. 1,05 mm, ihre maximale Breite ca. 0,22 mm (s. o. S. 663), bei *Perameles obesula* belaufen sich die gleichen Maasse auf ca. 0,8—0,9 mm und 0,65 mm (S. 693).

lassen dies die Befunde bei *Perameles* (S. 693 ff.) erkennen, wo die Primäranlagen nicht sofort nach der Differenzierung der Mammaranlagen verschwinden, sondern noch bei der Herstellung des Beutels mitwirken. Auch bei den Phascolarctiden, Phalangeriden und Macropodiden herrschen, wie in dem Kapitel über die Entstehung des Marsupiums gezeigt werden wird, principiell ähnliche Verhältnisse. Ueberall aber fällt, soweit die Beobachtungen reichen, das ursprüngliche Gebiet der Primäranlagen mit dem Areal zusammen, das später von dem ganzen Complex der Mammarorgane eingenommen wird.

Mammaranlagen und Zitzen.

Aus den Primäranlagen differenzieren sich als erste specielle Bildungen des Milchdrüsenapparates bei allen Beutelthieren in den sog. Mammaranlagen die Anlagen der späteren Zitzen und Milchdrüsen. Ihre Sonderung erfolgt in der Weise, dass innerhalb der Primäranlagenbezirke eine bestimmte Anzahl stärkerer Anschwellungen der Epidermis auftreten und als solide Wucherungen von zuerst linsen-, dann zapfen- und schliesslich kolbenförmiger Gestalt in die Cutis einwachsen (Textfig. 110a), die sich in ihrem Umkreise zum Areolargewebe differenzirt. Bei *Didelphys* (S. 664) und *Dasyurus* (S. 674) konnte festgestellt werden, dass die Mammaranlagen nicht alle gleichzeitig, sondern zuerst im caudalen Abschnitt der Primäranlagen entstehen, und dass ihre Ausbildung von hier aus allmählich in cranialer Richtung fortschreitet. Wahrscheinlich gilt Aehnliches auch noch für andere Marsupialier (vgl. z. B. das S. 693 über die Mammaranlagen von *Perameles* Gesagte).

Der Beginn der Differenzierung der Mammaranlagen fällt bei allen Marsupialiern noch in die Zeit vor der Geburt. Bei den Didelphyiden und Dasyuriden gelangen die Mammaranlagen indessen während des embryonalen Lebens nicht über das linsenförmige Stadium hinaus und erhalten erst bei Beuteljungen von 30—40 mm Rückenlänge kolbenförmige Gestalt (Alter ca. 14 Tage, cf. *Dasyurus*, Bj. No. 8, S. 676). In allen übrigen Familien dagegen befinden sich die Mammaranlagen bereits kurz vor oder unmittelbar nach Eintritt der Geburt auf dem Uebergang vom zapfen- zum kolbenförmigen Stadium¹⁾, so dass also hier die erste Sonderung der Mammaranlagen augenscheinlich etwas früher erfolgt als bei den Didelphyiden und Dasyuriden.

Hiervon abgesehen verläuft die Entwicklung der Mammaranlagen bis zum kolbenförmigen Stadium bei allen Beutelthieren ungefähr in der gleichen Weise. Dann aber machen sich charakteristische Verschiedenheiten geltend, auf Grund deren sich zunächst zwei Haupttypen der Zitzenbildung unterscheiden lassen. Nach dem einen Typus, der, von MORGAN (1833) entdeckt, bisher immer als charakteristisch für die ganze Gruppe der Marsupialier angesehen wurde, nehmen die kolbenförmigen Mammaranlagen (Textfig. 110a) durch starkes Auswachsen ihres dem Kolbenhals entsprechenden, oberen Abschnittes zunächst beträchtlich an Grösse zu (Textfig. 110b) und verwandeln sich sodann in Folge von Verhornung (*hp*) ihrer inneren Partien und Ausstossung derselben in Zitzentaschen, die längere Zeit als mehr oder minder tiefe Gruben persistiren (Textfig. 110c). Erst durch secundäre Umstülpung der primären Zitzentaschen entstehen die definitiven Zitzen (Textfig. 110d), deren Gipfel also dem ursprünglichen, meist schon frühzeitig zu einer kleinen Papille erhobenen Boden der Zitzentaschen (Textfig. 110c) entspricht. Bei der Umstülpung der Zitzentaschen wird vielfach auch noch ein kleines Stück des sie umgebenden Hautbezirkes, des sog. Cutiswalles (* *) mit hervorgewölbt. An dem Charakter des ganzen Vorganges, den man als Zitzenbildung durch Eversion (BRESSLAU 1910) bezeichnen kann, und der, wie es scheint, für die Familien der

1) Beobachtet wurde dies bei *Perameles*, Neugeborenes (oder Embryo) No. 2, s. S. 693; *Phascolarctos*, Embryo No. 5, *Phascolumys*, Embryo No. IV (beide unmittelbar vor der Geburt stehend), s. S. 706; *Petaurus*, Neugeborenes (oder Embryo) No. 1, s. S. 727; *Aepyprymnus*, Bj. No. 1 (kurz nach der Geburt), s. S. 735.

Dasyuriden, Perameliden, Phascolarctiden, Phalangeriden und Macropodiden allgemeine Gültigkeit hat, wird dadurch jedoch nichts geändert.

Anders verhält es sich bei dem zweiten Typus der Zitzenbildung, für den ich den Namen Proliferationstypus vorgeschlagen habe, und der, soweit bis jetzt bekannt, nur bei *Didelphys marsupialis* vorkommt. Hier unterbleibt nicht nur das Auswachsen der kolbenförmigen Mammaranlagen und ihre Ausbuchtung zu Zitzentaschen, sondern sie werden sogar von dem in Textfig. 110a abgebildeten Stadium an immer mehr und mehr reducirt, bis schliesslich nur noch geringe Reste von ihnen übrig sind, die dem

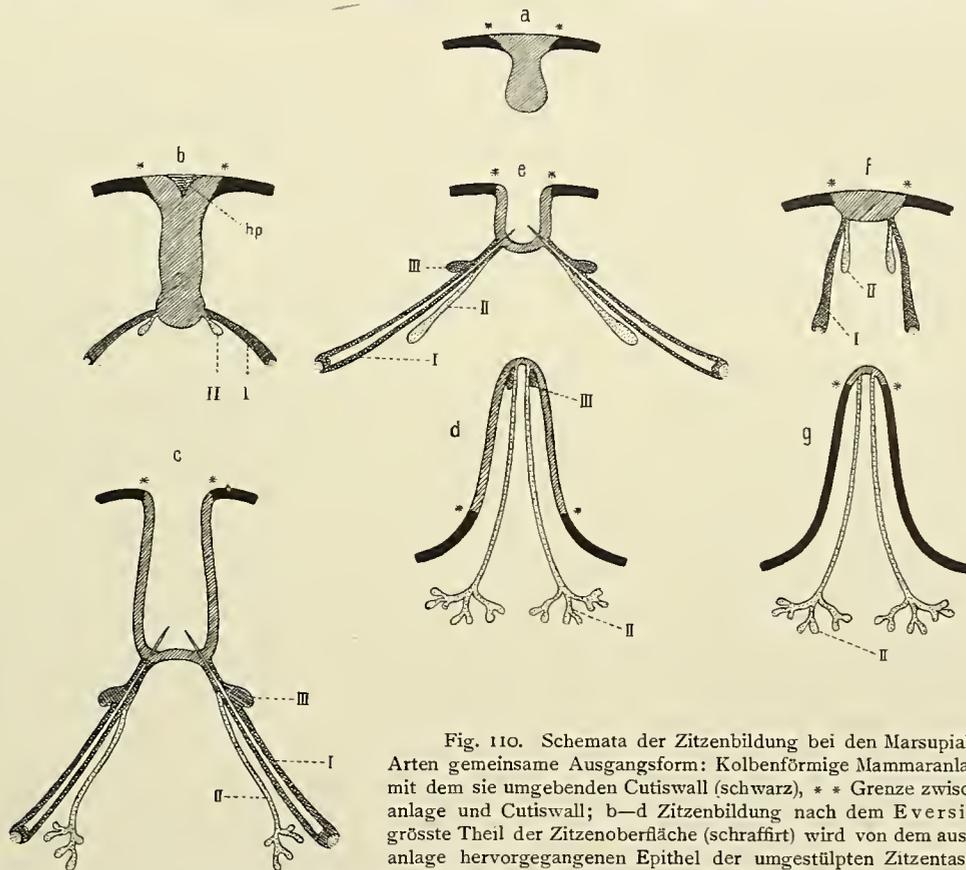


Fig. 110. Schemata der Zitzenbildung bei den Marsupialiern. a allen Arten gemeinsame Ausgangsform: Kolbenförmige Mammaranlage (schraffirt) mit dem sie umgebenden Cutiswall (schwarz), ** Grenze zwischen Mammaranlage und Cutiswall; b—d Zitzenbildung nach dem Eversionstypus: der grösste Theil der Zitzenoberfläche (schraffirt) wird von dem aus der Mammaranlage hervorgegangenen Epithel der umgestülpten Zitzentasche geliefert; f, g Zitzenbildung nach dem Proliferationstypus: da die Mammaranlage sich zurückbildet (f), wird der grösste Theil der Zitzenoberfläche (schwarz) von dem emporgewucherten Cutiswall geliefert (g); e primitive Zitzentasche von *Marmosa murina*. hp Hornpfropf; I Primärspross = Mammarhaar, in der fertig entwickelten Zitze nicht mehr vorhanden; II Secundärspross = Milchdrüsenanlage; III Tertiärspross = Talgdrüse.

zurückbildet (f), wird der grösste Theil der Zitzenoberfläche (schwarz) von dem emporgewucherten Cutiswall geliefert (g); e primitive Zitzentasche von *Marmosa murina*. hp Hornpfropf; I Primärspross = Mammarhaar, in der fertig entwickelten Zitze nicht mehr vorhanden; II Secundärspross = Milchdrüsenanlage; III Tertiärspross = Talgdrüse.

ursprünglichen Kolbengrunde entsprechen (Textfig. 110f). Die Zitze wird hier also ohne ein primär vorliegendes, echtes Zitzentaschenstadium gebildet, und zwar zum grössten Theil durch Wucherung des Areolargewebes und eine daraus resultirende Erhebung des Cutiswalles (Textfig. 110g **); nur ihr Gipfel kann seinen epithelialen Ueberzug aus der kolbenförmigen Anlage herleiten.

Proliferationstypus und Eversionstypus stehen sich jedoch nicht etwa unvermittelt gegenüber, sondern sie werden mit einander innerhalb der Familie der Didelphyiden selbst durch Zwischenstufen verbunden. Unter den Beuteltiere giebt es nämlich auch Formen, die Eversionszitzen besitzen (s. oben S. 668f.), und unter diesen wieder solche, deren Zitzentaschen sich von den gewöhnlichen Bildungen dieser Art in entsprechenden Entwicklungsstadien anderer Beuteltiere durch ihre auffallend geringe Grösse unterscheiden

(*Marmosa murina*, Textfig. 4, S. 669)¹⁾. Aller Wahrscheinlichkeit nach beruht dies darauf, dass hier die Aushöhlung der kolbenförmigen Mammaranlagen erfolgt (Textfig. 110e), ohne dass ihr ein Auswachsen des Halses der Mammaranlagenkolben (vgl. Textfig. 110b und c) vorangegangen ist.

Es ist evident, dass sich von dieser letzteren Zitzenform sowohl die echten Eversionszitzen wie die Proliferationszitzen mit Leichtigkeit ableiten lassen, und es legt dies zugleich die Frage nahe, ob sich nicht in der Bildungsweise der Zitzen von *Marmosa murina* überhaupt der ursprüngliche Entwicklungstypus der Marsupialierzitzen widerspiegelt. In der That spricht sehr viel für diese Annahme. Vor allem ist zu beobachten, dass die Zitzentaschen, je höher man in der Reihe der Beuteltiere, wie sie THOMAS (1888), WINGE (1893) und BENSLEY (1903) im Wesentlichen übereinstimmend aufgestellt haben, hinaufsteigt, zu desto stärkerer Entfaltung gelangen. Betrachtet man beispielsweise die folgende Tabelle, in der die Tiefen der Zitzentaschenanlagen kurz vor und nach der Aushöhlung bei Bj. einiger ihrer Körperlänge nach ungefähr mit einander vergleichbarer Marsupialierarten zusammengestellt sind, so ergibt sich sofort,

Bezeichnung der Bj.	Tiefe der Zitzentaschen in mm	Rückenlänge der Bj. in mm	Rückenlänge erwachsener Individuen der gleichen Art in cm	Bemerkungen
<i>Dasyurus viverrinus</i> No. 11	0,17	48	} ca. 40—50	Mammaranlage vor Auswachsen des Kolbenhalses, s. S. 679 u. Fig. 48, Schema Textfig. 110 a.
„ „ No. 14	0,36	77		Zitzentasche noch nicht ausgehöhlt, s. S. 679 und Fig. 49, Schema Textfig. 110 b.
„ „ No. 16	0,36	116,5		Zitzentaschenaushöhlung beendet, s. S. 680 und Fig. 50, Schema Textfig. 110 c.
<i>Perameles obesula</i> No. 8	0,4	72	} ca. 30—35	Zitzentaschenaushöhlung eben beginnend, s. S. 700 und Fig. 54
„ „ No. 9	0,65	112		Aushöhlung beendet
<i>Trichosurus vulpecula</i> No. 3	0,45	101,5	} ca. 45	Zitzentaschen noch nicht ausgehöhlt, s. S. 720 und Fig. 68 b
„ „ No. 4	ca. 0,7	113,5		Aushöhlung fast beendet, s. S. 721 und Fig. 69
<i>Aepyprymnus rufescens</i> No. 14	0,8	117	} ca. 50—55	Zitzentaschen noch nicht ausgehöhlt, s. S. 750 und Textfig. 55
„ „ No. 15	1,2	154		Aushöhlung noch nicht ganz beendet
„ „ No. 16	1,5	179		Aushöhlung beendet, s. S. 750 und Fig. 81

dass die entsprechenden Zahlen für die Zitzentaschentiefe bei den Diprotodontia bedeutend höher sind als bei den Polyprotodontia (cf. *Dasyurus*), und dass sich unter den Diprotodontia wiederum die Macropodiden (cf. *Aepyprymnus*) durch ein besonders lange andauerndes Wachstum des Kolbenhalses der Mammaranlagen vor und während ihrer Aushöhlung zu Zitzentaschen auszeichnen. Dieses Wachstum, das, wie wir sahen, bei *Marmosa murina* noch ungefähr gleich Null ist, erfährt also mit zunehmender Differenzierung der einzelnen Familien des Marsupialierstammes eine allmähliche Steigerung, um bei den Macropodiden sein Maximum zu erreichen. Hieraus darf geschlossen werden, dass die Entwicklungsreihe mit Zitzentaschen von geringer Tiefe begonnen hat und allmählich zu solchen von grösserer Tiefe fortgeschritten ist.

Können wir demgemäss in den bei den Macropodiden vorliegenden Verhältnissen das Endstadium eines zu immer mächtigerer Entfaltung der Zitzentaschen führenden phylogenetischen Processes erblicken, so versinnbildlichen die rudimentären Zitzentaschen von *Didelphys marsupialis* das Endproduct eines in umgekehrter Richtung verlaufenden, regressiven Entwicklungsprocesses. Hier beweist der Umstand, dass anfangs typisch kolbenförmige Mammaranlagen vorliegen, die erst in späteren Stadien allmählich reducirt

1) Auch bei *Peramys* scheinen ähnliche Zitzentaschen vorhanden zu sein. Es wäre interessant, die Zitzenbildung hier und bei Vertretern der anderen Didelphydengattungen noch genauer zu studieren.

werden, ohne weiteres, dass ein secundärer Zustand vorliegen muss, dass also die Proliferationszitzen, die sich auf dem Boden der rudimentär gewordenen Zitzentaschen entwickeln, keine ursprünglichen Bildungen darstellen. Auch hier wird vielmehr der Ausgangspunkt der Entwicklung bei Zitzentaschen von der Art der bei *Marmosa murina* vorhandenen zu suchen sein, nur dass hier späterhin, statt einer Weiterentfaltung, eine allmähliche Rückbildung des Zitzentaschenzustandes Platz griff. Zu Gunsten dieser Annahme kann wiederum auf die allgemeinen systematischen Verhältnisse hingewiesen werden, indem sowohl nach meinen Erfahrungen, von denen weiter unten noch mehrfach die Rede sein wird, wie nach WINGE und BENSLEY die Gattung *Marmosa* eine der ursprünglichsten Gattungen der Didelphyiden, vielleicht sogar die ursprünglichste überhaupt darstellt. Allerdings sind die über die Zitzenbildung bei *Marmosa* und anderen primitiven Gattungen der Didelphyiden (*Peramys*) bis jetzt bekannten Daten noch sehr unvollständig, so dass weitere Untersuchungen darüber recht wünschenswerth sind.

Immerhin scheint mir so viel festzustehen, dass von den beiden genannten Hauptzitzentypen bei den Marsupialiern der Eversionstypus der ältere ist, und zwar deshalb, weil ihm auch die Zitzen von *Marmosa* zuzurechnen sind. An diese Feststellung schliesst sich natürlich sofort die neue Frage, wie alsdann die primitiven Eversionszitzen phylogenetisch zu bewerthen sind, d. h. ob sie vielleicht zu noch einfacheren Einrichtungen des Brutpflegeapparates der niedersten Säugethiere resp. ihrer Ahnen irgendwelche genetischen Beziehungen aufweisen?

Man könnte hier an die Drüsenfelder der Monotremen denken, die sich gleichfalls aus Primäranlagen differenzieren und ausserdem unter bestimmten physiologischen Bedingungen bald grubenförmig eingezogen, bald warzenförmig erhoben sein, also die beiden Zustände darbieten können, die von den Eversionszitzen während ihrer Entwicklung nach einander durchlaufen werden (s. Theil II dieser Arbeit, S. 638 ff.). Doch scheint es mir völlig ausgeschlossen, auf Grund dieser Aehnlichkeit eine directe Homologie der Mammaranlagen mit den Drüsenfeldern der Monotremen anzunehmen. Schon der Umstand, dass sich die Primäranlagen der Monotremen in toto in Drüsenfelder verwandeln, während aus den Primäranlagen der Marsupialier stets eine grössere und zuweilen recht beträchtliche Anzahl von Mammaranlagen hervorgeht, spricht dagegen. Zur Erklärung dieser Aehnlichkeit im Verhalten der Drüsenfelder und Mammaranlagen — wenn man überhaupt eine solche für nothwendig hält — kann vielmehr lediglich der Umstand herangezogen werden, dass sie sich unter nahezu gleichen Umständen aus homologen Grundlagen entwickelt haben (Homoplasie nach LANKESTER 1870 und OSBORN 1902). Diese Grundlagen sind in den Primäranlagen gegeben, die hier und dort auf die gleiche Quelle zurückgehen, auf die Brütorgane, mit denen die gemeinsamen Vorfahren der Monotremen und Marsupialier, HUXLEY's Prototheria, ausgestattet waren.

Bedenkt man nun, dass die Monotremen eine sehr schwache (1 bis höchstens 2 Junge), die primitivsten Marsupialier, die Didelphyiden, dagegen eine überaus starke Vermehrung (10 und mehr Junge pro Wurf bei den *Marmosa*- und *Peramys*-Arten) zeigen, so ergiebt sich, dass bei den ersteren die einfachen Drüsenfelder den nutritorischen Ansprüchen ihrer spärlichen Nachkommenschaft wohl genügen konnten, dass aber die Entstehung von Formen mit einer zahlreicheren Proles eine ganz andere Ausbildung des neomeletischen Apparates zur Voraussetzung haben musste. Ebenso ist verständlich, dass dies nicht auf dem Wege einer einfachen Fortbildung des bei den Monotremen erreichten Zustandes geschah — denn eine Umgestaltung des Drüsenfeldes zu einer evertirbaren Tasche hätte jederseits nur eine einzige Zitze geliefert —, sondern dass bei der Stammesentwicklung der Marsupialier aus den Prototheria die Brütorgangrundlage in anderer Weise verwerthet wurde als bei den Monotremen.

Auf Grund dieser Ueberlegung stellen sich meines Erachtens die Zitzentaschen als Einrichtungen dar, die das räumlich beschränkte Areal der ursprünglichen Brütorgane den neomeletischen Bedürfnissen einer zahl-

reichen Nachkommenschaft nutzbar machen 1) durch Auftheilung der einheitlichen Primäranlagenfelder¹⁾ in mehrere, der Zahl der Jungen ungefähr entsprechende Einzelbezirke, 2) durch Oberflächenvergrößerung auf dem Wege der Taschenbildung. Letzteres ist eine gerade bei drüsentragenden Integumentbezirken häufig zu beobachtende Erscheinung, die vielerorts zur Entstehung charakteristischer Drüsentaschen geführt hat. Bisweilen können diese Hauttaschen, in denen zahlreiche, ursprünglich gesondert für sich ausmündende Einzeldrüsen zu einer einheitlichen Bildung zusammengefasst werden, sogar vorstülpter sein²⁾. Sie liefern damit Analoga zu den Zitzentaschen, deren Entstehung an sich also weder eine singuläre Erscheinung bedeutet, noch zu ihrem Verständniss die Voraussetzung des Bestehens einer Homologie mit den Drüsenfeldern der Monotremen nöthig hat.

Von den beiden aus den Mammaranlagen hervorgehenden Zitzentypen sind die Proliferationszitzen wegen ihres seltenen Vorkommens bei den Marsupialiern praktisch von geringer Bedeutung. Wichtig sind sie nur als Zeichen dafür, dass diese Endform der Zitzenentwicklung, die, wie wir sehen werden, bei den Placentaliern eine grosse Rolle spielt, bereits bei den Beuteltieren erreicht wurde. Dagegen bedürfen die in allen Beutlerfamilien weit verbreiteten Eversionszitzen noch etwas genauerer Betrachtung.

Vergleicht man nämlich die Zitzenbildung bei den Phalangeriden und Phascolarctiden mit den entsprechenden Vorgängen bei den Macropodiden, so zeigt sich ein charakteristischer, bereits von KLAATSCH (1884, p. 262 f., 319 f.) bemerkter und zu weitgehenden Schlüssen verwerteter Unterschied. Bei den letzteren entwickeln sich die Mammaranlagen zu sehr tiefen Zitzentaschen, die in diesem Zustande lange Zeit, bis gegen den Eintritt der Brunst oder bis zum Beginn der Lactation bestehen bleiben (s. oben S. 751/752).

Dann erst werden sie zu Zitzen durch einen rasch verlaufenden Umstülpungsprocess, wobei sich der Boden der Zitzentasche — vielleicht unter dem Einfluss der das Areolargewebe durch-

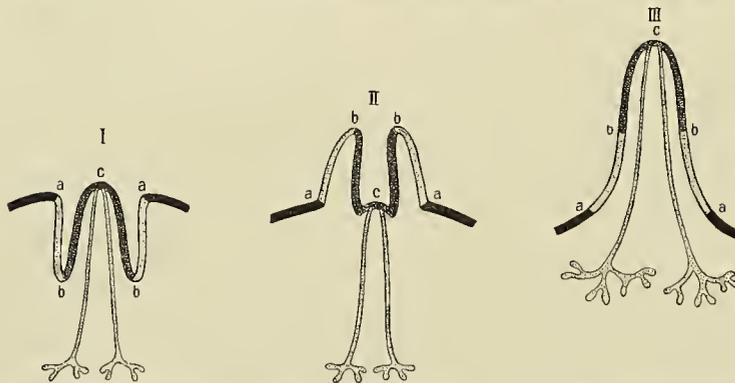


Fig. 111. Schemata zur Erläuterung der Eversionszitzenbildung bei den Macropodiden (I) und Phalangeriden und Phascolarctiden (II). In I wird zuerst der apicale (b c b), in II der basale (a b a) Teil der späteren Zitze (III) zur Eversion gebracht.

setzenden, zahlreichen, glatten Muskelfasern — erhebt, und folglich der Gipfel der späteren Zitze mit der Ausmündung der Milchdrüsen-schläuche zuerst an der Oberfläche erscheint (Textfig. 111 I). Bei den Phalangeriden (*Trichosurus* S. 724) und Phascolarctiden (S. 712) dagegen verharren die Mammaranlagen nicht allzulange auf dem Zitzentaschenstadium, sondern lassen schon relativ frühzeitig, noch vor dem Abschluss des Beutellebens, die Zitzen aus sich hervorgehen, und zwar durch eine allmählich von aussen nach innen fortschreitende

1) Es ist hier daran zu erinnern, dass auch die Primäranlagen von *Echidna* gewisse Unregelmässigkeiten in ihrer Ausbildung zeigen, insofern als eine Anzahl starker verdickter Abschnitte mit schwächeren abwechselt (BRESSLAU 1907, p. 470 f.). Man könnte hierin die ersten, noch indifferenten Ansätze zu einer Sonderung von Einzelanlagen innerhalb der Primäranlagenbezirke erblicken, wie sie bei den Marsupialiern tatsächlich zur Ausbildung gelangt sind.

2) Ein besonders schönes Beispiel einer reflectorisch in beträchtlichem Maasse evertirbaren Drüsentasche bildet die sog. Rückendrüse von *Dicotyles*, über deren Bau (BRINKMANN 1908) und Entwicklung (HOUY 1910) wir seit Kurzem genauer unterrichtet sind. Da es sich hier um ein Organ handelt, das im Vergleich zu den Zitzentaschen in durchaus moderner Zeit entstanden ist, liefert seine Genese noch ein Abbild aller der Stadien, die in der Entwicklung der Zitzentaschen nicht mehr zum Vorschein kommen. Die erste Anlage der Rückendrüse ist ein vollkommen ebenes, mit besonders dicht gestellten Haar- und Drüsenanlagen besetztes Hautfeld, das erst ganz allmählich in die Tiefe der Haut einsinkt, dann aber in gewissen Stadien Schnittbilder liefert, die höchst auffällig an Schnitte durch die Zitzentaschen erinnern!

Umkrempelung der Zitzentaschenränder, bei der die definitive Papillenspitze erst zuletzt hervortritt (Textfig. III II). Beide Prozesse führen also zum gleichen Ziel, aber auf recht verschiedenen Wegen, deren Unterschiede, auf die fertige Zitze (Textfig. III III) bezogen, sich so darstellen, dass das eine Mal der apicale Abschnitt *b c b* (I), das andere Mal der Basaltheil der Mamilla *a b b a* (II) zuerst zur Eversion gelangt. Es wäre folglich irrig, wollte man aus der oben constatirten Tendenz zu einer immer stärkeren Entfaltung der Zitzentaschen bei zunehmender Differenzirungshöhe der einzelnen Familien des Marsupialierstammes auf eine ganz einheitliche Entwicklung der Eversionszitzen schliessen. In ihrer Reihe sind vielmehr wiederum Untertypen zu unterscheiden, die wohl auf eine divergente Entwicklung der betreffenden Formen hinweisen.

Ueber die speciellen Vorgänge bei der Eversion der Zitzen in den übrigen Marsupialierfamilien ist wenig bekannt; doch scheint die Zitzenbildung meist nach Art des apicalen Modus zu verlaufen, wie sich z. B. aus Textfig. 5 (S. 670) für *Marmosa* ergibt. Möglicherweise stellt daher die basal beginnende Umstülpung der Zitzentaschen eine auf die Phalangeriden und Phascolarctiden beschränkte Modification des allgemeinen Eversionstypus dar, die sich in diesen beiden Familien vielleicht im Zusammenhange mit dem frühzeitigen Hervortreten der Zitzen ausgebildet hat.

Wie nun auch die Zitzenbildung vor sich geht, sei es durch Proliferation oder durch apicale oder basale Eversion, aus den morphologischen Verhältnissen, die bei den Marsupialiern zu beobachten sind, ergibt sich kein Anhalt für die Annahme, dass sich die Zitze in Anpassung an den Mund des saugenden Jungen geformt habe¹⁾ (GEGENBAUR 1876, p. 276), oder dass die Thätigkeit des Jungen beim Sauggeschäft den Factor darstelle, der die Anfänge von Zitzenbildungen hervorgehen liess (KLAATSCH 1895, p. 172). Auch zeitlich erfolgt die Bildung der Zitzen ausnahmslos, ehe die Jungen daran befestigt werden, die gänzlich unentwickelt zur Welt kommen und bei der ausserordentlichen Zartheit aller ihrer Gewebe in den ersten Lebensstadien überhaupt nicht zum Saugen fähig sind, sondern die Milch von der Mutter injicirt erhalten (vgl. auch DUCCHESCHI 1908). Umstülpbarkeit ist vielmehr eine Eigenschaft, die in mehr oder minder hohem Grade zahlreichen Drüsentaschen zukommt, bei denen von einer Beanspruchung durch Saugen nicht die Rede ist (s. vorige Seite, Anm. 2).

Auch betreffs der Anzahl und Anordnung der Zitzen bei den Marsupialiern sind eine Reihe bemerkenswerther Gesetzmässigkeiten zu constatiren. Ich stelle zunächst einmal tabellarisch alles zusammen, was über die Zahlenverhältnisse der Zitzen bekannt ist, wobei ich mich zum Theil auf eigene Beobachtungen (BR.), zum Theil auf die sorgfältigen Angaben neuerer Autoren, wie THOMAS (1888, abgekürzt TH.), WINGE (1893, W.) und ALBERTINA CARLSSON (1903, C.) stütze. Zugleich ist in der Tabelle kurz das Vorhandensein oder Fehlen des Marsupiums vermerkt. Wo die Zitzenzahl und Beutelausbildung bei allen Arten einer Gattung oder Familie die gleiche ist, findet sich nur eine Angabe; nur wo die specifischen Unterschiede es nöthig machen, wie bei den Didelphyidae und bei einigen Gattungen der Dasyuridae, ist auch bis auf die Arten zurückgegriffen worden. In der systematischen Anordnung der Familien folge ich der auf S. 657 gegebenen Aufzählung, stelle aber die Familie der Phalangeridae den Phascolarctidae voran. Die ganz für sich stehenden, kleinen Familien der Notoryctidae²⁾ und Epanorthidae sind wiederum fortgelassen. Als Unterlage für die Anordnung der Gattungen in den Familien der Didelphyidae und Dasyuridae habe ich aus

1) Vgl. dazu auch das in Theil II dieser Abhandlung, S. 641 über *Echidna* Gesagte.

2) *Notoryctes typhlops* besitzt nach den übereinstimmenden Angaben von STIRLING (1891), LECHE (1897) und CARLSSON (1903) einen kleinen Beutel mit caudalwärts gerichteter Oeffnung, 2 kurzen Blindsäcken und 2 Zitzen.

Gründen, die sich aus den Folgenden ergeben werden, die Stammbäume benutzt, durch die BENSLEY (1903, p. 184 u. 193) seine Anschauungen über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattungen auszudrücken versucht hat.

Familie, Gattung oder Species	Zitzenzahl	Zitzenanordnung	Beutel	Autor
I. Fam. Didelphyidae				
Gatt. <i>Marmosa</i>				
a) <i>M. grisea</i>	19	9—1—9	o	W.
b) <i>M. pusilla</i>	11 bis 15	5—1—5 bis 7—1—7	o	TH., W., C.
c) <i>M. murina</i>	9 bis 15	4—1—4 bis 7—1—7	o ¹⁾	TH., C., BR.
d) <i>M. cinerea</i>	9 bis 11	4—1—4 bezw. 5—1—5	o	TH., W., BR.
e) <i>M. lepida</i>	7	3—1—3	o	TH.
Gatt. <i>Peramys</i>				
a) <i>P. henseli</i>	17 bis 25	6—5—6 bis 11—5—9	o	TH., BR.
b) <i>P. tristriata</i>	19	8—3—8	o	W.
c) <i>P. americana</i>	15	5—5—5	o	TH.
d) <i>P. domestica</i>	13	5—3—5	o	TH.
e) <i>P. sorex</i>	13	5—3—5	o	C.
f) <i>P. brevicaudata</i>	9 bis 11	3—3—3 bezw. 3—5—3	o	TH., BR.
Gatt. <i>Caluromys</i>				
a) <i>C. philander</i> }	5 bis 7	2—1—2 bezw. 3—1—3	nur seitliche Beutelfalten	TH., W.
b) <i>C. lanigera</i> }				
Gatt. <i>Metachirus</i>				
a) <i>M. crassicaudatus</i>	9	4—1—4	o oder ganz unvollständig	TH., W.
b) <i>M. nudicaudatus</i>	9	4—1—4	o oder ganz schwach	TH.
c) <i>M. opossum</i>	7	3—1—3	gut entwickelt	TH., BR.
Gatt. <i>Didelphys</i>				
a) <i>D. marsupialis</i>	5 bis 13	2—1—2 bis 6—1—6	„ „	TH., W., C., BR.
Gatt. <i>Chironectes</i>				
a) <i>Ch. minimus</i>	7	3—1—3	gut entwickelt ²⁾	BR.
I. Fam. Dasyuridae				
1. Unterf. Dasyurinae				
Gatt. <i>Phascogale</i>				
a) <i>Ph. penicillata</i>	10	5—5	schwach entwickelt	TH.
b) <i>Ph. swainsoni</i>	9	5—4	fehlend (? s. S. 684)	TH., BR.
c) <i>Ph. minutissima</i>	8 bis 10	4—4 bezw. 5—5	gut entwickelt	TH., BR.
d) <i>Ph. flavipes</i>	8 bis 10	4—4	schwach entwickelt	TH., C., BR.
e) <i>Ph. apicalis</i>	8	4—4	„ „	TH.
f) <i>Ph. thorbeckiana</i> }	6	3—3	„ „	TH.
g) <i>Ph. wallacei</i> }				
h) <i>Ph. doriai</i> }	4	2—2	„ „	TH.
i) <i>Ph. dorsalis</i> }				
Gatt. <i>Sminthopsis</i>				
a) <i>Sm. crassicaudata</i>	10	5—5	gut entwickelt	TH., C., BR.
b) <i>Sm. murina</i>	8	4—4	„ „	TH.
Gatt. <i>Dasyurus</i>				
Gatt. <i>Sarcophilus</i>	6 (bis 8) ³⁾	3—3 (4—4)	„ „	TH., BR.
2. Unterf. Thylacininae				
Gatt. <i>Thylacinus</i>				
	4	2—2	„ „	TH., BR.
3. Unterfam. Myrmecobiinae				
Gatt. <i>Myrmecobius</i>				
	4	2—2	rudimentär	TH., BR.
III. Fam. Peramelidae				
	[6 ⁴⁾ bis] 8	(3—3) 4—4	gut entwickelt	TH., BR.
IV. Fam. Phalangeridae				
	(2 bis) 4 ⁵⁾	(1—1) 2—2	„ „	TH., BR.
V. Fam. Phascolarctidae				
	2	1—1	„ „	BR.
VI. Fam. Macropodidae				
	4	2—2	„ „	TH., BR.

1) Doch kommen auch Exemplare von *M. murina* vor, die 2 seitliche Beutelfalten (KATZ 1882, LECHE 1888) oder einen vollkommen geschlossenen Beutel besitzen (CARUS 1840).

2) Der Beutel von *Chironectes minimus*, über den meines Wissens noch keine näheren Angaben existieren, bildet, wie ich bei einem der Strassburger Zoologischen Sammlung gehörigen, ausgewachsenen Weibchen von fast 30 cm Rückenlänge constatieren konnte, im Gegensatz zu *Didelphys marsupialis*, dessen Beutel sich cranialwärts öffnet, eine mit der Öffnung caudalwärts gerichtete, geräumige Tasche.

3) 8 Zitzen regelmässig nur bei einer einzigen Art (*D. hallucatus*) und bisweilen bei *D. viverrinus* (s. oben S. 672).

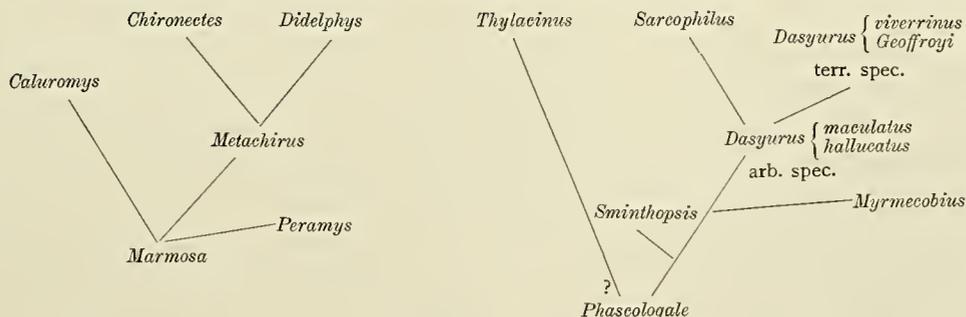
4) THOMAS notirt bei 2 *Perameles*-Arten (*P. cockerelli* und *longicaudatus*) nur 6 Zitzen; alle übrigen *Perameles*-Arten haben ebenso wie die Angehörigen der Gattungen *Thylacomys* (*Peragale*) und *Choeropus* 8 Zitzen.

5) Als Normalzahl sind 4 Zitzen anzusehen. Doch gelangen bei einzelnen Individuen der Gattungen *Trichosurus*, *Distocheurus* und *Petaurus* nur 2 Zitzen zur Ausbildung (s. oben S. 713).

Es ergibt sich aus dieser Zusammenstellung sofort, dass die Zitzenzahl innerhalb des Beuteltierstammes parallel zu der systematischen Aufeinanderfolge der einzelnen Familien eine beträchtliche Reduction erfährt. Weit aus die meisten Zitzen finden sich bei den Didelphyidae, weniger bei den australischen Polyprotodontia (Dasyuridae, Peramelidae), eine nur noch geringe Anzahl bei den Diprotodontia (Phalangeridae, Phascolarctidae, Macropodidae). Hand in Hand mit dieser Reducirung geht eine Fixirung der Zitzenzahl, so dass bei den Peramelidae und den 3 Familien der Diprotodontia relativ constante numerische Verhältnisse zur Ausbildung gelangt sind. Die weitestgehende Verringerung der Zitzenzahl (bis auf das Minimum 2) findet sich bei den Phascolarctiden, wird aber bereits bei den Phalangeriden vorbereitet, während sich die Macropodiden durchweg 4 Zitzen bewahrt haben. Aus letzterem Umstände kann wiederum, ebenso wie aus den Verhältnissen bei der Zitzenbildung (s. oben S. 805) der Schluss gezogen werden, dass die 3 Familien der Diprotodontia mindestens zwei verschiedenen Entwicklungsreihen angehören, deren eine die heutigen Phalangeriden und Phascolarctiden, deren andere die Macropodiden bilden.

Mit dieser Reduction der Zitzenzahl hängt es ferner aufs engste zusammen, dass bei den Marsupialiern auch die Erscheinung der Hyperthelie, die bisher nur von den Placentaliern bekannt war, in allen ihren Formen (Eurythelie, permanente und embryonale Hyperthelie) beobachtet werden konnte. Da diese Erscheinungen indessen später im Anschluss an die Verhältnisse bei den Placentaliern ausführlich besprochen werden sollen, mag für jetzt dieser kurze Hinweis genügen.

Aehnliche Gesetzmässigkeiten bei der Reduction der Zitzenzahl, wie sie sich ergeben, wenn man die einzelnen Familien mit einander vergleicht, zeigen sich aber auch, wenn man innerhalb der beiden Familien, bei denen sich die Zitzenzahl noch nicht fixirt hat, die einzelnen Gattungen neben einander betrachtet; ja sie lassen sich sogar bis auf die Species herunter verfolgen. Ich setze zunächst die beiden Stammbäume neben einander, die BENSLEY (1903) auf Grund seiner sorgfältigen Analyse der Zahn- und Fussstructur für die Familien der Didelphyidae und Dasyuridae entworfen hat¹⁾:



Betrachtet man z. B. die Dasyuridae, so stehen an der Wurzel die beiden Gattungen *Phascologale*²⁾ und *Sminthopsis*, in denen noch die Zitzenzahl 10 vorkommt, an den Enden die Genera *Sarcophilus*, *Thylacinus* und *Myrmecobius*, die nur noch 4 Zitzen besitzen. Dazwischen vermittelt die Gattung *Dasyurus*, deren nach BENSLEY primitivste Art *hallucatus* noch 8 Zitzen hat, während für die übrigen Species 6 die Normalzahl geworden ist. Nur Fälle von Hyperthelie bei einzelnen Individuen erinnern hier bisweilen noch an die ursprüngliche Achtzahl. In der durch zahlreiche Arten vertretenen Gattung *Phascologale* scheint die Zitzenzahl eine ähnliche Reduction durchgemacht zu haben wie bei den einzelnen Gattungen innerhalb der ganzen

1) Die Gattungen, über deren Zitzenzahl nichts bekannt ist (*Dromiciops* bei den Didelphyidae, *Antechinomys*, *Chaetocercus* und *Dasyuroides* bei den Dasyuridae), konnten, ohne den Aufbau der Schemata zu beeinträchtigen, fortgelassen werden.

2) Auch nach WINGE (1893, p. 90) ist *Phascologale* das ursprünglichste Genus der Dasyuridae.

Familie. Neben Formen mit 10 und 8 finden sich THOMAS zufolge auch solche mit nur 6 und 4 Zitzen. Inwieweit und ob überhaupt auch hier eine Parallelität zwischen Reducirung der Zitzenzahl und Differenzirungshöhe der betreffenden Species besteht, ist natürlich schwer zu sagen; bemerkenswertherweise hebt aber BENSLEY ausdrücklich hervor, dass unter allen *Phaseologale*-Arten *Ph. flavipes* nach Grösse, Dentition und Fussbeschaffenheit am meisten prototypisch ist, also jedenfalls eine Species, bei der, wie durch A. CARLSSON verbürgt ist, auch die Zitzenzahl 10 vorkommt.

Auch bei den Didelphyiden tragen nach BENSLEY gerade diejenigen beiden Genera den ursprünglichsten Charakter, die sich zugleich durch ihren besonders grossen Zitzenreichtum auszeichnen. Allerdings steht nicht die Gattung *Peramys*, in der die Zitzenzahl unter allen Marsupialiern und unter den Säugethieren überhaupt ihr Maximum erreicht, an der Wurzel des Stammbaumes, sondern die Gattung *Marmosa*. Indessen ist zu berücksichtigen, dass in beiden Gattungen sowohl die verschiedenen Arten, wie die einzelnen Individuen der gleichen Art eine sehr hohe Variabilität hinsichtlich der Zitzenzahl zeigen, dass hier also der Zustand vorliegt, den ich vor kurzem als Eurythelie (BRESSLAU 1910) beschrieben habe. Es ist hier innerhalb der Art selbst noch keine Fixirung der Zitzenzahl eingetreten, sondern alles noch in vollem Fluss begriffen. Aus der Maximalzahl von 25 Zitzen, die bei einer Sippe von *P. henseli* (s. oben S. 671) beobachtet wurde — ein anderes Weibchen dieser Art zeigte dagegen nur 17 Zitzen! — ist daher keineswegs der Schluss zu ziehen, dass dieser Werth nun zugleich auch den ursprünglichsten bedeutet. Vielmehr ist es wahrscheinlicher, dass bei den primitivsten Marsupialiern von Anfang an zwar eine grössere Zahl von Mammaranlagen aus den Primäranlagen hervorging, dass aber diese Zahl nicht sofort maximal festgelegt war, sondern zunächst ebensowohl in progressiver wie in regressiver Richtung einen gewissen Entwicklungsspielraum darbot. So kam es einerseits zur Ausbildung sehr hoher Zitzenzahlen, wie sie *P. henseli*, aber auch *P. tristriata* und *M. grisea* aufweisen, während bei anderen Arten umgekehrt eine Reducirung der ursprünglichen Zitzenzahl erfolgte. Dass von diesen beiden einander entgegengesetzten Processen nur der letztere allgemeine Bedeutung erlangte, dürfte, wie schon hier bemerkt sein mag, mit der Beutelbildung zusammenhängen. Denn es ist klar, dass ein den ganzen Complex der Zitzen umschliessendes Marsupium nicht wohl zu Stande kommen kann, wenn sich die Zitzen über die volle Länge von Brust und Bauch erstrecken, wie dies z. B. bei *M. grisea* und *pusilla* oder bei *P. henseli* und *tristriata* der Fall ist. Der Erwerb des Beutels war vielmehr nur möglich, wenn ihm eine gewisse räumliche und daher auch numerische Beschränkung der Zitzen vorausgegangen war. In der That lehrt die Tabelle auf S. 806 in übersichtlichster Weise, dass Beutelentwicklung und Reduction der Zitzenanzahl bei den Didelphyiden Hand in Hand gehen.

Aus diesen Ueberlegungen ergibt sich, dass in Bezug auf die Zitzenanzahl kein Hinderniss besteht, den Vorstellungen über das gegenseitige Verwandtschaftsverhältniss der Gattung *Marmosa* und *Peramys*, die der oben nach BENSLEY reproducirte Stammbaum zum Ausdruck bringt, beizutreten. Das Gleiche gilt aber auch für die übrigen Gattungen der Didelphyidae. Hier findet sich, wie die Tabelle auf S. 806 erkennen lässt, durchweg eine sehr viel niedrigere Zitzenzahl, die sich also aus der in den Gattungen *Marmosa* und *Peramys* üblichen ohne weiteres durch Reduction herleiten lässt. Allerdings scheint die in der Tabelle für *Didelphys marsupialis* notirte Zitzenanzahl 5 bis 13 zunächst etwas aus der Reihe herauszufallen. Doch bildet auch diese Art keine Ausnahme, da bei ihr für gewöhnlich nur 7 oder seltener 5 bzw. 9 Zitzen vorkommen. Erwachsene Weibchen mit 11 oder gar 13 Zitzen sind dagegen recht selten und wohl nur deswegen zur Beobachtung gelangt, weil *D. marsupialis* die gemeinste und am häufigsten untersuchte aller Beutelrattenarten darstellt, und daher bei ihr die Variationsbreite der Zitzenanzahl viel vollständiger bekannt ist als bei irgend einer anderen Species.

Zieht man übrigens nicht nur die erwachsenen Weibchen, sondern auch die Beutelt Jungen mit in Betracht, so lassen sich über die Variationsbreite der Zitzenanzahl bei *D. marsupialis* noch einige interessante Beobachtungen machen. Betrachtet man beispielsweise die 27 ♀ *marsupialis*-Bj., über die ich in meinen früheren Arbeiten (BRESSLAU 1902a, 1904) ausführlich berichtet habe, so erhält man für die Häufigkeit der Mammaranlagen folgende Zahlen:

Anzahl der Mammaranlagen	Anzahl der damit ausgestatteten Individuen
15 (7-1-7)	1
14 (6-1-7)	1
13 (6-1-6)	9
12 (6-1-5)	1
11 (5-1-5)	9
9 (4-1-4)	4
7 (3-1-3)	2 ¹⁾

Es zeigt sich also, dass sich das Frequenzmaximum der Zitzen, wenn man ihre Anlagen mit berücksichtigt, von 13 auf 15²⁾ erhöht. Vor allem aber ist festzustellen, dass sozusagen fast regelmässig eine grössere Anzahl von Mammaranlagen gebildet wird, als später Zitzen angetroffen werden: am häufigsten finden sich 11 oder 13 Mammaranlagen, während bei den erwachsenen Weibchen die Zitzenzahl 7 vorherrscht. Dieser Unterschied kommt so zustande, dass sich für gewöhnlich nur die 3 caudalen Mammaranlagenpaare, sowie die centrale, unpaare Anlage zu bleibenden Zitzen entwickeln, während sich die cranialen Mammaranlagen, die meist schon von ihrem ersten Auftreten an bedeutend kleiner erscheinen als die caudalen (BRESSLAU 1902a, p. 280, und 1904, p. 216), gleichzeitig zurückbilden. Es vollzieht sich somit bei *D. marsupialis* während der postembryonalen Entwicklung fast immer eine Reduction der Zitzenzahl, die wohl auf jenen phylogenetischen Reductionsprocess hindeutet, der sich bei vergleichender Betrachtung der Zitzenanzahl als charakteristisch für die ganze Ordnung der Marsupialier erweist. Zugleich kann aus dem Vorkommen von maximal 15 Mammaranlagen vielleicht der Schluss gezogen werden, dass diese Zahl der ursprünglichen Zitzenzahl der Didelphyiden nahekommt.

Während bei den meisten Marsupialiern die Anordnung der Zitzen ihrer Entstehung aus einem Primäranlagenpaar entsprechend einfach symmetrisch ist, machen die vielgestaltigen Verhältnisse bei den Didelphyiden noch eine besondere Erörterung nothwendig. Bei einem Theil der Species liegen hier die Zitzen mehr oder weniger kreisförmig angeordnet auf dem Bauche, bei anderen zeigen sie deutliche Reihenstellung, wobei sie sich von der Inguinal- bis zur Achselgegend erstrecken können. Ausserdem findet sich nicht nur regelmässig eine unpaare, in der Medianebene gelegene Zitze, sondern es sind auch bei einer ganzen Anzahl von Arten Doppelreihen von Zitzen auf jeder Seite des Abdomens ausgebildet. Es erheben sich also die Fragen: wie sind diese Befunde zu erklären, und wo sind hier die ursprünglichsten Verhältnisse zu suchen?

Die Grundlage zur Beantwortung dieser beiden Fragen liefert die im speciellen Theile (S. 664 f.) ausführlich beschriebene Beobachtung, dass sich die unpaare, mediane Mammaranlage bei *Didelphys marsupialis* nicht schon vom ersten Auftreten der Mammarorgane an findet, sondern dass anfangs an ihrer Stelle zwei kleine Anlagen vorhanden sind. Diese sind zunächst in einiger Entfernung von einander gelegen (Taf. XXXVII, Fig. 2), werden dann aber beim Schwunde der RATHKESchen Membrana reuniens nach der

1) Da die Bj., bei denen sich die Zahl 7 fand, bereits eine Rückenlänge von über 90 mm besaßen (Bj. No. 11 und 13 BRESSLAU 1902a, p. 280), ist es möglich, dass hier schon eine Reduction der Mammaranlagen stattgefunden hat.

2) Allerdings ist mir dieser Fall — das Vorhandensein von 7-1-7 Mammaranlagen — nur bei einem einzigen unter den vielen Dutzenden weiblicher *marsupialis*-Bj., die ich untersucht habe, begegnet (BRESSLAU 1902a, p. 280, Bj. No. 16). Vielleicht gehört hierher auch ein *Didelphys*-Bj., in dessen Beutel KLAATSCH (1884) 15 Zitzenanlagen constatirte. Allerdings wird die Species selbst nicht angegeben.

Bauchmitte zusammengeschoben, um schliesslich miteinander zu einer unpaaren Bildung zu verschmelzen. Das Ursprungsgebiet der beiden centralen Anlagen ist natürlich kein anderes als das der übrigen Mammaranlagen; d. h. sie entstehen aus den Primäranlagen, deren Dimensionen ebenso gut in transversaler Richtung einen Zerfall in mehrere, einzelne Mammaranlagen gestatten, wie ihrer Längsrichtung nach. Es können also bei den Didelphyiden nicht nur Reihen von Mammaranlagen, die hinter einander liegen, aus den Primäranlagen hervorgehen, sondern, soweit es deren Breite zulässt, auch solche, die neben einander gelegen sind. Auch die Verschmelzung zweier Mammaranlagen bedeutet, wenn sie erst einmal bis zu unmittelbarer Berührung zusammengeschoben sind, nach den seit langem bekannten Verhältnissen bei den Perissodactylen (s. oben S. 666) weiter nichts Ungewöhnliches.

Ein paar schematische Figuren mögen das Gesagte noch klarer veranschaulichen. Denkt man sich die beiden Primäranlagen eines kurz vor der Geburt stehenden *Didelphys*-Embryos in eine Ebene projicirt, so erhält man zwei elliptische Bezirke (Textfig. 112 a), deren grosse Axen in inguinaler Richtung convergiren. In jedem der beiden Bezirke sind 8 Mammaranlagen angedeutet, von denen 2, die am weitesten caudal und cranial gelegenen (α und ϵ), unpaar, die 6 mittleren aber paarweise in 2 Reihen (b, c, d laterale Reihe — β, γ, δ mediale Reihe) angeordnet sind. Bei der Ausbildung der definitiven Leibeswand werden nun die beiden Primäranlagenbezirke nach der Bauchmitte (in der Richtung der Pfeile) zusammengeschoben, und infolgedessen die Mammaranlagen von rechts und links einander bedeutend genähert (Textfig. 112 b), während sich die Primäranlagen selbst gleichzeitig zurückbilden. Schreitet nun die Zusammenschiebung der Mammaranlagen in medioventraler Richtung noch weiter fort, so werden sich die beiderseitigen Anlagen β , die einander am nächsten gerückt sind, schliesslich direct berühren (Textfig. 112 c). Zugleich werden in Folge des Längenwachsthums der Bj. in diesen Stadien auch die Mammaranlagenreihen ihrerseits in der Längsrichtung etwas auseinandergezogen, wie es die Pfeile in Textfig. 112 c andeuten. Verschmelzen endlich die Anlagen β mit einander, so ergibt sich als Resultat eine Gesamtzahl von 15 Zitzen, die in Folge der geschilderten Verschiebungsprocesse durchaus die für die Didelphyiden charakteristische Anordnung zeigen. Dabei ist zu beachten, dass diese Verschiebungsprocesse nicht etwa nur von mir angenommen wurden, sondern durch directe Messung als thatsächlich existirend erwiesen werden konnten (s. oben S. 666 f.).

Wie das Schema der Textfig. 112 c ohne weiteres erkennen lässt, liegt hier eine doppelreihige Zitzenanordnung vor, derart dass ein mittlerer Complex von $2-1-2 = 5$ Zitzen jederseits von einer Reihe von 5 Zitzen umschlossen wird (Zitzenformel: $5-5-5$). Von diesem Zustande, der in der Natur z. B. bei *P. americana* verwirklicht (THOMAS 1888, p. 363)¹⁾ ist, lassen sich nun alle Verhältnisse der Zitzenvertheilung, denen man in der Gattung *Peramys* überhaupt begegnet, unmittelbar ableiten. Wächst die Zitzenzahl, so differenziren sich aus den Primäranlagen vor den unpaaren Anlagen ϵ noch eine Reihe weiterer, einfacher Mammaranlagen; Doppelanlagen werden dagegen nicht weiter gebildet. Selbst wenn die Zitzenzahl dabei bis auf 25 (*P. henseli*; Zitzenformel $11-5-9$, Textfig. 6, S. 671) steigt, wird infolgedessen der innere Complex von $2-1-2 = 5$ Zitzen nicht vergrössert. Tritt aber umgekehrt eine Reduction der Zitzenzahl ein, was bei den Didelphyiden durch den Fortfall cranialer Mammaranlagen zu geschehen pflegt (s. vorige Seite), so können sowohl die äusseren, wie die inneren Zitzenreihen, oder aber auch alle 4 Reihen zugleich (*P. brevicaudata*, Zitzenformel $3-3-3$)²⁾ davon betroffen werden.

1) Die Angabe von THOMAS über die Zitzen dieser Species lautet: „Mammae $5-5-5 = 15$, the outer series placed in such a curve, that the anterior pair are in line with those of the inner set and might almost be reckoned as belonging to them.

2) Nach THOMAS (1888, p. 357) lautet die Zitzenformel allerdings $4-1-4$ bzw. $5-1-5$. Ich konnte mich aber in London an den von THOMAS untersuchten Exemplaren überzeugen, dass ihre Zitzen ebenso angeordnet sind, wie es Textfig. 113 von *Marmosa murina* abbildet; nur kann auch noch das Zitzenpaar δ fehlen.

Jedoch bleibt dabei immer die für die ganze Gattung *Peramys* charakteristische Doppelreihigkeit der Zitzenanordnung gewahrt.

Denkt man sich in Textfig. 112c die beiden inneren, mit griechischen Buchstaben bezeichneten Zitzenreihen bis auf die unpaare, aus den Anlagen $\beta\beta$ hervorgegangene Zitze in Fortfall gerathen, so bleiben natürlich nur noch 2 Zitzenreihen übrig, die eine centrale Zitze zwischen sich schliessen. Es würde dann eine Zitzenanordnung vorliegen, wie sie, abgesehen vom Genus *Peramys*, scheinbar in allen übrigen Gattungen der Didelphyiden zu beobachten ist. Doch würde man dabei nur auf 11 (5—1—5) Zitzen kommen

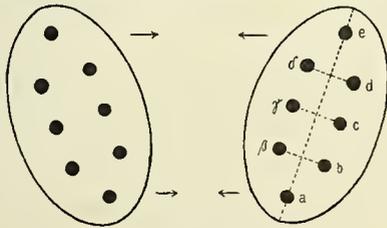


Fig. 112 a.

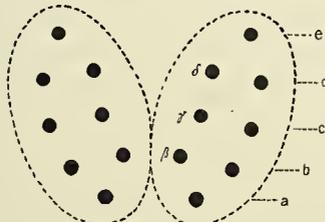


Fig. 112 b.

Fig. 112 a—c. Schemata zur Erläuterung der Genese der doppelreihigen Zitzenanordnung bei den Didelphyiden.

Fig. 113. Anordnung der Zitzen bezw. Zitzentaschen bei dem auf Taf XXXVII, Fig. 5 abgebildeten *Marmosa murina*-Weibchen.

Fig. 114. Anordnung der Mammaranlagen bei einem *Didelphys marsupialis*-Beuteljungen von 30,5 mm RL. (vgl. BRESSLAU 1904, Fig. 3).

Erklärung der Bezeichnungen im Text.

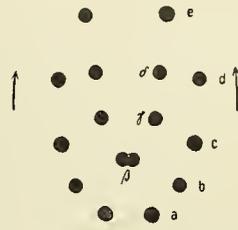


Fig. 112 c.



Fig. 113.

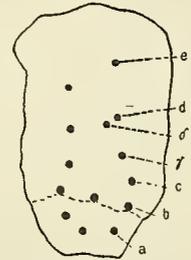


Fig. 114.

und folglich höheren Werthen der Zitzenzahl gegenüber, die gleichfalls bei den Didelphyiden anzutreffen sind, in gewisse Schwierigkeiten gerathen. Um z. B. die bei *Marmosa*-Arten mehrfach vorkommende Zitzenzahl 15 der Formel 7—1—7 gemäss zu erklären, müsste man voraussetzen, dass ausser der Reduction der inneren Zitzenreihen bis auf β auch noch gleichzeitig eine Vermehrung der äusseren Reihen von 5 auf 7 Zitzen erfolgte. Die Annahme so complicirter Abänderungen würde aber schlecht mit der Vorstellung zu vereinbaren sein, dass die Gattung *Marmosa* — und nicht die Gattung *Peramys* — an der Wurzel des Didelphyidenstammes steht.

Man braucht indessen nur genauer zuzusehen, um zu einer überraschend einfachen Lösung dieser Schwierigkeiten zu gelangen. So zeigt z. B. das *Marmosa murina*-Weibchen, dessen Bauchansicht in Fig. 5 auf Taf. XXXVII abgebildet ist, eine Anordnung der Zitzen, die Textfig. 113 in schematischer Weise, aber topographisch genau zum Ausdruck bringt. Ganz ähnlich lagen die Verhältnisse bei den meisten *murina*-♀, die mir zu Gesicht kamen, ebenso auch bei 2 *M. cinerea*-♀, die ich in London untersuchen konnte. Ueberall war hier schon auf den ersten Blick zu erkennen, dass die lateralen Zitzen durchaus nicht etwa einheitliche Reihen bilden, wie es die Zitzenformeln 5—1—5 etc. vortäuschen, sondern dass eine doppelreihige Zitzenanordnung besteht, deren Bedeutung bisher nur nicht richtig erkannt wurde.

Vergleicht man Textfig. 113 mit Textfig. 112c, so ergibt sich ohne weiteres, dass hier die 5 lateralen Zitzen jeder Seite nicht, wie es die Formel 5—1—5 annimmt, den Zitzen *a, b, c, d, e* entsprechen, sondern die Bezeichnung *a, b, c, γ, δ* tragen müssen, dass also die beiden cranialen Zitzenpaare nicht den äusseren Reihen, sondern dem inneren Zitzencomplex angehören. Besonders deutlich tritt dies zu Tage, wenn man die 5 Zitzen so mit einander verbindet, wie es in Textfig. 113 geschehen ist; der scharfe Knick der Verbindungslinie zwischen den Zitzen *c* und *γ* rechts zeigt dann, dass hier keine einheitliche Zitzenreihe vor-

liegen kann, während aus den in der linken Hälfte der Figur eingetragenen Verbindungslinien die Doppelreihigkeit der Anordnung ganz von selbst erhellt. Die correcte Schreibung der Zitzenformel hat hier also nicht 5—1—5, sondern 3—5—3 zu lauten¹⁾.

Von dem in Textfig. 112 c abgebildeten Verhalten leitet sich der Zustand der Textfig. 113 unmittelbar ab, sobald man sich die Zitzenpaare *d* und *e* ausgefallen denkt. Schreitet die Reduction, wie bei *M. murina* nicht ganz selten, weiter fort, so wird davon das Zitzenpaar *δ* betroffen, und damit also die Formel nicht in 4—1—4, sondern in 3—3—3 abgeändert. Nur so erklärt es sich, dass, wie schon CARUS (1840) zutreffend abbildet und beschreibt, 8 der 9 alsdann vorhandenen Zitzen „in einem Kreise um die mittlere herumstehen, doch aber auch zugleich symmetrisch, d. i. paarweise gestellt sind“. Auch das Zustandekommen der Zitzenzahlen 13 und 15, die nach THOMAS (1888, p. 345 Anm.) möglicherweise für die *murina*-♀ bestimmter Gegenden charakteristisch sind, ist aus dem in Textfig. 112 c gezeichneten Zitzenschema abzuleiten. 13 Zitzen können auf mehrere Weisen erhalten werden: je nachdem eines der 3 Zitzenpaare *e*, *d* oder *δ* — welches, ist schwer zu entscheiden — in Fortfall geräth, werden 4—5—4 oder 5—3—5 Zitzen vorhanden sein. 15 Zitzen finden sich, wenn alle Mammaranlagen zu voller Entwicklung gelangen; nur ist dann noch anzunehmen, dass die Zitzen *d* im Verlaufe jener Längsverschiebungsprocesse, deren Richtung die in Textfig. 112 c eingetragenen Pfeile andeuten, so zwischen die Zitzen *δ* und *e* oder *γ* und *δ* verlagert werden, dass sie mit ihnen ungefähr in eine Reihe zu liegen kommen und dadurch den Eindruck erwecken, als ob es sich um eine Anordnung nach der Zitzenformel 7—1—7 handle.

Dass auch die letztere Annahme keineswegs aus der Luft gegriffen ist, zeigen die Verhältnisse bei *Didelphys marsupialis*, die meines Erachtens gleichfalls deutliche Argumente für eine ursprünglich doppelreihige Anordnung der Mammaranlagen liefern. Ist die Zitzenzahl, wie so oft bei den erwachsenen Weibchen, auf 7 (3—1—3) reducirt, so sind rechts und links nur noch die 3 äusseren Zitzen *a*, *b*, *c* und von dem inneren Zitzencomplex die Zitze *β* vorhanden. Die ursprüngliche Doppelreihigkeit ist dann also nicht mehr erkennbar. Bei den Bj., wo zumeist eine grössere Zahl von Mammaranlagen vorhanden ist (s. oben S. 809), tritt dagegen fast immer eine doppelreihige Anordnung zu Tage, ähnlich wie bei den *Marmosa*-Arten. Am eindrucksvollsten zeigt sich dies vielleicht in dem durch Fig. 1 der Taf. XXXVII zur Anschauung gebrachten Stadium, wo sich um die Mammaranlagen die Marsupialtaschen auszubilden beginnen. Die Reihe der 3 caudalen Zitzenpaare (= *a*, *b*, *c* der Textfig. 112 c) mit den sie umgebenden Marsupialtaschen steht hier in auffälligem Contrast zu den beiden cranialen Anlagenpaaren, die dem inneren Zitzencomplex (als Anlagen *γ* und *δ*) angehören und sich daher — was für das Verständniss der später zu besprechenden Beutelbildung bei *Didelphys* von Wichtigkeit ist — mit ihren Marsupialtaschen nicht an der Herstellung des Marsupiums beteiligen.

Ausserdem ist aber aus Fig. 1 und ebenso aus den zahlreichen anderen, schon früher von mir veröffentlichten, die Anordnung der Mammaranlagen bei *D. marsupialis* illustrirenden Abbildungen (BRESSLAU 1904) ersichtlich, dass der Längsabstand zwischen den einzelnen Mammaranlagen cranial beträchtlich grösser ist als caudal, während ursprünglich (vgl. Fig. 2)²⁾ diese Abstände überall ungefähr gleich gross gewesen sind. Ausserdem ist die Symmetrie der rechts und links einander zugeordneten Mammaranlagen cranial stets in viel höherem Maasse gestört als caudal. Dies beweist also, dass thatsächlich eine Längsverschiebung

1) In der Tabelle auf S. 806 sind aus praktischen Gründen noch die alten Zitzenformeln für die Gattung *Marmosa* beibehalten worden.

2) Bezüglich dieser Figur (Taf. XXXVII, Fig. 2) ist zu beachten, dass zwar die Längsabstände der Mammaranlagen nach ihr ungefähr richtig zu beurtheilen sind, nicht aber die sonstige Anordnung dieser Bildungen. Vielmehr wurde das stark gekrümmte Bauchhautstückchen, um eine scharfe Einstellung in einer Ebene zu ermöglichen, vor der photographischen Aufnahme der Breite nach so stark als eben zulässig gedehnt, wie auch die radiären Einrisse am unteren Rande der Figur erkennen lassen.

der Mammaranlagen stattfindet, die die directe Umwandlung einer ursprünglich doppelreihigen Anordnung in eine scheinbar einreihige besorgen kann. Besonders instructiv zur Beurtheilung dieser Verhältnisse erscheint mir Fig. 3 der eben genannten Arbeit (BRESSLAU 1904), die ich in Textfig. 114 etwas vereinfacht und ergänzt¹⁾, aber bezüglich der Topographie der Mammaranlagen gegenüber dem photographischen Original ganz unverändert reproducire. Es handelt sich hier um den caudalen Bauchhautabschnitt eines sehr jugendlichen *marsupialis*-Bj. (30,5 mm Rückenlänge), der 14 Mammaranlagen trägt, also eine gerade Anzahl, weil nämlich ausser der unpaaren medianen Anlage rechts 6, links 7 Mammaranlagen vorhanden sind. Vergleicht man die 7 Anlagen der linken Seite (in der Figur rechts) mit den entsprechenden Zitzen des Schemas in Textfig. 112c, so wird man erstaunt sein über die Uebereinstimmung hier und dort. Während aber in Textfig. 112c noch klare Doppelreihigkeit herrscht, liegt in Textfig. 114 ein scheinbar einreihiger Zustand vor, hervorgebracht durch jene Längsverschiebung und das dadurch bewirkte Auseinanderrücken der cranialen Anlagen (allerdings würde eine die lateralen Zitzen verbindende Linie zwischen den Anlagen ϵ und γ noch immer jene charakteristische Abknickung zeigen, die Textfig. 113 rechts zur Darstellung bringt). Vor allem aber erinnert die Verdoppelung der zweitvordersten Anlage in Textfig. 114 rechts auffällig an die ursprüngliche Anordnung der beiden Anlagen δ und δ' in Textfig. 112c. Es scheint, dass hier die Längsverschiebung nicht ausgereicht hat, um die beiden Mammaranlagen hinreichend weit von einander zu entfernen. Denkt man sich aber δ noch ein wenig weiter kopfwärts verlagert, so würde man durchaus den Eindruck erhalten, als ob die 7 Zitzen dieser Seite in einer einzigen, leicht geschwungenen Reihe hinter einander lägen.

Aus diesen Betrachtungen möchte ich somit den Schluss ziehen, dass bei den primitivsten Didelphyiden eine doppelreihige Anordnung der Mammaranlagen bezw. Zitzen vorhanden gewesen ist, die sich aus den Primäranlagen ungefähr in der Weise ableitet, wie es die Schemata der Textfig. 112 zum Ausdruck bringen. Diese ursprüngliche Doppelreihigkeit hat sich in der Gattung *Peramys* unverändert erhalten, ist aber auch noch in den Gattungen *Marmosa* und *Didelphys* und wahrscheinlich ebenso in den übrigen Didelphyidengattungen nachweisbar, sobald die Zahl der Zitzen oder Mammaranlagen 7 übersteigt²⁾. Bei den übrigen Marsupialiern differenzirt sich aus den Primäranlagen im Allgemeinen jederseits nur noch eine Reihe von Mammaranlagen. Nur bei den 2 niedersten Dasyuridengattungen *Phascologale* (vgl. Taf. XXXVII, Fig. 9—11) und *Sminthopsis* (vgl. Textfig. 17, S. 686) ist die eigenthümliche Anordnung ihrer Mammaranlagen vielleicht noch auf eine primäre Doppelreihigkeit zurückzuführen.

Milchdrüsen und Mammarhaare.

Die Entwicklung der Milchdrüsen verläuft bei allen Marsupialiern im Wesentlichen gleichförmig. Ueberall beginnt sie damit, dass vom Grunde der kolbenförmigen Mammaranlagen einfache, solide Epithelsprossen in die Tiefe wuchern, an denen dann wieder ebenfalls solide, secundäre und tertiäre Sprossen — erstere in der Einzahl, letztere gewöhnlich paarig — hervorknospen (Textfig. 110b—g, S. 801). Die Primärsprossen (I) bilden sich allmählich zu mächtigen Mammarhaaren um, die tertiären (III) jeweils zu

1) Die Ergänzung betrifft das in der Figur unterhalb der punktirten Linie gelegene Stück mit 3 Mammaranlagen (2 rechts, 1 links), das bei der Excision des fraglichen Bauchhautstückes caudalwärts versehentlich abgeschnitten wurde (s. BRESSLAU 1904, p. 215).

2) Ich bin mir selbstverständlich bewusst, dass diese Schlüsse erst noch die Probe auf ihre Richtigkeit zu bestehen haben werden: durch Untersuchung der Vorgänge bei der ersten Sonderung der Mammaranlagen aus den Primäranlagen irgend welcher *Marmosa*- oder *Peramys*-Arten. Bei diesen Untersuchungen, wofür geeignetes Material zu erhalten mir selbst trotz vielfältiger Bemühungen nicht gelang, wird sich zeigen müssen, ob sich aus den Primäranlagen Doppelreihen von Mammaranlagen bilden, und in welcher Zahl und Anordnung. Es braucht dies natürlich nicht in so schematischer Weise zu geschehen, wie ich es in Textfig. 112a auf Grund einer einfachen geometrischen Construction angenommen habe.

einem Paare zugehöriger Talgdrüsen. Die secundären Sprossen (II) dagegen lassen die Milchdrüsen aus sich hervorgehen, indem sie in Gestalt langer, in ihrem unteren Abschnitte sich verzweigender Drüsenschläuche in die Tiefe wachsen und sich sodann von innen her peripherwärts fortschreitend kanalisieren. Etwas schwächer entwickelte Haar- und Drüsenanlagen knospen bei den Formen mit Eversionszitzen auch an den Seitenwänden der Zitzentaschen hervor, nur dass hier die secundäre Sprossen- generation niemals Milch-, sondern lediglich Schweißdrüsen liefert. Charakteristisch ist, dass die Milchdrüsen sprossen stets an der dem Centrum der Mammaranlagen zugewandten Seite der Primärsprossen ihre Entstehung nehmen (Textfig. 110c, e)¹⁾.

Von den Bildungen, die aus den 3 am Grunde der Mammaranlagen auftretenden Sprossen generationen hervorgehen, gelangt regelmässig nur die zweite, die der Milchdrüsen sprossen, zur vollen Entwicklung. Die Mammarhaare und meist auch die zu ihnen gehörigen Talgdrüsen stellen dagegen — anders als bei den Monotremen — Gebilde von nur vorübergehender, kurzer Lebensdauer dar. Bekanntlich wird das sozu sagen in embryonalem Zustande zur Welt kommende Beuteltierjunge von der Mutter sofort nach der Geburt an der Zitze befestigt, die bis tief in seinen Schlund hineinreicht und dessen ganze Höhle vollständig ausfüllt. Eine Function der Mammarhaare wie bei den Monotremen, wo die daran herabfliessende Milch von dem Jungen aufgeleckt wird, kommt hier also nicht in Frage, ja es ist sogar wahrscheinlich, dass das Vorhandensein von Mammarhaaren bei den Beuteltieren der festen, ohne Unterbrechung oft Monate lang dauernden Fixirung des Jungen an der mütterlichen Zitze nur hinderlich sein würde. So versteht es sich, dass sie ausnahmslos früh zu Grunde gehen und in der fertigen Marsupialierzitze niemals mehr angetroffen werden (Textfig. 110d, g). Meist findet ihre Involution und Ausstossung schon vor der Umstülpung der Zitzentaschen statt, wodurch sie also fast immer der makroskopischen Wahrnehmung entzogen werden; nur bei Formen, wo die Eversion der Zitzen so frühzeitig stattfindet wie bei den Phalangeriden und Phascolarctiden, kann ein günstiger Zufall die Mammarhaare in dem kurzen Zeitraume ihrer vollen Entfaltung direct zur Anschauung bringen (s. Fig. 25, Taf. XXXIX). Nach ihrem Ausfall gehen auch die Haarbälge und die ihnen angeschlossenen Talgdrüsen (s. Textfig. 40 *ha, ta*, S. 724) in der Regel rasch zu Grunde. Nur bei einzelnen Formen werden später noch Reste der ersteren (*Phascolarctos*) oder von beiden (*Perameles*) angetroffen (v. EGGELING 1905b).

Auch die Histogenese der Milchdrüsen (vgl. BRESSLAU 1902a, p. 281/282) vollzieht sich überall in der gleichen Weise; sie besitzen daher bei erwachsenen Beuteltieren einen in den wesentlichen Punkten übereinstimmenden Bau (v. EGGELING 1905b). Von Wichtigkeit ist, dass stets beträchtliche Abschnitte der Milchdrüsen schläuche mit epithelialen Muskelfasern ausgestattet sind, wie sie den Mammar drüsen der Monotremen in ihrer ganzen Länge zukommen. Gleich diesen sind sie auf Grund der entwickelungs geschichtlichen, anatomischen und histologischen Verhältnisse, sowie auf Grund der Vorgänge bei der Secretion mit Sicherheit zum merocrinen oder Schweißdrüsen-Typus zu rechnen.

Wie ich vor kurzem ausgeführt habe (BRESSLAU 1910, p. 327f.), folgt daraus jedoch nicht ohne weiteres, dass die Milchdrüsen der Marsupialier mit den Mammar drüsen von *Echidna* homolog sind. Letztere entstehen zwar gleichfalls als Secundärsprossen an Mammarhaaren und zeigen in ihrer ersten, indifferenten Anlage den gleichen Bau wie die Schweißdrüsen, sie entwickeln sich aber schon von frühen Stadien an in durchaus selbständiger Weise (v. EGGELING 1907, BRESSLAU 1907). Bei den Marsupialiern dagegen folgen Milch- und Schweißdrüsen während ihrer Entwicklung lange Zeit den gleichen Bahnen, so dass sie sich vielfach

1) Es entspricht dies der Regel, dass die Schweißdrüsen an der Seite des zugehörigen Haares ausmünden, wo seine Achse mit der Hautoberfläche den stumpfen Winkel bildet (vgl. BECCARI 1910, p. 703).

selbst in Stadien, wo die Mammarhaare längst hervorgebrochen sind, kaum von einander unterscheiden (z. B. bei den Didelphyiden, vgl. Textfig. 4, S. 669). Es ist daher nicht gut möglich, die Milchdrüsen der Marsupialier in directer Descendenz von den Mammardrüsen der Monotremen abzuleiten; die Entwicklung beider Drüsenarten spricht vielmehr, ebenso wie ihr Verhalten bei den erwachsenen Thieren dafür, dass die Drüsen des Mammarapparates der Monotremen „andere sind als jene der übrigen Säugethiere“ (GEGENBAUR 1886, p. 34).

Bis zu GEGENBAUR's Zeiten hatten die Milchdrüsen aller Säugethiere ganz allgemein als Talgdrüsen gegolten, ein Factum, das man sich vergegenwärtigen muss, um den grossen Fortschritt zu ermessen, den der Nachweis bedeutete, dass die Mammardrüsen der Monotremen den Schweissdrüsen zuzurechnen sind. Zugleich wird dadurch verständlich, dass GEGENBAUR seiner Annahme eines diphyletischen Ursprunges der Mammar- und Milchdrüsen gemäss an der Talgdrüsennatur der letzteren festhielt. An sich aber nöthigt diese Annahme natürlich nicht zu einer solchen Consequenz, ebensowenig wie umgekehrt die Erkenntniss der gemeinsamen Zugehörigkeit der Drüsen des Mammarapparates aller Säugethiere zum merocrinen Typus zugleich ihre Homologisirung nothwendig macht. Die richtige Deutung liegt vielmehr in der Mitte: die Mammardrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Marsupialier sind weder so heterogener Natur, dass die einen den Schweiss-, die anderen den Talgdrüsen zuzurechnen sind, noch auch so nahe mit einander verwandt, dass sie als völlig homolog gelten können; wohl aber stellen sie divergente Entwicklungsformen einer indifferenten, tubulösen Hautdrüsenart dar, die zugleich den Ausgangspunkt für die Entstehung der Schweissdrüsen bildete.

Es liegt nahe, auch dieses Verhältniss, ähnlich wie das der Drüsenfelder und Mammaranlagen (s. oben S. 803), als Homoplasie aufzufassen und sich vorzustellen, dass die gleichen Drüsenanlagen, die in der übrigen Haut hier und dort zu Schweissdrüsen wurden, unter den günstigeren Wachstumsbedingungen innerhalb der reich vascularisirten, ursprünglichen Brutorganbezirke nach Fortfall der Brütfunction bei den Monotremen zu Mammar-, bei den Marsupialiern zu Milchdrüsen sich entwickelten. Aehnliches Ausgangsmaterial konnte also auch hier unter ähnlichen Bedingungen ähnliche Bildungen liefern. Wenn sich trotzdem beide Drüsenarten schliesslich stark von einander unterscheiden, so beruht das auf den gleichfalls vorhandenen und deutlich erkennbaren Verschiedenheiten in den Entwicklungsbedingungen. Die Mammardrüsen der Monotremen verlieren, worauf schon oben hingewiesen wurde, eher den Schweissdrüsenhabitus als die Milchdrüsen der Marsupialier. Diese entfernen sich dafür im definitiven Zustande stärker vom ursprünglichen Schweissdrüsentypus als jene. Letzteres hängt vielleicht — ebenso wie die Ausbildung der Zitzentaschen und Zitzen (s. oben S. 803) — mit der grösseren Zahl von Jungen zusammen, die bei den primitivsten Marsupialiern das Secret der Milchdrüsen in Anspruch nehmen. Während bei den Monotremen das Secret zweier Complexe von je über 100 Mammardrüsenschläuchen die Ernährung von höchstens 2 Jungen zu besorgen hat, erreicht oder übersteigt die Zahl der in einer Marsupialierzitze ausmündenden Milchdrüsenschläuche nur selten 15¹⁾. Diese müssen daher, wenn sie bei so geringer Zahl das für ein Junges nöthige Nahrungsquantum produciren sollen, im definitiven Zustande eine ungleich stärkere und zu weit höherer secretorischer Leistung befähigende Entfaltung erlangt haben als die Mammardrüsen.

Zeigt die Art der Entwicklung der Milchdrüsen bei allen Marsupialiern grosse Gleichförmigkeit, so bestehen dennoch mit Rücksicht auf den zeitlichen Ablauf dieser Entwicklungsvorgänge gewisse

1) Vgl. die Zusammenstellung bei v. EGGELING 1905b, p. 320. 15 Milchgänge in einer Zitze kommen vielleicht einzelnen *Macropus*-Arten zu (vgl. BRESSLAU 1902a, p. 286). Erheblich überschritten wird diese Zahl nur von *Phascolarctos*, dessen Zitzen nach v. EGGELING 24 Milchgänge enthalten.

Verschiedenheiten. Einmal ist bemerkenswerth, dass der Zeitpunkt des Auftretens der Primär- und Secundärsprossen am Grunde der Mammaranlagen, verglichen mit dem Erscheinen der ersten Haarknospen in der übrigen Beutelhaut, nicht überall der gleiche ist; zweitens ist zu beobachten, dass sich die Entwicklung der Milchdrüsen bei den verschiedenen Marsupialierarten mit verschiedener Geschwindigkeit vollzieht. Beides ist aus der nachstehenden Zusammenstellung ersichtlich.

Familie bezw. Gattung	I. Auftreten der Mammarhaare (M.) vor oder nach den Beutelhaaren (B.)	II. Entwicklungsgrad der Milchdrüsenprossen zur Zeit der Ausbildung des Mammarhaarschaftes	Bemerkungen	
			zu I.	zu II.
I. Fam. Didelphyidae . . .	M. lange nach B.	schwache, einfache Sprossen	s. Textfig. 1, Schnitt e und f, S. 660	s. Textfig. 2, S. 661, u. Textfig. 4, S. 669
II. Fam. Dasyuridae				
Gatt. <i>Phascogale</i> . . .	?	schwache, einfache Sprossen	—	s. Textfig. 15, S. 684
Gatt. <i>Dasyurus</i> . . .	M. nach B. oder ungefähr gleichzeitig	beginnende Kanalisierung und Verzweigung	s. Fig. 49	s. Fig. 50
III. Fam. Peramelidae . . .	M. ungefähr gleichzeitig mit B.	beginnende Verzweigung bei starker Kanalisierung	s. Fig. 54	s. Fig. 55
IV. Fam. Phalangeridae				
Gatt. <i>Acrobates</i> . . .	M. lange nach B.	?	s. Fig. 76	—
Gatt. <i>Petaurus</i> . . .	M. ungefähr gleichzeitig mit B.	wahrscheinlich wie bei <i>Trichosurus</i>	s. Fig. 75	s. Textfig. 41, S. 729
Gatt. <i>Trichosurus</i> . . .	wahrscheinlich M. vor B.	beginnende Verzweigung und Kanalisierung	s. Fig. 68 b	s. Fig. 70
V. Fam. Phaseolaretidae . . .	M. längere Zeit nach B.	beginnende Verzweigung und Kanalisierung	s. Fig. 60 b, 61 und Textfig. 34, S. 710	s. Fig. 62
VI. Fam. Macropodidae . . .	M. lange vor B.	stark verzweigt und kanalisirt (Verzweigung und Kanalisierung beginnt bereits, ehe Schaft der Mammarhaare ausgebildet)	s. Textfig. 53, S. 748, u. Textfig. 56, S. 751	s. Textfig. 55, S. 750

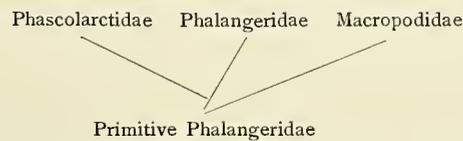
In der Tabelle sind wiederum die 6 von mir untersuchten Familien in der bekannten Reihenfolge eingetragen und nur, soweit Besonderheiten in einzelnen Gattungen es nothwendig machten, auch diese. Aus den Daten der Längsspalte I ergibt sich alsdann, dass die Haarentwicklung in der Haut des Beutels bei den Didelphyidae bereits lange vor der Zeit beginnt, wo am Grunde der Mammaranlagen die ersten Primärsprossen hervorknospen¹⁾, dass sich dies Verhältniss in den folgenden Familien aber allmählich verschiebt, bis zu seiner vollständigen Umkehrung bei den Macropodidae, wo die Primärsprossen viel eher erscheinen als die Haaranlagen in der Haut des Beutels. Zugleich geht aus Längsspalte II hervor, dass die Milchdrüsenprossen, die bei den Didelphyiden und primitivsten Dasyuriden zur Zeit der Entstehung des Mammarhaarschaftes in den zugehörigen Primärsprossen nur schwach entwickelt sind, bei den folgenden Gattungen und Familien im gleichen Zeitpunkt eine immer stärkere Ausbildung zeigen, die bei den Macropodidae ihr Maximum erreicht. Da die Milchdrüsenprossen erst secundär von den Mammarhaaren aus entstehen, letztere aber allem Anschein nach überall ungefähr gleich viel Zeit zu ihrer Ausbildung benöthigen, so folgt daraus, dass das Tempo der Milchdrüsenentwicklung in der aufsteigenden Beutelthierreihe allmählich stark beschleunigt wird.

Verlegung der ersten Anlage in frühere Stadien der Ontogenese und Beschleunigung des Wachstums und der histologischen Differenzirung sind uns aber als Erscheinungen bekannt, die für Organe mit aufsteigender Entwicklungstendenz charakteristisch sind. Dass dies für die Milchdrüsen der Marsupialier in ausgezeichneter Weise passt, braucht wohl kaum noch ausgeführt zu werden, nachdem soeben

1) Bezüglich der Erscheinung, dass anfänglich die Haarentwicklung am Grunde der Mammaranlagen später beginnt als in der Haut des Beutels, ist daran zu erinnern, dass sich auch bei *Echidna* die Mammarhaare innerhalb der Drüsenfelder später anlegen als die Bruttaschenhaare. Möglicherweise ist das hier wie dort in Eigenthümlichkeiten der primären Brütorgane begründet (vgl. BRESSLAU 1907, p. 511).

erst festgestellt wurde, dass sie einen unabhängig von den Mammardrüsen der Monotremen innerhalb der Beutelthierordnung selbst entstandenen Drüsentypos bilden.

Recht interessant ist es nun, dass die Tabelle der vorigen Seite nicht nur Zeugnis für die progressive Entwicklung der Milchdrüsen bei den Beutelthieren ablegt, sondern dass sie zugleich wiederum die „Radiation“ des Marsupialierstammes zum Ausdruck bringt. Vergleicht man nämlich die Verhältnisse bei den Phalangeriden, Phascolarctiden und Macropodiden mit einander, so ergibt sich, dass bei den Phascolarctiden die Beutelhaare längere Zeit vor den Mammarhaaren in Erscheinung treten, während bei den Macropodiden und einem Theil der Phalangeriden (*Trichosurus*) die Mammarhaare die Priorität vor den Beutelhaaren besitzen. Eine einheitlich von Familie zu Familie fortschreitende Entwicklung kann also nicht stattgefunden haben. Dagegen werden die Verwandtschaftsbeziehungen, die hiernach angenommen werden müssen, wieder aufs beste durch den Stammbaum versinnbildlicht, den BENSLEY (1903) auf Grund der Zahn- und Fussstructur für die in Frage stehenden Familien construiert hat. Wie das folgende Schema¹⁾



veranschaulicht, leitet der englische Forscher sowohl *Phascolarctos* wie *Trichosurus* und die Macropodiden durch Radiation von primitiven Phalangeriden ab, deren Typus er sich durch die Genera *Acrobates*, *Distoechurus* und *Dromicia* verkörpert denkt. In der That steht nun *Acrobates*, wie schon im speciellen Theil hervorgehoben wurde (s. oben S. 730), durch die auffällig schwache Entwicklung seiner Mammaranlagen und der von ihnen ausgehenden Primärsprossen im Vergleich zu der Ausbildung der Beutelhaare — (s. Fig. 76, Taf. XLV/XLVI) — in bemerkenswerthem Gegensatz zu den übrigen Phalangeriden, bei denen die Mammarhaare entweder ungefähr gleichzeitig mit den Haaren der Beutelhaut sich anlegen wie bei *Petaurus* (Fig. 75) oder aber sogar noch vor diesen, wie es Fig. 68 b (Taf. XLIII/XLIV) für *Trichosurus* wahrscheinlich macht. Formen mit Organisationsverhältnissen des Mammarapparates, wie sie sich bei *Acrobates* erhalten haben, können daher sowohl den Ausgangspunkt für die Phascolarctiden, wie für die höheren Phalangeriden und Macropodiden abgegeben haben.

Der Gegensatz zwischen primitiven und höheren Formen drückt sich übrigens nicht nur bei den Phalangeriden, sondern auch bei den Dasyuriden in dem Verhalten der Milchdrüsenentwicklung aus. So ist in der Gattung *Phascologale* die Differenzirungsgeschwindigkeit der Milchdrüsen noch die gleiche wie bei den Didelphyiden, während sie in der Gattung *Dasyurus* bereits eine erhebliche Beschleunigung erfahren hat. Wahrscheinlich folgt *Phascologale* auch in dem zeitlichen Verhältniss des Auftretens der Mammar- und Beutelhaare den Didelphyiden, während bei *Dasyurus* die Entstehung der Mammarhaare bereits in ein früheres Stadium der Ontogenese verlegt ist.

Beutel und Marsupialtaschen.

Vergegenwärtigt man sich die im speciellen Theile enthaltenen, ausführlichen Angaben über die Entwicklung des Beutels in den verschiedenen Marsupialierfamilien, so ist das Resultat ein Einblick in ontogenetische Vorgänge von erstaunlicher Mannigfaltigkeit. Erstaunlich deshalb, weil der in den vorhergehenden Capiteln betrachtete Verlauf der Entwicklung von Zitzen und Milchdrüsen durch die ganze Reihe der Beutelthiere hindurch relativ grosse Gleichförmigkeit gezeigt hatte, erstaunlich aber auch im Hinblick

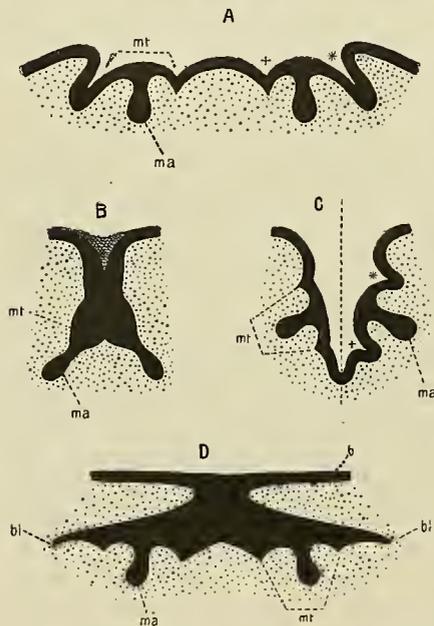
¹⁾ Ich sehe hier natürlich davon ab, dass BENSLEY *Phascolarctos* und *Phascolomys* nicht zusammenstellt, sondern erstere Gattung zu den Phalangeridae, letztere als besondere Familie rechnet. Für unser Verwandtschaftsschema ist das ohne Bedeutung.

auf die Verhältnisse bei den erwachsenen Thieren, auf Grund deren bisher zumeist schlechtweg angenommen wurde, dass der Beutel hier mit dem Beutel dort identisch sei. Angesichts der beträchtlichen ontogenetischen Verschiedenheiten kann die Richtigkeit dieser Präsumpion aber keineswegs mehr als einfach selbstverständlich bezeichnet werden. Ehe in allgemeinere Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Marsupialierbeutels eingetreten werden kann, ist vielmehr zu untersuchen, ob in dem Marsupium eine einheitliche, auf monophyletischer Grundlage entstandene Bildung vorliegt, oder ob nicht am Ende jene Autoren Recht haben, die eine polyphyletische Entwicklung des Beutels annehmen¹⁾.

Vergleicht man die Genese des Marsupiums bei den 6 von mir untersuchten Beutelhierfamilien, so ergeben sich 4 verschiedene Haupttypen der Beutelentwicklung, die sich auf die einzelnen Familien in folgender Weise vertheilen:

- I. Didelphyiden und Dasyuriden,
- II. Perameliden,
- III. Phalangeriden und Phascolarctiden,
- IV. Macropodiden.

I. Bei den Didelphyiden und Dasyuriden entwickelt sich der Beutel ganz in der früher (BRESSLAU 1902a, 1904) von mir beschriebenen Weise, d. h. auf der Grundlage von Marsupialtaschen, die zuerst als selbständige Ringfalten (Textfig. 115 A *mt*) im Umkreise der einzelnen Mammaranlagen (*ma*)



aufreten und dann durch sekundäre Vereinigung der äusseren Abschnitte (*) ihrer Umwallung zu einheitlichen Längsfalten die Beutfalten bilden, während ihre inneren Abschnitte (+) meist gleichzeitig verstreichen und dadurch den für die Ausgestaltung des Beutellinnenraumes nöthigen Oberflächenzuwachs schaffen.

II. Im Gegensatz hierzu stellt die erste Beutelanlage bei den Perameliden eine in der Bauchmittellinie gelegene, solide unpaare Epidermiswucherung (Textfig. 115 B) dar. Die Marsupialtaschen bilden zunächst nur geringfügige Auftreibungen (*mt*) am Grunde dieser Epidermiswucherung, entsprechend der Zahl der hier entspringenden Mammaranlagen (*ma*), und gewinnen daher erst in späteren Stadien der Beutelentwicklung einige Bedeutung.

Fig. 115. Schemata der verschiedenen Typen der Beutelentwicklung bei den Marsupialiern, nach wirklichen Querschnittsbildern entworfen. A Typus I (Didelphyiden und Dasyuriden, vgl. Fig. 48, Taf. XLI/XLII); B Typus II (Perameliden, vgl. Textfig. 26, S. 697); C Typus III (Phalangeriden und Phascolarctiden, vgl. Fig. 59, 67, Taf. XLIII/XLIV); D Typus IV (Macropodiden, vgl. Textfig. 47, S. 740). *ma* Mammaranlagen; *mt* Marsupialtaschen (* laterale, + mediale Umwallung derselben); *b* Bauchwand; *bl* Beutellamelle.

III. Wieder ein anderes Bild zeigen die Phalangeriden und Phascolarctiden, indem die Beutelanlage hier in Gestalt einer unpaaren, medianen Längsrinne auftritt, die einer einfachen Einfaltung der Bauchhaut ihre Entstehung verdankt (Textfig. 115 C). Die Marsupialtaschen (*mt*) gelangen

1) In der Literatur ist dieser Gedanke meines Wissens zweimal, von PAUL (1884, p. 65) und von WINGE (1893, p. 110), geäußert worden. Beide Autoren weisen darauf hin, dass es unmöglich ist, durch die ganze Marsupialierordnung hindurch eine stufenmässige Reihe von unvollkommenen, nur aus schwachen Falten bestehenden bis zu wirklichen Beuteln aufzustellen, und schliessen daraus, dass der Beutel in jeder natürlichen Gruppe der Marsupialier selbständig, also zu wiederholten Malen entstanden ist.

im Umkreise der Mammaranlagen (*ma*) an den Seitenwänden dieser Beutelrinne in ganz ähnlicher Weise zur Ausbildung wie bei den Didelphyiden und Dasyuriden und spielen auch die gleiche Rolle wie dort. Ihre Thätigkeit erhält nur durch die ventrale Längseinfaltung eine wesentlich andere Richtung.

IV. Ganz absonderlichen Verlauf zeigt endlich die Beutelentwicklung bei den *Macropodiden* (Textfig. 115 D). Die Mammar- (*ma*) und Marsupialtaschenanlagen (*mt*) werden hier nämlich im Anschluss an eine eigenartige Epidermiswucherung (*bl*) frühzeitig in die Tiefe der Cutis verlagert, so dass sich die erste Anlage des Marsupiums nicht an der freien Bauchoberfläche (*b*), sondern unter ihr verborgen innerhalb des Unterhautbindegewebes vollzieht. Der spätere Beutel verdankt daher in erster Linie dieser Einwucherung seine Entstehung; die Marsupialtaschen wirken erst secundär bei der weiteren Ausgestaltung des Beutellumens mit.

Aus dieser kurzen Charakteristik erhellt sofort, dass der Beutel weder, wie man früher allgemein glaubte und auch jetzt noch bisweilen lesen kann, aus zwei einfachen, längsgerichteten, vorn oder hinten oder an beiden Enden mit einander verwachsenden Längsfalten entsteht, noch dass er, wie KLAATSCH in einer vielbeachteten Arbeit (1891) gelehrt hatte, aus den Zitzentaschen (= Mammartaschen) hervorgeht. Letztere existiren vielmehr, wie die Zeichnungen der Textfig. 115 und zahlreiche andere Figuren dieser Arbeit erkennen lassen, zur Zeit der Beutelentstehung noch gar nicht als Taschen, sondern nur in Gestalt der soliden, kolbenförmigen Mammaranlagen (*ma*), die mit der Genese des Marsupiums nicht das Geringste zu schaffen haben. Ebenso wenig bildet die von mir beim Opossum beobachtete Entstehung der Beutelfalten aus den Rändern mit einander verschmelzender Marsupialtaschen den für alle Beutelthiere charakteristischen Typus der Marsupiumentwicklung, wie ich seiner Zeit erwartet hatte (BRESSLAU 1902 a, p. 309), sondern nur einen Specialfall, der auf die Familien der Didelphyiden und Dasyuriden beschränkt ist. In den übrigen Familien dagegen liegen complicirtere Verhältnisse vor, insofern als hier noch andere, unter sich selbst wieder scheinbar sehr verschiedene Bildungen bei der Herstellung des Beutels eine Rolle spielen. Die Annahme eines monophyletischen Ursprunges des Marsupialierbeutels hängt daher davon ab, ob es möglich ist, die 4 Typen der Beutelentwicklung in irgendeiner Weise genetisch auf einander zurückzuführen, d. h. ob es gelingt, 1) einen gemeinsamen Ausgangspunkt für ihre Entstehung zu finden, 2) die Möglichkeit des Ueberganges vom einen Typus zum anderen nachzuweisen und endlich 3) eine plausible Erklärung dafür zu geben, dass sich bei monophyletischer Entwicklung des Marsupiums eine so grosse Variabilität der Ontogenese herausbilden konnte. Ich möchte gleich vorausschicken, dass ich, wie das Folgende zeigen wird, alle drei Bedingungen für erfüllbar halte.

1) Sucht man nach einem gemeinsamen Ausgangspunkt für die verschiedenen Typen der Beutelentwicklung, so wird man sein Augenmerk darauf zu richten haben, in welcher Beziehung Gemeinsamkeiten zwischen ihnen bestehen. Denn das Vorhandensein von Bildungen, die als Erbstücke gemeinsamer Vorfahren angesehen werden können, ist die Voraussetzung dafür, dass der Nachweis für einen monophyletischen Ursprung des Beutels geführt werden kann. Das Fehlen solcher Bildungen würde allerdings noch nicht ergeben, dass ein gemeinsamer Ausgangspunkt der Entwicklung nicht existirt hat; seine Spuren könnten verloren gegangen, aus der Ontogenese jetzt nicht mehr erkennbar sein. Ein positives Resultat wäre dann aber nicht zu erhalten.

Vergleicht man daraufhin die verschiedenen Formen der Beutelentwicklung, so zeigt sich, dass thatsächlich Bildungen vorhanden sind, die bei allen 4 Typen gleichermaassen ontogenetisch in Erscheinung treten, und zwar sind es allein die Marsupialtaschen, die sich als solche präsentiren. Wenn also überhaupt ein gemeinsamer Ausgangspunkt der Beutelentwicklung bestanden hat, so kommen nur sie dafür

in Frage. Sie würden dann zwar nicht ganz die von mir früher angenommene, aber darum doch keine weniger bedeutsame Rolle bei der Phylogenese des Marsupiums spielen.

Dass die Marsupialtaschen bei den Beutelhieren allgemeine Verbreitung besitzen, ergibt sich aus den im speciellen Theile enthaltenen, ausführlichen Mittheilungen. Es sei daher hier nur daran erinnert, dass ihr Vorkommen — als ringförmige Hautfalten im Umkreise der einzelnen Mammaranlagen — in 5 der 6 von mir untersuchten Beutelhierfamilien nicht etwa nur aus der mikroskopischen Untersuchung erschlossen, sondern *in toto direct* beobachtet werden konnte. Den Beweis hierfür liefern bezüglich der

Didelphyiden: Taf. XXXVII, Fig. 1, und die Figuren meiner früheren Arbeit (BRESSLAU 1904).

Dasyuriden: Taf. XXXVII, Fig. 7, 9, 10, und Textfig. 17 (S. 686).

Phalangeriden: Taf. XXXIX, Fig. 26, 28, 30; Taf. XL, Fig. 32, 33b.

Phascolarctiden: Taf. XXXVIII, Fig. 20b, 21b; Taf. XXXIX, Fig. 23.

Macropodiden: Taf. XL, Fig. 37—41.

Nur bei den Perameliden sind Ringfaltenbildungen im Umkreise der Mammaranlagen nicht zu beobachten; statt dessen finden sich am Grunde der soliden Epidermiswucherung, mit der hier die Beutelbildung beginnt, 8 solide Auftreibungen (Textfig. 115B), aus denen die Mammaranlagen entspringen (vgl. Fig. 15, Taf. XXXVIII). Nach diesen Beziehungen ist man berechtigt, in den Auftreibungen Homologa von Marsupialtaschen zu erblicken, zumal da auch anderweit mehrfach zu beobachten ist, dass die Marsupialtaschen statt in Gestalt typischer Ringfalten als compacte Epidermiswucherungen angelegt werden. Beispiele hierfür liefern *Myrmecobius* unter den Dasyuriden (vgl. Textfig. 20, 21, S. 690) und *Trichosurus* unter den Phalangeriden; in letzterer Gattung kommen sogar beide Formen der Marsupialtaschenanlage — Ringfaltenform (Fig. 26, Taf. XXXIX, Fig. 65, 67, Taf. XLIII/XLIV) und compacte Form (Textfig. 37, S. 718, Fig. 66, Taf. XLIII/XLIV) — vikariierend neben einander vor. Lediglich das Aussehen der Marsupialtaschen ist bei *Perameles* durch die eigenartigen, bei der Entwicklung des Beutels obwaltenden Verhältnisse (s. weiter unten S. 823) etwas verändert.

Die Erscheinung, dass bei allen Marsupialiern während der Beutelentwicklung Marsupialtaschen angelegt werden, auch da, wo ihre Bedeutung für die Entstehung des Marsupiums relativ gering ist, weist schon an sich auf ein Verwandtschaftsverhältniss der verschiedenen Beutelentwicklungstypen hin. Der Umstand, dass die Marsupialtaschen die einzigen Bildungen sind, die bei allen 4 Typen gleichermaassen angetroffen werden, legt ferner den Schluss nahe, dass der Ausgangspunkt der Beutelbildung da zu suchen ist, wo das Marsupium aus den Marsupialtaschen allein hervorgeht, ohne dass irgendwelche andere Factoren seine Ontogenese compliciren.

Ein solches Verhältniss liegt noch heutigen Tages bei dem Typus I der Beutelentwicklung (s. oben S. 818) vor. Bei den übrigen Typen dagegen treten die Marsupialtaschen hinter anderen Bildungen, die sich an der Erzeugung des Beutels betheiligen, mehr oder minder weit zurück. Da die letzteren Bildungen unter sich wieder Verschiedenheiten zeigen, dürften sie sich erst secundär den Marsupialtaschen hinzugesellt haben, als der gemeinsame Ausgangspunkt der Beutelbildung bereits verlassen war. Auch dies spricht also dafür, die Typen II—IV als progressive Weiterbildungen vom Typus I abzuleiten, der dann, so wie er ontogenetisch der primitivste ist, auch phylogenetisch als der ursprünglichste anzusehen sein würde.

Diese Auffassung erhält nun zugleich eine weitere Stütze dadurch, dass der Typus I gerade den Didelphyiden und Dasyuriden eigenthümlich ist. Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, zeigen die Didelphyiden in ihrer Organisation unter allen jetzt lebenden Marsupialiern die ursprünglichsten Verhältnisse. Ihnen schliessen sich als nächste Verwandte und primitivste Formen unter den australischen Beutlern die

Dasyuriden in fast allen ihren Merkmalen an. Es ist daher von vornherein wahrscheinlich, dass auch die Beutelentwicklung, die in beiden Familien durchaus den gleichen Verlauf nimmt, ursprüngliche Verhältnisse zum Ausdruck bringt. Selbstverständlich muss man sich bei solchen Ueberlegungen vor einer *Petitio principii* hüten und bedenken, dass, wenn gewisse Familien sich ursprünglichen Charakter bewahrt haben, daraus nicht ohne weiteres gefolgert werden darf, alle ihre Organe seien prototypisch. Immer, wo es sich um recente Formen handelt, können diese vielmehr in ihrer Organisation zugleich auch moderne Charaktere aufweisen. Wenn aber, wie hier, die bei der Untersuchung des speciellen Organs zu Tage getretenen Befunde bereits für eine Deutung im Sinne primitiver Verhältnisse sprechen, dann dürfen selbstverständlich auch die aus der Gesamtorganisation sich ergebenden Schlüsse als Beweisgründe mit herangezogen werden. Mit anderen Worten, wenn die vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Beutelentwicklung dazu führt, den Typus I als den ursprünglichsten anzusehen, so spricht die Thatsache, dass dieser Typus gerade den beiden Familien eigen ist, die auf Grund ihres ganzen Baues an die Wurzel des Marsupialierstammes gestellt werden müssen, gleichfalls zu Gunsten dieser Betrachtungsweise.

2) Ist in dem Typus I der gemeinsame Ausgangspunkt für die Entwicklung der verschiedenen Beutelbildungsformen gegeben, so ist weiter zu untersuchen, in welcher Weise man sich den Verlauf dieser Entwicklung vorzustellen hat. Sofort auszuschliessen ist zunächst der Gedanke an eine continuirliche Evolution, und zwar deshalb weil es bei der oben (s. S. 818) charakterisirten Verschiedenheit der Typen II—IV nicht möglich ist, sie alle 3 successive aus einander abzuleiten. Somit bleibt nur die Annahme übrig, dass sie durch divergente Entwicklung aus dem Typus I hervorgegangen sind. Es kann gleich vorweggenommen werden, dass diese a priori aufzustellende Vermuthung den tatsächlichen Verhältnissen, wie sie bei genauerer Analyse der speciellen Entwicklungsvorgänge zu Tage treten, durchaus entspricht. Allerdings liegt nicht etwa eine Divergenz in dem Sinne vor, dass die 3 Typen II—IV ganz unabhängig von einander, jeder für sich und auf andere Weise, aus dem Typus I entstanden sind; sondern es handelt sich dabei um eine im Princip identische Weiterbildung des Typus I, die nur in jedem Falle besondere Modifikationen erfahren hat.

Wie bereits bemerkt, unterscheiden sich die Typen II—IV dadurch gemeinsam von dem Typus I, dass bei ihnen ausser den Marsupialtaschen noch andere Bildungen an der Herstellung des Beutels theilnehmen, hinter denen die Marsupialtaschen an Bedeutung mehr oder minder weit zurückstehen. Untersucht man nun diese Bildungen genauer, so ergiebt sich, dass sie sich, so verschieden ihr Aussehen in den verschiedenen Familien auch ist, überall auf den gleichen Ursachencomplex zurückführen lassen. Dieser Ursachencomplex hängt mit gewissen ontogenetischen Vorgängen zusammen, die keineswegs auf die mit den Beuteltypen II—IV ausgestatteten Marsupialierfamilien beschränkt sind, sondern sich auch bei den Didelphyiden und Dasyuriden in principiell gleicher Weise vollziehen, allerdings mit geringerer Intensität. Nur auf diesem quantitativen Unterschiede beruht es, wenn beim Typus I der Beutelentwicklung scheinbar nichts von dem Einflusse dieses Ursachencomplexes zu spüren ist.

Den Erscheinungen, um die es sich hier handelt, liegen wiederum jene morphogenetisch so bedeutsamen Vorgänge bei der Ausbildung der definitiven Leibeswand und beim Verschlusse der Nabelöffnung zu Grunde, vermöge deren die Anlagen des Mammarapparates in den Stadien vor und nach der Geburt eine hochgradige Lageveränderung erfahren. Da die Bauchwand der Embryonen nicht mit der definitiven Bauchwand identisch ist, sondern von der vergänglichen РАТНКЕ'schen Membrana reuniens inferior gebildet wird, müssen alle der Leibeswand angehörigen Bildungen, die später am Abdomen ihren Platz haben sollen, bei frühzeitiger Differenzirung zuerst in lateraler Lage erscheinen und können erst

allmählich mit dem Herabwachsen der die primitive Verschlussmembran ersetzenden Seitenplatten des Rumpfes nach dem Bauche zu verschoben werden (vgl. O. SCHULTZE 1892, p. 267; MALL 1898, p. 361). Dies zeigt sich bei den Marsupialiern bezüglich des Mammarapparates darin, dass seine Primäranlagen anfangs an den Rumpfsseiten (s. Textfig. 3a *ma*, S. 662) gelegen sind und erst allmählich in medioventraler Richtung zusammenrücken. Besonders deutlich, weil direct messbar, wird diese Zusammenschiebung, sobald die Mammaranlagen innerhalb der Primäranlagenbezirke auftreten, als feste Marken, die in den verschiedenen Stadien unmittelbar mit einander vergleichbar sind¹⁾. Infolgedessen ist Schritt für Schritt zu verfolgen, wie die ursprünglichen Primäranlagenbezirke von beiden Seiten her bis etwa zu ihrer gegenseitigen Berührung in der Bauchmitte zusammengedrängt werden (Textfig. 112a, b), so dass die Mammaranlagen schliesslich auf einem medianen Felde versammelt liegen (Textfig. 112c), geeignet, von den späteren Beutelfalten umschlossen zu werden. Bis zu diesem Stadium verläuft der Verschiebungsprocess bei allen Marsupialiern in der gleichen Weise, bei den Didelphyiden und Dasyuriden so gut wie bei den übrigen Beutlern. Dann aber erreicht er in jenen beiden Familien ein Ende²⁾, und die Marsupialtaschen- und Beutulentwicklung vollzieht sich daher hier, ohne weiter von ihm gestört zu werden.

Anders dagegen in den übrigen Familien. Hier führt die von beiden Seiten her medianwärts gerichtete Bewegung der einander entgegenwachsenden Bauchwandhälften nicht bloss zu gegenseitiger Berührung, sondern darüber hinaus zu einer viel weitergehenden Zusammenschiebung der ursprünglichen Primäranlagenfelder. Die Folge ist daher, dass diese beiden Hautbezirke entweder zu einer Einheit mit einander verschmelzen oder, falls sie dieser Verschmelzung Widerstand leisten, eingefaltet werden müssen. Beide Eventualitäten sind bei den verschiedenen Marsupialierfamilien in verschiedener Weise verwirklicht. Dadurch wird hier eine im Vergleich zu den Didelphyiden und Dasyuriden wesentlich veränderte Ausgangssituation für den Process der Beutulentwicklung geschaffen, und damit zugleich die Verschiedenheit der Beuteltypen II–IV herbeigeführt.

Am leichtesten zu überschauen sind diese Verhältnisse bei den Phalangeriden und Phascolarctiden, bei denen daraus der Typus III der Beutulentwicklung resultirt. Haben sich hier die beiden Primäranlagenfelder mit den aus ihnen entspringenden Mammaranlagen so weit genähert, dass sie einander unmittelbar berühren (Textfig. 116A) — was bei den Phascolarctiden bereits vor der Geburt geschieht (s. *Phascolarctos*-Embryo No. 4, Taf. XLIII/XLIV, Fig. 56b) — so kommt es bei weiterem Fortschreiten der Zusammenschiebung zu einer Einfaltung der zwischen den Mammaranlagen befindlichen Hautstrecke, derart, dass eine in der Bauchmittellinie verlaufende, unpaare Längsrinne entsteht, deren Seitenwände von den Primäranlagenfeldern sammt den darin gelegenen Mammar- und den bald danach auftretenden Marsupialtaschenanlagen gebildet werden (Textfig. 116B). Damit ist dann hier aber auch die Wirksamkeit des Zusammenschiebungsprocesses erschöpft, und die ganze innere Ausgestaltung des Beutels wird weiterhin durch die Marsupialtaschen besorgt (Textfig. 116C), worüber das Nöthige bereits im speciellen Theile gesagt wurde. Typus III der Beutulentwicklung ist also vom Typus I (Textfig. 115A) durch einen an sich einfachen Einfaltungsvorgang abzuleiten.

Auch der den Perameliden eigenthümliche Typus II der Beutulentwicklung leitet sich auf Grund ähnlicher Entwicklungsvorgänge vom Typus I ab, nur dass dabei die erste der beiden oben erwähnten

1) Zahlenangaben, die diesen Verschiebungsprocess illustriren, finden sich bezüglich der Didelphyiden S. 666, Perameliden S. 695, Phascolarctiden S. 705, Phalangeriden S. 717, Macropodiden S. 735 f. Auch aus dem Haarstrich ist bei günstigen Objecten die Zusammenschiebung direct abzulesen (vgl. S. 671).

2) Bei den Didelphyiden speciell ist der Endpunkt der Zusammenschiebung dann erreicht, wenn die beiden caudalen Anlagen der inneren Mammaranlagenreihen einander bis zur Verschmelzung genähert sind. Die Zusammenschiebung geht hier also, streng genommen, ein wenig über den mit der Berührung der ursprünglichen Primäranlagenfelder gegebenen Moment hinaus (vgl. Textfig. 112b und c).

Eventualitäten verwirklicht ist. Die Primäranlagenfelder, die sich bei *Perameles* nach der Differenzierung der Mammaranlagen bekanntlich nicht gleich wieder zurückbilden, sondern als deutlich verdickte Hautabschnitte sichtbar bleiben, werden auch hier zunächst bis zur Berührung zusammengeschoben (Textfig. 116 A), dann aber weiterhin mit einander zur Verschmelzung gebracht, so dass aus ihrer Vereinigung eine in der Bauchmittellinie gelegene, unpaare Epidermisverdickung hervorgeht (Textfig. 116 D). Aber auch damit hat hier der Zusammenschiebungsprozess noch nicht sein Ende erreicht. Unter seinem Einfluss wird die Epidermisverdickung vielmehr in der Richtung ihres Querdurchmessers immer schmaler und leistenartiger, dafür aber genötigt, mitsamt den von ihr entspringenden Mammaranlagen tiefer und tiefer in die Cutis einzuwuchern, bis sie zuletzt noch als Ganzes etwas in diese versenkt wird (Textfig. 116 E). Die lateralen Ränder der ursprünglichen Epidermisverdickung, die anfangs an der freien Bauchoberfläche lagen (Textfig. 116 D §§), finden sich dann in einiger Entfernung von dieser innerhalb des Unterhautbindegewebes (Textfig. 116 E §§).

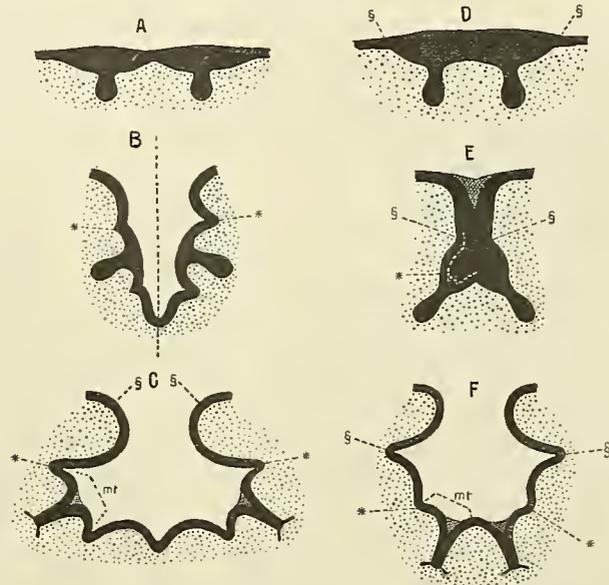


Fig. 116. Schemata zur Erläuterung der Beutelbildung bei den Phalangeriden und Phascolarctiden (A—C) und Perameliden (D—F). Die einzelnen Bilder veranschaulichen Querschnitte durch verschiedene, aufeinanderfolgende Stadien, in B sind ausserdem links und rechts von der punktierten Linie zwei verschiedene Entwicklungszustände der Marsupialtaschen zur Darstellung gebracht. § und * bezeichnen in B—F einander entsprechende Punkte. Die zwischen diesen Zeichen gelegenen Falten (= der lateralen Umwallung der Marsupialtaschen *mt*) bilden in C den Beuteleingang, während sie in F im Innern des Beutels liegen.

In Folge dieser Vorgänge werden zugleich die beiderseitigen Mammaranlagen — obwohl ursprünglich, wie überall, in weiter Entfernung von einander angelegt — schliesslich ganz dicht in der Bauchmitte zusammengedrängt, viel dichter als bei allen übrigen Marsupialiern. Hieraus erklärt sich die eigenartige Anordnung der späteren Zitzen in zwei auf einem schmalen Felde in der Mitte des Beutelbodens dicht neben einander gelegenen Längsreihen, die ein charakteristisches Kennzeichen des *Perameles*-Beutels bildet.

Dass die Marsupialtaschen im Anschluss an die solide Epidermiswucherung, an deren Grunde sie entspringen, sich gleichfalls solide anlegen müssen, ist selbstverständlich und wurde schon oben besprochen. Denkt man sich die Epidermiswucherung ausgehöhlt, so würden sie so aussehen, wie es in Textfig. 116 E links durch die weisspunktirte Linie angedeutet ist. Aber auch das weitere Verhalten der Marsupialtaschen wird durch ihre dichte Zusammendrängung am Grunde der Epidermiswucherung wesentlich beeinflusst. Bei dem geringen Zwischenraum zwischen den beiden Mammaranlagen, die jeweils paarweise zusammengehören, bleibt nämlich den Marsupialtaschen medial von den Mammaranlagen keine Möglichkeit zur Entfaltung, sondern nur lateral davon. Hier betheiligen sie sich denn auch an der Erweiterung der marsupialen Tasche (Textfig. 116 F), wobei durch Vereinigung ihrer lateralen Ränder (* *) zugleich charakteristische Längsfalten entstehen, ganz ähnlich wie bei der Beutelbildung der Didelphyiden und Dasyuriden. Einen Unterschied bedeutet nur der Umstand, dass diese Falten bei *Perameles* nicht zugleich den Beuteleingang umranden, sondern im Innern des Marsupiums selbst gelegen sind und hier gewissermaassen einen kleineren Beutel innerhalb des Beutels begrenzen (s. Taf. XXXVIII, Fig. 18). Doch erklärt sich dies sehr einfach durch die Abdrängung des

Randes der ursprünglichen Primäranlagenfelder (Textfig. 116 D—F §§) von der freien Bauchoberfläche im Verlaufe des Zusammenschiebungsprocesses, die natürlich die Entstehung eines neuen Beuteleinganges zur Folge haben musste. Functionell ganz ohne Nutzen (s. oben S. 703) besitzen diese Falten daher in phylogenetischer Hinsicht hohe Bedeutung als Hinweis auf die ursprüngliche Entstehung des Beutels aus den Marsupialtaschen, die bei Ableitung des Typus II von Typus I vorausgesetzt werden muss. Zugleich wird daraus ersichtlich, dass nicht das ganze Marsupium der Perameliden dem Beutel der Didelphyiden, Dasyuriden und der Phalangeriden und Phascolarctiden äquivalent ist, sondern nur jener von den Marsupialtaschenfalten umgrenzte, innere Beutelabschnitt. Bei den Phalangeriden und Phascolarctiden wird zwar dem Beutelareal durch die unpaare, mediane Einfaltung eine gegenüber den Didelphyiden und Dasyuriden neue Ausdehnungsmöglichkeit gegeben. Die den Beutel begrenzenden Falten fallen aber ebenso wie dort (Textfig. 115 A * *) mit den lateralen Abschnitten der Marsupialtaschen zusammen (Textfig. 116 B, C * *). Bei den Perameliden dagegen haben die Marsupialtaschenfalten (Textfig. 116 E, F * *), wie bereits gesagt, keine Beziehung zum Beuteleingang mehr. Dieser ist vielmehr eine secundäre Bildung, die dem Beutelareal einen beträchtlichen Oberflächenzuwachs bringt und dadurch die Einbusse, die es durch die Verschmelzung der beiderseitigen Primäranlagenfelder erlitten hat, wieder wett macht.

Wesentlich complicirter gestaltet sich der Verlauf der Beutelentwicklung bei den Macropodiden (Typus IV), und zwar ist leicht ersichtlich (Textfig. 115 D), dass der relativ einfache, für die Entstehung der beiden eben besprochenen Typen verantwortliche Ursachencomplex nicht ausreicht, seine Ableitung aus dem Typus I verständlich zu machen. Es müssen vielmehr noch andere Factoren thätig sein, um die eigenartige Versenkung und bedeutende Ausbreitung tief im Unterhautbindegewebe zu veranlassen, wie sie für die Beutelanlage der Macropodiden charakteristisch ist. Uebersaus interessant ist es nun, dass wiederum Besonderheiten der Embryonalentwicklung diese Complication herbeiführen, die an sich ursprünglich mit der Genese des Mammarapparates im Allgemeinen und mit der Bildung des Beutels im Speciellen nicht das Geringste zu thun haben. Nur der Umstand, dass diese Vorgänge sich bei den Macropodiden zu gleicher Zeit wie die Beutelentwicklung und am gleichen Orte abspielen, führt hier zu einer Beeinflussung der letzteren.

Es wäre kaum möglich gewesen, diese Verhältnisse zu verstehen, wenn nicht Gelegenheit bestanden hätte, die beiden Prozesse bei anderen Formen, wo sich ihr Ablauf zu verschiedenen Zeiten vollzieht, von einander getrennt und durch einander nicht beeinflusst zu beobachten. Dieser günstige Fall ist in der Familie der Dasyuriden verwirklicht. Wie im speciellen Theile ausführlich beschrieben (S. 675 ff.), wird hier die Ausbildung des inguinalen Abschnittes der definitiven Leibeswand durch eine solide Epidermiswucherung vorbereitet, die in der Leistenbeuge als breite Lamelle in das Unterhautbindegewebe einwächst und sich erst, nachdem sie hier bis in beträchtliche Tiefe vorgedrungen ist, aushöhlt (s. Textfig. 8—12, S. 674—677). Anfänglich besteht keinerlei Zusammenhang zwischen dieser inguinalen Epidermislamelle und den Primäranlagen, die ein wenig cranial vor dem Ort gelegen sind, an dem erstere entsteht. Doch ändert sich dies späterhin, da sich sonst die Mammaranlagen schliesslich etwa in halber Höhe des Abdomens finden würden, nicht aber an dem Platz in der Leistengegend, den sie thatsächlich zuletzt einnehmen. Infolgedessen ist zu beobachten (Textfig. 117 A), dass die Primär- und Mammaranlagen (*ma*) Anschluss an die Epidermiswucherung (*il*) gewinnen und mit ihr in die Tiefe der Cutis vordringen. Auf diese Weise verschwinden sie zwar für einige Zeit — bis die Aushöhlung der Inguinallamelle vollendet ist (Textfig. 117 B) — von der freien Bauchoberfläche, behalten aber dafür dauernd ihre relative Position am Abdomen bei.

Alle diese Vorgänge vollziehen sich bei den Dasyuriden in der Zeit vor Beginn der Beutelentwicklung und beeinflussen diese daher ebensowenig wie jener gleichzeitige Process, der die

Anlagen des Mammarapparates von rechts und links nach der Bauchmitte zusammenschiebt, bei den Dasyuriden aber, wie bekannt, sein Ende erreicht, sobald die beiderseitigen Primäranlagenfelder einander bis zur Berührung genähert sind. Die Entwicklung des Beutels, die hier noch ausschliesslich auf Kosten der Marsupialtaschen (Textfig. 117 B *mt*) geschieht, setzt vielmehr erst ein, nachdem die Mammaranlagen nach Aushöhlung der inguinalen Bauchwandlamelle wieder an der freien Oberfläche des Abdomens erschienen sind.

Diese Verhältnisse liefern nun zugleich auch den Schlüssel zum Verständniss der Beutelentwicklung bei den Macropodiden. Wie bei den Dasyuriden, so wird auch hier (Textfig. 117 C) der inguinale Bauchwandabschnitt in Gestalt einer soliden Epidermiswucherung (*il*) angelegt, werden auch hier die Mammaranlagen (*ma*) allmählich in den Bereich dieser inguinalen Lamelle verschoben. Dagegen vollzieht sich hier die gleichzeitige Zusammenschiebung der Mammaranlagen in medianer Richtung nicht mehr mit der geringen Intensität wie bei den primitiven Marsupialiern, sondern mit gleicher oder vielleicht noch grösserer Energie als bei den Phalangeriden, Phascolarctiden oder Perameliden. Zu einer Verschmelzung der beiden ursprünglichen Primäranlagenbezirke und ihrer Derivate — wie dies bei den Perameliden der Fall ist — kommt es dabei nicht; die Mammaranlagen behalten vielmehr, wie ein Vergleich der Querschnitte D und A in Textfig. 115 im Gegensatz zu Schnitt B erkennen lässt, einen gewissen Abstand von einander bei. Ebensowenig aber kommt es zu einer ähnlichen Einfaltung der Bauchhaut, wie bei den Phalangeriden und Phascolarctiden (Textfig. 115 C). Um die Zeit, wo dies zu geschehen hätte, existirt ja bei den Macropodiden der betreffende Bezirk der Bauchwand noch gar nicht, die mächtige solide Epidermiswucherung, die seine Anlage bildet (Textfig. 117 C *il*), kann sich aber unmöglich direct einfalten. Der von beiden Seiten her wirkende Druck, der die Primäranlagenfelder zuerst nach der Bauchmitte zusammenschiebt und sie, wenn dies geschehen ist, weiterhin von der freien Bauchoberfläche zu verdrängen bestrebt ist, macht sich daher hier in der Weise Luft, dass die ganzen Primäranlagenbezirke mitsamt den zugehörigen Mammar- und Marsupialtaschenanlagen längs einer besonderen, von der inguinalen Bauchwandlamelle sich abzweigenden, soliden Epidermislamelle — die ich kurz als Beutellamelle bezeichnen möchte — in die Tiefe der Cutis verlagert werden, ein Vorgang, der sowohl aus Quer- wie aus Sagittalschnitten durch die betreffenden Stadien klar zu erkennen ist (Textfig. 115 D, 117 C *bl*, vgl. auch Textfig. 46, S. 738). Zugleich wird dadurch bewirkt, dass die Mammaranlagen, die bei den Dasyuriden nach Aushöhlung der Bauchwandlamelle wieder an die Oberfläche des Abdomens zurückgelangen, bei den Macropodiden dauernd

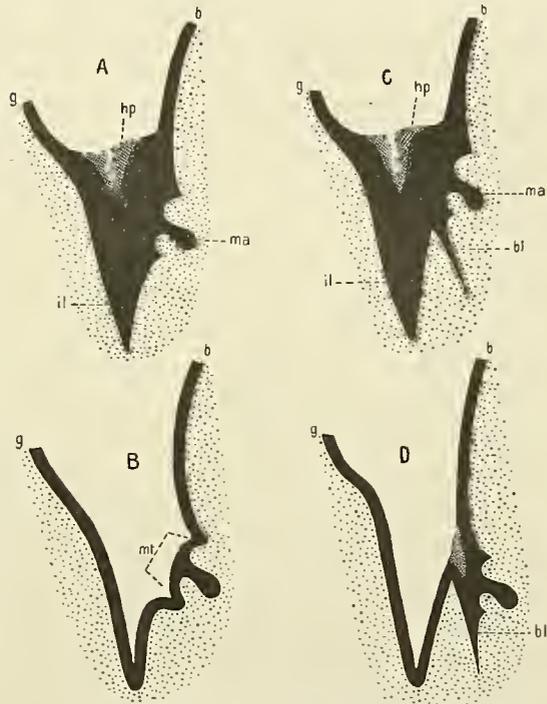


Fig. 117. Schemata zur Erläuterung der Beutelbildung bei den Dasyuriden (A, B) und Macropodiden (C, D). Die Bilder veranschaulichen Sagittalschnitte durch 2 auf einander folgende Entwicklungsstadien, A und C vor, B und D nach Aushöhlung der inguinalen Bauchwandlamelle (*il*) durch Ausfallen des Hornpfropfs *hp*. Bei den Dasyuriden (B) gelangen die Mammaranlagen (*ma*) und die sie umgebenden Marsupialtaschen (*mt*) nach Aushöhlung der Inguinallamelle wieder an die freie Bauchoberfläche (*b*), bei den Macropodiden (D) bleiben sie in Folge der Ausbildung der Beutellamelle (*bl*) dauernd von der Oberfläche des Abdomens verschwunden. *g* Genitalhöcker.

der Weise Luft, dass die ganzen Primäranlagenbezirke mitsamt den zugehörigen Mammar- und Marsupialtaschenanlagen längs einer besonderen, von der inguinalen Bauchwandlamelle sich abzweigenden, soliden Epidermislamelle — die ich kurz als Beutellamelle bezeichnen möchte — in die Tiefe der Cutis verlagert werden, ein Vorgang, der sowohl aus Quer- wie aus Sagittalschnitten durch die betreffenden Stadien klar zu erkennen ist (Textfig. 115 D, 117 C *bl*, vgl. auch Textfig. 46, S. 738). Zugleich wird dadurch bewirkt, dass die Mammaranlagen, die bei den Dasyuriden nach Aushöhlung der Bauchwandlamelle wieder an die Oberfläche des Abdomens zurückgelangen, bei den Macropodiden dauernd

von der freien Bauchoberfläche verschwunden bleiben, da die Beutellamelle (*bl*), die sie mit sich in die Tiefe entführt, von der Aushöhlung der Bauchwandlamelle (*il*) zunächst gar nicht berührt wird (Textfig. 117 D). Auf diese Weise erklärt sich die relativ grosse Selbständigkeit der Beutellamelle und die hohe Bedeutung, die sie für die Anlage des Marsupiums und seine mächtige Entfaltung bei den Macropodiden besitzt. Durch sie wird nämlich ebenfalls ein im Vergleich zu den Typen I und III neuer Beuteleingang geschaffen, aber ohne dass das Beutelareal vorher irgend welchen Oberflächenverlust erlitten hätte, der — wie beim Typus II — zu compensiren wäre. Doch ist auch der Antheil, den die Marsupialtaschen an der Ausbildung des Beutelinnenraumes nehmen, nicht zu verkennen, wie aus den im speciellen Theile enthaltenen Angaben hervorgeht.

Aus dem Gesagten folgt, dass die Typen II—IV der Beutelentwicklung trotz aller Verschiedenheiten, sammt und sonders als im Princip gleichgerichtete Weiterbildungen des Typus I angesehen werden können, die dadurch zu Stande kommen, dass embryogenetische Vorgänge, die von Haus aus nichts mit der Beutelbildung zu thun haben, Einfluss auf die Thätigkeit der Marsupialtaschen gewinnen, sich mit ihnen zu gemeinsamer Wirksamkeit combiniren und schliesslich sogar ihre Leistung derjenigen der Marsupialtaschen überordnen. Bei den Perameliden (Typus II) und den Phalangeriden und Phascolarctiden (Typus III) ist es nur der Process der Ersetzung der Membrana reuniens inferior durch die Seitenplatten des Rumpfes, der diese Rolle spielt. Bei den Macropodiden gesellt sich ausserdem noch als weiterer die Beutelentwicklung modificirender Factor das Auftreten der inguinalen Bauchwandlamelle hinzu. Diese Factoren reichen aus, um die ursprüngliche Art der Beutelentstehung aus den Marsupialtaschen, wie sie im Typus I der Didelphyiden und Dasyuriden vorliegt, so weit umzugestalten, dass daraus die Typen II—IV resultiren. Der Beutel der Marsupialier stellt also trotz seiner verschiedenen Genese in den verschiedenen Familien ein monophyletisch entstandenes und letzten Endes nach einem einheitlichen Plan gebautes Organ dar.

Eines Einwandes gegen die vorstehenden Schlüsse, der vielleicht aus den speciellen, ontogenetischen Verhältnissen abgeleitet werden könnte, ist jedoch noch zu gedenken. Während nach unserer Annahme die Typen II—IV der Beutelentwicklung phylogenetisch aus dem Typus I hervorgegangen sind, lehrt die Ontogenese, dass die Marsupialtaschen nur bei den Didelphyiden und Dasyuriden als erste Anlage des Beutels auftreten, in den übrigen Familien aber erst nach den anderen Bildungen sich anlegen, die ausser ihnen noch an der Beutelherstellung betheilig sind. So erscheinen die Marsupialtaschenanlagen bei den Phalangeriden und Phascolarctiden erst secundär nach Ausbildung der medialen Längsrinne, bei den Macropodiden erst im Anschluss an die Beutellamelle und bei den Perameliden überhaupt nur noch als geringfügige Auftreibungen am Grunde der aus der Verschmelzung der Primäranlagenfelder hervorgegangenen Epidermisleiste. Es verdient daher gewiss discutirt zu werden, wie dieses scheinbar gegen-theilige Zeugniß der Ontogenese mit der Annahme, dass die Marsupialtaschen den allen Marsupialiern gemeinsamen Ausgangspunkt der Beutelentwicklung bilden, vereinbar ist.

Bei Prüfung dieser Frage kann zunächst von der Feststellung ausgegangen werden, dass bei der Beutelentwicklung nach Typus II—IV ein im Vergleich zum Typus I grösseres Beutelareal ausgebildet wird, sei es, durch einen die Oberfläche vergrössernden Faltungsprocess (Typus III), sei es dadurch, dass neue Gebietstheile zu dem aus den Marsupialtaschen hervorgehenden Beutelabschnitt hinzutreten (Typus II und IV). Wollte man daher einen dieser Typen als den ursprünglichsten ansehen, etwa — da vielfach *Perameles* als eine besonders primitive Form gilt¹⁾ — Typus II, so müsste man, um den Typus I darauf zurück-

1) Diese Annahme ist nicht nur mit Rücksicht auf die sonstige Organisation von *Perameles*, z. B. Placenta, Urogenitalkanal (VAN DEN BROEK 1910, p. 420) etc., ausgesprochen worden, sondern auch speciell mit Bezug auf die Verhältnisse des Mammarapparates (KLAATSCH 1884, p. 275; 1890, p. 627).

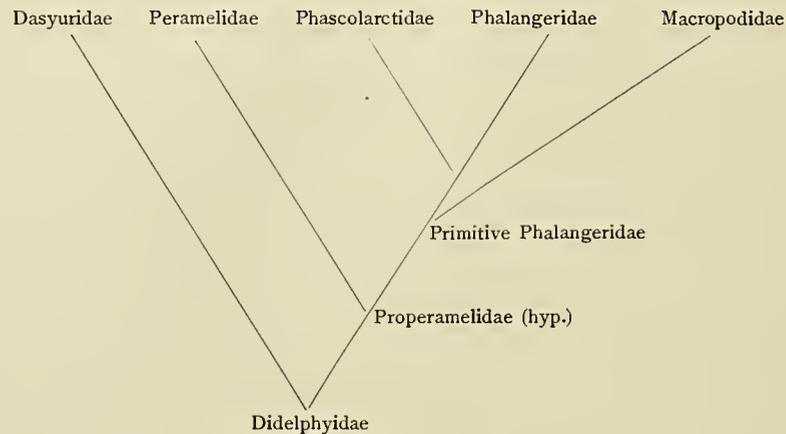
zuführen, annehmen, dass dies durch regressive Entwicklung, durch eine Verkleinerung des Beutels im Laufe der Stammesgeschichte geschehen sei. Es müsste also bei den Vertretern des Typus I, den Didelphyiden und Dasyuriden, die ursprüngliche äussere Beutelumwallung, wie sie bei *Perameles* bestand, verloren gegangen und nur das — in diesem Falle natürlich secundär differenzirte — Marsupialtaschengebiet übrig geblieben sein, und zwar müsste diese Umgestaltung des ursprünglich grösseren Beutels in einen kleineren eingetreten sein, ohne dass etwa Verminderung oder Aufhören seiner Function dazu den Anlass gegeben haben könnte. Ich glaube, es genügt, sich diese Consequenzen klar zu machen, um einzusehen, wie unwahrscheinlich die Annahme eines solchen Herganges ist. Viel einleuchtender erscheint dagegen die Umkehrung dieser Annahme, d. h. die Vorstellung, nachdem einmal der Beutel der Didelphyiden und Dasyuriden entstanden war, habe eine Vergrösserung dieses Beutels stattgefunden, sei es durch functionelle Anpassung — indem erhöhte, und zwar in erster Linie wohl längere Beanspruchung des Beutels seine räumliche Erweiterung herbeiführte —, sei es infolge embryonaler Variationen, die als erhaltungsgemäss Bestand erlangen konnten¹⁾. Wenn nämlich die Typen II—IV durch progressive Entwicklung aus dem Typus I hervorgegangen sind, so erklärt sich die Reihenfolge der zugehörigen ontogenetischen Vorgänge wiederum aus dem Satze, dass in aufsteigender Entwicklung befindliche Organe sich durch Verlegung ihrer ersten Anlage in frühere Stadien der Ontogenese und durch beschleunigtes Wachstum auszeichnen. Es werden sich also jene Bildungen, die bei den höheren Beutelthieren neben den Marsupialtaschen an der Herstellung des Marsupiums participiren, um so zeitiger anlegen und um so energischeres Wachstum zeigen, je grösser der Antheil ist, der ihnen dabei im Vergleich zu den Marsupialtaschen zukommt. Obwohl phylogenetisch secundäre Bildungen, können sie daher schliesslich ontogenetisch die Priorität erlangen und primär, vor den Marsupialtaschen, erscheinen.

Es existiren aber auch Argumente zu Gunsten dieser Vorstellung, die sich auf die directe Beobachtung stützen. Beim Typus III der Beutelentwicklung, der sich am leichtesten aus dem Typus I ableiten lässt, tritt nämlich keineswegs überall die mediane Beutelrinne vor den Marsupialtaschen auf. Diese Reihenfolge ist vielmehr nur für die Phascolarctiden typisch festgelegt (vgl. Fig. 57—61, Taf. XLIII/XLIV). Bei den Phalangeriden, von denen sich die Phascolarctiden ableiten, kann dagegen die Beutelentwicklung auch in der Weise vor sich gehen, dass primär die Marsupialtaschen sich anlegen und erst secundär jene Einfaltung des Beutelareals hinzukommt, die die Marsupialtaschen von der Bauchoberfläche in die Tiefe entführt (vgl. Fig. 26, Taf. XXXIX; Fig. 65, Taf. XLIII/XLIV). Beide Möglichkeiten kommen zudem nicht nur in derselben Familie, sondern in derselben Gattung (*Trichosurus*) bei nahe verwandten Formen neben einander vor (s. o. S. 715—719), ein schlagender Beweis für ihre principielle Gleichwerthigkeit. Zugleich wird dadurch illustriert, in welcher Weise sich der Uebergang vom Typus I zum Typus III vollzogen haben mag: ursprünglich Entwicklung des Beutels ausschliesslich auf Grundlage der Marsupialtaschen; dann Oberflächenvergrösserung durch Hinzutreten einer secundären Einfaltung des Beutelareals im Anschluss an die Zusammenschiebung der Primäranlagenfelder; endlich — bei zunehmender Bedeutung dieser Einfaltung für die Herstellung des Marsupiums — Verlegung ihrer Anlage in Stadien vor dem Auftreten der Marsupialtaschen. Diese vorhin theoretisch deducirte Entwicklungsreihe wird also durch die beobachteten Verhältnisse thatsächlich zur Anschauung gebracht.

1) Ich persönlich möchte von diesen beiden Eventualitäten die letztere vorziehen; sowohl aus allgemeinen Erwägungen, die mir die Bedeutung functioneller Anpassungen für die Morphogenese recht gering erscheinen lassen, als auch auf Grund der Verhältnisse in unserem speciellen Falle, wo die Variation dadurch zu Stande kommt, dass Processe auf die Beutelentwicklung Einfluss gewinnen, die nur in der Embryonalentwicklung eine Rolle spielen.

3) Es bleibt schliesslich noch die Frage übrig, wie es zu verstehen ist, dass sich bei monophyletischer Entstehung des Beutels eine so grosse Variabilität seiner Ontogenese in den verschiedenen Familien ausbilden konnte.

Eine erste Antwort hierauf liefert wiederum die Radiationshypothese, derzufolge eben für die verschiedenen Beutlerfamilien keine kontinuierliche, sondern eine divergente Entwicklung anzunehmen ist. Das Verwandtschaftsverhältniss der einzelnen Familien stellt sich nach BENSLEY (1903, p. 192) etwa in der Weise dar¹⁾, wie es der nachstehende Stammbaum veranschaulicht.



Ueberraschender Weise giebt nun dieses Schema, obwohl auf Grund von Merkmalen (Zahn- und Fussstruktur) construiert, die mit dem Mammarapparat nicht das geringste zu thun haben, zugleich auch den genetischen Beziehungen getreuen Ausdruck, die aus dem Verhalten dieses Organsystems und speciell des Beutels in der Marsupialierreihe abzuleiten sind. Den Urtypus des Beutels (Typus I) zeigen die Didelphyiden und die von ihnen direct abzweigenden Dasyuriden. Ein anderer Zweig führt zu den 4 höheren Marsupialierfamilien, bei denen die progressive Entfaltung und Erweiterung des ursprünglichen Beutelbezirks erfolgte. Insofern als dem Entwicklungsfortschritt zunächst überall der gleiche, aus der Zusammenschiebung der Primäranlagenfelder resultirende Ursachencomplex zu Grunde liegt, kann für alle 4 Familien eine gemeinsam aus den Didelphyiden hervorgegangene Stammform angenommen werden, deren Beutel sich vielleicht ähnlich entwickelte, wie bei dem in dieser Hinsicht so primitiven *Trichosurus*-Bj. No. I (s. S. 715 f. und Taf. XXXIX, Fig. 26). Ob man dieser hypothetischen Stammform mit BENSLEY den Namen Properamelidae geben will, ist für uns gleichgültig. Wichtig aber ist, dass von ihr aus wiederum eine Gabelung nach zwei Richtungen hin erfolgte: je nachdem ob die Zusammenschiebung der Primäranlagenfelder zu ihrer Verschmelzung führte oder nicht. Ersteres geschah bei den Formen, die den heutigen Perameliden ihren Ursprung gaben (Typus II). Bei den übrigen Familien, die sich zunächst gemeinsam weiterentwickelten, liessen dagegen die einer Verschmelzung widerstehenden Primäranlagenfelder nur eine Faltenbildung zu und führten daher in gerader Linie zunächst zur Entstehung des Typus III der Beutelbildung, wie er bei den Phalangeriden und den von ihnen sich abzweigenden Phascolarctiden vorliegt. Zugleich aber entwickelte sich bei anderen,

1) Das Stammbaumschema entspricht getreu dem BENSLEY'schen Original. Nur sind die von mir nicht untersuchten recenten und die fossilen Familien fortgelassen, und ausserdem statt der von BENSLEY angenommenen Fam. Phascolomyidae die Phascolarctidae an der Stelle eingetragen, die ihr nach meiner Meinung zukommt.

gleichfalls von primitiven Phalangeriden abzuleitenden Formen, bei denen die Ausbildung einer inguinalen Bauchwandlamelle das Zustandekommen einer einfachen Einfaltung verhinderte, der den Macropodiden eigenthümliche Beuteltypus IV.

Auf diese Weise allein ist aber die grosse Variabilität der Beutelontogenese noch nicht hinreichend zu verstehen. Unerklärt bleibt vielmehr, warum bei der Radiation nur das Marsupium und nicht auch die Zitzen und Milchdrüsen diese Mannigfaltigkeit der Entwicklung erlangten. Es müssen daher noch tieferliegende Gründe dafür vorhanden sein, dass gerade der Process der Beutelbildung von einer so weitgehenden Differenzirung betroffen wurde.

Ueberlegt man, aus welchen Gründen die aus der Radiation resultirenden, divergenten Entwicklungstendenzen bei den einzelnen Organen in so verschiedenem Grade zur Geltung gelangen konnten, so ergibt sich, dass erstens die den betreffenden Organen selbst eigenthümliche Variationsfähigkeit, d. h. die Fähigkeit, unter sonst gleichen Verhältnissen leichter oder schwerer abzuändern, von Wichtigkeit ist. Daneben wird zweitens das phylogenetische Alter der Organe eine Rolle spielen, d. h. sie werden die divergente Entwicklung um so stärker mitmachen, je kürzere, um so schwächer, je längere Zeit sie bei Beginn der Radiation bereits als erblich fixirte Bildungen vorhanden sind. Beide Eventualitäten können in verschiedener Weise mit einander combinirt oder für sich allein in Betracht kommen. Letzteres wird dann der Fall sein, wenn die verschiedenen Organe entweder gleiche Variationsfähigkeit oder gleiches phylogenetisches Alter besitzen.

Wendet man diese Ueberlegungen auf die verschiedenen Einrichtungen — Milchdrüsen, Zitzen, Marsupium — an, die im Mammarapparat der Beutelthiere mit einander vereinigt sind, so kann bei der nahen Verwandtschaft dieser Organe angenommen werden, dass ihre Variationsfähigkeit im Grossen und Ganzen übereinstimmt. Trifft dies auch nur ungefähr zu, — so weit, dass eventuelle Unterschiede der Variationsfähigkeit gegenüber etwaigen Differenzen ihres phylogenetischen Alters vernachlässigt werden können, — so wird letzteres bis zu einem gewissen Grade für die Verschiedenartigkeit des Entwicklungsverhaltens der 3 Organe verantwortlich gemacht werden können.

In der That erweist sich nun diese Betrachtungsweise als ausserordentlich fruchtbar. Vergleicht man nämlich die Entwicklung der Milchdrüsen, Zitzen und des Beutels mit Rücksicht auf ihren Verlauf bei den verschiedenen Marsupialierfamilien, so wird man bemerken, dass die Variabilität der Ontogenese in der Reihenfolge, in der die 3 Bildungen genannt sind, immer grösser wird: Die Milchdrüsen entwickeln sich durch die ganze Reihe der Marsupialier hindurch in nahezu gleichförmiger Weise, nur der zeitliche Ablauf ihrer Genese verräth durch eine allmähliche Geschwindigkeitszunahme (S. 816), dass sie Organe von aufsteigender Entwicklungstendenz darstellen. Viel bedeutender differenzirt ist bereits die gleichfalls deutlich progressive Entwicklung der Zitzen, ohne dass jedoch an der Einheitlichkeit ihrer Genese nur der leiseste Zweifel auftauchen konnte. Bei der Beutelbildung dagegen verbindet sich progressive Entfaltung mit hochgradiger Verschiedenheit der ontogenetischen Vorgänge in den einzelnen Familien. Diese Anordnung nach Maassgabe der ontogenetischen Variabilität entspricht zugleich aber auch der Reihenfolge, in der sich die 3 im Mammarapparat der Marsupialier mit einander vereinigten Organe stammesgeschichtlich entwickelt haben, d. h. ihrem phylogenetischen Alter. Der Ursprung der Milchdrüsen reicht bis in jene Zeiten zurück, da nach Wegfall der Brütfunction die reiche Blutgefässversorgung der ursprünglichen Brütorgane den in ihrem Bereiche sich entwickelnden Hautdrüsen zu Gute kam, also bis in die Anfänge der Säugethierwerdung. Etwas jünger, aber gleichfalls phylogenetisch noch recht alte Bildungen sind die Zitzen, die etwa bei den gemeinsamen Vorfahren (Metatheria) der Marsupialier und Placentaler entstanden sein

dürften, wie aus der Homologie der Mammaranlagen in beiden Ordnungen, von der weiter unten noch die Rede sein soll, hervorgeht. Bei den Milchdrüsen wie bei den Zitzen war daher der Verlauf der Ontogenese längst festgelegt, als die Radiation des Marsupialierstammes ihren Anfang nahm, — bei den Milchdrüsen so fest, dass ihrem altererbten Charakter gegenüber die divergirenden Einflüsse ohne jede Wirkung blieben, bei den Zitzen wenigstens so weit, dass auch sie eine im Grossen und Ganzen einheitliche Entwicklung beibehielten trotz der Modificationen, von denen besonders die späteren Stadien der Ontogenese betroffen wurden. Anders dagegen bei dem Marsupium, dem ein fester, stammesgeschichtlicher Rückhalt fehlte, als die Radiation mit ihren divergirenden Entwicklungstendenzen einsetzte. Und zwar konnte ein solcher Rückhalt deshalb nicht vorhanden sein, weil der Beutel einen jungen, kaum vor die Zeit des Beginns der Radiation zurückreichenden Erwerb der Marsupialier selbst darstellt. Erst innerhalb dieser Ordnung aufgetreten, folgte er, an keine angestammte Tradition gebunden, mit seiner Entwicklung den verschiedenen Bahnen, auf denen sich der Beutelthierstamm selbst zu so grosser Divergenz der Formen entfaltete. Daher die grosse ontogenetische Variabilität des Marsupiums trotz seines monophyletischen Ursprunges.

Damit möchte ich die Erörterung der Vorgänge bei der speciellen Differenzirung des Beutels in der Reihe der Marsupialier beschliessen und mich zur Untersuchung der Fragen wenden, die mit seiner ersten Entstehung verknüpft sind. Einen passenden Uebergang hierzu liefert die zuletzt geäusserte Ansicht über das phylogenetische Alter des Beutels im Verhältniss zu den Milchdrüsen und Zitzen, die, so vielfältig sie auch durch das bisher Gesagte bereits begründet erscheint, dennoch durchaus nicht etwa als allgemein anerkannt vorausgesetzt werden darf, und die daher noch weiterer Discussion benöthigt.

Nach der von DARWIN¹⁾ inauguirten und noch immer²⁾ herrschenden Lehre gilt nämlich der Beutel keineswegs als die zuletzt entstandene Einrichtung des Mammarapparates, sondern gerade umgekehrt als dasjenige Organ, mit dessen Bildung die Stammesgeschichte des Mammarapparates ihren Anfang nahm. Erst dadurch, dass die Brutpflege innerhalb des Beutels bei den Weibchen der Ursäuger intimere Beziehungen zwischen den Jungen und bestimmten Bezirken der Bauchhaut vermittelte, sollte es, dieser Lehre zufolge, möglich geworden sein, dass sich die Hautdrüsen dieser Bezirke weiterhin zu Mammar- und Milchdrüsen entwickeln konnten, indem ihr Secret den Beuteljungen als Nahrung diente.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, dass diese Lehre sehr plausibel klingt. Für ihre Richtigkeit beweist das aber natürlich nichts. Hierfür kommen vielmehr andere Kriterien in Betracht, die eine directe Prüfung zulassen: 1) muss sich die angenommene stammesgeschichtliche Priorität des Beutels vor den übrigen Einrichtungen des Mammarapparates auch aus den Befunden bei der Ontogenese irgendwie erkennen oder zum mindesten damit in Einklang bringen lassen, und 2) muss sich erweisen lassen, dass der Beutel bei den Weibchen der Ursäuger allgemeine Verbreitung besass; denn nur dann konnten sich überall im Anschluss an ihn Milchdrüsen entwickeln.

Bezüglich der Monotremen hat sich nun bereits gezeigt, dass diese beiden Voraussetzungen ganz und gar nicht zutreffen (BRESSLAU 1907). Die Entwicklung des Mammarapparates beginnt hier nicht mit dem Erscheinen der Bruttasche, sondern mit der Anlage der Drüsenfelder; es herrscht also genau das umgekehrte Verhältniss, wie oben gefordert. Ebenso wenig ist das Incubatorium allgemein verbreitet, sondern

1) Entstehung der Arten, 5. Aufl., 1872, übersetzt v. CARUS, p. 257, 270.

2) Vgl. z. B. O. BÜTSCHLI, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Bd. I, 1910, p. 147.

es findet sich lediglich auf *Echidna* beschränkt, und selbst hier sogar nur als temporär auftretende Bildung. Klarere Zeugnisse gegen die Lehre von der stammesgeschichtlichen Priorität des Beutels sind also kaum denkbar. Wollte man trotzdem daran festhalten, so müsste man schon zu künstlichen Hülfsypothesen greifen und annehmen, dass einmal die Vorgänge bei der Entwicklung des Mammarapparates von *Echidna* in Folge hochgradiger, secundärer Abänderungen nicht mehr das palingenetische Verhalten widerspiegeln, sowie dass *Ornithorhynchus* und seine Vorfahren ursprünglich ein Incubatorium besessen, dieses aber im Laufe der Stammesgeschichte wieder spurlos verloren hätten. Für beide Annahmen existirt indessen nicht der geringste Anhaltspunkt.

Nicht um ein Haar besser liegen die Dinge bei den Marsupialiern. So verschieden sich die formale Entwicklung des Beutels in den verschiedenen Marsupialierfamilien auch gestaltet, in einer einzigen Beziehung herrscht durch die ganze Ordnung hindurch völlige Uebereinstimmung: hinsichtlich des zeitlichen Verhältnisses zwischen dem Auftreten des Beutels und der ersten Anlage der übrigen Einrichtungen des Mammarapparates.

Ueberall, ohne jede Ausnahme, beginnt die Entwicklung des Marsupiums lange Zeit **nach** der Bildung nicht nur der Primär-, sondern auch der Mammaranlagen, aus denen die späteren Zitzen und Milchdrüsen hervorgehen, bei den Macropodiden so gut wie bei den Didelphyiden. Bei *Dasyurus*, wo mir genauere Zeitangaben über das Alter der verschiedenen Bj. zur Verfügung stehen (s. oben S. 673), beträgt das Intervall zwischen dem ersten Erscheinen der Mammaranlagen (Bj. No. 2, 3) und der Beutelanlage (Bj. No. 8, 9) mindestens 14 Tage! Auch bei den Marsupialiern bezeugt also der Verlauf der Ontogenese, dass der Beutel eine im Vergleich zu den Mammaranlagen stammesgeschichtlich junge, nicht aber die älteste Bildung des Mammarapparates darstellt. Dabei ist hier jeder Gedanke daran, dass der Beutel etwa erst in Folge secundärer Abänderungen seine vermeintliche, ontogenetische Priorität zu Gunsten der Mammaranlagen eingebüsst haben könnte, vollkommen ausgeschlossen. Eine solche Annahme — Verspätung der ersten Anlage — würde den Beutel als ein Organ von regressiver Entwicklungstendenz erscheinen lassen, während doch eben erst gerade das Umgekehrte — aufsteigende Entwicklungsrichtung und allmähliche Verlegung der ersten Anlage des Beutels in immer frühere Stadien der Ontogenese — constatirt wurde.

Aber auch die zweite der oben erwähnten Bedingungen ist bei den Marsupialiern nicht erfüllt, indem charakteristischer Weise gerade bei den primitivsten Formen von einer allgemeinen Verbreitung des Beutels nicht die Rede ist. Die Tabelle auf S. 806 giebt darüber ohne weiteres Aufschluss. In den Gattungen *Marmosa* und *Peramys*, die an der Wurzel des Didelphyidenstammbaumes (S. 807) stehen, fehlt der Beutel — die einzige, später zu besprechende Art. *M. murina* ausgenommen — gänzlich; in der Gattung *Caluromys* ist er nur schwach ausgebildet, ebenso beim Gen. *Metachirus*, mit Ausnahme der Species *M. opossum*, und nur bei dieser, sowie in den beiden höchststehenden Gattungen *Didelphys* und *Chironectes* ist ein gut entwickeltes Marsupium vorhanden. Zugleich ist es wiederum nicht angängig, diese Verhältnisse durch irgendwelche Hülfsypothesen mit der Lehre von der Priorität des Beutels in Einklang zu bringen, etwa dadurch, dass man annimmt, die Didelphyiden hätten sich weit von den primitiven Verhältnissen entfernt (KLAATSCH 1890, p. 638), und deshalb das Marsupium, das ursprünglich überall vorhanden war, meist wieder verloren (vgl. GEGENBAUR 1898, p. 126). Nicht nur widerspricht dem die schon des öfteren gekennzeichnete Stellung der Didelphyiden im System, sondern auch speciell das Verhalten des Mammarapparates ihrer beutellosen Formen, das nicht die charakteristischen Rückbildungserscheinungen aufweist, die sonst bei Formen, deren Beutel rudimentär geworden ist, zu beobachten sind. Als maassgebend für die Beurtheilung dieser Erscheinungen kann die Gattung *Myrmecobius* (s. oben S. 689f.) angesehen werden, die ebenfalls

beutellos ist, diese Eigenschaft aber sicher einem secundären Verluste des Marsupiums verdankt, schon deshalb, weil sie sich von Formen ableitet, die — zu den Dasyuriden gehörig — bereits beuteltragend waren. Hier zeigt sich nun, dass sich die Rückbildung des Beutels nicht vollzieht, ohne — wie dies bei solchen Processen allgemeine Regel ist — Spuren des rudimentär gewordenen Organs zu hinterlassen. Einmal wird während der Entwicklung ein typisches, wenn auch nach kurzer Zeit wieder völlig verschwindendes Marsupium angelegt, vor allem aber gelangt trotz fehlenden Beutels ein auch bei den erwachsenen Thieren persistirender Sphincter marsupii zur Ausbildung. Die beutellosen Didelphyiden lassen dagegen diese Bildungen gänzlich vermissen, insbesondere nach den bestimmten, sowohl Arten der Gattung *Marmosa* (*M. murina*, *pusilla*), wie der Gattung *Peramys* (*P. sorex*) betreffenden Angaben von LECHE (1891) und ALBERTINA CARLSSON (1903) den Beutelschliessmuskel. Es darf dies als Beweis dafür angesehen werden, dass die primitiven Didelphyiden, ebenso wie ihre Vorfahren, niemals einen Beutel besaßen.

Nach alledem ist es wohl klar, dass sich die alte Lehre von der phylogenetischen Priorität des Beutels für die Marsupialier ebensowenig aufrecht erhalten lässt wie für die Monotremen, dass vielmehr das Marsupium stammesgeschichtlich jünger ist als die Mammaranlagen und die aus ihnen hervorgehenden Zitzen und Milchdrüsen. Letztere bedurften sicherlich zu ihrer Entstehung gewisser Beziehungen der Jungen zum Integument des elterlichen Abdomens; solche Beziehungen wurden aber nicht erst durch die Brutpflege im Beutel geschaffen, sondern datiren bereits aus den viel älteren Zeiten der mit Brutorganen ausgestatteten, oviparen Vorfahren der Säugethiere. Der Ansicht, dass der Beutel das zuletzt entstandene Organ des Mammarapparates darstellt, stehen also auch von diesem Gesichtspunkte aus keinerlei Bedenken entgegen. Wie jung der Besitz des Beutels ist, geht zugleich daraus hervor, dass die primitivsten Didelphyiden seiner noch entbehren. Das Marsupium kann also erst innerhalb dieser Familie entstanden sein; es stellt somit, wie schon vorhin behauptet, erst einen Erwerb der Marsupialier dar.

An diese Constätirung schliesst sich sofort eine andere an, die wiederum zu der herrschenden Meinung in unmittelbarem Gegensatze steht. Dieser zufolge sollen Bruttasché von *Echidna* und Marsupium der Beutelthiere homologe Bildungen darstellen, eine bei dem sehr ähnlichen Bau der fertig entwickelten Organe hier und dort gewiss naheliegende Ansicht, der ich selbst zu Beginn meiner Untersuchungen mit voller Ueberzeugung gehuldigt habe (BRESSLAU 1902a, p. 314), und die sich bis zum heutigen Tage¹⁾ in fast allen Lehrbüchern ausgesprochen findet. Nach dem unzweideutigen Zeugnis der entwicklungsgeschichtlichen Befunde kann diese Lehre aber nicht länger aufrecht erhalten werden. Wenn das Marsupium erst bei den höheren Formen der Didelphyiden entstand, ihre primitivsten Arten — und damit die ursprünglichsten Arten der Beutelthiere überhaupt — aber noch beutellos waren, so kann in dieser Beziehung keine Continuität zwischen Monotremen und Marsupialiern bestanden haben, kann das Marsupium nicht ein Abkömmling des *Echidna*-Brutbeutels sein²⁾.

1) Vgl. z. B. O. BÜTSCHLI, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Bd. I, 1910, p. 149.

2) Es sei in diesem Zusammenhange daran erinnert, dass auch anderweit im Thierreich den Beutelbildungen ähnliche Einrichtungen zur Aufzucht der Eier und Jungen vorhanden sind, und zwar sowohl bei Evertibraten (z. B. unter den Echinodermen bei *Anochaetus sinensis* und verschiedenen *Cucumaria*-Arten; vgl. TH. MORTENSEN, Zur Anatomie und Entwicklung der *Cucumaria glacialis*, Z. wiss. Zool., Bd. LVII, 1894, und H. LUDWIG, Brutpflege bei Echinodermen, Zool. Jahrb., Suppl., Bd. VII, 1904), als auch bei den Wirbelthieren, so bei den Lophobranchiern (*Nerophis*, *Syngnathus*, *Siphonostoma*, *Hippocampus*) unter den Fischen und bei *Pipa*, *Nototrema* und einzelnen *Hyla*-Arten (*H. Goeldii*) unter den Batrachiern. Besonders beutelähnlich sind die Brutsäcke von *Hippocampus*, auf welche Form schon DARWIN an der vorhin (S. 830, Anm. 1, p. 257) citirten Stelle hinweist, und bei *Nototrema*. Leider ist über die Genese dieser Einrichtungen nur sehr wenig bekannt, trotz einer Reihe guter neuerer Arbeiten, die sich mit ihnen beschäftigen (betr. Batrachier s. G. BRANDES und W. SCHOENICHEN, Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier, Abhandl. Nat. Ges. Halle, Bd. XXII, 1901, — betr. Lophobranchier s. A. HUOT, Recherches sur les poissons

Dieser Schluss, dessen Folgerichtigkeit auf der Hand liegt, wird zugleich durch die absolute Heterogenität der Vorgänge bei der Entwicklung dieser Bildungen bis in alle Einzelheiten bestätigt. Wie in Theil I dieser Abhandlung ausführlich dargestellt wurde (BRESSLAU 1907), ist die Entstehung der Bruttasche von *Echidna* aufs engste an das Verhalten der Hautmuskulatur bei Ausbildung des Verschlusses der Leibeswand in der Nabelgegend geknüpft. Die hier gelegenen Primäranlagen des Mammarapparates verhindern die Ausbreitung des Panniculus carnosus über den zwischen ihnen gelegenen Bauchhautabschnitt und veranlassen damit die Entstehung eines unpaaren, medianen, hautmuskelfreien Bruttaschenfeldes, das die einzige morphologische Grundlage der ganzen Bruttaschenbildung bildet. Zu einer dauernden Ensenkung dieses Feldes kommt es nicht; eine richtige Bruttasche entsteht vielmehr jeweils nur für kurze Zeit in Folge bestimmter, nach Ursache und Wirkung gut analysirbarer Wachstumsvorgänge, die bei den erwachsenen Thieren durch den Eintritt der Trächtigkeit ausgelöst werden (s. Theil II dieser Abhandlung, S. 642f.).

Dass hiermit die Vorgänge bei der Entwicklung des Marsupiums der Beuteltiere, wie wir sie jetzt kennen gelernt haben, in keiner Weise verglichen werden können, braucht wohl kaum näher ausgeführt zu werden. Welchen Typus der Beutelbildung man auch herausgreift, und welchen Theil der ontogenetischen Geschehnisse man betrachtet, überall ergiebt sich eine fundamentale Verschiedenheit. Die Bruttasche von *Echidna* ist eine unpaare, der Beutel der Marsupialier dagegen eine complexe Bildung. Bei *Echidna* ist der sogenannte Sphincter marsupii in Gestalt der die Muskellücke in der Nabelgegend umrandenden Bündel des Hautmuskels primär vorhanden, vor der Entstehung der Bruttasche. Bei den Beuteltieren dagegen fehlt der Sphincter zunächst gänzlich (primitive Didelphyiden) und entsteht erst allmählich bei den höheren Formen nach der ersten Anlage des Beutels und spielt infolgedessen bei der Genese des Marsupiums gar keine Rolle. Dieses ist vielmehr das Product mit der Bildung der Marsupialtaschen zusammenhängender, complicirter Faltungsprocesse der Epidermis, von denen wiederum bei *Echidna* nicht das Geringste zu bemerken ist. Es verbietet sich daher, die Bezeichnung Beutel (Marsupium) — und ebenso Beutelschliessmuskel (Sphincter marsupii) — promiscue bei den Monotremen und Marsupialiern anzuwenden, wie das bisher üblich war. Daher habe ich, um diese Namen ausschliesslich auf die letztere Gruppe zu beschränken, schon vor einiger Zeit vorgeschlagen (BRESSLAU 1910, p. 330), die zwar analogen, aber nicht homologen Bildungen von *Echidna* als Bruttasche (Incubatorium) und Bruttaschenschliessmuskel (Sphincter incubatorii) zu bezeichnen.

Nach dem Ergebniss der vorstehenden Betrachtungen bildet das Erscheinen des Beutels den letzten Akt in der Stammesentwicklung des Mammarapparates, der sich erst innerhalb der Reihe der Marsupialier bei deren primitivsten, aber bereits mit Milchdrüsen und Zitzen ausgestatteten Formen abspielte. Das Problem der phylogenetischen Herleitung des Marsupiums reducirt sich somit auf die Frage, wie sich bei diesen Formen seine Erwerbung vollzogen hat.

Bemerkenswertherweise hat sich bereits WINGE (1893) diese Frage vorgelegt, nachdem ihn seine sorgfältigen, vergleichend-anatomischen Untersuchungen zu der Ueberzeugung gebracht hatten, dass unter

lophobranches, Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 8, T. XIV, 1902; L. COHN, Ueber die Bruttasche von *Syngnathus typhle*, Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904; M. PETERSEN, Zur Brutpflege der Lophobranchier, Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. XXIV, 1907; R. KOLSTER, Die Embryotrophe bei den Lophobranchiern, Anat. Hefte, I. Abt., Bd. XXXIV, 1907). Sicher ist aber, dass der Contact der Jungen mit dem Integument der elterlichen Individuen, einerlei in welchem Geschlecht (Vater: Lophobranchier, Mutter: Batrachier) und an welchem Ort (ventral: Lophobranchier, dorsal: Batrachier) er erfolgt, von der Entstehung beutelähnlicher Bildungen begleitet sein kann, deren Nichthomologie ausser allem Zweifel steht. Ebenso hat auch das Incubatorium von *Echidna* nichts mit dem Marsupium der Beuteltiere zu thun.

den Didelphyiden die beutellosen Arten den ursprünglichsten Typus repräsentieren. Sein gleichzeitiger Versuch, den Ursprung des Marsupiums zu erklären, kann aber nicht gerade als gelungen bezeichnet werden. Nach WINGE soll die erste Entstehung von Beutelfalten dadurch herbeigeführt worden sein, dass der von den schwellenden Milchdrüsen eingenommene Theil der Bauchdecke den schlafferen Bauchhautabschnitt, der sich über die Spitzen der Beutelknochen ausspannt und von ihnen gestützt wird, eindrückte und einfaltete und auf diese Weise „ganz mechanisch“ einfache, längs verlaufende Hautfalten erzeugte¹⁾. Solange die Beutelfalten nur schwach waren, seien sie wahrscheinlich von keinem Nutzen gewesen. Als sie aber einige Grösse erlangt hatten, habe es sich herausgestellt, dass sie als Aufbewahrungsort für die Jungen dienen konnten, obwohl sie zunächst noch nicht gross genug waren, um die Zitzen zu bedecken. Nachdem sie aber einmal eine Bergestätte für die Jungen geworden waren, hätten sie sich in Folge ständiger, starker Wachstumsreize rasch soweit vergrössert, dass sie die Zitzen bedeckten und auf verschiedene Weise, bald vorn, bald hinten, bald an beiden Enden zusammenstossend, einen geschlossenen Beutel herstellten, der schliesslich zu einem festen, auf die Jungen vererbaren Besitz wurde.

Ich habe den Erklärungsversuch WINGE's deshalb so ausführlich wiedergegeben, weil er deutlich erkennen lässt, wie schwierig sich das Verständniss der Genese des Beutels gestaltet, sobald er als eine Neubildung betrachtet wird, d. h. als eine Bildung, die bei ihrer Entstehung ihrerseits nicht wieder an phylogenetisch ältere Bildungen anknüpft. Nur aus dieser Verlegenheit heraus ist es meines Erachtens zu verstehen, dass der sonst durch so hohe, kritische Einsicht ausgezeichnete dänische Forscher zu einer derart grob-mechanischen Erklärung seine Zuflucht nehmen konnte²⁾. Dass aber diese Erklärung in keiner Weise genügt, bedarf wohl nicht erst näherer Auseinandersetzung. Von allen anderen Erwägungen sachlicher und theoretischer Art abgesehen, geht ihre Unrichtigkeit schon daraus hervor, dass die Beutelknochen ihrer Lage nach zumeist gar nicht mit dem die Milchdrüsen tragenden Bauchhautabschnitt correspondiren und, wie oft nachgewiesen (vgl. KATZ 1882, p. 636; A. CARLSSON 1903, p. 501), auch sonst in keiner Beziehung zum Beutel stehen, dass sie die ihnen von WINGE zugeschriebene Rolle bei dessen Bildung also gar nicht spielen können.

Der Mangel einer geeigneten Basis für die Herleitung des Marsupiums, der WINGE, nachdem er die bis dahin beliebte Anknüpfung des Marsupialierbeutels an das Incubatorium als unstatthaft erkannt hatte, Schwierigkeiten bereite, ist aber jetzt beseitigt, wo wir wissen, dass der Beutel der Didelphyiden (und ebenso der ihnen nächstverwandten Dasyuriden) aus der Verschmelzung einer Anzahl kleinerer Marsupialtaschen entsteht, die die einzelnen Mammaranlagen umgeben. Denn es kann hiernach angenommen werden, dass vor dem Beutel bereits andere Taschenbildungen im Dienste des Mammarapparates zur Entwicklung gelangt waren, und dass diese stammesgeschichtlich älteren Einrichtungen — eben die Marsupialtaschen — den Grund zur Beutelbildung legten.

Damit wird natürlich das Problem des Beutelursprunges zunächst nur um eine Station zurückverschoben, indem sich sofort die Frage erhebt, wie denn nun die Marsupialtaschen entstanden? Müsste man darauf die Antwort schuldig bleiben, so wäre sicherlich mit der Herleitung des Marsupiums aus den Marsupialtaschen nicht viel gewonnen. Glücklicherweise ist dies aber, wie mir scheint, nicht der Fall.

Allerdings besteht die phylogenetische Bedeutung der Marsupialtaschen nicht, wie ich seiner Zeit, unmittelbar nach ihrer Entdeckung, angenommen hatte (BRESSLAU 1902a), einfach darin, dass sie

1) „... Hudfolden dannes vist ganske mekanisk, ved at den Del of Bughuden, der fyldes of de svulmende, spændte Mælkekirtler, trykker og folder den mere slappe Del of Bughuden, der selv igjen paa et Stykke støttes af og spændtes ud over Pungbenet især over Pungbenets Spids“ (WINGE 1893, p. 109, 110, Anm. 6).

2) Vgl. dazu WEBER 1898, p. 124.

Homologa der angeblichen Mammartaschen von *Echidna* darstellen. Denn es existiren bei *Echidna* weder diese noch sonst den Marsupialtaschen irgendwie vergleichbare Bildungen. Die erste Entstehung der Marsupialtaschen kann vielmehr nur an der Wurzel des Beutelthierstammes stattgefunden haben, und zwar entweder unmittelbar vor oder kurz nach der Differenzirung der Marsupialia von den Metatheria — was einstweilen nicht entschieden werden kann¹⁾. Jedenfalls aber waren damals bereits Milchdrüsen und Zitzen vorhanden, wie schon mehrfach unter Hinweis auf das Erscheinen der Marsupialtaschen nach den Mammaranlagen in der Ontogenese hervorgehoben wurde. Erst im Anschluss an die einzelnen Zitzen erfolgte die Ausbildung der Marsupialtaschen.

Um sich den Hergang dieser Entwicklung vorzustellen, vergegenwärtige man sich, dass bereits bei den ursprünglichsten Didelphyiden trotz fehlenden Beutels die Jungen längere Zeit an den Zitzen der Mutter hängend herumgetragen werden, und dass einer so primitiven Einrichtung gegenüber, die z. B. OWEN's bekannte Abbildung eines *Marmosa murina*-Weibchens (1868, Fig. 605, p. 771) gut illustriert, jede Abänderung, vermöge deren sich die Befestigung der Jungen an der Mutter sicherer und fester gestaltete, einen erhaltungsgemässen Entwicklungsfortschritt bedeutet haben wird. Dabei brauchte, um einen solchen Fortschritt herbeizuführen, keineswegs sogleich eine Einrichtung zur Bergung der Jungen entwickelt zu werden. Es genügte vielmehr, wenn in der Umgebung der Zitzen mehr oder minder kreisförmige Faltenbildungen auftraten, geeignet, die Schnauze der Jungen zu umfassen und ihnen dadurch neuen Halt zu geben. Aus welchen Ursachen derartige Falten entstanden sein können, ob auf Grund zufälliger Variationen oder im Zusammenhang mit dem durch die Lactation bedingten Reizzustand der Hautpartien in der Umgebung der Zitzen, braucht dabei nicht weiter untersucht zu werden. So oder so musste es den Marsupialtaschen zu statten kommen, dass der Ort ihres Auftretens mit den Primäranlagenfeldern zusammenfällt, also mit Abschnitten des Integuments, die durch ihre reiche Vascularisation zu besonders energischer Wachstumsleistung befähigt sind. Was ferner ihre Function betrifft, so konnte direct beobachtet werden (s. Textfig. 19, S. 689), dass die Marsupialtaschen noch heute in einzelnen Fällen — sogar bei Formen mit entwickeltem Beutel — dazu dienen, den Kopf des Jungen fester mit der mütterlichen Zitze zu verbinden.

An die Entstehung der Marsupialtaschen in Gestalt solcher Falten braucht sich nun durchaus noch nicht sofort die Bildung eines Beutels angeschlossen zu haben. Vielmehr wird dies von der Anordnung der Zitzen abhängig gewesen sein, die bekanntlich bei den einzelnen Gattungen und Arten der Didelphyiden grosse Verschiedenheiten zeigt. Stehen die Zitzen in grösseren Abständen von einander und obendrein etwa noch über die ganze Länge des Rumpfes vertheilt, wie dies besonders in der Gattung *Peramys* (s. Fig. 6, Taf. XXXVII), aber auch bei einzelnen *Marmosa*-Arten (*M. pusilla*) der Fall ist, so werden die Marsupialtaschen — vorausgesetzt, dass sie hier überhaupt bereits vorhanden sind (s. unten Anm. 1), — isolirt bleiben und zu keiner weiteren Bildung Veranlassung geben. Stehen die Zitzen dagegen dichter bei einander, auf einem circumscribten Felde der Inguinalregion zusammengedrängt — derart, dass die Ränder der benachbarten Marsupialtaschen an einander stossen, — so ist damit die Möglichkeit gegeben, dass letztere mit einander in Verbindung treten und durch Verschmelzung der in gleicher Richtung verlaufenden, lateralen Abschnitte ihrer Umwallung Falten von grösserer Länge herstellen, aus denen dann schliesslich die Beutelfalten hervorgehen können. Dass dies wiederum einen in hohem Maasse erhaltungsgemässen Fortschritt bedeutet haben wird, ist klar. Während die Marsupialtaschen nur an den Köpfen der Beutelungen angriffen, werden die Beutelfalten von ihrem ersten Auftreten an auch den Leibern derselben Halt

1) Weil bisher infolge Mangels an Untersuchungsmaterial noch nicht festgestellt werden konnte, wie weit bereits in den Gattungen *Marmosa* und *Peramys* Marsupialtaschen verbreitet sind. Sollten hier schon überall Marsupialtaschen vorkommen, so würde ihr Ursprung bei den Metatheria unmittelbar vor Abzweigung der Marsupialia zu suchen sein.

gewährt haben, selbst solange sie nur seitlich entwickelt waren und die Zitzen noch gar nicht bedeckten. Eine vollkommen sichere Bergung der Jungen war aber natürlich erst möglich, nachdem die einzelnen, kleinen Marsupialtaschen ganz in der Bildung eines einheitlichen, grösseren Beutels aufgegangen waren.

Dass die Herleitung des Marsupiums aus den Marsupialtaschen zugleich auch geeignet ist, die Entstehung der verschiedenen Beutelformen, die zu beobachten sind (nicht geschlossen, vorn oder hinten oder rings geschlossen), zu erklären, habe ich schon früher angegeben (BRESSLAU 1902a). Doch gilt die damals entwickelte Anschauung jetzt nur noch, soweit der Typus I der Beutelbildung, also die Familien der Didelphyiden und Dasyuriden, in Frage kommen. Der einfachste Fall liegt vor, wenn nur die lateralen Ränder der auf der gleichen Körperseite gelegenen Marsupialtaschen jeweils mit einander verschmelzen. Es werden dann 2 seitliche Beutelfalten entstehen, wie sie den erwachsenen Weibchen der zu den niederen Didelphyiden gehörigen Gattung *Caluromys* (s. d. Tabelle S. 806) und einiger Arten der ursprünglichsten Dasyuridengattung *Phascologale* eigen sind. Bemerkenswertherweise wird dieser primitive Zustand aber auch noch bei einigen höheren, im erwachsenen Zustande mit gut entwickeltem Marsupium ausgestatteten Dasyuridenspecies während der Beutelentwicklung durchlaufen, so bei einzelnen *Sminthopsis*-Arten (CARLSSON 1903), *Dasyurus* (KATZ 1882 — s. auch Fig. 7, Taf. XXXVII) und *Thylacinus* (CUNNINGHAM 1882). Der Abschluss des Marsupiums kommt hier also erst secundär dadurch zu Stande, dass die beiderseitigen Beutelfalten nachträglich mit einander in Verbindung treten. In anderen Fällen wird aber dadurch, dass die beiderseitigen Marsupialtaschenreihen von vornherein auch an ihrem cranialen und caudalen Ende oder nur an einem von beiden aneinander stossen, ein Beutel hergestellt, der schon bei seiner ersten Anlage entweder rings geschlossen ist (Fig. 12, Taf. XXXVIII) oder sich nach vorn (Fig. 1, Taf. XXXVII) oder hinten (Fig. 11) öffnet.

Aus dieser Abhängigkeit der Beutelfalten von der jeweiligen Configuration der Marsupialtaschen erklärt es sich, dass bei den einzelnen Arten und Gattungen der Didelphyiden und Dasyuriden das Verhalten des fertigen Marsupiums beträchtlich variiert, während es bei den übrigen Marsupialiern innerhalb der gleichen Familie immer ungefähr das gleiche Aussehen zeigt, entsprechend dem Umstande, dass bei den Typen II—IV der Beutelentwicklung der Einfluss der Marsupialtaschen auf die erste Anlage des Beutels wesentlich geringer ist. Bei dem Typus I dagegen können schon ganz geringe Lage- oder Grössedifferenzen der Marsupialtaschen eine Rolle spielen, und zwar mit um so grösserer Leichtigkeit, je ursprünglicher die betreffende Gattung, je weniger fixiert also ihre Beutelbildung ist. Daher die Verschiedenheit des Beutels bei den einzelnen Arten niederstehender Gattungen, wie z. B. *Metachirus* und *Phascologale* (s. S. 806), oder gar bei den einzelnen Individuen der gleichen Art. Als charakteristisches Beispiel in letzterer Beziehung ist *Marmosa murina* zu nennen, die einzige *Marmosa*-Species und damit die niederste Beuteltierart, bei der überhaupt ein Marsupium vorkommt. Dieses zeigt hier ein ausserordentlich schwankendes Verhalten: es kann als vollkommen geschlossener Beutel vorhanden sein, wie der von CARUS (1840) abgebildete Fall beweist, es können sich nur 2 seitliche Beutelfalten finden, wie KATZ (1882), LECHE (1888) u. A. angeben, oder aber — und das scheint der häufigste Fall zu sein — der Beutel fehlt gänzlich, wie bei allen von THOMAS (1888) und von mir untersuchten Weibchen, deren eines in Fig. 5 (Taf. XXXVII) abgebildet ist. Es hat hiernach den Anschein, als ob der Beutel bei *M. murina*¹⁾ überhaupt noch keine fixierte Bildung darstellt, sondern in seinem Erscheinen

1) Voraussetzung dafür ist natürlich, dass die verschiedenen Angaben über das Vorkommen eines Beutels bei *M. murina* richtig und nicht etwa dadurch zu erklären sind, dass ihren Autoren falsch bestimmte, beuteltragende Formen vorlagen. Es ist aber zu bedenken, dass die charakteristische Kleinheit von *Marmosa murina* (Rückenlänge des erwachsenen ♀ ca. 15 cm) eine Verwechslung selbst mit den kleinsten beuteltragenden Formen der Gattungen *Caluromys* und *Metachirus* (Rückenlänge der erwachsenen ♀ mindestens 24 cm) fast sicher ausschliesst.

jeweils davon abhängt, wie sich die Lage und Grösse der Marsupialtaschen bei dem einzelnen Individuum gestaltet. Verhältnisse, wie sie diese primitive Art veranschaulicht, können sehr wohl als Ausgangspunkt bei der Entstehung des Beutels aus den Marsupialtaschen gedient haben.

Wenn der Beutel aus den Marsupialtaschen entstand, so war es deswegen noch nicht nöthig, dass sich sofort alle Marsupialtaschen an seiner Herstellung beteiligten. Vielmehr kann man sich vorstellen, dass sich die Marsupialtaschenränder zunächst nur soweit zu einheitlichen Falten vereinigten, als sie gleiche Verlaufsrichtung zeigten, und dass erst in einem weiter vorgeschrittenen Stadium des Beutelbildungsprocesses die Gesammtheit der Marsupialtaschen zur Herstellung des Marsupiums herangezogen wurde. Dementsprechend lehrt die Beobachtung, dass bei den Didelphyiden die Beutelfalten nur aus den lateralen Randabschnitten derjenigen Marsupialtaschen hervorgehen, die die 3 caudalen Mammaranlagenpaare der äusseren Reihen (Fig. 1, Taf. XXXVII) umgeben, dass aber die übrigen Marsupialtaschen, deren laterale Ränder nicht unmittelbar in den Verlauf dieser Falten fallen (s. dazu auch das S. 812 Bemerkte), gänzlich unbetheiligt und isolirt bleiben, wofür ich schon früher durch eine ganze Serie von Photogrammen der Beutelanlage bei *Didelphys marsupialis* (vgl. besonders Fig. 6, 7, 9, BRESSLAU 1904) den Nachweis erbracht habe. Bei den Dasyuriden dagegen mit ihrer im Vergleich zu den Didelphyiden viel concentrirteren Anordnung der Mammaranlagen nehmen bereits alle Marsupialtaschen an der Bildung der Beutelfalten theil, wie die Fig. 7, 9, 10 der Tafel XXXVII erkennen lassen. Besonders instructiv ist in dieser Beziehung das in Fig. 10 reproducirte Photogramm, das in der Durchsicht den Zusammenschluss der 4 die Mammaranlagen umgebenden Marsupialtaschen jeder Körperseite gut zum Ausdruck bringt und es zugleich wahrscheinlich macht, dass die von den Marsupialtaschen eingenommenen Hautbezirke ihrer Ausdehnung nach dem ganzen Bereich der ursprünglichen Primäranlagenfelder entsprechen.

Diese letztere Feststellung ist für das Verständniss gewisser, bei den übrigen Marsupialierfamilien herrschender Verhältnisse von einiger Wichtigkeit. Hier wird einestheils die Zahl der Mammaranlagen und folglich auch der zugehörigen Marsupialtaschen stark reducirt, wie besonders bei *Trichosurus* und den Phascolarctiden (normale Zitzenzahl 2), oder aber es werden die Mammaranlagen mitsammt den zugehörigen Marsupialtaschenanlagen auf ein ausserordentlich eng begrenztes Areal zusammengedrängt, wie bei den Perameliden. Dass hier im Zusammenhang damit andere Bildungen an der Herstellung des Beutels theilnehmen, wurde schon oben auseinandergesetzt (Typus II und III der Beutelentwicklung). Noch nicht besprochen wurde aber, — weil es erst jetzt verständlich wird, — dass jene Bildungen nicht bloss innerhalb eines Theilgebiets der Primäranlagenfelder, soweit es von den persistirenden Mammaranlagen eingenommen wird, auftreten, sondern das ganze Areal der Primäranlagen der Beutelbildung nutzbar machen. Bei *Perameles* ist dies in Folge der längeren Sichtbarkeit der Primäranlagenderivate direct zu beobachten, zumal da letztere auch in ihren für gewöhnlich mammaranlagenfreien Abschnitten bisweilen überzählige Mammaranlagen produciren (S. 693, 695). Nicht minder sicher ist bei *Trichosurus* und bei den Phascolarctiden festzustellen, dass die Reduction der Zitzenzahl auf ein Paar erst erfolgt sein kann, nachdem die Ausmessung der Beuteleinfaltung bereits in einer auf mindestens zwei Paare von Marsupialtaschen (wie sie den übrigen Phalangeriden eigen sind) zu berechnenden Länge festgelegt war. Bei den Phascolarctiden sind nämlich regelmässig Rudimente dieses zweiten Marsupialtaschenpaares (Fig. 21 b*) anzutreffen, ebenso bisweilen auch bei *Trichosurus* (Fig. 31, 68a), ganz abgesehen davon, dass in beiden Familien Hyperthelie eine häufige Erscheinung ist. Während also die Marsupialtaschen bei den Didelphyiden nur zum Theil und erst von den Dasyuriden an sämmtlich bei der Anlage des Marsupiums thätig sind, machen sich bei den höheren Familien während der Beutelentstehung auch noch Einflüsse solcher Marsupialtaschen geltend,

die nur in früheren Stadien der Stammesentwicklung vorhanden waren, bei den recenten Formen aber bereits wieder verschwunden sind.

Aus dem Umstande, dass sich die Marsupialtaschen mit ihren lateralen Rändern zu den Beutelfalten zusammenschlossen, ergab sich für erstere natürlich keineswegs die Nothwendigkeit eines Verlustes der eigenen Existenz. Zwar brachte, nachdem einmal der Beutel entstanden war und die Function, den Jungen einen festen Halt am mütterlichen Abdomen zu gewähren, übernommen hatte, das Verstreichen der inneren Abschnitte der Marsupialtaschenfalten den Vortheil einer beträchtlichen Vergrößerung des Beutelareals, wie ich schon früher auseinandergesetzt habe (BRESSLAU 1902a, p. 277; 1904, p. 219). In anderen Fällen war es aber vielleicht ebenso erhaltungsgemäss, wenn die Marsupialtaschen in grösserem oder geringerem Umfange bestehen blieben und neben den Beutelfalten bei der Befestigung der Jungen mitwirkten. Jedenfalls sind beide Möglichkeiten in der Reihe der Marsupialier realisirt. Bei der Mehrzahl der Formen sind im erwachsenen Zustande die inneren Abschnitte der Marsupialtaschen vollkommen verstrichen, sodass innerhalb des Beutels ausser den Beutelfalten oder den ihnen homologen Bildungen (cf. *Perameles*, S. 823) keine Spur der einstmals die Zitzen umgebenden Ringfalten oder -taschen mehr sichtbar ist. Bei anderen Formen, besonders unter den Phalangeriden (*Trichosurus*, *Phalanger*, *Petaurus*, *Acrobates*, *Tarsipes*) und bei einzelnen Dasyuriden (*Notoryctes* nach A. CARLSSON 1903, p. 499) verschwinden dagegen die Marsupialtaschen nicht ganz, sondern bleiben auch im fertig entwickelten Beutel als sogenannte „Beutelblindsäcke“ (KATZ 1882, p. 632) erhalten; ja sie können sogar in einzelnen Fällen zur Zeit der Lactation von neuem mächtig entfaltet werden, wie dies oben (S. 689) von *Sminthopsis crassicaudata* beschrieben wurde.

So lässt sich meines Erachtens aus den beobachteten Thatsachen ein leidlich abgerundetes Bild der Phylogense des Beutels entwerfen. Dass es in einzelnen Theilen noch einer genaueren Ausarbeitung bedarf, dessen bin ich mir wohl bewusst. Besonders an der Hand jugendlicher Entwicklungsstadien der bisher nur in ganz wenigen Exemplaren oder noch gar nicht zur Untersuchung gelangten primitiven Didelphyiden (*Marmosa*, *Peramys*, *Caluromys* und *Metachirus*) wird sich gewiss noch mancherlei über das erste Auftreten der Marsupialtaschen und damit auch des Beutels feststellen lassen, was die vorgetragenen Anschauungen hie und da zu modificiren geeignet sein wird. Doch hoffe ich, dass sie sich in ihren Hauptzügen als richtig erweisen werden.

II. Die Beziehungen des Mammarapparats der Placentaler und Marsupialier.

Wenn es bisher nicht möglich war, zu vollem Verständniss des Mammarapparats der Placentaler zu gelangen, so liegt das keineswegs an der Art seiner Organisation bei den erwachsenen Thieren, sondern lediglich an seinem Verhalten in den ersten Entwicklungsstadien. Milchdrüsen und Zitzen erscheinen bei den Beutel- und bei den placentalen Säugethieren nach Bau und Entwicklung einander so ähnlich, dass sich die Annahme naher Verwandtschaftsbeziehungen zwischen ihnen schon seit langem allgemeiner und berechtigter Anerkennung erfreut. Immer wieder aber bereitete ein Punkt der restlosen Durchführung ihrer Homologie unüberwindliche Schwierigkeiten, die Erklärung der ersten Anlage des Mammarapparats der Placentaler in Gestalt von

Milchstreifen und Milchlinie.

Wohl ist in den 20 Jahren, die seit der Entdeckung der Milchlinie durch O. SCHULTZE (1892) verfloßen sind, durch zahlreiche Beobachter der Nachweis erbracht worden, dass diese auffälligen Bildungen Allgemeingut der Placentalerordnung sind ¹⁾. Alle Bemühungen aber, ihnen sei es bei den Non-Mammalia, sei es bei den Monotremen oder Marsupialiern mit guten Gründen als homolog anzusprechende Einrichtungen an die Seite zu stellen, haben sich bisher als vergeblich erwiesen.

Die in der Literatur vorliegenden Versuche, das Wesen der Milchlinie zu erklären, gruppieren sich um 3 ganz verschiedene Gesichtspunkte.

1) Einmal ist darauf hingewiesen worden, dass die Milchlinie auffallend „an die bei den im Wasser lebenden Wirbelthierembryonen vorhandene epitheliale Anlage des Ramus lateralis N. vagi bzw. des Systemes der Seitenlinie erinnert“ (O. SCHULTZE 1893, p. 171), oder dass sie möglicherweise Beziehungen zu dem „bei Urodelen im Bereich der Linea lateralis zu so reicher und eigenthümlicher Entfaltung kommenden Lymphsystem und den an jener Stelle sich anhäufenden Hautdrüsen“ haben könne (WIEDERSHEIM 1893, p. 45). Ueberlegt man sich diese Vergleiche etwas genauer, so ist aber wohl klar, dass auf ihrer Basis eine Ableitung der Milchlinie nicht gelingt, schon aus dem Grunde, weil bei den niederen Säugern solche Bildungen fehlen. WIEDERSHEIM hat dementsprechend späterhin (1898) selbst seine Vermuthung fallen lassen.

2) Näher als die Anknüpfung an die Amphibien liegt wohl der Gedanke, den Ausgangspunkt der Milchlinienbildung bei den Marsupialiern zu suchen. Als durchführbar hat er sich aber bisher nicht erwiesen, weder in der Form, in der KLAATSCH (1893) ihm Ausdruck gegeben hat, noch in der modificirten Gestalt, in der ich selber ihn später wieder aufgenommen habe (BRESSLAU 1902 b). KLAATSCH ging bei seiner Deutung von der schon früher (1892) von ihm begründeten Lehre aus, dass der Beutel aus den Mammar- d. h. Zitzentaschen entstanden sei, und glaubte demgemäss, die Milchlinie mit den aus ihr hervorgehenden Mammaranlagen als Rudiment der Beutelfalten ansehen zu können. Da aber schon die Voraussetzung irrig war, — indem, wie ich zeigen konnte, die Zitzentaschen mit der Genese des Marsupiums nichts zu thun haben —, so konnte natürlich auch die daraus abgeleitete Erklärung der Milchlinie nicht zutreffen, von anderen unlösbaren Widersprüchen abgesehen, auf die zuerst BEARD (1898) und PROFÉ (1899) aufmerksam gemacht haben. Die von mir auf Grund meiner Beobachtungen über die Entwicklung des Beutels aufgestellte Hypothese suchte sodann die Milchlinie, statt auf die Zitzen-, auf die mit einander verschmolzenen Marsupialtaschen zurückzuführen, deren Anlagen bisweilen (*Myrmecobius*) in Gestalt solider Epithelleisten, ähnlich den Milchleisten, auftreten können. Dieser Annahme stand von vornherein entgegen, dass die Mammaranlagen sich bei den Marsupialiern schon vor den Marsupialtaschen bilden, bei den Placentaliern dagegen erst nach und aus der Milchlinie differenzieren. Während ich aber früher geglaubt hatte, diesem Heterochronismus der Entwicklungsfolge keine Bedeutung beimessen zu sollen (vgl. BRESSLAU 1902 b, p. 187, Anm. 2), haben mich jetzt die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung eines Bessern belehrt. Danach stellen die Marsupialtaschen und der aus ihnen hervorgehende Beutel onto- wie phylogenetisch die weitaus jüngsten Einrichtungen des Mammarapparates der Beutelthiere dar. Es ist also ausgeschlossen, die Milchlinie bei

1) Eine Milchlinie (bzw. Milchstreifen) ist bis jetzt von folgenden Formen beschrieben und abgebildet worden: Insectivora: *Igel, Maulwurf*; Rodentia: *Eichhörnchen, Maus, Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen*; Carnivora: *Fuchs, Katze*; Perissodactyla: *Pferd*; Artiodactyla: *Schwein, Rind, Schaf, Reh*; Chiroptera: *Vespertilio murinus*; Primates: *Nycticebus, Cercopithecus, Mensch*. Ich füge noch hinzu, dass ich auch bei *Hunde*-Embryonen eine deutliche Milchlinie beobachten konnte. Betreffs der Literaturnachweise s. BRESSLAU 1910, p. 335.

ihrer Eigenschaft als älteste, in frühen Embryonalstadien lange vor den Mammaranlagen erscheinende Bildung des Placentaliermammarapparates darauf zurückzuführen.

3) Aus der Erkenntniss der Schwierigkeit, irgendwelche Homologa der Milchlinie ausfindig zu machen, ist endlich ein dritter Erklärungsversuch erwachsen, der allerdings der bestehenden Verlegenheit in einfachster Weise ein Ende bereitet, indem er der Milchlinie kurzerhand jegliche phylogenetische Bedeutung abspricht. So erklärte zuerst BEARD (1898, p. 95) die Milchlinie für eine blosse „developmental structure, which, first appearing as a distinct line or ridge, afterwards becomes broken up into a number of separate entities;“ ihm schloss sich alsbald PROFÉ (1899, p. 279 f.) an, indem er die Milchlinie der Spinalganglienleiste, der Schmelzleiste der Zähne und ähnlichen embryonalen Leistenbildungen an die Seite stellte. BROUHA (1905) baute diese Anschauung sodann noch weiter aus, indem er nicht nur die Milchlinie, sondern auch die kolbenförmigen Mammaranlagen unter diesem Gesichtspunkt betrachtet wissen wollte. Auch andere Forscher, so in neuster Zeit PINKUS (1910), der Bearbeiter des Kapitels „Haut“ in KEIBEL-MALL's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen (p. 282), haben sie sich zu eigen gemacht.

Eine Begründung dieser Deutung der Milchlinie hat von den genannten Autoren nur PROFÉ zu geben versucht. Danach sollte aus der mehrfach zu beobachtenden Existenz „linien- oder leistenförmiger erster Anlagen für ganze Reihen unter sich gleichwerthiger Organe“ hervorgehen, dass der Organismus, „anstatt die vielen Organe vereinzelt anzulegen, zuerst gleichsam das Areal für deren Anlage bestimmt und dort das Baumaterial anhäuft, aus dem dann in kürzester Zeit, oft wie mit einem Schlage die Organe sich gleichzeitig differenziren“; und zwar sollte dies Entwicklungsprincip gerade bei dem Mammarapparat von besonderer Bedeutung sein, weil „mit der Leistenform der Anlage ein Abweichen von der wichtigen Reihenstellung, also eine im Interesse der Erhaltung des Jungen und der Art unvortheilhafte Verschiebung der Mammarorgane besser vermieden wird, als wenn diese einzeln angelegt würden“. Zugleich wies PROFÉ auf den „zweifellosen Befund“ beim Eichhörnchen hin, welches in frühen Entwicklungsstadien jederseits zwei nahezu parallel gerichtete Milchlinien erkennen lasse, eine Einrichtung, die mit KLAATSCH's Deutung der Milchlinie als Marsupialrudiment nicht vereinbar sei; vielmehr solle jedenfalls „mit dieser ersten Anlage des Säugeapparates lediglich eine grössere Menge der späteren Zitzen ermöglicht werden“. Unter den Marsupialiern stelle *Peromys henseli* mit seinen Zitzendoppelreihen einen ganz ähnlichen Fall dar, der zugleich den Uebergang zu den übrigen Didelphyiden mit ihren einfachen, nur eine unpaare, centrale Zitze zwischen sich schliessenden Zitzenreihen bilde.

So verführerisch der Gedanke, die Milchlinie auf diese einfache Weise als bedeutungslos abzuthun, an sich auch klingt, so erweist er sich doch gerade bei genauerer Analyse der PROFÉ'schen Argumente als völlig verfehlt. Zunächst darf nicht übersehen werden, dass die Milchlinie keineswegs die primäre Anlage des Mammarapparates darstellt, sondern sich erst secundär aus dem zeitlich vor ihr entstehenden Milchstreifen differenzirt, wie die Arbeiten von HEINRICH SCHMITT, STRAHL und HIRSCHLAND (alle aus 1898) beim Menschen und die eingehenden Untersuchungen HENNEBERG's (1900) und BROUHA's (1905) an der Ratte und Fledermaus dargethan haben. Es ist daher nicht angängig, sie ohne weiteres mit Bildungen vom Schlage der Spinalganglien- oder Zahnleiste auf eine Stufe zu stellen, die thatsächlich als die ersten Anlagen der betreffenden Organcomplexe erscheinen, ohne dass ihrer Entstehung ein dem Milchstreifen analoges Stadium vorangeht. Ebenso wenig ist einzusehen, wieso mit der genauen Innehaltung der Reihen-anordnung der Zitzen irgendein Vortheil für das Leben der Jungen verbunden sein kann, da doch die Marsupialier mit ihrer so mannigfach wechselnden, alle Uebergänge von der Reihen- bis zur Kreisform zeigenden Zitzenanordnung lehren, dass in dieser Beziehung die verschiedenartigsten Zustände erhaltungsgemäss sein können. Auch die Verhältnisse beim Eichhörnchen liegen ganz anders, als es nach PROFÉ's

bestimmter Behauptung erscheint, indem hier (s. oben S. 783 f.) trotz der scheinbaren Verdoppelung der Mammaranlagen keine doppelte, sondern nur eine einfache Milchlinie vorhanden ist, wie bei allen anderen Placentaliern. Dies Festhalten an dem einfachen Zustande der ersten Anlage trotz der weiterhin sich geltend machenden Abänderung bezeugt vielmehr, dass die Milchlinie keine blosse developmental structure, sondern eine stammesgeschichtlich wohl fixirte Einrichtung ist, wodurch sich also das PROFÉ'sche Argument geradezu in ein solches zu Gunsten der Bewerthung der Milchlinie als phylogenetisch bedeutende Bildung verkehrt. Was endlich das Vorkommen placentalerähnlicher Zitzenstellungen bei den Marsupialiern und insbesondere ihre Anordnung bei *Peramys henseli* betrifft, so vermag ich nicht einzusehen, wie sich hieraus die Bedeutungslosigkeit der Milchlinie ergeben soll. Vielmehr scheint mir aus diesen Verhältnissen nur ein Schluss möglich, der die ganze BEARD-PROFÉ'sche Hypothese auf eine kritische Probe stellt. Wenn nämlich wirklich das Entwicklungsprincip des Organismus, Reihen unter sich gleichförmiger Organe aus einheitlichen, leistenförmigen Anlagen entstehen zu lassen, für den Mammarapparat Geltung hat, wie PROFÉ voraussetzt, so müsste die Milchlinie sogleich mit dem Erscheinen der Zitzenreihen aufgetreten, d. h. also bereits bei den Marsupialiern vorhanden sein, genau so wie beispielsweise die Zahnleiste bereits bei den Selachiern zur Ausbildung gelangt ist.

Da über die Anlage des Mammarapparates bei Marsupialierembryonen, die ihrem Alter nach den eine Milchlinie tragenden Embryonen der Placentaler entsprechen, bis vor kurzem nichts bekannt war, so war natürlich die Möglichkeit, bei ihnen eine Milchlinie zu finden, a priori keineswegs auszuschliessen. Ich rechnete daher bis zum Antritt meiner Reise nach London, Pfingsten 1910, durchaus mit dieser Eventualität. Daneben schwebte mir aber als günstigere Möglichkeit die Hoffnung vor Augen, bei den dort zu untersuchenden Marsupialierembryonen statt der Milchlinie irgendeine andere Bildung zu entdecken, die einigen Aufschluss über die Bedeutung dieses Primitivorgans zu geben geeignet wäre. Im ersteren Falle wäre die Milchlinie lediglich bis auf die Marsupialier zurückgeführt gewesen, für ihr Verständniss wäre aber damit weiter nicht viel gewonnen worden. Im zweiten Falle dagegen musste jeder positive Befund zugleich das definitive Ende der BEARD-PROFÉ'schen Hypothese mit sich bringen.

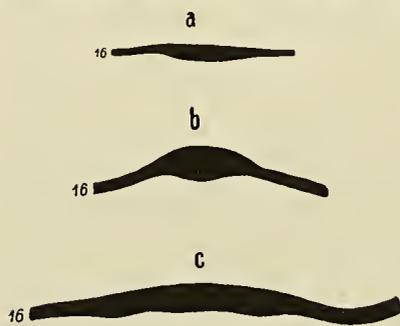
Wir wissen nun bereits, dass sich thatsächlich die letztere der beiden Möglichkeiten bewahrheitet hat, indem sich gezeigt hat, dass die Mammaranlagen der Marsupialier nicht aus einer Milchlinie hervorgehen, wie bei den Placentaliern, sondern aus Bildungen, die unzweifelhaft mit den Primäranlagen der Monotremen identisch sind. Damit ist aber viel mehr gewonnen, als ich vorher je zu hoffen gewagt hatte; denn es ergibt sich daraus nicht nur in Widerlegung der BEARD-PROFÉ'schen Annahme eine über Erwarten einfache Erklärung des Wesens der Milchlinie, sondern auch zugleich eine Beantwortung der für das Verständniss des Problems der Phylogenese des Mammarapparates so wichtigen Frage, wo die Grundlagen für die gegenseitigen Beziehungen dieses Organsystems in den 3 Ordnungen der Säugethiere zu suchen sind.

Vergegenwärtigt man sich nämlich, dass alle Verhältnisse dazu drängen, in den Milchdrüsen und Zitzen der Placentaler und Marsupialier homologe Bildungen zu erblicken, so folgt daraus nothwendigerweise, dass auch die ersten Anlagen, aus denen die homologen Organe in beiden Ordnungen hervorgehen, einander homolog sein müssen: d. h. also, da diese erste Anlage bei den Placentaliern von dem Milchstreifen repräsentirt wird, dass der Milchstreifen mit der sich aus ihm differenzirenden Milchlinie das Homologon der Primäranlagen der Marsupialier bildet. Diese sind aber, wie schon oben begründet wurde (s. S. 799), wiederum den Primäranlagen der Monotremen homolog, indem sie gleich jenen Rudimente von Brütorganen darstellen, die von den oviparen Vorfahren der Mammalia ererbt wurden. In dem Milchstreifen hat sich also auch bei den Placentaliern, wengleich

in etwas modificirter Gestalt, ein letzter Hinweis auf die uralte Brütorganeinrichtung erhalten, auf deren Grundlage sich bei den ersten Säugethieren der Mammarapparat entwickelte.

Diese Schlussfolgerungen und die daraus resultirende Deutung von Milchstreifen und Milchlinie scheinen mir von absoluter Folgerichtigkeit zu sein. Sie lassen sich aber noch von verschiedenen anderen Seiten beleuchten, wobei immer wieder aufs neue Zeugnisse für ihre Correctheit und für ihren grossen Erklärungswerth zu Tage treten.

Zunächst ergibt sich im Vergleich mit der BEARD-PROFF'Schen Hypothese der Fortschritt, dass bei der neuen Betrachtungsweise wirklich vom Milchstreifen als der thatsächlich ersten Anlage des Mammarapparates der Placentalier ausgegangen wird, während diese Bildung bisher von allen Autoren bei ihren phylogenetischen Erörterungen entweder als unverständlich bezeichnet (HENNEBERG 1900, p. 57) oder überhaupt gänzlich unberücksichtigt gelassen wurde. Er repräsentirt das eigentliche Homologon der Primäranlage, aus dem erst durch secundäre Sonderung die Milchlinie hervorgeht. Für das Verständniss der letzteren Einrichtung ist es dabei von Wichtigkeit, dass sowohl bei den Monotremen wie bei den Marsupialiern bereits die Disposition zur Leistenbildung innerhalb der Primäranlagen besteht, wenn es auch nirgends zum Auftreten einer wirklichen Milchlinie kommt. So war bei *Echidna* (BRESSLAU 1907) zu bemerken, dass die Epidermisverdickungen der Primäranlagen, die zunächst (Embryo 42) mehr flächenhaft ausgebreitet erscheinen (Textfig. 118a), ein deutlich leistenartiges Stadium durchlaufen (Embryo 44—45,



Textfig. 118b), ehe sie sich wieder zur Bildung der Drüsenfelder abflachen (Embryo 45, Textfig. 118c). Auch unter den Marsupialiern treten bei einzelnen Formen Leistenbildungen auf, die in mancher Beziehung der Milchlinie ähnlich sind. Ein Beispiel dafür bietet *Perameles* (s. oben S. 692f.), wo, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, die Primäranlagen nach dem Erscheinen

Fig. 118. Schnitte durch die linke Primäranlage dreier *Echidna*-Embryonen: a von Embryo 42 (5,5 mm Sl.), b von Embryo 44—45 (7,7 mm Sl.), c von Embryo 45 (11 mm Sl.). Es ist jedesmal der 16. Schnitt der Serie, und zwar nur die Epidermis, gezeichnet. Vergr. 120:1. Vgl. BRESSLAU 1907, Textfig. III, VII und VIII.

der Mammaranlagen nicht gleich wieder verschwinden, sondern in leistenartigen Derivaten bis in relativ späte Stadien erhalten bleiben, um an der Beutelbildung theilzunehmen. Abgesehen von dieser wesentlich längeren Lebensdauer — die Milchlinie der Placentalier verschwindet ja bereits, noch ehe die Mammaranlagen das kolbenförmige Stadium erreicht haben — und von der gleichfalls durch die besondere Eigenart der Verhältnisse bei *Perameles* bedingten Verschmelzung der beiderseitigen Primäranlagenderivate zu einer einzigen, unpaaren Leiste (s. Fig. 16, Taf. XXXVIII), liegt hier also eine durchaus milchlinien-ähnliche Bildung vor. Noch ausgesprochener ist dies bei *Myrmecobius* der Fall, dessen Verhalten mir schon früher den — allerdings misslungenen — Vergleich mit der Milchlinie nahegelegt hatte (s. oben S. 839). Bekanntlich (Textfig. 20, 21, S. 690) entspringen hier die beiden Mammaranlagen jeder Seite aus einer unterhalb der rudimentären Beutelanlage (Textfig. 119) in die Cutis sich einsenkenden, massigen Epidermiswucherung von leistenartiger Gestalt, die ich seiner Zeit nur auf die mit einander verschmolzenen Marsupialtaschenanlagen zurückgeführt hatte. Nach den Befunden bei *Perameles* (Textfig. 26, S. 697, und Fig. 14—16), ist aber jetzt so gut wie sicher, dass an der Erzeugung dieser Epidermisleisten auch die Primäranlagen betheilig sind. Betrachtet man nämlich den in Textfig. 120 gezeichneten Längsschnitt durch das in Textfig. 119 abgebildete, vor 10 Jahren von mir angefertigte Plattenmodell so ergibt sich, dass hier die beiden Mammar- (*ma*) und die zugehörigen Marsupialtaschenanlagen (*mt*) aus einem im Vergleich zu der benachbarten Epidermis stark

verdickten Epidermisstreifen (*a b*, durch die weisspunktirte Linie abgegrenzt) entspringen, der caudal (bei *b*) scharf abgesetzt ist (vgl. auch den optischen Längsschnitt der die Mammar- und Marsupialtaschenanlagen tragenden Leiste von *Perameles* in Fig. 15, Taf. XXXVIII) und jedenfalls einen Ueberrest der Primäranlagen darstellt. Damit wird aber der Einwand hinfällig, der meine frühere Deutung dieses Befundes zum Scheitern brachte. Solange angenommen wurde, dass die Leisten bei *Myrmecobius* Erzeugnisse der Marsupialtaschenanlagen seien, also nach den Mammaranlagen entstanden, so lange war es unmöglich, sie zu der vor den Mammaranlagen auftretenden Milchlinie in Beziehung zu setzen. Nachdem sich aber jetzt zeigen lässt, dass diese Leisten ihren Ursprung aus den Primäranlagen, also aus gleichfalls vor den

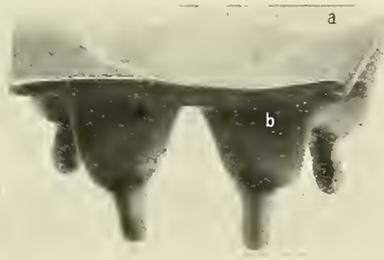


Fig. 119.

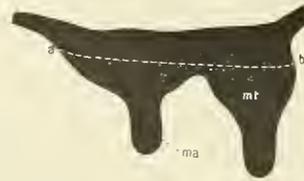


Fig. 120.

Fig. 119. Epidermoidale Anlage des Mammarapparates bei einem 1,6 cm langen Bj. von *Myrmecobius fasciatus* (Plattenmodell nach der in Textfig. 20, S. 690 abgebildeten Serie). Man erkennt die als rudimentäre Beutelanlage aufzufassende Einsenkung der Epidermisoberfläche, während an der Unterseite — also in die Cutis sich einsenkend — die 4 Mammaranlagen am Grunde zweier jederseits leistenartig miteinander verschmolzenen Epidermiswucherungen (Primäranlagen + Marsupialtaschen) entspringen.

Fig. 120. Längsschnitt durch das Plattenmodell der Fig. 119 in der Richtung *a—b*. Getroffen sind die beiden Mammaranlagen (*ma*) und Marsupialtaschen (*mt*) der linken Seite. Die durch die punktierte Linie *a—b* abgegrenzte Epidermisleiste, aus der sie entspringen, entspricht der linken Primäranlage.

Mammaranlagen auftretenden Bildungen herleiten, kann ihr Vergleich mit der Milchlinie von neuem mit guten Gründen aufgenommen werden. Selbstverständlich — es ist wohl kaum nöthig, dies noch einmal ausdrücklich hervorzuheben — geht aus diesem Vergleich nicht etwa hervor, dass die Milchlinie mit den bei *Myrmecobius* vorliegenden Leisten in directem, genetischem Zusammenhange steht; wohl aber erläutert der Umstand, dass die Primäranlagen des Ameisenbeutlers eine leistenartige Anlage des Mammarapparates liefern, wie aus dem homologen Milchstreifen der Placentaler die Milchlinie als ähnliche Leistenbildung hervorgehen konnte.

Die Homologie von Milchstreifen und Primäranlagen giebt sich aber weiterhin auch direct aus den Form- und Lagebeziehungen beider Bildungen zu erkennen.

In topographischer Hinsicht ist zunächst festzustellen, dass sowohl die Primäranlagen der Monotremen und Marsupialier als auch die Milchstreifen der Placentaler vollkommen übereinstimmend orientirt sind, indem sie jederseits innerhalb des zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten gelegenen Rumpfabschnittes entstehen, und zwar an der Stelle, wo die Seitenplatten des Rumpfes gegen die embryonale Membrana reuniens inferior angrenzen. Ueberall finden sie sich daher zuerst in lateraler Position — je jüngere Stadien man untersucht, desto weiter nach der Dorsalseite zu gelegen — und rücken erst in Folge Schwindens der RATHKE'schen Verschlussmembran einander in medioventraler Richtung entgegen, woraus schliesslich die bauchständige Lage der aus ihnen sich differenzirenden Mammarorgane resultirt. In allen 3 Säugethierordnungen ist daher genau die gleiche Ventralwanderung der ersten Anlagen des Mammarapparates — einerlei ob es sich dabei um Primäranlagen oder Milchstreifen handelt — zu constatiren, auf

deren auffällige Erscheinung O. SCHULTZE (1892, p. 267) sogleich bei seiner ersten Beschreibung der Milchlinie ausdrücklich hingewiesen hat. Seine Angaben — und ebenso die sie ergänzenden Mittheilungen von MALL (1898, p. 361) über das „shifting of the milk line“ — passen, obwohl ihnen nur Verhältnisse bei Placentaliern zu Grunde liegen, sozusagen wörtlich auf die Befunde, die ich früher bei *Echidna* (BRESSLAU 1907, p. 475) und jetzt bei den Marsupialiern erheben konnte. Wie weit die topographische Uebereinstimmung geht, ergibt sich daraus, dass sowohl bei *Echidna* wie bei den Marsupialiern die Hautmuskelpatte in jungen Embryonalstadien stets genau bis an das unterhalb der Primäranlagen gelegene Bindegewebspolster heranreicht (s. meine *Echidna*-Arbeit, 1907, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 1 und 2a *lm*), und dass nach HENNEBERG (1900, p. 50), der auch den feineren Einzelheiten bei der Entstehung des Milchstreifens seine Aufmerksamkeit zugewandt hat, genau das Gleiche bei der Ratte der Fall ist.

Etwas weniger klar erscheinen zunächst die Verhältnisse, wenn man die Ausdehnung der Primäranlagen und Milchstreifen in der Längsrichtung der Embryonen ins Auge fasst. Die Primäranlagen bilden wohl bei *Echidna* wie bei den untersuchten Marsupialier-Arten auf die caudale Bauchhälfte beschränkte, cranialwärts niemals über Nabelhöhe hinausreichende, ovale Hautfelder von relativ geringer, die Breite etwa nur 3—4, höchstens 5mal übertreffenden Länge. Dagegen dehnt sich der Milchstreifen bei der Ratte, wo er am genauesten, und beim Menschen, wo er am häufigsten untersucht ist, jederseits über die ganze Länge des Abstandes zwischen der vorderen und hinteren Extremität aus, ja er setzt sich ohne scharfe Grenze noch weiter cranial- und caudalwärts, bis in die Gegend der Achselhöhle und der Inguinalbeuge, fort. Zu Bedenken gegen die Annahme der Homologie von Primäranlagen und Milchstreifen ist jedoch auch hiernach kein Anlass, da diese Differenzen zweifellos secundärer Natur und jedenfalls nur auf die bei den Placentaliern so häufige Ausdehnung der Zitzenreihen über die ganze Rumpflänge zurückzuführen sind. Bei der Ratte mit ihren von der Brust bis zur Leistengegend reichenden Zitzenreihen (s. Textfig. 72, S. 773) ist es sozusagen selbstverständlich, dass der Milchstreifen und die daraus hervorgehende Milchlinie diese Länge besitzt¹⁾; ebenso wird dies beim Menschen begreiflich, wenn man bedenkt, dass das einzige Milchdrüsenpaar der Primaten lediglich den Rest einer früher grösseren Zahl von Mammarorganen bildet, deren Reduction die Milchlinie nur zum Theil²⁾, der Milchstreifen aber gar nicht mitgemacht hat. Bei den Ungulaten mit ihrem auf die hintere Hälfte des Abdomens beschränkten Euter dehnt sich dagegen das Aequivalent des Milchstreifens jederseits nur von der Nabelgegend bis zur Inguinalgegend aus, wie PROFÉ (1899) beim Pferd und Schaf beobachtete, und ich bei letzterem bestätigen konnte (s. oben S. 795). Es finden sich also auch unter den Placentaliern Formen mit Verhältnissen des Milchstreifens, wie sie für die Beuteltiere mit ihren zumeist in der caudalen Bauchhälfte zusammengedrängten Zitzen typisch sind. Umgekehrt ist es nicht ausgeschlossen, dass die Primäranlagen der mit langen Zitzenreihen ausgestatteten, bisher leider noch nicht genügend untersuchten *Peramys*- und *Marmosa*-Arten unter den Marsupialiern durch grössere Längsstreckung an die Verhältnisse bei den placentalen Säugern erinnern.

1) Dafür, dass hier ein secundäres Verhalten vorliegt, spricht übrigens auch der Umstand, dass sich der Milchstreifen der Ratte nach der Beobachtung HENNEBERG's (1900, p. 19, 42) ontogenetisch nicht sofort in seiner ganzen Länge anlegt, sondern seinen zur Inguinalbeuge ziehenden Theil erst später entstehen lässt. Infolgedessen kommt bei der Ratte auch keine einheitliche Milchlinie zu Stande (s. oben S. 772). Man wird gut thun, bei weiteren Untersuchungen an Placentaliern auf diese interessanten Verhältnisse besonders zu achten.

2) Nach den Angaben von BROUHA (1905, p. 470f.) hat die Milchlinie beim Menschen eine grössere Ausdehnung, als man bisher angenommen hatte.

Nicht minder gross als die topographische ist die structurelle Uebereinstimmung von Primäranlagen und Milchstreifen. Die dem ein- und zweischichtigen Stadium des Milchstreifens der Placentaler entsprechenden jüngsten Stadien der Primäranlagen sind allerdings bisher noch nicht zur Untersuchung gelangt. In den späteren Stadien dagegen gleichen die Querschnittsbilder der Primäranlagen auffällig den Bildern, wie sie der Milchstreifen etwa um die Zeit der beginnenden Differenzirung der Milchlinie liefert (vgl. z. B. die Schnitte durch die Primäranlagen von *Echidna*, BRESLAU 1907, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 1—3 und die von HEINRICH SCHMITT, 1898, Taf. XIX—XXI, vorzüglich abgebildeten, zahlreichen Schnitte durch den Milchstreifen bezw. die Milchlinie des Menschen). Dabei erstreckt sich die Uebereinstimmung nicht etwa nur auf den Antheil der Epidermis an diesen Bildungen, sondern auch auf die zugehörigen Differenzirungen in der Cutis. So findet sich sowohl unterhalb der Primäranlagen wie unterhalb des Milchstreifens jene Mesenchymzellenansammlung, auf deren Beziehungen zur Hautmuskelanlage eben schon hingewiesen wurde. Auch die reiche Vascularisation dieser Bindegewebspolster, die ja für die Ableitung der Primäranlagen von Brütorganen besonders bezeichnend ist (vgl. Taf. XXX, Fig. 13 *Dr* meiner *Echidna*-Arbeit), ist ebenso den Marsupialiern (s. o. S. 662) wie den Placentaliern eigen. Allerdings ist bei letzteren — von einer auf den Menschen bezüglichen Angabe HEINRICH SCHMITTS (1898, p. 297) abgesehen — bisher noch so gut wie gar nicht auf diese Verhältnisse geachtet worden. Doch kann ich auf Grund eigener Beobachtungen angeben, dass sich das Milchstreifen- bezw. Milchliniengebiet relativ frühzeitig durch grossen Blutgefässreichtum auszeichnet.

So sprechen alle Verhältnisse, die wir betrachtet haben, übereinstimmend dafür, dass der Milchstreifen sammt Milchlinie das Homologon der den Monotremen und Marsupialiern eigenthümlichen Primäranlagen des Mammarapparates darstellt. Im Lichte dieser Anschauung erscheint der Milchstreifen der Milchlinie gegenüber als die bedeutsamere Bildung, während sich bisher umgekehrt die wegen ihrer makroskopischen Sichtbarkeit auffälligere Milchlinie grösserer Beachtung erfreute. Diese stellt nur eine secundär bei den Placentaliern zur Ausbildung gelangte Differenzirung innerhalb des Milchstreifens dar, deren Entstehung vielleicht einestheils in der vererbten Disposition der Primäranlagen zur Leistenbildung, andertheils in der erst bei den Placentaliern zu consequenter Durchführung gelangten Reihenanordnung der Zitzen begründet ist. Strenggenommen ist es also thatsächlich nicht unrichtig, wenn behauptet wurde, dass der Milchlinie keine grössere phylogenetische Bedeutung zukommt, nur dass dies in ganz anderem Sinne zu verstehen ist, als es BEARD, PROFÉ und alle Autoren, die sich ihnen angeschlossen haben, meinten.

Mammaranlagen und Zitzen.

Wenn auch die principielle Gleichwerthigkeit der Placentaler- und Marsupialierzitzen nach Bau und Entwicklung längst keinem ernsthaften Zweifel mehr begegnet, so herrscht doch bisher, wie jeder Vergleich der in den modernen Lehrbüchern vertretenen Anschauungen lehrt, weder Uebereinstimmung noch Klarheit darüber, wie die Ableitung der Zitzen hier und dort von einander im Einzelnen durchzuführen ist. Hauptsächlich liegt das wohl daran, dass seit der weitausgreifenden Arbeit über die Morphologie der Säugethierzitzen, in der KLAATSCH (1884) die Anschauungen GEGENBAURS (1873, 1876) gegen die Angriffe von REIN (1882) vertheidigt und weiter ausgebaut hat, ein ähnlich umfassender Versuch, die gegenseitigen Beziehungen der Säugethierzitzen zu prüfen, nicht mehr unternommen worden ist, und dass infolgedessen die von zahlreichen Forschern in höchst verdienstlichen Einzeluntersuchungen zu Tage geförderten Ergebnisse,

so sehr sie im Speciellen der GEGENBAUR-KLAATSCH'schen Lehre widersprechen, dieser gegenüber noch nicht die richtige Würdigung gefunden haben.

Bekanntermaassen gehen GEGENBAUR und KLAATSCH bei ihren Deductionen von der Mammartasche der Monotremen aus; ihr soll bei den Marsupialiern die Zitzentasche entsprechen, und diese wiederum soll, in Folge ihrer Eigenschaft, sich in verschiedener Weise zur Zitze umformen zu können, die Entstehung der verschiedenen Arten von Placentalierzitzen vermittelt haben. Unter letzteren werden 4 Haupttypen unterschieden: den engsten Anschluss an die Beutelhüthiere zeigt angeblich der bei den mäuseartigen Nagern sich findende Typus I (Textfig. 121 I a), indem hier die Zitze als Papille am Grunde einer von einem Cutiswall umzogenen Zitzentasche entspringt und von dieser lange Zeit umscheidet wird. Erst bei der Lactation

stülpt sich die Zitzentasche ganz um (Textfig. 121 I b) und verlängert auf diese Weise die Zitze. Beim Typus II (Prosimiae, Primates, Textfig. 121 II) legt sich die Zitzentasche gleichfalls, wenn auch etwas seichter an, erhebt

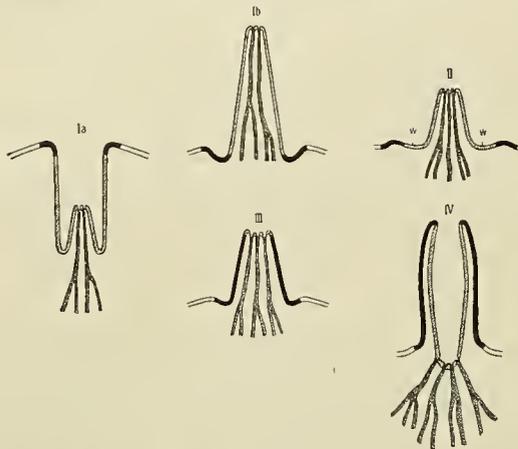


Fig. 121. Schemata der Zitzenbildung einiger ditremer Säuger, nach der Auffassung von GEGENBAUR und KLAATSCH. I a Zitzentasche mit Anlage der Zitze eines Marsupialiers vor der Lactation; I b die Zitze und Zitzentasche ausgestülpt bei Eintritt der Lactation; I a und b veranschaulichen zugleich die Verhältnisse bei den Muriden. II Schema der Zitze von Primaten (spec. Mensch), III von Carnivoren, IV von Wiederkäuern. Ueberall ist der von der Zitzentasche abgeleitete Theil der Zitzenepidermis einfach schraffirt, der vom Cutiswall abgeleitete schwarz dargestellt; die Milchdrüsen doppelt schraffirt; w Warzenhof. Den Zeichnungen liegt Fig. 60 aus O. BÜTSCHLI's Vorlesungen über vergleichende Anatomie (1910, p. 150) zu Grunde.

sich aber nur zum Theil zur Papille, während ihr peripherer, an den ursprünglich zum Zitzentaschen-grunde abfallenden Abschnitt des Cutiswalles angrenzender Rest als Warzenhof oder Areola mammae (Textfig. 121 II w) erhalten bleiben soll. Typus III (Carnivora, Textfig. 121 III) wird dadurch gekennzeichnet, dass sich der Cutiswall zur Zitze erhebt, während sich die Zitzentasche reducirt und nur den Gipfel der Zitze bildet. Beim Typus IV (Ruminantia, Textfig. 121 IV) endlich entsteht die Zitze gleichfalls durch Erhebung des Cutiswalles, die Zitzentasche soll hier aber nicht zurückgebildet, sondern, ohne an ihrem Grunde eine Papille hervorzubringen, in den sogenannten Strichkanal umgewandelt werden. Das Wesen der GEGENBAUR-KLAATSCH'schen Lehre liegt also darin, dass sie die Zitzen in den verschiedenen Abtheilungen der Säugethiere als morphologisch sehr verschiedenwerthige Gebilde betrachtet, die „sich in mehreren Reihen durch die Mammalia aufwärts verfolgen lassen und sämmtlich ihren Ursprung bei den Marsupialiern haben. Für alle aber existirt ein gemeinsamer Ausgangspunkt, ein Zustand völliger Indifferenz, . . . die Mammartasche von *Echidna*“ (KLAATSCH 1884, p. 318).

Vergleicht man indessen die Voraussetzungen, auf denen sich diese Vorstellung aufbaut, mit dem wahren Sachverhalt, wie er in den Ergebnissen der modernen Untersuchungen zu Tage liegt, so zeigt sich, dass die ganze Lehre trotz des grossen Rufes, dessen sie sich bisher erfreute und noch immer erfreut, von Grund auf falsch ist. Weder existirt eine Mammartasche, deren Verhalten alle jene Zitzenbildungen „beherrschen“ könnte (GEGENBAUR 1898, p. 128), noch bestehen, wie GEGENBAUR und KLAATSCH in Folge unzureichender Kenntnis der Entwicklungsvorgänge annahmen, so tiefgehende Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Zitzengruppen, dass zu ihrer Ableitung das Zurückgehen bis auf eine Bildung nach Art der Mammartasche nöthig wäre. Die verschiedenen Typen der Placentalierzitzen lassen sich vielmehr, trotz mancherlei Variation im Einzelnen, als Weiterbildungen nur eines einzigen Zitzentypus

ansehen, der jedenfalls den gemeinsamen Vorfahren der Marsupialier und Placentaler eigen war. Ich möchte versuchen, dies im Folgenden an der Hand einiger halbschematischer Figuren darzuthun, die unter getreuem Anschluss an die wirklich beobachteten Verhältnisse einen sofortigen Vergleich der Zitzenentwicklung bei verschiedenen Formen der Placentaler gestatten.

Vorauszuschicken ist, dass die erste Anlage der Placentalerzitzen überall mit der Differenzierung der Milchhügel aus der Milchlinie ihren Anfang nimmt. Ob echte Milchhügel auch bei den Marsupialiern vorkommen, ist noch nicht mit Sicherheit erwiesen, kann aber nach SELENKA's (1887, p. 110) Angaben¹⁾ über die makroskopische Sichtbarkeit der „Zitzen“ bei Embryonen als wahrscheinlich angenommen werden. Weiterhin verläuft die Entwicklung jedenfalls für längere Zeit zunächst in der gleichen Weise wie bei den Marsupialiern, indem sich die Milchhügel in die Cutis einsenken und nach einander vom linsen- zum zapfen- und kolbenförmigen Stadium übergehen. In letzterem Stadium erhalten sie die bekannte, in Textfig. 122 A abgebildete Gestalt, von der auch oben bei Besprechung der Marsupialierzitzenentwicklung ausgegangen wurde (vgl. Textfig. 110 a, S. 801).

Während aber bei den Marsupialiern (mit Ausnahme der Didelphyiden) die Mammaranlagen ihre Entfaltung mit diesem Zeitpunkt noch keineswegs abgeschlossen haben, sondern weiterwachsen, wobei sich besonders der Hals der Kolben beträchtlich verlängert (Textfig. 110 b), findet Aehnliches bei den Placentaliern, soweit bekannt, nirgends statt. Vielmehr setzt bei ihnen alsbald die Involution der Mammaranlagen ein, die sich zuerst durch Auftreten einer seichten Delle an der Oberfläche des Kolbenhalses bemerkbar macht; meist hat sich inzwischen auch der Cutiswall durch Wucherung des die Mammaranlagen umgebenden Areolargewebes leicht zu erheben begonnen (Textfig. 122 B). Dieses Stadium, das anscheinend noch allen Placentaliern zukommt, da es von den verschiedensten Autoren bei den verschiedensten Formen beobachtet wurde²⁾, deutet überall den Anfang einer Umwandlung der Mammaranlagen in Zitzentaschen an, auch dort, wo ihre eigentliche Aushöhlung unterbleibt (Wiederkäuer).

Bei den weiteren Vorgängen machen sich dagegen Differenzen geltend, die zu gesonderter Betrachtung der Verhältnisse bei den verschiedenen Placentaliern nöthigen. Angesichts der bedeutenden Mannigfaltigkeit, die dabei herrscht, genügen keineswegs 4 Typen zu ihrer Einordnung, wie übrigens KLAATSCH (1884, p. 321) selbst vorausgesehen hat; vielmehr ist eine wesentlich grössere Zahl zu unterscheiden. Wieviele lässt sich allerdings einstweilen nicht angeben, da von zahlreichen Formen die Einzelheiten der Zitzenbildung noch gar nicht oder nur unzulänglich bekannt sind³⁾. Ich beschränke mich daher im Folgenden auf eine Auswahl von 6 Typen, bei denen wir über die fraglichen Verhältnisse hinreichend zuverlässig orientirt sind.

Erster Typus (Textfig. 122, Reihe I). Ich beginne mit den Verhältnissen bei den Carnivoren, weil sie nach den oben (S. 791) mitgetheilten Beobachtungen sich leicht mit den Zuständen bei den Marsupialiern vergleichen lassen. Die kolbenförmige Mammaranlage wird nämlich hier⁴⁾, nachdem sie das in Textfig. 122 B abgebildete Stadium erreicht hat, zu einer richtigen Zitzentasche ausgehöhlt (I a, Textfig. 122), die indessen nur der Zitzentasche der primitivsten Didelphyiden (*Marmosa*, s. Textfig. 110 e) vergleichbar ist, da ihrer Aushöhlung kein Wachstum des Kolbenhalses vorausgeht. Ehe noch die Aushöhlung ganz

1) Auch die zugehörige Figur SELENKA's (Taf. XXVII, Fig. 6) zeigt die einzelnen Mammaranlagen als kleine, deutlich erhabene Hügel. Allerdings ist die Anordnung der Hügel nicht ganz genau wiedergegeben, sicher ist mindestens die unpaare Mammaranlage — die wohl um diese Zeit überhaupt noch nicht entstanden ist — nicht an der Stelle (d. h. cranial vom Nabel) gelegen, wo sie SELENKA zeichnet.

2) Als Beispiele seien genannt: Mensch (HUSS 1873, TOURNEUX 1892), Muriden (GEGENBAUR 1876), Kaninchen (REIN 1882), Schwein (REIN, PROFÉ 1899), Hund (KLAATSCH 1884), Fledermaus (BROUHA 1905), Rind (PROFÉ), Schaf, Maulwurf (s. diese Arbeit).

3) Aus diesem Grunde mussten z. B. auch die Cetaceen-Zitzen unberücksichtigt bleiben.

4) Zum mindesten bei einzelnen Formen (Dachs).

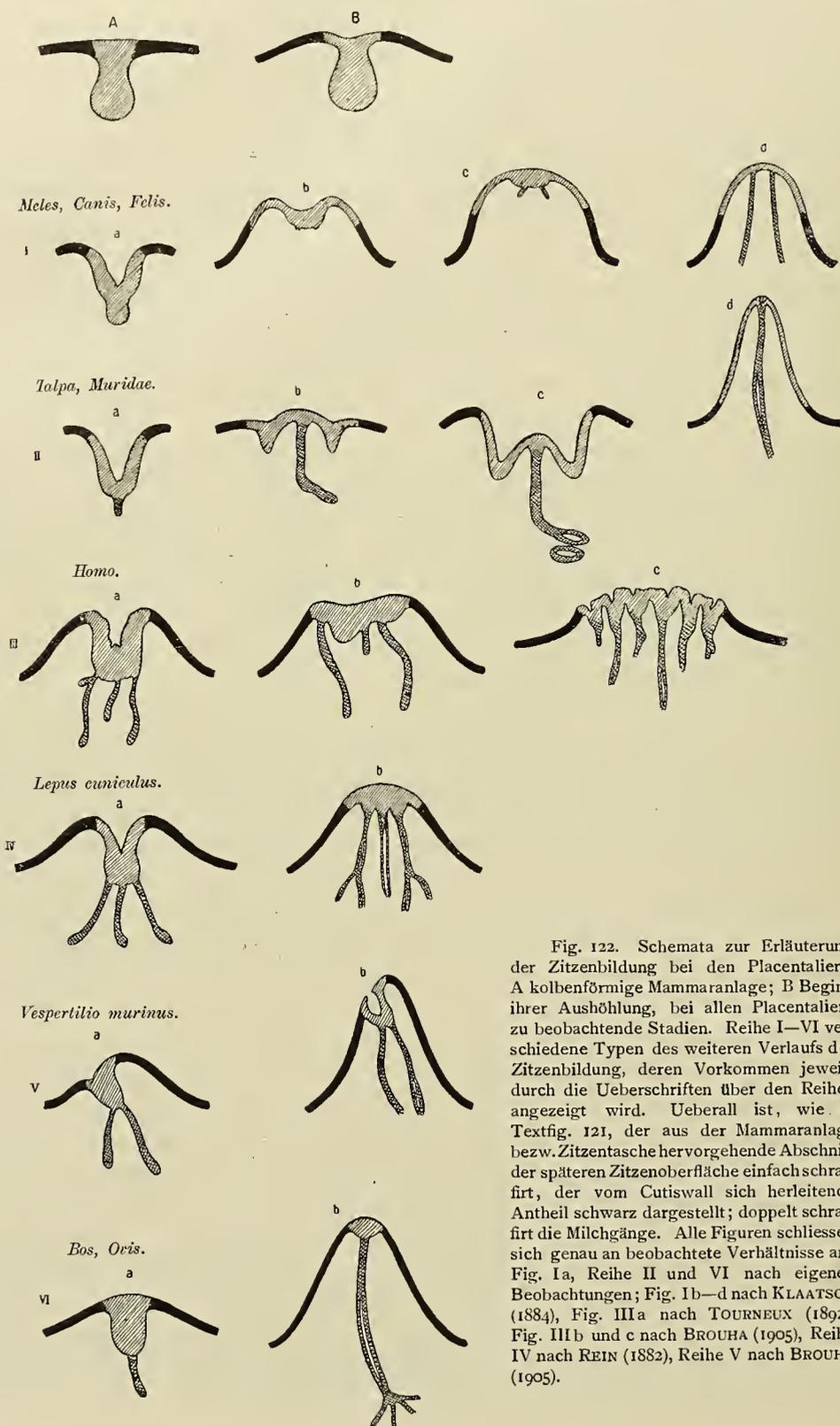


Fig. 122. Schemata zur Erläuterung der Zitzenbildung bei den Placentaliern. A kolbenförmige Mammaranlage; B Beginn ihrer Ausböhlung, bei allen Placentaliern zu beobachtende Stadien. Reihe I—VI verschiedene Typen des weiteren Verlaufs der Zitzenbildung, deren Vorkommen jeweils durch die Ueberschriften über den Reihen angezeigt wird. Ueberall ist, wie in Textfig. 121, der aus der Mammaranlage bzw. Zitzen tasche hervorgehende Abschnitt der späteren Zitzenoberfläche einfach schraffirt, der vom Cutiswall sich herleitende Antheil schwarz dargestellt; doppelt schraffirt die Milchgänge. Alle Figuren schliessen sich genau an beobachtete Verhältnisse an: Fig. 1a, Reihe II und VI nach eigenen Beobachtungen; Fig. 1b—d nach KLAATSCH (1884), Fig. IIIa nach TOURNEUX (1892), Fig. IIIb und c nach BROUHA (1905), Reihe IV nach REIN (1882), Reihe V nach BROUHA (1905).

beendet ist, erfolgt eine Umstülpung der Zitzentasche, in ähnlicher Weise, wie es oben (s. Textfig. III, II S. 804) als basaler Eversionsmodus von den Phalangeriden und Phascolarctiden beschrieben wurde, d. h. es findet eine allmählich von aussen nach innen fortschreitende Umkrepelung der Zitzentaschenränder statt, die zunächst nur den an den Cutiswall angrenzenden Abschnitt der späteren Mamilla zum Hervortreten bringt, ihren Gipfelabschnitt aber einstweilen noch unevertirt lässt. Gleichzeitig beginnt der Cutiswall emporzuwuchern, und es entsteht infolgedessen eine Zitzenanlage, auf deren Kuppe der Grund der ursprünglichen Zitzentasche eine kleine Grube bildet, von der die Milchdrüsen sprossen ihren Ursprung nehmen (Ib). Weiterhin wird auch diese Grube ausgestülpt (Ic) und schliesslich durch stetiges Fortschreiten des Aushöhlungs- und Eversionsprocesses auch der letzte Rest der einstigen Zitzentasche zum Verschwinden gebracht. Auf diese Weise gelangt bereits während des embryonalen Lebens die definitive Zitze mit den getrennt auf ihrem Gipfel ausmündenden Milchgängen zur Entwicklung (Id). Sie verdankt, wie auch schon KLAATSCH erkannt hat, zum grossen Theile der evertirten Zitzentasche ihre Entstehung, ihr basaler Abschnitt wird jedoch von dem gleichfalls emporgewucherten Cutiswall geliefert.

Zweiter Typus (Textfig. 122, Reihe II). Auch beim Maulwurf und bei den Muriden wird, wie ich oben (S. 768, 775) gezeigt habe, die kolbenförmige Mammaranlage zu einer ähnlichen Zitzentasche ausgehöhlt (IIa) wie bei den Carnivoren. Sie evertirt sich aber, nachdem an ihrem Grunde der bei diesen Formen einzige Milchdrüsen spross aufgetreten ist, in anderer Weise als dort, indem sie sich flach ausbreitet und ihre ganze Auskleidung an die freie Oberfläche gelangen lässt, wobei sich ihr innerster Abschnitt zu einer kleinen, den Milchdrüsen spross tragenden Papille erhebt (IIb). Im Umkreise der Papille, aber noch innerhalb des Zitzentaschenareals, tritt frühzeitig eine solide Ringfalte auf, die durch Aushöhlung die Entstehung der secundären Zitzenscheide herbeiführt. Die bis dahin oberflächlich gelegene Zitzenanlage zieht sich dann allmählich in die Scheide zurück, um von ihr bis zum Eintritt der Lactation umschlossen zu bleiben (IIc). Dann erst erfolgt ein erneutes Hervortreten der Papille und damit die Bildung der definitiven Zitze (II d). Da die secundäre Zitzenscheide, trotzdem sie eine Neubildung darstellt, aus dem Material der ursprünglichen Zitzentasche hervorgeht, ist der Epithelüberzug der fertigen Mamilla grösstentheils ein Derivat der Zitzentasche, während der Cutiswall nur den basalen Zitzenabschnitt bilden hilft. Dagegen fungirt weder die „Mammartasche“ bis zum Eintritt der Lactationsperiode als Zitzenscheide (KLAATSCH 1884, p. 319), noch kann davon die Rede sein, dass sich hier unmittelbar „ein die Didelphen auszeichnendes Verhalten in eine Abtheilung der Monodelphen fortgesetzt“ hätte (GEGENBAUR 1876, p. 281).

Dritter Typus (Textfig. 122, Reihe III). Beim Menschen, wo die Verhältnisse in neuerer Zeit durch die zuverlässigen, die älteren Angaben von HUSS (1873), REIN (1882), CURTIS (1889) TOURNEUX (1892) u. A. in vielen Punkten ergänzenden und berichtigenden Untersuchungen BROUHA's (1905) beträchtlich geklärt worden sind, zeigt die Zitzenentwicklung gegen die beiden vorher besprochenen Typen insofern einen bedeutsamen Unterschied, als hier die kolbenförmige Mammaranlage nicht mehr zu einer eigentlichen Zitzentasche umgewandelt, sondern nur mehr oder minder unvollkommen ausgehöhlt¹⁾ wird, während gleichzeitig die Erhebung der Zitze wesentlich auf Kosten des Cutiswalles erfolgt (III a). Doch wird auch hier die Mammaranlage, nachdem an ihrem Grunde die Milchdrüsen sprossen aufgetreten sind, in ihrer ganzen ursprünglichen Ausdehnung zur Bildung der Zitzenoberfläche herangezogen, indem sie sich zunächst mehr und mehr abflacht (III b) und sich dann durch Einschnürungen, die an ihrer Unterfläche

1) Die Frage, wie weit es zu einer Aushöhlung der kolbenförmigen Mammaranlage kommt, bildet so ziemlich den einzigen, noch unentschiedenen Punkt in der Entwicklung der menschlichen Zitze. BROUHA (1905, p. 498/499) giebt an, dass es meist nur zu einer flachen Einsenkung kommt, und dass Bilder, wie in Textfigur 122, III a reproducirt, zu den Ausnahmefällen gehören. Da aber solche Bilder in der Literatur mehrfach vorliegen, und auch neuerdings PINKUS (1910) ein solches zeichnet, kann dies Verhalten doch wohl als in den normalen Entwicklungsgang gehörig angesehen werden.

auftreten, in einzelne Segmente zerlegt, mittelst deren schliesslich die Milchgänge für sich gesondert an der breiten Zitzenoberfläche ausmünden (III c). Es ist also nicht richtig, wenn KLAATSCH (1884, p. 319, 286) auf Grund der irrigen Angaben von HUSS (1873) hier den Cutiswall bei der Bildung der Mamilla nicht mitwirken und die Areola mammae, in deren Mitte sich die Zitze erhebt, der „Innenfläche der embryonalen Mammartasche“ entsprechen lässt.

Vierter Typus (Textfig. 122, Reihe IV). Aehnliche Verhältnisse, wie beim Menschen, scheinen den Bildern REIN's (1882) und Angaben BROUHA's (1905) zufolge beim Kaninchen vorzuliegen, indem sich auch hier die Mammaranlage nur unvollkommen aushöhlt (IV a) und schliesslich nur den Epithelüberzug des Gipfels der Mamilla liefert (IV b). Dadurch, dass sich aber die Zitze relativ stärker erhebt als beim Menschen, und zwar ebenfalls hauptsächlich durch Proliferation des Cutiswalles, wird das Verhältniss der Antheile von Mammaranlage und Cutiswall an der Bildung der definitiven Zitze noch mehr zu Ungunsten der ersteren verschoben.

Fünfter Typus (Textfig. 122, Reihe V). Die Reducirung des Antheils der Mammaranlage an der Herstellung der Zitze, die bereits bei den beiden vorhergehenden Typen bemerkbar war, tritt nun bei der Fledermaus ganz offensichtlich zu Tage. Hier ist nach den schönen Beobachtungen BROUHA's (1905) kein Zweifel daran möglich, dass sich die Mamilla lediglich durch Proliferation des Cutiswalles erhebt (Va), und zwar bei der Species *Vespertilio murinus* mit der Besonderheit, dass der Mammaranlagenkolben nicht auf dem Gipfel, sondern auf dem der Bauchmittellinie zugekehrten Abhänge der Zitze inserirt. Die Mammaranlage selbst trägt nichts zur Bildung der Zitze bei, sondern ist noch beim Neugeborenen in stark reducirter Gestalt erhalten und bildet hier mit ihrer Aushöhlung eine gemeinsame Ausmündungsstelle für die Gesamtheit der Milchgänge (V b). Erst nach der Geburt bildet sich dieser Mammaranlagenrest allmählich zurück; die Folge seines langen Bestehens ist aber, dass auch beim erwachsenen Weibchen die Milchgänge dicht zusammengedrängt und excentrisch auf dem Gipfel der Zitze ausmünden.

Sechster Typus (Textfig. 122, Reihe VI). Den höchsten Grad der Rückbildung erfährt endlich die Mammaranlage bei den Wiederkäuern¹⁾, indem hier nicht nur die Erhebung der Zitze ausschliesslich dem Cutiswall zu verdanken ist, sondern auch jede weitere, über das in Textfig. 122 B abgebildete Stadium hinausgehende Aushöhlung der Mammaranlage unterbleibt. Diese wird vielmehr, nachdem sie dem nur in der Einzahl auftretenden Milchdrüsenspross den Ursprung gegeben hat (VIa), von dem emporwuchernden Cutiswall einfach mit in die Höhe gehoben und dabei stetig reducirt (VIb), sodass sie schon embryonal nahezu vollständig wieder zum Verschwinden gebracht wird. Ihr Antheil an der Herstellung der Zitzenoberfläche beschränkt sich also lediglich auf die Ausmündungsstelle des Milchganges (Strichkanal) selbst. Angesichts des Umstandes, dass dieser Sachverhalt durch die übereinstimmenden Beobachtungen zahlreicher Untersucher (s. oben S. 797) völlig sichergestellt ist, muss es als unverständlich bezeichnet werden, dass die GEGENBAUR-KLAATSCH'sche Deutung des Strichkanals als persistente Zitzentasche noch immer wieder aufs Neue in den Lehrbüchern zum Vortrage gelangt.

Wie man aus dieser Zusammenstellung ersieht, sind mindestens 3 der 4 von GEGENBAUR und KLAATSCH aufgestellten Zitzentypen (s. oben S. 846) ganz anders zu beurtheilen, als es diese Forscher gethan haben. Nach ihnen sollte nur bei den Carnivoren die ursprüngliche Zitzentasche vollständig in der Hervor-

1) Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen auch beim Pferd (KLAATSCH 1884, PROFÉ 1899, HAMBURGER 1900) vorzuliegen, wenn man von der durch die Vereinigung zweier Mammaranlagen zur Bildung der Zitze hervorgerufenen Complication absieht. Beim Schwein ist die Reducirung der Mammaranlage und Milchdrüsensprossen (deren je zwei aus einer Mammaranlage entspringen) nach PROFÉ noch nicht ganz so weit vorgeschritten wie bei den wiederkäuenden Artiodactylen, ein Verhalten, das einen schönen Uebergang zu dem extremen Zustand bei den Ruminantia bildet. Doch habe ich es nicht für nöthig gehalten, daraus noch einen weiteren Typus zu bilden.

bringung der Zitze aufgehen, bei allen übrigen Formen aber noch zu einem mehr oder minder grossen Theile in neben der Zitze bestehenden Bildungen erhalten bleiben: bei den Muriden in der secundären Zitzenscheide, beim Menschen in der Areola mammae, bei den Wiederkäuern im Strichkanal. Von alledem ist — wie ein genauerer Vergleich der Textfig. 121 und 122 lehrt — keine Rede. Die bei den Mäusen und ähnlich auch beim Maulwurf zur Entwicklung gelangte Zitzenscheide ist eine unzweifelhafte Neubildung¹⁾, die mit der Zitzentasche nur insofern in Zusammenhang steht, als sie aus deren Bereich ihren Ursprung nimmt. Die Areola des Menschen und jedenfalls auch der übrigen Primaten hat nichts mit der Zitzentasche zu thun, sondern bildet lediglich eine besonders differenzirte Partie des Cutiswalles in der Umgebung der Mamilla, die sich, wenn man von den sehr variablen Einzelheiten der histologischen Ausgestaltung absieht, ganz ähnlich auch bei zahlreichen anderen Säugern (besonders Nagern und Carnivoren) ausgebildet findet. Es ist also nicht angängig, die Warzenhöfe der letzteren der menschlichen Areola als genetisch fremde „Pseudo-Areolae“ (KLAATSCH 1884, p. 300) gegenüberzustellen. Der Strichkanal der Wiederkäuer endlich ist nichts als ein Milchgang, dessen starke Entfaltung einem compensatorischen Wachsthum zuzuschreiben ist, das die Reduction der Milchdrüsen sprossen auf die Einzahl nach sich zog, und das, wenn man die relative Grösse der erwachsenen Thiere in Betracht zieht, ebenso beim Maulwurf und bei den Muriden zu beobachten ist. Wodurch diese Reduction der Milchgangzahl bedingt ist, kann dahingestellt bleiben. Jedenfalls repräsentirt sie nur einen extremen Fall der allgemeinen Erscheinung, dass die Zahl der Milchdrüsen sprossen in den Zitzen der ditremen Säugethiere beträchtlich variirt.

Die tiefgreifenden Unterschiede, die GEGENBAUR und KLAATSCH veranlassten, die Zitzen der Muriden, Primaten, Ruminantien und Carnivoren als morphologisch heterogen zu betrachten, existiren also nicht. Ueberall entsteht die Zitze vielmehr in principiell der gleichen Weise — ebenso wie bei den Marsupialiern (s. oben S. 800) — durch das Zusammenwirken von Zitzentasche und Cutiswall, und nur die Grösse des Antheils jedes dieser Factoren zeigt graduelle Verschiedenheiten. Je nachdem, ob der Antheil der Zitzentasche oder des Cutiswalles überwiegt, kommt es zur Bildung von Zitzen, die dem Eversions- oder Proliferationstypus angehören. Als Eversionszitzen einfachster Art stellen sich die Zitzen der Carnivoren dar, indem hier aus der Mammaranlage zuerst eine Zitzentasche hervorgeht, die sich allmählich zur Zitze umstülpt und dabei zum grössten Theile die Zitzenoberfläche bildet, dem Cutiswalle nur die Zitzenbasis zur Bethätigung überlassend. Aehnlich, wenn auch durch das Hinzutreten der Zitzenscheiden etwas complicirter ist der Eversionstypus beim Maulwurf und bei den Muriden. Extreme Proliferationszitzen finden sich bei den Ruminantien, indem hier umgekehrt die Zitze fast ganz aus dem mächtig emporgewucherten Cutiswall hervorgeht. Zwischen diesen Grenztypen der Eversions- und Proliferationszitzen vermitteln Uebergangsbildungen der verschiedensten Art, wie sie vorhin vom Menschen, Kaninchen, Schwein und der Fledermaus beschrieben wurden und jedenfalls noch bei zahlreichen anderen Placentaliern zu beobachten sind; sie erläutern in allen möglichen Abstufungen, wie bei zunehmender Reduction der Zitzentaschen der Cutiswall in immer grösserem Umfange zur Herstellung der Zitze herangezogen wird.

Untersucht man nun die gegenseitigen Beziehungen dieser Bildungen bei den Placentaliern und Marsupialiern, so ergibt sich als bemerkenswerthes Resultat, dass keine Möglichkeit besteht, die Verhältnisse bei den ersteren als Fortführung des bei den letzteren erreichten Zustandes anzusehen, sondern dass in

1) Ich bin überzeugt, dass bei erneuter Untersuchung auch die eigenartige Scheide, in der die Zitze der Cetaceen verborgen liegt, sich als eine solche Neubildung erweisen wird.

jeder der beiden Säugethierordnungen für sich der Process der Zitzenentwicklung selbständig zur Hervorbringung von Eversions- und Proliferationszitzen geführt hat. Es ist ausgeschlossen, die Proliferationszitzen der Placentaler, die so mannigfach wechselnde Gestalt zeigen, von den extremen Proliferationszitzen abzuleiten, wie sie unter den Marsupialiern, soweit bekannt, nur bei *Didelphys marsupialis* zur Ausbildung gelangt sind. Ebenso wenig ist es angängig, die Eversionszitzen der Muriden und des Maulwurfes auf die scheinbar so ähnlich aussehenden Eversionszitzen der australischen Beutler zurückzuführen, da ihrer Entfaltung hier und dort ganz verschiedene genetische Prozesse zu Grunde liegen, hier ein primäres Wachstum der Mammaranlagen vor ihrer Aushöhlung zu Zitzenaschen, dort die Neubildung einer secundären Zitzenscheide nach Eversion der ursprünglichen Zitzenasche. Alles weist vielmehr darauf hin, dass sich diese verschiedenen Zitzentypen in der Reihe der Placentaler selbst entwickelt haben und zwar aus Zuständen, wie sie etwa in den einfachen Eversionszitzen der Carnivoren vorliegen¹⁾. Dieser einfache Typus der Eversionszitze ist aber im wesentlichen derselbe, wie er unter den Marsupialiern bei *Marmosa murina* zu beobachten ist; er repräsentirt also wohl den ursprünglichen Zitzentypus, der bei den Metatheria auf der Grundlage der Brütorgane zur Entwicklung (s. oben S. 803) gelangte. Hier ist der gemeinsame Ausgangspunkt für die Stammesentwicklung sowohl der Marsupialier- wie der Placentalerzitzen, die aber sonst jede für sich eine selbständige Zitzenkategorie darstellen. Die mannigfaltige Differenzirung der Zitzen, verbunden mit beträchtlicher Aehnlichkeit der hier und dort unabhängig erreichten Endformen, stimmt ausgezeichnet zu dem gesammten Entwicklungsverhalten der Marsupialier und Placentaler, das in so zahlreichen Merkmalen parallele Züge aufweist.

Milchdrüsen.

Ueber die phylogenetische Bedeutung der Placentaler-Milchdrüsen sind längere Auseinandersetzungen nicht nöthig. Ihre Homologie mit den Milchdrüsen der Marsupialier steht ausser Zweifel, zumal seit die Untersuchungen von CLARA HAMBURGER (1900), v. EGGELING (1904) und BROUHA (1905) erwiesen haben, dass bei einer Reihe von Placentaliern (Pferd, Esel, Katze, Mensch) aus der Mammaranlage nicht nur die Milchdrüsengänge, sondern auch noch Anlagen von Mammarhaaren und Talgdrüsen hervorgehen, die histologisch und topographisch mit den entsprechenden Sprossenbildungen bei den Marsupialiern genau übereinstimmen.

Unterschiede in den Verhältnissen bei den Marsupialiern und Placentaliern resultiren nur aus einem einzigen Punkte: die Haarbälge, die an den Mammaranlagen der Placentaler embryonal angelegt werden, bringen es niemals mehr zur Entwicklung von Haaren²⁾, sondern gehen frühzeitig zu Grunde, theils mit den Talgdrüsen, die von ihnen aus ihren Ursprung nehmen, theils allein³⁾. Die Rudimentation dieser Haaranlagen ist also bei den Placentaliern viel weiter fortgeschritten als bei den Marsupialiern, wo die entsprechenden Haarbälge noch Haare, wenn auch nur von kurzer Lebensdauer, hervorbringen. Sehr interessant ist es, dass die von BROUHA untersuchten Placentaler verschiedene Etappen dieses Rückbildungsprocesses veranschaulichen: bei der Katze sind noch alle Milchgänge mit Haar- und Talgdrüsen-

1) Dieses ursprüngliche Eversionszitzenstadium wird auch bei der Entwicklung der Maulwurf- und Mäusezitzen durchlaufen. Möglicherweise besteht es dauernd bei primitiven Insectivoren und Nagern, bei denen es nicht zur Bildung secundärer Zitzenscheiden gekommen ist. Leider stand mir kein geeignetes Untersuchungsmaterial von derartigen Formen zur Verfügung.

2) Eine Ausnahme bilden nur die oben (S. 787 f.) geschilderten, eigenartigen Verhältnisse beim Eichhörnchen und — nach einer Zeichnung von CLARA HAMBURGER (1900, Fig. 9, p. 24) zu urtheilen — die Verhältnisse bei den Perissodactylen.

3) In diesem Falle enthalten die Zitzen der erwachsenen Thiere, wie schon seit langem von einzelnen Species bekannt mit den Milchdrüsenausführgängen zusammen ausmündende Talgdrüsen.

rudimenten versehen, beim Menschen nur ein kleiner Bruchtheil (2—6 von ca. 20—25 Milchgängen), bei der Fledermaus und beim Kaninchen endlich unterbleibt ihre Bildung gänzlich.

Im Zusammenhang mit dieser Rückbildung der Haarbälge hat ferner der Zeitpunkt ihrer Entstehung eine Verschiebung erfahren. Während nämlich bei den Marsupialiern aus der Mammaranlage primär die Haarbälge und erst aus diesen als Secundärsprossen die Milchdrüsengänge hervorknospen, werden bei den von BROUHA untersuchten Placentaliern die Haarbalganlagen secundär als rudimentäre Anhängsel der primär auftretenden Milchgänge gebildet¹⁾. Dieser Verschiebungsprocess entspricht der bereits bei den Marsupialiern beobachteten Erscheinung (s. oben S. 816), dass die Milchdrüsen sprossen in Folge ihrer progressiven Entwicklungstendenz den Zeitpunkt ihres Auftretens in immer frühere Stadien der Ontogenese verlegen.

Aus der vollkommenen Homologie der Milchdrüsen hier und dort ist zu entnehmen, dass ihre Ausbildung jedenfalls schon zum Abschluss gelangt war, ehe die Differenzirung der Marsupialier und Placentaler aus den Metatheria stattfand. Die Beziehungen der Milchdrüsen zu den Mammardrüsen der Monotremen und ihre Zugehörigkeit zum Schweissdrüsentypus sind oben (S. 814 f.) bereits erörtert worden.

Beutel- und Beutelschliessmuskelleste.

Da der Beutel (bezw. die „Mammartasche“) bisher als die phylogenetisch älteste Einrichtung des Mammarapparates galt, hat man sich vielfach bemüht, auch bei den Placentaliern Reste seiner Existenz ausfindig zu machen. So erklärt es sich, dass eine ganze Reihe von Mittheilungen vorliegt, die angebliche Beutelreste bei monodelphen Säugethieren betreffen.

Einer Anzahl von ihnen wurde schon oben gedacht: so des Versuches, die Inguinaltaschen vieler Antilopen und des Schafes als rudimentäre Beuteltaschen (MALKMUS 1887) bezw. Marsupialreste (PROFÉ 1899) oder aber als „Mammartaschen“ (KLAATSCH 1892) zu deuten (s. S. 796); oder des Versuches, die Milchlinie der Placentalerembryonen auf die Beutfalten (KLAATSCH 1893) oder Marsupialtaschen (BRESSLAU 1902 b) zurückzuführen (s. S. 839). Weiter hat KLAATSCH (1890, p. 627) angegeben, dass bei jungen Hunden der die Zitzen tragende Bezirk der Bauchhaut durch dünnere Behaarung und hellere Färbung an die Innenfläche des Marsupialerbeutels erinnere. Bei *Galictis* (KLAATSCH 1893, p. 281) soll sogar im erwachsenen Zustande ein Beutfeld erhalten bleiben, das „lediglich durch das Fehlen der Falten sich von dem der Marsupialier unterscheidet“. Auch bei einigen Prosimiern glaubt KLAATSCH (1893), wie vor ihm schon RUGE (1892, p. 321 f.), Marsupialreste gefunden zu haben: abdominale Integumentfalten, die zu den Milchdrüsen in bestimmter Lagebeziehung stehen und einen medianen, durch zartere Beschaffenheit und dünnere oder fehlende Behaarung ausgezeichneten Hautbezirk gegen das übrige Integument abgrenzen (*Lemur*, *Nycticebus*, *Loris*)²⁾.

Man versteht aber nunmehr auch, dass allen diesen Versuchen kein Glück beschieden sein konnte. Wir wissen jetzt, dass das Marsupium eine erst innerhalb der Reihe der Beutelthiere, nach ihrer Differenzirung von den Metatheria, erworbene Einrichtung darstellt; es ist also ausgeschlossen, von ihm aus Zustände bei den Placentaliern abzuleiten³⁾. Ebensowenig besteht die von WEBER (1904 p. 34) angedeutete

1) Eine genaue Analogie hierzu ist bei der Entwicklung der Suborbitaldrüsen verschiedener Wiederkäufer zu beobachten. Auch hier verschiebt sich der Zeitpunkt des Auftretens der Haare, von denen die Entstehung dieser Drüsen ursprünglich ausgegangen ist, allmählich so, dass das Haar schliesslich „una dipendenza della ghiandola tubulare“ wird (BECCARI 1910, p. 707).

2) RUGE (1892, p. 323) giebt ausserdem noch an, dass deutliche „Marsupialreste“ bei vielen Affen und anderen Ordnungen angetroffen werden, hat aber, soweit mir bekannt, diesem Hinweis bisher keine nähere Ausführung folgen lassen.

3) Schon LECHE hat übrigens vor Jahren (1897, p. 977) bei Besprechung dieser Befunde skeptisch bemerkt, dass „keiner von ihnen als wirklich beweisend für die Existenz einer einmaligen Marsupialperiode in der Phylogenie der Placentaler angesehen werden“ dürfe.

Möglichkeit, etwaige Beutelreste der Placentaler ohne Vermittlung eines „Marsupialia-Stadiums“ direct auf das Incubatorium des Ameisenigels zurückzuführen. Denn auch bei *Echidna* stellt die Bruttasche einen secundär erworbenen Besitz dar, der den primitiven Monotremen, die allein für etwaige Verwandtschaftsbeziehungen mit den Metatheria in Frage kommen, noch fehlte. Incubatorium und Marsupium repräsentiren vielmehr unabhängig von einander entstandene Einrichtungen, die jeweils auf die specielle Gruppe, in der sie auftreten, beschränkt sind. Nicht anders sind aber auch die bei den Placentaliern hier und da vorkommenden Differenzirungen des Integuments der Mammarregion aufzufassen, und es besteht nicht die geringste Veranlassung, die durchaus fragwürdige und bestenfalls rein äusserliche Aehnlichkeit dieser Bildungen mit dem Incubatorium oder Marsupium zum Ausgangspunkt gewagter Homologisirungsversuche zu machen.

Aehnlich gestaltet sich die Beurtheilung gewisser Differenzirungen der Hautmuskulatur einiger Placentaler, die von verschiedenen Autoren als Reste des Beutelschliessmuskels gedeutet worden sind, besonders bei Carnivoren und Artiodactylen, wo sie sogar im männlichen Geschlecht durch Eingehen von Beziehungen zur Vorhaut (*M. protractor praeputii*) neue Bedeutung gewinnen sollen. So schildert WEBER (1904, p. 35) den *Protractor praeputii* von *Gazella dorcas* „als plattes, der Rectusscheide aufliegendes Muskelband, das derart im Bogen schwanzwärts zieht, dass die Nabelgegend in ein muskelfreies Oval zu liegen kommt. Er endet jederseits am Praeputium. Das muskelfreie Oval entspricht dem Marsupialfeld von *Echidna* RUGE's, in welchem ja gleichfalls der Nabel liegt. Hier vervollständigt der Muskel nach hinten die Achtertour, indem er als Sphincter cloacae die Kloake umgreift. Auch diese Partie erscheint noch bei Artiodactyla als *Musc. retractor praeputii*. Vom weiblichen Rinde ist der fragile Sphincter marsupii als Nabelhautmuskel bekannt.“ Aehnliche Hautmuskelstreifen am Abdomen, die ein muskelfreies Feld zwischen sich lassen, wenn sie es auch nicht rings umranden, sind ferner von einer Anzahl weiblicher Carnivoren beschrieben worden, so z. B. vom Hunde (KLAATSCH 1890, CARLSSON 1900), vom Löwen (v. EGDELING 1896, p. 435) und von *Nandinia* (CARLSSON).

Zugegeben, dass die Aehnlichkeit zwischen dem *Musc. protractor praeputii* der Gazelle und dem Sphincter incubatorii des Ameisenigels recht bedeutend ist, so kann deswegen doch nicht anerkannt werden, dass diese Bildungen einander homolog sind. Vielmehr ist es entschieden einfacher, eine Neudifferenzirung der betreffenden Partien des Bauchhautmuskels bei den Placentaliern anzunehmen, als sich vorzustellen, dass von *Echidna* ererbte Verhältnisse unter Ueberspringung aller Zwischenstufen mit einem Male wieder bei einzelnen, zum Theil hochspecialisirten Placentalerformen zu Tage treten. Auch stösst eine genauere Durchführung des Vergleiches sofort auf Schwierigkeiten. Einmal ist es, wie das Verhalten von *Ornithorhynchus* lehrt (BRESSLAU 1907, p. 516), wahrscheinlich, dass der Sphincter incubatorii sich erst innerhalb des Monotremenstammes differenzirte, also noch nicht den primitiven Ursäufern eigen war, von denen die Metatheria abstammen. Sodann sind bei den Placentaliern überall gerade jene Beziehungen zwischen Hautmuskel und Mammarorganen zu vermissen, die für den Sphincter incubatorii charakteristisch sind. Ein Blick auf die von WEBER (1904, Fig. 30, p. 35) gegebene Abbildung lehrt, dass bei *Gazella* zwar ein angebliches Marsupialfeld da ist, dass aber die Zitzen bzw. Milchdrüsen ganz anderswo — ausserhalb des muskelfreien Ovals und ein gutes Stück caudalwärts von ihm — liegen. Bei *Echidna* dagegen sind es gerade die Mammarydrüsen, die, indem sie der Ausbreitung des Panniculus carnosus über den zwischen ihnen liegenden Bauchhautabschnitt ein Hinderniss in den Weg legen, die Entstehung des Bruttaschenfeldes herbeiführen. Ebensowenig zur Durchführung der Homologie sind die Verhältnisse bei den Carnivoren geeignet, indem hier die angeblichen Beutelschliessmuskelreste nicht etwa das von den Milchdrüsen eingenommene Feld umranden, sondern, wie die Abbildungen CARLSSON's (1900, Taf. XXXVI,

Fig. 4, 5) erweisen, die Drüsen direct bestreichen, also möglicherweise eine compressorische Function ausüben. Eine solche Function würde m. E. das Vorhandensein derart gesonderter Partien des *M. subcutaneus abdominis* ausreichend erklären, ebenso wie zum Verständniss der Differenzirung des *M. protractor praepatii* seine Beziehungen zur Vorhaut genügen dürften. Man hat daher gar nicht nöthig, nach einem Zusammenhang dieser Bildungen mit den Verhältnissen bei den Monotremen zu suchen. Auch an Beziehungen zu den Marsupialiern, wie sie von KLAATSCH angenommen und von v. EGGELING (1896, p. 490f.) mit aller Reserve discutirt wurden, ist in keiner Weise zu denken, da ja weder die primitivsten Beutler, geschweige denn die Metatheria selbst, einen Sphincter marsupii besaßen.

Hyperthelie.

Die Ergebnisse der im speciellen Theile beschriebenen Beobachtungen führen endlich noch zu einer Reihe von Erwägungen, die für die Beurtheilung des Wesens der unter dem Namen Hyperthelie bekannten, anormalen Erscheinungen am Mammarapparat von Bedeutung sind.

In erster Linie hat sich gezeigt, dass das Vorkommen der Hyperthelie nicht bloss auf die Placentaler beschränkt ist, sondern dass auch unter den Marsupialiern die Anlage und Ausbildung überzähliger Zitzen in weitem Umfange zu beobachten ist. Echte Hyperthelie findet sich bei dem normalerweise nur mit 6 Zitzen ausgestatteten, gemeinen Tüpfelbeutelmarter (*Dasyurus viverrinus*), indem hier sowohl unter den Beuteljungen (s. oben S. 676), wie unter den erwachsenen Weibchen (S. 672) einzelne Exemplare 7 oder 8 Mammaranlagen bezw. Zitzen besitzen. Nur embryonal — der Ausdruck kann hier beibehalten werden, obwohl es sich zum Theil um Beuteljunge handelt — wurde die Hyperthelie bei *Perameles obesula* (S. 693), beim Koala (*Phascolarctos cinereus*) und Wombat (*Phascolomys mitchelli*, S. 705) beobachtet; bei ersterem nur an einem einzigen unter zahlreichen untersuchten Beuteljungen, bei den letzteren beiden Arten als scheinbar sehr häufiges Vorkommnis. Erwachsene Weibchen mit überzähligen Zitzen sind dagegen bis jetzt bei keiner der 3 Species gesehen worden. Nicht selten ist ferner sowohl embryonale wie permanente Hyperthelie beim Fuchskusu (*Trichosurus vulpecula*, S. 714 f.) ausgebildet; die bald auf 2, bald auf 4 lautenden Angaben über die Zitzenzahl der erwachsenen Weibchen dieser Art lassen sogar vermuthen, dass hier vielleicht eurythele Verhältnisse vorliegen. Typische Eurythelie (BRESSLAU 1910, p. 335), d. h. ein regelmässiges Schwanken der Zitzenzahl zwischen verschiedenen, bald mehr, bald weniger weit aus einander liegenden Werthen (wie z. B. unter den Placentaliern beim Schwein) wird endlich bei der primitiven Gattung *Phascologale* unter den Dasyuriden, vor allem aber bei zahlreichen Arten der Didelphyiden (s. die Tabelle der Zitzenzahlen S. 806) angetroffen¹⁾. Die verschiedenen Zustände, die unter den Erscheinungskomplex der Hyperthelie fallen, sind also bei den Marsupialiern ebenso verbreitet wie bei den Placentaliern. Alle von mir untersuchten Familien, mit einziger Ausnahme der Macropodiden, lieferten Beispiele dafür.

Das Verständniss für die meisten dieser Vorkommnisse ergibt sich, wie ich schon oben (S. 807) angedeutet habe, aus der Thatsache, dass die Zitzenzahl innerhalb des Beutelthierstammes eine weitgehende Reduction erfahren hat. Während bei den primitivsten Didelphyiden der Besitz von zum Theil erheblich mehr als 10 Zitzen die Regel ist, wird bei den australischen Beutlern, ein paar *Phascologale*- und *Sminthopsis*-Arten ausgenommen, die Zitzenzahl 10 nirgends mehr erreicht; bei der Mehrzahl der Formen

1) Für den von mir vor kurzem (BRESSLAU 1910, p. 338) als Fall von Hyperthelie gedeuteten Befund bei einem Opossumbeuteljungen habe ich oben (S. 813) eine andere, wie mir scheint, befriedigendere Erklärung gegeben.

bleibt sie sogar bedeutend unter diesem Werth. Ebenso wie bei den Placentaliern, wo zweifellos ähnliche Reductionsprocesse stattgefunden haben, sind also auch hier die hyperthelialen Bildungen als Ueberreste einer ursprünglich grösseren, im Laufe der Stammesgeschichte aber verminderten Zahl von Mammarorganen aufzufassen. Es ist wohl sicher, dass diese Deutung für die weitaus grössere Mehrzahl der Fälle zutrifft, vor allem soweit sie bei australischen Beutlern vorkommen. Bei einzelnen Didelphyiden, besonders aus der Gattung *Peramys*, hat aber die Eurythelie möglicherweise die umgekehrte Bedeutung, indem ihr vielleicht progressive, zu einer allmählichen Vermehrung der Zitzenzahl führende Vorgänge zu Grunde liegen (s. oben S. 808).

Der Nachweis der Hyperthelie bei den Marsupialiern gewinnt ein noch höheres Interesse, wenn man ihn im Lichte der oben gegebenen, neuen Deutung der Milchlinie bzw. des Milchstreifens betrachtet. Diese letzteren Bildungen, deren Werth für das Verständniss der Hyperthelie bei den Placentaliern von allen Untersuchern auf das lebhafteste betont worden ist (vgl. z. B. BONNET 1893, p. 633), fehlen bei den Marsupialiern; die überzähligen Anlagen entstehen deswegen aber auch hier nicht an beliebigen Stellen des Körpers; vielmehr sind es die Primäranlagen, die statt dessen das Ausdehnungsgebiet der Mammarorgane, der hypertypischen so gut wie der typischen, vorzeichnen (s. oben S. 695). Auch hierin giebt sich also die principielle Uebereinstimmung von Milchstreifen und Primäranlagen zu erkennen, als ein weiterer Hinweis auf die Homologie dieser Primitivorgane.

Im Gegensatz zu den bisher discutirten Befunden, die eine Bestätigung der in neuerer Zeit zur Anerkennung gelangten Anschauungen über das Wesen der Hyperthelie liefern, führt ein anderer Theil meiner Beobachtungen dazu, diese Auffassung in gewissen Punkten zu modificiren und zugleich wieder eine Annäherung an ältere Vorstellungen anzubahnen.

Während man jetzt, seit der Entdeckung der Milchlinie, dazu neigt, alle hyperthelialen Anlagen als atavistische Bildungen zu deuten herrschte früher — besonders mit Rücksicht auf die beim Menschen zu beobachtenden Verhältnisse — vielfach die Ansicht, dass es sich um Missbildungen handle, die durch eine Spaltung oder Verdoppelung der normalen Keimanlagen der Milchdrüsen entstanden seien (FÖRSTER 1861, BARTELS 1872, AHLFELD 1878, HANSEMANN 1889 u. A.); ein Theil der Autoren wollte letztere Erklärung zum mindesten auf diejenigen Fälle angewandt wissen, wo sich die überzähligen Organe in ungewöhnlicher Lage finden. Irgendwelche thatsächlichen Beobachtungen konnten jedoch bisher für diese Auffassung nicht ins Feld geführt werden; dieser Mangel einerseits und die zahlreichen positiven Befunde über den Zusammenhang zwischen Hyperthelie und Milchlinie andererseits haben dann wohl bewirkt, dass diese Meinung mehr und mehr verlassen wurde.

Demgegenüber sind nun die oben (S. 783 f.) vom Eichhörnchen beschriebenen Vorkommnisse von grösster Bedeutung. Hier spielt sich regelmässig in der Ontogenese direct vor unseren Augen eine Verdoppelung von Mammaranlagen durch Theilung ab, ohne dass eine atavistische Erklärung dafür möglich wäre, aus dem einfachen Grunde nicht, weil weder in der Vorfahrenreihe der Eichhörnchen noch auch sonst unter den Säugethieren Formen bekannt sind, auf die ein Rückschlag erfolgt sein könnte. Selbst die bei den Didelphyiden zu beobachtende Ausbildung von Zitzendoppelreihen ist — schon wegen ihrer Beschränkung auf die caudal gelegenen Zitzen (s. Textfig. 6, S. 671) — so gänzlich verschieden von der beim Eichhörnchen vorliegenden Verdoppelung der beiden cranialen Mammaranlagenpaare, dass verwandtschaftliche Beziehungen hier und dort nicht in Frage kommen können. Hier einen Rückschlag anzunehmen, wäre — um mich eines von BONNET (1893, p. 656) aus ähnlichem Anlass gebrauchten Ausdruckes zu bedienen — „eine ebenso bequeme als werthlose Spielerei“. Der ganze Ablauf der Verdoppelungs-

vorgänge beim Eichhörnchen: die völlig normale Bildung der Milchlinie, die Sonderung einfacher Milchhügel aus dieser und die erst in relativ spätem Stadium einsetzende Theilung der Mammaranlagen weist vielmehr darauf hin, dass es sich hier um eine erst bei den Sciuriden (s. BRESSLAU 1911, 1912) aufgetretene Eigenthümlichkeit handelt, die nichts mit den gewöhnlichen hyperthelialen Phänomenen, d. h. den Folgerscheinungen einer stammesgeschichtlichen Reduction der Zitzenzahl zu thun hat. Zugleich wird dadurch bezeugt, dass in einzelnen Fällen thatsächlich das stattfinden kann, was die älteren Autoren annahmen: eine Theilung der Mammaranlagen, und zwar nicht bloss als pathologisches, sondern sogar als physiognomes Vorkommnis (BRESSLAU 1911).

Alles dies mahnt zur Vorsicht vor allzu ausgedehnter Anwendung der atavistischen Deutung auf sämtliche hyperthelialen Bildungen. Denn wenn sich beim Eichhörnchen Theile der Mammaranlagen ablösen und an relativ weit von ihrem Entstehungsort entfernt gelegene Stellen des Körpers verschieben können, so ist nicht auszuschliessen, dass Aehnliches auch anderweit vorkommt. Dies könnte z. B. gewisse, durch ihre abnorme Lage ausgezeichnete Fälle accessorischer Mammae beim Menschen erklären, wo die Annahme „eines Rückschlages auf frühere an Milchorganen reichere Vorfahrenformen“ von jeher Schwierigkeiten bereitete. Dabei braucht sich der Abspaltungsvorgang nicht immer so offensichtlich zu vollziehen wie beim Eichhörnchen; er kann vielmehr unter anderen Bedingungen, z. B. bei frühzeitigem Eintritt, als solcher mehr oder minder unkenntlich werden¹⁾. Endlich ist im Auge zu behalten, dass man durchaus nicht ohne weiteres alle hyperthelial erscheinenden Anlagen auf Mammarorganrudimente beziehen darf, sondern dass es sich sehr wohl auch um die Anfänge neuer Bildungen handeln kann, ähnlich wie beim Eichhörnchen, wo sowohl die aus der Theilung der ursprünglichen Mammaranlagen hervorgehenden, wie die regelrecht in der Milchlinie selbst entstehenden hyperthelialen Anlagen keineswegs Rudimente darstellen, sondern progressive Bildungen, wie ihre Entfaltung zu Sinushaaren beweist. Möglicherweise wird sich auf Grund solcher Ueberlegungen eine Erklärung für die Entstehung der MONTGOMERY'schen Drüsen des Menschen gewinnen lassen. Wahrscheinlich sind ferner als derart abgegliederte Anlagen jene eigenthümlichen, hyperthelialen oder hypertheloiden Epidermisverdickungen zu beurtheilen, die bei jugendlichen menschlichen Embryonen im Umkreise der normalen Mammaranlagen in grosser Zahl (bis zu 20 auf jeder Seite) auftreten und bisher allen Erklärungsversuchen gespottet haben (HUGO SCHMIDT 1898, HEINRICH SCHMITT 1898, WALTER 1902, BROUHA 1905)²⁾. — Selbstverständlich — das sei ausdrücklich hervorgehoben — hat diese Betrachtungsweise nur ein relativ beschränktes Anwendungsgebiet, da es nach wie vor als sicher gelten kann, dass in den meisten Fällen von Hyperthelie Rückschlagserscheinungen vorliegen.

Der Mammarapparat der Säugethiere.

Vergleichende Zusammenfassung.

Nach den vorangegangenen Erörterungen können wir uns nunmehr den beiden Fragen zuwenden, die ich in der Einleitung (S. 654) formulirt und als wesentlich für das Verständniss der Stammesgeschichte des Milchdrüsenapparates der Säugethiere bezeichnet habe. Es galt zu entscheiden, ob nach dem Verhältniss

1) Dies würde sich schliesslich mit der schon von HEINRICH SCHMIDT (1898, p. 264), HIRSCHLAND (1898, p. 241) und GEYL (1907) geäußerten Annahme begegnen, die es als möglich bezeichnet, dass die Epidermis dort, wo früher der Milchstreifen vorhanden war, ihre primären Eigenschaften nicht verliert, d. h. also die Fähigkeit zur Hervorbringung von Bildungen nach Art der Mammaranlagen beibehält.

2) Vgl. hierzu auch PINKUS 1910, p. 284, 285.

des Mammarapparates der Beuteltiere zu dem der Placentaler eine Abstammung dieser beiden Säugethiergruppen von gemeinsamen Vorfahren (Metatheria HUXLEY) anzunehmen sei, oder ob, wie neuere Autoren gemeint haben, die Marsupialier degenerierte Abkömmlinge placentaler Ahnen darstellen. Und es galt ferner zu untersuchen, ob sich aus der Entwicklung der Mammarorgane bei den Monotremen und Marsupialiern irgendwelche Hinweise auf genetische Beziehungen zu erkennen geben, oder ob keine Verwandtschaft zwischen diesen beiden Ordnungen besteht. Auf beide Fragen ist jetzt meines Erachtens eine klare Antwort zu geben.

Was zunächst die letztere Frage betrifft, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie in positivem Sinne, zu Gunsten des Bestehens von Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Monotremen und Marsupialiern gelöst ist. Allerdings lautet das Resultat nicht so, wie bisher fast traditionell gelehrt wurde, dass nämlich der Milchdrüsenapparat der Beuteltiere eine unmittelbare Weiterbildung der bei *Echidna* vorhandenen Einrichtungen darstellt; die Entwicklung der Mammarorgane hier und dort zeigt vielmehr nur zu Anfang einen verwandtschaftlichen Zusammenhang, indem sie von einer gemeinsamen Grundlage ihren Ausgang genommen hat, weiterhin aber in divergenten Richtungen verlaufen ist. Das Vorhandensein dieser gemeinsamen Grundlage liegt in beiden Gruppen offen zu Tage, indem die Genese des Mammarapparates bei den Marsupialiern wie bei den Monotremen mit absolut identischen Bildungen, den Primäranlagen, ihren Anfang nimmt. Die Uebereinstimmung dieser Bildungen in allen Form- und Lagebeziehungen beweist ihre gemeinsame Abstammung und spricht also vernehmlich gegen die Annahme derjenigen Autoren, die einen diphyletischen Ursprung der Monotremen und Marsupialier lehren.

Ebenso deutlich spricht aber das Verhalten der im Anschluss an die Primäranlagen weiterhin entstehenden Einrichtungen des Mammarapparates dafür, dass diese beiden Säugethiergruppen nur an der Wurzel zusammenhängen: Mammar- und Milchdrüsen, Drüsenfeld und Mammaranlagen, Incubatorium und Marsupium, Sphincter incubatorii und Sphincter marsupii, alle diese einzelnen Componenten des Mammarapparates konnten als unabhängig von einander in jeder der beiden Unterklassen entstanden erwiesen werden. Je nach der Art ihrer Beziehungen zu dem gemeinsamen Mutterboden der Primäranlagen konnte bei einzelnen von ihnen von Homoplasie (s. oben S. 803, 815), niemals aber von Homologie gesprochen werden. So ergibt sich aus dem Gesamtverhalten der Entwicklung ein klares Zeugnis zu Gunsten der HUXLEY'schen Anschauung, dass die Monotremen und Marsupialier auf divergenten Wegen aus gemeinsamen Vorfahren (Prototheria) hervorgegangen sind.

Das hiermit gewonnene Resultat präjudicirt natürlich schon bis zu gewissem Grade die Beantwortung der anderen Frage, die darauf hinauslief, zu entscheiden, ob der Mammarapparat der Placentaler primitiver ist als der der Marsupialier, oder ob erst die Verhältnisse bei den Beutlern das Verständniss der Milchorgane bei den placentalen Säugethieren vermitteln. Indessen kann auch ganz unabhängig von den bisherigen Erwägungen dargethan werden, dass hier die erste Alternative ebenso sicher zu verneinen, wie die zweite zu bejahen ist. Welche Einrichtungen des Mammarapparates der Marsupialier und Placentaler man auch vergleicht, nirgends fällt aus den Verhältnissen der letzteren ein Licht auf die der ersteren, regelmässig aber zeigt sich das umgekehrte Verhalten. Milchstreifen und Milchlinie waren so lange unverständlich, bis es gelang, Bekanntschaft mit den Primäranlagen der Marsupialier zu machen; die Vorgänge bei der Placentaler-Zitzenentwicklung setzen zur richtigen Beurtheilung des nur noch embryonal durchlaufenen, praktisch bedeutungslos gewordenen Zitzentaschenstadiums die Kenntniss der Marsupialierzitzentaschen voraus; im Verlauf der Milchdrüsenentwicklung bezeugen endlich die bei den Placentaliern auftretenden Haarbalgrudimente ganz deutlich die primitivere Stellung der Marsupialier, bei denen die Entwicklung

der Mammarhaare noch ganz zu Ende geführt wird. Die Ausbildung des Milchdrüsenapparates bei den Marsupialiern zeigt also im Ganzen soviel ursprünglichere Verhältnisse, dass es unmöglich erscheint, an eine Herkunft der Beuteltiere von placentalen Ahnen zu denken.

Ebensowenig aber wie die Marsupialier von den Monotremen lassen sich nun etwa die Placentaler in directer Descendenz von den Marsupialiern herleiten. Die parallele Entwicklung der Zitzen hier und dort, die in jeder der beiden Unterklassen unabhängig zur Bildung der Eversions- und Proliferationszitzen-typen geführt hat, und das Fehlen des Beutels bei den Placentaliern als primäre, nicht erst durch nachträgliche Rückbildung herbeigeführte Eigenschaft deutet vielmehr darauf hin, dass auch die Stammesentwicklung der Marsupialier und Placentaler im einzelnen getrennte Wege gegangen ist, dass also die bei ihnen zu beobachtende Uebereinstimmung der Verhältnisse auf die Zeit vor ihrer Specialisirung aus gemeinsamen Ahnen, als welche die Metatheria HUXLEY's angesehen werden können, zurückgeht.

Die vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Mammarapparates führt somit zu Resultaten, die den Anschauungen HUXLEY's über die Phylogenie der Säugethiere (s. das Stammbaumschema S. 654 Anmerk.) im wesentlichen conform sind. Sie ermöglicht aber nicht nur eine Verknüpfung der Verhältnisse in der Reihe der Mammalia selbst, sondern lässt auch darüber hinaus das erste Auftreten der Mammarorgane bei den Prototheria mit Brutpflegeeinrichtungen in Verbindung bringen, wie sie bei den Vorfahren dieser Ursäuger, die noch nicht Mammalia waren, bestanden.

Es ergibt sich nämlich aus dem Nachweis der Primäranlagen bei den Marsupialiern und ihrer Homologie mit Milchstreifen und -linie der Placentaler, dass die Entwicklung des Mammarapparates in allen drei Unterklassen der Säugethiere mit homologen Anlagen primitiver Art beginnt, die nirgends unmittelbar in bleibende Einrichtungen übergehen, sondern sich nach kurzem Bestande ausnahmslos wieder zurückbilden, und daher als Rudimente von Organen erscheinen, die vor langen Zeiten bei den Vorfahren der Mammalia an der Stelle der jetzigen Mammarorgane gelegen haben. Was die Natur dieser Primitivorgane betrifft, so habe ich sie bereits im I. Theile dieser Abhandlung als Brütorgane gedeutet. Diese Auffassung erscheint mir auch jetzt noch als die einfachste, die allen zu beobachtenden Verhältnissen vollkommen gerecht wird; ich habe daher in dieser Beziehung meinen früheren Ausführungen (BRESSLAU 1907, S. 508 f.) nichts hinzuzusetzen. Nur eine Bemerkung halte ich für angezeigt. Ich habe bei der ersten Erörterung der Brütorganhypothese auf die Brutflecken der Vögel exemplificirt, natürlich unter ausdrücklicher Hervorhebung, dass es sich nur um den Brütorganen der Säuger analoge Bildungen handeln könne. Trotzdem scheint dieser Hinweis hier und da Bedenken erregt zu haben¹⁾, weil ja selbstverständlich zwischen Vögeln und Säugethieren keine genetischen Beziehungen bestehen. Ich betone deswegen, dass die Erwähnung der Brutflecken lediglich dazu dienen sollte, dem Leser eine Vorstellung davon zu geben, was für Bildungen man sich etwa unter dem Begriff „Brütorgane“ zu denken hat, und was für Merkmale (besondere Beschaffenheit der Cutis, reiche Vascularisation etc.) für solche Organe charakteristisch sind.

Stellt man sich nun vor, dass die oviparen Ahnen der Mammalia ihre Eier mit Hülfe paariger Brütorgane bebrüteten, dass ferner ihre Umwandlung zu Säugethieren u. a. die Entwicklung des Haar-kleides und der zugehörigen Hautdrüsen mit sich brachte, so ist es verständlich, dass die im Bereich der ursprünglichen Brütorgane entstehenden merocrinen Drüsen durch die reiche Blutgefäßversorgung dieser Bezirke von vornherein zu einer stärkeren Secretion befähigt wurden, und zwar um so stärker, je mehr im

1) Vgl. BÜTSCHLI 1910, p. 148.
Jenaische Denkschriften. VII.

Verlauf der Säugethierwerdung die Dauer der Brütezeit verkürzt wurde, je mehr also die ursprüngliche Function der Brütorgane, Wärme für das auszubrutende Junge zu produciren, in Fortfall gerieth. Als dann schliesslich jener für die niederen Säugethiere charakteristische Zustand sich einstellte, der für das noch ganz unentwickelt die Eischale verlassende Junge eine Ernährung seitens der Mutter notwendig machte, konnten jene Drüsencomplexe die Befriedigung dieses Bedürfnisses übernehmen. Auf diese Weise entstanden bei den Prototheria aus den ehemaligen Brütorganen die ersten Mammarorgane als circumscriphte Hautstellen am Abdomen (Mammarfelder), die durch den Besitz kräftiger Haare (Mammarhaare) und daran ausmündender, stärker entwickelter und zu reicherer Secretion befähigter, im Uebrigen aber noch indifferenter merocriner Hautdrüsen ausgezeichnet waren.

Aus den Prototheria sonderten sich dann im weiteren Verlauf der Stammesentwicklung die Monotremen und Metatheria, von denen die ersteren die Oviparität beibehielten, während die letzteren zur Viviparität übergingen¹⁾. Beide Typen unterschieden sich, von allen anderen Merkmalen abgesehen, zugleich durch den Grad ihrer Fruchtbarkeit. Diese Differenzirung führte zu einer divergenten Weiterbildung der Mammarorgane. Bei den Monotremen, deren Mammarorgane nur eine kleine Zahl von Jungen zu ernähren hatten, traten gegenüber den Prototheria nur geringfügige Abänderungen auf, indem aus den Mammarfeldern die Drüsenfelder, aus den indifferenten merocrinen Drüsen der Mammarhaare die Mammandrüsen wurden. Nur bei einem Theil der Formen, bei der *Echidna*-Sippe, brachte die Ausbildung des Incubatoriums eine weitere Vervollkommnung des neomeletischen Apparates (vgl. dazu den I. Theil dieser Abhandlung S. 512 f., 515). Bei *Ornithorhynchus* dagegen zeigen die Mammarorgane noch heute das ursprünglich für die Monotremen charakteristische Verhalten.

Ganz anders verlief die Weiterbildung des Mammarapparates bei den Metatheria. Hier waren die nutritorischen Ansprüche einer zahlreichen Nachkommenschaft zu befriedigen, denen einfache Drüsenfelder nicht genügen konnten, die vielmehr eine bessere Ausnutzung des Areals der ursprünglichen Brütorgane im Dienste der Brutpflege nothwendig machten²⁾. Infolgedessen kam es zu einer Sonderrung dieses Areals in eine der Jungenzahl entsprechende Anzahl von Einzelbezirken und zu einer Oberflächenvergrösserung dieser Bezirke durch Drüsentaschenbildung, während gleichzeitig die merocrinen Drüsen des Bereichs der ehemaligen Brütorgane — ohne ihren Zusammenhang mit den Mammarhaaren aufzugeben — zu Milchdrüsen umgewandelt und mächtig entfaltet wurden (s. oben S. 815). Da die Drüsentaschen (Zitzentaschen) ferner die Fähigkeit zur Eversion besaßen, so konnten bereits bei den Metatheria primitive Zitzen entstehen, die den Jungen gestattet, sich festzusaugen. Nur die Anlagen der ursprünglichen Brütorgane, aus deren Areal alle diese Bildungen hervorgingen, blieben in Gestalt der jedesmal während der Ontogenese auftretenden Primäranlagen unverändert erhalten. Formen, wie die primitivsten Didelphyiden, bringen in ihrem Mammar-

1) Wie HILL's neuste Untersuchungen gezeigt haben (1911), findet sich bei *Dasyurus* als Hinweis auf die frühere Oviparität eine rudimentäre Eischale.

2) Es sei in diesem Zusammenhang an die interessante Thatsache erinnert, dass sowohl bei *Didelphys marsupialis* (nach SELENKA 1887), wie bei *Dasyurus viverrinus* (nach HILL 1900) in den Uterushörnern nicht selten eine grössere Zahl sich entwickelnder Eier oder jugendlicher Keimblasen angetroffen wird, als jemals Embryonen zur Austragung gelangen. Möglicher Weise bedeutet dies einen directen Hinweis darauf, dass die Vorfahren beider Arten noch fruchtbarer waren, als sie es jetzt sind, um so mehr, als auch für die Zitzenzahl beider Arten feststeht, dass sie gegen die ursprüngliche Anzahl der Zitzen bei den primitiveren Species der Didelphyiden und Dasyuriden eine Reduction erfahren hat (s. S. 807).

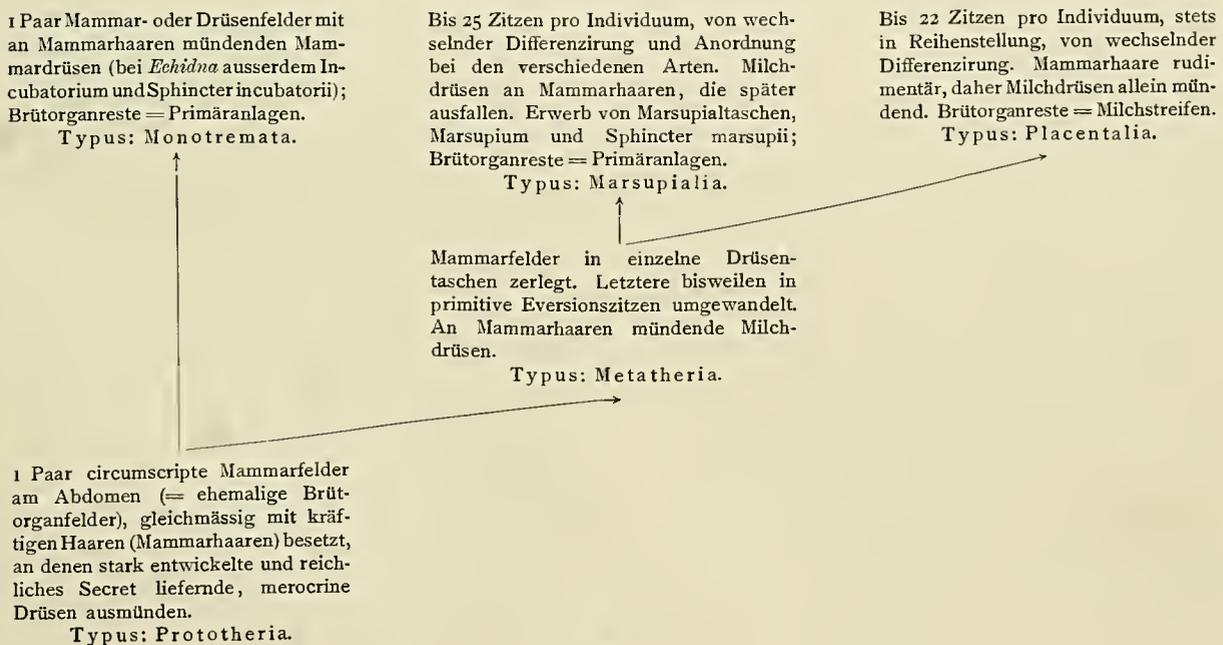
apparat noch fast genau die Verhältnisse zur Anschauung, wie sie einst bei den Metatheria bestanden haben müssen.

Wiederum trat nun in der Folge eine Sonderung ein, die bei den Nachkommen der Metatheria in engem Zusammenhange mit Verschiedenheiten in der Art der Fortpflanzung und Brutpflege zu einer nach zwei Richtungen divergirenden Entwicklung des Mammarapparates führte.

Waren die Metatheria-Weibchen dazu übergegangen, ihre an den Zitzen festgesaugten Jungen einige Zeit mit sich herumzutragen, so vervollkommneten sich bei den Marsupialiern die zur Befestigung der Jungen am mütterlichen Abdomen dienenden Einrichtungen durch Ausbildung der Marsupialtaschen und des Beutels (samt Sphincter marsupii), sowie durch mannigfaltige Umgestaltung der ursprünglichen, einfachen Eversionszitzen. Von den übrigen Einrichtungen des Mammarapparates der Metatheria wurden die Primäranlagen, Milchdrüsen und Mammarhaare unverändert beibehalten, wenn auch die letzteren, durch die Zitzenbildung functionslos geworden, einer frühzeitigen regressiven Metamorphose anheimfielen.

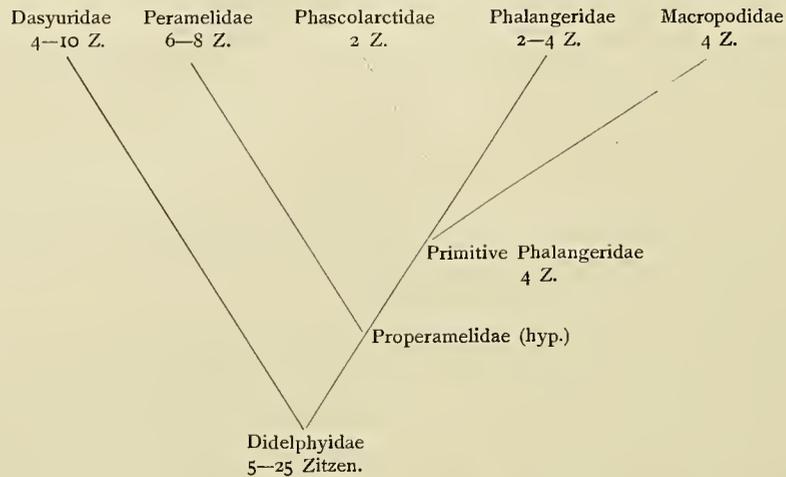
Bei den Placentaliern, dagegen brauchten dank der verlängerten Dauer der intrauterinen Entwicklung Einrichtungen zur Bergung der Jungen am Abdomen der Mutter, wie sie für die Marsupialier charakteristisch sind, nicht ausgebildet zu werden. Ihr Mammarapparat knüpft daher unmittelbar an die Metatheria an, deren Milchdrüsen und Zitzen ohne weiteres übernommen wurden. Nur geringfügige Abänderungen bezeichnen hier den Fortgang der Entwicklung, so die gänzliche Rückbildung der Mammarhaare, der verschiedenartige Ausbau der Zitzen und endlich die Fixirung einer Reihenstellung der Zitzen, die gleichzeitig die Bildung von Milchstreifen und Milchlinie an Stelle der ursprünglichen Primäranlagen herbeiführte.

In Stammbaumform zusammengefasst lässt sich also die Phylognese des Mammarapparates etwa folgendermaassen darstellen:



Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Marsupialier.

Schon auf S. 828 wurde auseinandergesetzt, dass die genetischen Beziehungen, die sich aus dem Verhalten des Beutels in der Marsupialierreihe ergeben, in dem nachstehenden Stammbaum getreuen



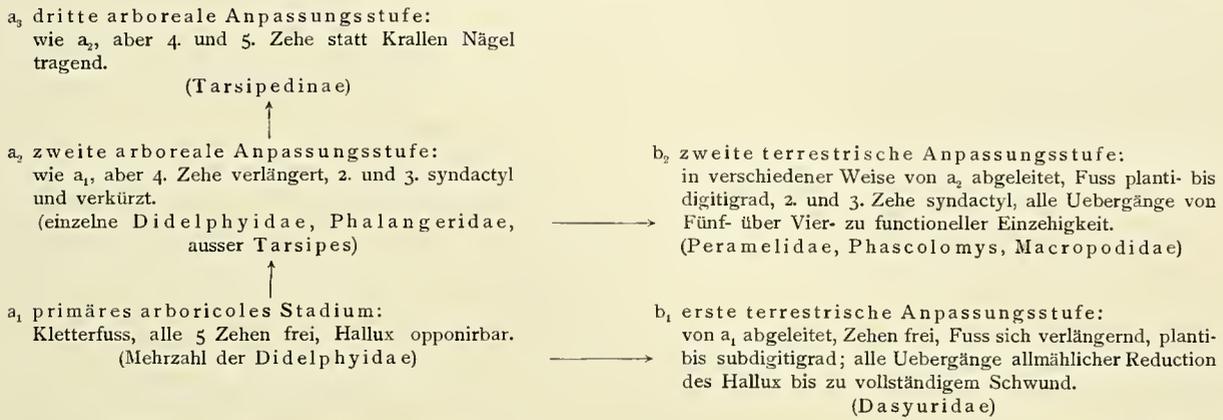
Ausdruck finden. Es gilt dies aber auch für alle übrigen Organe des Mammarapparates. Bezüglich der Anzahl der Zitzen z. B. veranschaulichen dies die in dem Stammbaum unter den Familiennamen eingetragenen Angaben (vgl. die Tabelle S. 806), bezüglich des Zitzenbaues die aus der Tabelle S. 802 sich ergebende Stufenreihe, die von den einfachen Eversionszitzen der primitiven Didelphyiden¹⁾ zu den successive immer mächtiger sich entfaltenden Eversionszitzen der übrigen Familien führt. Identisches ergibt ferner, wie die Tabelle S. 816 lehrt, die Untersuchung der Mammarhaare und Milchdrüsen. Besonders eindrucksvoll documentirt sich die Parallelität aller dieser Stufenreihen, wenn man den auf die Phalangeriden, Phascolarctiden und Macropodiden bezüglichen Theil des Stammbaumes näher ins Auge fasst; denn es zeigt sich dabei, dass alle Verschiedenheiten des Mammarapparates dieser drei Familien — in puncto Beutel (Typus III bei den Phalangeriden und Phascolarctiden, Typus IV bei den Macropodiden, s. S. 818f.), Zitzenzahl (s. den Stammbaum selbst), Eversionsmodus der Zitzen (basal bei den Phalangeriden und Phascolarctiden, apical bei den Macropodiden, s. S. 804), Verhalten der Mammar- und Beutelhaare (s. S. 817) — übereinstimmend auf das hier zum Ausdruck gebrachte Verwandtschaftsverhältniss hindeuten und nur auf diese Weise verständlich werden.

Der obige Stammbaum entspricht also in geradezu idealer Weise den phylogenetischen Folgerungen, die sich aus der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Mammarorgane ergeben. Trotzdem ist aber bereits bekannt, dass er gar nicht mit Rücksicht auf die Verhältnisse des Milchdrüsenapparates von mir entworfen, sondern — mit nur unwesentlichen Aenderungen — einer Arbeit von BENSLEY (1903) entnommen wurde, die über die Stammesgeschichte des Gebisses und der Fussstructur der Marsupialier handelt.

Bezüglich der Fussstructur haben die auf Gedanken von HUXLEY (1880) zurückgehenden, ausgezeichneten Untersuchungen von DOLLO (1899) und BENSLEY (1903) übereinstimmend

¹⁾ Ein weiteres Merkmal für die primitive Stellung der Didelphyiden und Dasyuriden besteht darin, dass hier die Mammaranlagen später als bei den übrigen Marsupialierfamilien das kolbenförmige Stadium erreichen (s. S. 800).

gezeigt¹⁾, dass bereits die ersten Marsupialier einen zum Klettern eingerichteten Fuss (Hallux opponierbar!) besessen haben müssen, und dass sich von dieser Grundform aus alle abweichenden Fusstypen, denen man in der Beutelhierordnung begegnet, in folgender Weise durch „adaptive Radiation“ ableiten lassen:



Natürlich skizzirt diese Uebersicht nur den allgemeinen Zusammenhang der verschiedenen Phasen der Fussentwicklung bei den Marsupialiern, ohne den zahlreichen, feineren Differenzierungsreihen Rechnung tragen zu können, deren Nachweis gerade den Ausführungen von DOLLO und BENSLEY, die man im Original nachlesen wolle, ihre Ueberzeugungskraft verleiht. Man erkennt aber schon daraus ohne weiteres — und das genügt für unsere Zwecke — ihre Uebereinstimmung mit dem obigen Stammbaum.

Was die Bezahnung betrifft, so haben Reihen, wie die bekannte Reductionsreihe der Schneidezähne²⁾ oder die Stufenreihe, die sich aus dem Bau der Molaren ergibt³⁾, die Grundlage zu einer in der modernen Systematik (O. THOMAS 1888, FLOWER und LYDEKKER 1891, WEBER 1904) vielfach gebräuchlichen Classification der Marsupialier geliefert, die den in dem obigen Stammbaum zum Ausdruck gebrachten Anschauungen über Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Familien durchaus conform ist. Diesen Reihen lassen sich jetzt nach den genauen, vergleichenden Untersuchungen über die einzelnen Charaktere des Marsupialiergebisses, die wir vor allem THOMAS (1887), WINGE (1893) und BENSLEY (1903) verdanken, zahlreiche andere an die Seite stellen, immer mit dem gleichen Resultat der Bestätigung jener Anschauungen und ihrer Erweiterung durch Aufdeckung der Wege, die jeweils von dem primitiveren Typus zu dem höher specialisirten geführt haben. Besonders überraschend ist dabei die grossartige Parallelität, die immer wieder in dem Verlaufe dieser Stufenreihen und derer, die sich gleichzeitig aus der Untersuchung von Merkmalen des Mammarapparates und der Fussesstruktur gewinnen lassen, zu Tage tritt.

1) Es muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass auch schon WINGE (1893, p. 88) ganz ähnliche Anschauungen entwickelt hat.

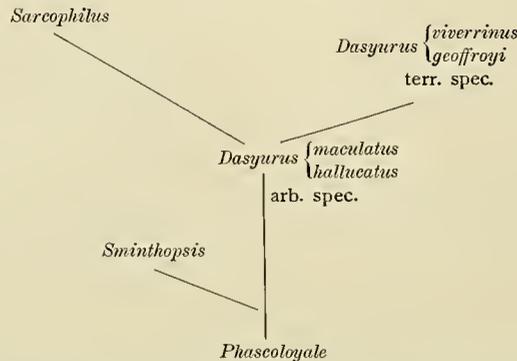
2) Didelphyidae I $\frac{5}{3}$, Dasyuridae I $\frac{4}{3}$, Peramelidae I $\frac{6-4}{3}$, Phalangeridae I $\frac{5}{3}$, Phascolarctidae I $\frac{8-1}{1}$, Macropodidae I $\frac{5}{3}$.

3)

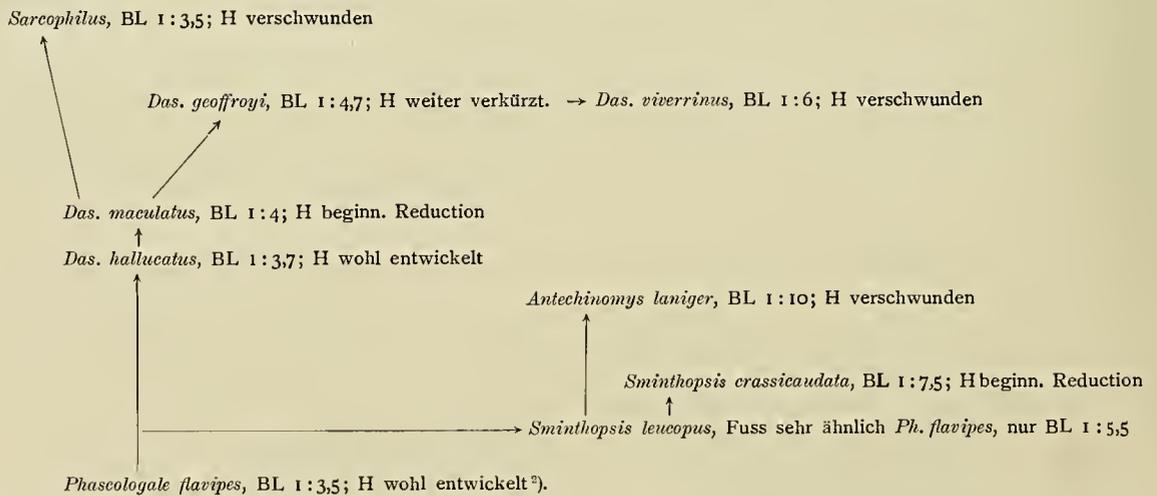
Familie	Ernährungsweise	Molaren
Didelphyidae	insectivor (—omnivor)	tritubercular
Dasyuridae	insectivor—carnivor	tritubercular—secodont
Peramelidae	insectivor—omnivor	tritubercular—quadritubercular
Phalangeridae	insectivor—omnivor—herbivor	quadritubercular, brachyodont
Phascolumys	rodent	quadritubercular, bunodont, wurzellos
Macropodidae	herbivor	bilophodont

Uebrigens geht auch aus der Entwicklung des Marsupialiergebisses hervor, dass der insectivore Typus den ursprünglichen darstellt. Selbst bei den Diprotodontia ist dieser ursprüngliche Charakter in der ganzen Anlage des Gebisses nachweisbar (DEPENDORF 1898, p. 371).

Ein Beispiel für viele: Betrachtet man die Zahl der Zitzen bei den Dasyurinae, so stehen, wie schon auf S. 807 ausgeführt, an der Wurzel die beiden Gattungen *Phascologale* und *Sminthopsis* (bis zu 10 Zitzen), am Ende die Gattung *Sarcophilus*, die nur noch 4 Zitzen besitzt. Dazwischen vermittelt die Gattung *Dasyurus*, von denen *D. hallucatus* noch 8 Zitzen hat, während für die übrigen Species 6 die Norm geworden ist. Innerhalb der durch zahlreiche Arten vertretenen Gattung *Phascologale* selbst variiert die Zitzenzahl zwischen 10 und 4, was als ein Ausdruck des plastischen Verhaltens dieser primitiven Formen aufgefasst werden kann.



Vergleicht man die Entwicklung der Mammarhaare und Milchdrüsen, so zeigt sich ebenfalls, dass *Phascologale* primitiv, *Dasyurus* dagegen höher specialisirt ist (s. die Tabelle S. 816). Was den Bau der Füße betrifft, so besteht nach BENSLEY (1903, p. 163) bei den Dasyurinae ein Hauptstamm semi-arborealer Formen mit mehreren an das terrestrische Leben angepassten Seitenzweigen. Der Hauptstamm umfasst die verschiedenen *Phascologale*-Arten und führt von ihnen zu *Dasyurus hallucatus* und *maculatus*, von den Seitenzweigen führt einer zu *Sminthopsis* und *Antechinomys*¹⁾, ein zweiter zu *D. geoffroyi* und *viverrinus*, ein dritter zu *Sarcophilus*. Den näheren Zusammenhang veranschaulicht die nachstehende Uebersicht, die ich nach den Angaben von BENSLEY für zwei der von ihm besprochenen Merkmale, das Verhältnis von Breite zu Länge des Fusses (BL) und die Beschaffenheit des Hallux (H) zusammengestellt habe.



1) Die beiden von mir nicht untersuchten Gattungen *Chaetocercus* und *Dasyuroides*, die einen weiteren terrestrisch angepassten Seitenzweig bilden, sind der Einfachheit halber wiederum fortgelassen (s. o. S. 807, Anm. 1).

2) BENSLEY sieht gerade diese Art als die ihrer Füsstructure nach ursprünglichste an. Im Vergleich zu den primitiven Didelphiden ist aber auch hier der Hallux bereits etwas reducirt.

Hinsichtlich des Gebisses illustrieren die Dasyurinae in kontinuierlicher Folge, wie sich aus kleinen Formen von primitivem, insectivorem Habitus (*Phascologale*, *Sminthopsis*) grössere von hoher, carnivorer Specialisierung entwickeln. Eine besonders anschauliche Stufenreihe liefert dabei das Verhalten der hintersten Prämolaren, die, während die Eckzähne parallel mit der Zunahme der Körpergrösse schrittweise an Grösse gewinnen, gleichzeitig eine allmähliche Reduction erfahren. Bei einzelnen *Phascologale*- und *Sminthopsis*-Arten, sowie bei *Antechinomys* sind die P_3 unter den Prämolaren weitaus am grössten, andere Vertreter der beiden ersteren Gattungen zeigen sie nur noch ebenso gross wie P_2 , bei einzelnen *Phascologale*-Arten endlich ist ihre Grösse unter die der P_2 gesunken. Kommt man sodann zu den *Dasyurus*-Species und zu *Sarcophilus*, so ist hier P_3 ganz verschwunden (THOMAS 1887, BENSLEY 1903). Zugleich macht sich in den höchsten Stadien carnivorer Anpassung noch eine schwache Reduction der P_1 und P_2 bemerkbar, die nach BENSLEY als ein Zeichen der mit der progressiven Entwicklung der Canini zusammenhängenden functionellen Entwerthung der Prämolaren aufzufassen ist.

Neben Mammarapparat, Gebiss und Extremitäten legen noch zahlreiche andere Organe Zeugnis für die hier vertretene Auffassung der Marsupialier-Stammesentwicklung ab. So stimmen z. B. jetzt wohl die meisten Autoren darin überein, dass der Schädel der Didelphyiden eine grosse Zahl ursprünglicher Merkmale in sich vereinigt, wobei mehr und mehr anerkannt wird, dass unter den Didelphyiden wiederum gerade der Schädel von *Marmosa* prototypisch ist (WINGE 1893, GREGORY 1910). — Ebenso ist das Gehirn der Polyprotodontia nach ZIEHEN (1897) ursprünglicher gebaut als das der Diprotodontia; insbesondere sind die überall nur schwach entwickelten Grosshirnhemisphären bei den Didelphyiden und Dasyuriden relativ am kleinsten, so klein, dass sie die Vierhügel fast ganz unbedeckt lassen. — Bekannt ist ferner, dass unter den Organen des Urogenitalapparates die MÜLLER'schen Gänge eine ausgezeichnete Stufenreihe repräsentieren, die, von den allgemein als primitiv angesehenen Zuständen bei den Didelphyiden ausgehend, successive zu den complicirten Verhältnissen bei den Macropodiden mit ihrer „dritten Vagina“ hinüberleitet!).

Uebersaus interessant ist es endlich, dass, wie die ausgezeichneten Untersuchungen von HILL (1911) über die erste Entwicklung der Marsupialier vor kurzem ergeben haben, auch die allgemeinen Verhältnisse der Ontogenese bei den verschiedenen Beutlern spezifische Differenzen zeigen, die stammesgeschichtlich begründet zu sein scheinen. So tritt das Entoderm bei *Dasyurus* erst auf, wenn die Keimblase einen Durchmesser von 4,5 mm erreicht hat, während es bei *Perameles* in Keimblasen von etwas über 1 mm und bei *Macropus* (trotz der bedeutenderen Körpergrösse!) bereits in solchen von 0,35 mm Durchmesser gebildet ist, was darauf hindeutet, „that the entoderm is differentiated much earlier in the higher, more specialised types than in the more generalised forms“ (p. 75).

Ich bin deshalb so ausführlich geworden, um die Richtigkeit des diesem Kapitel vorangestellten Marsupialier-Stammbaumes so zwingend als möglich darzuthun. Sicherheit darüber, ob eine morphologische

1) Natürlich liegen bezüglich einzelner Merkmale auch Angaben vor, die den Diprotodontia ein primitiveres Verhalten zuschreiben als den Polyprotodontia, oder die besagen, dass der ursprünglichere Zustand statt bei den Didelphyiden bei einer anderen Familie zu finden ist. So soll z. B. nach JOHNSON (1906) die Ausbildung der retinalen Blutgefässe bei den Polyprotodontia viel vollkommener sein als bei den Diprotodontia, unter denen die Macropodiden sogar noch Reste eines Pecten besitzen sollen. Ferner sollen nach BEDDARD (1907) bei den Diprotodontia, besonders bei den Macropodiden, die beiden Venae azygos in weit grösserem Umfange persistiren als bei den Polyprotodontia. Nach VAN DEN BROEK (1910) sollen endlich die Harnsamenröhre und der Penis von *Perameles* *Echidna*-ähnlicher und folglich primitiver sein als die homologen Organe von *Didelphys*. Zu diesen Angaben ist jedoch zu bemerken, dass keiner von ihnen so ausgedehnte vergleichende Untersuchungen zu Grunde liegen wie den auf den Mammarapparat, das Gebiss und die Extremitäten bezüglichen, vor allem aber, dass als Vertreter der Didelphyiden immer nur die am höchsten specialisirte Form *D. marsupialis* und nicht die primitiven *Marmosa*-Arten untersucht wurden. Ehe diese Formen nicht bearbeitet sind, möchte ich es nicht für ausgemacht halten, dass wirklich bei den Didelphyiden primitive Merkmale, die sich bei den Diprotodontia noch vorfinden, ganz und gar verloren gegangen sind, obwohl auch dies natürlich mit der Annahme, dass die Diprotodontia von den Polyprotodontia abstammen, durchaus vereinbar wäre.

Reihe auch zugleich eine phylogenetische ist, lässt sich aus der Untersuchung eines einzigen Organs nicht gewinnen; und es wird nur zu häufig verkannt, dass die Stufenfolge, in der sich irgend ein Merkmal innerhalb eines Stammes modificirt zu haben scheint, durchaus nicht der Entwicklung des Stammes selbst zu entsprechen braucht. Erst wenn aus der Untersuchung vieler, um nicht zu sagen, aller Organe und Organsysteme zahlreiche Stufenreihen sich ergeben, die parallel zu einander laufen, darf man annehmen, dass sie den wahren Gang der phyletischen Entwicklung zum Ausdruck bringen¹⁾. Dass diese Bedingung jetzt für die Marsupialier erfüllt ist, kann, glaube ich, keinem Zweifel mehr unterliegen.

Dieser sichere Nachweis, dass die Entwicklung des Marsupialierstammes von primitiven Didelphyiden zu den Macropodiden geführt hat und nicht umgekehrt, lag mir aber deswegen am Herzen, weil sich daraus ganz von selbst die Nothwendigkeit ergibt, mit den conventionellen Anschauungen über die Entstehung des Mammarapparates, wie sie in fast allen Lehrbüchern zum Vortrag gelangen, definitiv zu brechen. Es kann jetzt als sichergestellt gelten, dass der Beuteltierstamm seine Wurzel bei primitiven Didelphyiden hatte; diese primitiven Didelphyiden sind aber — und waren es von jeher — beutellos! Folglich kann der Beutel nicht das erste Organ des Mammarapparates gewesen sein, wie es überall heisst, und folglich auch nicht den Anlass zur Entstehung der Milchdrüsen gegeben haben. Diese müssen sich vielmehr auf Grund anderer Beziehungen zwischen Mutter und Jungen entwickelt haben, Beziehungen, die nunmehr die Brütorgantheorie verständlich zu machen sucht. Aus der primären Beutellosigkeit der primitiven Didelphyiden folgt ferner, dass keine Continuität zwischen Incubatorium und Marsupium bestanden haben kann, und also auch keine Homologie zwischen ihnen angenommen werden darf. Nach dem hohen Grade ihrer äusseren Aehnlichkeit gehören diese beiden Taschenbildungen vielmehr zu den bemerkenswerthesten Producten convergenter Entwicklung, denen wir bei den Säugethieren begegnen.

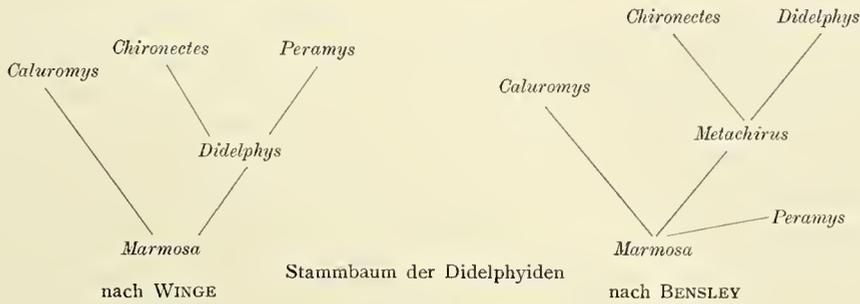
Alles dies lässt sich, wie man sieht, ebenso sicher auf deductivem Wege aus den schon vor fast 20 bzw. 10 Jahren von WINGE und BENSLEY construirten Stammbäumen ableiten, wie es durch die Untersuchung des Mammarapparates selbst mit Bestimmtheit inducirt wird. So ist wohl zu hoffen, dass künftig nicht mehr zu lesen sein wird, die Didelphyiden veranschaulichten, wie bei den Marsupialiern der Beutel wiederum verloren gehe, und wie sich damit der Placentalierzustand vorbereite²⁾.

Ich habe nunmehr noch in Kürze den Standpunkt zu begründen, den ich in einigen speciellen Fragen der adaptiven Radiation des Marsupialierstammes, über die bisher noch Meinungsverschiedenheiten bestanden, eingenommen habe. Es handelt sich dabei nur um Fragen von untergeordneter Bedeutung; in allen wesentlichen Punkten herrscht dagegen volle Uebereinstimmung, wie denn überhaupt OSBORN's Gedanken über das law of adaptive radiation (1902a) gerade in Anwendung auf die Marsupialier ihre glänzendste Illustration erfahren.

1) Die erste Streitfrage betrifft die Stellung der Gattung *Peramys* unter den Didelphyiden, die WINGE (1893, p. 10, 54) und BENSLEY (1903, p. 184), wie die beiden nachstehenden Schemata erkennen lassen, sehr verschieden beurtheilen. Anlass zu dieser Differenz gaben gewisse Merkmale des Gebisses (insbesondere des hintersten äusseren Höckers der oberen Molaren), die nach WINGE das Product einer höheren, auf

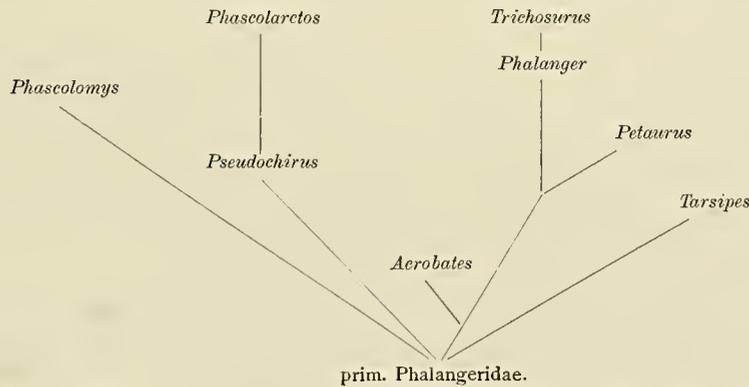
1) Ausführlichere Erörterungen hierüber finden sich in O. ABEL's soeben erschienenen Grundzügen der Palaeobiologie der Wirbelthiere, Stuttgart 1912, p. 632 f.

2) Vgl. dazu S. 759.



Verwandschaft mit der Gattung *Didelphys* hinweisenden Specialisirung darstellen, nach BENSLEY dagegen primitiven Charakter tragen und auf nahen Zusammenhang mit der von beiden Autoren übereinstimmend als ursprünglich angesehenen Gattung *Marmosa* hindeuten. Ohne auf weitere Einzelheiten einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass die von BENSLEY vorgenommene, sorgfältige Analyse der fraglichen Merkmale WINGE'S Auffassung fraglos als irrig erscheinen lässt. Bemerkenswerth ist aber, dass auch die Verhältnisse des Mammarapparates nur mit dem BENSLEY'schen, nicht mit dem WINGE'schen Stammbaum vereinbar sind. Die hohe Zitzenzahl der *Peramys*-Arten mit ihren eurythelen Schwankungen und ihrer doppelreihigen Anordnung (s. S. 806 f.), die Ausbildung der Zitzenanlagen (s. S. 671) und das gänzliche Fehlen des Beutels sprechen ebenso bestimmt für ihre directe Verwandschaft mit den *Marmosa*-Arten, wie sie ihre Ableitung von den höheren Didelphyiden unwahrscheinlich machen.

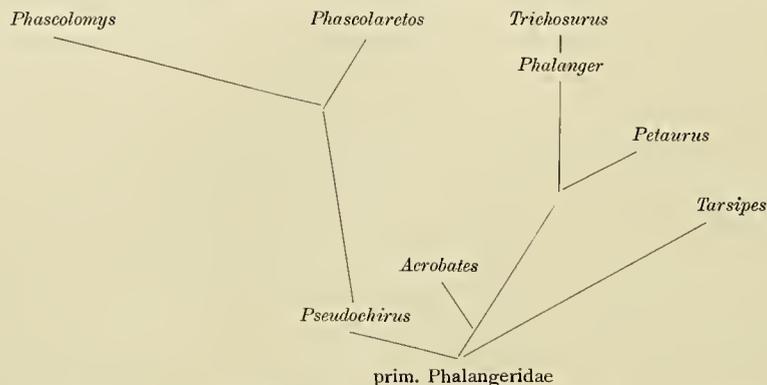
2) Etwas complicirter gestaltet sich die Entscheidung der Frage, wie die Gattungen *Phascolarctos* und *Phascolomys* innerhalb des Marsupialierstammes einzuordnen sind. Beide Genera werden bald mit einander zu einer Familie Phascolarctidae vereinigt (WINGE 1893, WEBER 1904), bald in der Weise getrennt, dass man die Gattung *Phascolarctos* der Familie Phalangeridae zuzählt und ihr die Wombats als besondere Familie Phascolomyidae gegenüberstellt (THOMAS 1898, BENSLEY 1903), eine Differenz, die nicht etwa nur auf verschieden weiter Fassung der systematischen Einheiten, sondern auf einer grundsätzlich verschiedenen Beurteilung des gegenseitigen Verhältnisses der in Rede stehenden Gattungen beruht. Es geht dies soweit, dass BENSLEY (1903, p. 161) die zahlreichen Aehnlichkeiten zwischen *Phascolarctos* und *Phascolomys* nicht,



wie die Vertreter der anderen Anschauung, auf verwandschaftliche Beziehungen zurückführt, sondern — wie es der vorstehende Stammbaum¹⁾ veranschaulicht — für das Resultat convergenter Entwicklung erklärt.

1) Gegen das BENSLEY'sche Original dadurch vereinfacht, dass die nicht von mir untersuchten Gattungen (mit Ausnahme von *Pseudochirus*) bei Seite gelassen wurden.

Vergegenwärtigt man sich nun aber, dass die zahlreichen Merkmale, die Koala und Wombat gemeinsam besitzen, und die sie zugleich von den übrigen Beuteltieren unterscheiden, ganz verschiedene, functionell von einander vollkommen unabhängige Organe des Körpers betreffen ¹⁾, und weiter, dass es sich um Thiere von total verschiedener Lebensweise handelt ²⁾, so ist wohl klar, dass an eine Zurückführung aller dieser Aehnlichkeiten auf convergente Anpassung nur dann gedacht werden könnte, wenn zwingende Gründe ihre Erklärung auf Grund verwandtschaftlicher Beziehungen absolut unmöglich machten. Eine solche Tragweite kommt aber keinem einzigen der Argumente zu, die BENSLEY für seine Anschauung geltend macht ³⁾. Natürlich ist zuzugeben, dass *Phascolomys* nicht in directer Linie von *Phascolarctos* abstammen kann. Nichts hindert aber, anzunehmen, dass beide Gattungen, wie es der folgende Stammbaum



andeutet, aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangen sind, von der sich *Phascolomys* mit vielen Merkmalen weiter entfernt hat als *Phascolarctos*. Ausser den bereits erwähnten Eigenschaften (s. u. Anm. 1) scheint mir vor allem die vollkommene Identität der bei der Entwicklung des Mammarapparates zu beobachtenden Vorgänge (s. S. 703f.) für diesen genetischen Zusammenhang der beiden Gattungen zu sprechen. Diese Identität geht so weit, dass Beutel- und Zitzenanlagen in entsprechenden Entwicklungsstadien von *Phascolarctos* und *Phascolomys* Bilder liefern, die nicht von einander zu unterscheiden sind (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 20 u. 21), dabei aber von den bei allen übrigen Beutlern — auch bei den Phalangeriden — anzutreffenden Verhältnissen in charakteristischer Weise abweichen. Sie stempelt damit beide Gattungen zu Gliedern eines den Phalangeriden gesondert gegenüberstehenden Formenkreises, dem man, wie mir scheint, zweckmässig Familienrang zuerkennen kann. Mit Rücksicht darauf, dass sich *Phascolarctos* und *Phascolomys* selbst bereits wieder weit von einander entfernt haben, könnte man auch noch andere Eintheilungsmöglichkeiten in Erwägung ziehen, deren Erörterung hier jedoch zu weit führen würde. Unmöglich aber darf *Phascolarctos* — das sei noch einmal hervorgehoben — unter Zurechnung zu den Phalangeriden von *Phascolomys* vollständig getrennt werden.

1) *Phascolarctos* und *Phascolomys* zeigen unter anderem übereinstimmend: Kleinheit des Processus tympanicus am Alisphenoid, Reduction der Prämolaren und des Milchzahns, nagetierähnliche Ausbildung der Schneidezähne (bei *Phascolarctos* nur vorbereitet), Bedeckung der ballenlosen Fusssohle mit höckeriger Haut, Reduction der Zitzenzahl auf zwei, Rückbildung des Schwanzes.

2) *Phascolarctos* arboricol, *Phascolomys* terrestrisch (nach Wurzeln grabend).

3) Eins der wichtigsten Argumente gegen eine Verwandtschaft der beiden Gattungen bildet nach BENSLEY die Schwierigkeit, die bunodonten Molaren von *Phascolomys* von den in selenodonter Richtung differenzirten Molaren von *Phascolarctos* und *Pseudochirus* herzuleiten. Wenn BENSLEY die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Ableitung mit dem Hinweis begründet, dass sonst bei Marsupialiern und Placentaliern nur Entwicklung von Bunodontie zur Selenodontie, nicht aber das Umgekehrte vorkommt, so ist dies „unwahrscheinlich“ doch keineswegs gleichbedeutend mit „unmöglich“. Warum soll die Zahnentwicklung im Anschluss an die Veränderung der Lebensweise nicht einmal auch diesen Weg gegangen sein? Jedenfalls ist es viel wahrscheinlicher dies anzunehmen, als sich alle Aehnlichkeiten der beiden Gattungen durch convergente Anpassung entstanden zu denken.

Die übrigen Phalangeridengattungen, die in den beiden vorhergehenden Stammbäumen noch genannt sind, konnten ohne weiteres in der ihnen von BENSLEY gegebenen Stellung belassen werden; zum Theil bestätigte die Untersuchung ihrer Mammarorgane sogar direct die Richtigkeit dieser Anordnung. So konnte schon oben (S. 817) auf die primitiven Eigenschaften der Gattung *Acrobates* hingewiesen werden. Ebenso documentirt sich der im Vergleich zu *Trichosurus* ursprünglichere Charakter von *Phalanger* in der regelmässigen Ausbildung von 4 Zitzen und Marsupialtaschen (s. S. 726), während diese bei der erstgenannten Gattung in der Regel auf 2 reducirt sind. Leider stand mir von *Pseudochirus* kein Untersuchungsmaterial zur Verfügung, so dass ich zur Beantwortung der interessanten Frage, ob diese Gattung den Phalangeriden oder, wie BENSLEY will, dem *Phascolarctos*-Formenkreise zuzurechnen ist, nichts beitragen kann.

3) Es ist endlich noch des taxonomischen Verhältnisses der Phalangeriden und Macropodiden zu gedenken, die von den einen Autoren als getrennte Familien (THOMAS 1888, BENSLEY 1903), von anderen nur als Untergruppen einer einzigen Familie Phalangeridae angesehen werden (WINGE 1893, WEBER 1904). Da die Abstammung beider Formenkreise von gemeinsamen, den primitiven Phalangeriden ähnlichen Vorfahren (s. den Stammbaum S. 817 u. 862) nirgends angezweifelt wird, handelt es sich hier nur um eine relativ unwichtige Differenz; sie kann indessen nicht ganz mit Stillschweigen übergangen werden, weil die Entwicklung des Mammarapparates ein sehr klares Votum zu ihrer Entscheidung liefert. So sehr sich nämlich auch der Beutel und die Zitzen der erwachsenen Kusus und Känguruhs gleichen, so hat sich doch gezeigt, dass ontogenetisch grosse Unterschiede zwischen ihnen bestehen; ich erinnere nur daran, dass die Phalangeriden basale, die Macropodiden apicale Eversionszitzen besitzen (s. S. 804), und dass die Beutelbildung hier und dort nach ganz verschiedenem Typus verläuft (s. S. 818f.). Bei ihrer Zusammenfassung zu einer Familie werden aber diese bedeutsamen Gruppenunterschiede ganz vernachlässigt, was zur Folge hat, dass alsdann 3 Unterfamilien: Phalangerinae, Hypsiprymmodontinae, Macropodinae zur Coordinirung gelangen (WEBER 1904, p. 348), die nach Maassgabe des Mammarapparates ganz ungleichwerthig sind. Es ergibt sich hieraus also die Nothwendigkeit, die Hypsiprymmodontinae und die mit ihnen im Mammarapparat vollkommen übereinstimmenden Macropodinae als Familie Macropodidae den Phalangeridae gegenüberzustellen.

Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Säugethiere.

Wie schon mehrfach in früheren Kapiteln hervorgehoben wurde, führt die vergleichende Untersuchung des Mammarapparates zu einer vollkommenen Bestätigung der phylogenetischen Anschauungen, die HUXLEY (1880) schon vor mehr als 30 Jahren in seinem gedankenreichen Essay über die Anwendung der Entwicklungsgesetze auf die Anordnung der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Säugethiere im Besonderen ausgesprochen hat. Bau und Entwicklung der Mammarorgane bezeugen klar, dass die Monotremen, Marsupialier und Placentaler keine continuirlich fortlaufende genetische Reihe bilden, in der die Marsupialier die Rolle eines Verbindungsgliedes zwischen den beiden anderen Unterordnungen spielen. Alle drei Gruppen sind vielmehr collaterale Aeste des Säugethierstammes, und nur die Stelle ihrer Abzweigung liegt bei den Monotremen und Marsupialiern der Wurzel näher als bei den Placentaliern ¹⁾.

1) Vgl. den Stammbaum auf S. 861, der, abgesehen von der Weglassung der hypothetischen Stammform Eutheria, mit dem HUXLEY's Anschauungen wiedergebenden Stammbaum auf S. 654 (Anm. 1) vollständig identisch ist. Mit BENSLEY (1903, p. 84) u. A. halte ich die Aufstellung dieser hypothetischen Stammform für überflüssig, da sie praktisch mit den Placentalia zusammenfällt, der Name Eutheria also letzten Endes nur ein Synonym zu dem Namen Placentalia bildet und thatsächlich auch in dieser Bedeutung vielfach — besonders von den Autoren englischer Zunge — angewandt wird.

Es folgt hieraus zugleich, dass die am Mammarapparat beobachteten Verhältnisse mit den in neuerer Zeit verschiedentlich unternommenen Versuchen, das Verwandtschaftsverhältniss der drei Säugethierordnungen in einem der HUXLEY'schen Lehre entgegengesetzten Sinne zu orientiren, in keiner Weise vereinbar sind. So widersprechen, wie schon oben (S. 858) auseinandergesetzt wurde, die zahlreichen primitiven Züge, die den Mammarapparat der Marsupialier Metatheria-ähnlicher erscheinen lassen als den der Placentaler, stricte einer Deutung der Beuteltiere als specialisirte Abkömmlinge placentaler Ahnen, der besonders DOLLO (1899) und HUBRECHT (1895, 1909) — vornehmlich unter Berufung auf HILL's (1898) Entdeckung einer Placenta bei *Perameles* — das Wort geredet haben. Und ebenso bestimmt ist die Annahme eines diphyletischen Ursprunges der Mammalia — sei es in der Form, wie sie von paläontologischer Seite (MIVART 1888, SEELEY 1899, OSBORN 1899 u. a.) geäußert wurde, sei es in der Form, wie sie HUBRECHT (1909) auf Grund seiner Trophoblasttheorie vertritt — nach dem Zeugniß der wichtigen Charaktere des Mammarapparates (Primäranlagen, Mammarhaare), die die Monotremen und Marsupialier mit vielen sonstigen Merkmalen ihrer Organisation¹⁾ gemeinsam besitzen, abzulehnen. Ich befinde mich in dieser Beziehung in erfreulicher Uebereinstimmung mit BENSLEY (1901 a, 1903), der sich nach seinen Untersuchungen gleichfalls mit aller Energie auf den Boden der Anschauungen HUXLEY's gestellt hat.

Es ist unmöglich und unnöthig, hier alle die Forscher zu nennen, die in den letzten 3 Decennien in der Discussion über diese Grundfragen der Säugethierphylogenie ihre Stimme erhoben haben. Viele von ihnen vertreten mit gewichtigen Gründen einen Standpunkt, der dem HUXLEY'schen mehr oder minder nahe verwandt ist. Bedeutsam erscheint es mir aber, dass vor kurzem auch HILL (1911) — derselbe Forscher, an dessen Befunden seiner Zeit der Gedanke einer placentalen Abstammung der Beuteltiere seine wesentlichste Stütze fand — in einer ausgezeichneten Abhandlung über die erste Entwicklung der Marsupialier diesem Standpunkt beigetreten ist²⁾, und dass gleichzeitig GREGORY (1910), ein Schüler OSBORN's, auf Grund sorgfältiger Sammlung und kritischer Verarbeitung aller die Stammesgeschichte der Säugethiere betreffenden morphologischen und paläontologischen Daten zu demselben Ergebniss gelangt ist³⁾.

Während nun aber HUXLEY die Vorfahren der Prototheria unter den Amphibien suchte und diese Anschauung durch seinen Einfluss lange Zeit zur herrschenden machte, mehren sich jetzt in schneller Folge die Stimmen, die nach dem Vorgange von COPE (1884), BAUR (1887) und DÖDERLEIN (1890) einer Abstammung der Säugethiere von Reptilien und zwar von synapsiden, den triassischen Cynodontia (Pelycosauria) nahestehenden Formen das Wort reden. Zur Entscheidung dieser viel umstrittenen Frage Material beizubringen, ist die Untersuchung des Mammarapparates allerdings nicht im Stande. Immerhin möchte ich dazu bemerken, dass meines Erachtens das Fehlen, oder richtiger gesagt, die Spärlichkeit des

1) Vgl. die ausführliche Zusammenstellung aller dieser Merkmale bei GREGORY (1910, p. 157f.). Es ist daher auch nicht angängig, die Monotremen mit den fossilen Theriodontia und Anodontia sowie mit den Schildkröten zu einer den übrigen Säugethieren gegenüberzustellenden Klasse Paratheria zu vereinigen, wie JAEKEL (1910, 1911) neuerdings vorgeschlagen hat.

2) Wie HILL u. a. entdeckt hat, ist das Ei der Marsupialier nicht nur dotterreicher als das der Placentaler, sondern auch mit einer rudimentären, beim Passiren der Tube von deren Wand ausgeschiedenen Eischale ausgestattet, was beweist, „that the ancestors of the Metatheria must have been oviparous, or must themselves have come from an oviparous stock, which there is no valid reason for supposing was other than Prototherian in its characters. It also renders untenable the views of HUBRECHT to the effect that the Metatheria are the descendants of Eutheria, whilst the Eutheria themselves have directly derived from some presumed viviparous group of hypothetical Protetrapods, unless we are to suppose that the Metatheria are even now on the way to acquire secondarily the oviparous habit, much in the same way as the Monotremes, according to HUBRECHT, have long since succeeded in doing (HILL 1911, p. 24).“

3) Nach GREGORY convergiren die Vorfahrenlinien „into a common source which had already acquired many essentially mammalian characters“, nämlich die Prototheria, die ihrerseits wieder auf die Cynodontia zurückgehen. Der nach der frühzeitigen Lostrennung übrig bleibende „marsupio-placental stock“ bildete die Metatheria, deren Typus die fossilen Trituberculata verkörpern, speciell die Gattung *Amphitherium* aus dem mittleren Jura, „which so far as its mandibular and dental characters indicate might represent the common stock of the later Polyprotodont Marsupials and Placental Insectivores and Creodonts“ (p. 179).

Vorkommens von Drüsen in der Haut der recenten Reptilien die ihm so oft zugeschriebene Bedeutung eines entscheidenden Kriteriums zu Gunsten der Amphibien- und gegen die Reptilienabstammung der Säugethiere nicht besitzt. Die Hautdrüsen der Mammalien werden von denen der Amphibien durch eine so gewaltige Kluft getrennt, dass sie aus letzteren nur durch eine grosse Reihe tiefgreifender Umwandlungen hervorgegangen sein können, die sich bei ausgestorbenen Zwischenformen vollzogen haben müssen. Und wenn wir auch von der Beschaffenheit des Integuments der Cynodontia und seiner Ausstattung mit Drüsen keine Kenntniss haben und vermuthlich auch durch noch so glückliche Fossilfunde keine Kenntniss erhalten werden, so kann doch keineswegs die Möglichkeit bestritten werden, dass sie nach ihrer Hautstructur zu jenen Zwischenformen gehörten, über die die phyletische Entwicklung der Säugethierhaut ihren Weg genommen haben muß.

Literaturverzeichnis.

- 1902/03 ADAMS, L. E., A contribution to our knowledge of the mole (*Talpa europaea*). Mem. Proc. Manchester Lit. Philos. Soc., Vol. XLVII, No. 4, 39 p., 28 Fig.
- 1878 AHLFELD, F., Missbildung und Rückschlag. Centralbl. f. Gynäkol., Bd. II, p. 385—391.
- 1872 BARTELS, M., Ueberzahl der Brustdrüsen. Arch. Anat. Phys., Jahrg. 1872, p. 304, Taf. XI.
- 1887 BAUR, G., Ueber die Abstammung der amnioten Wirbelthiere. Biol. Centralbl., Bd. VII, p. 481—493.
- 1898 BEARD, J., The birth-period of *Trichosurus vulpecula*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. XI, p. 77—96, Taf. VI.
- 1910 BECCARI, N., Ricerche intorno alle tasche ed ai corpi ghiandolari suborbitali in varie specie di Ruminanti (anatomia, struttura, sviluppo). Arch. Ital. Anat. Embr., Vol. 9, p. 660—717, Taf. XLIX—LV.
- 1891 BEDDARD, F. E., On the pouch and brain of the male *Thylacine*. Proc. Zool. Soc. London, 1891, p. 138—145, 2 Textfig.
- 1902 — Observations upon the carpal vibrissae in mammals. Proc. Zool. Soc. London, 1902, Pt. I, p. 127—136, 4 Textfig.
- 1907 — On the azygous veins in the Mammalia. Ebenda, 1907, Pt. I, p. 181—223, 12 Textfig.
- 1901a BENSLEY, A., On the questions of an arboreal ancestry of the Marsupialia and the interrelationships of the mammalian subclasses. Amer. Nat., Vol. 35, p. 117—138, 2 Textfig.
- 1901b — A theory of the origin and evolution of the Australian Marsupialia. Ebenda, p. 245—269, 3 Textfig.
- 1903 — On the evolution of the Australian Marsupialia; with remarks on the relationships of the Marsupialia in general. Transact. Linn. Soc. London, 2. Ser., Vol. IX (Zool.), p. 83—217, Taf. V—VII.
- 1818 BLAINVILLE, H. DE, Sur les organes femelles de la génération et le foetus des animaux didelphes. Bull. des Sc. Soc. philomat. Paris, 1818, p. 25—28.
- 1857 BLASIUS, J. H., Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands, Braunschweig, F. Vieweg.
- 1905 BÖHM, JOS., Die äusseren Genitalien des Schafes. (Morphol. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten, herausg. von A. Fleischmann, No. IX.) Morph. Jahrb., Bd. XXXIV, p. 248—320, Taf. VIII u. IX, 60 Textfig.
- 1893 BONNET, R., Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgeschichte, Bd. II, p. 604—658.
- 1898 — Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ebenda, Bd. VII, p. 937—976.
- 1902a BRESSLAU, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Mammarorgane bei den Beutelhieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. IV, p. 261—317, Taf. X u. XI, 14 Textfig.
- 1902b — Weitere Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie des Mammarapparates der Säugethiere. I. Die Bedeutung der Milchlinie. Anat. Anz., Bd. XXI, p. 178—189, 4 Textfig.
- 1904 — Zur Entwicklung des Beutels der Marsupialier. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., p. 212—224, 12 Textfig.
- 1907 — 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, p. 455—518, Taf. XXVIII—XXX, 14 Textfig.
- 1910 — Der Mammarapparat (Entwicklung und Stammesgeschichte). Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XIX, p. 275—349, 11 Textfig.
- 1911 — Ueber physiologische Verdoppelung von Organen. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1911, p. 174—186, 1 Taf.
- 1912 — Die ventralen Tasthaare der Eichhörnchen, ihre Funktion und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb., Suppl. XV, Bd. III, p. 479—492, 5 Textfig.

- 1908 BRINKMANN, A., Die Rückendrüse von *Dicotyles*. Anat. Hefte, 1. Abth., Bd. XXXVI, p. 283—307, Taf. XXIII—XXVI, 3 Textfig.
- 1907 VAN DEN BROEK, A. J. P., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Urogenitalapparates bei Beuteltieren. Petrus Camper, Bd. IV, p. 302—394, Taf. V, VI, 30 Textfig.
- 1910 — Untersuchungen über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Morph. Jahrb., Bd. XLI, p. 347—436, Taf. V, VI, 52 Textfig.
- 1910 a — Entwicklung und Bau des Urogenitalapparates der Beutler und dessen Verhältniss zu diesen Organen anderer Säuger und niederer Wirbelthiere. Ebenda, p. 437—468, Taf. VII, 7 Textfig.
- 1905 BROUHA, Recherches sur les diverses phases du développement et de l'activité de la mamelle. Arch. de Biol., Bd. XXI, 1905, p. 459—603, Taf. XVIII—XX.
- 1910 BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lief. Leipzig, W. Engelmann, p. 147—151.
- 1900 CARLSSON, ALBERTINA, Ueber die systematische Stellung der *Nandinia binotata*. Zool. Jahrb., Abth. f. Syst., Bd. XIII, p. 509—528, Taf. XXXVI.
- 1903 — Beiträge zur Anatomie der Marsupialregion bei den Beuteltieren. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. XVIII, p. 489—506, Taf. XLV, XLVI.
- 1840 CARUS, C. G., Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft V, Taf. VIII.
- 1884 COPE, E., The relations between the Theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia. Proc. Americ. Assoc. Advanc. Sc., Vol. XXXIII, p. 471—481, 1 Taf.
- 1882 CUNNINGHAM, D. J., Report on some points in the anatomy of *Thylacinus*, *Phalangista* und *Phascogale*. Rep. voyage H. M. S. Challenger, Vol. V, p. 168f. Taf. IV, Fig. 3, 4.
- 1889 CURTIS, F., Le développement de la mamelle et du mamelon d'après les travaux les plus récents. Extr. de la Revue biologique du Nord de la France, Lille. 1. Année, p. 440—457, 2. Année, p. 1—18, 5 Textfig.
- 1805 CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, Paris, T. V, p. 156/157.
- 1898 DEPENDORF, T., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, Lief. 2, p. 245—402, Taf. II—XI, 14 Textfig.
- 1873 DIETL, M. J., Untersuchungen über Tasthaare. III. Sitzungsher. k. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. LVIII, III. Abth., p. 213.
- 1890 DÖDERLEIN, L., Vertebrata in STEINMANN-DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig, W. Engelmann, p. 516—827.
- 1899 DOLLO, L., Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? Trav. Stat. Zool. Wimereux, T. VII, p. 188—203, Taf. XI, XII.
- 1908 DUCCHESCHI, V., Il latte dei Marsupiali. Arch. Fisiol. Firenze, Vol. V, p. 413—424, 6 Textfig.
- 1896 EGGLING, H., Zur Morphologie der Damm-musculatur. Morph. Jahrb., Bd. XXIV, p. 405—631, Taf. XI, XII, 10 Textfig.
- 1904 — Ueber ein wichtiges Stadium in der Entwicklung der menschlichen Milchdrüse. Anat. Anz., Bd. XXIV, p. 595—605, 1 Textfig.
- 1905 — Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. III. (letzte) Mittheilung: Die Milchdrüsen und Hautdrüsen der Marsupialier. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. IV, p. 301—332, Taf. XVIII, 1 Textfig.
- 1869 FATIO, V., Faune des Vertébrés de la Suisse, T. I (Mammifères), Genf u. Basel.
- 1891 FLOWER, W. H., and LYDEKKER, R., An introduction to the study of mammals living and extinct, Loudon. 763 p.
- 1861 FÖRSTER, A., Die Misshildungen des Menschen, Jena, p. 48.
- 1900 FRANKL, O., Beiträge zur Lehre vom Descensus testicularum. Sitzungsher. k. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. CIX, 3. Abth., p. 107—264, 5 Taf., 24 Textfig.
- 1873 GEGENBAUR, C., Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. VII, p. 204—217.
- 1876 — Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morph. Jahrb., Bd. I, p. 266—281, Taf. VIII.
- 1886 — Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen, Leipzig, W. Engelmann, 39 p., 1 Taf., 2 Textfig.
- 1898/1901 — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., Leipzig, W. Engelmann, Bd. I, 1898; Bd. II, 1901.
- 1907 GEYL, A., Melkafscheiding uit de okselholte bij kraamvrouwen tengevolge van het functionneeren van een rudimentair mammarorgan. Nederl. Tijdschr. voor Geneeek., Jahrg. 1907, II, p. 1315—1335.
- 1855 GIEBEL, C. G., Die Säugethiere, Leipzig, Ahel, 1108 p.
- 1910 GREGORY, W. K., The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXVII, 524 p.
- 1900 HAMBURGER, CLARA, Studien zur Entwicklung der Mammarorgane. I. Die Zitze von Pferd und Esel. Anat. Anz., Bd. XVIII, p. 16—26, 9 Textfig.
- 1889 HANSEMAN, D., Polymastie. Verhandl. Berlin. Ges. f. Anthropol., p. 434.
- 1900 HENNEBERG, BR., Die erste Entwicklung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte, I. Abth., Bd. XIII, p. 1—68, Taf. I, II.

- 1898 HILL, J. P., The placentation of *Perameles*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XL, p. 385—446, Taf. XXIX—XXXIII.
- 1900 — On the foetal membranes, placentation and parturition of the native cat (*Dasyurus viverrinus*). Anat. Anz., Vol. XVIII, p. 364—373.
- 1910 — The early development of the Marsupialia, with special reference to the native cat (*Dasyurus viverrinus*). Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. LVI, Pt. I, p. 1—134, Taf. I—IX, 2 Textfig.
- 1899 HIRSCHLAND, L., Beiträge zur ersten Entwicklung der Mammarorgane beim Menschen. Anat. Hefte, I. Abth., Bd. XI, p. 221—246, Taf. XIX/XX.
- 1910 HOUY, R., Ueber die Entwicklung der Rückendrüse von *Dicotyles*. Anat. Hefte, I. Abth., Bd. XL, p. 717—740, Taf. XLII, XLIII.
- 1895 HUBRECHT, A. A. W., Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verhandl. kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Bd. IV, p. 66, 4 Taf.
- 1909 — Die Sängthierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbelthiere, Jena, G. Fischer, 247 p., 186 Textfig.
- 1873 HUSS, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse beim Menschen und bei Wiederkäuern. Jena. Zeitschr. f. Med. u. Natnrw., Bd. VII, p. 176—203, Taf. XII, XIII.
- 1880 HUXLEY, T. H., On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London, p. 649—662.
- 1901 JOHNSON, G. L., Contributions to the comparative anatomy of the mammalian eye, chiefly based on ophthalmoscopic examination. Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. CXCIV (B), p. 1—82, Taf. I—XXX.
- 1910 JAEKEL, O., Ueber die Paratheria, eine neue Klasse von Wirbelthieren. Zool. Anz., Bd. XXXVI, p. 113—123.
- 1911 — Die Wirbelthiere. Eine Uebersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin, Gebr. Borntraeger, 252 p.
- 1882 KATZ, O., Zur Kenntniss der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beutelthieren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXVI, p. 611—670, Taf. XXXVIII—XL.
- 1884 KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morph. Jahrb., Bd. IX, p. 253—324, Taf. XIII—XVII.
- 1890 — Ueber den Descensus testicularum. Ebenda, Bd. XVI, p. 587—646, Taf. XXII, XXIII, 3 Textfig.
- 1891 — Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Ebenda, Bd. XVII, p. 483—488, 1 Textfig.
- 1892 — Ueber Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren. Ebenda, Bd. XVIII, p. 349—372, 3 Textfig.
- 1893 — Ueber Marsupialrudimente bei Placentaliern. Ebenda, Bd. XX, p. 276—288, 2 Textfig.
- 1870 LANKASTER, E. R., On the use of term „Homology“ in modern zoology and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. Ann. Mag. Nat. Hist., 4. Ser. Vol. IV, p. 34—43.
- 1831/38 LAURENT, De l'appareil mammaire des Marsupiaux et de la bouche de leurs petits. Magazin de Zool., I. Sect., 64 p., 3 Taf.
- 1888 LECHE, W., Ueber Mammarorgane und Marsupium bei einigen Beutelthieren, besonders bei *Myrmecobius*. Verhandl. des Biol. Vereins in Stockholm, Bd. I, p. 34—39.
- 1891 — Beiträge zur Anatomie des *Myrmecobius fasciatus*. Ebenda, Bd. III, p. 137 n 138.
- 1897 — Kapitel Mammarorgane in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI, 5. Abth., p. 965—777.
- 1887 MALEKMUS, B., Die rudimentäre Beuteltasche des Schafes. Diss. Erlangen, 26 p., 2 Taf.
- 1898 MALL, F. P., Development of the ventral abdominal walls in Man. Journ. of Morph., Vol. XIV, p. 347—366, 6 Taf.
- 1892 MAUBER, F., Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, p. 717—804, Taf. XXIV—XXVI, 2 Textfig.
- 1870 MILNE-EDWARDS, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris, MASSON, T. IX, p. 124—136.
- 1888 MIVART, ST. G., On the possibly dual origin of the Mammalia. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XLIII, p. 372—379.
- 1833 a MORGAN, J., Description of the mammary organs of the Kangaroo. Transact. Linn. Soc., Vol. XVI, p. 61—84, Taf. II—VIII.
- 1833 b — A further description of the anatomy of the mammary organs of the Kangaroo. Ebenda, p. 453—463, Taf. XXVI.
- 1899 OSBORN, H. F., The origin of mammals. Amer. Journ. of Sc., Vol. VII, p. 92—96.
- 1902 — Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Natural., Vol. XXXVI, p. 259—271, 6 Textfig.
- 1902 a — The law of adaptive radiation. Ebenda, p. 353—363, 4 Textfig.
- 1847 OWEN, R., Artikel: Marsupialia in TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, London, Vol. III, p. 257—330.
- 1868 — On the comparative anatomy and physiology of vertebrates, Vol. III, Mammals, p. 760—775.
- 1884 PAUL, H., Ueber Hautanpassung der Säugethiere, Jena, H. Pohle, 72 p.
- 1910 PINKUS, F., Die Entwicklungsgeschichte der Haut, in: F. KEIBEL und F. P. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig, S. Hirzel, Bd. I, p. 249—295, Fig. 196—218.
- 1899 PROFÉ, O., Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte, I. Abth., Bd. XI, p. 247—286, Taf. XXI—XXVI.

- 874 Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentaler. 248
- 1882 REIN, G., Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. I. Arch. mikr. Anat. Bd. XX, p. 431—501, Taf. XXVIII, XXIX.
- 1882a — Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. II. Vergleichend-anatomische Ergebnisse und Schlussfolgerungen. Ebenda, Bd. XXI, p. 678—694, Taf. XXX, 2 Textfig.
- 1892 RUGE, G., Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, p. 185—326, Taf. VII—X, 8 Textfig.
- 1911 SCHÄFF, E., Die wildlebenden Säugethiere Deutschlands, Neudamm, J. Neumann, 256 p.
- 1899 SCHICKELE, G., Beiträge zur Morphologie und Entwicklung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. I, S. 507—546, 19 Textfig.
- 1897 SCHMIDT, HUGO, Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Morph. Arb., herausgeg. v. SCHWALBE, Bd. VII, p. 157—199, Taf. IV, V.
- 1898 SCHMITT, HEINR., Ueber die Entwicklung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Morph. Arb., herausgeg. v. SCHWALBE, Bd. VIII, p. 236—303, Taf. XIX—XXI, 1 Textfig.
- 1892 SCHULTZE, O., Ueber die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz., Bd. VII, p. 265—270.
- 1893 — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandl. Physik.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXVI, p. 171—182, Taf. III, IV.
- 1898 SCHWALBE, G., Ueber die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Hufthieren. Morph. Arb., herausgeg. von SCHWALBE, Bd. VIII, p. 341—362, Taf. XXV, 9 Textfig.
- 1899 SEELBY, H. G., On the origin of mammals. Proc. 4. Internat. Congr. Zool. Cambridge, p. 68—70.
- 1887 SELENKA, E., Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft: Das Opossum (*Didelphys virginiana*). Wiesbaden, Kreidel, p. 101—172, 14 Taf.
- 1892 — Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 5. Heft. 1. Beutelfuchs und Känguruhratte. Ebenda, p. 173—185.
- 1903 SEMON, R., Im australischen Busch und an den Küsten des Korallenmeeres, 2. Aufl., Leipzig.
- 1891 STIRLING, E. C., Description of a new genus and species of Marsupialia, „*Notoryctes typhlops*“. Trans. Roy. Soc. Sc. Australia, p. 154—187, Taf. I—IX.
- 1898 STRAHL, H., Die erste Entwicklung der Mammarorgane beim Menschen. Verhandl. Anat. Ges. XII. Vers. p. 236—238.
- 1887 THOMAS, O., On the homologies and succession of the teeth in the Dasyuridae; evolution of mammalian teeth in general. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CLXXVIII (B), p. 443—462, Taf. XXVII, XXVIII.
- 1888 — Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collection of the British Museum (Natural History), London, 401 p., 28 Taf.
- 1892 TOURNEUX, F., Développement des organes génito-urinaires chez l'homme. Trav. Mém. des Facultés de Lille. T. II, Mém. 10, Atlas d'embryologie.
- 1902 WALTER, H. E., On transitory epithelial structures associated with the mammary apparatus in Man. Anat. Anz. Bd. XXII, p. 97—111, 14 Textfig.
- 1841 WATERHOUSE, G. R., The Naturalists library. Vol. XI. Marsupialia (cit. nach LECHÉ 1897, p. 975).
- 1898 WEBER, M., Studien über Säugethiere, Theil II, Jena, G. Fischer, 132 p., 3 Taf.
- 1904 — Die Säugethiere, Jena, G. Fischer, 866 p.
- 1893 WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Jena, G. Fischer, 3. Aufl. (4. Aufl. 1898).
- 1897 WILSON, J. T., and HILL, J. P., Observations on the development and succession of the teeth in *Perameles*; together with a contribution to the discussion of the homologies of the teeth in Marsupial animals. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIX, p. 427—588, Taf. XXV—XXXII.
- 1893 WINGE, H., Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagya Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Pungdyrenes Slaegtskab. E Museo Lundii, Bd. II, 149 p., 4 Taf.
- 1897 ZIEHEN, TH., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. 1. Teil: Makroskopische Anatomie. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, p. 1—187, 96 Textfig.

Tafel XXXVII.

Tafel XXXVII.

Alle Figuren nach photographischen Aufnahmen. Fig. 1, 2 und 10 nach Photogrammen gefärbter und aufgehellter Präparate bei durchfallendem Licht, ebenso Fig. 6, nur ohne vorherige Färbung. Fig. 3—5, 7—9 und 11 Photogramme in Alkohol liegender Objecte bei auffallendem Licht.

Fig. 1—4. *Didelphys marsupialis* L.

- Fig. 1. ♀ Bj. (44 mm Rl.). Caudaler Bauchhautabschnitt mit Mammar- und Marsupialtaschenanlagen. Vergr. 18×. (Text S. 660, vgl. BRESSLAU 1904, Fig. 5, p. 217.)
- „ 2. ♀ Bj. (21,5 mm Rl.) (*Did. marsupialis* var. *aurita*). Bauchhaut mit Mammaranlagen. Vergr. 12×. (Text S. 665.)
- „ 3. ♀ Bj. (97 mm Rl.). Ventralansicht der hinteren Körperhälfte mit Beutel und Zitzenanlagen. Vergr. 2,5×. (Text S. 754.)
- „ 4. ♂ Bj. (97 mm Rl., aus dem gleichen Wurf wie das vorige). Ventralansicht der hinteren Körperhälfte mit Beutrudiment und Zitzenanlagen. Vergr. 2,5×. (Text S. 754.)
- „ 5. *Marmosa murina* (L.), erwachsenes ♀. Ventralansicht der hinteren Körperhälfte. Zitzen in verschiedenen Stadien der Eversion, kein Beutel. Nat. Gr. (Text S. 670.)
- „ 6. *Peramys henseli* THOMAS, ♀ Bj. (60 mm Rl.). Bauchhaut mit 11—5—9 Mammaranlagen. Nat. Gr. (Siehe Textfig. 6, S. 671.)
- „ 7. *Dasyurus geoffroyi* GOULD, ♀ Bj. No. 13 (77 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit Beutelfalten und Marsupialtaschen. Vergr. 8×. (Text S. 679.)
- „ 8. *Phascogale swainsoni* WATERH., verwachsenes ♀. Ventralansicht¹⁾ der hinteren Körperhälfte, rechts 5, links 4 Zitzen; kein Beutel. Nat. Gr. (Text S. 684.)
- „ 9 und 10. *Phascogale flavipes* WATERH.
- Fig. 9. ♀ Bj. No. 1 (26 mm Rl.). Ventralansicht des hinteren Körperendes nach Abtrennung der Gliedmaassen, des Genitalhöckers und Schwanzes sowie nach Ablösung der Epidermis. Es liegt die Cutis bloss und damit das Negativ der 4 Mammaranlagen und Marsupialtaschenpaare. Vergr. 10×. (Text S. 681.)
- „ 10. ♀ Bj. No. 3 (35 mm Rl.). Caudaler Bauchhautabschnitt mit Mammar- und Marsupialtaschenanlagen. Vergr. 28×. (Text S. 682.)
- „ 11. *Phascogale minutissima* GOULD, ♀ Bj. (39 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit Beutel- und Mammaranlagen. Vergr. 6×. (Text S. 683.)

1) Die beiden in der Figur sichtbaren Stecknadeln wurden aufgelegt, um die Haare rechts und links des die Zitzen tragenden Feldes niederzuhalten.

E. Bresslau, Mammarapparat der Marsupialier. JEN. DENKSCHRIFTEN, Bd. VII. Semon, Forschungsreisen, Bd. IV. Taf. XXXVII.



Fig. 1. 18x



Fig. 2. 12x



Fig. 5. 1x



Fig. 6. 1x



Fig. 3. 2,5x



Fig. 4. 2,5x



Fig. 7. 8x



Fig. 9. 10x



Fig. 8. 1x



Fig. 10. 28x



Fig. 11. 6x

Fig. 1-4, 6, 7, 9-11 E. Bresslau phot.
Fig. 5, 8 Herring phot.

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Tafel XXXVIII.

Tafel XXXVIII.

Alle Figuren nach photographischen Aufnahmen; mit Ausnahme von Fig. 15, 16, 19 in Alkohol liegende Objecte bei auffallendem Licht wiedergebend.

Fig. 12 und 13. *Sminthopsis crassicaudata* GOULD.

Fig. 12. ♀ Bj. No. 3 (23,5 mm Rl.). Ventralansicht der hinteren Körperhälfte mit Beutelanlage. Vergr. 10 ×. (Text S. 687.)

„ 13. Erwachsenes ♀, Mutter des vorigen. Ventralansicht der hinteren Körperhälfte mit dem hier durch seine eigenartige Bildung ausgezeichneten Beutel. Vergr. 2,2 ×. (Text S. 688.)

„ 14–18. *Perameles obesula* SHAW.

Fig. 14. ♀ Bj. No. 4 (33 mm Rl.). Von der Cutis abgelöstes Stück der ventralen Epidermis mit der Anlage des Mammarapparates in Seitenansicht (auffallendes Licht). Vergr. 16 ×. (Text S. 696.) *v* craniales, *h* caudales Ende des Epidermisstückchens.

„ 15. Dasselbe Stück nach Aufhellung bei durchfallendem Licht in Seitenansicht. Vergr. 35 ×. 1–4 die 4 Mammaranlagenpaare.

„ 16. Dasselbe Stück in Ventralansicht (durchfallendes Licht). Vergr. 35 ×. (Text S. 696.)

„ 17. ♀ Bj. No. 7 (ca. 65 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit Beutelanlage (cranial aufgeschnitten) und Zitzentaschen. Vergr. 8 ×. (Text S. 700.) *br* Beutelrand.

„ 18. ♀ Bj. No. 10 (119 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit Beutel (cranial aufgeschnitten) und Zitzentaschen. Vergr. 5 ×. (Text S. 701.)

„ 19 und 20. *Phascolaretos cinereus* GOLDF.

Fig. 19. ♂ Bj. (45 mm Rl.). Bauchhaut mit Scrotalanlage, gefärbtes und aufgehelltes Präparat in durchfallendem Licht. Vergr. 11 ×. (Text S. 760.)

„ 20. ♀ Bj. No. 9 (65 mm Rl.). Stück der Bauchhaut, a: mit intacter Beutelanlage, b: Beutelspalt hinten aufgeschnitten. Vergr. 12 ×. (Text S. 707.)

„ 21. *Phascolomys* sp. ♀ Bj. No. V (70 mm Rl.). Stück der Bauchhaut, a: mit intacter Beutelanlage, b: Beutelspalt vorn und hinten aufgeschnitten. Vergr. 10 ×. (Text S. 708.)



Fig. 12. 10X



Fig. 13. 2,2X



Fig. 16. 35X



Fig. 17. 8X



Fig. 14. 16X



Fig. 15. 35X



Fig. 18. 5X



Fig. 20a. 12X



Fig. 20b. 12X



Fig. 19. 11X



Fig. 21a. 10X



Fig. 21b. 10X

Fig. 12, 14-21 E. Bresslau phot.
Fig. 13 Herring phot.

Tafel XXXIX.

Tafel XXXIX.

Alle Figuren nach photographischen Aufnahmen bei auffallendem Licht.

Fig. 22, 23 und 25. *Phascolarctos cinereus* GOLDF., Fig. 24 *Phascolomys* sp.

- Fig. 22. ♀ Bj. No. 12 (97 mm RL). Stück der Bauchhaut mit Beutelanlage (Beutelspalt cranial eingekerbt, caudal aufgeschnitten). Vergr. 10×. (Text S. 709.)
- „ 23. ♀ Bj. No. 13 (ca. 110 mm RL). Stück der Bauchhaut mit Beutelanlage (Beutelspalt cranial und caudal aufgeschnitten). Vergr. 7×. (Text S. 709.)
- „ 24. ♀ Bj. No. VI (167 mm RL). Stück der Bauchhaut, a: mit uneröffnetem Beutel; b: Beutelspalt cranial aufgeschnitten. Vergr. 4,5×. (Text S. 710.) * Zitzentasche, § Marsupialtaschenrest.
- „ 25. ♀ Bj. No. 14 (235 mm RL). Stück der Bauchhaut mit Beutel (Beutelspalt cranial aufgeschnitten). Aus den in Eversion begriffenen Zitzen ragen Büschel von Mammarhaaren hervor. Vergr. 2,5×. (Text S. 711.)
- „ 26. *Trichosurus* spec. ♀ Bj. No. I (69 mm RL). Stück der Bauchhaut aus der Beutelgegend, nur Marsupialtaschen zeigend. Vergr. 10×. (Text S. 715.)
- „ 27—31. *Trichosurus vulpecula* (KERR).
- Fig. 27. ♂ Bj. (72 mm RL). Ventralansicht der hinteren Körperhälfte, cranial vom Scrotum die Anlage eines Beutels. Vergr. 2×. (Text S. 757.)
- „ 28. ♀ Bj. No. 1 (70 mm RL). Stück der Bauchhaut, a: mit intacter Beutelanlage; b: Beutelumwallung caudal eingeschnitten; im Inneren 2 Marsupialtaschen. Vergr. 10×. (Text S. 716.) ** bezeichnen in Fig 28b—31 die auseinandergezogenen Ränder des caudalen Einschnittes in die Beutelumwallung.
- „ 29. ♀ Bj. No. 6 (141 mm RL). Stück der Bauchhaut mit caudal aufgeschnittenem Beutel; Marsupialtaschen nicht sichtbar. Vergr. 6×. (Text S. 722.)
- „ 30. ♀ Bj. No. 7 (150 mm RL). Präparat wie vorige Figur; Marsupial- und Zitzentaschen sichtbar. Vergr. 4×. (Text S. 722.)
- „ 31. ♀ Bj. No. 8 (157 mm RL). Präparat wie vorige Figur; cranial von den im Beutelgrunde versteckten Zitzentaschen ein zweites Zitzentaschenpaar. Vergr. 4×. (Text S. 723.)
-



Fig. 22. 10X



Fig. 23. 7X



Fig. 24a. 4.5X



Fig. 26. 10X



Fig. 27. 2X



Fig. 24b. 4.5X



Fig. 28a. 10X



Fig. 28b. 10X



Fig. 25. 2.5X



Fig. 29. 6X



Fig. 30. 4X



Fig. 31. 4X

Fig. 22-26, 28-31 E. Bresslau phot
Fig. 27 Herring phot.

Tafel XL.

Tafel XL.

Alle Figuren nach photographischen Aufnahmen bei auffallendem Licht (ausgenommen Fig. 36).

- Fig. 32. *Phalanger orientalis* PALL. ♀ Bj. (123 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit caudal aufgeschnittener Beutelanlage, darin 2 Paare Marsupial- und Zitzentaschen. Vergr. 4×. (Text S. 725.)
- „ 33—35. *Petaurus sciureus* SHAW.
- Fig. 33. ♀ Bj. No. 3 (55 mm Rl.). Stück der Bauchhaut, a: mit intacter Beutelanlage, b: Beutel hinten aufgeschnitten. Vergr. 12×. (Text S. 727.)
- „ 34. ♀ Bj. No. 5 (75 mm Rl.). Stück der Bauchhaut mit caudal aufgeschnittener Beutelanlage. Vergr. 7×. (Text S. 728.)
- „ 35. ♀ Bj. No. 6 (89 mm Rl.). Präparat wie vorige Figur. Vergr. 6×. (Text S. 728.)
- „ 36—42. *Aepyprymnus rufescens* (GRAY).
- Fig. 36. ♀ Bj., No. 3 (ca. 34 mm Rl.). Gefärbtes und aufgehelltes Präparat der Bauchhaut in Durchsicht. Dunkel die 4 Mammaranlagen. Vergr. 18×. (Text S. 737.)
- „ 37—42 stellen sämtlich Bauchhautstücke verschieden alter Beuteljungen mit der durch einen Längsschnitt in die ventrale Beutelwand eröffneten Beutelanlage dar; die am Grunde des Beutelblindsackes gelegenen Marsupial- und Zitzentaschen sind durch Auseinanderziehen der Schnittränder (***) sichtbar gemacht.
- „ 37. ♀ Bj., No. 8 (59 mm Rl.). Zwischen *b* und *c* der Beuteleingang, zwischen *a* und *b* die aufgeschnittene ventrale Wand des Beutelblindsackes. Vergr. 10×. (Text S. 742.)
- „ 38. ♀ Bj. No. 10 (68 mm Rl.). Vergr. 8×. (Text S. 743.)
- „ 39. ♀ Bj. No. 11 (80 mm Rl.). Vergr. 8×. (Text S. 747.)
- „ 40. ♀ Bj. No. 13 (94 mm Rl.). Vergr. 6×. (Text S. 747.)
- „ 41. ♀ Bj. No. 14 (117 mm Rl.). Vergr. 5×. (Text S. 748.)
- „ 42. ♀ Bj. No. 15 (154 mm Rl.). Vergr. 3×. (Text S. 748.)
-



Fig. 32. 4x



Fig. 33a. 12x



Fig. 33b. 12x



Fig. 35. 6x



Fig. 34. 7x



Fig. 36. 18x

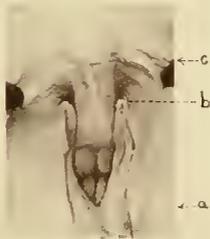


Fig. 37. 10x



Fig. 40. 6x



Fig. 38. 8x



Fig. 39. 8x



Fig. 41. 5x



Fig. 42. 3x

Tafel XLI/XLII.

Tafel XLI/XLII.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen.

<i>ag</i> Areolargewebe	<i>ha</i> Haar(anlage)
<i>bf</i> Beutelfalte	<i>hp</i> Hornpfropf
<i>bk</i> Beutelknochen	<i>ma</i> Mammaranlage
<i>blg</i> Blutgefäss	<i>ms</i> Mammarstroma
<i>bm</i> Beutelschliessmuskel	<i>mt</i> Marsupialtasche bezw. deren Anlage
<i>cr</i> Musc. compressor mammae (cremaster)	<i>sc</i> Subcutanes Fettgewebe
<i>dr</i> Milchdrüsenspross	<i>sm</i> Anlage der Stammusculatur
<i>epitr</i> Epiteichium	<i>ta</i> Talgdrüsenanlage
<i>g</i> Blutgefäss	<i>zt</i> Zitzentasche

Die Figuren beziehen sich sämtlich auf ♀ Embryonen oder Bj.

- Fig. 43a und b. *Didelphys marsupialis*, Embryo (17,5 mm Rl.). 2 Schnitte durch die Primäranlage des Mammarapparates. Vergr. 360 ×. (Text S. 662.)
- „ 44. *Didelphys marsupialis* var. *aurita*, Bj. (21,5 mm Rl.). Schnitt durch die Bauchhaut in der Höhe der paarig angelegten centralen (*ma₂*) und der dritten linken Mammaranlage (*ma_{3l}*). Vergr. 80 ×. (Text S. 665.)
- „ 45—47. *Dasyurus viverrinus*. Längsschnitte durch den inguinalen Abschnitt der Bauchhaut mit den Anlagen des Mammarapparates (*ma*).
- Fig. 45. Bj. No. 3 (9,5 mm Rl.). Vergr. 520 ×. (S. Textfig. 7, S. 674.)
- „ 46. Bj. No. 4 (10,2 mm Rl.). Vergr. 520 ×. (S. Textfig. 8, S. 674.)
- „ 47. Bj. No. 7 (19 mm Rl.). Vergr. 150 ×. (S. Textfig. 11, S. 676.)
- „ 48 und 49. *Dasyurus geoffroyi*.
- Fig. 48. Bj. No. 11 (48 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des dritten Mammaranlagenpaares. Vergr. 40 ×. (Text S. 679.)
- „ 49. Bj. No. 14 (77 mm Rl.). Schnitt wie in voriger Figur. Vergr. 30 ×. (Text S. 679.)
- „ 50. *Dasyurus viverrinus*. Bj., No. 16 (116,5 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des zweiten Mammaranlagen-(= Zitzentaschen-)paares. (Text S. 680.)
- „ 51—55. *Perameles obesula*.
- Fig. 51. Bj. No. 2 (22 mm Rl.). Schnitt durch die vierte linke Mammaranlage. Vergr. 150 ×. (S. Textfig. 22, Schn. 17, S. 692.)
- „ 52. Bj. No. 3 (25 mm Rl.). Querschnitt durch die Bauchhaut in der Höhe des vierten Mammaranlagenpaares. Vergr. 150 ×. (S. Textfig. 25, Schn. 13, S. 694.)
- „ 53. Bj. No. 6 (41,5 mm Rl.). Querschnitt durch die Beutelanlage in der Höhe des dritten Mammaranlagenpaares. Vergr. 50 ×. (S. Textfig. 28, Schn. 46, S. 699.)
- „ 54. Bj. No. 8 (72 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des dritten Mammaranlagenpaares. Vergr. 40 ×. (Text S. 700.)
- „ 55. Bj. No. 12 (130 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des dritten Mammaranlagen-(= Zitzentaschen-)paares. Vergr. 25 ×. (Text S. 701.)

Tafel XLIII/XLIV.

Tafel XLIII/XLIV.

Alle Figuren mit dem Zeichenapparat entworfen.

<i>bm</i> Beutelschliessmuskel	<i>ms</i> Mammarstroma
<i>dr</i> Milchdrüsenspross	<i>mt</i> Marsupialtasche bezw. deren Anlage
<i>ha</i> Haar(anlage)	<i>ta</i> Talgdrüsenanlage
<i>hp</i> Hornpfropf	<i>zt</i> Zitzentasche
<i>ma</i> Mammaranlage	

Die Figuren beziehen sich mit Ausnahme von Fig. 64 sämtlich auf ♀ Bj.

Fig. 56—61, 62 und 63. *Phascalarectos cinereus*. Fig. 62. *Phascolomys spec.*

- Fig. 56. Bj. No. 4 (30 mm Rl.). Querschnitte, a: durch das craniale (überzählige), b: durch das caudale (typische) Mammaranlagenpaar. Vergr. 80 ×. (Text S. 705/706.)
- „ 57. Bj. No. 7 (ca. 45 mm Rl.). Querschnitt durch die erste Anlage des Beutels mit den Mammaranlagen. Vergr. 60 ×. (Text S. 706.)
- „ 58. Bj. No. 8 (60 mm Rl.). Querschnitt durch Beutelanlage und Mammaranlagen. Vergr. 50 ×. (Text S. 707.)
- „ 59. Bj. No. 9 (65 mm Rl.). Querschnitt durch die in Fig. 20 abgebildete Beutelanlage in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 50 ×. (Text S. 707.)
- „ 60. Bj. No. 11 (ca. 90 mm Rl.). Querschnitte, a: durch den cranialen Abschnitt des Beutels mit einer hypertrophischen Haaranlage (*), b: durch den caudalen Abschnitt in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 40 ×. (Text S. 709.)
- „ 61. Bj. No. 12 (97 mm Rl.). Querschnitt durch den in Fig. 22 abgebildeten Beutel in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 40 ×. (Text S. 709/710.)
- „ 62. Bj. No. VI (167 mm Rl.). Querschnitt durch die rechte Hälfte des in Fig. 24 abgebildeten Beutels in der Höhe der Zitzentasche. Vergr. 20 ×. (Text S. 712.)
- „ 63. Bj. No. 14 (235 mm Rl.). Querschnitt durch die rechte Hälfte des in Fig. 25 abgebildeten Beutels in der Höhe der Zitzentasche. Vergr. 20 ×. (Text S. 712.)
- „ 64. ♂ Bj. (45 mm Rl.). a—c 3 Querschnitte durch die in Fig. 19 abgebildeten Scrotalanlagen. Vergr. 40 ×. (Text S. 760.)
- „ 65 und 66. *Trichosurus spec.*
- Fig. 65. Bj. No. I (69 mm Rl.). Querschnitt durch die in Fig. 26 (Richtung der Pfeile) abgebildeten Marsupialtaschenanlagen. Vergr. 40 ×. (Text S. 716.)
- „ 66. Bj. No. II (55 mm Rl.). Querschnitt durch die Beutelanlage in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 60 ×. (S. Textfig. 37, Schn. 7, S. 718.)
- „ 67 und 68. *Trichosurus vulpecula*.
- Fig. 67. Bj. No. I (70 mm Rl.). Querschnitt durch den in Fig. 28 abgebildeten Beutel in der Höhe der Mammaranlagen. Vergr. 45 ×. (Text S. 716.)
- „ 68. Bj. No. 3 (101,5 mm Rl.). Querschnitte durch den Beutel a: in der Höhe des überzähligen, b in der Höhe des typischen Mammaranlagenpaares. Vergr. 40 ×. (Text S. 720.)



Tafel XLV/XLVI.

Tafel XLV/XLVI.

Alle Figuren mit dem Zeichenapparat entworfen.

<i>bm</i> Beutelschliessmuskel	<i>ms</i> Mammarstroma
<i>cr</i> Musc. compressor mammae (cremaster)	<i>mt</i> Marsupialtasche bezw. deren Anlage
<i>dr</i> Milchdrüsenpross	<i>sc</i> Subcutanes Fettgewebe
<i>ha</i> Haar(anlage)	<i>sp</i> Primärpross
<i>hp</i> Hornpfropf	<i>ta</i> Talgdrüsenanlage
<i>ma</i> Mammaranlage	<i>zt</i> Zitzentasche.

Alle Figuren beziehen sich auf weibliche Beuteljunge.

Fig. 69—71. *Trichosurus vulpecula*.

- Fig. 69. Bj. No. 4 (113,5 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe der Zitzentaschen. Vergr. 30×. (Text S. 721.)
- „ 70. Bj. No. 6 (141 mm Rl.). Querschnitt durch den in Fig. 29 abgebildeten Beutel in der Höhe der Zitzentaschen. *pa* am Grunde der Zitzentaschen sich erhebende Papille. Vergr. 20×. (Text S. 722.)
- „ 71. Bj. No. 8 (157 mm Rl.). Querschnitte durch den in Fig. 31 abgebildeten Beutel, a: in der Höhe der überzähligen Zitzentaschen (nur die rechte Hälfte des Schnittes dargestellt), b: in der Höhe der typischen Zitzentaschen. Vergr. 20×. (Text S. 723.)
- „ 72. *Phalanger orientalis*, Bj. (123 mm Rl.). Querschnitt durch die in Fig. 32 abgebildete Beutelanlage, in der Höhe des vorderen Zitzentaschenpaares (aus 2 Schnitten combinirt). Vergr. 25×. (Text S. 726.)
- „ 73 und 74. *Petaurus sciureus*.
- Fig. 73. Bj. No. 1 (20 mm Rl.). Querschnitt durch die Bauchhaut in der Höhe des vorderen Mammaranlagenpaares. Vergr. 80×. (Text S. 727.)
- „ 74. Bj. No. 3 (55 mm Rl.). Querschnitt durch den in Fig. 33 abgebildeten Beutel in der Höhe der vorderen Mammaranlagen (aus 2 Schnitten combinirt). Vergr. 50×. (Text S. 727/728.)
- „ 75. *Petaurus breviceps*. Bj. No. 4 (60 mm Rl.). Querschnitt durch den Beutel in der Höhe des vorderen Mammaranlagenpaares. Vergr. 40×. (Text S. 728.)
- „ 76. *Acrobates pygmaeus*, Bj. (40 mm Rl.). Querschnitt durch die linke Beutelhälfte in der Höhe der vorderen Mammaranlage. Vergr. 60×. (Text S. 731.)
- „ 77. *Tarsipes spencerae*, Bj. (22 mm Rl.). Querschnitt durch die Beutelanlage in der Höhe des cranialen Mammaranlagenpaares. Vergr. 70×. (Text S. 732.)
- „ 78. *Macropus rufus*. Bj. No. 1 (44 mm Rl.). Stück eines Sagittalschnittes durch den inguinalen Bauchhautabschnitt in der Gegend der Mammaranlagen der rechten Seite. *ep* inguinale Bauchwandlamelle, * Beutellamelle, *epitr* Eptrichium, *Gh* Genitalhöcker. Vergr. 100×. (Text S. 738.)
- „ 79—81. *Aepyprymnus rufescens*.
- Fig. 79. Bj. No. 4 (36,5 mm Rl.). 2 Querschnitte durch die Bauchhaut + Beutellamelle in der Höhe des cranialen (a) und caudalen (b) Mammaranlagenpaares. Vergr. 80×. (Text S. 739/740.)
- „ 80. Bj. No. 6 (50 mm Rl.). Stück eines Querschnittes durch die Beutellamelle in der Höhe der rechten caudalen Mammaranlage. Vergr. 90×. (S. Textfig. 48, S. 741.)
- „ 81. Bj. No. 16 (179 mm Rl.). Etwas schräger Querschnitt durch den Grund der linken Zitzentasche. Vergr. 50×. (Text S. 750.)

