(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere.

Von

Dr. med. et phil. **Ulrich Gerhardt,**
Hilfsassistenten am Institut.

Hierzu Tafel I und 3 Figuren im Text.

„Obwohl entwickelungsgeschichtliche Studien vorzugsweise das wissenschaftliche Interesse unserer Zeit fesseln, so erfreuen sich doch die einleitenden Vorspiele, der Begattungsprozeß und Bau der Wollustorgane, nur geringer Beachtung. Auch hier zeigt die Natur eine große Formenfülle und merkwürdige Aenderungen des physiologischen Verlaufs, daß es wohl verlohnte, diese Verhältnisse eines eingehenden Studiums zu würdigen.“ Diese Worte, mit denen Th. Gilbert seine Arbeit über das Os priapi der Säugetiere beginnt, haben auch jetzt noch ihre Berechtigung, obwohl inzwischen die morphologische Seite größere Berücksichtigung gefunden hat. Doch bleiben hier auch noch viele Lücken auszufüllen.

Seit mehreren Jahren habe ich mich bemüht, die mannigfachen Verschiedenheiten, denen der Verlauf der Begattung bei den verschiedenen Ordnungen, Familien, Gattungen und selbst Arten der Säugetiere unterliegt, in Beziehung zu bringen zu der außerordentlichen Vielgestaltigkeit der Kopulationsorgane. Das Resultat meiner Untersuchungen macht keineswegs Anspruch auf nur einige Vollständigkeit. Meine biologischen Studien mußten sich auf die Beobachtung von Haustieren und gefangenen Tieren beschränken, bei meinen morphologischen Untersuchungen war ich auf das Studium der Organe des lebenden Tieres, sowie auf ein naturgemäß sehr beschränktes Material von konservierten Tieren angewiesen. Immerhin war die Gelegenheit zu Untersuchungen nach beiden Richtungen verhältnismäßig reichlich, so daß die daran gewonnenen Resultate doch auf einer ziemlich breiten Basis ruhen.

Biologische Beobachtungen konnte ich an gefangenen Nagetieren, sowie an Haustieren in Tierställen auf dem Lande an verschiedenen Orten anstellen. Außerdem hatte ich im Berliner und Breslauer zoologischen Garten Gelegenheit, eine ganze Reihe von Begattungen zu beobachten. Dem Direktor des Breslauer Gartens, Herrn F. Grabowsky, danke ich für das weitgehende Entgegenkommen, mit dem er mir meine Beobachtungen erleichtert hat.

Mein morphologisches Material entstammt zum weitaus größten Teil der Sammlung des Zoologischen Institutes zu Breslau. Herrn Professor Kükenthal bin ich für die freundliche Aufnahme in seinem Institut, für Ueberlassung des wertvollen Materials, sowie für das Interesse, mit dem er meine Arbeit fördern half, zu herzlichstem Dank verpflichtet, den ich ihm auch an dieser Stelle ausspreche. Ferner unterstützten mich Herr Geheimrat O. Hertwig und Herr Geheimrat F. E. Schulze in Berlin freundlichst mit Material, wofür ich beiden Herren meinen ergebensten Dank ausspreche. Einen Teil des Materials hatte ich mir endlich selbst gesammelt.

Da zu einem Verständnis der biologischen Vorgänge eine eingehende Kenntnis der morphologischen Verhältnisse notwendig ist, so ergibt sich der Gang dieser Untersuchungen von selbst: es wird erst der morphologische Bau der Kopulationsorgane zu schildern sein, dann der biologische Verlauf der Begattung mit Berücksichtigung der geschilderten morphologischen Grundlagen. Ich bemerke hier, daß ich im anatomischen Teil auf die Histologie nicht eingehen werde; es soll der Bau des Penis nur so weit beschrieben werden, wie es für das Verständnis des Begattungsverlaufes nötig ist.

A. Morphologischer Teil.

I. Uebersicht über die Form des Penis der Säugetiere.

Der Penis der Säugetiere besteht bekanntlich aus zwei Systemen von kavernösem Gewebe, dem fibrösen, stützenden und dem spongiösen, empfindlichen Teil. Hierzu kann, wie Ercolani (10) und Rauther (46) gezeigt haben, noch accessorisches Schwellgewebe kommen. Der Stützapparat kann noch durch eine Ossifikation, das Os priapi oder Os penis, vermehrt werden. Außer-

dem verläuft im Penis der Sinus urogenitalis masculinus oder die männliche Harnröhre. Der Penis wird von einer empfindlichen, schleimhautähnlichen Haut überzogen und in der Ruhe mehr oder weniger umhüllt von der Vorhaut oder Penisscheide, dem Praeputium.

Dies allgemeine Schema wird nun in den einzelnen Ordnungen der Säugetiere in mannigfaltiger Weise variiert, und diese Formverschiedenheiten sollen in einer Uebersicht besprochen werden; neben den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen sollen die bisherigen Schilderungen in der Literatur mitangeführt werden.

Eine ganz besondere Stellung nimmt der Penis der Monotremen ein. Wir besitzen eine genaue Kenntnis seines Baues hauptsächlich durch Homes (21 und 22) und Meckels (32) vortreffliche Schilderungen, die auch jetzt noch in vollem Umfange bestätigt werden müssen. Mir liegt ein Präparat des Urogenitalsystems von Ornithorhynchus paradoxus vor, während mir von Echidna hystrix kein Material zur Verfügung stand. Angaben über das Kopulationsorgan der Monotremen findet man noch bei Wiedersheim (58), einen Versuch, seine phylogenetische Stellung zu erklären, bei Boas (3). Das wesentlichste Moment, durch das sich der Monotremenpenis von dem aller übrigen Säuger unterscheidet, ist seine ausschließliche Bestimmung zur Leitung des Spermas, während er bei allen höheren Säugern zur Ableitung des Harnes und des Spermas dient. Der Penis der Monotremen ist ein annähernd cylindrisches Organ, das in einer mit der Kloake kommunizierenden Tasche, der Penisscheide, gelegen ist. Er ist durchbohrt von der Samenröhre, die sich am oralen Ende in der Nähe der Mündungen der Vasa deferentia in die Kloake öffnet, während sie sich am aboralen Ende teilt und mit mehreren feinen Oeffnungen auf den Papillen der Glans mündet Bei Ornithorhynchus verläuft auf der dorsalen Fläche eine seichte Längsfurche, auf die bisher wenig Wert gelegt worden ist. Es drängt sich die Frage auf, ob etwa diese Furche ein infolge der Durchbohrung des Penis überflüssig und daher rudimentär gewordener Rest der Samenrinne der Schildkröten, Krokodile und Vögel sei, oder ob es sich nur um eine unwesentliche, rein äußerliche Aehnlichkeit handle. Diese Frage müßte durch embryologische Untersuchungen entschieden werden.

Die Haut, die den Penis von Ornithorhynchus bekleidet, ist mit Querrunzeln versehen; sie ist dicht besetzt mit kleinen, ziemlich rauhen Papillen. Am distalen Penisende steht jederseits

eine Gruppe von größeren, etwa 2 mm langen Papillen, die an ihrer Spitze die Oeffnungen der Samenröhre tragen. Ich finde 4 Papillen auf jeder Seite, während ein Teil der früheren Beobachter auf beiden Seiten eine verschiedene Anzahl gefunden hat.

Alles in allem steht der Monotremenpenis dem der übrigen Säuger ziemlich unvermittelt gegenüber durch seine Eigenschaft, nur den Samen abzuleiten, durch den Mangel jeglicher Beziehungen zu den Beckenknochen und durch die zahlreichen Mündungsstellen seiner Samenröhre.

Der Penis der Beuteltiere dagegen besitzt im großen und ganzen die Form, die dem der Monodelphen zukommt. Der wesentlichste Unterschied ist der Mangel einer Befestigung an den Beckenknochen bei den Marsupialiern. Doch besitzt der Penis von Phascogale nach Sack (49) die gleiche Verbindung mit dem Becken wie bei den Monodelphen. — Mir selbst liegen Urogenitalsysteme von Macropus giganteus, Dasyurus viverrinus und Didelphys spec. vor. Die genauesten Schilderungen des Beutlerpenis findet man bei Owen (40 u. 41).

Der Penis von Macropus giganteus ist dünn und spitz, sein freier Teil ca. 5 cm lang. Am distalen Ende ist keine Glans entwickelt. Die Urethralmündung liegt ventral, $^1/_2$ cm hinter der Spitze des Penis. Sie stellt einen Schlitz mit unsymmetrisch V-förmigen Lippen dar. Der Penis der Känguruhs zeichnet sich dadurch aus, daß sich am Aufbau seines distalen Endes nur das eine Corpus cavernosum penis beteiligt. Wir haben hier einen der nicht seltenen Fälle von Asymmetrie der Penisspitze, die in weit auseinanderstehenden Ordnungen der Säugetiere auftritt. In der Erektion ist der Penis der Känguruhs hakenförmig nach vorn gekrümmt. In der Ruhe liegt er S-förmig gekrümmt, was sich einfach aus seiner beträchtlichen Länge ergibt. Dies Verhalten werden wir später auch bei monodelphen Säugern mit langem Penis antreffen.

Bei Dasyurus viverrinus treffen wir eine für Beuteltiere charakteristische Eigenschaft des Penis an. Es herrscht nämlich bei vielen Beutlern die Neigung zur Spaltung der Penisspitze vor, wohl zweifellos entsprechend der Duplizität der Vagina. Es finden sich hier alle möglichen Uebergänge von einer seichten, medianen Furchung des distalen Penisendes mit Spaltung der am Ende rinnenförmigen Harnröhre bis zu völliger Gabelung des Penis, auf dessen beiden Aesten die beiden Rinnen der Harnröhre verlaufen.

Ein Beispiel für den ersterwähnten Fall stellt der Penis von

Dasyurus vor (Taf. I, Fig. 1). Hier spaltet sich die Urethra in 2 Halbrinnen, während das Penisende nur einen seichten Einschnitt aufweist. Die Haut des Penis ist mit zahlreichen Runzeln versehen. Eine Besonderheit des Penis von Dasyurus finde ich sonst nicht beschrieben: Wenn man das Praeputium zurückstreift, so treten zwei cylindrische Organe hervor, so daß man zunächst versucht sein könnte, sie für 2 Aeste des Penis zu halten. Man kann sich aber sehr leicht davon überzeugen, daß dies ein Irrtum ist, wenn man den ventralen der beiden Cylinder genauer untersucht und die gespaltene Urethralmündung daran nachweist. Der dorsale Teil dagegen erweist sich als undurchbohrt. Er wird überzogen von einer Haut, die von der Umschlagstelle des Praeputiums ihren Ausgang nimmt. Präpariert man die Haut ab, so findet man, daß an dem dorsalen Anhang ein kurzer, dickbäuchiger Muskel inseriert, der vom äußeren Präputialblatt entspringt und mit einer starken Sehne endigt. Ueber die Bedeutung dieses eigenartigen Organes lassen sich kaum Vermutungen aufstellen. Möglicherweise handelt es sich um eine Art von Spreizvorrichtung für die Vagina. Bei Kontraktion des Muskels muß sich der Anhang aufrichten und könnte so die Vagina erweitern.

Ich möchte hier noch bemerken, daß Oudemans (39) in der Tat den dorsalen Penisanhang von Dasyurus für einen Ast des Penis gehalten zu haben scheint (vergl. seine Fig. 15, Taf. III).

Viel ausgeprägter als bei Dasyurus ist die Zweiteiligkeit des Penis bei Didelphys (Taf. I, Fig. 2). Hier ist der gesamte freie Teil des Penis gegabelt, jede Hälfte trägt eine tiefe, rinnenförmige Fortsetzung der Harnröhre und endigt in einer dünnen Spitze; die Rinne reicht nicht bis zu dieser heran, sondern endigt $^1/_2$ cm vorher.

Bei allen untersuchten Beutlern zeichnet sich der Bulbus urethrae durch eine außerordentliche Stärke aus. Hierin, in der S-förmigen Krümmung, sowie in der Neigung zur Gabelung finden wir gemeinsame charakteristische Kennzeichen des Beutlerpenis, während sonst in der Form des freien Teiles mannigfache Schwankungen vorkommen, wie auch bei der weitgehenden Differenzierung der Ordnung zu erwarten war.

Bei den Bradytherien tritt das Kopulationsorgan in sehr verschiedener Form auf. Ich selbst hatte Gelegenheit, den Penis von Dasypus villosus, Dasypus novemcinctus und Bradypus tridactylus zu untersuchen.

Der erigierte Penis von Dasypus villosus besitzt eine

Größe, die zu der des Tieres in gar keinem Verhältnis steht. Owen (40) meint, dieses bedeutende Volumen des Penis sei notwendig wegen der Schwierigkeit der Begattung infolge der Panzerung dieser Tiere. In der Erektion spitzt sich der Penis nach vorn hin allmählich zu und ist auf der Dorsalseite konkav. Läßt die Erektion nach, so zieht er sich unter spiraliger Einkrümmung zurück. Auch bei Embryonen von Dasypus villosus von 18 cm Schnauzen-Schwanzspitzenlänge ist das distale Ende des Penis spiralig aufgerollt. Taf. I, Fig. 3a—d zeigt einige Querschnitte durch einen solchen Penis, a am meisten der Wurzel, d der Spitze genähert. In Fig. 3a sehen wir 2 paarige und einen unpaaren Schwellkörper, von denen *sp* die Harnröhre umgibt und demgemäß als Corpus spongiosum aufzufassen ist. Wir haben sodann 2 Paare fibröser Körper, f und f_1. Beide Paare sind von einem Netz feiner Bindegewebsbalken durchzogen, das mit der fibrösen Hülle zusammenhängt. Das zweite fibröse Körperpaar f_1 verliert sich nach der Spitze des Penis zu, die nur von *sp* und f gebildet wird. f und f_1 verlieren nach der Spitze zu ihr Septum, f früher als f_1. Wir haben also hier noch ein accessorisches Schwellkörperpaar, das wohl als eine Verstärkung des Stützapparates bei der Größe des Penis aufzufassen ist. Außerdem liegen im distalen Teil des Penis unter der Haut so zahlreiche weite Gefäße, daß man hier von einem subkutanen Schwellgewebe (*sc*) sprechen kann. Entsprechend verhalten sich Embryonen von Dasypus novemcinctus.

Bei Rapp (42) finden wir die Angabe, bei Dasypus longicaudus bilde die Harnröhre an ihrer Mündung eine konische Hervorragung, dahinter lägen zwei halbkugelige, knotige Anschwellungen. Die Glans sei mit einigen Härchen besetzt. Das Corpus fibrosum weise kein medianes Längsseptum auf, sondern es zögen 6—7 fibröse Scheidewände der Länge nach hindurch, die an der starken, bindegewebigen Hülle des Corpus fibrosum befestigt seien. Dies Verhalten sei sonst bei keinem Tier beobachtet worden (vergl. p. 50 bei Elephas).

Ferner liegt mir ein männliches Urogenitalsystem von Bradypus tridactylus vor. Der Penis dieses Tieres wurde bereits von Meckel (31) und Rapp (42) eingehend und richtig beschrieben. Beiden Forschern fiel das auf, was jedem Beobachter vor allem auffallen muß, die außerordentliche Aehnlichkeit, die die äußeren und inneren Genitalien dieses Tieres mit weiblichen Geschlechtsteilen haben. Die abdominal gelegenen Hoden mit den je in einer

Bauchfellfalte verlaufenden Vasa deferentia täuschen einen Uterus samt Adnexen vor. Der minimale, ventral mit einer Längsrinne versehene, völlig hypospadische Penis gleicht bei oberflächlicher Betrachtung einer Clitoris; die Harnröhre öffnet sich an der Basis des Penis, weiter nach innen ist sie auffallend weit. Die gesamte Länge der Pars libera penis beträgt nur 1 cm. Da es sich um ein Demonstrationspräparat handelte, so konnte ich keine Schnitte durch diesen Penis anfertigen. Wie sich das Organ bei der Erektion verhält, vermag ich nicht anzugeben.

Für Choloepus didactylus finde ich bei Rapp (42) die Angabe, die Eichel sei hier in zwei Lappen geteilt, zwischen denen die Mündung der Harnröhre liege. Das Corpus fibrosum besitze ein medianes Septum.

Ueber den Penis der Manitherien finden wir kurze Angaben bei Rapp (42), der im Penis von Manis tridentata das Vorkommen eines medianen Septums konstatiert. Die Glans sei stumpf, fast cylindrisch. Bei Myrmecophaga sei die Rute zugespitzt.

Den Penix von Hyrax hat F. Lonsky (28 und 29) neuerdings beschrieben. Das Präparat des hiesigen Zoologischen Institutes, das Lonskys Schilderung zu Grunde liegt, konnte auch ich untersuchen.

Lonsky schildert den Penis als 2,5 cm lang, der Querschnitt ist halkreisförmig. Das distale Ende der Glans bleibt vom Praeputium frei. Ein dorsales Frenulum ist vorhanden. Die Glans ist 1,1 cm lang, proximal-dorsal abgeplattet. Eichelkrone und Hals sind nicht ausgebildet. Distal wird die Glans mehr cylindrisch, am Ende ist sie verjüngt. Auf der Dorsalfläche verlaufen mehrere Längsfalten. Außerdem ziehen etwa 10 Ringfurchen um die Glans. Die Mündung der Harnröhre ist etwas ventral gelegen.

Das Corpus fibrosum besitzt ein unvollkommenes Septum. Auf dem Dorsum penis verläuft ein Muskelstrang, der in der Nähe der Glans endigt. Ein Os penis ist nicht vorhanden.

Lonskys gründlicher Beschreibung habe ich nichts hinzuzusetzen. Versuche, die Lonsky anstellt, Homologien und Differenzen zwischen dem Hyraxpenis und dem des Elefanten, des Pferdes, der Wiederkäuer und der Nager festzustellen (29), führen zu keinem bestimmten Ergebnis. Lonskys Schluß, der Penis von Hyrax stimme am meisten mit dem der Nager überein, scheint aber doch etwas gewagt, zumal Lonsky selbst zugeben muß, daß nicht eine Form der Nager alle Kennzeichen von Hyrax auf-

weist. Die Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten, die Lonsky feststellt, sind meist nur äußerer Natur ohne genügende Berücksichtigung des Gesamtbaues. Mit Schlüssen, die aus der Vergleichung äußerer Merkmale gezogen werden können, empfiehlt es sich gerade bei einem Organ doppelt vorsichtig zu sein, das nach Joh. Müllers Ausspruch so großen und fundamentalen Veränderungen unterworfen ist, wie kein anderes. Man wird daher wenig Aussicht haben, bei einer Vergleichung mit wenigen und willkürlich ausgewählten Beispielen (in diesem Falle die Wiederkäuer!) zu brauchbaren Resultaten zu kommen.

Interessant wegen der Frage der Verwandtschaft muß natürlich die Vergleichung des Penis von Hyrax mit dem des Elefanten sein. Beide stimmen nur in der Knochenlosigkeit, in dem Vorhandensein eines dorsalen Muskels, der Unvollständigkeit des Septums, sowie darin überein, daß sie in der Ruhe nach hinten gebogen sind. Das ist jedoch eine Eigenschaft vieler alter Säugetierformen. Wir werden Gelegenheit haben, hierauf noch zurückzukommen.

Der Penis des Elefanten ist von Cuvier (6), Owen (40), Watson (56) und v. Mojsisovics (34) bereits geschildert worden. Ich erhielt durch die Güte des Herrn Geheimrats Prof. Dr. Franz Eilhard Schulze in Berlin das Vorderende des Penis eines im Berliner zoologischen Garten getöteten indischen Elefanten leihweise zur Untersuchung überlassen. Außerdem hatte ich bei Lebzeiten dieses Tieres häufig Gelegenheit, den Penis bei und nach der Miktion zu beobachten, wonach regelmäßig Erektion eintritt. Auffallend ist zunächst die Größe des Organes, die aber nicht außer Verhältnis zu der des Tieres steht. In der Ruhe liegt der Penis nach Cuvier in zwei S-förmigen Biegungen, der freie Teil ist von einer dunkelgrau pigmentierten derben Haut überzogen. Die Eichel wird, wie auch Watson erwähnt, durch einen wie der „Kapuzenfortsatz“ des Pferdes gestalteten, rückwärts gerichteten dorsalen Fortsatz des Corpus spongiosum dargestellt. Die Harnröhrenmündung liegt ventral und ist, wie die früheren Beobachter auch erwähnen, Y-förmig gestaltet. Querschnitte lehren, daß das sehr stark entwickelte Corpus fibrosum ein unvollkommenes Septum besitzt. Außerdem durchziehen bindegewebige, verschieden stark entwickelte „Trabeculae“ (Watson) das Vorderende des Corpus fibrosum, die nach v. Mojsisovics auch bei Elephas africanus vorkommen[1]). Das Corpus spongiosum ist relativ

1) Vergl. Dasypus, p. 48.

schwach entwickelt. Vier Retraktoren sorgen für das Zurücktreten des Penis, dorsal verlaufen als Levatores penis zwei starke Längsmuskeln mit medianer, unpaarer Endsehne. Bei der Miktion ist der Penis nach hinten gebogen, bei vollständiger Erektion wendet er sich nach vorn und die Glans biegt sich fast senkrecht in die Höhe. Dies dürfte wohl mit der eigentümlichen Form und Lage der Vulva in Beziehung stehen. Am meisten erinnert der Penis des Elefanten an den der Perissodaktylen in der relativen Größe des gesamten Organs, der Entwickelung der Glans mit dem dorsalen Kapuzenfortsatz und der Unvollständigkeit des medianen Septums. Dagegen fehlen dem Corpus fibrosum der Unpaarhufer die bindegewebigen Trabekeln des Elefantenpenis.

Bei den alten Formen der Perissodaktylen, Tapirus und Rhinoceros, ist die Spitze des Penis wie bei Elefas nach hinten gebogen, und auch hier geschieht die Miktion zwischen den Hinterbeinen hindurch nach hinten. Bei der Erektion ist selbstverständlich der Penis nach vorn gerichtet. Bei Equus ist die Spitze des Penis auch in der Ruhe nach vorn gerichtet, und der Urin wird auch nach vorn gelassen.

Der Penis von Tapirus indicus und T. americanus zeichnet sich durch eine unverhältnismäßige Größe und Schwere aus, noch mehr, als bei Rhinoceros, wo er auch gewaltige Dimensionen erreicht. Mir liegt das stark geschrumpfte Vorderende eines Penis von Tapirus indicus in einem Präparate der hiesigen zoologischen Sammlung vor, außerdem hatte ich in den zoologischen Gärten in Basel, Berlin und Breslau Gelegenheit, an mehreren Tieren die Größe des erigierten Organes zu beobachten. Bei beiden Arten ist der Penis von einer wenig pigmentierten, fleischfarbigen Haut überzogen. Die Glans zeigt einen dorsalen und zwei seitliche Lappen, davor endigt sie mit einem breiten pilzförmigen Fortsatz, der die Mündung der Harnröhre trägt. Auf dem Querschnitt erblicken wir ein nierenförmiges, stark entwickeltes Corpus fibrosum ohne medianes Septum, das Corpus spongiosum ist stark entwickelt. Die Maschen des Corpus fibrosum sind ungefähr radiär gestellt. Zwei ventrale Retraktoren und eine mediane, unpaare Levatorsehne ziehen zur Glans. Im erigierten Zustande erreicht der Penis bei beiden Arten die Dicke und Länge eines schwachen Mannesarms.

Den Penis von Rhinoceros habe ich nur an einem lebenden Exemplar im Berliner zoologischen Garten beobachten können. Er erreicht im Verhältnis zum Tier fast die Größe wie bei Tapirus, ist aber an der außerordentlich entwickelten Glans anders gestaltet.

Sie zeigt eine höchst komplizierte Form. An ihrer Basis trägt sie zwei starke, dorsale Wülste, die, wie ich beobachten konnte, bei der Erektion auf das Dreifache ihres vorherigen Volumens anschwellen. Dann verjüngt sich die Glans, um plötzlich eine pilzförmige Verbreiterung zu bilden, aus der wieder ein kleiner, pilzförmiger Fortsatz hervorragt, der das Orificium urethrae trägt. Die Länge der Glans beträgt mehr als einen Fuß.

Eine Schilderung und Abbildung des Nashornpenis finden wir bei Owen (40). Wir können daraus entnehmen, daß auch hier das Corpus fibrosum mächtig entwickelt ist, daß zwei Levatoren eine unpaare Endsehne dorsal zur Glans senden, während an der Unterfläche des Penis zwei Retraktoren verlaufen.

Der Bau des Pferdepenis ist schon oft geschildert worden. Wir finden eingehende Beschreibungen bei Hausmann (19), Ellenberger und Baum (9), Schmaltz (50) und in anderen Lehrbüchern der Veterinäranatomie. Ich selbst habe den Penis eines einjährigen Fohlens und eines erwachsenen Hengstes untersucht und die Befunde der angeführten Autoren vollauf bestätigen können.

Der Pferdepenis besitzt eine bedeutende Länge und Stärke, die aber längst nicht so bedeutend ist, wie bei Tapir und Nashorn. Der Penis ruht in einem doppelt eingestülpten Praeputium und ist mit einer runzligen, stark pigmentierten Haut überzogen. Er endigt vorn mit einer wohlentwickelten Eichel, die in unerigiertem Zustand stark an die Glans hominis erinnert. Sie unterscheidet sich von dieser aber dadurch, daß die Harnröhrenmündung auf einem kurzen kegelförmigen Fortsatz, Processus urethralis gelegen ist, der in eine etwa $1^1/_2$ cm tiefe Grube, die Eichelgrube, Fossa navicularis der Veterinäranatomen, versenkt ist. Diese Grube liegt etwas ventral. Der Querschnitt des Penis zeigt auch hier ein starkes, unpaares Corpus fibrosum mit derber Hülle und ein stark entwickeltes Corpus spongiosum. Der Penis erinnert auf dem Querschnitt stark an den des Tapirs. — Der Penis von Esel und Zebra zeigt denselben Bau, doch ist der Penis zur Gesamtgröße des Tieres größer beim Esel als beim Pferd. Nach Schmaltz (50) besitzen die unedlen, kaltblütigen Pferderassen einen größeren Penis, als die edlen.

Alles in allem, zeigt der Penis der Perissodaktylen eine große Uebereinstimmung im Gesamtaufbau, dagegen finden wir im Bau der Glans bedeutende Verschiedenheiten bei den drei Gattungen. Wir werden später auf derartige Erscheinungen zurückkommen, die in den verschiedensten Säugetierfamilien vorkommen. Für die

Unpaarhufer charakteristisch ist die bedeutende Länge und Dicke des Penis bei starker Ausbildung der Glans und fehlendem Septum corporis fibrosi. Allen gemeinsam ist ferner die starke Entwickelung der Muskulatur des Penis, sowie das bei allen Huftieren festzustellende Fehlen eines Os priapi.

Die Paarzeher besitzen im Gegensatz zu den Perissodaktylen eine auffallend dünne Rute, die auch in der Erektion nur wenig an Umfang zunimmt, wegen der geringen Entwickelung des kavernösen und der starken des fibrösen Gewebes. Die Länge des Penis ist sehr bedeutend, er beschreibt eine S-förmige Krümmung in der Ruhelage. Der Penis ist von einer glatten, glänzenden, im Leben blaßrot gefärbten Haut überzogen.

Von den Artiodactyla non ruminantia kenne ich durch Präparation und Beobachtung am lebenden Tier den Penis von Sus scrofa domestica. Eine vorzügliche Abbildung davon gibt Hausmann (19), Beschreibungen finden sich in allen Lehrbüchern der Veterinäranatomie. Der Penis des Ebers ist sehr lang und dünn. Seine Spitze, an der es nicht zur Bildung einer eigentlichen Glans kommt, zeichnet sich durch eine spiralige Drehung aus, auf deren biologische Bedeutung wir noch zurückkommen werden. Bei der Erektion dreht sich die Penisspitze nach Art eines Schraubenbohrers. Auf dem Querschnitt erblicken wir ein unpaares, von einer starken bindegewebigen Hülle bekleidetes Corpus fibrosum ohne medianes Septum. Das Corpus spongiosum, das stark entwickelt ist und gleichfalls eine ziemlich dicke fibröse Scheide besitzt, ist in eine Rinne des Corpus fibrosum eingelassen. Entsprechend der Stärke des fibrösen Gewebes, dehnt sich der Penis bei der Erektion hauptsächlich der Länge nach aus.

Ueber den Penis von Hippopotamus amphibius habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden. Bei dem Männchen des Breslauer zoologischen Gartens habe ich einige Male in der Brunstzeit die dünne Penisspitze ein kurzes Stück weit aus dem Praeputium hervorragen sehen, vermag über ihren Bau aber keine näheren Angaben zu machen.

Der Penis der Ruminantia ähnelt sehr dem des Schweines, und wesentliche Unterschiede weist eigentlich nur die Spitze auf. Ich sage absichtlich die Spitze, nicht die Eichel, denn von einer Glans penis im eigentlichen Sinne, d. h. einer distalen Anschwellung des Corpus spongiosum, kann hier meist nicht die Rede sein, da sich das Corpus spongiosum nach vorn zu allmählich verliert.

Der Penis der Wiederkäuer zeigt, neben dem des Schweines, bei einigen Formen (Bos, Camelopardalis, Oreas etc.) am deutlichsten das Vorwärtsrücken der Präputialmündung an der Bauchwand, wie wir es bei Huftieren überhaupt finden. So ist z. B. beim Stier die Präputialmündung etwa 1 m weit vom After entfernt, während bei primitiveren Formen, wie Moschus, Cervulus, Tragulus, diese Strecke relativ viel kürzer ist.

Auf dem Querschnitt bietet der Wiederkäuerpenis dasselbe Bild wie der des Schweines.

Sehr verschieden gestaltet ist die Penisspitze bei den Ruminantien. Von Tylopoden liegen mir zwei Lamapenes vor, die beide jungen Tieren entstammen. Sie sind sehr dünn und tragen an ihrer Spitze, die höchst unsymmetrisch gestaltet ist, zwei ungleiche Fortsätze. Der kleinere ist konisch und nach vorn gerichtet, der größere überragt den kurzen Fortsatz und biegt seitwärts um, über ihn hinweg. Der Penis des Dromedars scheint, soviel ich beim lebenden Tiere sehen konnte, an seiner Spitze dem des Lamas ähnlich gebaut zu sein. Ueber seinen genaueren Bau ist mir nichts bekannt.

Auch bei den übrigen Wiederkäuern findet sich eine Menge von Formvarietäten am vorderen Ende, über die Garrod (13) eine Uebersicht gibt. Außerdem sind in den Lehrbüchern der Veterinäranatomie, z. B. bei Ellenberger und Baum (9), bei Hausmann (19) und Schmaltz (50) genauere Angaben über den Penis von Rind, Schaf und Ziege zu finden. Ueber den Schafspenis speziell haben Nicolas (38) und Marshall (30) gearbeitet.

Ich selbst habe den Penis von Bos taurus, Ovis aries, Portax pictus und Camelopardalis giraffa untersucht. Am lebenden Tier habe ich den erigierten Penis beobachtet bei verschiedenen Rindern, Schafen, Ziegen, Hirschen, Antilopen und der Giraffe.

Auffallen muß zunächst, daß zwei verschiedene Typen der Penisspitze vorkommen, die einander jedoch nicht unvermittelt gegenüberstehen. Während bei den Hirschen und Rindern die Urethralmündung nur auf einer bald symmetrisch (Cervus) bald asymmetrisch auf der linken Seite (Bos) gelegenen Papille liegt, finden wir bei mehreren Antilopen, der Giraffe, Schafen und Ziegen einen mehr oder minder entwickelten Processus urethralis (Fig. 4), der das stumpfe Penisende weit überragt. Das Vorkommen dieses Fortsatzes ist festgestellt bei Moschus, Ovis, Capra, Damalis, Cephalophus, Addax, Nannotragus, Camelopardalis.

Marshall hat in neuester Zeit dem wurmförmigen Anhang

des Schafspenis eine besondere biologische Bedeutung zugeschrieben, auf die wir weiter unten zurückkommen werden.

Es existiert auch gerade betreffs des Schafspenis noch eine morphologische Streitfrage, nämlich die, ob der Processus urethralis ein selbständiges erektiles Gebilde, oder nur ein passiv beweglicher Fortsatz der Urethra sei. Abgesehen von Cuviers (6) falscher Schilderung (er hält den Processus urethralis für einen sehnigen Fortsatz, an dessen Basis die Harnröhre münde), stehen Hausmann (19), Ellenberger und Baum (9) und Schmaltz (50) auf dem letztgenannten Standpunkt. Neuerdings hat jedoch Nicolas (38) den Nachweis erbracht, daß im Processus urethralis außer zwei sehnigen fibrösen Strängen auch erektiles Gewebe anzutreffen sei. Dieser Befund wurde bestätigt durch Marshall (30), dem die Nicolassche Arbeit aber ganz unbekannt geblieben zu sein scheint.

Ferner herrscht Uneinigkeit zwischen verschiedenen Autoren darüber, ob die „Eichel" des Schafspenis in der Tat der Glans penis anderer Säugetiere homolog sei. Ellenberger und Baum, sowie Schmaltz stehen auf dem Standpunkt, es handle sich nur um eine Aufwulstung der Haut am distalen Penisende. Nicolas und Marshall dagegen behaupten an der Hand von Querschnitten, daß das Ende des Corpus fibrosum von erweiterten Gefäßlumina umgeben sei, daß man daher von einer wahren Eichel reden könne.

Ich selbst habe den Schafspenis auf diese beiden Fragen hin untersucht und muß in beiden Fällen die Ansicht der deutschen Veterinäranatomen bestätigen. Auf dem Querschnitt der „Glans" finde ich zwar einige weite Gefäßlumina, doch nicht so viele, daß man überhaupt von Schwellgewebe reden könnte. Es handelt sich nur um eine stärker vaskularisierte Hautverdickung.

Querschnitte durch den Processus urethralis zeigen neben den beiden erwähnten aponeurotischen Strängen die weiten Lumina zweier Gefäße. Meines Erachtens darf man daraufhin dem Processus urethralis kein erektiles Gewebe zuschreiben.

Sehr ausgeprägt ist bei den Wiederkäuern die Neigung zur asymmetrischen Mündung der Harnröhre. Der Urethralfortsatz scheint da, wo er vorkommt, immer links seitwärts zu sitzen. An derselben Stelle liegt die kleine Urethralpapille bei Portax und Bos, die Marshall für einen reduzierten Processus urethralis zu halten geneigt ist. Außerordentlich entwickelt ist die Asymmetrie der Penisspitze bei der Giraffe. Das Corpus fibrosum ist hier in

eigentümlicher Weise aufgerollt und der Processus urethralis zieht links an ihm vorbei (Taf. I, Fig. 4).

Lange nicht so stark ausgeprägt, aber doch immerhin recht auffallend, ist eine Drehung des distalen Penisendes beim Stier, deren Ausdruck ich auf den Abbildungen von Garrod und Marshall vermisse. Besonders auffallend ist diese Drehung der Spitze beim lebenden Stier während der Erektion. Viel geringer ausgeprägt ist sie bei Portax, stark bei Cobus. Die außerordentlich schiefe und asymmetrische Penisspitze des Widders ist gut abgebildet bei Hausmann, Nicolas und Marshall, sehr mangelhaft dagegen bei Ellenberger und Baum.

Die Frage, ob der Processus urethralis bei Bos, Portax etc. sekundär verloren gegangen sei, wie Marshall annimmt, würde am ersten durch embryologische Untersuchungen zu entscheiden sein. Beweisend wäre der Fall, daß im embryonalen Leben ein Processus urethralis da aufträte, wo er im erwachsenen Zustand fehlt. Daß der Fortsatz eine alte Eigentümlichkeit der Wiederkäuer ist, kann vielleicht daraus entnommen werden, daß er bei einer so alten Form wie Moschus vorkommt, sowie aus der weiten Verbreitung in den verschiedenen Familien der Moschidae, Devexae, Ovidae und Antilopae.

Wir finden also auch bei den Wiederkäuern eine große Uebereinstimmung im Gesamtaufbau des Penis; der auffallend dünne, lange, S-förmig gebogene Schaft, ein unpaares Corpus fibrosum mit sehr starker bindegewebiger Hülle, zwei Retraktoren und eine glatte Hautbekleidung sind allen gemeinsam. Schwankend ist auch hier die Gestaltung des distalen Endes, verbreitet die Neigung zur Asymmetrie. Eine deutliche Ausbildung einer Glans penis scheint nicht vorzukommen.

In dem letzteren Punkte nähern sich den Wiederkäuern die Mysticeten und Denticeten. Die Literaturangaben über den Penis der Wale sind nicht zahlreich. Eine Abbildung des Urogenitalsystems von Phocaena communis geben Carus und Otto (5). Von diesem Tier liegt mir auch ein Präparat aus der hiesigen zoologischen Sammlung vor. Spärliche Angaben über die Größenverhältnisse der Rute einiger Wale finde ich bei Brandt und Ratzeburg (4). Ueber die Embryonalentwickelung der Geschlechtsteile der Wale hat Daudt (7) gearbeitet. Ueber die äußeren Formverhältnisse erfahren wir aber nicht viel. Owen (40) gibt eine Beschreibung und Abbildung der Genitalien von Phocaena. Die genaueste Schilde-

rung des Urogenitalapparates erwachsener Wale finden wir bei Max Weber (57).

Der Penis der Wale ist in der Ruhe in einer tiefen Tasche, der „Penistasche“ versteckt, aus der er bei der Erektion durch eine, äußerlich einer Vulva ähnliche Oeffnung hervorgestreckt wird. Das Corpus fibrosum enthält kein Septum. Das Corpus spongiosum ist schwach entwickelt, durchzieht den Penis der ganzen Länge nach und verliert sich nach der Spitze, ohne eine Glans zu bilden. Die Penisspitze wird nur von der einen Hälfte des Corpus fibrosum gebildet. In der Ruhelage beschreibt der Penis eine S-förmige Krümmung wie bei den Wiederkäuern. Auch hier inseriert, wie dort, an der Krümmung ein paariger Retractor penis.

Weber meint, in dem Fehlen der Eichel sei ein wesentlicher Unterschied vom Penis der Ungulaten zu erblicken. Dies ist indessen nicht richtig; nicht alle Ungulaten besitzen eine Glans. Gerade die Wiederkäuer, mit deren Penis der der Cetaceen auch in dem Fehlen des Septums und dem Vorhandensein der S-förmigen Krümmung übereinstimmt, besitzen keine eigentliche Glans. Bei dem Zusammentreffen dieser wesentlichen Merkmale kann man wohl sagen, daß der Bau des Walpenis am meisten an den der Wiederkäuer erinnert.

Hier sei auch der Punkt besonders hervorgehoben, daß sich im Penis der Wale niemals ein Knochen findet, obwohl diese falsche Angabe bis in die neueste Zeit, z. B. bei Gegenbaur (15) und Gilbert (17) weitergeführt wird. Es wäre Zeit, daß diese Legende endlich aus der zoologischen Literatur verschwände. Entstanden dürfte sie sein durch eine Verwechslung mit dem außerordentlich stark entwickelten Os penis des Walrosses.

Zu Webers Arbeit möchte ich noch eines bemerken: Er scheidet scharf zwischen einem „Praeputium“, das eine wahre Eichel umhüllt und einer „Penistasche“, bei den Walen, die einen zum größten Teil aus dem Corpus fibrosum und nur zum allergeringsten aus Eichelsubstanz bestehenden Teil des Penis einschließt.

So scharf kann man meines Erachtens den Unterschied nicht fassen; denn bei den Feliden und Ruminantien, bei denen keine eigentliche Eichel entwickelt ist, nimmt auch niemand daran Anstoß, von einem Praeputium zu sprechen. Zweckmäßiger wäre es vielleicht, nach dem Vorgang von Boas (3), überhaupt nur bei Tieren mit einem Penis pendulus, also bei Chiropteren, Affen und dem Menschen, von einem Praeputium zu sprechen, da wo es sich um eine doppeltblätterige, röhrenförmige Hülle der Eichel handelt.

Im übrigen verdient der Ausdruck „Penisscheide", den Boas von den Monotremen an bis hinauf zu den höchsten Säugetieren anwendet, wohl den Vorzug. Selbstverständlich würde dann das „Praeputium" des Menschen und einiger Säuger auch mit unter den übergeordneten Begriff der Penisscheide fallen.

Ueber den Penis der Sirenen sind die Mitteilungen noch dürftiger. Bei Carus und Otto (5) findet sich die Angabe, bei einer neugeborenen Halicore sei die Eichel kegelförmig, mit einem aufsitzenden, pilzförmigen Polster, aus dem das kegelförmige Ende der Harnröhre hervorrage.

Ich selbst konnte kein hierher gehöriges Material untersuchen. Soviel ich der Abbildung bei Carus und Otto entnehmen kann, erinnert der Penis der Sirenen nicht an den der Cetaceen. Eher könnte er Aehnlichkeit mit dem der Perissodaktylen aufweisen, besonders in der starken Entwickelung der Glans.

Alle bisher besprochenen Tiere haben die gemeinsame Eigenschaft, daß in ihrem Penis kein Knochen auftritt. Bei den jetzt zu besprechenden Ordnungen werden wir häufig das Vorkommen eines solchen festzustellen haben. Es dürften daher hier vielleicht einige allgemeine Worte über dies Gebilde am Platze sein.

Ueber das Os penis existieren ziemlich zahlreiche Angaben in der Literatur. Selbstverständlich streifen die Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie diesen Punkt, z. B. Gegenbaur (14) und Wiedersheim (58). Carus und Otto (5) geben Abbildungen von dem Penisknochen verschiedener Tiere; von speziellen Arbeiten auf diesem Gebiet seien die von Arndt (1) und Gilbert (17) genannt. Besonders Gilbert versucht, den Penisknochen von morphologischen und biologischen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Er wies nach, daß das Os penis überall da, wo es vorkommt, eine verknöcherte Fortsetzung des Septum corporis fibrosi darstellt. Daraus geht hervor, daß der gegebene Ort seines Vorkommens die Glans ist, und daß es bei Säugern ohne Septum fehlen muß, z. B. bei den Huftieren. Im übrigen betont Gilbert die Schwierigkeiten, irgend welche einheitlichen Gesichtspunkte in eine Vergleichung der verschiedenen Formen hineinzubringen, unter denen das Os penis auftritt. Innerhalb bestimmter Familien, z. B. Muridae, Sciuridae, läßt sich zwar eine Reihe von Uebergangsformen nachweisen, aber in anderen Ordnungen, z. B. den Karnivoren, läßt sich keine Beziehung zwischen dem Verhalten der verschiedenen Familien feststellen. Gilbert sagt hier, die primitiven Ursidae besäßen einen mächtigen

Knochen, während er bei den hochspezialisierten Feliden nur ganz gering entwickelt sei. Was den letzten Punkt betrifft, so drängt sich die Frage auf, ob die Kleinheit des Os penis bei den Feliden primär oder sekundär entstanden zu denken sei. Wäre sie eine primäre Erscheinung, so müßte der kleine Knochen neu aufgetreten sein. Oder aber die Katzen könnten von Formen mit größerem Knochen abstammen. Dann wäre die Kleinheit der Eichel und des Knochens gerade ein Ausdruck höherer Spezialisierung. Nun wissen wir, daß den Formen, von denen wir die Katzen abzuleiten pflegen, Fossa und Viverriden, eine wohlentwickelte Glans mit Knochen zukommt, wie die starke Entwickelung der Glans und des Os penis ja überhaupt ein sehr verbreiteter Charakter der Karnivoren ist. Es liegt daher meines Erachtens näher, das Os penis der Feliden als ein rudimentäres Organ aufzufassen, das seine Funktion als Stütze der Glans mit der Verkleinerung der letzteren eingebüßt hat. Dies würde in Einklang stehen mit der weitgehenden Spezialisierung der Katzen.

Gerade bei den Karnivoren zeigt sich deutlich, daß eine Art von Korrelationsverhältnis besteht zwischen dem Grad der Ausbildung des Corpus fibrosum und des Os penis. Bei den Bären, Mardern und Hunden ist der Schaft des Penis ein selbst bei höchster Erektion noch biegsames Gebilde. Ich erinnere nur an die Drehung und Dehnung, die der Schaft des Hundepenis während des „Hängens“ erleidet. Hier ist der rigide, einzuführende Teil lediglich die durch ihren Knochen hierzu in den Stand gesetzte Glans. Wo bei Raubtieren eine Glans ohne Knochen vorkommt, übernehmen die Corpora fibrosa wieder die Aufgabe, dem Kopulationsorgan als Stütze zu dienen, z. B. bei Felis und Hyaena.

Bemerkenswert ist, daß der Penisknochen in gewissen Gruppen außerordentlich häufig auftritt, z. B. bei Karnivoren, Chiropteren und Nagern, während er in anderen Ordnungen niemals vorkommt, wie bei den Ungulaten und Cetaceen. In der Primatenreihe ist meist ein Os penis vorhanden, auch bei den Anthropoiden. Die Knochenlosigkeit der Glans beim Menschen dürfte daher wohl ein sekundär erworbenes Kennzeichen sein.

Einer weiten Verbreitung erfreut sich der Penisknochen innerhalb der Ordnung der Nager. In der Literatur finden wir eine ganze Reihe von Angaben über den Penis der Rodentien, z. B. bei Owen (40) und Carus und Otto (5), aber hier sei hauptsächlich auf das neueste, zusammenfassende Werk von Tullberg (54) hingewiesen. Darin finden wir außerordentlich genaue, zahl-

reiche und vollständige Angaben über die Organisationsverhältnisse dieser Ordnung und speziell auch über die Kopulationsorgane. Die meisten Angaben, die ich hier anführe, sind daher TULLBERG entnommen. Ich selbst habe einige Muriden, Lepus, Cavia, Hystrix, Sciurus, Alactaga untersucht.

Die zwei großen Unterordnungen der Nager, Simplicidentatae und Duplicidentatae, unterscheiden sich auch durch den Bau des Penis. Bei den letzteren findet sich kein Knochen und der Penis verläuft geraden Weges nach hinten. Bei den Simplicidentaten ist der Penis fast immer lang und knieförmig geknickt, die allermeisten besitzen ein Os penis.

Innerhalb der einzelnen Tribus, Familien etc. findet man auch hier wieder übereinstimmende Züge. So besitzen die Hystrikognathen z. B. ein langes Os penis und unter der Harnröhrenmündung einen tiefen Blindsack, dessen Grund bei den Kaviaden 2 Stacheln trägt. — Ich habe bei Hystrix cristata am frischen Präparat den Blindsack herausgedrückt. Er rollt sich dann wie ein Handschuhfinger nach außen, zieht sich aber, sowie der Druck nachläßt, außerordentlich schnell wieder zurück. — Bei Cavia cobaya treten, wie ich beobachten konnte, bei der Erektion die 2 erwähnten Stacheln an der Basis des Blindsackes frei über die Eicheloberfläche hervor. RETTERER (47) vergleicht die erigierte Eichel des Meerschweinchens mit der Brause einer Gießkanne und mit dem erigierten Hengstpenis. Diese auffallende Verbreiterung wird eben durch jenen Blindsack ermöglicht. — Erwähnt sei noch, daß die Stachelbewaffnung des Penis von Coelogenys paca nach OWEN (40) und JONES (24) noch viel bedeutender ist als bei Cavia.

In der Tribus der Sciurognathi fehlt der Blindschlauch der Hystrikognathen. Bei Ctenodactylus findet sich „vielleicht eine Andeutung davon“. Im übrigen unterliegt die Form der Glans bei den Ctenodaktyloideen, Anomaluroideen und Myoideen großen Schwankungen; ein Os penis ist fast immer vorhanden.

In der Subsectio der Dipodiformes zeigt die Glans höchst eigentümliche Formen, sie ist mit allerhand Furchen versehen etc. Bei Sminthus subtilis enthält sie eine tiefe Höhlung. Dipus zeigt 2 sehr große Stacheln auf der Glans, die bei CARUS und OTTO (5), sowie bei WAGNER (55) bereits beschrieben und abgebildet sind. Bei Alactaga iaculus fehlen diese Stacheln, wie ich an einem Präparate des hiesigen zoologischen Instituts bestätigen konnte.

Besonders interessant sind die Strukturverhältnisse der Glans

bei den Muriden, und ich gehe deshalb genauer darauf ein, weil GILBERT (17), der bei Mus und Arvicola die gleichen Dinge beobachtet hat, zu einer ganz anderen Deutung gelangt ist als TULLBERG, der allerdings über ein viel größeres Material verfügte. Uebrigens zitiert TULLBERG die GILBERTsche Arbeit nicht.

GILBERT stellt fest, daß der Penisknochen der Muriden im wesentlichen die Form einer „Mandoline" hat. Bei Mus trägt diese vorn eine einfache Knorpelhaube, dagegen bei Cricetus und den Arvikoliden 3 beweglich mit ihr verbundene Knorpelstäbe. Beide Einrichtungen hält GILBERT für morphologisch verschiedene Typen und mißt ihnen eine verschiedene biologische Bedeutung bei, worauf wir noch zurückkommen werden.

TULLBERGS Befunde decken sich mit denen von GILBERT, doch gelingt es ihm, an der Hand einer großen Reihe von Abbildungen den Beweis zu liefern, daß zwischen den beiden scheinbar grundverschiedenen Formen eine ganze Reihe von Uebergängen existieren, daß beide nur Variationen desselben Themas sind. Bei Cricetus frumentarius findet sich im Innern der Glans eine Papille, von TULLBERG als Papilla centralis bezeichnet. Dorsal und lateral davon liegen 3 Papillen, die Pap. dorsalis und die 2 Pap. laterales. Ventral von der Pap. centralis liegt endlich noch eine platte, zweilappige Papille, die Pap. lingualis, über der sich die Urethra öffnet. In die zentralen und die 2 lateralen Papillen entsendet nun das „Manubrium ossis penis", GILBERTS „Mandoline", 3 Fortsätze „Dentes ossis penis" TULLBERG.

Diese Grundform findet sich häufig bei Muriden wieder, z. B. bei Arvicola amphibius, Fiber zibethicus, Cuniculus torquatus, Myodes lemmus (bereits von RATHKE [45] beschrieben). Bei Ellobius talpinus, der derselben Familie angehört, fehlen jedoch die Papillen und das Os penis ist einfach. In der Familie der Hesperomyidae kommen Schwankungen in der Größe der Papillen vor, die Anordnung bleibt jedoch gewahrt. Bei Mus decumanus ist nur die Pap. centralis und die Pap. lingualis vollständig ausgebildet, am Manubrium ossis penis ist nur der Dens centralis entwickelt, der GILBERTS „Knorpelhaube" entspricht. Auch bei anderen Muriden schwankt die Ausbildung der einzelnen Papillen, die nicht in der Vollständigkeit, wie bei den Arvikoliden und Cricetiden, ausgebildet sind. Die Familie der Gerbilliden verhält sich wie Mus.

Höchst eigentümliche Verhältnisse treffen wir in der Familie der Sciuromorphen an. Haplodon rufus besitzt eine

zweigespaltene Glans mit ebensolchem Knochen. Es dürfte dies der einzige Fall der Spaltung des Penis bei einem monodelphen Säugetier sein. TULLBERG (53) hält diese Duplizität bei Haplodon für den Ausgangspunkt der stark asymmetrischen Form der Glans und des Os penis bei anderen Sciuriden. Er stellt sich den Hergang so vor, daß die rechte Spitze des gespaltenen Knochens reduziert und die linke stärker ausgebildet wird.

Er sieht hierin einen analogen Prozeß zu der Entstehung des ungespaltenen, asymmetrischen Penis von Macropus aus dem gespaltenen der übrigen Marsupialier. Es wäre von großem Interesse, wenn sich derselbe Prozeß in zwei so verschiedenen Ordnungen der Säugetiere unabhängig voneinander abgespielt hätte, indessen handelt es sich hier natürlich lediglich um eine Hypothese.

Bekannt und bereits des genaueren geschildert ist der Bau der Eichel und des Penisknochens von Sciurus vulgaris (GILBERT). Neue Angaben finden wir bei TULLBERG (54) über ganz ungewöhnliche Formverschiedenheiten der Glans penis innerhalb der Gattung Sciurus. Ich verweise hier auf Tafel 51 der TULLBERGschen Arbeit, auf der der freie Teil des Penis mehrerer Arten von Sciurus abgebildet ist. Die Verschiedenheiten, die hier auftreten, gehen so weit, daß bei einer Art, Sc. hudsonicus, die fadenförmige Glans keinen Knochen trägt, der sonst den Sciuriden zukommt. Gemeinsam ist den Sciurus-Arten nur die Neigung zur Asymmetrie der Penisspitze. Sciuropterus besitzt nach TULLBERG einen langen Knochen.

Bei Spermophilus hat GILBERT einen sehr bemerkenswerten Befund festgestellt. Das distale Ende des schaufelförmigen, asymmetrischen Penisknochens ist hier von einer dünnen Epithellage überzogen. Während der Brunst reißt dies Epithel und der Knochen ragt frei über die Oberfläche der Glans hervor. Die biologische Bedeutung dieser Einrichtung wird später besprochen werden.

Castor fiber zeigt eine starke Entwickelung des Penisknochens und die Andeutung einer Papilla lingualis. Bei den Geomyiden endlich finden wir wieder die Papilla centralis und lingualis angedeutet.

Der Schaft des Penis weist bei einigen Nagern, z. B. bei Graphiurus murinus, die Besonderheit auf, daß das Corpus spongiosum ein Stück weit getrennt vom Corpus fibrosum verläuft.

Den meisten Nagern ist eine Abknickung des nach hinten gerichteten Penis gemeinsam. Meist öffnet sich das Praeputium

unmittelbar vor dem Anus. Bei einigen Formen, z. B. Mus, rückt seine Oeffnung weiter nach vorn. — Hingewiesen sei hier auch noch auf diese exzessive Entwickelung der accessorischen Drüsen, der Glandulae prostaticae und vesicales bei den Simplicidentaten, denen eine große, später zu erörternde, biologische Bedeutung zukommt.

Bevor wir die Rodentien verlassen, möchte ich noch einmal betonen, wie dankenswert und wichtig die Untersuchungen Tullbergs für die Kenntnis dieser Tiere sind. Sie ermöglichen die Gewinnung vergleichender Gesichtspunkte, die jedem, der nicht über ein ungeheures Material verfügt, sonst verschlossen sind. Aus Tullbergs Material kann man folgendes entnehmen:

Die Gesamtform des Nagerpenis ist meist die eines geknickten nach hinten gerichteten Cylinders.

Während die Duplicidentaten kein Os penis besitzen, kommt ein solches den allermeisten Simplicidentaten zu.

Die Hystrikognathen und Muriformen lassen je einen Grundtypus erkennen, der verschiedenartig variiert wird. Bei den Sciuromorphen ist dieser Typus weniger leicht erkennbar. Gänzlich isoliert steht die Verschiedenheit der Glans bei einzelnen Arten der Gattung Sciurus da.

Weniger genau informiert sind wir über den Bau des Penis der Insektivoren. Ich selbst habe den Penis von Erinaceus europaeus, Centetes ecaudatus und Talpa europaea untersucht.

Der Penis des Igels ist dick, cylindrisch, von einer glatten, prall anliegenden Haut bekleidet. Vorn an der Glans erhebt sich die Haut zu einer Ringfalte, die an das Praeputium des Menschen erinnert, und aus der die Glans knopfartig hervorragt. Carus und Otto (5) lassen das frei hervorstehende Harnröhrenende von „Knorpelmasse“ umgeben sein. In der Tat handelt es sich nur um fibröses Gewebe. Der Querschnitt des Penis zeigt ein deutliches Septum zwischen den beiden fast knorpelharten Hälften des Corpus fibrosum. Das Corpus spongiosum ist sehr stark entwickelt und von einer dicken, fibrösen Scheide umgeben. Taf. I, Fig. 5a und b zeigt den Penis des Igels im Quer- und Längsschnitt.

Höchst auffallend ist das freie Ende des Pensis von Centetes ecaudatus gestaltet. Hier verjüngt sich der Penis ganz plötzlich zu einem langen, feinen, spiral gedrehten Faden, der an den Processus urethralis einiger Wiederkäuer erinnert. Ob es sich um

ein bei der Begattung aktiv beteiligtes, d. h. erektiles Gebilde handelt, überhaupt wie sich der Anhang bei der Erektion verhält, vermag ich nicht anzugeben. Eine Zerschneidung des Penis konnte ich nicht vornehmen, da nur ein Exemplar, das zu Demonstrationszwecken dienen soll, vorhanden war.

Der Penis des Maulwurfs ist dünn, lang, fadenförmig und spitz, ohne eigentliche Glans. Die Haut ist am freien Teil des Penis leicht gerunzelt. Der Querschnitt zeigt ein paariges Corpus fibrosum mit derber Scheide und stark entwickeltem Septum. Neuerdings gibt Rauther (46) an, im Penis des Maulwurfs finde sich accessorisches Schwellgewebe wie bei den Fledermäusen, ich habe es jedoch nicht finden können.

Ein Os penis finde ich bei keiner der drei untersuchten Formen. Gemeinsame Kennzeichen lassen sich sonst kaum aufstellen. Bei Talpa und Erinaceus ist das Corpus fibrosum paarig.

Besonders auffallen muß die Verschiedenheit des distalen Penisabschnittes bei Erinaceus und Centetes, die einigermaßen an die starken Formschwankungen in der Gattung Sciurus erinnert. Bei Owen (40) finde ich eine Abbildung des Penis von Rhynchocyon, der in seinem Gesamthabitus am meisten an den von Talpa erinnert.

Der Penis der Karnivoren ist meist mit einem wohlentwickelten Os penis versehen. Bei den Ursiden, Kaniden, den meisten Mardern und Viverren nimmt die Eichel eine außerordentliche Länge an und dementsprechend auch der sie stützende Penisknochen.

Ich selbst habe den Penis vom Lippenbären, Iltis, Haushund, Ichneumon, Mungo und den der Hauskatze untersucht. Penisknochen liegen mir von folgenden Karnivoren vor: Eisbär, Waschbär, Haushund, Schakal, Iltis, Wiesel, Kater, Zebramanguste. Außerdem konnte ich am lebenden Tier den Penis beobachten bei Hyaena crocuta, Genetta tigrina, Canis lupus, sowie verschiedenen Katzenarten.

Die wichtigsten Eigentümlichkeiten des Karnivorenpenis soll uns der Penis des Hundes veranschaulichen (Textfig. 1).

Der Hundepenis ist äußerlich vor allem durch die ungewöhnliche Länge seiner Eichel ausgezeichnet. Der Schaft, den unsere Abbildung abgeschnitten darstellt, ist kurz, dünn und biegsam und bleibt es selbst im Stadium der Erektion. Das Corpus fibrosum ist mit einem medianen Septum versehen. Die Fortsetzung dieses Septums bildet ein langer, rinnenförmiger Knochen, der der

Harnröhre als Dach dient. Nach vorn endigt er mit einem scheinbar knorpeligen, in der Tat bindegewebigen, spitzen Anhang. Die Glans penis ist aus zwei Schwellkörpern zusammengesetzt, dem Corpus cavernosum glandis im engeren Sinne, einem langen, röhrenförmigen Körper, und dem Bulbus glandis, der dem hinteren, dicken, rauhen Ende des Knochens aufsitzt. Dieser Knoten ist für die Hunde charakteristisch; über seine Funktion werden wir noch zu reden haben.

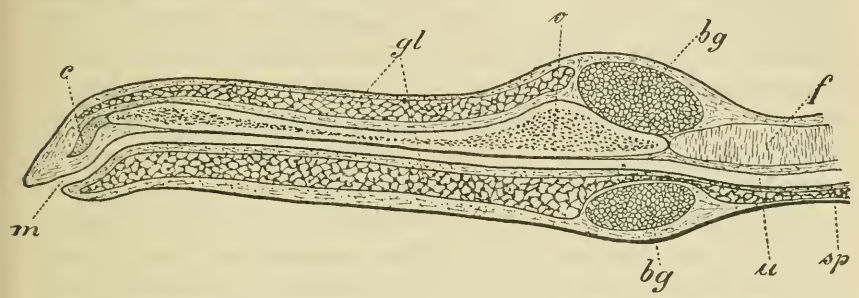

Fig. 1. Penis des Hundes (schematisch). *u* Urethra, *m* deren Mündung, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum, *gl* Glans penis, *bg* Bulbus glandis, *o* Os penis, *c* dessen knorpelartiger Fortsatz.

Den Kaniden, Ursiden und Mardern ist die bedeutende Länge der knochentragenden Eichel und die Kürze und Biegsamkeit des Schaftes gemeinsam. Von Viverren besitzt die Zebramanguste einen langen, Ichneumon und Mungo dagegen einen kurzen Penisknochen. Nach übereinstimmenden Literaturangaben fehlt den Oktodontiden der Knochen. Auffallen muß das gänzliche Fehlen des Os penis bei den Hyänen. Hier ist das Corpus fibrosum sehr stark entwickelt, während die Glans, obwohl gut ausgebildet, nur kurz ist. Der erigierte Penis besitzt eine Länge und Stärke, die an den der Equiden erinnert. Der Penis der Feliden endlich unterscheidet sich von dem der übrigen Karnivoren durch den Mangel einer Eichel. Eine minimale Ansammlung von kavernösem Gewebe am distalen Ende des Corpus spongiosum kann man wenigstens kaum als solche bezeichnen. Diese äußerst rudimentäre Eichel trägt einen gleichfalls rudimentären Knochen, dessen konstantes Vorkommen beim Kater zuerst von Arndt (1) nachgewiesen worden ist. Der gesamte Katzenpenis ist sehr kurz und in der Ruhe nach hinten gerichtet. In der Erektion stellt er einen kurzen, spitzen Kegel vor. Bei vielen Katzen, z. B. der Hauskatze, trägt der distale Teil des Penis ziemlich scharfe, nach rückwärts gerichtete Stacheln, während bei den übrigen Karnivoren

die Haut des Penis glatt ist. — Daß der Karnivorenpenis ein Septum corporis fibrosi besitzt, ergibt sich nach dem oben (p. 58) Gesagten, aus dem häufigen Vorkommen eines Penisknochens.

Dem Penis der Ursiden ähnelt sehr der der Pinnipedier, was die Kleinheit des Schaftes und Länge und Stärke des Os penis betrifft. Ich habe den Penis von Phoca vitulina, Otaria jubata und Trichechus rosmarus speziell auf den Bau des Penisknochens untersucht. Das Walroß besitzt wohl den größten Knochen, der überhaupt in einem Säugetierpenis vorkommt. Er erreicht die Länge von 55 cm, ist an der Basis rauh und dick, verjüngt sich dann und schwillt an der Spitze wieder knopfförmig an; er ist im ganzen schwach S-förmig gebogen, doch nicht so stark, wie der Penisknochen des Waschbären, der ganz bedeutend gekrümmt ist. Der Querschnitt des Walroßpenis zeigt ein starkes, aber an einigen Stellen durchbrochenes Septum corporis fibrosi, das von einer derben fibrösen Hülle umgeben ist. Das Corpus spongiosum ist dünn und zeigt kreisrunden Querschnitt. Die Urethralmündung liegt unter dem knopfartig vorspringenden Ende des Penisknochens. An der Ventralfläche ziehen zwei Retraktoren zur Glans. — Ganz entsprechend verhalten sich die Penes von Phoca und Otaria.

Wir können also bei der überwiegenden Mehrzahl der Karnivoren (mit Einschluß der Pinnipedier) einen bestimmten Typus des Penis erkennen: Es kommt hier, wie bei keiner anderen Ordnung, zu einem Ueberwiegen der Glans mit dem Os penis über den Schaft, der schließlich nur ein bewegliches Verbindungsstück zwischen der Glans und dem Körper des Tieres darstellen kann. Ausnahmen hiervon kommen bei einigen Formen unvermittelt vor (Oktodontiden), sonst meist bei größeren Familien (Hyäniden und Feliden).

Angaben über den Penis und die mannigfaltigen Formen des Penisknochens der Raubtiere findet man bei Carus und Otto (5), Gegenbaur (14), Wagner (55), Arndt (1) und Gilbert (17), sowie in den Lehrbüchern der vergleichenden und Veterinäranatomie.

Ueber den Penis der Chiropteren finden wir Angaben bei Gilbert (17), der einen Sagittalschnitt durch den Penis von Vespertilio murinus abbildet. Mir selbst liegt nur das Urogenitalsystem von Pteropus edulis in einem Schaupräparat der zoologischen Sammlung, sowie ein stark durch Alkoholkonservierung geschrumpfter Penis von Vesperugo serotinus vor. Außerdem findet man genauere Daten bei Robin (48) und Rauther (46).

Gilbert beschreibt den Penis von Vespertilio murinus als dadurch von dem anderer Tiere unterschieden, daß das Corpus fibrosum einen weitmaschigen Bau zeigt mit zarten Bindegewebslamellen. Die Glans sei sehr stark entwickelt, stehe aber nicht in Verbindung mit dem Corpus spongiosum. Sie wird durch ein „pfeilspitzenförmiges", gegabeltes Os penis gestützt.

Vesperugo serotinus besitzt einen Penisknochen von 3 mm Länge. Ein Praeputium fehlt, die allgemeine Körperhaut überzieht ohne Faltenbildung den Penis pendulus.

Genauere Angaben über den Chiropterenpenis finden wir bei Robin (48). Interessant ist die Angabe, daß da, wo im Fledermauspenis kein Knochen vorhanden ist, „histologische Spuren" davon auffindbar sind.

Bei den Megachiropteren ist die Glans im allgemeinen cylindrisch, des Corpus fibrosum ragt in sie hinein. Der Penisknochen liegt in der Glans oberhalb der Harnröhre. Seine Form ist außerordentlich variabel. Er kann sattelförmig die ganze Eichel umfassen, und er kann reduziert sein zu einem „stylet à peine visible".

Sehr häufig finden sich Rinnenbildungen in der Glans, die, meist ventral gelegen, sich auf die Dorsalfläche erstrecken können. Am häufigsten ist die Cylinderform der Eichel; indessen kommen auch fadenförmige Verlängerungen vor, und auch sonst schwankt die Form nicht unerheblich. Bei Vespertilio murinus ist das Corpus fibrosum der ganzen Länge nach durch eine Scheidewand geteilt. Sie endet, wie Ercolani (10) festgestellt hat, mit einem rudimentären Penisknochen. Derselbe Forscher hat gezeigt, daß die Glans größtenteils aus zwei erektilen Körpern besteht, die das Vorderende des Corpus fibrosum umfassen.

Ercolani (10) bildet einen Querschnitt durch die Glans von Vespertilio murinus ab, auf dem die Anordnung der beiden Schwellkörper dargestellt ist. In neuester Zeit bestätigt Rauther (46), Ercolanis Befund, daß außer dem Corpus fibrosum und Spongiosum noch ein dritter Schwellkörper vorkommt, der hauptsächlich die Glans bildet. Während Ercolani, Disselhorst und auch Gilbert angeben, dem Chiropterenpenis mangele eine Vorhaut, findet Rauther sie sehr deutlich ausgeprägt und scharf von der eigentlichen Glans gesondert. „Das Praeputium ist sehr dick und enthält im subkutanen Gewebe den größten Teil des accessorischen Schwellkörpers. — „Vesperugo-Plecotus-Hipposideros stellen eine Reihe der, innerhalb welcher wohl Vesperugo als die primitivste, Hipposideros als die fortgeschrittenste Form

gelten darf. Der Uebergang zwischen beiden wird durch Plecotus veranschaulicht. Das Ziel dieser Entwickelungsreihe ist die Konzentration des schwellbaren Gewebes auf den Eichelabschnitt (Hipposideros); Vesperugo dagegen steht im Bau des Penis Verhältnissen nahe, wie sie sich z. B. bei Edentaten (Myrmecophaga) finden, wo die gesamte behaarte Haut des Begattungsorganes von Schwellgewebe unterpolstert ist, die Penisspitze nicht in Praeputium und eigentliche Glans differenziert ist."

Das accessorische Gewebe umgreift also den distalen Teil des Corpus fibrosum seitlich und erstreckt sich entweder in die Vorhautduplikatur (Vesperugo), oder in die Glans (Hipposideros).

Der einzige Penis von Vesperugo serotinus, der mir zur Verfügung stand, war so schlecht konserviert, daß er feinere Untersuchungen nicht zuließ. Ich konnte nur feststellen, daß der spitze, hinten gegabelte Knochen von einer dicken kavernösen Anschwellung umgeben ist.

Ein Präparat des Penis von Pteropus edulis habe ich nur in toto untersuchen können. Ich konnte keinen Knochen durchfühlen, so daß es sich wohl um eine der erwähnten Formen mit rudimentärem Knochen handelt. Die Glans ist von einer stark behaarten Haut bedeckt, die ein richtiges Praeputium bildet.

Gemeinsam ist den Chiropteren ein Penis pendulus, mit vorhandenem oder in seinen Spuren erkennbare Knochen. Das kavernöse Gewebe am distalen Penisende zeigt Besonderheiten, die auf primitive Zustände hinweisen dürften.

Ganz spärlich sind die Angaben über den Penis der Lemuren in der Literatur. Huxley (23) gibt an, bei den Halbaffen komme ein Os penis vor. Carus und Otto (5) bilden den Penis von Nycticebus (Stenops) tardigradus ab mit kurzer Beschreibung: „Der Eichelkranz bildet ein starkes Blatt, aus dessen Mitte der nur mit einer feinen Haut bekleidete Rutenknochen knopfförmig hervorragt."

Der Penis von Galago monteiroi ist lang und ziemlich dünn, das Corpus fibrosum mit Septum. Die Glans ist sehr lang, von einem langen Os penis gestützt, das an der Spitze knopfförmig hervorragt, von einer Ringfurche umgeben. Unter ihm mündet die Urethra. Die Haut der Eichel ist, ähnlich wie bei der Hauskatze, mit kurzen, spitzen Stacheln besetzt.

Von platyrhinen Affen konnte ich nur Hapale iacchus auf den Bau des Penis untersuchen; auch fand ich keine Literaturangaben über den Penis der amerikanischen Affen. Der Penis ist

hier in seiner Pars pendula kurz. Die Glans ist konisch, von einem wohlausgebildeten Praeputium bedeckt, ihre Haut behaart. Einen Penisknochen konnte ich nicht auffinden. Doch möchte ich von der einen Art aus keine weitergehenden Schlüsse ziehen.

Den Penis der katarhinen Affen dagegen konnte ich an Cynocephalus sphinx, Macacus niger und Macacus cynomolgus untersuchen. Außerdem liegt mir ein Penisknochen von Cynocephalus spec. vor. Die Konfiguration des erigierten Penis konnte ich an Makaken, Meerkatzen, Pavianen und einem jungen Chimpansen beobachten.

Der Penis der katarhinen Affen ähnelt in seinem ganzen Aufbau dem des Menschen sehr, d. h. er besitzt einen stark entwickelten Schaft mit paarigem Corpus fibrosum und eine wohlabgesetzte Eichel, die im wesentlichen in ihrer Form der menschlichen gleicht. Einen wesentlichen Unterschied bildet dagegen das Vorhandensein eines Penisknochens bei den Affen, im Gegensatz zum Menschen. Das Os penis scheint bei allen Katarhinen vorzukommen. Bei Makaken und Pavianen zeigt die Corona glandis mehrere Einkerbungen, so daß die Eichel einen gelappten Rand erhält. Auffallend dünn, mit schwach abgesetzter, kleiner Eichel ist der Penis von Orang und Chimpanse.

Auf den Bau des menschlichen Penis gehe ich hier nicht näher ein und verweise auf die Lehrbücher der menschlichen Anatomie [1]). Erwähnt sei hier nur, daß der Penis humanus infolge des aufrechten Ganges weit mehr zum Penis pendulus geworden ist, als bei den Affen. Auch bei den Anthropoiden hängt in der Ruhe nur ein kurzes Stück frei herab, während ein größerer Teil an die Bauchwand angeheftet ist. Beim Menschen ist dies gar nicht mehr der Fall, infolgedessen ist der innerhalb des Praeputiums gelegene Teil viel kürzer. Daß die Knochenlosigkeit der menschlichen Eichel als sekundär erworben zu betrachten ist, wurde bereits hervorgehoben.

II. Allgemeine Betrachtungen.

Versuchen wir nun, aus diesem Material allgemeine, vergleichende Gesichtspunkte zu gewinnen, so stoßen wir auf bedeutende Schwierigkeiten und sehen aufs neue die Wahrheit des

1) Es sei besonders auf das Werk von Kobelt „Ueber die männlichen und weiblichen Wollustorgane“, Freiburg i. Br. 1844, verwiesen.

alten Satzes ein, daß kein Organ des Säugetierkörpers so vielgestaltig ist, wie das Begattungsorgan. Trotzdem lassen sich einige Schlüsse von allgemeinerer Bedeutung ziehen, und es dürfte immerhin lohnen, die vielgestaltigen Formschwankungen hier zusammenfassend zu betrachten.

Der Penis der Säugetiere ist, seinem Zweck entsprechend, in der Erektion ein annähernd cylindrischer Auswuchs des Säugetierkörpers, bestehend aus einem starren, fibrösen Teil, dem ein weiches, reizempfindendes Rohr, das Corpus spongiosum, angeheftet ist, das in einem großen Teil der Fälle an seinem distalen Ende die Glans trägt. Eine Ausnahme von der gewöhnlichen cylindrischen Form bildet meines Wissens nur der Penis des Faultiers, der hypospadisch, rinnenförmig ist. Ueber die Formänderung, die dies rudimentäre Glied während der Erektion erleidet, ist mir nichts bekannt; doch dürfte die Vermutung berechtigt sein, daß dann die Ränder der Harnsamenrinne sich aneinanderfügen und so doch eine Art von Rohr zustande bringen.

Die Länge und Dicke des Penis unterliegt nun bei den verschiedenen Säugern großen Schwankungen, die ich in einer Tabelle kurz zusammenfasse.

Unter-Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethralmündung
Marsupialia	Polyprotodontia	Dasyurus	gebogen, dorsaler Anhang	angedeutet zweilappig	fehlt	zwei Rinnen
		Didelphis	gebogen	gespalten	fehlt	zwei tiefe getrennte Halbrinnen
	Diprotodontia	Macropus	gebogen	fehlt. Vorderende einfach, spitz	fehlt	ventral hinter der Spitze
Placentalia	Bradytheria	Bradypus	sehr kurz, ventral gespalten	gefurcht	fehlt	hypospadisch, an der Basis
		Dasypus	sehr lang, in der Ruhe spiral gewunden	spitz. Accessorisches Schwellgewebe	fehlt	an der Spitze
	Denticeta	Phocaena	S-förmig gebogen	nicht vorhanden. Ende spitz	fehlt	etwas ventral
	Rodentia	Lepus	gerade	fehlt	fehlt	etwas ventral
		Hystrix	gebogen	lang, mit Blindsack	lang	ventral
		Cavia		ebenso, zwei Stacheln		

Unter-Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethralmündung
Placentalia	Rodentia	Mus und Muridae im allgemeinen	geknickt, läuft am Bauch nach vorn	gut entwickelt, mit Papillen	Manubrium und Dentes, deren Zahl und Ausbildung der der Papillen entspricht	ventral
		Sciurus	gebogen	sehr verschieden, bei Vulgaris unsymmetrisch, lang	meist lang, unsymmetrisch, kann fehlen	unsymmetrisch
		Castor	gebogen	lang	lang	etwas ventral
	Proboscidea	Elephas	Sehr groß und dick, unvollkommenes Septum	Kapuzenfortsatz	fehlt	Y-förmig, ventral
	Hyracea	Hyrax	nach hinten gebogen, Septum unvollständig	stumpf	fehlt	etwas ventral
	Perissodactyla	Equus	sehr lang und dick, ohne Septum	groß, pilzförmig	fehlt	kurzer Proc. urethralis
		Tapirus		sehr groß, mit mehreren Vorsprüngen		auf breiter Fläche
		Rhinoceros				pilzförmiger Processus urethralis
	Artiodactyla	Sus	dünn, S-förmige Krümmung, Septum fehlt	nicht vorhanden. Spitze gedreht		schief gelegener Schlitz
		Bos, Portax		fehlt. Leichte Drehung der Spitze		unsymmetrisch gelegene Papille
		Camelopardalis, Ovis, Capra, mehrere Antilopen, Moschus		scheinbare Eichelbildung. Starke Asymmetrie		unsymmetrisch gelegener Processus urethralis
		Cervus		Spitze symmetrisch		median gelegene Papille
	Mysticeta	Balaena	S-förmig gebogen	fehlt	fehlt	ventral
	Insectivora	Centetes	stark, kurz	langer Spiralfaden	fehlt	am Ende des Fadens
		Erinaceus	dick, mit Septum	stumpf	fehlt	etwas ventral
		Talpa	dünn, lang mit Septum	spitz	fehlt	ventral
	Chiroptera	verschiedene Gattungen	Penis pendulus mit Septum	mit accessorischem Schwellgewebe	vorhanden oder rudimentär	an der Spitze

Unter-Klasse	Ordnung	Gattung	Schaft	Glans	Os penis	Urethralmündung
Placentalia	Carnivora	Canis	weich, kurz, mit Septum	sehr groß, mit zwei Schwellkörpern	lang, rinnenförmig	ventral
		Ursus	weich, kurz, mit Septum	sehr lang	sehr lang	ventral
		Herpestes	länger als bei Canis	mäßig lang	kürzer als bei Canis und Ursus	ventral
		Putorius	sehr kurz	sehr lang	sehr lang, unsymmetrisch	ventral, unsymmetrisch
		Felis	kurz, Septum	rudimentär	sehr klein	ventral
		Hyaena	lang	kurz, konisch	fehlt	ventral
	Pinnipedia	Otaria, Phoca, Trichechus	kurz, biegsam mit Septum	sehr lang	sehr lang	ventral
	Prosimiae	Galago	mit Septum	sehr lang	lang	ventral
	Primates	Cynocephalus	stark, mit Septum	Corona glandis mit Einkerbungen	klein	etwas dorsal
		Simia	stark, mit Septum	klein, schwach abgesetzt	klein	etwas ventral
		Homo	stark, mit Septum	gut entwickelt, konisch	fehlt	etwas ventral

Wenn wir diese große, zunächst anscheinend regellose Fülle von Formen genauer betrachten, so finden wir trotz aller Vielgestaltigkeit doch gewisse Grundtypen. Nehmen wir zunächst als Beispiel die Huftiere heraus, so können wir feststellen, daß allen das Fehlen eines Os penis gemeinsam ist. Gehen wir weiter, so finden wir wieder zwei verschiedene Typen, von denen der eine den Perissodaktylen, der andere den Artiodaktylen eigentümlich ist. Die ersteren besitzen durchweg einen außerordentlich großen, langen und dicken Penis, mit stark entwickelter Glans. Dagegen finden wir bei den Paarzehern eine lange, dünne Rute mit S-förmiger Krümmung, bei fehlender Eichel. Niemals tritt bei einem Wiederkäuer ein Penis wie der des Pferdes auf. In dieser Hinsicht können wir orthogenetische Prozesse annehmen, d. h. stetig fortschreitende Entwickelungsvorgänge in derselben Richtung. Jede tatsächlich einheitliche Ordnung zeigt solche Grundtypen, die dann in den einzelnen Familien, Gattungen und Arten variiert werden. Diese Formschwankungen treten naturgemäß am häufigsten und stärksten am distalen Ende des Penis auf, das ja in Beziehung stehen muß zu dem gleichfalls schwankenden Bau der

weiblichen Geschlechtsorgane. Ich erinnere an die verschiedene Ausbildung des freien Penisendes bei den Wiederkäuern und den Schweinen bei sonst ganz übereinstimmendem Bau.

Bei den Beutlern ist der Schaft des Penis ebenfalls überall gleich gestaltet, während das freie Ende alle möglichen Uebergänge von einer einfachen Spitze bis zu einer vollständigen Gabelung aufweist. Wir haben hierin wohl zweifellos eine Anpassung an die zwei Scheiden des Weibchens zu erblicken.

Diese Anpassung an den weiblichen Genitalkanal erreicht bei verschiedenen Säugetieren einen sehr ungleichartigen Grad der Ausbildung. In manchen Fällen (Equus, Tapirus) muß der Penis wegen seiner bedeutenden Länge und Dicke die gesamte Scheide ausfüllen. Bei manchen Wiederkäuern dagegen (z. B. Bos) wird der dünne Penis des Lumen der weiten Vagina bei weitem nicht ausfüllen können. Bei den Feliden ist es wieder die Kürze des Penis, die in einem Mißverhältnis zu der Länge der Scheide steht.

Als spezielle Anpassung an den Bau der weiblichen Organe haben wir in vielen Fällen die Bildungen am freien Ende des Penis aufzufassen. So scheint mir die Grube der Pferdeeichel mit dem Processus urethralis gewissermaßen das Negativ der Portio vaginalis uteri zu sein. Der Processus urethralis würde dann mit dem Orificium uteri externum korrespondieren. Ferner gehört in diese Kategorie die schraubenförmige Rutenspitze des Ebers, die dem gleichfalls schraubenförmigen Lumen der unteren Partie des Uterus entspricht. Nach Marshall (30) würde auch der Processus urethralis mehrerer Wiederkäuer hierher gehören. Beziehungen zu den weiblichen Teilen sind ferner maßgebend für das Auftreten von Gebilden in der Penishaut, die zur Reizung der Vaginalwand dienen. Hierher rechne ich die Stacheln der Feliden, die mannigfaltigen Horngebilde an der Glans vieler Nager, die umstülpbaren Hautblindsäcke der Hystricomorphen, besonders der Caviaden, sowie die gewaltigen Zähne an der Glans von Dipus. Auch die Form des Penisknochens kann zur Reizung der Vagina dienen, z. B. bei Pteromys (vergl. Carus und Otto) und Spermophilus (vergl. Gilbert).

So haben wir in vielen Fällen als maßgebende Faktoren für die Gestaltung des Penis kennen gelernt:

1) die Erreichung genügender Rigidität des Organes, die, in einem gewissen Korrelationsverhältnis, vom Corpus fibrosum und Os penis geliefert wird;

2) die innige Berührung mit dem weiblichen Genitaltraktus

(Dicke, Länge, Biegsamkeit der Glans), sowie dessen Reizung durch Vorrichtungen am freien Ende des Penis;

3) befruchtungserleichternde Einrichtungen am distalen Ende des Penis (Processus urethralis etc.).

In anderen Fällen aber — und hierin liegt eine große Schwierigkeit — lassen sich solche erklärende Faktoren nicht erkennen. Ich erinnere an die bereits erwähnte Tatsache, daß bei vielen Wiederkäuern der Penis die Vagina bei weitem nicht ausfüllt. Ferner gehören hierher vor allem die unendlich zahlreichen Variationen am Rutenende, für die wir in den allerwenigsten Fällen eine Erklärung aus ihrer Funktion beibringen können. So kann die Glans selbst bei verschiedenen Arten derselben Gattung ganz abweichend gebaut sein (z. B. bei Sciurus), obwohl bei diesen Arten keine entsprechenden Verschiedenheiten im Bau des weiblichen Genitalkanals auftreten. Auch für die verschiedenen, oft scheinbar bizarren Formen des Penisknochens können wir uns in der Mehrzahl der Fälle keine befriedigende Erklärung geben. Ich erinnere an die Gabelung bei Haplodon, die S-förmige Krümmung beim Waschbären, das nadelöhrförmige Ende beim Marder etc.

So sind wir zwar im stande, verschiedene Formgruppen des Kopulationsorganes zu unterscheiden, aber die Frage, weshalb diese zahllosen Variationen auftreten, finden wir nur in verhältnismäßig wenigen Fällen in befriedigender Weise beantwortet, nämlich da, wo wir die Form aus der Funktion verstehen können.

Daß alle Verschiedenheiten der Form einen Grund haben müssen, wissen wir. In der Mehrzahl der Fälle scheint dieser Grund gewissermaßen als „berechtigte Eigentümlichkeit“ im Plane der Art zu liegen, ohne daß für die Einzelheiten Faktoren nachweisbar wären, die gerade diese Form zwingend verlangten. In der Gesamtanordnung ist der Penis auch in diesen Fällen, wie überhaupt jedes existenzfähige Organ, an seine Funktion angepaßt.

Nur in solchen Fällen, wie die angeführten, läßt sich für uns die Funktion als Grund für die Gestaltung der Einzelheiten im Bau des Penis erkennen. Sonst müssen wir uns damit begnügen, die erwähnten morphologischen Verschiedenheiten festzustellen und nach Möglichkeit wesentliche Typen herauszusuchen, die größeren oder kleineren Tiergruppen gemeinsam sind. Vielleicht werden weitere Untersuchungen hierfür noch genauere Anhaltspunkte ergeben; das eine können wir jedenfalls mit Sicherheit sagen:

Der Begattungsakt läßt sich ausführen und erreicht seinen Zweck trotz einer Mannigfaltigkeit im Bau des dazu nötigen männlichen Organes, wie wir sie bei anderen Organen nicht finden. Daher ist der Form des Penis die größte Möglichkeit der Variation gegeben, die denn auch in größeren oder kleineren Tiergruppen in weitestem Maße ausgenutzt wird.

III. Vergleichung des Säugetierpenis mit dem der übrigen Amnioten.

Wir haben jetzt die Stellung zu erörtern, die der Penis der Säugetiere den Kopulationsorganen der übrigen Wirbeltiere gegenüber einnimmt. Da bei den Anamniern keine homologen Organe vorkommen, so handelt es sich hier nur um die Amnioten.

Wenn wir uns kurz die Beschaffenheit des Penis bei den Sauropsiden vergegenwärtigen, so haben wir folgende Typen zu unterscheiden:

Bei den Eidechsen und Schlangen liegen zwei hohle Blindschläuche hinter der Afteröffnung unter der Schwanzwurzel, wo sie als leichte Anschwellungen von außen zu fühlen sind. Drückt man auf sie, so treten sie unter handschuhfingerartiger Umstülpung nach außen. Sie tragen auf ihrer Oberfläche eine spiralig verlaufende tiefe Rinne und sind je nach der Species mit den verschiedensten Falten, Kämmen, Stacheln und Zähnen versehen (Taf. I, Fig. 6). Bei manchen Formen ist das Ende jedes Penis wieder gespalten, und die Rinne gabelt sich (Taf. I, Fig. 7).

Ich habe die Kopulationsorgane von Pelias berus, Tropidonotus natrix, Anguis fragilis, Lacerta agilis, L. vivipara, Varanus griseus, V. spec., sowie Tupinambis teguixin untersucht und im wesentlichen überall den gleichen Bau angetroffen. Bei Tropidonotus finden sich kleine, bei Pelias große Knochenzähne, bei Varanus und Tupinambis zeigt die Haut der Penes eine starke Faltenbildung. Immer stellen die beiden Penisschläuche beim erwachsenen Tier im ausgestülpten Zustand zwei ungefähr cylindrische Körper dar, die aus den beiden seitlichen Kloakenwinkeln hervorragen.

Bei Embryonen von Pelias berus kann man feststellen, daß die beiden Penisschläuche, die, wie bereits seit Rathke (43) bekannt, in diesem Stadium frei über die Körperoberfläche hervorragen, von den seitlichen Partien der vorderen Kloakenlippe

ihren Ursprung nehmen. Auf diese Tatsache ist neuerdings besonderer Wert gelegt worden.

Ueber die Kopulationsorgane der Eidechsen und Schlangen vergleiche besonders Leydig (26, 27), Carus und Otto (5) die mehrere Abbildungen geben, und Unterhössel bei Fleischmann (11).

Bei den Schildkröten und Krokodilen treffen wir einen total verschiedenen Bau des Kopulationsorganes an. Hier handelt es sich um einen unpaaren, soliden Körper, der der ventralen Kloakenwand aufliegt, eine Strecke weit mit ihr verwachsen ist und mit einem nach hinten gerichteten freien Teil endigt. Auf seiner Dorsalfläche besitzt der Penis eine tiefe, mediane Rinne, die auf einer freien Hervorragung des Penis endigt. Das freie Ende variiert in seinen Einzelheiten beträchtlich, doch scheinen mir nach den Präparaten, die ich untersucht habe, zwischen der Form des freien Teiles bei Schildkröten und Krokodilen keine wesentlichen Unterschiede zu bestehen.

Mir lagen zur Untersuchung vor: ein Penis von Crocodilus spec. in toto, eine Querschnittsserie durch einen solchen, beides Präparate des anatomisch-biologischen Institutes zu Berlin, ein Penis von Emys europaea, von Thalassochelys corticata und der Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte, den ich 1901 im Berliner anatomisch-biologischen Institut präpariert habe. An dem letztgenannten Präparat (Taf. I, Fig. 8) sind besonders deutlich die beiden Teile des Schildkrötenpenis zu erkennen. Auf dem basalen Teil verläuft eine Rinne, *r*, die sich in ihrem distalen Teil verbreitert und auf einer Spitze, *s*, endigt, in der sich die zwei Längswülste vereinigen, die die Rinne begrenzen. Distal von dieser Spitze erheben sich, weiter lateral gelegen, abermals zwei Wülste, die zwischen sich eine zweite Rinne, r_1, fassen und gleichfalls in einer Spitze, *s*, enden. Ob das Sperma von der ersten Rinne auf die zweite bei der Begattung übertritt, vermag ich nicht anzugeben. Ueberhaupt ist mir über die Funktion der beiden Abschnitte die, jeder für sich, die Form eines Penis haben, nichts Genaueres bekannt.

Anders verhält sich der mehrfach beschriebene Penis von Emys europaea, sowie der von Thalassochelys corticata (Textfig. 2). Hier endigt die *r* entsprechende Rinne gleichfalls vor dem Ende des ganzen Penis auf einer Hervorragung, aber der distale Teil ist bedeutend kürzer, so daß er das Ende der Samenrinne nur wenig überragt. Dies ist auch der Fall bei

Crocodilus (Taf. I, Fig. 9), wo sich zwischen dem Endteil der Rinne und dem darunter gelegenen Ende des Penis eine tiefe Grube findet, die durch ein „Frenulum“ median geteilt ist. So entstehen die zwei Teile, die Rathke als Eichelblatt und Eichelschneppe unterscheidet (44). Ich verweise auf seine Abhandlung, in der sich eine eingehende Beschreibung des Krokodilspenis samt allerdings sehr mangelhafter Abbildung findet. Gute Abbildungen geben Carus und Otto (5), sowie Gadow (12).

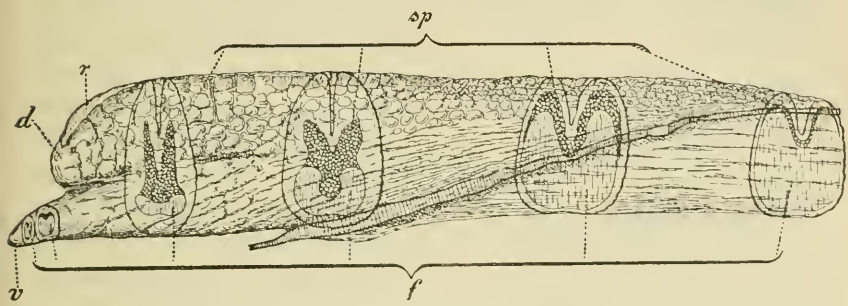

Fig. 2. Schema des Baues des Penis von Thalassochelys corticata. *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum.

Querschnitte durch den Penis von Krokodilen und Schildkröten lehren uns bei Emys, Thalassochelys und Crocodilus im wesentlichen den gleichen Bau kennen. Die Grundlage des gesamten Organes bildet ein derber fibröser Körper, der auf seiner Oberfläche der Länge nach gefurcht ist. Ihm aufgelagert ist in unmittelbarer Umgebung der Samenrinne ein erst schwaches, dann stärker werdendes Corpus cavernosum, das in manchen Fällen (Emys) distal so stark anschwillt, daß man, ohne irgendwelchen Analogieschluß mit höheren Formen, lediglich dem objektiven Befund nach, von einer Eichelbildung reden könnte.

Auch bei Crocodilus findet sich an der Spitze eine Anhäufung von kavernösem Gewebe. Bei Thalassochelys endlich schwillt der kavernöse Körper nach der Spitze hin allmählich keulenförmig an, und zwar lediglich in dem dorsalen, rinnentragenden Teil, während sich in die ventrale Spitze nur der fibröse Körper fortsetzt (s. Textfig. 2). Bei der nicht bestimmten Art ist das Querschnittsbild anders (Textfig. 3). Hier treten drei paarige, längsverlaufende Körper auf: das weiter vorn unpaare Corpus fibrosum, das die Rinne auskleidende Corpus cavernosum und zwei seitliche fibröse Stränge, *s*, die weiter als die basale

Rinne *r* nach vorn reichen, aber im unteren, distalen Penisabschnitt aufhören, wo lediglich der fibröse Körper die zweite Rinne bildet.

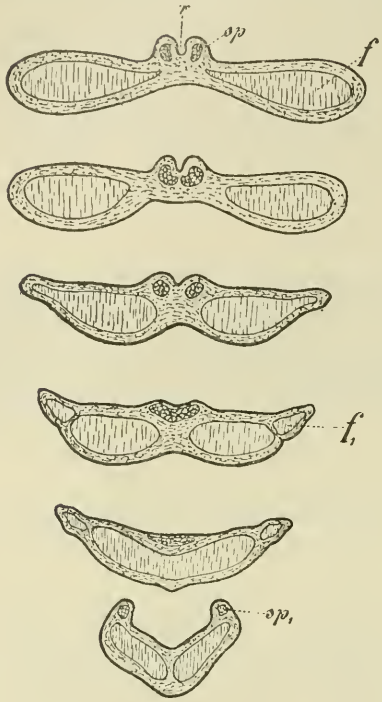

Fig. 3. Querschnittserie durch den Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte (Schema). *r* Samenrinne, *f* Corpus fibrosum, *sp* Corpus spongiosum, f_1 zweites fibröses Körperpaar, sp_1 spongiöser Körper des ventralen Penisteiles.

Den Schildkröten und Krokodilen ist also gemeinsam ein unpaarer, solider, der ventralen Kloakenwand aufliegender Penis, der auf seiner Dorsalfläche eine Längsrinne trägt. Im Innern besteht er aus einem derben Corpus fibrosum, dem in den Rändern der Rinne kavernöses Gewebe aufgelagert ist. Dies erreicht immer an der dorsalen Spitze des Penis eine bedeutende Dicke. Indessen ist die Form des freien Penisendes bedeutenden Schwankungen unterworfen.

Der Penis der Vögel tritt, wo er in ausgebildetem Zustande vorkommt, wie Johannes Müller (36) zuerst gezeigt hat, in zwei verschiedenen Typen auf. Der eine kommt bei Struthio vor, der andere bei den dreizehigen Straußen und den Lamellirostres. Ich selbst hatte Gelegenheit, den Penis des Straußes an 2 Exemplaren zu untersuchen. Was seine Struktur betrifft, so verweise ich auf Joh. Müllers mustergültige Schilderung, der nichts hinzuzufügen ist, und wiederhole hier nur kurz, daß es sich um einen unpaaren, voluminösen, soliden Körper handelt, der der ventralen Kloakenwand aufliegt, aus 2 dorsalen, fibrösen, asymmetrischen Körpern und einem ventralen, im Innern kavernösen Corpus elasticum besteht und in der Ruhe geknickt ist. Seine Dorsalfläche trägt eine Rinne, die mit kavernösem Gewebe ausgekleidet ist. Abbildungen des Straußenpenis geben Joh. Müller, Geoffroy St. Hilaire (16), Carus und Otto (5), Wagner (55) und Boas (3).

Von dem Penis von Struthio unterscheidet sich der der dreizehigen Strauße und der Zahnschnäbler durch einen langen, gewundenen Blindschlauch, den er im Innern trägt, und der eine Fortsetzung der dorsalen Rinne des Penis besitzt. Bei der Begattung rollt sich dieser Blindschlauch handschuhfingerartig nach außen. Die nach diesem Typus gebauten Kopulationsorgane sind außerdem spiralig gedreht. Ich selbst habe nur den Penis von Cygnus coscoroba, Anser domesticus und Dendrocygna fulva untersucht. Abbildungen des Penis von Dromaeus und Rhea findet man bei Joh. Müller (36), Geoffroy St. Hilaire (16) und Boas (3). Der Blindschlauch des Penis der angeführten Vögel ist mit zahlreichen queren Falten und Runzeln versehen.

Von Forschern, die versucht haben, diese verschiedenen Penisformen von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu betrachten und einen Anschluß an den Säugetierpenis zu gewinnen, seien in erster Linie Joh. Müller (36), Gegenbaur (14) und Boas (3), sowie Gadow (12) und Fleischmann (11) genannt. Die bisher in den Lehrbüchern vertretene Auffassung basiert ganz auf den Arbeiten der drei erstgenannten Untersucher. Joh. Müller hatte versucht, zwischen den zwei grundverschiedenen Typen, die wir bei Sauriern und Schlangen einerseits, bei Schildkröten, Krokodilen und Vögeln andererseits antreffen, ein vermittelndes Moment herauszufinden. Er glaubte in dem Blindschlauch, der sowohl bei Eidechsen und Schlangen, wie auch bei den dreizehigen Straußen und den Zahnschnäblern vorkommt, ein solches gefunden zu haben. Er hat dabei der Tatsache, daß es sich in dem einen Falle um ein paariges, in dem anderen um ein unpaares Organ handelt, auffallend wenig Beachtung geschenkt. Er vertritt die Meinung, der vollständige Amniotenpenis bestehe aus Teilen, von denen, je nach der Tiergruppe, bald der oder jener, bald alle ausgebildet seien.

„Die Natur hat in der großen Abteilung des Tierreichs, in den Wirbeltieren, die ganze Anzahl der Organteile des erektilen Apparates, den sie benutzt, weder bei den Amphibien noch bei den Säugetieren angewandt. Bei den Schlangen und Eidechsen läßt sie uns nur den einen Teil, bei den Säugetieren und den Menschen nur den anderen Anteil des Apparates erblicken. Der den Säugetieren zukommende Teil erscheint unvollkommener, nämlich ohne kavernöses Gewebe der Corpora cavernosa und mit Spaltung des Corpus cavernosum urethrae, wieder bei dem zweizehigen Strauß, den Schildkröten und Krokodilen. Nur bei den dreizehigen Straußen, den Enten und Gänsen hat die Natur beiderlei Extreme

des Apparates zugleich angewandt, den Säugetiertypus und Schlangentypus in unvollkommenem Zustande vermittelnd; vom Säugetiertypus hat sie das kavernöse Gewebe der Corpora cavernosa penis fallen gelassen und das Gerüste behalten, vom Corpus cavernosum urethrae hat sie die fötale Spaltung erhalten. Vom Typus der Schlangen und Eidechsen hat sie einen unvollkommenen Gebrauch gemacht, indem sie nur eine der beiden Röhren zur Entwickelung brachte."

Trotz der großen Gesichtspunkte, von denen aus Joh. Müller das Gemeinsame und Trennende im Bau des Amniotenpenis zu finden suchte, liegt die Schwäche seines Gedankenganges, die Vergleichung inkommensurabler Dinge, auf der Hand. So ist es denn kein Wunder, daß seine Auffassung von der Homologie zwischen dem Penisblindsack der Vögel und den Kopulationsschläuchen der Saurier und Schlangen in späterer Zeit keinen Beifall mehr gefunden hat. Sonst aber wurden seine Anschauungen im wesentlichen von Gegenbaur (14) beibehalten, der gleichfalls den Penis der Schildkröten und Krokodile in eine Reihe stellt mit dem der Vögel und Säugetiere, im Gegensatz zu den paarigen Ruten der Eidechsen und Schlangen. Auch Gegenbaur vergleicht, wie Joh. Müller, das Corpus fibrosum der Sauropsiden mit unpaarem Penis den Corpora cavernosa penis der Säuger, während er das Schwellgewebe in der Umgebung der Samenrinne dem Corpus spongiosum homologisiert.

Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, Homologie des Penis der Schildkröten, Krokodile, Vögel und Säugetiere, im schroffen Gegensatz zu den paarigen Kopulationsorganen der Saurier und Schlangen, sucht Boas (3) zu stützen und weiter auszubauen. Dem Umstand, daß der Blindschlauch bei Struthio fehlt, während er im Penis der Zahnschnäbler und der übrigen Ratiten vorhanden ist, legt er nur wenig Gewicht bei und hält das Fehlen des Blindschlauches beim Strauß für sekundär. Er sieht im Corpus elasticum ein Homologon des Schlauches.

Vor allem sucht Boas den Penis der Monotremen als ein verbindendes Glied zwischen dem Säugetierpenis und dem der übrigen Amnioten aufzufassen, wobei er allerdings, wie seine Vorgänger, als Axiom betrachtet, daß die Samenrinne der Sauropsiden dem Samenrohr der Säuger entspricht. Ich habe oben darauf hingewiesen, daß vielleicht die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden könnte, daß die Rinne, die auf der Dorsalfläche des Penis von Ornithorhynchus verläuft, der Rinne des Sauropsiden-

penis entspräche. Mir sind embryologische Untersuchungen hierüber, die allein Aufklärung schaffen könnten, nicht bekannt.

Die paarigen Kopulationsschläuche der Eidechsen und Schlangen hält Boas für gänzlich unvergleichbar mit den unpaaren Organen der Schildkröten und Krokodile. Dagegen hält er die Frage für erwägenswert, ob nicht die Afterdrüsen der Schildkröten und Krokodile, musk glands, wie Gadow sie nennt, den Penisschläuchen der Eidechsen und Schlangen homolog seien. Diese Möglichkeit ist neuerdings von Gegenbaur (15) zugegeben worden.

Die Entwickelung des Säugetierpenis faßt Boas so auf, daß zunächst an den Monotremenpenis der der Marsupialier ohne erhebliche Schwierigkeit anzuschließen wäre. „Es ist bei den Marsupialien zunächst der hintere Teil der Kloake rückgebildet worden, so daß die Oeffnung der Penisscheide nicht mehr in der Kloakenwand, sondern an der Körperwand unterhalb des Afters liegt. Weiter hat sich die Oeffnung des Urogenitalkanals in die Kloake geschlossen, so daß die in denselben sich ergießenden Flüssigkeiten, Harn und Samen, beide den Weg durch die Samenröhre nehmen müssen; überhaupt hat sich der Urogenitalkanal völlig von der Kloakenwand abgelöst und bildet mit der Samenröhre zusammen einen kontinuierlichen Schlauch."

Was die phyletische Entwickelung des Penis nach Boas' Auffassung anlangt, so verweise ich in der Hauptsache auf die Tafel zu seiner zitierten Studie. In Fig. 8—14 finden wir verschiedene Penistypen dargestellt, vom Marsupialierpenis, der noch nicht mit dem Becken verwachsen ist, bis zum Penis pendulus des Menschen. Das allmähliche Vorwärtsrücken der Präputialmündung vom After längs der Bauchwand zum Nabel wird an mehreren Beispielen vortrefflich erläutert.

Schließlich sei noch erwähnt, daß Boas einige Aenderungen in der Nomenklatur vorschlägt. Für „Corpora cavernosa penis" gebraucht er „Corpus fibrosum"; für die Pars membranacea + Pars prostatica der Harnröhre „Canalis urogenitalis", während er die Pars cavernosa urethrae als „Samenröhre" bezeichnet. Er empfiehlt, für die männliche Harnröhre, von den Marsupialiern an aufwärts, den Ausdruck „Harnsamenröhre" zu gebrauchen. Für das innere Blatt des Praeputiums schlägt er den Namen „Penisscheide" vor, da man von einem Praeputium nur reden könne, wenn es sich um eine „röhrenförmige, doppeltblättrige Hülle des Penis" handle.

Die bisher genannten Forscher haben in einer einheitlichen Reihe, im wesentlichen von den gleichen, durch Joh. Müller begründeten Voraussetzungen ausgehend, ihre Gedankengänge entwickelt. Im Gegensatz zu ihnen haben Gadow (12) und Fleischmann (11) den Gegensatz zwischen dem paarigen Penis der Eidechsen und Schlangen und dem unpaaren der anderen Amnioten zu überbrücken gesucht.

Gadows Untersuchungen über Kloake und Kopulationsorgane der Amnioten gipfeln in der Ausführung folgender Gedanken:

Für den ursprünglichsten Typus des Kopulationsorganes der Reptilien hält Gadow die ausstülpbare Kloake von Hatteria. Von ihr glaubt er die beiden anderen Typen ableiten zu können. Den Einwand, daß die Penes der Saurier und Schlangen von der hinteren, der unpaare Penis der übrigen Amnioten dagegen von der vorderen Kloakenwand herstamme, und daß deshalb jede Homologie ausgeschlossen sei, sucht Gadow durch folgende Gründe zu entkräften:

1) Bei Hatteria bildet die umstülpbare Kloake ein temporäres Kopulationsorgan.

2) Bei Eidechsenembryonen ist die Kloake eine runde Oeffnung, an deren seitlichen Wänden die Begattungsorgane kegelförmig hervorragen. Sie werden erst später in die postanale Region des Schwanzes einbezogen, während gleichzeitig die Kloake definitiv ihre quere Form annimmt.

3) Die ursprünglich paarige Anlage des unpaaren Penis spricht sich in der paarigen Innervation und Gefäßversorgung aus, sowie in dem Vorhandensein der Crura penis, dem doppelten Penis vieler Beuteltiere und der Anwesenheit paariger Peritonealkanäle im Schildkrötenpenis.

4) Die paarigen Penes der Eidechsen und Schlangen werden von denselben Nerven versorgt wie die unpaaren Organe aller übrigen Sauropsiden.

Daraufhin glaubt Gadow folgende Schlüsse ziehen zu können:

Bei allen Amnioten entsteht das Kopulationsorgan, einerlei ob paarig oder unpaar, aus der Wand der „äußeren Kloakenkammer", des Proktodäums nach Gadow, an der Stelle seiner prokto-urodäalen Falte. Aus dieser ektodermalen Abstammung erklärt sich die häufige Anwesenheit von Epidermisprodukten (Dornen, Zähnen, Talgdrüsen etc.) an der Oberfläche des Kopulationsorganes. Gadow nimmt ein phylogenetisches Stadium an, auf dem die seitlichen Partien des ausstülpbaren Proktodäums sich verstärkten und zu

Kopulationsorganen wurden, die dann in Taschen des Proktodäums eingezogen wurden. Bei den Eidechsen und Schlangen wurden die Penes unter die Schwanzwurzel zurückgezogen und bildeten sich zu besonderen Organen aus. Nach dieser Anordnung konnten sie nicht wohl in den hinteren Kloakenwinkeln verschmelzen, weil ihre Basen dann zu weit von der Mündung der Vasa deferentia entfernt gewesen wären, mit denen sie so durch Längsfalten, die eine Fortsetzung ihrer Rinnen bilden, in Verbindung stehen.

Die Entstehung des unpaaren Kopulationsorganes der übrigen Amnioten stellt sich Gadow so vor, daß die Blindschläuche der Eidechsen nach der ventralen Begrenzung der Kloake hin zusammenrücken und dann von der Basis aus verschmelzen. Diese Form des Penis wurde von den Vögeln übernommen, unter denen der Strauß am meisten Aehnlichkeit mit den Schildkröten zeigt. Bei den dreizehigen Straußen und den Zahnschnäblern findet sich eine weitergehende Spezialisierung, indem hier ein Blindschlauch angelegt ist. Dann verschwindet der Penis im Laufe der Vogelentwickelung, wobei sich Zwischenstufen finden, wie Crax, Phoenicopterus, Platalea.

Die Aehnlichkeit des Kopulationsorganes und der verschiedenen Kloakenkammern der Monotremen und der Schildkröten und Krokodile deutet zwingend auf die phylogenetische Verwandtschaft dieser beiden Gruppen hin.

So sucht Gadow eine einheitliche Entwickelungsreihe für die Kopulationsorgane der Amnioten festzustellen. Erwähnt sei hier noch, daß ihm Boas in diesem Punkt energischen Widerspruch leistet. Er führt als wesentliches Moment an, daß bei den Sauriern und Schlangen die Ursprungsstelle der Kopulationsschläuche ganz außerhalb der Kloake gelegen sei, während es sich bei Schildkröten und Krokodilen um einen Bestandteil der Kloakenwand selbst handle. Gadows Bemerkung, die paarige Gefäßversorgung und Innervation spreche für eine ursprünglich paarige Anlage des unpaaren Schildkrötenpenis, weist er mit der Bemerkung zurück, es falle wohl niemand ein, z. B. die Zunge für ursprünglich paarig zu halten, obwohl ihre Gefäße, Nerven und Muskeln paarig seien. Ferner sei der Umstand, daß beide von denselben Nerven versorgt würden, nicht wunderbar, da beide in derselben Körperregion gelegen seien. Boas erklärt dann, er müsse daran festhalten, daß es sich um zwei prinzipiell verschiedene Typen handle.

In gewissem Sinne eine Stütze und einen Ausbau der

Gadowschen Anschauungen bilden die Arbeiten Fleischmanns (11) und seiner Schüler.

Fleischmann spricht in seiner Einleitung ganz offen aus, es habe ihn von vornherein die bestimmte Ueberzeugung geleitet, daß Kloake und Begattungsorgan sämtlicher Amnioten einheitlichen Stiltypus besitzen müßten, weil Reptilien, Vögel und Säugetiere eine ungeheuer große Zahl von gemeinsamen Organisationsmerkmalen aufwiesen.

Fleischmann benutzt in seinen Untersuchungen über die Kloake Gadows Terminologie. Statt des wenig zirkumskripten Begriffes „Kloake" werden die drei einzelnen Teile, Koprodäum, Urodäum und Proktodäum, eingeführt. An der Bildung des Kopulationsorganes beteiligen sich nur die beiden letzteren.

Ferner hält Fleischmann den Ausdruck „Penis" auf Grund seiner Untersuchungen für obsolet, da er zu Mißverständnissen Veranlassung geben könne. Er setzt dafür das von Gegenbaur vorgeschlagene Wort „Phallus", allerdings in einem anderen Sinne, als Gegenbaur es gebrauchte. Während Gegenbaur nämlich das Wort für das gesamte unpaare Begattungsorgan der Schildkröten, Krokodile und Vögel anwandte, gebraucht es Fleischmann für einen allen Amnioten gemeinsamen Teil des Begattungsorganes, der von der „oralen Afterlippe" geliefert wird.

Inwieweit diese Aenderung der bisher gebräuchlichen Nomenklatur einen tatsächlichen Nutzen zu bringen vermag, wird weiter unten zu erörtern sein.

In der ersten Abhandlung von Unterhössel über Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen schildert der Verfasser nach einem historischen Ueberblick seine Befunde an Anguis fragilis und Tropidonotus natrix, sowie Platydactylus. Er weist zunächst darauf hin, daß die Lage der Penes unter der Haut, kaudal von der Kloake, sekundär auftritt, und daß man für die Beurteilung des ursprünglichen Verhaltens die embryonalen Zustände in erster Linie zu berücksichtigen habe, wo die Kopulationsorgane frei hervorragen. Dies Verhalten trete beim erwachsenen Tier während der Begattung ein [1]). Daß in der Tat diese Betrachtungsweise

---

1) Ich habe den Eindruck, daß Unterhössel die von Mortensen (35) festgestellte, inzwischen häufig bestätigte Tatsache übersehen habe, daß die Eidechsen und Schlangen jeweils nur einen Penis während der Begattung verwenden.

die einzig richtige sei, wird jeder zugeben. Unterhössel stellt des weiteren fest, daß bei Embryonen die ersten Anlagen der Kopulationsorgane an den seitlichen Partien der oralen Afterlippe entstehen, ein Befund, den ich für Kreuzotterembryonen bestätigen kann. Ferner gibt Unterhössel eine genaue Beschreibung des „Phallus“ der Riegelnatter, die von guten Abbildungen begleitet ist. Unentschieden muß er die Frage lassen, wie die Einziehung der Penisschläuche in die Schwanzwurzel erfolgt. Diese Frage wäre wohl am leichtesten an noch nicht lange geborenen Exemplaren von Lacerta vivipara zu lösen, die noch mit heraushängenden Begattungsorganen geboren werden. Ich beabsichtigte, in diesem Sommer diese Untersuchungen anzustellen, sie scheiterten jedoch daran, daß meine Weibchen zu Grunde gingen, ohne die Jungen abgesetzt zu haben.

Das wesentliche Ergebnis der Unterhösselschen Arbeit ist die Tatsache, daß die Penisschläuche der Eidechsen und Schlangen Produkte der vorderen Kloakenlippe sind. Die Basis ihrer Rinne kommuniziert auch zeitlebens mit dieser Gegend.

Ich möchte hier bemerken, daß mir die Anwendung des Wortes „Phallus“ für beide Kopulationsorgane (cf. Fig. 3 der Unterhösselschen Arbeit, p. 575) nicht glücklich gewählt zu sein scheint, da zwei Organe damit bezeichnet werden, die biologisch nicht gemeinsam in Tätigkeit treten, ganz abgesehen von der morphologischen Duplizität. Das Wort „Penis“, das hier auch nicht übermäßig glücklich angewandt worden ist, könnte vielleicht durch das längere, aber treffendere „Kopulationsschläuche“ ersetzt werden.

Die zweite der Arbeiten aus dem Erlanger zoologischen Institut, die Untersuchungen Hellmuths über die gleichen Organe bei den Schildkröten und Krokodilen, beginnt gleichfalls mit einem historischen Ueberblick. Es werden die Arbeiten v. Möllers, Gegenbaurs und Gadows angeführt, die eine Abspaltung des Sinus urogenitalis vom Darm lehren und hierin eine Anlehnung an die Säugetiere erblicken. Diese Meinung wird von Hellmuth bekämpft, doch gehört diese Streitfrage zur Lehre von der Kloake und nicht zu der vom Kopulationsorgan.

Hellmuth gibt eine ausführliche Kritik des Begriffes „Penis“, wie er für die Schildkröten bisher üblich war. Er weist an der Hand embryologischen Materials (Emys taurica und Emys europaea) nach, daß der Schildkrötenpenis aus zwei ontogenetisch verschiedenen Teilen besteht, einer vom Urodäum herstammenden „Uralrinne“

und einem proktodäalen Teil, dem „Phallus“. Beides wurde von den früheren Untersuchern unter dem gemeinsamen Namen „Penis“ zusammengefaßt, und der „Phallus“ als „Glans penis“ bezeichnet. Diese Nomenklatur hält HELLMUTH für ungehörig, mit welchem Recht, werden wir weiter unten sehen.

Aeußerst interessant ist die von HELLMUTH konstatierte Tatsache, daß der „Phallus“ von Emys in zwei Höckern angelegt wird. Hierzu bemerkt HELLMUTH: „Ob die paarige Anlage typisch sei, oder ob die paarigen, auf den Querschnitten und auch an unverletzten Embryonen immer in die Augen fallenden Höckerchen nur sekundäre Differenzierungen eines ursprünglich unpaaren, an der Basis der oralen Lippe auftretenden Wulstes seien, kann ich nicht entscheiden. Der Befund bei den Eidechsen und Schlangen, sowie die prinzipielle Aehnlichkeit, welche aus dem ersten Auftreten der Phalluszapfen an der Oberfläche des Afterfeldes überhaupt zwischen den drei Gruppen der Reptilien hervorleuchtet, lockt unsere Gedanken immer wieder, die paarige Anlage zu behaupten, damit die Stilgemeinschaft in der Morphogenie des Phallus recht innig erscheine; denn träfe die Ansicht zu, so würde für die drei Reptilienklassen nicht nur die Entstehung des Phallus aus der oralen Lippe, sondern auch dessen paarige Anlage konstatiert sein. Die Schlangen und Eidechsen verlören ihre Sonderstellung und würden sich in eine größere Stilgruppe einreihen. Nur der Unterschied würde dann noch nebenher gehen, daß bei Eidechsen und Schlangen die paarigen Anlagen weiter von der Medianebene entfernt an den lateralen Ecken der Orallippe knospen, während die Phalluszapfen der Schildkröten dicht zur Medianebene geschoben stehen; auch die Dissonanz der weiteren Schicksale des Phallus in beiden Abteilungen wurde durch die Homologie der ersten Anlage einigermaßen aufgelöst.“

Hierzu möchte ich folgendes bemerken: Der Unterschied, den HELLMUTH als „nebenher gehend“ betrachtet, nämlich die quere Stellung der Kloakenspalte in dem einen, ihre Längsstellung im anderen Falle, scheint mir sehr wesentlich zu sein. Vielleicht liegt hierin überhaupt die primäre Ursache für die Entstehung der beiden Penes aus den lateralen Partien der „oralen Afterlippe“ bei Sauriern und Schlangen, und die des unpaaren, medianen Organes bei Schildkröten und Krokodilen.

Ferner kann ich HELLMUTH nur recht geben, wenn er es für nötig erklärt, daß erst ein umfangreicheres embryologisches Material untersucht werde. RATHKES (43) Beobachtungen, die HELLMUTH

anführt, scheinen allerdings darzutun, daß auch bei Trionyxarten die Anlagen zum distalen Teil des Penis paarig auftreten; indessen sind die Kopulationsorgane verschiedener Schildkrötengattungen im ausgebildeten Zustand sehr verschieden, so daß hier wohl auch große Schwankungen auf dem Wege der embryologischen Entwickelung erwartet werden dürfen. Desto erfreulicher wäre es, wenn HELLMUTHS interessanter Befund auch weiterhin an einem größeren Material bestätigt werden könnte.

Am Schlusse seiner Arbeit gibt HELLMUTH eine Schilderung BAUHOFFS (2) von der Begattung von Testudo graeca. Hierin wird angegeben, der Penis erreiche im erigierten Zustande die Größe und Dicke eines Beines der Schildkröte. Dazu bemerkt HELLMUTH: „Der Erektionszustand des Phallus zeigt also ein dickes, voluminöses, über die Afteröffnung hervorragendes Organ, durchaus verschieden von der Form während der geschlechtlichen Ruhe. Ich vermag nicht zu sagen, wie die Veränderung geschieht; vielleicht wird das ganze proktodäale Rohr dabei umgestülpt und bildet den dicken, dunkelgrauen Schlauch, auf dessen Spitze der Phallus vorgeschoben liegt."

Hierzu kann ich bemerken, daß ich in Berlin im anatomisch-biologischen Institut ein Exemplar von Thalassochelys corticata sah, bei dem im Tode der Penis prolabiert war und ca. 25 cm lang aus der Kloake hervorhing. Es handelte sich dabei um den rinnenförmigen Längswulst der ventralen Kloakenwand samt dem „Phallus" im Sinne FLEISCHMANNS. Bis zu einem gewissen Grade wird bei diesem Heraustreten die ventrale Kloakenwand mitausgestülpt werden, ähnlich wie die Penisscheide der Säugetiere mit angeheftetem Penis. Die Dickenzunahme wird durch Schwellung des recht beträchtlichen kavernösen Längswulstes zu stande kommen. — Speziell bei Emys europaea besitzt das Kopulationsorgan schon im ruhenden Zustande eine bedeutende Länge und Dicke. Das kavernöse Gewebe ist, besonders im distalen Teil, gewaltig entwickelt, so daß ich es sehr wohl für möglich halte, daß der Penis in der Erektion die Dicke eines Beines des Tieres annehmen kann. Auch sind hier die „Glans penis" und die Längswülste schwarzgrau pigmentiert, im Gegensatz zur übrigen Kloakenschleimhaut.

Ferner kann ich noch berichten, daß ich einmal im Breslauer Zoologischen Garten bei einem Krokodil, Osteolaemus tetraspis COPE, Gelegenheit hatte, den erigierten Penis zu sehen. Er trat in Gestalt eines gekrümmten, grauschwarzen Cylinders mit

weißlichen Flecken hervor. In der Gestalt erinnerte er am meisten an den Straußenpenis, wie man ihn bei der Miktion und Defäkation sehen kann, jedoch verlief er symmetrisch in der Mittellinie des Bauches, während der Straußenpenis nach links abgebogen ist.

Ueber das Kopulationsorgan der Krokodile erfahren wir bei Hellmuth nur, daß das Urodäum durch einen soliden Fortsatz, den „Uralfortsatz", mit dem „Phallus" in Verbindung tritt.

Die dritte unter Fleischmanns Leitung angefertigte Arbeit von Pomayer beschäftigt sich mit der Kloake und dem Phallus der Vögel. Der Verfasser hat hauptsächlich die Entwickelung des Gänse- und Entenpenis studiert, jedoch zur Vergleichung noch Hühnchen und Embryonen von Corvus corone und Struthio camelus herangezogen. Das für uns wesentlichste Ergebnis seiner Arbeit ist, daß auch bei den Vögeln der „Phallus" ein Produkt der „oralen Afterlippe" ist. Zu ihm tritt ein Fortsatz des Urodäums, der die „Uralrinne" trägt. Von der Uralrinne aus entsteht die Anlage des Penisblindschlauches, der von Anfang an asymmetrisch angelegt ist. Diese Anlage ist anfangs solide und erhält erst später ein Lumen. Der Phallushöcker, der zuerst als ein konischer Fortsatz der oralen Afterlippe angelegt wird, geht später eine linksläufige spiralige Drehung ein, indem er sich gleichzeitig immer schärfer von der Afterlippe absetzt. Um den Phallus erhebt sich nun der basale Ringwulst, der schließlich den Phallus überwächst und so in das Innere des Tierkörpers verlegt.

Diese Phallusform wird bei beiden Geschlechtern in derselben Weise angelegt und besteht beim erwachsenen Weibchen als Clitoris fort.

Beim Hühnchen konnte Pomayer eine Anlage des Phalluszapfens feststellen, die aber in der Entwickelung stehen bleibt. Bei Corvus corone wird ein Phallus nach Art des Entenphallus angelegt, mit Längsrinne, aber ohne Blindschlauch. Bekanntlich besitzt der erwachsene Vogel kein Kopulationsorgan, daher ist dieser embryologische Befund von großem Interesse. Aehnliche Verhältnisse zeigten Monedula turrium und Fulica atra. Der Phallus eines Straußenembryos von 18 cm Schnabelspitzen-Schwanzlänge zeigte eine vom Rande des Urodäums nicht bis zur Spitze gehende Uralrinne, „der Blindschlauch war noch nicht angelegt". Ich darf hier wohl auf einen sachlichen Irrtum Pomayers hinweisen, da es ihm im Moment entfallen zu sein scheint, daß beim erwachsenen Strauß der Penis keinen Blindschlauch besitzt,

daß daher von einem „noch nicht angelegten Blindschlauch“ nicht wohl die Rede sein kann.

Es wäre aber von großem Interesse, zu erfahren, ob es bei Struthio zur Anlage eines Blindschlauches während des Embryonallebens kommt. Wäre dies der Fall, so würde Boas' Auffassung, der Mangel des Blindsackes beim Straußenpenis sei sekundär, eine Stütze gewinnen.

Die Untersuchung der Kloake und des Phallus bei Säugetieren hat Fleischmann selbst übernommen. Von der Auffassung der früheren Bearbeiter dieses Gebietes weicht er hauptsächlich in zwei Punkten ab. Es sind dies die Abspaltung des Darmes von den Harn-Geschlechtswegen und die Entwickelung des Geschlechtsgliedes. Der erste Punkt gehört nicht hierher; hervorzuheben ist daraus nur, daß Fleischmann auch hier die Bezeichnung „Kloake“ verwirft und das Vorhandensein eines Urodäums auch für Säugerembryonen nachweist. Dies Urodäum tritt nach der Abspaltung des Darmes, die unter oral-ventraler Umbiegung des Urodäums vor sich geht, durch Aussendung eines Fortsatzes, wie bei Krokodilen und Vögeln, in innigste Beziehung zu einer Wucherung der vorderen Afterlippe, die Fleischmann auch hier als „Phallus“ bezeichnet. Diese beiden Bestandteile setzen im Laufe der Entwickelung das zusammen, was wir als Penis zu bezeichnen gewohnt sind. Diesen Vorgang schildert Fleischmann so, daß ein Fortsatz des Urodäums hohl wird und etwas ventral von der Spitze des Phallus nach außen durchbricht. Auffallend ist, daß Fleischmann mit keinem Wort der Rinne gedenkt, die nach allem bisher Bekannten auf der dorsalen (später ventralen) Fläche des Geschlechtsgliedes verläuft und später den Sinus urogenitalis masculinus liefert. Es wäre ja wohl möglich, daß diese Rinne, Fleischmanns „Uralrohr“, unabhängig auf dem „Phallus“, der distal von der Mündung dieses Rohres liegt, entstünde; dann wäre es aber doch nötig gewesen, auf ihre Bedeutung und etwaige Homologie mit der „Uralrinne“ der übrigen Amnioten einzugehen. Ich habe den Eindruck, daß Fleischmann die Existenz einer solchen Rinne nicht annimmt; darauf deuten z. B. die Worte auf p. 664 hin: „Wenn dann das ventrale Blindende des Uralrohres an dem Ektoderm der Lippe durchbricht, so entsteht damit nicht nur eine stilistisch neue Oeffnung, Orificium urethrae, synonym dem Orificium externum canalis urogenitalis der menschlichen Anatomie, sondern diese wird auch vom konischen Gipfel der

Afterlippe gleich einem kurzen und etwas kaudal gekrümmten Finger überragt."

Dieser Fortsatz der oralen Afterlippe differenziert sich nach Fleischmann nun weiter zum Phallus, dem eigentlichen Begattungsorgan. „Der Phallus entfaltet sich selten zu bedeutender Größe, meist bleibt er ein kleiner konischer Zapfen. Die Präputialtasche dagegen wächst bei vielen Säugern, besonders bei den Huftieren, zu bedeutender Größe heran. Die Afterlippe selbst verstreicht in den meisten Fällen so sehr in der Bauchhaut, daß man ihre Gipfelstelle später bloß noch an der Eingangsöffnung des Vorhautsackes . . . erkennt." — Hand in Hand mit der Verlängerung der Vorhauttasche und dem Vorwärtsrücken des Phallus längs der Bauchwand geht die Bildung von Schwellgewebe aus dem mesodermalen Nachbargewebe des Urodäums. So kommt Fleischmann zu dem Ergebnis, der bisherige Begriff „Penis" sei auf das Begattungsorgan der Säugetiere nicht mehr anwendbar, weil er nur topographischen Sinn habe und mehrere, ganz verschiedenem Boden entwachsene Organe umfasse, nämlich:

1) den vom Gipfel der oralen Afterlippe stammenden Phallus nebst Vorhaut;

2) das Uralrohr des Urodäums;

3) das aus dem Mesoderm der Afterlippe gebildete Corpus fibrosum, welche, topographisch benachbart, zu einer gemeinsamen physiologischen Leistung beim Begattungsakte und bei der Harnentleerung verwandt werden. Allenfalls will Fleischmann den Ausdruck „Penis" noch für Affen und Menschen gelten lassen, „um den sonderbaren Zustand eines Penis pendulus zu bezeichnen".

Schließlich gibt Fleischmann in einem Schlußartikel eine Uebersicht über die Resultate sämtlicher Einzelarbeiten und über das Gemeinsame und Verschiedene im Aufbau der untersuchten Organe bei den Amnioten. Für den „Phallus" stellt er fest, daß dieser ein allen Amnioten gemeinsames Produkt der oralen Afterlippe sei, jedoch auf so verschiedene Weise, daß für die Phallusformen der Eidechsen, Schlangen, Schildkröten, Vögel und Säugetiere nur der Ort ihrer Entstehung und der funktionelle Wert für die Begattung als gemeinsam gelten kann.

Wo das physiologische Bedürfnis größere Entfaltung des Kopulationsorganes erfordert, kommen Hilfsbildungen hinzu, wie der Blindschlauch der Vögel, die Vorhauttasche der Säuger, selten wird die Afterlippe selbst erhoben."

Fleischmann betont nochmals, nur wenigen Säugern komme

ein Penis im landläufigen Sinne zu, das einzige allen Amnioten Gemeinsame sei der „Phallus", der der Glans penis der Säuger entspreche.

Nach einer kurzen Rekapitulation des Verhaltens bei den einzelnen Klassen verwirft Fleischmann die Ansicht, die Rinne der Sauropsiden sei überall der Harnröhre plus dem Corpus spongiosum der Säugetiere homolog. Nur die Uralrinne der Vögel und die Pars cavernosa urethrae der Säuger seien homolog, die Samenrinne der Schildkröten besitze „einen ganz anderen Stilwert, da sie durch Faltung der ventralen Wand des Urodäums entstehe. Noch weniger homolog sei die Rinne des „Phallus" bei Eidechsen und Schlangen.

Allgemein wird das Kopulationsorgan während der Geschlechtsruhe in einer Höhle geborgen, nach unserer Auffassung, um eine Abnutzung zu vermeiden und die empfindlichen Teile zur nötigen Erregung fähig zu erhalten, nach Fleischmann aus einem „schamhaften Bestreben der Stilistik der Amnioten". Die verschiedenen hierzu dienenden Methoden werden erörtert: Die Aufnahme in die Schwanzwurzel bei Eidechsen und Schlangen, Einbeziehung ins Proctodaeum bei Schildkröten durch Wucherung der Afterlippe, durch Wachstum des „basalen Afterwulstes" bei Vögeln, endlich bei Säugern durch Bildung der Vorhauttasche, deren Ausstülpung bei der Begattung die Anwesenheit von Schwellgewebe nötig macht.

Endlich kommt Fleischmann zu einem höchst überraschenden Schlußsatz: „Zum Schlusse will ich darauf hinweisen, welch klägliche Aussichten meine Studien für phylogenetische Spekulationen eröffnen. Ich konnte wohl einheitliche Gesichtspunkte für die morphologische Beurteilung der Organe in der Aftergegend auffinden, aber gerade die eingehende Analyse der Aehnlichkeiten deckte so viele wesentliche Stilverschiedenheiten auf, daß meines Erachtens die stammesgeschichtliche Ableitung der Einrichtungen bei Säugetieren von niederen Amnioten gar nicht mehr ventiliert werden kann, will man sich dabei nicht auf dürrer Heide verirren".

Ich glaube, jeder andere, unbefangene Beurteiler würde gerade zum entgegengesetzten Resultat kommen. Es ist Fleischmann, wie er selbst sagt, gelungen, nachzuweisen, daß alle Amnioten ein Urodäum im Sinne Gadows besitzen, ferner, daß allen ein Organ zukommt, das den Ort der Entstehung und den funktionellen Wert für die Begattung gemein hat. Das ist ein so wesentliches Ergebnis, daß die Modifikationen, die im einzelnen auftreten,

meines Erachtens nicht im stande sind, den Wert dieser Tatsache zu entkräften.

Sollte es sich bestätigen, daß das unpaare Kopulationsorgan der Schildkröten aus einer ursprünglich paarigen Anlage besteht, so wäre vielleicht eine phylogenetisch wichtige Brücke zwischen Cheloniern und Plagiotremen gefunden. Indessen scheint mir bei dieser Frage ein wesentlicher Punkt zu sein, daß der „Phallus" der Schildkröten, selbst wenn er paarigen Ursprungs wäre, doch eben aus der medianen Partie der oralen Afterlippe entsteht, während die Penisschläuche der Saurier und Schlangen deren seitlichen Partien entstammen. Daher scheint mir die Homologie der paarigen Kopulationsorgane der Plagiotremen mit den unpaaren der Schildkröten nicht unzweifelhaft, jedenfalls müßten noch ausgedehntere embryologische Untersuchungen an Schildkröten angestellt werden, um die Gadow-Fleischmannsche Ansicht genügend zu stützen.

Im übrigen haben Fleischmanns Studien gezeigt, daß doch ein bedeutender Unterschied in der Entstehung der Kopulationsorgane bei den Plagiotremen einerseits, den Cheloniern andererseits, besteht: Im ersten Falle sind die beiden Kopulationsorgane in ihrer Totalität identisch mit dem Phallus, d. h. sie sind ausschließlich Produkte der oralen Afterlippe, während bei den Schildkröten das Begattungsorgan aus einem ektodermalen Teil, dem „Phallus", und einem urodäalen Teil, der Samenrinne oder „Oralrinne", besteht. Dazu tritt ein mesodermaler Teil, das Corpus fibrosum. Diese drei Abschnitte finden wir bei allen höheren Amnioten wieder. Daß das Urodäum in einem Falle (Schildkröten) durch Faltenbildung, im anderen (Krokodile, Vögel, Säuger) durch Aussendung eines „Uralfortsatzes" in Beziehung zum „Phallus" tritt, scheint mir dabei von minder wesentlicher Bedeutung zu sein.

Bei einigen Angaben Fleischmanns wäre eine größere Deutlichkeit des Ausdrucks erwünscht. So geht aus seinen Ausführungen über das Kopulationsorgan der Säuger nicht klar hervor, was er unter „Glans penis" versteht. Gemeinhin bezeichnet man heutzutage damit, wie in der menschlichen Anatomie, die terminale Anschwellung des Corpus spongiosum, die sich bei vielen, aber keineswegs allen, Säugern findet. Von Tieren, denen eine wahre Eichel in diesem Sinne fehlt, nenne ich Halmaturus, Bos, Felis, Balaena. Eine andere Nomenklatur, deren sich z. B. Tullberg (54) bedient, versteht unter „Glans" den freien, inner-

halb des Präputialsackes gelegenen Teil des Penis. Wenn FLEISCHMANN die überwiegend angewandte erste Bezeichnung acceptierte, so würde das Paradoxon gefolgert werden müssen, daß Walfisch und Stier kein eigentliches Begattungsorgan besäßen!

Daraus geht hervor, daß FLEISCHMANNS Auffassung von einem „Begattungsorgan" nicht haltbar ist. Auf p. 664 finden wir: „Mangels vergleichend-morphologischer Studien hat man bisher den Phallus der Säugetiere verkannt und ihn mit einem falschen Namen, nämlich Glans penis, belegt. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die Glans der wahre Phallus der Säugetiere . . . ist". Vorher sagt FLEISCHMANN, der Phallus sei das eigentliche Begattungsorgan im morphologischen Sinne.

Ferner finden wir in der Arbeit von HELLMUTH auf p. 610 die Behauptung: „Als eigentliches Begattungsorgan der Schildkröten ist ausschließlich der sekundär versenkte Phalluswulst zu betrachten. Ihm gesellen sich, gewissermaßen um seine Funktion bei der Begattung zu ermöglichen, Hilfsbildungen in der Wand des Urodäums hinzu, die Uralrinne, die typischen Längsfalten und der fibröse Körper der Schleimhaut des Urodäums.

Hierzu möchte ich bemerken, daß nach meiner Meinung der Begriff des Begattungsorganes nur im biologischen Sinne aufgefaßt werden kannn. Das Begattungsorgan umfaßt alle die Teile, die beim Begattungsakt mit den weiblichen Geschlechtsorganen in innige Beziehung treten. Ich sage absichtlich nicht, „die in die weiblichen Teile eindringen", weil ich selbst diese Fassung noch für zu eng begrenzt halte. Die mannigfachen Apparate bei Arthropoden, die zum Umfassen der weiblichen Geschlechtsöffnung dienen, sind meines Erachtens auch den Begattungsorganen zuzuzählen. — Für den Teil, der in die weibliche Scheide einzudringen bestimmt ist, wendet man nach altem Herkommen das Wort Penis an, gleichmäßig bei Mollusken, Arthropoden oder Vertebraten. Dabei kann man sich immerhin bewußt bleiben, daß der Penis aus verschiedenen Bestandteilen zusammengesetzt ist, man denke nur an die zahlreichen Teile, die am Aufbau des Käferpenis beteiligt sind. Auch andere Organe werden mit einem einheitlichen Namen belegt, obwohl sie aus Teilen ganz verschiedener Herkunft entstehen, z. B. die Hypophysis cerebri und die Nebenniere, nach weitverbreiteter Auffassung auch die Niere.

Ich kann daher nicht einsehen, weshalb das Corpus fibrosum und die Uralrinne „kein eigentliches Begattungsorgan" sein sollen, da der Begriff des Begattungsorganes doch keineswegs postuliert,

daß dies aus dem Ektoderm, oder gar aus der „oralen Afterlippe“ entstanden sei.

Ich sehe daher in der Anwendung des Wortes „Phallus“ keinen Fortschritt,

1) weil er bei den Plagiotremen den gesamten paarigen Kopulationsapparat, bei den übrigen Amnioten dagegen nur einen Teil eines unpaaren Apparates bezeichnet;

2) weil mir die Beziehungen des „Phallus“ zur Glans penis noch nicht hinreichend klargestellt zu sein scheinen;

3) weil die Tatsache, daß das Wort „Penis“ einen topographischen Begriff bezeichnet, nicht hinderlich scheint für seine längst bewährte Anwendung auf das Begattungsorgan.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß mir der Punkt störend erscheint, daß Gegenbaur das Wort Phallus für den gesamten Penis der Schildkröten eingeführt hat, daß also die Anwendung in einem so veränderten Sinne, wie Fleischmann sie vorschlägt, eher zur Verwirrung als zur Klärung führen dürfte.

Fassen wir das zusammen, was wir der Literatur über die Stellung des Säugetierpenis zu dem der übrigen Amnioten entnehmen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis:

Die Kopulationsorgane der Saurier und Schlangen entstehen zwar, wie die der übrigen Amnioten, an der ventralen Afterlippe, aber aus deren seitlichen Partien. Sie sind höchstens einem Teil des Begattungsorganes der übrigen Amnioten homolog.

Bei Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren entsteht das Kopulationsorgan durch die Vereinigung eines ektodermalen Teiles (Phallus, Fleischmann) mit Teilen der ventralen Wand des Urodäums im Sinne Gadows und Fleischmanns, der ventralen Klokenwand der älteren Autoren. Das Urodäum tritt bei Schildkröten durch Faltung seiner Schleimhaut, bei Krokodilen, Vögeln und Säugern durch Aussendung eines Fortsatzes in Beziehung zum ektodermalen Anteil und liefert den Weg zur Beförderung des Samens. Dieser Weg besitzt bei den Sauropsiden Rinnenform, während er bei Säugetieren ein geschlossenes Rohr darstellt. Dazu tritt mesodermales fibröses oder Schwellgewebe.

Nach meiner Meinung wird durch Fleischmanns Untersuchungen an der Boasschen Auffassung im wesentlichen das geändert, daß hie Plagiotremen, was die Entwickelung der Kopulationsschläuche betrifft, den übrigen Amnioten etwas näher gerückt werden. Davon, daß die Anschauungen über die Homologie des unpaaren Sauropsidenpenis mit dem der Säugetiere geändert

werden müßten, haben mich Fleischmanns Studien nicht überzeugt: im Gegenteil, ihr größter Wert scheint mir darin zu liegen, daß sie eine embryologisch begründete Stütze für unsere bisherigen Auffassungen bilden.

Kurz vor Abschluß meiner Arbeit erschien eine erste Fortsetzung zu Fleischmanns Studien über Kloake und Phallus der Amnioten, die ich hier noch kurz besprechen will.

Von den drei Abschnitten dieser Arbeit kommt der mittlere, historisch-kritische Betrachtungen von Fleischmann, für uns nicht in Betracht, da er sich im wesentlichen mit der Frage der Abspaltung des Rectums vom Urodaeum beschäftigt. Dagegen finden wir in dem ersten und dritten Abschnitt mehreres, was in unser Gebiet einschlägt.

In der ersten Arbeit von Joh. Schwarztrauber (VI., Kloake und Phallus des Schafes und Schweines) wird zu der oben (p. 89) erwähnten Frage Stellung genommen, ob das Kopulationsorgan im Embryonalleben eine Rinne trägt, deren Ränder später miteinander verwachsen. Das Vorhandensein einer Rinne wird auf das entschiedenste verneint, außerdem wird die Entstehung des Afters und der Mündung des Urodäums (Orificium externum urethrae) wesentlich anders geschildert, als im Vorjahre.

Die wichtigsten Punkte der Schwarztrauberschen Arbeit seien hier nach seiner Zusammenfassung am Schlusse der Arbeit zitiert.

„Die Urodäalregion zwischen Schwanzwurzel, Nabel und den hinteren Extremitäten erhebt sich bei jungen Embryonen in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, Urallippe, welche die Anlage für After- und Urogenitalöffnung, sowie die äußeren Genitalien, d. h. Penis, Clitoris, Scrotum und Labia maiora bedeutet . . .

Das Urodaeum zerfällt in den hohlen Uralsinus samt Wolffschen Mündungen und Allantois, ferner in die solide, dem Mesoderm der Urallippe median eingekeilte Uralplatte.

Die Uralplatte junger Embryonen (Schaf, Schwein 1,9 cm) erstreckt sich vom Epithelhörnchen am Gipfel der Urallippe längs des kaudalen Lippenabfalles, bleibt aber von dessen Basis . . . um ein kleines Stück entfernt. — Das von der Uralplatte freigehaltene Feld des kaudalen Lippenabfalles ist der Bezirk der späteren Afterdammgegend (Area ano-perinealis) . . .

Die Urallippe, an deren lateraler Fläche kleine Höckerchen, die Anlagen des Scrotum bezw. der Labia maiora entstehen, wird in das Afterdammplateau, den Phalluszapfen und Umbilikalwulst

gegliedert. An dem basalen Rande der Uralplatte, dicht vor dem Damm, wird die Uralpforte, Orificium urodaei, geschaffen, in dem die Lichtung des Uralsinus bis gegen das Ektoderm der Lippenfläche vordringt und durchbricht. — Die Uralpforte liegt an der Basis des Phalluszapfens, der größere, vorerst solide Teil der Uralplatte zieht an der kaudalen Fläche des Phalluszapfens bis zum Epithelhörnchen des Lippengipfels.

Bei den männlichen Schafen und Schweinen wird die allezeit kleine Uralpforte samt den Phalluszapfen durch energisches Wachstum des Dammes weit weg vom After umbilikalwärts verschoben. Zugleich erhebt sich auf dem langen Damm ein niedriger Mediangrad, die Raphe. Die Skrotalwülste der Männchen blähen sich mächtig auf und überwuchern die niedrige Raphe."

Im VIII. Abschnitt bespricht Fleischmann selbst die „Stilistik" des Urodäums und nimmt verschiedene Modifikationen an seinen im vorigen Jahre ausgesprochenen Anschauungen vor. Damals hatte er gesagt, der Kotafter der Säuger sei dem Urostoma der Reptilien und Vögel homolog, und das Urodäum der Säuger habe seine Verbindung mit dem Afterfeld verloren und dafür eine stilistisch neue Oeffnung am Gipfel der Afterlippe gewonnen. „Jetzt aber ist für Schaf, Schwein und Kaninchen — ich zweifle nicht, daß andere Säuger sich ebenso verhalten — die Tatsache festgestellt, daß das Urodäum nie bis zur Basis der Afterlippe reicht, und daß das Analrohr an das frei gelassene Afterdammfeld des kaudalen Lippenabfalles gelangt.

Daraus muß man folgern, nicht der Enddarm gewinnt einen neuen Ausgang an der Haut, sondern das Urodäum der Säugetiere erhält zwei äußere Oeffnungen, nachdem der kleine dorsale Teil (Pars analis urodaei) von dem größeren Teile (Sinus + Lamina urodaei) abgetrennt worden ist. Dann gehört die allen Amnioten typische Oeffnung des Entodermrohres am kaudalen Lippenabfalle wirklich dem Urodäum, und die stilistisch neue, sekundäre Oeffnung (der Kotafter), welche dorsal über der typischen liegt, führt durch den kleinen urodäalen Vorraum der Pars analis in das Rectum. Das Koprostoma entspricht der Grenze zwischen Pars analis und Pars ampullaris recti, wo das mehrschichtige Plattenepithel in das einschichtige Darmepithel übergeht."

Fleischmann sieht darin einen wichtigen gemeinsamen Zug aller Amnioten, daß „das Afterfeld stets die Anlagerungsstätte des Urodäums bildet, und daß der Enddarm niemals direkt an der Haut des Afterfeldes münden darf".

Das Koprostoma wird dem Ektoderm des Afterfeldes bei Vögeln und Säugern auf verschiedenem Wege so nahe geführt: bei den Vögeln durch Vorbuchtung der oralen Wand des Urodaeums, bei Säugern durch die Anlage der Pars analis urodaei in nächster Nähe des Afterfeldes.

Fleischmann stellt ferner das Vorkommen eines Koprodaeum bei den Säugern fest, womit also ein weiterer gemeinsamer Charakter aller Amnioten festgestellt wäre.

„Gleichzeitig mit der Dammbildung erfährt die Afterlippe eine spezifisch neue Modellierung ohne Homologie bei Sauropsiden. Aus dem ursprünglichen, einfach konischen Höcker wird eine basale Zone, das Afterdammplateau und der Umbilikalwulst, an den lateralen Flächen die beiden Skrotalhöcker differenziert, nur die Gipfelzone bleibt als kurzer Phalluszapfen bestehen."

Ich möchte hierzu bemerken, daß es wichtig sein dürfte, zu erfahren, wie sich in diesem Punkte die Säugetiere ohne Scrotum verhalten: Die Differenzierung der Skrotalhöcker wird vermutlich erst innerhalb der Säugetierreihe da auftreten, wo im erwachsenen Zustand ein dauerndes Scrotum vorhanden ist. Von besonderem Interesse wäre das Verhalten von Embryonen von Tieren, die ein periodisches Scrotum entwickeln (Igel etc.).

Fleischmann hebt noch hervor, daß das Orificium urodaei keine stilistisch neue Oeffnung des Uralrohres sei, daß ferner die Homologisierung des Uralrohres und seiner Oeffnung mit der Uralrinne der Vögel und deren Ende falsch sei. Das Uralrohr komme nur den männlichen Säugetieren zu und entstehe „durch Verschiebung des Phallushöckers und intensives Wachstum der Dammregion". Hierin sieht Fleischmann einen den Sauropsiden, morphogenetisch fremden Charakter, weil bei diesen der Phallus an seinem Entstehungsort verbleibe, bei den Säugern aber weit davon entfernt werde.

Bei den Weibchen zwar bleibt die Uralpforte samt dem Clitoriszapfen vor dem schmalen Damme nahe dem Kotafter stehen, jedoch bei den männlichen Embryonen werden beide mehr oder weniger weit nabelwärts verschoben, und der im gleichen Sinne wachsende Damm wandelt den Uralkelch zum engen Uralrohre (Pars cavernosa urethrae) um.

Zuletzt weist Fleischmann auf Keibels Untersuchungen über die Entwickelung von Echidna hin, die gleichfalls den Typus der Säugetierentwickelung zeigt und daher nicht mehr als Uebergangsform zu den Sauropsiden gelten könne.

Ich habe diese Fleischmannsche Arbeit so eingehend zitiert, wegen der Modifikationen der in der vorigen Arbeit ausgesprochenen Auffassungen, die sie enthält. Ich kann im übrigen nur das aufrecht erhalten, was ich oben (p. 95) über den ersten Teil der Fleischmannschen Untersuchungen bemerkt habe, daß ihr großes Verdienst darin besteht, eine immer größere Formgemeinschaft aller Amnioten mit Variationen in den einzelnen Klassen gezeigt zu haben. Um so unverständlicher ist es, daß Fleischmann noch immer nicht zu dem Schlusse kommt, daß die Homologien zwischen den verschiedenen Formen der Amnioten auf genetischer Verwandtschaft beruhen.

Ich darf vielleicht noch darauf hinweisen, daß die oben (p. 92) hervorgehobene Unklarheit in der Anwendung des Wortes „Eichel" auch hier fortbesteht. Auf p. 50 sagt Schwarztrauber: „Sehr spät wird aus dem Phallushöcker die Eichel, bezw. Clitoris herausmodelliert." Da das Schwein sicher und das Schaf nach der Meinung vieler Anatomen keine „Glans penis" besitzt, so kann wohl hier nur die Pars libera penis gemeint sein, zumal „Eichel und Clitoris" keine gleichgeordneten Begriffe sind, der Eichel kann nur die Glans clitoris und der Clitoris nur der Penis entsprechen.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß mir der von Fleischmann geschilderte Mechanismus der Entstehung des Uralrohrs zwar bei Säugetieren plausibel erscheint, deren Praeputium in der Nabelgegend mündet; bei anderen Säugern, bei denen das Praeputium dicht vor dem After mündet und der Penis trotzdem sehr lang und deshalb gekrümmt ist (z. B. den meisten Nagern), könnte ich diese Art der Damm- und Harnröhrenbildung nicht verstehen.

B. Biologischer Teil.

Die Begattung der Säugetiere unterscheidet sich von der aller anderen Tiere durch den eigentümlichen Mechanismus der Erektion und durch die Art, wie die Ejakulation ausgelöst wird. Die meisten Säuger führen zu diesem Zweck ganz bestimmte Bewegungen aus. In den Lehr- und Handbüchern der Physiologie finden wir meist die der menschlichen Physiologie entnommenen Angaben verallgemeinert, die Begattung verlaufe so, daß der in die Vagina eingeführte Penis an deren Wänden hin- und herbewegt werde, bis

durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo- und ischiocavernosus die Eiaculatio seminis erfolge.

Dies Schema entspricht zwar der Wirklichkeit für eine ganze Reihe von Säugetieren; doch treten bei den verschiedenen Ordnungen und Familien, ja unter Umständen sogar bei Arten derselben Gattung zahlreiche Verschiedenheiten auf, die wert sein dürften, im Zusammenhange besprochen zu werden.

Literatur.

Außer in den Lehr- und Handbüchern der menschlichen Physiologie (vergl. besonders Hensen [20]) findet man in der Literatur genauere Angaben über den Verlauf der Begattung nur für die Haustiere. Hier sind die Werke von Hausmann (19), Günther (18) und Schmaltz (50) zu nennen. Vor allem in dem letztgenannten Buch finden wir unser Thema für die Haustiere eingehend erörtert, und ich werde im folgenden noch oft Gelegenheit haben, auf dies vortreffliche Werk hinzuweisen. Ueber die Begattung freilebender Tiere finden wir nur kurze, unvollkommene und verstreute Angaben, die ich gegebenen Falls bei der Besprechung der Einzelheiten anführen werde.

Eigene Beobachtungen.

Meine Beobachtungen mußten sich, da sie innerhalb Deutschlands angestellt wurden, auf gefangene Nagetiere in meinem Besitz, Haustiere und Tiere in zoologischen Gärten beschränken. Ich führe im folgenden die Tierspecies auf, deren Begattung ich beobachtet habe. Auf Schilderungen in der Literatur werde ich nur da Rücksicht nehmen, wo mir eigene Beobachtungen fehlen.

Marsupialia.

Halmaturus stigmaticus, Halmaturus benetti.

Bradytheria.

Dasypus villosus.

Bodentia.

Lepus caniculus, Mus decumanus,
Mus musculus, Cavia cobaya,

Perissodactyla.

Equus caballus,
„ asinus,
Tapirus indicus,
„ americanus.

Artiodactyla.

Sus scrofa domestica,
Bos taurus,
„ indicus,
Bonassus americanus,
„ bison,
Poëphagus grunniens,
Ovis aries, versch. Rassen,
„ tragelaphus,
Hircus capra, versch. Rassen,
Hemitragus jemlaica,
Camelopardalis giraffa,
Cervus elaphus,
„ aristotelis,
„ moluccensis,
„ porcinus,
„ tragelaphus,
Tarandus rangifer.

Carnivora.

Ursus arctos,
Canis familiaris,
„ lupus,
Felis leo,
„ tigris,
Felis pardalis,
„ onza,
„ catus,
„ concolor,
Genetta tigrina.

Primates.

Cercopithecus, versch. Arten,
Cynocephalus hamadryas,
Cynocephalus sphinx,
Macacus indicus.

Wir werden den Begattungsvorgang der Säugetiere im folgenden in seinen einzelnen Phasen zu verfolgen und dabei folgende Punkte zu besprechen haben:

1) Die Erectio penis,
2) die Inmissio penis,
3) die Stellung bei der Kohabitation,
4) die Bewegungen während des Coitus,
5) die Eiaculatio seminis,
6) die Lösung nach der Begattung.

Sodann werden noch einige weniger wichtige Punkte zu erörtern sein.

Was den ersten Punkt, die Erektion des Penis belangt, so ist der Grad der Festigkeit der Rute, der zur Einleitung der Begattung erforderlich ist, sehr verschieden. Bei vielen Tieren nimmt das Corpus fibrosum, wie aus der menschlichen Physiologie bekannt, einen außerordentlichen Grad von Härte und Stärke an,

und die Erektion erfolgt bereits ad maximum vor der Inmissio penis. Diesen Fall sehen wir z. B. bei Equus und Tapirus eintreten. Wenn der Hengst zu der rossigen Stute herangetreten ist, so prolabiert der Penis unter dem Einfluß der Geruchsempfindung zunächst aus dem Praeputium. Ist dies geschehen, so beginnt erst die eigentliche Erektion, die den Penis zu einem starren Rohre gestaltet.

Aehnlich verhalten sich auch die Affen, sowie Dasypus.

Eine ganz andere Erscheinung finden wir dagegen beim Stier. Bei ihm tritt der Penis oft nur ein ganz kurzes Stück aus dem Präputium hervor, wenn die Begattung beginnt. Aehnliches kann man beim Hunde beobachten, der gleichfalls bereits mit dem Coitus beginnt, wenn der Penis eben erst anfängt sich zu erigieren. Dieses Verhalten treffen wir auch beim braunen Bären, sowie bei einigen Nagetieren.

Es ist also durchaus nicht eine vollständige Erektion des Penis Bedingung für die Inmissio in vaginam.

Bisher haben wir nur von dem Verhalten des Penisschaftes, also des Corpus fibrosum, gesprochen. Das Corpus spongiosum nimmt an der Vergrößernng des Schaftes keinen bedeutenden Anteil. Dagegen weist die Glans penis, wo sie überhaupt ausgebildet ist, besondere Verhältnisse auf. Sehr verbreitet finden wir die Erscheinung, daß die Glans erst während des Begattungsaktes ihre volle Größe erreicht. Bekannt ist dies z. B. beim Pferd, wo die Glans nach vollzogener Kohabitation den vierfachen Umfang aufweist, wie vor der Inmissio penis. Ebenso bekannt ist ferner, daß die Glans penis des Hundes erst innerhalb der Vagina ihre volle Größe erreicht, die hier so bedeutend wird, daß die Entfernung des Penis aus der Vagina für längere Zeit unmöglich gemacht wird.

Die Spitze des Penis überschreitet naturgemäß vor der Begattung den Umfang nicht, der ein leichtes Eindringen in die weiblichen Teile ermöglicht. Am leichtesten geht dies natürlich da, wo das Vorderende des Penis spitz ist. Das ist bei den Tieren ohne eigentliche Glans der Fall, wie z. B. bei Walen, Katzen, dem Stier. Bei den Katzen hat der gesamte Penis die Form eines kurzen, spitzen Kegels. Da, wo eine wahre Eichel existiert, breitet sie sich wohl immer innerhalb der Vagina beträchtlich aus und ermöglicht so eine innige Berührung der Vaginalschleimhaut mit dem Penis. Sie trägt daher auch die Organe, die speziell zur Reizung der weiblichen Teile dienen, wie

z. B. die auffallenden Reizstacheln bei den Kaviaden und Dipus, die mannigfaltigen Vorsprünge bei Tapirus und Rhinoceros etc.

Speziell der Glans gehört auch der Penisknochen an, der im wesentlichen wohl als Stützorgan aufzufassen ist und natürlich auch das Eindringen des Penis in die Vagina erleichtert.

Ich möchte hier einer Auffassung gedenken, die sich Gilbert (17) über die Beziehung zwischen der Form des Penisknochens und der Glans bei einigen Nagern gebildet hat. Er erörtert den verschiedenen Bau des Penisknochens bei Mus und Arvicola, der, wie wir uns erinnern, bei Mus einen einfachen spitzen Fortsatz, bei Arvicola dagegen drei Knorpelstäbe trägt. Die Glans hat nach Gilbert mehreren Anforderungen zu genügen: Sie muß so beschaffen sein, daß sie leicht die Vulva passieren kann. Sie muß biegsam sein, weil der weibliche Genitaltraktus nicht gerade verläuft, und weil sie sich der Vaginalschleimhaut anlegen muß. Ferner hat sie intra coitum die Vagina zu erweitern und möglichst dicht abzuschließen. Dem erstgenannten Zweck, dem leichten Eindringen in die Vagina, ist die Glans von Mus angepaßt, während die von Arvicola bestimmt ist, durch Spreizung ihrer Knorpelstäbe einen möglichst dichten Verschluß der Vagina herzustellen.

Diese Auffassung scheint mir denn doch etwas gekünstelt. In beiden Fällen muß die Glans natürlich beiden Aufgaben gewachsen sein, und eine derartige Verteilung der Funktionen scheint mir nicht plausibel.

Einen interessanten Beitrag zur Physiologie des Rutenknochens liefert Gilbert an der Hand seiner Untersuchung über den Penis der Sciuriden. Er fand, daß die dünne Hautdecke, die den Penisknochen von Spermophilus überzieht, während der Brunst reißt, so daß dann das Os penis als Reizorgan frei über die Eicheloberfläche hervorragt.

Sonst dürfte der Penisknochen im wesentlichen wohl nur dieselbe Funktion auszuüben haben, wie das distale Ende des Corpus fibrosum bei den Tieren, die eines Knochens entbehren. Da, wo die Glans sehr lang ist, vertritt er, morphologisch und biologisch, geradezu das Corpus fibrosum, da die durch den Knochen gestützte Glans ausschließlich in die Vagina eingeführt wird, während der kurze, immer noch biegsame Schaft nur die Verbindung mit dem Körper des Tieres herstellt (Canis, Ursus).

Der rudimentäre Penisknochen der Feliden kann biologisch kaum mehr eine Funktion besitzen, da er wegen seiner Kleinheit keine Stütze des Kopulationsorgans darstellen kann.

Wir haben also gesehen, daß zwar in vielen Fällen vor der Inmissio penis eine vollständige Erektion eintreten kann, daß dies aber nicht unumgänglich nötig ist. Die Glans gewinnt da, wo sie bedeutend entwickelt ist, erst während der Begattung ihre volle Größe. Sie trägt die Reizorgane und den Penisknochen, der im wesentlichen ein Stützorgan ist.

Die Inmissio penis selbst verläuft oft unter ziemlich beträchtlichen Schwierigkeiten, die beide Partner nach Möglichkeit zu überwinden suchen. Immer sucht das Männchen durch stoßende Bewegungen den Eingang in die Vulva zu gewinnen. Bei einem relativ kurzen Penis geht das verhältnismäßig leicht, wo aber so lange, schwere Ruten vorkommen, wie z. B. bei den Perissodaktylen, bieten sich erhebliche Schwierigkeiten. Bekannt ist, daß die Gestütsknechte aus diesem Grunde dem Hengst manuelle Hilfe leisten. Schwieriger noch, als beim Pferde, ist die Inmissio penis beim Tapir. Hier besteigt das Männchen den Rücken des Weibchens ohne die volle Erektion abzuwarten, aber mit bereits prolabiertem Penis. In dieser Stellung tritt die Erektion ein, und der Penis wird heftig gegen die Genitalien des Weibchens geschlagen. Dabei beginnen die accessorischen Drüsen reichliche Mengen von Sekret zu liefern, und wenn dann das Männchen stoßende Bewegungen ausführt, dringt schließlich nach langen Mühen die Glans und der gesamte Penis mit einem Ruck bis an die Wurzel in die Vagina ein. Bei den Tapiren dürften wohl die größten mechanischen Schwierigkeiten bestehen, die überhaupt bei der Begattung von Säugetieren vorkommen; selbst bei Gürteltieren sind sie nicht so groß. — Natürlich spielt auch die relative Größe der beiden Partner eine Rolle, besonders bei Haustieren, wo ja bedeutende Rassenunterschiede vorkommen. Bei normalen Tieren von geeigneter Größe, auf dem erforderlichen Stadium der Brunst, werden alle Schwierigkeiten verhältnismäßig leicht überwunden; am größten sind sie noch bei Weibchen, die zum ersten Mal der Begattung unterzogen werden.

Die Stellung, die die Tiere einnehmen, um die Inmissio penis zu ermöglichen, ist mit wenigen Ausnahmen überall die gleiche. Das männliche Tier umfaßt mit seinen Vorderextremitäten das Hinterteil des Weibchens, hinter dem es auf den Hinterfüßen steht. So begatten sich die Beutler, fast alle Huftiere, die Nager, die meisten Raubtiere und die Affen. Bei den Gürteltieren kann naturgemäß das Männchen seine Vorderfüße nur auf den Rückenpanzer des Weibchens auflegen. — Bei den Katzen,

und, wie ich bei Genetta und Viverra beobachtete, auch bei Schleichkatzen, muß wegen der Kürze des weit dorsal gelegenen Penis die Stellung eine etwas andere sein: Das Weibchen legt sich auf den Bauch, und das Männchen tritt darüber hinweg, so daß es auf dem Boden hockt und das Weibchen zwischen seinen vier Füßen hat. Dann wird der Penis schräg von oben und hinten in die Vulva eingeführt, die das Weibchen durch Einbiegen des Kreuzes möglichst nach oben kehrt.

Eine Eigentümlichkeit der Tylopoden ist es, daß sie die Begattung gleichfalls in einer ungewöhnlichen Stellung ausführen. Das Weibchen liegt in seiner gewöhnlichen Ruhestellung auf dem Bauch, die Füße untergeschlagen. Das Männchen tritt über die hintere Hälfte des Weibchens und läßt sich hinten herab, bis es mit seinem Penis in die Genitalgegend des Weibchens gelangt. Die Vorderbeine umfassen bei den Kamelen den oder die Höcker des Weibchens. Auch die Lamas vollziehen den Coitus in dieser eigenartigen Stellung, die die Begattung zu einer äußerst umständlichen Prozedur gestaltet. — Daß dieser eigentümliche Modus mit dem Bau der Kopulationsorgane im Zusammenhang stehen wird, ist ohne weiteres zu vermuten. Ich vermag aber keine Erklärung dafür zu geben, daß der Coitus nicht in der sonst üblichen Weise vollzogen wird, da dies meines Erachtens mechanisch wohl möglich wäre. Wir müssen uns denn damit begnügen, zu den vielen anderen Eigentümlichkeiten der Tylopoden auch diese hinzuzufügen.

In „Tiere der Heimat“ von Karl und Adolf Müller (37) finde ich für den Biber und den Igel die Angabe, sie begatteten sich Bauch gegen Bauch. Das Igelweibchen soll sich dabei auf den Rücken legen. Für den Biber werden zwei verschiedene Schilderungen angeführt. Nach der einen soll auch hier das Weibchen auf dem Rücken liegen, nach der anderen sich beide Geschlechter senkrecht gegeneinander aufrichten. Für beide Tierarten fehlen mir eigene Erfahrungen.

Daß die Wale und Sirenen den Coitus wegen der Lage der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen nur Bauch gegen Bauch vollziehen können, ist ohne weiteres einleuchtend. Ueber die Art der Ausführung schwanken die Angaben. Während Willughby (59) angibt, die Wale ständen bei der Begattung senkrecht einander gegenüber, behauptet Dudley (8), das Weibchen werfe sich auf den Rücken, das Männchen rutsche auf sie und klatsche mit den Finnen. Die Weißwale sollen nach mündlichen Angaben

dabei auf der Seite liegen, doch fehlen sichere Beobachtungen über die Begattung der Wale noch vollständig.

Ich möchte hier bemerken, daß die Mündungsstelle des Praeputiums natürlich immer so gelegen ist, wie es für die Stellung bei der Begattung geeignet ist. Dabei ist zu bemerken, daß bei Wiederkäuern diejenigen, deren Vorderkörper hoch steht (Camelopardalis, Bos, Oreas) eine weit nach vorn gelegene Präputialmündung besitzen, während sie bei hinten hochgestellten Formen, wie Tragelaphus, Moschus, Cervulus, weit nach hinten liegt.

Wenn der Penis in die Vagina eingeführt worden ist, so sind bei vielen, aber auch durchaus nicht bei allen, Säugetieren bestimmte Friktionsbewegungen nötig, die erst die Eiaculatio seminis hervorrufen. Dies ist z. B. bei Equus, Tapirus, Dasypus, Mus musculus und den Affen der Fall. Auch bei Canis finden heftige Bewegungen statt, doch verlaufen sie wegen der anderen Form des Penis etwas anders. Immer werden diese Bewegungen rhythmisch ausgeführt. Bei anderen Tieren, z. B. Sus, Cavia, Lepus, Mus decumanus, Felis und den Wiederkäuern finden solche Bewegungen nicht statt.

Die Eiaculatio seminis tritt bei den verschiedenen Tierformen nach sehr verschiedener Zeitdauer und unter so verschiedenen Erscheinungen ein, daß wir hier mehrere Fälle im einzelnen besprechen müssen.

Bei den Känguruhs scheint nach den Kontraktionen, die während des Begattungsaktes am Hinterkörper des Männchens wahrnehmbar sind, eine mehrmalige Ejakulation zu erfolgen, ohne daß das Männchen seine Stellung ändert. Ich kenne nur noch einen derartigen Fall, den ich hier gleich anführen will, nämlich beim braunen Bären. Bei beiden kann sich der Begattungsakt mit den mehrfachen Ejakulationen bis zu einer Dauer von $^3/_4$ Stunden erstrecken. Bei beiden gibt sich der Zeitpunkt der Ejakulation durch äußerst heftige Konvulsionen des gesamten Hinterkörpers zu erkennen. Der Bär tritt dabei von einem Bein auf das andere.

Bei allen anderen von mir beobachteten Säugetieren hat die Begattung mit einer einmaligen Ejakulation ein Ende. Gewöhnlich ist der äußerliche Vorgang derart, daß das Männchen mit den Friktionsbewegungen aufhört und ohne weitere Aktion die Ejakulation abwartet. Häufig kann man die rhythmischen Kontraktionen der Dammmuskulatur sehen, die oft entsprechende,

rhythmische Bewegungen des Schwanzes veranlassen, so bei Equus, Tapirus, Mus, Felis. Das Männchen von Dasypus kratzt während der Ejakulation, die in der geschilderten Weise hervorgerufen wird und verläuft, heftig auf dem Rückenpanzer des Weibchens herum. Beim Hunde werden die intensiven Friktionsbewegungen bis zum Ende der Ejakulation fortgesetzt. Einige männliche Katzen, z. B. Felis leo, brüllen während der Ejakulation.

Ohne alle aktiven Bewegungen erfolgt die bis zu 10 Minuten dauernde Begattung des Schweines, da hier die heftigen, stoßenden Bewegungen, die zur Einführung des Penis dienen, gleich nach der Inmissio sistiert werden. Die rhythmischen Kontraktionen des Dammes lassen sich lange Zeit hindurch beobachten. Die lange Dauer der Begattung wird wohl durch die außerordentliche Menge des zähen Sekretes der großen accessorischen Drüsen veranlaßt, das in die weiblichen Geschlechtsteile hinübergeleitet werden muß.

Eine der eigentümlichsten Formen der Begattung treffen wir bei den Wiederkäuern an (mit Ausnahme der Tylopoden). Hier dauert der ganze Akt nur einen Moment; sowie der Penis in die Vagina eindringt, wird mit einem einzigen Ruck die Ejakulation herbeigeführt. Man kann hierbei Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Familien feststellen: Bei Schafen und Ziegen ist der Stoß, mit dem das Männchen die Begattung vollzieht, nicht sehr heftig, stärker bei Rindern und Antilopen, und bei Hirschen so heftig, daß die Wirkung geradezu explosiv genannt werden kann. Das weibliche Tier wird unter dem Männchen nach vorn gestoßen, während dieses plötzlich steil in die Höhe springt.

Dieser Begattungsmodus setzt eine andere Innervation voraus, als bei den bisher besprochenen Säugern. Besonders auffallend ist der Umstand, daß gerade bei Tieren mit sehr dünnem Penis und relativ weiter Vagina die Ejakulation so schnell ausgelöst wird, während die Friktion an der Vaginalwand doch sehr gering sein muß [s. Schmaltz (50)].

Einige eigentümliche Befunde treffen wir bei gewissen Nagern an.

Beim Meerschweinchen erfolgt die einmalige Begattung unter einem leichten Zittern des Männchens, ohne sonstige Bewegung, dabei läßt das Tier einen leisen trillernden Ton hören, denselben, den es ausstößt, wenn es das Weibchen treibt. Ganz anders verläuft der Akt beim Kaninchen. In dem Moment, in dem das Männchen mit dem Penis in die Vagina eindringt, fällt

es mit einem plötzlichen Ruck seitwärts vom Weibchen herab, hinter dem es, mit dem Penis in der Vagina, liegen bleibt. Hierbei habe ich zweierlei Verhalten beobachtet: Während diese Zeit des Daliegens meist nur ein paar Sekunden dauert, kommen von Zeit zu Zeit länger dauernde Begattungsakte vor, bei denen der ganze Hinterkörper des Männchens, Schwanz und Beine, die heftigsten, konvulsivischen Bewegungen ausführen. Beim Umfallen stößt das Männchen einen kurzen Laut, ähnlich dem Niesen, aus; die Begattung erfolgt oft, in Pausen von ca. 5 Minuten.

Etwas Aehnliches habe ich bei der Wanderratte beobachtet. Das Männchen springt hier sehr häufig, über 50mal, auf das Weibchen, stößt dabei jedesmal den Penis mit plötzlichem Ruck in die Vagina, und fällt, nachdem der Penis wieder aus ihr entfernt ist, oft hintenüber. Schließlich erfolgt aber ein wesentlich anderer Akt: Nach Einführung des Penis treten, wie bei anderen Tieren, rhythmische Kontraktionen des Dammes auf, und das Tier sinkt langsam auf die Seite. Alsdann ist die Begattung beendet, da bei der Ratte, wie bei Maus und Meerschweinchen die Vagina durch einen „Bouchon vaginal“ verschlossen wird, den man bei der Ratte jedesmal nach dem länger dauernden Coitus nachweisen kann. Daraus schließe ich, daß die kurzen, häufigen Akte nur Präliminarien sind, die das nötige Reizstadium hervorrufen, und daß als eigentliche Begattung nur der Schlußakt aufgefaßt werden muß. Dieser kann beim Kaninchen mehrfach wiederholt werden, da hier kein Scheidenpfropf ausgeschieden wird.

Auffallend ist die Erscheinung, daß Mus musculus, also eine nahe Verwandte von Mus decumanus, die Begattung in abweichender Weise vollzieht. Hier werden die Friktionsbewegungen in bekannter Weise rhythmisch ausgeführt; während der Ejakulation fällt dann das Männchen auf die Seite und liegt mehrere Sekunden mit geschlossenen Augen wie erstarrt, während nur die Dammmuskeln sich rhythmisch kontrahieren. Es ist das der einzige mir bekannte Fall, daß sich zwei Arten derselben Gattung so verschieden verhalten. Außerdem möchte ich hier darauf hinweisen, daß ich nur bei Nagern die eigentümlichen Kollapserscheinungen angetroffen habe, die bei den drei letztgenannten Arten die Ejakulation begleiten.

Bisher haben wir die Vorgänge während der Begattung betrachtet, soweit sie sich von außen beobachten lassen. Dabei hat sich ergeben, daß bei den verschiedenen Tierarten sehr erhebliche Verschiedenheiten vorkommen. In keinem einzigen Punkt finden

wir bei allen Säugern Uebereinstimmung. Größere Gruppen finden wir wohl, bei denen der Coitus gleich verläuft, z. B. die Wiederkäuer, mit Ausnahme der Tylopoden, und die Perissodaktylen. In anderen Ordnungen, z. B. den Karnivoren, finden sich zwar beträchtliche Unterschiede, aber die einzelnen Familien zeigen doch gemeinsamen Begattungstypus. Am eigentümlichsten liegen die Verhältnisse bei den Nagern, wo ganz verschiedene Begattungsmodi vorkommen, die in der Gattung Mus selbst bei zwei Arten verschieden sind. Die Verschiedenheiten beziehen sich auf die Erektion, Ejakulation und das äußere, aktive Verhalten des männlichen Tieres beim Coitus.

Die Zeitdauer der Begattung schwankt gleichfalls und ist abhängig von der Dauer des Reizes, der zum Hervorrufen der Ejakulation nötig ist, und von der Dauer der Ejakulation selbst.

Was die inneren Vorgänge bei der Begattung angeht, die sich nicht mit dem Auge verfolgen lassen, so wissen wir, daß infolge einer Reibung der Haut des Penis an der Vaginalwand eine Ejakulation des Spermas bei maximaler Erektion eintritt. Schwankend sind die Ansichten verschiedener Autoren über den Ort, an den das Sperma zunächst gelangt. Vielfach wird angenommen, daß es direkt in den Muttermund hineingeschleudert werde. Ich verweise in diesem Punkt vor allem auf das erwähnte Buch von Schmaltz, der für verschiedene Haustierarten die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer Eiaculatio in uterum erörtert. Das Resultat ist, daß bei Pferd und Hund ein Eindringen des Penis in den Muttermund wegen der Größe der Glans mechanisch unmöglich ist, bei den Wiederkäuern möglich, aber unwahrscheinlich, und daß beim Schwein die Länge des Penis und die Kürze der Vagina, die schraubenförmige Penisspitze und das schraubenförmige Lumen des Collum uteri hier ein Eindringen des Penis in das Os uteri höchst wahrscheinlich machen.

Ich gehe auf diese Frage, in deren Beantwortung ich mich den Argumenten von Schmaltz vollkommen anschließe, hier deshalb ein, weil Marshall (30) in einer neueren Arbeit für den Schafbock ein Eindringen des Processus urethralis in den Muttermund für wahrscheinlich hält. Er gibt an, englische Schäfer machten Schafböcke dadurch unfruchtbar, daß sie den wurmförmigen Penisanhang abschnitten. Wenn sich dies bestätigen sollte, so wäre die Notwendigkeit des Processus urethralis für die Uebertragung des Spermas sichergestellt. Ich möchte jedoch dazu bemerken, daß nach den Angaben von Veterinären und deutschen

Schäfern der Urethralfortsatz außerordentlich in der Länge schwankt, ohne daß bekannt wäre, daß Schafböcke mit angeborenem Mangel des Processus urethralis unfruchtbar wären. Ich kann indessen die Möglichkeit nicht in Abrede stellen. Aus Garrods (13) Abbildungen sehe ich, daß z. B. bei verschiedenen Antilopenarten der Processus urethralis fehlen, oder in allen Graden der Ausbildung, bis zu sehr beträchtlicher Entwickelung vorhanden sein kann. Sollte ihm eine so wesentliche Bedeutung zukommen, wie Marshall sie ihm beimißt, so würde wohl der Muttermund je nach den Arten verschieden, mit der Beschaffenheit des Penis korrespondierend, gebaut sein. Diese Frage lohnte wohl einer Untersuchung. Ich selbst kann keine Angaben darüber machen. Vorläufig möchte ich es indessen mit Schmaltz für äußerst unwahrscheinlich halten, daß der dünne Wiederkäuerpenis, in einem einzigen Stoß in die weite Vagina eingeführt, das Os uteri treffen soll.

Ich glaube, daß man für alle Tiere mit einigermaßen entwickelter Glans das Eindringen des Penis in den Muttermund für unmöglich erklären muß, bei vielen Penisformen, besonders denen mit Urethralfortsätzen, muß allerdings die Möglichkeit dieses Vorkommnisses zugegeben werden.

Wie sich die oft enormen Stacheln im Penisblindsack der Kaviaden, die bei der Erektion frei über die Eichelfläche hervorragen, zum Uterus verhalten, ist mir nicht bekannt.

Von mehreren Nagern, z. B. Cavia, Pachyuromys, Gerbillus, Mus decumanus et musculus, kennt man eine Besonderheit bei der Ejakulation, die Ausstoßung des Scheidenpfropfes, bouchon vaginal. Durch Latastes (25) Untersuchungen wissen wir, daß dieser Pfropf ein Ejakulat des Männchens ist und dessen „Samenblasen“ entstammt. Hier wird zunächst das Sperma in die Vagina entleert, die zähe, schnell gerinnende Masse rückt hinterher und treibt das Sperma in das Lumen des Uterus hinein, wie man bei der Sektion frisch belegter Weibchen feststellen kann. Der Scheidenpfropf füllt die Vagina vollständig aus, er ist, je nach der Größe des Männchens, verschieden groß und sendet manchmal noch einen Fortsatz in das Cavum uteri hinein. Nach vollzogener Befruchtung (etwa 20 Stunden post coitum) wird er in toto aus der Vagina ausgestoßen. Es ist natürlich, daß der Vaginalpfropf eine weitere Begattung unmöglich macht, solange er in der Scheide sitzt. Doch kann es auch vorkommen, daß ein anderes Männchen so lange weitere Begattungsversuche macht, bis

der Pfropf sich löst und herausfällt. Dann kann natürlich eine zweite Begattung folgen, doch ist dies wohl ein abnormer Fall. Ueber den Scheidenpfropf vergleiche besonders LATASTE und SOBOTTA (51).

Nach geschehener Begattung geht die Entfernung des Penis aus der Vagina im allgemeinen leicht von statten. Schwierigkeiten können da entstehen, wo die Eichel intra coitum zu sehr erheblicher Dicke anschwillt, wie z. B. beim Pferd. Hier können bei virginellen Stuten Verletzungen beim Zurückziehen des Penis vorkommen. Bei Mus musculus kommt es vor, daß die geschwollene Glans sich nicht sofort aus der Vagina entfernen läßt, so daß die beiden Tiere einen Augenblick zusammenhängen. Für längere Zeit ist dies bekanntlich regelmäßig der Fall bei den Kaniden. Bei Hund und Wolf verläuft die Begattung in gleicher Weise derartig, daß nach der Ejakulation das Männchen seitwärts vom Weibchen springt, mit einem Bein über den eingeführten Penis hinwegsteigt und sich so dreht, daß die Hinterteile der beiden Tiere einander zugekehrt sind. Dies „Hängen" kann ein paar Minuten dauern, ich habe in einem Fall eine Dauer von 36 Minuten beobachtet (bei deutschen Doggen). Man hat ihm früher eine teleologische Bedeutung beigemessen; es sollte die Ejakulation so lange dauern, wie das Hängen, und der Mangel an Samenblasen sollte dadurch ausgeglichen werden. Auch wurde das Hängen für ein Mittel gegen das Abfließen des Spermas gehalten. Einige halten es für veranlaßt durch Kontraktion des Musculus constrictor cunni. Alle diese Erklärungen sind gekünstelt; daß das Hängen nicht notwendig zur Befruchtung ist, beweisen schon SPALLANZANIS (52) alte Versuche über künstliche Befruchtung beim Hunde. Auch eine Kontraktion des M. constrictor cunni ist jedenfalls nicht nötig, das Volumen eines erigierten Hundepenis genügt vollständig, um die Unmöglichkeit der Lösung nach vollendeter Begattung zu erklären. An eine Fortsetzung der Ejakulation während des Hängens ist nicht zu denken; denn erstens ist die Höhe der Erregung beim Hängen sicher vorüber, beide Tiere sind sogar energisch bestrebt, die Verbindung zu lösen; und ferner ist der Penis in dieser Situation so verbogen, daß sein Lumen ziemlich unwegsam sein muß. Nach meinem Dafürhalten haben wir daher in dem „Hängen" eine belanglose und gewiß recht „unteleologische" Begleiterscheinung bei der Begattung zu erblicken.

Was die Häufigkeit betrifft, mit der die Begattung während einer Brunstperiode vollzogen wird, so treffen wir gleichfalls

große Verschiedenheiten. Während z. B. Tapirus und Mus musculus die Begattung, die in beiden Fällen langwierig und offenbar sehr erschöpfend für das Tier ist, nur einmal am Tage vollziehen können, wird sie z. B. bei den Cerviden häufig wiederholt in kurzen Intervallen. Die Mehrzahl der Tiere vollzieht jedenfalls die Begattung in einer Brunstperiode mehrmals.

So haben wir denn gesehen, daß im Verlauf der Begattung eine ebenso große Menge von Verschiedenheiten festzustellen ist, wie in der Morphologie des Penis. Die Frage liegt nahe, ob sich die Verschiedenheiten des biologischen Vorganges aus den morphologischen Unterschieden verstehen lassen. Das ist nur in sehr wenigen Fällen möglich. Wir können z, B. das Hängen der Hunde post coitum aus dem Bau des Penis verstehen, wir können auch aus dem anatomischen Bau schließen, daß der Penis des Ebers in den Uterus eindringt, wir wissen, daß die Ejakulation eines Scheidenpfropfes einen ganz bestimmten Bau der Vesiculae seminales voraussetzt. Aber nur da, wo die Verhältnisse so durchsichtig sind, können wir biologische Vorgänge aus der Morphologie erklären. Sonst erhalten wir keinen genaueren Aufschluß, wie einige Beispiele erläutern mögen: Wir wissen nichts darüber, wodurch sich der Innervationsmechanismus der Geschlechtsorgane der männlichen Wiederkäuer von dem anderer Säuger unterscheidet; wir wissen aber aus dem Verlauf der Begattung, daß große Unterschiede vorhanden sein müssen. Denn erstens ist im Beginn der Begattung das Sperma sofort zur Ejakulation bereit, und zweitens erfolgt diese nicht durch rhythmische, sondern durch eine einzige Kontraktion. Wir wissen ferner nicht, weshalb beim Schwein eine äußerst lang dauernde Ejakulation ohne aktive Bewegungen des Tieres erfolgt, und weshalb in anderen Fällen die rhythmischen Friktionsbewegungen notwendig sind. So müssen wir annehmen, daß in diesen Gruppen die verschiedene Schnelligkeit der Ejakulation durch verschiedene Innervation bedingt wird. Wie die Leitung in den Nerven funktioniert, darüber können wir nicht einmal Vermutungen aufstellen.

Wir finden in größeren Gruppen, z. B. bei den Wiederkäuern außer den Tylopoden, einen gleichen Begattungsverlauf und auch eine Uebereinstimmung im Bau des Penis. Wenn man aber aus dem gleichen Bau des Organes auf die Gleichheit des biologischen Vorganges schließen könnte, müßte man annehmen, daß das Schwein, dessen Penis dem der Wiederkäuer sehr gleicht, die Begattung in derselben Weise vollzöge. Das ist jedoch, wie wir gesehen

haben, keineswegs der Fall. Auch bei Nagern haben wir die Erfahrung gewonnen, daß trotz äußerlich gleichen Baues des Penis die Begattung ganz verschieden verlaufen kann (Mus decumanus — Mus musculus). Ueberhaupt zeigt uns die Ordnung der Nager im Gegensatz zu der der Ruminantien, daß sich keineswegs immer innerhalb größerer Gruppen die Begattung in einheitlicher Weise abspielen muß.

Es soll hier ferner darauf hingewiesen werden, daß die Begattung bei Tieren ganz verschiedener Ordnungen in ähnlicher Weise verlaufen kann. Ich erinnere an Halmaturus und Ursus, sowie daran, daß bei Perissodaktylen, Bradytherien, Nagern und Primaten die Art der Friktionsbewegungen und der Ejakulation gleichartig ist.

Zu bedenken ist hierbei hauptsächlich, daß der Erektions- und Ejakulationsvorgang abhängig ist von einer Masse von Einzelfaktoren, die, jeder für sich, eine Aenderung des Verlaufes bedingen können. Es kommt die Reizbarkeit und Spannung der Haut des Penis in Betracht, ferner die Blutfülle, die bei der Erektion notwendig ist, die Größe der reizempfindenden Fläche und die Zahl der sensiblen Nervenendapparate. Ferner spielt, wie wir sahen, die Erregbarkeit des Erektions- und Ejakulationszentrums eine wichtige Rolle; es können auch lediglich durch die verschiedene Stärke der beteiligten Muskeln Verschiedenheiten bedingt werden. Von wesentlicher Bedeutung ist ferner die Menge des Ejakulates, die ihrerseits abhängig ist von der größeren oder geringeren Sekretionsfähigkeit der Hoden, sowie sämtlicher accessorischer Drüsen.

Stellt man sich die Menge der möglichen Kombinationen vor, die durch Variation aller dieser Punkte erzielt werden kann, so wird die auffallende Verschiedenheit im Verlauf der Begattung bei verschiedenen Tieren begreiflich. Solange wir daher nicht imstande sind, alle diese Faktoren einzeln zu verfolgen, werden wir nicht darüber aufgeklärt werden, weshalb die Begattung in jedem einzelnen Falle gerade so und nicht anders verläuft.

In einigen Fällen liegt der praktische Nutzen gewisser Einrichtungen auf der Hand. So kann es z. B. kaum zweifelhaft sein, daß der Scheidenpfropf der Nager ein befruchtungsbegünstigendes Moment darstellt. Aehnlichen Nutzen gewährt wohl auch die Eiaculatio in uterum beim Schwein und wo sie sonst die Regel bildet.

Angesichts dieser Tatsachen drängt sich notwendig die Frage auf: Warum sind nicht überall diese Einrichtungen zur Erleichterung der Konzeption vorhanden? Wenn sie allgemein nötig wären, so wären sie sicher überall anzutreffen, sie können also höchstens für die Art nötig sein.

Wir kommen hier zu einer ähnlichen Erkenntnis, wie früher am Schluß unserer morphologischen Betrachtungen, daß nämlich die Leichtigkeit, mit der der Zweck der Begattung, die Befruchtung, trotz verschiedenster Mittel erreicht werden kann, eine ungeheuere Mannigfaltigkeit in der Wahl dieser Mittel zuläßt.

Wir haben gesehen, daß die Möglichkeit der weitgehenden morphologischen Spezialisierung am Kopulationsorgan in reichem Maße ausgenutzt ist. Ebenso sehen wir jetzt, daß eine ungeheuere Mannigfaltigkeit der Einzelheiten auch bei der Anwendung dieser Organe möglich ist und dementsprechend auch vorkommt. Wir wissen, daß bei wildlebenden Tieren, soweit bei beiden Partnern normale Bedingungen vorhanden sind, d. h. der Höhepunkt der Brunst beim Weibchen, volle sexuelle Leistungsfähigkeit beim Männchen, die Befruchtung mit auffallender Sicherheit eintritt. Wir wissen ferner, daß die Begattung, wie Spallanzanis Versuche an künstlich befruchteten Hündinnen bewiesen haben, nicht unbedingt nötig ist zur Befruchtung. Daraus können wir entnehmen, daß das Wie der Begattung der allerunwesentlichste Punkt für die Konzeption ist. Darin liegt auch die Erklärung dafür, daß alle die verschiedenen Veranstaltungen in gleicher Weise zum Ziele führen.

So kommen wir am Schlusse unserer Betrachtungen zu folgenden Ergebnissen:

Zu einer erfolgreichen Begattung bei Säugetieren ist lediglich die Beförderung befruchtungsfähigen Spermas in einen weiblichen Genitaltraktus nötig, in dem sich ein oder mehrere reife Eier vorfinden.

Unter befruchtungsfähigem Sperma ist das normale, für verschiedene Tiergruppen verschiedene Ejakulat zu verstehen, das aus den Sekreten der Keimdrüsen und der accessorischen Drüsen zusammengesetzt ist.

Dieser Zweck der Begattung kann auf sehr verschiedene Weise erreicht werden; es können morphologisch bedeutende Aenderungen am männlichen Begattungsapparat auftreten, ohne daß dadurch der Erfolg der Begattung in Frage gestellt würde. Demgemäß finden wir hier eine weitgehende morphologische Spezia-

lisierung, die sich auf wesentliche und unwesentliche Punkte erstreckt.

Diese Tendenz zur Variation, wenn ich mich so ausdrücken kann, geht so weit, daß selbst in Familien, wo ein herrschender Grundtypus vorhanden ist, an dem noch immer variationsfähigen Teil, dem freien Ende des Penis, Veränderungen auftreten (Perissodaktylen, Wiederkäuer).

Die Befruchtung kann ferner erreicht werden unter sehr verschiedenem biologischen Verlauf des Coitus, den wir demgemäß in großer Mannigfaltigkeit antreffen. Wir müssen annehmen, daß alle biologischen Verschiedenheiten eine morphologische Ursache haben, sind aber heute nicht imstande, alle Faktoren zu übersehen, die diese Verschiedenheiten bewirken.

Die morphologischen und biologischen Variationen sind nur möglich durch die Tatsache, daß der Begattungsakt in der Erreichung seines Zweckes unabhängiger von der Form des dazu nötigen Organes und von den Einzelheiten der mechanischen Ausführung ist, als andere physiologische Verrichtungen. Daher finden wir bei sehr verschiedenem Verlauf des Aktes eine morphologische Spezialisierung, wie wir sie bei keinem anderen Organ des Säugetierkörpers antreffen.

Breslau, Dezember 1903.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1) Arndt, Richard, Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Rutenknochens. Diss., Erlangen 1889.
2) Bauhoff, J., Begattung der griechischen Schildkröte. Der zoolog. Garten, 32. Jg., 1891, p. 274—278.
3) Boas, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVII, 1891, p. 271.
4) Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Berlin 1829.
5) Carus und Otto, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. Leipzig 1840, Heft 5.
6) Cuvier, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, herausgegeben von Duvernoy, übers. von Meckel, Bd. IV, Leipzig 1810.
7) Daudt, W., Beiträge zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. XXXII, p. 231.
8) Dudley, Philosophical Transactions London, Vol. XXXIII, p. 259.
9) Ellenberger u. Baum, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere, 9. Aufl., Berlin 1900.
10) Ercolani, G. B., Dei tessuti e degli organi erettili. Memorie dell'accademia dei scienze dell' istituto di Bologna. Ser. II, T. VIII, p. 281, 1868.
11) Fleischmann, A., Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXX, 1902, p. 539.
11a) 1. Fortsetzung dazu: ibd., Bd. XXXII, 1903, Heft 1, p. 21.
12) Gadow, H., Remarks on the cloaca and the copulatory organs of the amniota. Philos. transactions of the Royal soc. of London, 1887, p. 5.
13) Garrod, Notes on the visceral anatomy and osteology of ruminants etc. Proceedings of the zoolog. society, London 1877, p. 2.
14) Gegenbaur, C., Grundriß der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl., Leipzig 1878.
15) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II, Leipzig 1901.
16) Geoffroy-Saint-Hilaire, Composition des appareils génitaux, urinaires et intestinaux etc. Mémoires du muséum d'histoire naturelle, Paris 1822.

17) Gilbert, Th., Das Os priapi der Säugetiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVIII, p. 805.
18) Günther, Untersuchungen und Erfahrungen auf dem Gebiete der Anatomie etc. Hannover 1837.
19) Hausmann, U. F., Ueber die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies. Hannover 1840.
20) Hensen, Die Physiologie der Zeugung. Hermanns Handbuch der Physiologie, Bd. V.
21) Home, E., Description of the anatomy of Ornithorhynchus paradoxus. London philos. transact., 1802, p. 67.
22) — Description of the anatomy of Ornithorhychus hystrix. Ibid., p. 348.
23) Huxley, T. H., Lehrbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Uebers. v. Ratzel, Breslau 1873.
24) Jones, T. Rymer, A general outline of the animal kingdom. London 1841.
25) Lataste, Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Zool. Anz., 1883, Bd. VI, p. 118.
26) Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
27) — Ueber die einheimischen Schlangen. Abhandl. d. Senckenbergischen naturf. Gesellsch., Bd. XIII, 1884.
28) Lonsky, F., Zur Anatomie des Darmrohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Diss. Breslau 1902.
29) Lonsky, F., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Darmrohres und des Urogenitalsystemes von Hyrax. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXVII, 1903, p. 579.
30) Marshall, F. H. A., The copulatory organ of the sheep. Anat. Anz., Bd. XX, 1901, p. 261.
31) Meckel, J. F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Bd. II, Heft 1, p. 124, Leipzig 1811.
32) — Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae 1826.
33) v. Möller, F., Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXV, 1899, p. 573.
34) v. Mojsisovics, Zur Kenntnis des afrikanischen Elefanten. Arch. f. Naturgeschichte, Bd. XLV, 1879.
35) Mortensen, die Begattung der Lacerta vivipara. Zool. Anz., Bd. X, 1887, p. 461.
36) Müller, Joh., Ueber zwei verschiedene Typen in dem Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln etc. Abhandl. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1838, p. 139.
37) Müller, Karl u. Adolf, Tiere der Heimat. I. Cassel 1890.
38) Nicolas, A., Sur l'appareil copulateur du bélier. Journ. de l'anat. et de la physiol., 1887, p. 584.
39) Oudemans, J. Th., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Haarlem 1892.
40) Owen, R., Anatomy of vertebrates, Vol. III, London.
41) — „Marsupialia" in Todds Cyclopaedia.
42) Rapp, Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen 1852.

43) Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Natter, Berlin 1830.
44) — Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
45) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Schriften der naturf. Gesellsch. zu Danzig, Bd. III, Heft 4, 1842, über den Lemming, p. 1.
46) Rauther, M., Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903, p. 508.
47) Retterer, M. E., Note sur le développement du pénis et du squelette du gland chez certaines rongeurs. Comptes rendus hebdomadaires des séances et mém. de la Soc. de Biologie, T. IV, 1887, p. 496.
48) Robin, H. A., Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des chiroptères. Annales des Sciences naturelles, Série VI, Zoologie, T. XII, Paris 1881, p. 111.
49) Sack, A., Ueber die Verbindung der Crura penis mit dem Becken der Beuteltiere. Zool. Anz., Bd. IX, 1886, p. 164.
50) Schmaltz, R., Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere, Berlin 1899.
51) Sobotta, J., Ueber die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XLV, 1895, p. 15.
52) Spallanzani, Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen. Uebers. von Michaelis, 1. Abt., Leipzig 1786.
53) Tullberg, T., Zur Anatomie des Haplodon rufus. Festschrift für Lilljeborg, Upsala 1896.
54) — Ueber das System der Nagetiere, Upsala 1899.
55) Wagner, R., Icones zootomicae, Leipzig 1841.
56) Watson, M., Contributions to the anatomy of the indian elephant. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VII, 1863, p. 60.
57) Weber, Max, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.
58) Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1883.
59) Willughbeci, Historia piscium. Oxon. 1686.

Erklärung der Tafel.

Tafel I.

Fig. 1. Penis von Dasyurus viverrinus. *u* gespaltene Mündung der Urethra, *d* dorsaler Anhang des Penis, *m* der an ihm inserierende Muskel.

Fig. 2. Penis von Didelphys spec. mit gespaltenem freiem Teil.

Fig. 3. Querschnitte durch den Penis von Dasypus villosus (älterer Embryo). a der Wurzel, d der Spitze genähert. *f* Corpus fibrosum, f_1 zweites Schwellkörperpaar, *sp* Corpus spongiosum, *sc* subkutanes Schwellgewebe (eine Art Eichel bildend).

Fig. 4. Penis der Giraffe. *pu* Processus urethralis.

Fig. 5. Penis des Igels. a längs, b quer durchschnitten. *f* fibröser Körper, *sp* Corpus spongiosum, *gl* Glans penis, *s* Septum.

Fig. 6. Die beiden Penes von Varanus spec. a von der dorsalen, b von der ventralen Fläche. *r* Samenrinne.

Fig. 7. Penes von Pelias berus mit gegabelten Enden.

Fig. 8. Penis einer nicht bestimmten Landschildkröte. *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil mit Rinne r_1.

Fig. 9. Penis von Crocodilus spec. *d* dorsaler Teil mit Rinne *r*, *v* ventraler Teil, *fr* Frenulum.

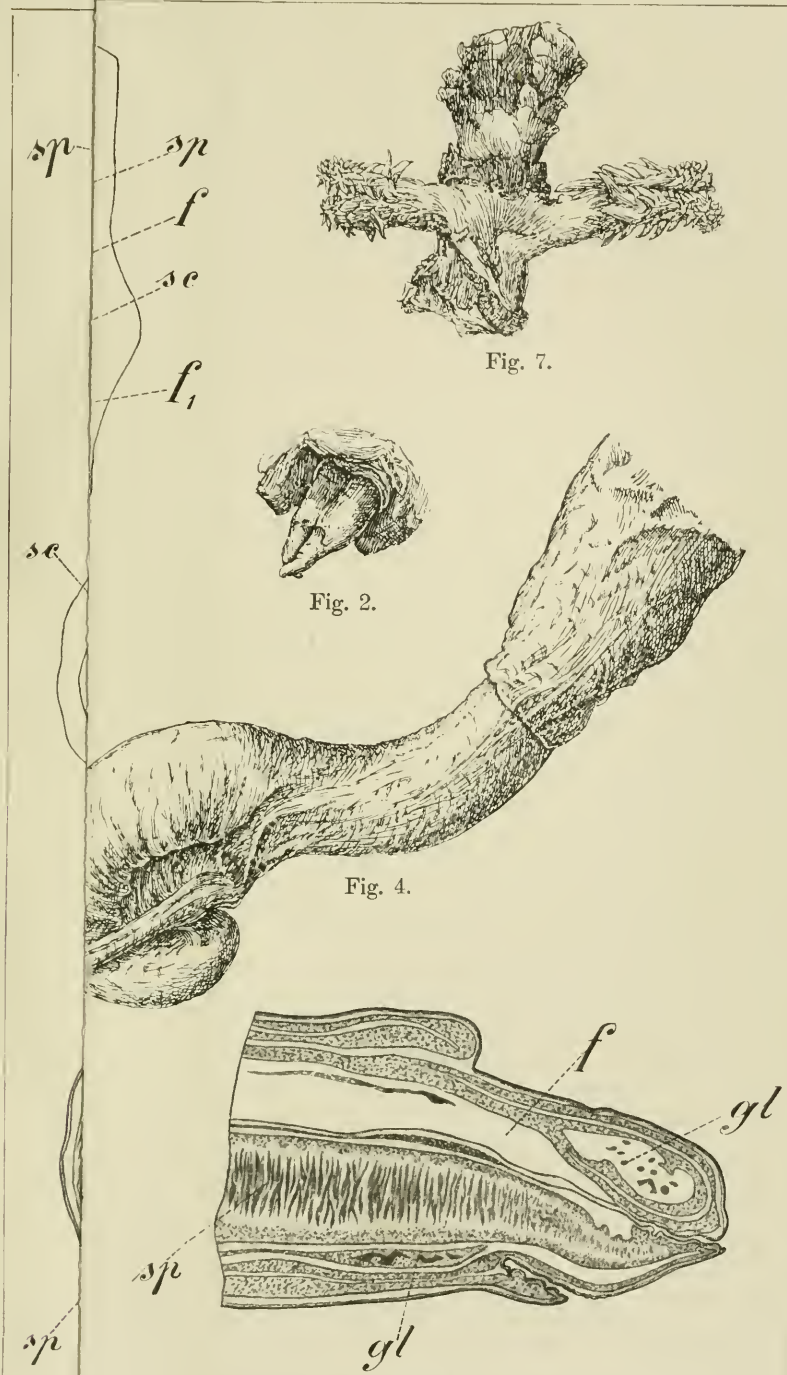

Fig. 7.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 5a.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: NF_32

Autor(en)/Author(s): Gerhardt Ulrich

Artikel/Article: Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. 43-118