

Bemerkungen über die Milchdrüsen-Papillen der Säugethiere.

Von

Carl Gegenbaur.

In den in dieser Zeitschrift veröffentlichten »Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen, von Dr. M. Huss« wurde gezeigt, dass die Brustwarzen des Menschen und die Zitzen der Wiederkäuer, abgesehen von der Verschiedenheit ihrer Lagerung, bezüglich ihrer Genese und der davon sich ableitenden Structur, Bildungen von ganz verschiedenem morphologischem Werthe seien. Theile, die man gemäss einer gewissen oberflächlichen Uebereinstimmung und wohl auch beeinflusst durch die Gleichartigkeit der physiologischen Leistung für homologe Gebilde zu halten wohl niemals beanstandet hatte, stellten sich durch jene Untersuchung in recht hohem Grade verschieden heraus. Es dürfte sich demnach der Mühe verlohnen, jenen Verhältnissen in einem etwas weiteren Umkreise nachzugehen, als es vom Verfasser geschah, und nach ferneren Verbindungen zu suchen.

Für diesen Zweck muss ich aus der genannten Arbeit einige Punkte hervorheben. Das ist einmal die Uebereinstimmung der ersten Anlage der Drüsen beim Menschen und beim Rinde, und zweitens die Verschiedenheit der Papille von der Zitze. Die Uebereinstimmung der Anlage wird dadurch gebildet, dass sie eine epidermoidale Wucherung mit einer mittleren leichten Vertiefung bildet, das Drüsenfeld. Vom Boden dieses Drüsenfeldes entstehen die Drüsen ganz auf dieselbe Weise wie andere Hautdrüsen, nämlich durch Wucherung von Zellensträngen aus der Malpighi'schen Schicht in die darunter gelegene Lederhaut, wie man diese, auch die Lederhaut nicht blos passiv betreffende Erscheinung aufzuführen pflegt. Um das Drüsenfeld erhebt sich beim Menschen ein nur kurze Zeit bestehender, und auch keine bemerkenswerthe Höhe

gewinnender Cutiswall, der beim Rinde gleich mit der Differenzirung des Drüsenfeldes bedeutendere Ausdehnung gewinnt. Mit letzterem Verhältniss ist schon die erste gewichtigere Verschiedenheit gegeben, und nunmehr beschreiten beiderlei Organe in ihrer ferneren Differenzirung gesonderte Wege. Beim Menschen wird die Vertiefung des Drüsenfeldes flacher, und die an seinem Boden mit der Malpighi'schen Schicht verbundenen Drüsen kommen in demselben Maasse zu einer oberflächlichen Ausmündung. Mit der fernern Erhebung des Drüsenfeldes rücken die Mündungen auf die Spitze der durch die Erhebung gebildeten Papille, während der vorher den Cutiswall darstellende Theil der Umgebung des Drüsenfeldes theils in die Seitenfläche der Papille, theils in die Areola mammae übergeht. Das ursprünglich vertiefte, im Grunde einer Einsenkung gelegene Drüsenfeld gelangt mit der Papillenbildung auf die Spitze dieser Erhebung. Beim Rinde dagegen findet nicht nur keine Erhebung des Drüsenfeldes statt, sondern dasselbe senkt sich immer tiefer in den Grund der vom Cutiswall umschlossenen Höhlung, in demselben Grade, als der Cutiswall höher wird. Die vom Drüsenfelde aus entstandenen einzelnen Drüsen kommen daher niemals mit ihrer Mündung an die Oberfläche, sondern münden in einem von der centralen Einsenkung zum Drüsenfeld sich heraberstreckenden Hohlraume aus.

Die Verschiedenheit der so entstehenden Bildungen tritt noch deutlicher durch die Vergleichung der einzelnen Theile hervor. Die Mündungen der Milchdrüsengänge liegen beim Menschen auf der Spitze der Papille, beim Rinde finden sie sich im Grunde eines die Axe der Zitze durchsetzenden Canals. Für diesen letzteren besteht nichts Aehnliches beim Menschen, und nur während eines vorübergehenden Stadiums ist eine ihm vergleichbare Bildung in der vom Cutiswall umzogenen Einsenkung des Drüsenfeldes vorhanden. Ebenso fehlt als bleibende Bildung beim Menschen der Cutiswall, der beim Rinde die Zitze herstellt. Dagegen entbehrt die Zitze des Rindes der Areola, von der die entsprechende Fläche weder an der Oberfläche der Zitze noch des Euters gesucht werden darf, sondern im Anfangstheile des Zitzencanals (Strichcanals). Dass unter diesen Verhältnissen die Ampulle des Strichcanals nicht mit einem Sinus lactiferus verglichen werden kann, ergibt sich von selbst, und ist ebenso begreiflich, wie der Mangel einer Homologie zwischen dem Strichcanal des Rindes und einem Ductus lactiferus der menschlichen Mamma.

Indem wir so behaupten dürfen, dass die Zitzen des Rindes und die Papillae mammae des Menschen ganz verschiedene Typen repräsentiren, und damit keine streng

homologen Gebilde sind, erhebt sich daraus die Frage nach einem beiderlei Bildungen verknüpfenden Momente. Ein solches kann zwar schon in den frühesten Zuständen der betreffenden Organe erkannt werden, allein dies scheint mir nicht ausreichend, da eben jener gleichsam indifferente Zustand wieder seine Erklärung verlangt. Man kann fragen, warum beim Menschen sich eine Einsenkung bilde, warum nicht sofort die Papille entstehe, da die Erhebung der letzteren vom ersten Momente der Drüsendifferenzirung an möglich erscheinen kann. Die Antwort auf diese Fragen giebt die Vergleichung, indem sie das genannte Verhalten als Vererbung nachzuweisen sucht. Wenn wir diesen als einen auf beiderlei sonst sich so different verhaltende Formen fortgesetzten Befund auf Grund einer gemeinsamen Vererbung erklären wollen, bedarf es vor allem des Nachweises einer im Wesentlichen mit jenem vergänglichem Stadium übereinstimmenden bleibenden Einrichtung bei anderen Säugethier-Organismen, und diese führt zu einer vergleichenden Umschau im Bereiche der Säugethiere.

Zuerst sei hier auf die Verbreitung der beiden Formen der Ausmündungsverhältnisse der Milchdrüsen die Aufmerksamkeit gerichtet. Bei der verhältnissmässig geringen Zahl genauer Untersuchungen über die Milchdrüsen der Säugethiere wird das Kriterium der einen oder der anderen Kategorie nur im Verhalten der »Ausführgänge« gesucht werden können. Wo die Zitze nur von einem einzigen Ausführgang durchsetzt wird, liegt Grund zur Voraussetzung eines mit dem Rinde übereinstimmenden Verhaltens vor, indess eine, mehrfache Mündungen tragende Zitze das Verhalten der Papilla mammae des Menschen darbietet, und darnach wird beurtheilt werden dürfen. Nach diesem Verhältniss hat bereits J. MÜLLER¹⁾ einen Unterschied zwischen zwei grossen Gruppen der Säugethierabtheilungen aufzustellen versucht, indem er der Zitze der Wiederkäufer einen einzigen Ausführgang, jener der übrigen Säugethiere dagegen mehrere zuschrieb. Inwiefern diese Aufstellung Berechtigung hat, kann nur die genauere Prüfung entscheiden, für welche allerdings bis jetzt nur noch wenig selbständige thatsächliche Unterlage besteht.

Aehnlich wie die Papilla mammae des Menschen verhält sich die Zitze der Carnivoren, wie die Untersuchungen von Hund und Katze lehren, welche RUDOLPHI²⁾ bekannt gemacht hat. Für den Hund sind

1) De glandularum secernentium structura penitiori. Lips. 1830. p. 48. »qui (sc. trunci ductuum lactiferorum) aut sinu juncti in mammae papillam aperiuntur, uti in ruminantibus, aut disjuncti papillam perforant, qualis de caeteris mammalibus homineque simul experientia docet.«

2) Abhandl. d. Königl. Academie der Wiss. zu Berlin. 1832. S. 342.

10, für die Katze 5 Oeffnungen auf der Spitze der Papille nachgewiesen. Nach anderen Angaben wechselt bei diesen die Zahl von 8—13. Von Nagethieren ist durch RUDOLPHI und ASTLEY-COOPER ¹⁾ beim Kaninchen eine Mehrzahl von Ausführgängen erkannt. Für die Edentaten finde ich eine Angabe von RUDOLPHI bei Manis, dessen Papillen von fünf bis sechs feinen Gängen durchsetzt werden sollen. Gleich beschränkt finde ich die Angaben für die Halbaffen, von denen ich wenigstens bei Chiromys das Vorkommen einer grössern Anzahl von Mündungen auf den Papillen dargestellt finde ²⁾. Bei den Affen scheint ein ähnliches Verhalten wie beim Menschen zu bestehen, und vom Orang hat OWEN 10—12 Milchgang-Oeffnungen beschrieben. Bringt man endlich hierzu noch die von LEVAILLANT ³⁾ beim Elephanten gemachte Beobachtung von 8 Ausführgängen, sowie die von OWEN ⁴⁾ bei Rhinoceros indicus aufgefundenen, gegen 12 betragende Zahl der Mündungen in Betracht, so ergibt sich allerdings, dass bei Repräsentanten einer grossen Anzahl von Säugethiere — der Mehrzahl der einzelnen Abtheilungen — eine dem für den Menschen am genauesten gekannten Typus des Verhaltens der Papille folgende Einrichtung vorkommt. Dieser würden sich nach der Beobachtung STELLER'S ⁵⁾ auch die Sirenen anreihen, deren Papille von 10—12 Milchgängen durchbohrt sein soll.

Während für die eben aufgeführten Säugethiere die bezüglichen Thatsachen entweder klar erwiesen oder durch mehrfache Beobachtungen in der Hauptsache bestätigt sind, ist es ein anderes bei den Cetaceen.

Für die echten Cetaceen besteht keine ganz völlige Uebereinstimmung der Angaben. Die Mehrzahl der Autoren führt zwar einhellig die Existenz eines einfachen erweiterten Ausführganges für jede Zitze an, aber von OWEN ⁶⁾ finde ich bei Beschreibung der Milchdrüsen eines Delphin das Bestehen zahlreicher Ausführgänge behauptet. Wenn er sich dabei auf JOHN HUNTER stützt, so steht damit die Angabe dieses Autors in Widerspruch, da von demselben ganz zweifellos nur ein einziger gemeinsamer Gang beschrieben wird ⁷⁾. Dies ist um so auf-

1) On the anatomy of the breast. London 1840. Ich bedaure dieses Werk nicht zu Gebote gehabt zu haben.

2) PETERS, in Abhandl. der Königl. Acad. der Wiss. zu Berlin. 1866. Taf. 1. Fig. 5. m.

3) Voyage dans l'intérieur de l'Afrique en 1780—1785. Liège 1790. S. 196.

4) Transactions of the Zoological Society. Vol. IV. Part. III. S. 35.

5) Ausführliche Beschreibung von sonderbaren Meerthieren. Halle 1753. S. 69.

6) Anatomy of vertebrates. Vol. III. 1868. p. 777. «The nipple itself, shown by dilating the mammary fossa is perforated by numerous lacteal ducts.»

7) Ueber den Bau und die Oekonomie der Wallfische. Uebers. v. J. G. SCHNEIDER. Leipz. 1795. S. 102.

fallender, als OWEN noch auf derselben Seite die HUNTER'sche Darstellung wiedergiebt. Mit HUNTER stimmt RUDOLPHI, ferner ET. GEOFFROY St. HILAIRE ¹⁾ sowie RAPP ²⁾ überein, so dass die von OWEN gelieferte Beschreibung auf einem Missverständnisse zu beruhen den Anschein hat.

Die Cetaceen entfernen sich also sowohl von den Sirenen als auch von den übrigen, mehrfache Ausführungsgänge der Milchdrüse besitzenden deciduaten Säugethieren, und schliessen sich mehr dem zweiten Typus an, welchem zunächst Wiederkäuer und Schweine angehören. Bei den ersteren ist das übereinstimmende Verhalten in grosser Ausdehnung nachgewiesen, so dass es als ein gemeinsam ererbter Charakter gelten kann. Auch bezüglich der Schweine besteht keine bedeutende Divergenz der Angaben und die Mehrzahl derselben theilen der Zitze einen einzigen Ausführungsgang zu, womit ich nach eigenen Beobachtungen an *Sus scrofa* übereinstimmen kann. Von zwei Ausführungsgängen spricht MILNE-EDWARDS ³⁾, indem er sich auf A. COOPER bezieht.

Schwieriger ist die Beurtheilung des Verhaltens der Einhufer, für welche bekanntlich in jeder der zwei Zitzen zwei Ausführungsgänge (Strichcanäle) nachgewiesen sind. Man könnte hier annehmen, dass von einer grösseren Anzahl von discreten Milchdrüsen, wie sie die übrigen Säugethiere erkennen lassen, nur zwei sich ausgebildet haben, und dass jeder der beiden Strichcanäle dem Ausführungsgang einer einzigen primitiven Drüse entspräche, in welchem Falle die Einrichtung sich dem ersten Typus anreihen liesse. Durch die Prüfung des Verhaltens jeder der beiden Zitzenanäle giebt sich jedoch eine überaus grosse Uebereinstimmung mit dem einzigen Zitzenanale der Wiederkäuer kund, indem auch bei der Stute eine ausgebuchtete Erweiterung des Canals zahlreiche Milchgänge aufnimmt. Vergl. hierüber die Darstellungen RUDOLPHI's l. c. Taf. I. Fig. 4 und Taf. II. Fig. 4., ferner die Beschreibung und Abbildung in L. FRANK's Handbuch der Anatomie der Hausthiere. S. 692. Dadurch gelangt man zu der Auffassung, dass die bei Wiederkäuern auf je zwei einer Seite angehörigen Zitzen vertheilten Apparate bei den Einhufern jedenfalls in einer einzigen Zitze vereint sind. Die Zitze einer Stute würde demnach zwei Zitzen eines Wiederkäuers entsprechen, und das gesammte Euter der Stute bezüglich der Ausführwege sich viel näher an das mindestens vier Zitzen tragende Euter der Wiederkäuer anschliessen, als es bei der blossen Beachtung der äusseren Verhältnisse der Zitze den Anschein hat.

1) *Fragmens sur la structure et les usages des Glandes mammaires des Cétacées.* Paris 1834.

2) *Die Cetaceen.* Stuttgart 1837. S. 177.

3) *Leçons sur la Physiologie.* T. IX. p. 428. Anmerk.

Diese Verbindung von zwei Milchdrüsencomplexen und die Vereinigung ihrer Ausführwege in eine Zitze möchte ich jedoch nicht direct von einer Verschmelzung discret bestehender Zitzen ableiten, als vielmehr von einer allmählich stattfindenden Verschiebung der ersten Anlage der Drüsen. Wenn man sich vorstellt, dass an der Stelle einer jeden der beiden Zitzen die beim Rinde wie bei anderen Wiederkäuern einfache Drüsenanlage (vergl. den Aufsatz von M. Huss) doppelt vorhanden ist, dass ferner diese beiden Anlagen sich derart unter einander verbinden, dass der für jede bestehende Cutiswall beide Einsenkungen gemeinsam umzieht, aber auch zwischen beiden Anlagen hindurch ein Septum entsendet, so wird man daraus die bei der Stute bestehenden Verhältnisse ableiten können. Diese Auffassung lässt keinen aus dem Verhalten der Strichcanäle, überhaupt aus dem inneren Raum der Zitze zu entnehmenden Einwand zu, und wird also, indem sie dazu dient, den doppelten Zitzencanal der Einhufer aufzuklären, die Milch- ausfühwege des Euters der letzteren mit jenem der Wiederkäuer in engeren Zusammenhang zu bringen.

Die beiden Typen der Papille vertheilen sich also derart über die Säugethiere, dass die eine auch beim Menschen bestehende, den Affen, Halbaffen, Carnivoren, Edentaten, Nagern, dem Elephant, Rhinoceros, und den Sirenen, der andere den Cetaceen, Wiederkäuern und Einhufern zukommt. Vermittelnde Formen sind in diesen Abtheilungen nicht bekannt geworden. Von um so grösserer Bedeutung ist die Thatsache, dass unter den Beutelhieren ein die beiden extremen Papillenformen der monodelphen Säugethiere vermittelnder Zustand gefunden wird.

Nach den Untersuchungen von J. MORGAN ¹⁾ erscheinen bei jungen Känguruhs die vier Zitzen als wenig bedeutende Erhebungen oder Fortsätze des Integumentes, Gebilde, deren terminale Fläche eine Grube aufweist. Diese leitet in einen die Zitze durchsetzenden Canal, an dessen Ende ein papillenartiger Körper vorspringt. Des letzteren Oberfläche wird von den Mündungen zahlreicher Milchgänge durchsetzt. Dieser Befund scheint sich bis zu jener Periode zu erhalten, in welcher das Thier seine Jungen säugt. Alsdann tritt die Papille aus dem Grunde des Canales hervor und steht, vom Munde des Jungen umfasst, am freien Ende einer ziemlich langen Zitze. Ob das Hervortreten der Papille durch das Junge besorgt wird, ist unbestimmt. Die terminale Papille erscheint dabei den Grössenverhältnissen des Mundes der säugenden Jungen angepasst, und bei ausgewachsenen Weibchen giebt sich auch fernerhin eine solche Anpassung der Zitzen an das Wachsthum der Jungen zu erkennen,

1) Transactions of the Linnean Society. Tome XVI. S. 64 und S. 455.

wortüber ich bezüglich des Näheren ebenso auf die citirte Schrift verweise, wie bezüglich der Verschiedenheit des Verhaltens des vorderen und hinteren Zitzenpaares. Das Wesentliche des aufgeführten Befundes wird darin zu suchen sein, dass der Zustand der Zitze zu verschiedenen Zeiten verschieden ist, dass vor der Lactation die Zitze von einem Canale durchbohrt erscheint, in dessen Grund die Mündungen der Milchdrüsengänge angebracht sind, während mit der Function der Zitze eine Umstülpung erfolgt, durch welche die auf einer Papille ausmündenden Milchgänge auf die Spitze der Zitze gelangen.

Diese beiden an einer und derselben Zitze erscheinenden Zustände entsprechen den beiden oben geschilderten Typen der Zitze. Der zweite bei Wiederkäuern und Einhufern herrschende Typus entspricht im Wesentlichen dem ersten Zustande der Zitze bei Känguruhs, sowie der erste Typus mit dem spätern Befunde der Zitze bei den genannten Beutelhieren übereinstimmt.

Die einfach perforirte Zitze der Wiederkäuer kann daher ebenso wie die mehrfach von Milchgängen durchsetzte Papille der Mehrzahl der Säugethierabtheilungen von einer bei einer Gruppe der Beutelhieren noch fortbestehenden Einrichtung abgeleitet werden, und diese erscheint jenem andern differenzirteren, weil nicht mehr beiderlei Befunde verbindenden Verhältnisse gegenüber als ein Zustand der Indifferenz. Wie sich diese nach beiden so divergenten Richtungen auflöste, wird Gegenstand einer besondern Erwägung sein müssen.

Das primäre Verhalten der Zitze bei Känguruh's wird als der niedere Zustand beurtheilt werden dürfen, da es vom zweiten Zustand vorausgesetzt wird, und diesen aus sich hervorgehen lässt. Wir können nun jene Form mit jener bei Wiederkäuern verknüpfen, wenn wir annehmen, dass das neugeborne Junge nicht jener kleinen im Innern der Zitze geborgenen, die Mündungen der Milchdrüsengänge tragenden Papille bedarf, um an der Zitze sich anzusaugen, dass vielmehr das Volum seines Mundes ihm gestattet, die primäre Zitze selbst aufzunehmen. In diesem Falle wird eine gewisse Grösse der neugeborenen Jungen vorausgesetzt werden müssen, welche zugleich die didelphe Brutpflege ausschliesst, oder doch wenigstens nicht in dem Maasse zulässt, wie er bei den Halmaturen noch besteht. Man wird sich vorstellen können, dass mit dem allmählichen Schwinden des Didelphismus einer bestimmten Säugethierform und der dabei durch das längere Foetalleben erzielten Grössenzunahme des neugebornen Jungen die im Innern der primären Zitze befindliche Papille allmählich nicht mehr in Verwendung kommt, indem bald nur das Ende der primären Zitze

erfasst wird, aus welchem jetzt ein einziger Canal die Milch ausleitet. Die fortgesetzte Vererbung dieser Praxis muss dann von einer allmählichen Rückbildung der im Grunde des Zitzencanals geborgenen Papille begleitet sein, wodurch die Milchdrüsengänge einfach in dem Grunde des Canals zur Mündung kommen. Die hier bei Wiederkäuern u. s. w. sich findende Erweiterung des Canals zu einem sinuösen Milchbehälter wird dann als eine fernere, aber für unsere Zwecke minder wichtige, wieder aus einer Anpassung erklärbaren Veränderung zu betrachten sein. So erscheint also ein eigenthümlicher Typus der Zitze bei einer Abtheilung monodelpher Säugethiere aus einer bei Didelphen bestehenden Zitzenform ableitbar.

Bestärkt wird die Richtigkeit dieser Ableitung nicht wenig durch den in der bezüglichen monodelphen Säugethiergruppe (der Schweine, der Wiederkäuer und der Einhufner) waltenden hohen Ausbildungsgrad der neugeborenen Jungen, im Gegensatze zu den meisten anderen Abtheilungen der monodelphen Säugethiere, deren Junge einen minder hohen Reifegrad mit zur Welt bringen.

Der andere Zitzen-Typus ist in gleicher Weise von der geschilderten Form der Halmaturen-Zitze ableitbar, und zwar vom zweiten Zustande derselben, der durch die terminal gestellte, von mehrfachen Milchdrüsengängen durchsetzte Papille ausgezeichnet ist. Diese Form ist als die höhere und differenzirtere bezeichnet worden. Man kann sie in den entsprechenden Zitzen-Typus der monodelphen Säugethiere überleiten durch die einfache Annahme, dass der bei den Känguruh's sich jedesmal wiederholende Act des Hervortretens der Papille aus dem sie umgebenden Zitzen-Schlauche allmählich sich derart vererbt hat, dass er in einer immer früheren Lebensperiode sich bildet. Der aus einer Anpassung an das säugende Junge temporär erworbene Befund fixirt sich, und wird zu einem constanten Charakter. Das Hervortreten der Papille erscheint dann als das sich vererbende Moment, welchem der von Huss geschilderte Vorgang der Erhebung der Papille aus dem Grunde der vom Drüsenfelde eingenommenen Einsenkung entspricht. Der Zitzenschlauch ist in diesem Stadium durch den die Einsenkung umziehenden Cutiswall repräsentirt, und die Einsenkung selbst erscheint dem Canale homolog der bei Känguruh's den Zitzenschlauch bis zu dem Papillenvorsprung hinab durchsetzt. Bei den meisten Beuteltieren scheint diese Vererbung bereits stattgefunden zu haben, so dass sich der Typus ihrer Zitzen dem jener Gruppe von Monodelphen nähert, zu welcher auch der Mensch gehört.

In vorstehender Deduction habe ich also im anatomischen Verhalten der Zitzen einer Abtheilung der Marsupialia das Verbindungsglied von

zwei bei den monodelphen Säugethieren sehr different erscheinenden Zitzenbildungen aufgedeckt, so dass diese sich nicht mehr fremd gegenüberstehen, und auch in ihren genetischen Beziehungen vollkommen verständlich erscheinen werden. Es bleibt nun noch die Eigenthümlichkeit der Känguruh-Zitze zu erklären, eine Form, die an sich unverständlich ist. Denn wenn die im Grunde des Zitzenschlauches liegende Papille in Function kommend vom Munde des saugenden Jungen umfasst werden soll, so muss sie erst aus dem Grunde des Schlauches hervortreten, und damit das freie Ende der Zitze bildend, in ein Verhältniss eingehen, welches nicht ursprünglich gegeben ist, nicht als ein ererbtes und damit typisches erscheint. Die Erklärung wird also sich wesentlich auf den primären Zustand jener Beutelthierzitze zu richten und nachzuweisen haben, in wiefern dieser Zustand auf einer Vererbung begründet sein kann. Lässt sich eine mit jenem primären Zustand congruente Form des Ausführungsapparates der Milchdrüsen auffinden, welche zugleich die Anpassung an eine bestimmte Art der Function ausdrückt, so wird man diese Form unbedenklich mit jenem primären Zustand der Känguruh-Zitze in Verbindung bringen dürfen, indem letztere dann von ihr sich ableiten lässt.

Die Lösung dieser Frage kann von den Monotremen aus unternommen werden. Die beiden bis jetzt bekannten Monotremen-Gattungen bieten bezüglich des Baues ihres Säugeapparates ebenso bedeutende Uebereinstimmungen als einige bemerkenswerthe Verschiedenheiten dar ¹⁾. Bei *Ornithorhynchus* findet sich jederseits in der mittleren Bauchgegend eine, wie es scheint, wenig vertiefte nur durch etwas dunklere Färbung der Cutis ausgezeichnete Stelle des Integumentes, an welcher eine grosse Anzahl von Drüsen mit discreter Oeffnung zur Ausmündung kommen. Nach langem von einer Anzahl von Forschern über die Deutung dieser Drüsen geführtem Kampfe fiel bekanntlich die Entscheidung zu Gunsten des mammalen Charakters des Schnabelthieres aus, und die Bedeutung jener Drüsen als Milchdrüsen ward allgemein angenommen. Da eine Papille fehlte, auch bei offenbar im Lactationsgeschäfte begriffenen Weibchen keine Andeutung zeigte, da ferner die Configuration der Mundorgane des unreif geborenen Jungen zum activen Ergreifen und Umfassen eines Theiles der bezüglichlichen das Drüsenfeld vorstellenden Integumentfläche in keiner Weise geeignet erschien, so konnte man sich nur der Vorstellung hingeben, dass das

1) Vergl. vorzüglich J. FR. MECKEL, *Ornithorhynchi paradoxi anatome*. Lipsiae. 1826. Ferner Owen. *Philosophical Transactions* 1882. S. 517 und *Philos. Transact.* 1865. S. 674.

dem Drüsenfelde angelagerte Junge von der secernirten Milch aufnehmen, ohne an der Mutter angesaugt zu sein. Der Mechanismus der Lactation zeigt sich demnach auf der niedrigsten Stufe, und es ist mehr der mütterliche als der kindliche Organismus, dem die bedeutendere Rolle zufällt. Der Umstand, dass das Junge sich nicht an der Mutter befestigt, und demgemäss nicht von derselben weiter getragen wird, steht mit dem Nestbaue des Thieres ebenso im Zusammenhange, wie dieser wieder von dem die Begleitung der Mutter nicht gestattenden Aufenthalte der Letzteren im Wasser abhängig erscheint (OWEN).

Weiter differenzirt ist das Organ bei *Echidna*, deren beide Milchdrüsencomplexe im Grunde einer taschenförmigen Vertiefung des Integumentes der Bauchfläche ausmünden. Das bei *Ornithorhynchus* oberflächlich gelagerte Drüsenfeld findet sich hier als Grund einer Hauttasche (marsupial or mammary pouch; OWEN.), welcher jedoch mit dem Marsupium der Beutelhierre nur ganz oberflächliche Aehnlichkeiten darbietet. Sie ist schon dadurch von diesen Bildungen verschieden, dass jedes der beiden Drüsenfelder in einer besondern Tasche liegt, die also eine jeder Mamme zukommende Bildung vorstellt, während das Marsupium der Beutelhierre ein den gesammten Drüsen gemeinsames, weil sämmtliche Zitzen umschliessendes Gebilde ist.

Der das Drüsenfeld repräsentirende blinde Grund der Mammartasche von *Echidna* besitzt ausser den zahlreichen Drüsenmündungen keinerlei andere Bildungen, und namentlich ward eine Papille vermisst. Am Eingange in die Tasche zeigt das Integument eine leichte Wulstung, ist aber noch wie in der übrigen Umgebung mit Haaren besetzt, die erst gegen die Einsenkung spärlicher werden, woselbst die Cutis zugleich sich verdünnt. Die Berücksichtigung der geringen Grösse der unreif geborenen Jungen, sowie die Würdigung der Beschaffenheit seiner Mundorgane hat es OWEN wahrscheinlich erscheinen lassen, dass das Junge in die Mammartasche eingebettet wird, und dort mit seiner breiten schlitzförmigen Mundöffnung die ernährende Secretionsflüssigkeit aufnimmt, die durch die Wirkung eines Muskels auf die Drüsen aus den Mündungen der letzteren austritt. Die Mammartasche wird demnach zur Aufnahme des Jungen dienen, und damit functionell einem Marsupium vergleichbar sein, wenn sie auch niemals mit einem solchen homolog ist. Im Vergleiche mit *Ornithorhynchus* entspricht sie einer Weiterbildung des dort gegebenen Verhaltens, und erscheint als eine vom Integument ausgehende Anpassung an das sich hier anlegende Junge, welches dadurch von der Mutter mit umhergetragen werden kann. Vergleicht man die Mammartasche von *Echidna* mit dem Verhalten der primären Zitzen der *Känguruh's*, so wird man die einzige bedeutendere

Verschiedenheit in der hier bestehenden Papille finden, die aber ebenso im Grunde einer Vertiefung liegt, wie das Drüsenfeld von Echidna. Wenn wir uns nun die Mammartasche von Echidna als eine Anpassung an das sich in sie einlagernde Junge erklären müssen, so wird der Canal im primären Zitzenschlauche von Halmaturus, damit in Beziehung gebracht, als eine Vererbung eines ähnlich wie bei Echidna bestehenden Befundes zu erklären sein. Jener Canal wird einmal eine Zeitlang dem zur Zitze gelangenden Jungen zum Aufenthalte gedient haben.

Ich sehe demgemäss in jenem eigenthümlichen Verhalten der primären Zitzen der Känguruh's eine durch Vererbung forterhaltene Einrichtung, die aus einem Zustande stammt, in welchem das Junge sich in einer Mammartasche barg, wie solches noch bei Echidna fortbesteht. Die primäre Zitze des Känguruh's repräsentirt nach dieser Auffassung eine Mammartasche. Der gewulstete Rand der Mammartasche der Echidna entspricht dabei der etwas stärkeren vom primären Zitzenschlauche der Känguruh's vorgestellten Erhebung des Integumentes. In dem Vorhandensein einer Papille im Grunde des Zitzenschlauches spricht sich jedoch schon im primären Zustande die Zitze eine bedeutende Weiterbildung dieses Apparates aus, und dadurch wird der Anschluss an die Mammartasche von Echidna kein unmittelbarer. Vielmehr leitet sich aus dem Bestehen der Papille die Voraussetzung eines Zustandes ab, in welchem das Junge nicht wie bei Echidna bloß in die Mammartasche eingebettet war, und von dem Drüsensecret aufnahm, sondern das Drüsenfeld selbst mit dem Munde umfasste und dasselbe so zur Papille umformte. Da ein solcher Zustand zur Erklärung der Entstehung der Papille nothwendig angenommen werden muss, ist die in der Reihe der Thatsachen bestehende Lücke durch jene Voraussetzung auszufüllen. Die Rückbildung der Function der Mammartasche als eines Marsupialapparates wird erklärlich aus der Entwicklung des echten Marsupiums. Sobald dieses sich bildet, bedarf es nicht mehr der das Junge umschliessenden Mammartasche, da eben das Marsupium nicht bloß das einzelne Junge, sondern alle zusammen umschliesst. Die Ausbildung des echten Marsupiums wird also eine Instanz für die Rückbildung der Mammartasche sein. Andererseits steht ebenso die Entwicklung der Papille hiermit in Einklang, insofern diese eben aus der Befestigung des Jungen am Drüsenfelde hervorgeht, und damit eine vom benachbarten Integumente ausgehende, zur Fixirung des Jungen in der Nähe der Milchdrüsenöffnungen (am Drüsenfelde) beitragende Bildung als nicht mehr nothwendig erscheinen lässt.

Die Ableitung der primären Zitzenform der Känguruh's von der

Mammartasche der Monotremen und wieder die Ableitung der Wiederkäuerzitze von der primären Zitzenform jener Marsupiaten, endlich der Zusammenhang der zwischen der secundären Form der letzteren und dem verbreiterten Zitzentypus der monodelphen Säugethiere besteht: alle diese Beziehungen schliessen die mehrfachen Formzustände einer der ersten Ernährung der geborenen Jungen dienenden Einrichtung enger an einander, und verweisen auf eine gemeinsame bei den Monotremen bestehende Form, die, den niedrigsten, indifferentesten Zustand vorstellend, als Grundform gelten darf. Die oben vorgeführten verschiedenen Zustände erscheinen als Differenzirungen dieser Grundform, sie sich bei *Ornithorhynchus* darbietet. Eine Anzahl Drüsen, die aus weiter entwickelten, in bestimmter Richtung differenzirten Hautdrüsen entstanden angesehen werden können, mündet jederseits auf einer Hautstrecke des Abdomens aus. Diese Fläche repräsentirt, von zahlreichen Oeffnungen durchbohrt, das »Drüsenfeld«. Aehnliches besteht auch noch bei *Echidna*, aber das Drüsenfeld liegt im Grunde einer vom Integumente gebildeten Vertiefung, der Mammartasche, in welcher das Junge sich einlagert.

Bei Beutelhieren tritt die Mammartasche aus ihrer Function, denn es hat sich im Marsupium ein anderer Schutzapparat für die saugenden Jungen gebildet. Morphologisch besteht eben die Mammartasche noch in der primären Form der Zitze. Im Grunde der functionell rückgebildeten Mammartasche ragt eine das Drüsenfeld tragende Papille vor. Diese tritt aus der Mammartasche vor, wenn das Junge sich ansaugt, und bildet die Spitze der Zitze, deren Basis von der umgestülpten Mammartasche vorgestellt wird.

Daraus leiten sich zwei verschiedene Typen der Zitzen ab. Der eine ist bei den Wiederkäuern u. s. w. repräsentirt. Er legt sich sehr frühzeitig, und dadurch auf eine sehr alte Ererbung den Schluss gestattend, in Gestalt einer Mammartasche an, indem das vertiefte Drüsenfeld von einem Cutiswall umzogen wird. Diese Anlage entspricht dem Befund der Monotremen, vorzüglich bei *Echidna*. Bald wächst die Wand der Mammartasche, resp. der Cutiswall, weiter in die Höhe, und bildet die Zitze, deren Binnenraum — die ursprüngliche Mammartasche — zu einem gemeinsamen Ausführweg der am Drüsenfelde sich öffnenden Milchgänge verwendet wird.

Im andern Typus zeigt die erste Anlage des Drüsenfeldes gleichfalls eine Einsenkung, es besteht also auch hier die Spur einer Mammartasche (Vergl. die von Huss auf Taf. XIII. Fig. 5. u. 6. gegebene Darstellung dieses Verhaltens beim Menschen), die deshalb von grösster Bedeutung ist, weil sie als eine von einem niedern, nur noch bei den

Monotremen bestehenden Zustände ererbte Einrichtung sich darstellt. Dieses Stadium verschwindet aber bald, indem die Einsenkung sich erhebt und der Cutiswall sich abflacht. Da die centrale Erhebung vor dem gänzlichen Verschwinden des Cutiswalles auftritt, wird an das primäre Zitzenstadium der Beuteltiere (Halmaturen), ein Anklang gegeben, der noch durch die längere Dauer dieses Stadiums besonders wichtig ist. Wir treffen dann den Cutiswall, wie er eine Vertiefung umschliesst, aus der die lange Zeit sehr niedere Papille hervorragt. Der Cutiswall repräsentirt hier den Zitzenschlauch jener Beuteltiere, die Vertiefung entspricht dem Binnenraume des primären Zitzenschlauches, und die Papille eben demselben Gebilde, welches als Papille bei Halmaturen im primären Zitzenschlauche liegt. Dagegen schreitet die Erhebung des Drüsenfeldes weiter und lässt die Ausführgänge der Drüsen allmählich auf die Spitze eines Vorsprungs, eben der Papille gelangen.

Indem der der Papille zugewendete Theil des Cutiswalles in die Areola mammae übergeht, findet sich in letzterer ein der Zitze der Wiederkäuer nothwendig fehlendes Gebilde. Denn wenn diese Fläche der Innenwand der Mammartasche entspricht, kann sie bei Wiederkäuern nur im Zitzencanale gesucht werden, ebenso wie sie bei Halmaturus an die Aussenfläche der Zitze zu liegen kommt, sobald die primäre Form der Zitze in die secundäre übergeht. In dem vom benachbarten Integumente verschiedenen Verhalten der Areola mammae drückt sich somit die letzte Spur einer Einrichtung aus, deren erste Anfänge in ganz anderer functioneller Verwandung bis zu den Monotremen hinab zu verfolgen sind.

Das volle Verständniss der Tragweite der Thatsache von der bedeutenden Verschiedenheit der beiderlei Typen der Zitzen bei der Abtheilung der monodelphen Säugethiere, lässt erkennen, dass die letzteren in mehrfachen, mindestens in zwei besonderen Stämmen, aus den Didelphen hervorgingen. Der eine Stamm umfasst diejenigen, in deren Mammartasche es entweder zu keiner Papillenbildung kam, oder wo die Papille einer Rückbildung erlag, welche letztere Möglichkeit bereits oben erwogen wurde. Hieher würden also die Schweine, die Wiederkäuer und Einhufer gehören, indess die echten Cetaceen zwar im Allgemeinen gleichfalls hier sich anreihen lassen, aber doch wieder in bemerkenswerther Weise abweichen ¹⁾.

1) Die bedeutendste Eigenthümlichkeit der Cetaceen-Zitze erkenne ich in ihrer Einlagerung in eine Hautvertiefung, die kaum anders als Mammartasche zu deuten ist. Wäre die Zitze von mehrfachen Ausführgängen durchbohrt, so würde die Erklärung des Gesamtverhaltens wenig Schwierigkeit darbieten. Da aber das Drüsenfeld nicht an der Oberfläche der Zitze gesucht werden darf, so liegt

Der zweite Stamm umfasst sämtliche Deciduaten, denen noch die Edentaten, aber auch Rhinoceros und die Sirenen aus der Abtheilung der Indeciduata sich anschliessen. Was die Sirenen und Rhinoceros betrifft, so ist deren Stellung unter die Indeciduata wegen der Unbekanntschaft mit deren bezüglichen Einhüllen problematisch. Für die Sirenen war die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit dem Ungulaten, speciell mit den Artiodactylen bestimmend für die Voraussetzung eines mit letzteren gleichen Verhaltens der Placenta, ebenso wie die Zugehörigkeit der Rhinoceroten zu den Perissodactylen aus verwandtschaftlichen Verhältnissen mit Tapiren und Pferden gefolgert ward. Ob diese Verwandtschaften wirklich in der bis jetzt festgehaltenen Weise bestehen, wird nochmals zu prüfen sein, nachdem durch die Würdigung der Zitzen einige Zweifel erregt worden sind. Mancher der hoch angeschlagenen Charaktere der Perissodactylen verliert an Werth, sobald die Vergleichung sich über die Ungulaten hinaus erstreckt, und durch die Verwandtschaft mit Hyrax wird ohnehin die Stellung der Rhinoceroten als noch keineswegs aufgeklärt gelten dürfen.

Was die Edentaten betrifft, so ist deren Stellung zu den Indeciduaten wohl sicherer, allein es bleibt bei dem mehr negativen Charakter dieser letzteren Abtheilung nicht ausgeschlossen, dass die genannte Ordnung selbständig aus dem didelphen Stamme sich abgezweigt hat. Gegen letztere Beziehung spricht nun keineswegs das Verhalten der Zitzen, da eben bei den Didelphen die Ausbildung jener Form dieser Organe hervorging, welche den Deciduaten ebenso wie den Edentaten unter den Indeciduaten zukommt.

Indem ich die Bemerkungen schliesse, will ich noch beifügen, dass ich damit nur einen Theil dieses Gebietes berührt habe, und zwar jenen, welcher der anatomischen Prüfung noch am meisten zugänglich ist. Ein anderer, die Zahlenverhältnisse der Milchdrüsengruppen und ihrer Ausführapparate umfassender Gebietstheil blieb von mir deshalb unberücksichtigt, weil die hier sich erhebenden Fragen noch keine sicheren Angriffspunkte darbieten. Welche Rollen hierbei Vererbung und Anpassung spielen, ist noch vollständig dunkel. Dass diese Momente jedoch auch hier von grösster Wichtigkeit sind, dürfte eben so sicher sein, als ihre hohe Bedeutung aus der eben ausgeführten Vergleichung nicht zu verkennen sein wird.

hier ein Fall vor, der nicht so einfach auf den einen oder andern Typus zu beziehen ist. Die Möglichkeit, dass hier eine besondere, vielleicht direct aus dem didelphen Zustande stammende Form besteht, ist zwar nicht sofort zurückzuweisen, allein es bedarf hier vor Allem genauerer Untersuchung.