

## Australiens geheimnisvolle Echidna

P. Rismiller\*

Department of Anatomy and Histology,  
University of Adelaide, SA 5001,  
Australia

The Australian short-beaked echidna, a monotreme, is one of the oldest living mammals on earth. It is recorded to be the most widely distributed native mammal on the island continent and classed as 'common'. Yet, little is known about its natural history and biology in the wild. What science has learned about the echidna in the past 200 years and why there are still large gaps is reported here.

\* Postadresse: Pelican Lagoon Research and Wildlife Centre, Penneshaw, Kangaroo Island 5222, Australia

## Die wissenschaftliche Welt entdeckt die Echidna

Am 7. July 1792 erreichte das Schiff H. M. S. Gorgon England [1]. An Bord befand sich ein 8-Gallonen-Faß, gefüllt mit Tierexemplaren aus Australien. Sie waren für den Biologen Georg Shaw bestimmt. Nach einem Brief des damaligen Gouverneurs von New South Wales in Australien, Arthur Phillip, enthielt das Faß „ein junges Känguruh, ein Stachelschwein, ein Rattenkänguruh und die Haut eines Mara-ong“ [2].

Die einzige Information, die man der noch unbeschriebenen, stacheligen und geschnabelten Kreatur beigelegt hatte, lautete: „gefangen in New Holland auf einem Ameisenhügel“. Zuerst dachte Shaw, es würde sich um eine neue Gattung des Stachelschweins handeln. Die beiden Merkmale, Stacheln und Fell, zusammen mit der verlängerten Schnauze und der zylinderartigen Zunge, veranlaßten Shaw jedoch zu der fälschlichen Klassifizierung des Echidna in die Nähe der südamerikanischen Ameisenbären (Myrmecophaga). Die erste wissenschaftliche Beschreibung wurde dann 1792 in einer Ausgabe von „The Naturalist's Miscellany“ veröffentlicht [3].

Zehn Jahre später stellte der Anatom Sir Everard Home Ähnlichkeiten zwischen dem „australischen Stachelschwein“ und dem Platypus fest [4]. Er entdeckte, daß beide Tiere einen Sinus urogenitalis und nur eine Körperöffnung nach außen, die Kloake, besitzen. Vom Sinus urogenitalis gelangen Kot, Harn und Geschlechtsprodukte durch die Kloake nach außen. Wegen dieser gemeinsamen Strukturen wurden beide Tiere der Gruppe der Monotremata (griech. für „eine Öffnung“) – Kloakentiere – zugeordnet.

Im Jahr 1802 wurde die stachelige, geschnabelte Kreatur von Home umbenannt in *Ornithorhynchus hystrix* und kurz danach in *Echidna hystrix*. Der Name Echidna kam wahrscheinlich von dem griechischen

Wort „Echinos“ für Stacheln, aber auch für „Igel“. Diese Artenklassifizierung wurde schließlich in „Tachyglossus“ [5] (schnelle Zunge) umgeändert, aber der gebräuchliche Name blieb Echidna.

In den frühesten Beschreibungen des Echidna wurde seine merkwürdige, glatte, lederartige Schnauze betont (Fig. 1). Die Nasenlöcher sitzen auf dem dorsalen Apex des Schnabels, unter dem die kleine Mundöffnung liegt. Der Mund geht nicht weiter als die Breite der Zunge auf. Der Echidna hat keine Zähne. Im Jahr 1802 beschrieb Home, wie die mit der langen, klebrigen Zunge aufgesammelten Insekten und anderen Invertebraten zwischen kleinen Keratinstacheln auf der oberen Schicht der Zunge und quer angeordneten Stacheln am Gaumen gemahlen werden. In den letzten Jahren wurden am Schnabel des Echidna einige Sinnesrezeptoren entdeckt [6]. Ihre Funktion ist noch unbekannt. Die kleinen Augen (ca. 9 mm im Durchmesser) an der Basis des Schnabels richten den Blick mehr nach vorne als zur Seite. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die Echidna eine gewisse Fähigkeit zu binokularem Sehen besitzen [7]. Sie haben kein äußeres Ohr, aber alle Echidna-Forscher können eine Empfindlichkeit der Tiere gegenüber Geräuschen bestätigen. Sie reagieren besonders auf scharfe Geräusche wie knackende Äste unter den Füßen oder das Klicken einer Kamera. Ein weiteres auffälliges Merkmal der Echidna sind ihre Stacheln, die aus abgewandelten Haaren gebildet werden [8]. Die Stacheln formen halb-kreisförmige Rosetten auf Rumpf und Schultern, die kreuzweise auf der Mittellinie des Rückens zusammen-



Fig. 1. Der Kurzschnabeligel (Echidna) ist ein scheuer Einzelgänger, der über ganz Australien verbreitet ist. Auch 200 Jahre nach seiner Entdeckung ist noch einiges von seiner Biologie und seiner Lebensweise rätselhaft

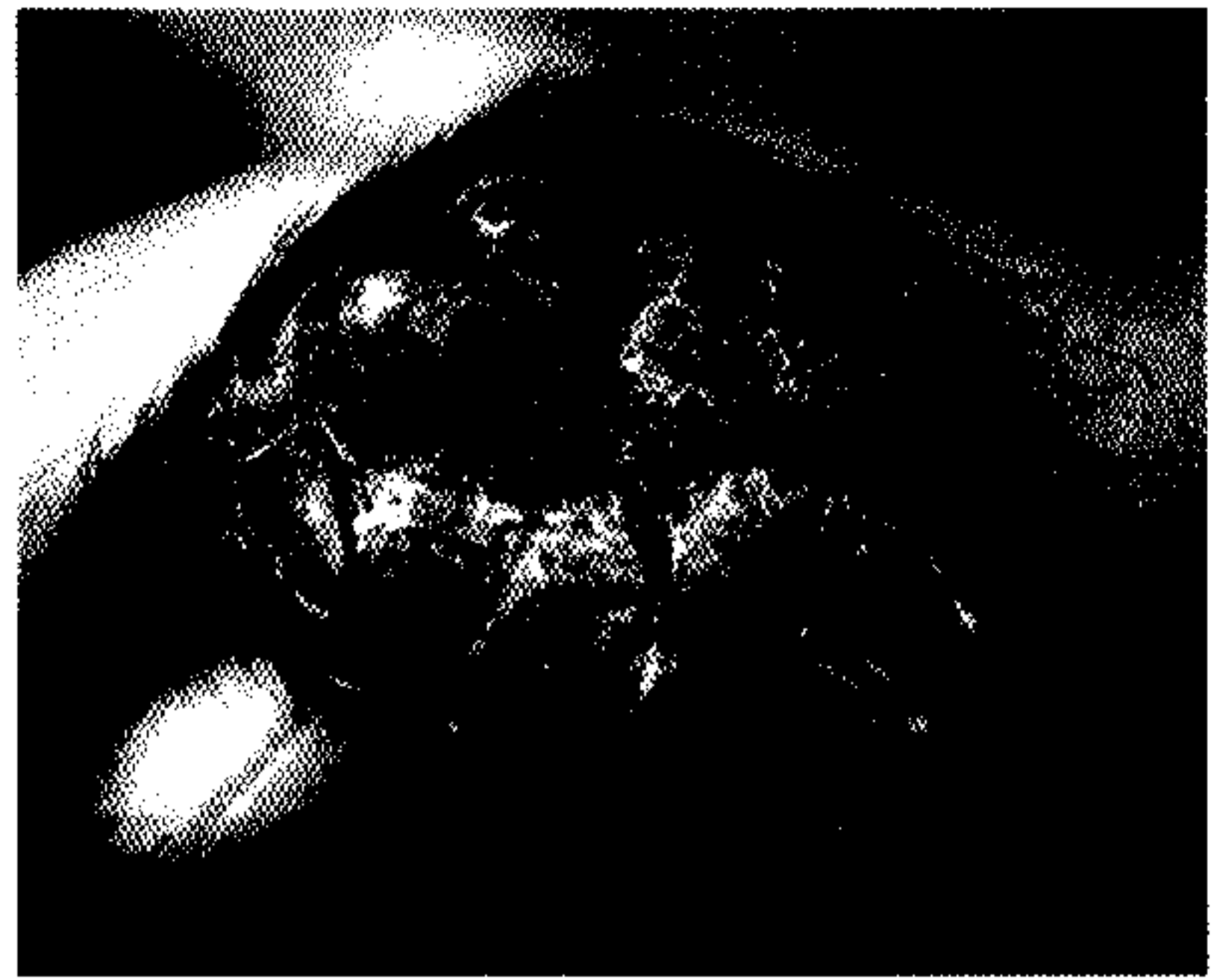


Fig. 2. Hinterfuß eines Echidna, Kangaroo Island. Die lange „Pflegekralle“ wird zur Fellpflege zwischen den Stacheln verwendet

laufen. Die Wurzeln ausgereifter Stacheln durchdringen die Dermis und enden in einer Muskelschicht. Echidna kann sich nicht nur zu einer schützenden Kugel mit nach allen Seiten ausgerichteten Stacheln zusammenrollen, sondern auch jeden Stachel individuell bewegen, z. B. wenn sie berührt werden.

Die Echidna sind für ihre Körpergröße außergewöhnlich stark. Sie können alte Baumstämme sowie Termitenhügel aufbrechen und sich sogar senkrecht in harten Boden eingraben. Ihre dick gepolsterten Vorderfüße haben fünf spatelförmige Krallen. Die Hinterfüße sind nach hinten gerichtet und haben ebenfalls fünf Krallen, von denen die 2. und die 3. länger als die anderen sind (Fig. 2). Man bezeichnet sie als „grooming claws“ (Pflegekrallen). Sie werden zur Fellpflege zwischen den Stacheln benutzt. Die Länge der Pflegekrallen, Länge und Durchmesser der Stacheln sowie die Haarigkeit der einzelnen Tiere sind Charakteristiken zur Unterscheidung von Unterarten. Bisher wurden sechs Unterarten beschrieben [9].

### Fortpflanzungsbiologie des Echidna: Die ersten 100 Jahre

Im frühen 18. Jahrhundert erhielten Biologen in Europa einige Exemplare des Echidna für Studienzwecke. Zwischen 1830 und 1860 veröffentlichte der Anatom und Gründer des Britischen Museums, Sir Richard Owen, einige Arbeiten über die Fortpflanzungsmorphologie und die Physiologie bei Monotremata. Im Jahr 1864 bekam er ein weibliches Tier mit Jungem

und glaubte, nun endlich seine Theorie der ovoviviparen Monotremata bestätigen zu können [10].

Owen schrieb: „Es gibt noch 7 wichtige Punkte in der Entwicklungsphase der Monotremata aufzuklären, und diese können allein durch Beobachtungen ermittelt werden“, und zwar:

- 1) die Art der Kopulation,
- 2) die Jahreszeit der Kopulation,
- 3) die Periode der Tragzeit (Trächtigkeit),
- 4) die Natur und die Reihenfolge der zeitweiligen Strukturen, die zur Versorgung des Embryos vor seiner Geburt wichtig sind,
- 5) die Größe, der Entwicklungszustand und die Fähigkeiten des Jungen zur Zeit der Geburt,
- 6) die Länge der Stillperiode,
- 7) das Alter, in dem der Echidna ausgewachsen ist, d.h. wann er fortpflanzungsreif ist.

Im Jahr 1881 fügte der britische Naturforscher G. J. Bennett [11] noch eine weitere Frage hinzu: die nach der Fortpflanzungsperiode des Echidna. Er vermutete, daß ein Weibchen nur alle zwei Jahre ein Junges hat. Die Echidna sind sehr scheu, leben einzeln und sind daher nicht leicht zugänglich. Im Jahr 1884 erhielt Dr. Wilhelm Haacke, ein früherer Student von Ernst Haeckel aus Jena und zu dieser Zeit Direktor des Südaustralischen Museums in Adelaide, ein Pärchen der Tiere zur Beobachtung. Es war Anfang August, und nach einigen Wochen entschloß er sich, den Beutel des Weibchens zu untersuchen in der Hoffnung, ein Junges zu finden. Zu seiner großen Überraschung entnahm er dem Beutel ein Ei. Einige frühere Berichte, daß der Platypus (das Schnabeltier) Eier legt, wurden als nicht glaubwürdig eingestuft.

Haacke konnte nicht wissen, daß der schottische Naturforscher William Caldwell zur gleichen Zeit ähnliche Entdeckungen in Queensland machte [12, 13]. Am 2. September 1884 schickte Caldwell ein Telegramm an die Britische Gesellschaft in Montreal mit dem Inhalt: „Monotremes oviparus, ovum meroblastic“. Zweiundneunzig Jahre nach der Entdeckung der Echidna war die wissenschaftliche Welt davon überzeugt worden, daß die Monotremata Säugetiere sind, die Eier legen! Nun begann ein wissenschaftlicher Wettlauf, um mehr über die oviparen Säugetiere herauszufinden. Mit finanzieller Unterstützung durch Paul von Ritter und den Ermutigungen von Prof. E. Haeckel reiste Dr. Richard Semon von den zoologischen Anstalten in Jena als erster zu Freilandstudien über das Fortpflanzungsverhalten der Echidna nach Australien. Sein Schiff landete in Maryborough, Queensland, im australischen Herbst 1891.

## Fortpflanzungsbiologie des Echidna: Die zweiten 100 Jahre

Europäische Siedler erzählten Semon, daß es sehr schwierig sei, Echidna im Busch zu finden. Semon gewann deshalb Aborigines (australische Ureinwohner) für die Aufgabe, die Echidna für ihn aufzuspüren. Obwohl er für Weibchen einen höheren Preis aussetzte als für männliche Echidna, waren unter den mehr als 400 Exemplaren, die er während seiner zwei Winter dauernden Freilandstudien erhielt, nur 127 weibliche Tiere.

Semon fand ein Ei im Uterus eines Echidna in der dritten Juliwoche. Anfang August entdeckte er Weibchen, die ein Ei in ihrem Beutel hatten. Daraus schloß er, daß die Kopulationszeit Mitte Juli sein müßte. Damit beantwortete er die zweite Frage von Owen, 27 Jahre nachdem sie gestellt worden war. Im Verlauf der Exkursion gelang es ihm, die embryonale Entwicklung in ihrem frühesten Stadium im Uterus, das anschließende Wachstum des Embryos im Ei und die Weiterentwicklung des Jungen im Beutel zu untersuchen (Fig. 3). Se-

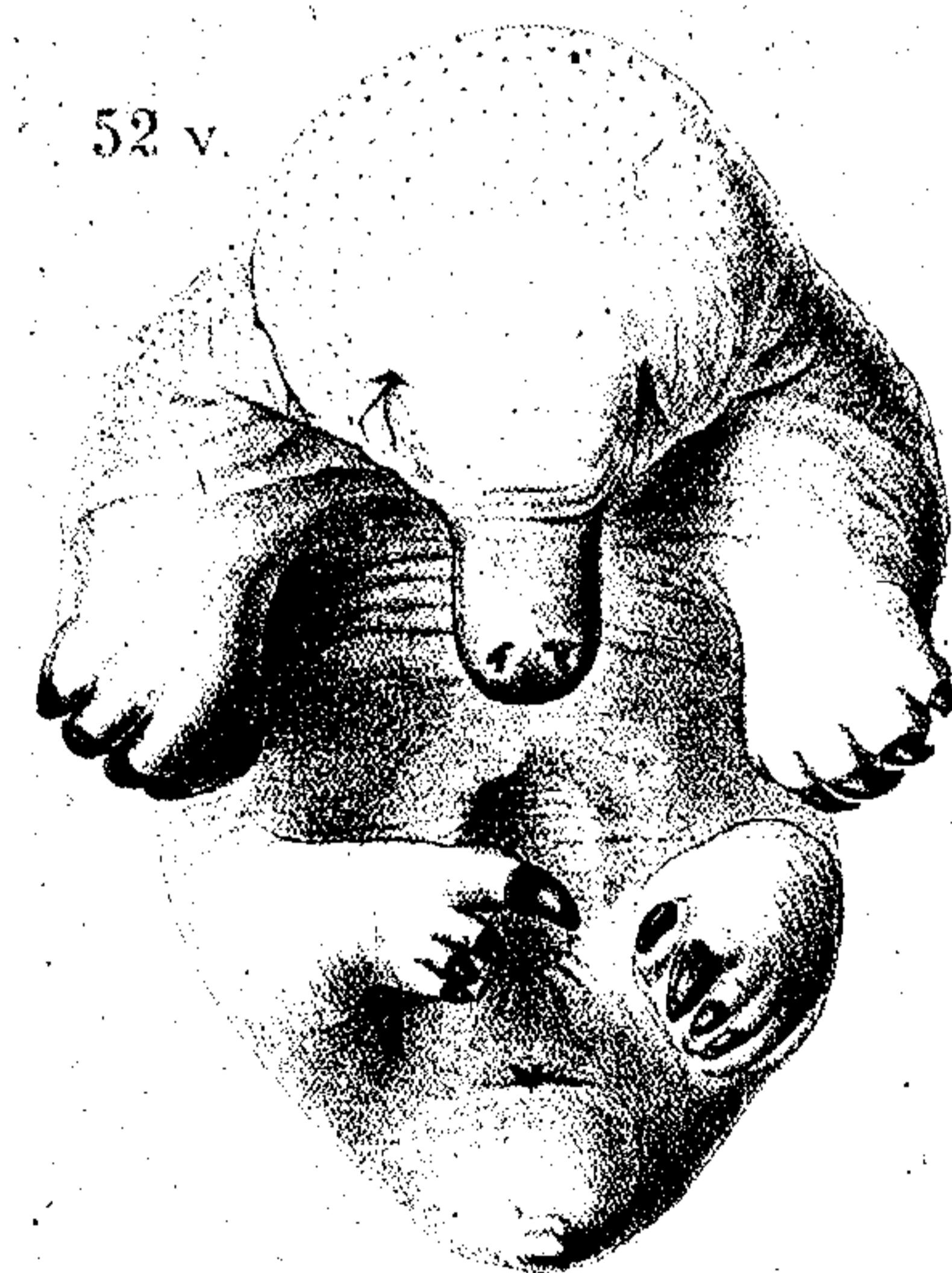


Fig. 3. Illustration eines Beuteljungen von Echidna, 1892 während Feldarbeit in Australien von Dr. Richard Semon aus Jena gezeichnet [23]

mon selbst hatte wenig Zeit für eigene Beobachtungen oder die Suche nach Echidna. Er schrieb den größten Teil des Erfolges seiner Exkursion den Aborigines zu und kehrte mit einer großen Anzahl von Exemplaren, die für seine Kollegen in Deutschland bestimmt waren, zurück.

Semons exquisite Illustrationen von der Entwicklung der Echidna und anderer von ihm erforschten Beuteltiere wurden in den Jahren 1894 bis 1897 in den Denkschriften der Medizinisch Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena unter dem Titel „Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel“ veröffentlicht [14]. Zwischen 1897 und 1904 wurden die Ergebnisse seiner Kollegen im gleichen Journal veröffentlicht. Text und die Illustrationen dokumentierten neben dem Gefäßsystem Muskelstrukturen, die Morphologie von Haut und Haaren, Schädel- und Skelettstrukturen, die Entwicklung der Spermien und sogar Details des Eizahns von Echidna.

In den 20er und 30er Jahren erforschten Flynn und Hill [15] sowie Hill und Gatenby [16] Eireifung (Maturation), Befruchtung, frühe Zellteilung und die Milchdrüsen von Echidna genauer. Aber erst in den 50er und 60er Jahren dieses Jahrhunderts wurden Semons Vermutungen zur Kopulationszeit von Echidna durch Mervyn Griffiths bestätigt. Griffiths zeigte, daß die Brutzeit von Echidna überall in Australien in den Monaten Juli und August liegt [9].

Die Länge der Tragzeit ist immer noch umstritten. Im Jahr 1895 brachte man dem Naturforscher R. Broom [17] ein Echidna-Pärchen, das „während der Kopulation gefunden wurde“. Zwischen dem 26. und 28. Tag nach der Gefangennahme legte das Weibchen ein Ei. In späteren Untersuchungen wurden Tragzeiten zwischen 7 und 36 Tagen berichtet. Erst in jüngster Zeit haben sowohl Griffiths [7] als auch eigene Feldstudien [18] gezeigt, daß die Echidna-Tragzeit zwischen 21 und 28 Tage beträgt. In weiteren Untersuchungen soll dieser Zeitraum noch genauer bestimmt werden.

In den 60er Jahre begann Griffiths, weitere der von Owen im Jahr 1865 gestellten Fragen wieder aufzugreifen. Er bestimmte die Inkubationszeit des Echidna-Eies zu 10 bis 10,5 Tagen. Er dokumentierte als erster das Schlüpfen sowie das Gewicht und die Größe eines frisch geschlüpften Echidna [9]. Nach einer Beobachtung von Griffiths und Mitarbeitern [19] sowie eigenen weiterführenden Untersuchungen dauert die Laktation etwa 200 Tage. Echidna haben kurioserweise keine Zitzen, an die sich das Junge anhängen könnte. Die Milch wird durch die Poren von speziellen Haarfollikeln ausgeschieden. Diese Poren sind mit den Milchdrüsen verbunden und bilden im Beutel das sog. „Milchfeld“ [20], von dem das Junge die Milch aufsaugt. Auch das Fütterungsverhalten von Echidna brachte Überraschungen: Im Alter von ca. 60 Tagen wird das Junge

vom Weichen in einem speziellen „Säuglingsbau (Höhle)“ abgelegt. Die Mutter kommt nur alle 5 bis 6 Tage zum Säugen des Jungtieres zurück. Der physiologische Zustand des Jungen und das Mikroklima im „Säuglingsbau“ sind noch unbekannt.

Die ersten Veröffentlichungen über die Paarung von Echidna erschienen im Jahr 1991 [21], weitere 1993 [22]. Damit wurde die von Owen im Jahr 1865 gestellten Fragen beantwortet.

Ein recht ungewöhnliches Verhalten ist auch der „Echidna train“ (Echidna-Kolonie), die den Beginn der Werbungsperiode signalisiert [18]. Den größten Teil des Jahres leben die Echidna solitär, außer während der Brutsaison. Wenn sie in Brunft geraten, spüren die Männchen die Weibchen auf und marschieren dicht hinter ihnen. Ein Weibchen kann bis zu 10 Männchen anlocken, die dann einer hinter dem anderen dem Anführer folgen, daher der Name „Echidna train“.

Niemand weiß genau, wie die Männchen die Weibchen finden. Semon [23] berichtete von einem Moschusduft, der von einigen während der Brutsaison eingesammelten Echidna-Weibchen ausging. Bei meinen Beobachtungen von „Echidna trains“ im Ruhezustand, konnte ich einen ausgeprägten, vom Weibchen der Gruppe ausgehenden Geruch wahrnehmen [21]. Griffiths [7] berichtete, daß die Geruchsorgane der Echidna sehr gut entwickelt sind. Deshalb vermutet er, daß der Geruchssinn beim Auffinden der Weibchen durch die Männchen eine Rolle spielt.

Mit einem einfachen Experiment konnte ich nachweisen, daß Pheromone eine wichtige Rolle spielen. Ein Weibchen wurde aus einer Kolone genommen und für einige Stunden in einem Jutesack gehalten. Danach wurde je ein Sack mit oder ohne Weibchen in einem Gebiet mit starker Echidna-Aktivität plaziert. Bei jedem Versuch wurden Männchen von dem Sack, ob mit oder ohne Weibchen, innerhalb von 4 Stunden angelockt. In einem ähnlichen Experiment außerhalb der Brutsaison wurde von einem eingesackten Weibchen innerhalb von 4 Stunden kein einziges Männchen angelockt.

Wo das Pheromom produziert und wie die Sekretion reguliert wird, ist noch unbekannt. Wir wissen, daß Männchen einem Weibchen zwei, vier oder sogar sechs Wochen, bevor es zur Paarung kommt, folgen. Innerhalb von zwei Tagen nach der Paarung verlassen die Männchen das Weibchen und kehren zu solitärer Lebensweise zurück [18].

## Körpertemperatur von Echidna

Im Jahr 1883, ein Jahr vor der faszinierenden Entdeckung, daß Monotremata Eier legen, dokumentierte Nicoli De Miklouho Maclay schon eine andere Eigenart des Echidna [24]: Die Körpertemperatur eines Tieres lag bei drei verschiedenen Gelegenheiten zwischen 26 und 36 °C. Dies ist etwa 10 °C niedriger als bei den meisten anderen Säugetieren. Er nahm alle Messungen in den Wintermonaten vor und notierte anschließend: „Die Echidna scheinen sich in einem sehr schläfrigen Zustand zu befinden“. Aus den starken Unterschieden in der Körpertemperatur schloß er, daß die Echidna Winterschlaf halten können.

Im Jahr 1894 bestätigte Semon [25], daß im Feld gefangene Echidna eine niedrigere Körpertemperatur als andere Säugetiere aufweisen. Er berichtete außerdem von großen tageszeitlichen Unterschieden der Körpertemperatur. Zu Beginn dieses Jahrhunderts versuchten Wissenschaftler, an in Gefangenschaft gehaltenen Echidna Winterschlaf zu beobachten [26, 27]. Die meisten dieser Versuchstiere starben, wodurch die Ergebnisse unklar blieben. In den 30er Jahren entdeckte Edith Coleman, eine Biologin aus Victoria, daß die Echidna eine Tagesschlaflethargie („daily torpor“) halten können, und registrierte Häufigkeit und Dauer des Torpor. Die zwei von ihr beobachteten Echidna hatten die Möglichkeit, sich frei in einem Außengehege zu bewegen. Colemans Berichte waren die ersten Hinweise, daß manche Echidna auch unter natürlichen Bedingungen in winterschlafähnliche Torporzustände fallen können [28].

In den 60er Jahren wurden Semons Beobachtungen von Heterothermie der Echidna immer wieder bekräftigt [29, 30]. Erst vor einigen Jahren gelang es auch mit Hilfe von Radiotelemetrik, die Körpertemperatur von Echidna über längere Zeit zu verfolgen und so Vermutungen über Winterschlaf bei Monotremata zu bestätigen [31, 32].

Grigg und Kollegen protokollierten die Körpertemperatur von Echidna im Kosciusko National Park, New South Wales, Australien. Man wählte diese Gegend, weil sie die höchsten Erhebungen in Australien hat (bis 2228 m) und außerdem im Winter extrem niedrige Temperaturen auftreten können. Die Ergebnisse zeigten saisonale Unterschiede im täglichen Rhythmus der Körpertemperatur bei frei lebenden Echidna. Einige der Versuchstiere fielen gelegentlich für kurze Zeit in Winterschlaf.

Echidna kommen in nahezu allen Klimaregionen Australiens vor. Das Auftreten von Torpor und Winterschlaf könnte in kühlen Lebensräumen von Bedeutung sein. Zur Zeit untersuche ich die Körpertemperatur einer Echidna-Population auf Kangaroo Island in Südaustralien. Dieser Lebensraum weist nur geringe saiso-

nale Temperaturschwankungen auf, und wir hoffen feststellen zu können, ob Torpor bei allen Echidna auftritt oder für Populationen aus kalten Lebensräumen charakteristisch ist.

## Weiterführende Echidna-Forschung

Obwohl wir mit telemetrischen Techniken große Mengen von Daten direkt im Feld sammeln können, sind wichtige Fragen der Lebensweise von Echidna immer noch unbeantwortet. Echidna ist ein scheues, geheimnisvolles und schwer zugängliches Mitglied der Tiergemeinschaft im australischen Busch geblieben. Es gelang bis heute nicht, Echidna in Gefangenschaft zu züchten. Warum? Es gibt eine einfache Erklärung. Echidna sind im Labor nur schwer zu halten und weder ständig verfügbar noch in großen Mengen zu finden.

Wir müssen die Lebensweise dieses einzigartigen Tieres in seiner natürlichen Umgebung besser kennenlernen. Meine derzeitigen Langzeitstudien haben schon die Frage beantwortet, wie sich die Echidna paaren. Hinzu kommen große Mengen von Daten über das Werbungs- und Fortpflanzungsverhalten und ein Einblick in saisonale Aktivitäten sowie die Nahrungswahl.

Meine Dokumentation individueller Echidna-Lebensläufe (Fig. 4), vom Ei bis zum ausgewachsenen Tier, werden hoffentlich bald auch die Frage beantworten,



Fig. 4. Das Wachstum eines Echidna-Beuteljungen (bekannt als „Puggle“) ist enorm schnell. Dieses 45 Tage alte, 178 g schwere Puggle wog beim Schlüpfen 0,3 g

in welchem Alter ein Echidna fortpflanzungsreif wird. Langzeitbeobachtungen sollen Bennetts im Jahr 1881 aufgestellte Vermutung, daß ein geschlechtsreifes Weibchen nur jedes zweite Jahr ein Junges brüdet, beweisen oder widerlegen. Mit Hilfe von Radiotelemetrie bei der Feldforschung werden wir bald die Zusammenhänge zwischen saisonalen Körpertemperaturänderungen, Verhalten und physiologischen Vorgängen verstehen. Schon jetzt setzen sich die Teile des Puzzles mehr und mehr zusammen.

Die Vorfahren heutiger Monotremata lebten schon zusammen mit den Dinosauriern auf unserem Planeten. Vieles deutet auf ein hohes Alter dieser Tiergruppe hin. Der früheste bekannte Monotrem war *Steropodon galmani*. Das 100 Millionen Jahre alte Fossil wurde in Lightning Ridge, New South Wales, im Jahre 1971 gefunden [33]. Einige Wissenschaftler glauben, daß die Entwicklung der Monotremata noch weiter zurück reicht und total getrennt von allen anderen noch existierenden Säugetieren verlief.

Der eierlegende Kurzschnabel – Echidna – mit seiner niedrigen, variablen Körpertemperatur und seiner myrmekologischen Ernährungsweise wird von einigen immer noch als „primitiv“ eingeschätzt. Ich glaube, daß ihre einzigartigen biologischen Merkmale es den Echidna ermöglichen, sich an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen und bis zum heutigen Tag zu überleben. Im Verstehen seiner Biologie mag der Schlüssel für die Interpretation der Überlebensstrategien vergangener und gegenwärtiger Spezies in der Welt liegen.

I would like to acknowledge the continued support of the Earthwatch Earth Corps and Echidna Care Inc. My thanks to all echidna research team members for their financial and physical support in the field. I also gratefully acknowledge the financial support of the Chicago Zoological Society and the Ian Potter Foundation for the ongoing field research.

1. Fitzhardinge, L.F.: Sydney's First Four Years. Sydney: Angus & Robertson 1961
2. Whitley, G.P.: R. Zool. Soc. NSW, p. 5 (1975)
3. Shaw, G.: The Naturalist's Miscellany, Vol. 3. London 1792
4. Home, E.: Phil. Trans. R. Soc. London, p. 348 (1802)
5. Iredale, T., Troughton, E.: A Checklist of Mammals Recorded from Australia, Mem. No. 6. Sydney: Aust. Mus. 1934
6. McIntyre, A.K., Kenins, P.: Proc. Int. Union Physiol. Sci. II, 237 (1974)
7. Griffiths, M.: The Biology of the Monotremes. New York: Academic Press 1978
8. de Meijere, J.C.H.: Morphol. Jahrb. 21, 312 (1894)
9. Griffiths, M.: Echidnas. Oxford: Pergamon 1968
10. Owen, R.: Phil. Trans. R. Soc. London 155, 671 (1865)
11. Bennett, G.J.: Proc. Zool. Soc. London, p. 737 (1881)
12. Caldwell, W.H.: Q.J. Microsc. Sci. 24 (1884)
13. Caldwell, W.H.: Phil. Trans. R. Soc. London 178 (1887)
14. Semon, R.: Denksch. med. naturw. Ges. Jena 6 (1897)
15. Flynn, T.T., Hill, J.P.: Trans. Zool. Soc. London 24, 445 (1939)
16. Hill, J.P., Gatenby, J.B.: Proc. Zool. Soc. London 47, 715 (1926)
17. Broom, R.: Proc. Linn. Soc. 10, 576 (1895)
18. Rismiller, P.D., in: Platypus and Echidnas, p. 101 (M.L. Augee, ed.). Mosman: Royal Zool. Soc. 1992
19. Griffiths, M., Kristo, F., Green, B., Fogerty, A.C., Newgrain, K.: Aust. Mammal. II, 135 (1988)
20. Bresslau, E.: The Mammary Apparatus of the Mammalia. London: Methuen 1920
21. Rismiller, P.D., Seymour, R.S.: Sci. Am. 2, 96 (1991)
22. Rismiller, P.D.: Aust. Nat. Hist. 4 (1993)
23. Semon, R.: Denkschr. med. naturwiss. Ges. Jena 5, 3 (1894)
24. Miklouho-Maclay, N.: Proc. Linn. Soc. NSW 7, 425 (1883)
25. Semon, R.: Arch. Physiol. 58, 229 (1894)
26. Martin, C.J.: Phil. Trans. 195, 1 (1903)
27. Wardlaw, H.S.H.: Proc. Linn. Soc. NSW 40, 231 (1915)
28. Coleman, E.: Vict. Nat. 52, 35 (1935)
29. Augee, M.L., Ealey, E.H.M.: J. Mammal. 49, 446 (1968)
30. Augee, M.L., Ealey, E.H.M., Spencer, H.: ibid. 51, 561 (1970)
31. Grigg, G.C., Beard, L.A., Augee, M.L.: Comp. Biochem. Physiol. 92, 609 (1989)
32. Beard, L.A., Grigg, G.C., Augee, M.L., in: Platypus and Echidnas, p. 93 (M.L. Augee, ed.). Mosman: Royal Zool. Soc. 1992
33. Archer, M., Hand, S.J., Godthelp, H.: Riversleigh. Sydney: Ried 1991