© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Betrachtungen über die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeltieren.

Von

Prof. Dr. L. Döderlein

z. Z. in München.

Mit 32 Text-Abbildungen.

STUTTGART 1921

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung

(Erwin Nägele).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, vorbehalten.

Chr. Belsersche Buchdruckerei Stuttgart.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 1

I. Teil. Nahrungsaufnahme bei Tierfressern . . . . . 4
1. Nahrungsaufnahme des Wolfes . . . . . 4
2. Carnivore und omnivore Raubtiere . . . . . 5
3. Nahrungsaufnahme bei Amphibien und Reptilien . . . . . 11

II. Teil. Entstehung der Säugetiere und Vögel . . . . . 15
4. Die Kauzähne der ältesten Säugetiere . . . . . 15
5. Die Zahnwurzeln . . . . . 17
6. Folgen des Auftretens getrennter Zahnwurzeln . . . . . 21
7. Die Körperwärme, ihre Herkunft und ihre Bedeutung . . . . . 24
8. Das Rätsel der Homöothermie . . . . . 26
9. Schutz und Störungen der Homöothermie . . . . . 28
10. Brutpflege . . . . . 30
11. Zusammenfassung . . . . . 31
12. Entstehung der Vögel . . . . . 32

III. Teil. Über verschiedene Gruppen von Säugetieren . . . . . 35
13. Entwicklung von Mahlflächen auf Kauzähnen . . . . . 35
14. Entstehung von Wirbeltierfressern . . . . . 37
15. Entstehung von Pflanzenfressern . . . . . 39
16. Entwicklung der Säugetierfresser . . . . . 43
17. Die Robben und Waltiere . . . . . 49
18. Lykodonte und myodonte Stämme bei Säugetieren . . . . . 55

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Einleitung.

Den ersten Anlaß zu den folgenden Betrachtungen gab mir ein Vortrag „über Nahrungsaufnahme und Gebiß bei Raubtieren", den ich schon vor längerer Zeit in Straßburg gehalten hatte, und der den wesentlichen Inhalt der 3 ersten Abschnitte bildet. Die Gedanken, die ich dabei entwickelte, führten mich, als ich sie weiter verfolgte, mit Notwendigkeit zu der Frage nach den Ursachen, welche das Entstehen der Säugetiere und ihrer großen Gruppen zur Folge hatten. Bei diesen Betrachtungen leitete mich hauptsächlich der Wunsch, die besonderen Antriebe herauszufinden, welche einzelne Stämme der Wirbeltiere dazu gebracht hatten, bestimmte Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, indem ich diese als notwendige Folgen der Wirkung dieser Antriebe ansah. Ich wollte dabei zeigen, daß bei der Entwicklung der Wirbeltierstämme gewisse einheitliche Gedanken erkennbar sind, welche als mächtige, in ihrer Umgebung begründete Antriebe oder Motive auftraten. Stets bereit, sich geltend zu machen, äußerte sich aber immer nur dann ihre Wirkung und ließ einen großen Erfolg sehen, wenn im Bau gewisser Organe durch bestimmte, oft aus anderen Ursachen hervorgegangene Änderungen ein Zustand eingetreten war, welcher einen günstigen Boden für sie darstellte. In diesem Falle werden sie zu mächtigen Leitmotiven, welche die ganze Entwicklungsrichtung angeben und beherrschen.

Man muß aber das eigentliche Leitmotiv oder den Antrieb, welcher die Entwicklungsrichtung angibt, von der morphologischen Grundlage unterscheiden, auf Grund deren sich die Wirkung des Motivs erst äußern kann, und welche die Umsetzung des Motivs in die sichtbare Wirklichkeit ermöglicht. So ist als das mächtige, einheitliche Leitmotiv, welches zur Entstehung sowohl der Säugetiere wie der Vögel geführt hat, das Streben nach reichlicherer Ernährung durch mechanische Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung zu betrachten mit ihren mannigfachen günstigen Folgen für das Gedeihen des Organismus. Die morphologische Grundlage dagegen, welche die Auswirkung dieses Motivs ermöglichte, war für die Säugetiere das Auftreten getrennter Zahnwurzeln, für die Vögel das Auftreten eines leistungsfähigen Muskelmagens. Diese morphologische Grundlage kann als das äußere Zeichen gelten, unter dem das Leitmotiv in die Erscheinung tritt, so daß es selbst als das Leitmotiv angesehen werden kann.

Die Antriebe, unter deren Einwirkung neue Tierstämme entstanden, sind nichts weiter als die Bestrebungen des Organismus, alles, was die umgebende Natur bietet, nach seinem Vermögen aufs beste zu seinem Vorteil auszunützen. Dies Vermögen, auf Grund dessen neue, bisher wirkungslos gebliebene Antriebe wirksam werden, stellt sich bei solchen Gelegenheiten ein, da ein Organ unter dem Zwang der darauf einwirkenden Verhältnisse sich abändert. Dabei kann es eine besondere, vielleicht gar nicht sehr auffallende Ausbildung erreichen, die aber das Wirksamwerden des Antriebes erst ermöglicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Ich verfolgte speziell die Antriebe, welche von den mancherlei Versuchen der luftatmenden Wirbeltiere (Tetrapoda) dargestellt werden, sich die verschiedenen Nahrungsquellen in ihrer Umgebung nutzbar zu machen, und möchte mich hier auch ganz darauf beschränken. Die Nahrungsquellen, die zur Verfügung stehen, und die Art, wie sie am besten auszunützen sind, gehören ja zu den mächtigsten Antrieben, welche oft die ganzen Entwicklungsrichtungen bestimmen. Den Wirbeltieren stand zu allen Zeiten sowohl das Tierreich wie das Pflanzenreich als ausgiebige Nahrungsquelle zu Gebote. Während sie aber das Tierreich von Anfang an auszunützen vermochten, mußten erst bedeutende Änderungen in ihrer Organisation vor sich gehen, bis sie nach manchen weniger erfolgreichen Versuchen endlich in der Lage waren, in vollem Umfange auch das Pflanzenreich als Nahrungsquelle zu gewinnen.

Die Säugetiere hielten sich zuerst nur an wirbellose Tiere. Es bedeutete für sie aber einen starken Antrieb, auch Wirbeltiere zu bewältigen, und erst nach und nach lernten sie es, diese als wesentliche Nahrungsquelle zu benutzen. Erst als sie soweit waren, konnten sie dem Antrieb folgen, den das Pflanzenreich als Nahrungsquelle auf sie ausübte. Denn erst nachdem sie als Wirbeltierfresser größere Mahlflächen auf ihren Kauzähnen erworben hatten, war der große Erfolg möglich, der aus ihnen die pflanzenfressenden Säugetiere entstehen ließ. (Es ist aber vielleicht nicht gerechtfertigt, diesen Entwicklungsgang für alle Pflanzenfresser anzunehmen.) Erst als einmal Pflanzenfresser in erheblicher Menge vorhanden waren, konnten auch sie als neue ausgiebige Nahrungsquelle in Betracht kommen. Denn jetzt wirkte ihre Gegenwart als mächtiger Antrieb auf die Wirbeltierfresser, bis aus diesen die typischen Säugetierfresser oder Carnivora entstanden waren. Säugetiere, welche im Meere ihre Nahrung suchten, kamen erst nach und nach dazu, die verschiedenartigen dort vorhandenen Nahrungsquellen aufzufinden und richtig auszunutzen. Während aber unter den Antrieben, welche von den Nahrungsquellen des festen Landes ausgingen, die Kaufähigkeit des Gebisses auf eine hohe Stufe gesteigert worden war, wurde sie unter den Antrieben, welche die Nahrungsquellen des Meeres ausübten, allmählich wieder abgebaut und schließlich das ganze Gebiß aufgegeben.

Auch als unter den Tierfressern spezielle Säugetierfresser entstanden waren, stellte sich ganz allgemein auf allen ihren Linien der Trieb ein, bei dieser Art von Nahrung das Zerkauen der Nahrung im Mund wieder ganz aufzugeben.

Bei der Entwicklung der tierfressenden Säugetiere ließ sich beobachten, daß jedesmal, wenn ein Fortschritt in der Ausbildung des Gebisses erreicht war, der einem vorhandenen Bedürfnis entsprach, von dieser neuen Plattform aus sich neue Lebensmöglichkeiten eröffneten. Es traten neue, vorher nicht vorhandene Bedürfnisse auf, da Antriebe wirksam wurden, die vorher nicht zur Geltung kommen konnten.

Während ich versuchte, die Wirkung der Motive zu verfolgen, von denen ich annahm, daß sie wesentlichen Einfluß auf die Geschichte der Wirbeltiere ausgeübt hatten, drängten sich mir eine Anzahl von Fragen nach der Bedeutung einzelner bei den Wirbeltieren zu beobachtender Erscheinungen auf. Ohne ihre befriedigende Beantwortung mußte mir eine weitere Fortsetzung des Weges, den ich bei meinen Betrachtungen verfolgte, erfolglos erscheinen, während ich von ihrer richtigen Beantwortung reiche Förderung erhoffen durfte. Es handelte sich dabei unter anderem um die Frage nach der eigentlichen Bedeutung getrennter Zahnwurzeln, oder nach der Bedeutung vergrößerter Prämolaren, um die Frage nach der Bedeutung und den Ursachen der Homöothermie, oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nach den Ursachen der Warmblütigkeit der Vögel. Ich darf gestehen, daß mich einige solcher Fragen lange beschäftigt hatten, ohne daß ich eine befriedigende Antwort fand, da ich ihren Kern nicht richtig erfaßt hatte, bis ein glücklicher Gedanke mir eine mitunter verblüffend einfache Lösung gab, die ein helles Licht auf die Zusammenhänge warf.

Bei diesen Ausführungen ließ es sich nicht vermeiden, verschiedentlich auch allgemein bekannte Fälle aus der Stammesgeschichte wiederzugeben, die zur Erläuterung dienen konnten. Im übrigen lag mir bei der Fülle des Stoffes die Absicht fern, eine irgendwie erschöpfende Darstellung aller hieher gehörigen Vorgänge zu geben. Ich beabsichtigte eben nur eine Anzahl Beispiele zu geben, die ein Licht werfen können auf die Art und Weise, wie unter Einwirkung bestimmter Antriebe die Entwicklung verschiedener Wirbeltierstämme vor sich gegangen sein mag.

Die Anregung und die Grundlage zu diesen Betrachtungen hatten mir die osteologischen Sammlungen des Straßburger Museums gegeben, welche ich während einer 38jährigen Tätigkeit als Konservator dieses Museums angelegt hatte. Infolge meiner Vertreibung aus dem Elsaß ist mir das Fundament zur Fortsetzung solcher Studien entzogen. Ein Abschluß in der vorliegenden Form gelang mir aber am Zoologischen Museum München, wo durch das freundliche Entgegenkommen des Direktors, Herrn Professor Dr. Zimmer sowie der übrigen Beamten des Museums mir in weitgehendem Maße die Benutzung der Sammlungen ermöglicht wurde. Mit der mir fehlenden Literatur unterstützte mich in ganz besonders zuvorkommender Weise Herr Professor Dr. Stromer von Reichenbach. Allen diesen Herren spreche ich dafür meinen besten Dank aus.

München, Zoologische Sammlung, im März 1920.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# I. Teil. Nahrungsaufnahme bei Tierfressern.

## 1. Ueber die Nahrungsaufnahme des Wolfes.

Im Gebiß des Wolfes fallen auf jeder Seite des Oberkiefers (Fig. 1) die drei größten Zähne auf, die völlig verschiedene Gestalt zeigen. Im vorderen Teil des Kiefers ist es der höchste Zahn des Gebisses, der kegelförmige, „haplodonte" Eckzahn (C), der einem Dolch gleicht. In der Mitte der Backzahnreihe fällt der längste Zahn des Gebisses, der „sekodonte" Reißzahn (R)[1]) auf, dessen schmale schneidende Krone eine Klinge darstellt; und unmittelbar hinter ihm steht der breiteste Zahn des Gebisses, der „bunodonte" erste Mahlzahn oder Molar (M), der einen Stempel darstellt, dessen Oberfläche mit einer Anzahl von Höckern ausgerüstet ist.

Im Unterkiefer (Fig. 8, S. 7) finden sich dieselben drei Zahnformen, mit der Modifikation, daß infolge der alternierenden Stellung der Zähne in den gegenüberstehenden Zahnreihen nur die hohe vordere Hälfte des unteren Reißzahnes dem oberen Reißzahn entspricht, während die niedere hintere Hälfte zusammen mit dem folgenden Zahn dem oberen Mahlzahn gleichwertig ist. Die Eckzähne des Ober- und Unterkiefers wirken miteinander wie eine Greifzange, die Reißzähne wie eine Schere und die Mahlzähne wie ein Mörser.

Wenn der Wolf ein Tier reißt, das ihm an Größe etwa gleichkommt oder ihn darin übertrifft, etwa ein Schaf oder einen Hirsch, so treten dabei zuerst die mächtigen Eckzähne in Tätigkeit. Sie dienen zunächst zum Festhalten der Beute und durchdringen dabei die Haut. Auf ihrer hinteren Seite verläuft eine scharfe Kante. Mit einem kräftigen Ruck reißt der Wolf damit tiefe, lange Wunden in das Fleisch. Gelingt es dem Raubtier, beim Angriff einen empfindlichen Teil seines Opfers zu packen, etwa den Hals, so werden durch die wie Dolche wirkenden Eckzähne große Blutgefäße oder die Luftröhre zerrissen. Die Folge ist ein rascher, durch Verblutung oder Erstickung herbeigeführter Tod.

Nun macht sich der Räuber an das Zerfleischen der Beute. Dabei sind es zunächst immer noch die Eckzähne, die die Hauptrolle spielen. Mit ihnen wird die Haut aufgerissen, die Eingeweide herausgerissen sowie losgerissen, was sich in mundgerechten Bissen mit diesen Werkzeugen los- und auseinanderreißen läßt. Unterstützt werden sie dabei von den benachbarten kleinen Schneidezähnen und den sekodonten vorderen Backzähnen, die zum Zerschneiden weicher Organe geeignet sind. Finden sich nun zwischen den in den Rachen gelangten Bissen Knochen, die das Verschlingen erschweren, so treten die großen Mahlzähne in Tätigkeit, die von dahinterstehenden kleineren unterstützt werden. Zwischen ihre breiten, mit Höckern versehenen Kronen wird dieser Bissen gebracht und hier so lange zermalmt, bis er schluckgerecht geworden ist und ohne Schwierigkeit in den Magen gleiten kann.

[1]) Eine Änderung dieses allgemein gebrauchten Ausdruckes vorzunehmen halte ich für unnötig; wäre eine solche erforderlich, so müßte „Scherenzahn" oder „Zwickzahn" dafür eintreten, nicht aber „Brechzahn", wie neuerdings vorgeschlagen wurde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Zum Zerlegen des übrigen, von dem fest zusammenhängenden Knochengerüst durchzogenen großen Tierkörpers in mundgerechte Bissen genügen jedoch die Eckzähne nicht. Soll solche Beute richtig ausgenützt werden, so ist ein Werkzeug zum Zerteilen der Knochen nötig, am besten eine Knochenschere. Ein solches Werkzeug besitzt der Wolf in der Tat in seinen mächtigen Reißzähnen. Sie treten bei ihm in Tätigkeit, wenn durch bloßes Zerreißen der Beute die Bissen nicht mehr klein genug geraten, um sie in den Rachen und zwischen die Mahlzähne bringen zu können. Sie ermöglichen dem Räuber mit ihrer Hilfe von den Knochen größere oder kleinere Stücke scharf abzuzwicken. Auf diese Weise ist er imstande, aus dem von größeren Knochen durchsetzten Körper seiner Beute mundgerechte Bissen von beliebiger Größe abzuzwicken und auf diese Weise größere Beutetiere fast restlos regelrecht zu tranchieren. Die einzelnen Bissen werden dann nach Bedarf noch zwischen den Mahlzähnen zermalmt.

Kleineres Wild wie Hasen wird vom Wolf mit den Eckzähnen gepackt, durch kräftiges Schütteln betäubt und durch Bisse getötet. Es wird dann lediglich mit Hilfe der von den benachbarten kleineren Zähnen unterstützten Eckzähne und der bekrallten Vorderfüße in mundgerechte Bissen zerrissen, die dann noch zwischen den Mahlzähnen schluckgerecht gemacht werden können. Die Verwendung der Reißzähne ist zum Zerkleinern solcher Beute meist nicht notwendig. Ganz kleine Beutetiere wie Mäuse werden mit den Vorderzähnen gefaßt und ohne weiteres ganz verschluckt. Sie stellen nur einen einzigen Bissen dar, der nicht zerkleinert oder im Mund verarbeitet zu werden braucht. Reißzähne und Mahlzähne treten dabei gar nicht in Tätigkeit. Auch gibt sich der Räuber keine Mühe, sein Opfer vor dem Verschlucken zu töten. Sollte es nicht ohne weiteres geschluckt werden können, so kann es zwischen den Mahlzähnen zuerst gekaut werden.

Diese verschiedene Behandlung der Beute zeigt uns heute noch beim Wolf die verschiedenen Stufen in der Art der Nahrungsaufnahme, wie sie sich bei den Raubtieren im Laufe der Erdgeschichte entwickelt hat. Ursprünglich wurden kleine lebende Tiere unzerstückelt und unzerkaut verschluckt. Auf der nächsten Stufe wurde der Bissen vor dem Verschlucken zwischen den Backzähnen zerkaut. Auf einer höheren Stufe wurden die Raubtiere fähig, eine gefangene größere Beute zu bewältigen, indem sie sie mit den bekrallten Vorderfüßen festhalten, mit den vorderen Zähnen zerreißen und die einzelnen Stücke nach Bedarf zerkaut oder unzerkaut verschlucken. Auf der höchsten und zuletzt erreichten Stufe wird der Körper großer Tiere mit den Reißzähnen zerlegt, nachdem die Beute getötet worden war.

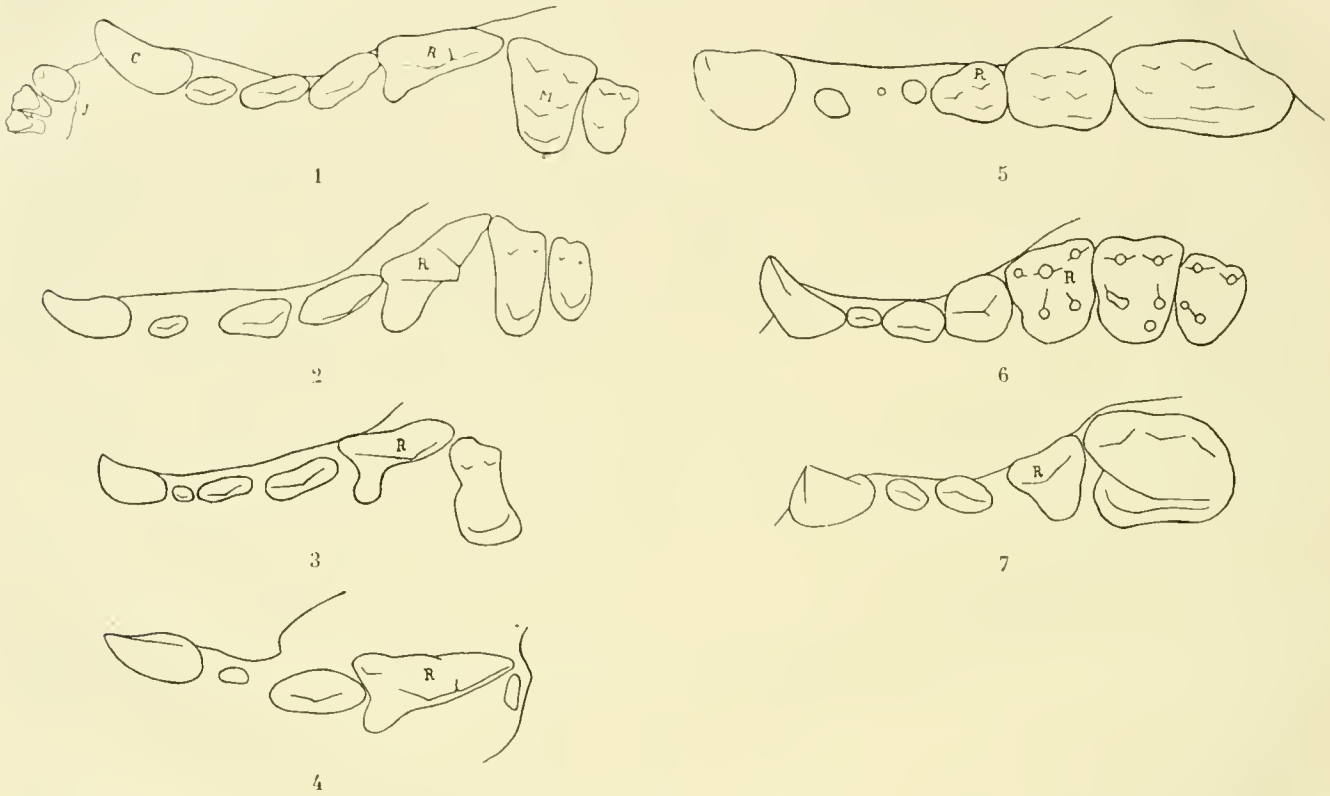
## 2. Carnivore und omnivore Raubtiere.

Wie der Wolf, so verhalten sich beim Verzehren ihrer Beute auch die übrigen *Canidae*, Hund, Schakal, Fuchs usw., die im wesentlichen das gleiche Gebiß besitzen. Sehr charakteristisch ist nun für die Familie der Canidae die Zahl ihrer Molaren oder Mahlzähne (Fig. 1 und 8). Sämtliche lebende Arten mit zwei Ausnahmen (*Otocyon* und *Icticyon*) besitzen im Oberkiefer zwei, im Unterkiefer drei bunodonte Molaren (einschließlich des unteren Reißzahnes, dessen hintere Hälfte ja mahlzahnartig ausgebildet ist). Auch ist es sehr bezeichnend für die Canidae wie für sämtliche fleischfressende Säugetiere, deren hintere Backzähne als Mahlzähne ausgebildet sind, daß diese Molaren gegen das Ende der Zahnreihe an Größe abnehmen, so daß der letzte der kleinste ist. Der letzte untere Molar ist bei der Gattung *Canis* ganz verkümmert und besitzt nur noch eine einzige Wurzel, während normal entwickelte Backzähne bei allen Säugetieren wenigstens zwei getrennte Wurzeln

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



aufweisen. Das gänzliche Verschwinden so kleiner rudimentärer Zähnchen dürfte die Lebensführung einer Tierform in keiner Weise beeinflussen. In der Tat haben ausgestorbene *Canidae*, die als die Vorfahren jetzt lebender Formen gelten müssen, noch drei obere Molaren besessen, deren letzter sehr klein war. Dieser letzte obere Molar ist bei der Weiterentwicklung der Familie zu den jetzt lebenden Formen ganz verschwunden, so daß bei diesen statt der ursprünglichen 3 oberen Molaren nur noch 2 vorhanden sind. Es bedeutet das eine wenn auch geringe Verkleinerung der Mahlfläche an den zum Zerkauen der Nahrung allein geeigneten bunodonten Molaren. Diese Verkleinerung wird aber bedeutender, da auch die noch übrig bleibenden oberen und unteren Molaren sich gleich-




Gebiß des linken Oberkiefers von der Kaufläche. *J* Schneidezähne, *C* Eckzahn, *R* Reißzahn, *M* erster Mahlzahn. Fig. 1. *Canis lupus*. Fig. 2. *Viverra zibetha*. Fig. 3. *Mustela foina*. Fig. 4. *Felis* sp. Fig. 5. *Ursus arctos*. Fig. 6. *Procyon lotor*. Fig. 7. *Meles taxus*. (Fig. 1 u. 5 verkleinert, die andern vergrößert.)

zeitig etwas verkleinern. Die Fähigkeit zum eigentlichen Kauen, also zum Zerkleinern der aufgenommenen Nahrungsbissen zwischen den Mahlzähnen, wird dadurch herabgesetzt, während die Fähigkeit zur Aufnahme von Fleischnahrung, die den vorderen sekodonten Backzähnen, vor allem den großen Reißzähnen gegeben ist, voll erhalten bleibt. Diese Entwicklungsrichtung spielte nun die Hauptrolle bei der Weiterentwicklung der Carnivora. Die Kaufläche der Molaren wurde immer mehr verkleinert dadurch, daß abwechselnd im Oberkiefer und im Unterkiefer der jeweils letzte Molar immer kleiner wurde, bis er rudimentär und einwurzelig war und zuletzt ganz verschwand.

So entsteht aus einem Gebiß mit 2 oberen und 3 unteren Molaren, wie es für die modernen *Canidae* eigentümlich ist, unter Verlust des letzten verkümmerten unteren Molar ein Gebiß mit 2 oberen und 2 unteren Molaren, wie es die lebenden *Viverridae* (Fig. 2) besitzen. Aus einem solchen entsteht wiederum unter Verlust des letzten oberen Molar ein Gebiß mit 1 oberen und 2 unteren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Molaren, wie es die modernen *Mustelidae* (Fig. 3) zeigen. Aus diesem Gebiß ergibt sich wieder unter Verlust des nunmehr letzten unteren Molar ein Gebiß mit 1 verkümmerten oberen und 1 unteren Molar, wie es die *Felidae* (Fig. 4) auszeichnet, wie es aber auch den *Hyaenidae* eigentümlich ist und ebenso der Gattung *Cryptoprocta*.

Aus diesen Ausführungen soll aber keineswegs geschlossen werden, daß etwa die *Felidae* von *Mustelidae* abzuleiten sind, diese von *Viverridae* usw. Es soll damit nur festgestellt werden, daß die Vorfahren der *Felidae* ein Gebiß besessen haben dürften, das in der Zahl der Molaren dem der modernen *Mustelidae* entsprach und die gleiche Entwicklungsstufe darstellte, und daß deren Vorfahren ein Gebiß von der Entwicklungsstufe der *Viverridae* besaßen. Ob diese selbst aber zur Familie der *Viverridae* bezw. *Mustelidae* in dem Sinne zu zählen waren, wie wir diese Raubtierfamilien zur Zeit auffassen, bleibt eine Frage für sich. Tatsächlich verkörpern die Familien der rezenten fleischfressenden Raubtiere, welche wohlentwickelte Reißzähne nach Art des Wolfes besitzen, in ihrem Gebiß vier voneinander ableitbare Entwicklungsstufen, die durch eine stufenweise erfolgte Reduktion der Molaren von einander unterschieden sind. Auf der ursprünglichsten Stufe, bei den *Canidae*, ist der zum Zermalmen der Knochen dienliche Teil des Gebisses stark entwickelt und bildet eine umfangreiche Kaufläche. Diese Kaufläche ist bei den *Viverridae* bereits verkleinert, noch mehr bei den *Mustelidae* und ist bei den *Felidae* usw. so weit reduziert, daß sie praktisch nicht mehr in Betracht kommt. Der einzige übrig gebliebene obere Molar ist ganz verkümmert, und der einzige untere Molar besteht nur noch aus dem wohlentwickelten vorderen Teil, der den Reißzahn darstellt, während seine hintere, ursprünglich mahlzahnartige Hälfte kaum noch durch ein winziges Höckerchen angedeutet ist. Die Fähigkeit zum richtigen Kauen ist diesen am weitesten entwickelten Carnivoren völlig verloren gegangen.

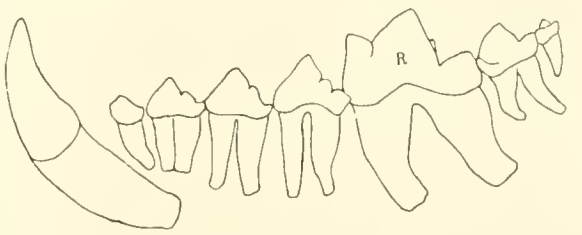



Fig. 8. *Canis lupus*. Zähne des linken Unterkiefers von außen. *R* Reißzahn.

Die scharfe Klinge, die der obere Reißzahn wie der vordere Teil des unteren Reißzahnes beim Wolfe darstellt, und die miteinander die wirkungsvolle Knochenschere bilden, ist bei all den verschiedenen Formen fleischfressender Carnivora in wenig veränderter Form erhalten geblieben, möge ihr Gebiß auf der Entwicklungsstufe des Wolfes, der Viverren, der Marder oder der Katzen stehen. Begleitet und unterstützt sind diese sekodonten Reißzähne auch stets von einer wechselnden Zahl vorderer Backzähne. Auch Eck- und Schneidezähne bleiben bei all diesen Raubtieren im wesentlichen unverändert.

Wir sehen an der Schritt für Schritt sich vollziehenden Verkleinerung der Kaufläche der Mahlzähne, daß das Zermalmen der Knochen innerhalb des Rachens, das bei den ursprünglichsten unserer Carnivoren, den *Canidae*, noch eine wichtige Aufgabe des Gebisses war, bei den moderneren Formen immer mehr eingeschränkt und schließlich völlig aufgegeben wurde. Bei den Hyänen wird das Zertrümmern der großen Knochen, das vor dem Verschlingen nötig ist, schon bei der Nahrungsaufnahme von den ungemein kräftigen vorderen Backzähnen übernommen, soweit es nicht durch die Reißzähne geschieht.

Im übrigen darf man annehmen, daß, je kleiner die einzelnen von Knochen durchsetzten Bissen sind, um so geringer die Aufgabe ist, die den Molaren noch zur nachherigen Verarbeitung dieser Bissen zufällt. Sind die von der Beute abgebissenen Stücke, wie es bei den *Canidae* der Fall ist, verhältnis-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



mäßig groß, so finden die das weitere Zerkleinern besorgenden Molaren reichliche Arbeit und müssen groß und leistungsfähig sein. Die Katzen schneiden mit ihren Reißzähnen sehr viel kleinere Bissen ab, die dann ohne weiteres verschlungen werden können. Grobe Knochen, die von gleich großen *Canidae* ohne weiteres aufgefressen werden, scheinen von ihnen gewöhnlich überhaupt nicht verschlungen, sondern mit den Reißzähnen nur entfleischt zu werden. Es scheint mir, daß durch immer sorgfältigeres Verarbeiten des Fraßes mittelst der Reißzähne bei *Viverriden* und *Musteliden* die Aufgabe der Molaren immer mehr eingeschränkt wurde, bis sie bei *Feliden* überhaupt überflüssig waren.

Die *Canidae* begnügen sich mit ihren Reißzähnen mundgerechte Bissen herzustellen, die dann durch die Molaren erst schluckgerecht gemacht werden; die *Felidae* machen mit den Reißzähnen die Bissen gleich schluckgerecht und können daher die Molaren entbehren.

Bemerkenswert ist der Unterschied zwischen Hund und Katze in ihrem Benehmen einem größeren Bissen gegenüber, der ihnen zugeworfen wird. Der Hund nimmt womöglich sofort den ganzen Bissen in den Rachen und bearbeitet ihn mit den Molaren, aber nur im Falle er ihn nicht ohne weiteres hinunterschlucken kann. Die Katze faßt einen entsprechend großen Bissen mit den Vorderzähnen, trägt ihn zur Seite und schneidet dann mit den Reißzähnen fein säuberlich Stückchen um Stückchen davon ab. Hunde und Katzen bilden in Bezug auf Nahrungsaufnahme und Gebiß die beiden Extreme unter den modernen fleischfressenden Carnivora; unter *Viverriden* und *Musteliden* sind wie im Gebiß, so vermutlich auch in der Art der Nahrungsaufnahme die Übergangsformen verkörpert.

Das einheitliche Leitmotiv bei der Fortentwicklung der Raubtiere war vor allem Einschränkung der Kautätigkeit der Molaren. Es machte sich auf allen Entwicklungslinien der Carnivora geltend, so daß unabhängig von einander auf ganz verschiedenen Linien die einzelnen Entwicklungsstufen, wie sie von den heutigen *Canidae*, *Viverridae*, *Mustelidae* und *Felidae* dargestellt werden, durchlaufen wurden. Die Endstufe wurde unabhängig von einander von drei der noch lebenden Gruppen, den *Felidae*, *Hyaenidae* und *Cryptoproctinae* erreicht.

Während nun die Einschränkung der Kautätigkeit das Hauptziel bei der Entwicklung des Raubtierstammes bildete und immer weitere Fortschritte machte, übte die bequem zu erlangende Pflanzennahrung fortgesetzt eine außerordentliche Anziehung auf dieselben Raubtiere aus und wirkte jener Entwicklungsrichtung entgegen. Diese beiden Motive beeinflussen die ganze Entwicklung des Raubtierstammes aufs tiefste. Einerseits werden durch das Bestreben, die Kautätigkeit einzuschränken, die allein zum Kauen geeigneten Molaren nebst Teilen der Reißzähne allmählich ganz beseitigt und damit die Fähigkeit, auch Pflanzennahrung aufzunehmen, schließlich völlig ausgeschlossen; andererseits werden durch das Streben nach Pflanzenkost eben dieselben Molaren und Teile der Reißzähne, soweit sie noch vorhanden sind, konserviert und mächtig entwickelt, so daß schließlich das ganze Gebiß ein ausgesprochen omnivores Gepräge erhält.

Dieser Widerstreit zwischen zwei entgegengesetzten Entwicklungsrichtungen ist das Charakteristische bei der Entwicklung des Raubtierstammes, da auf den verschiedensten von einander unabhängigen Verwandtschaftslinien diese beiden Motive immer und immer wieder zum Ausdruck kommen.

Die ursprüngliche Aufgabe der Mahlzähne der *Canidae* dürfte wohl das Zermalmen von Knochen gewesen sein, die in den in den Rachen genommenen großen Bissen sich fanden und dem Schlucken hinderlich waren. Sie sind vorzüglich dazu geeignet, nicht nur durch die Gestalt ihrer Kronen, die eine breite, mit Höckern versehene Kaufläche darbieten. Auch ihre Lage in nächster

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Nähe des Kiefergelenks, das den Drehpunkt des vom Unterkiefer dargestellten Hebels bildet, ist die ihrer Aufgabe am besten entsprechende, die darin besteht, harte Gegenstände mit großer Kraft zu quetschen. Solche bunodonten Zähne nun, die zum Zermalmen von tierischen Knochen geeignet sind, können ebensogut zum Zerquetschen von vegetabilischen Stoffen benutzt werden, die unzerkleinert verschluckt kaum verdaulich wären, in zerquetschtem Zustand aber ein wohlbekömmliches Nahrungsmittel darstellen.

Nachdem die Raubtiere einmal solche Mahlzähne für ihre aus Fleisch mit Knochen bestehende Nahrung erworben hatten, ist es leicht zu verstehen, daß sie diese Werkzeuge auch verwenden, um sich weitere Nahrungsquellen aus dem Pflanzenreich zu erschließen, die oft außerordentlich ergiebig sind. Ihre bunodonten Mahlzähne haben eben omnivoren Charakter.

Im allgemeinen nehmen die Canidae nur gelegentlich Pflanzenkost neben vorwiegender tierischer Kost an. Die gleiche Beobachtung läßt sich bei *Viverridae* und *Mustelidae* machen, soweit auch bei ihnen wohlentwickelte Mahlzähne noch vorhanden sind. Nur einzelne Gattungen wie *Paradoxurus* bevorzugen Pflanzenkost. Bei den *Felidae* und *Hyaenidae* ist aber Pflanzenkost ganz ausgeschlossen, da von Mahlzähnen nur noch ganz verkümmerte Reste übrig sind.

Während nun den 3 Familien der *Canidae*, *Viverridae* und *Mustelidae* zwar die Fähigkeit zur Verwendung vegetabilischer Kost gegeben ist, bewahrt ihr Gebiß aber durchaus den Charakter des echten Fleischfressers, indem ein mächtig entwickelter sekodonter Reißzahn mit scharfer Klinge stets vorhanden bleibt. Da ist es nun sehr bemerkenswert, daß neben jede dieser Familien mit ausgesprochenem Fleischfressergebiß eine andere Gruppe von Raubtieren gestellt werden kann, die zwar in der Zahl der Molaren ganz mit ihr übereinstimmt, bei der aber nicht nur die noch vorhandenen Molaren ganz bedeutend vergrößert sind, sondern bei der auch ein richtiger Reißzahn nicht mehr entwickelt ist. Ein dem Reißzahn der Fleischfresser homologer Zahn findet sich freilich. Er besitzt aber nicht mehr die eigentümliche scharfe Klinge eines sekodonten Zahnes, sondern die niedrigen Höcker eines bunodonten. Auch zeichnet er sich nicht mehr durch besondere Größe aus, sondern die hinter ihm stehenden Mahlzähne kommen ihm an Größe mindestens gleich oder übertreffen ihn noch; im Unterkiefer ist es die vordere Hälfte des Reißzahnes, die die sekodonte Ausbildung verliert, während die hintere Hälfte, die von jeher mahlzahnartig war, bedeutend an Größe zunimmt.

Die ganze Backzahnreihe gewinnt dadurch bei diesen Formen rein omnivoren Charakter. So lassen sich neben die *Canidae* mit Fleischfressergebiß (Fig. 1, S. 6) die *Ursidae* (Fig. 5) mit omnivorem Gebiß stellen, welche beide oben 2, unten 3 Molaren besitzen. Neben die carnivoren *Viverridae* (Fig. 2, S. 6) treten die omnivoren *Procyonidae* (Fig. 6), beide mit 2 oberen und 2 unteren Molaren.

Bei der nächsten Stufe der *Mustelidae* mit 1 oberen und 2 unteren Molaren entspricht der carnivoren Unterfamilie der *Mustelinae* (Fig. 3, S. 6) die omnivore Unterfamilie der *Melinae* (Fig. 7). Bei deren Hauptvertreter, unserem Dachs, ist der einzige noch vorhandene obere Molar mächtig entwickelt, während der zweite Molar im Unterkiefer bereits zu sehr verkümmert war, um noch zu einem wirkungsvollen omnivoren Zahn sich ausbilden zu können. Dafür trat der mahlzahnartige hintere Teil des Reißzahnes ein, der stark vergrößert das Gegenstück zu dem großen oberen Mahlzahn bildet. Auf diese Weise konnte sich selbst auf dieser von den *Mustelidae* dargestellten Entwicklungsstufe des carnivoren Gebisses, auf der die bunodonten Mahlzähne schon sehr stark zurückgebildet waren, noch eine Gruppe omnivorer Formen entwickeln, die *Melinae*. Es war die letzte Möglichkeit in der Entwicklungsreihe der Raubtiere; denn auf der nächsten Stufe, die von den *Felidae* dargestellt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



wird, war der bunodonte Teil des Gebisses ganz verkümmert, und es war im Gebiß kein Element mehr vorhanden, das sich zu größeren Kauflächen hätte ausbilden lassen.

Das Kapital an omnivoren Gebißelementen, das die *Canidae* ursprünglich in reichem Maße besessen hatten, war nach und nach verloren gegangen. Auf der Stufe der *Mustelidae* hatte es gerade noch gereicht, daraus ein Gebiß von omnivorem Charakter zu formen, auf der letzten Stufe der *Felidae* war es erschöpft und eine omnivore Parallelgruppe zu den *Felidae* unmöglich geworden.

Es ist jedenfalls eine sehr bemerkenswerte Erscheinung, daß jeder Stufe, die die Raubtiere durchliefen, bis aus dem zur Hälfte bunodonten Gebiß der *Canidae* das rein sekodonte der *Felidae* entstand, sich ein umfangreicher Stamm zur Seite stellt, der ein rein bunodontes omnivores Gebiß annahm. Tatsache ist, daß wir annehmen müssen, daß wenigstens zu drei verschiedenen Malen völlig unabhängig von einander von dem Stamm der modernen fleischfressenden Carnivora mit wohlentwickelten Reißzähnen sich omnivore Formen abgespaltet haben, um unter völliger Aufgabe des carnivoren Charakters ihrer Backzähne sich zu artenreichen Gruppen von Pflanzenfressern zu entwickeln.

Die Annahme ist ausgeschlossen, daß etwa aus den *Ursidae* sich die *Procyonidae* unter Verlust eines unteren Molaren und aus diesen die *Melinae* unter Verlust eines oberen Molaren direkt entwickelt haben. Nur bei tierfressenden Säugetieren kann der letzte Zahn der Backzahnreihe derartig verkümmern, daß sein völliger Verlust leicht eintreten kann, wie das tatsächlich in der Entwicklungsreihe der fleischfressenden Raubtiere in auffallendster Weise geschehen ist. Hat die Backzahnreihe aber einmal ein rein omnivores oder herbivores Gepräge erhalten, so tritt eine weitere Reduktion der Zahnzahl niemals mehr am hinteren Ende der Reihe auf.

Bei Säugetieren mit omnivorem oder herbivorem Gebiß ist ja die Zahl der Backzähne manchmal außerordentlich reduziert, bei Nagetieren oft auf vier, drei und selbst auf zwei Zähne gesunken. Auch das Warzenschwein, *Phacochoerus*, behält oft nur noch zwei Backzähne. Stets aber sind es die vorderen Backzähne, die dann verschwunden sind, der letzte Molar bleibt stets erhalten. Es gibt wohl keine wirkliche Ausnahme. Wenn in dem omnivoren Gebiß der *Hapalidae* der letzte Molar fehlt, so ist das nur dadurch zu erklären, daß dessen Verlust schon zu einer Zeit eingetreten ist, da das Gebiß noch insektivores Gepräge hatte.

Bei weiterer Fortentwicklung eines rein omnivoren Gebisses wie des der *Ursidae* wäre es undenkbar, daß der letzte wohlentwickelte Molar im Unterkiefer verloren ginge, wie es der Fall gewesen sein müßte, wenn aus den omnivoren *Ursidae* die omnivoren *Procyonidae* entstanden wären. Ebenso wenig lassen sich von letzteren Formen wie die *Melinae* ableiten. Eine Reduktion der letzten Molaren ist nur erklärlich bei Raubtieren, deren Gebiß ausgesprochen carnivoren Charakter hatte, wie das bei der Reihe *Canidae—Viverridae—Mustelidae—Felidae* der Fall ist.

Übrigens bleiben die mit rein omnivorem Gebiß ausgestatteten Carnivora immer noch echte Raubtiere, jagen auch vielfach noch auf lebende Beute. Sie wissen ihren mächtigen Eckzahn noch recht wohl zu gebrauchen, nicht nur zum Greifen der Beute, sondern auch zum Zerreißen des erlegten Wildes, soweit es nicht unzerstückelt in den Rachen eingeführt werden kann. Von regelrechtem Zerschneiden mittelst sekodonter Reißzähne ist freilich keine Rede. Zwischen den großen Kauflächen ihrer Mahlzähne wissen sie aber jeden Bissen gut zu zerkauen. Ihre Hauptnahrung nehmen sie jedenfalls aus dem Pflanzenreich, wenn auch einzelne Arten sich eigentümlichen Verhältnissen angepaßt haben und wie der Eisbär wieder ausschließliche Fleischfresser geworden sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



## 3. Nahrungsaufnahme bei Amphibien und Reptilien.

Betrachten wir nun im Gegensatz zu den höchst entwickelten modernen Raubsäugetieren die ursprünglichsten Räuber unter den *Tetrapoda*.[1])

Wir finden sie unter den Amphibien und Reptilien, und es ist fast gleichgültig, welche von den noch mit Zähnen versehenen bekannten Formen wir der Betrachtung zu Grunde legen. Mögen es Molche oder Eidechsen oder Schlangen sein, sie stimmen in der Nahrungsaufnahme darin überein, daß ein von ihnen ergriffenes Beutetier in der Regel noch lebend und unzerstückelt, und ohne im Rachen einer Bearbeitung durch Zähne zu unterliegen, verschluckt wird. Jedes erbeutete Tier ist ein Bissen, der auf einmal hinuntergewürgt wird. Die Beute kann daher nur aus verhältnismäßig kleinen Tieren bestehen. In der Regel wird ein größeres Tier, das nicht auf einmal verschluckt werden kann, gar nicht angegriffen.

Die große Mehrzahl von lebenden wie fossilen Amphibien und Reptilien weist im Gebiß nur kegelförmige Fangzähne auf. Mögen diese, wie es besonders bei den Stegocephalen vielfach der Fall ist, als feine Hechelzähne in großer Zahl bürstenförmig die Mundknochen bedecken, oder mögen sie als einzelnstehende größere oder kleinere Fangzähne vorhanden sein, sie sind nur zum Ergreifen und Festhalten von lebenden Tieren, nicht zum Töten, Zerlegen oder Zerkauen der Beute geeignet. Gerade die ältesten der bekannten Tetrapoda, die Stegocephalen, tragen ausschließlich ein solches Gebiß, auch fast alle paläozoischen Reptilien, und es darf mit Sicherheit angenommen werden, daß dies die ursprünglichste Gebißform der Tetrapoda ist. Daraus darf wieder mit Sicherheit geschlossen werden, daß die ältesten Tetrapoda Raubtiere waren, die andere Tiere erschnappten und sie lebendig, unzerlegt und unzerkaut verschlangen. Diese Art des Nahrungserwerbs läßt sich gelegentlich noch bei den höchstentwickelten Landraubtieren der Jetztzeit beobachten. Jede andere Art des Nahrungserwerbs bei Tetrapoda muß sich aus dieser ursprünglichsten Form entwickelt haben. Sie hat sich bei den Amphibien und Reptilien durch alle geologischen Zeiten hindurch erhalten, und nur verhältnismäßig wenige Formen unter den Reptilien haben wesentliche Abänderungen gegenüber dieser ursprünglichen Form der Nahrungsaufnahme erworben.

Der Anlaß zu solchen Abänderungen liegt zunächst in der Möglichkeit, Tiere zur Nahrung zu erbeuten, die zu groß sind, als daß sie ohne Schwierigkeit auf einmal verschluckt werden könnten. Die Versuchung ist sicher groß, bei Gelegenheit auch eine solche zu umfangreiche Beute anzugreifen und den Versuch zu machen, sie zu verschlucken.

Es ist bekannt, daß solche Angriffe durch Wirbeltiere, die die Beute nicht zerkleinern können, gelegentlich vorkommen. Der Ausgang ist dann der, daß die oft schon halbverschluckte Beute schließlich wieder ausgespieen wird, oder daß der Räuber durch die vergeblichen Bemühungen, des übergroßen Bissens Herr zu werden, so erschöpft wird, daß er infolge davon zu Grunde geht. Solche Fälle sind keineswegs sehr selten und verschiedentlich in der Literatur erwähnt. Ich persönlich konnte einige interessante Fälle feststellen: Ein tot aufgefundener Vogel, *Oedicnemus crepitans*, der mir gebracht wurde, war an einer großen Feldmaus erstickt, die ihm noch im Schlunde steckte; eine Forelle ging an einer Ringelnatter zu Grunde, die sie bereits zum größten Teil verschluckt hatte. Auch unter fossilen Formen beobachtete ich ähnliche Beispiele. In der schönen Benecke'schen

[1]) Unter dem Namen Quadrupeda habe ich zuerst (1890) die Amphibia, Sauropsida und Mammalia zu einer natürlichen Gruppe zusammengefaßt und den Fischen gegenüber gestellt. Ich benutze jedoch hier den später für denselben Gruppenbegriff eingeführten Namen Tetrapoda.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Sammlung von Sphaerosideritknollen aus Lebach bei Saarbrücken fand ich nicht weniger als drei verschiedene Exemplare von *Pleuracanthus sessilis*, die ein fast ebenso großes Exemplar von *Archegosaurus decheni* im Leibe hatten. Die Haifische waren offenbar kurz nach oder noch während des Verschluckens dieser krokodilartigen Stegocephalen verendet.

Es ist sehr begreiflich, daß sich bei den Reptilien verschiedene Einrichtungen einstellten, die es bestimmten Formen ermöglichten, auch größere Beutetiere zu bewältigen, deren Umfang es schwierig machte, sie zu verschlucken.

Da ist es nun lehrreich, zu sehen, wie bei den Krokodilen diese Aufgabe gelöst wurde. Gerade sie machen sich mit Vorliebe an verhältnismäßig große Beutetiere, und zwar nicht nur an Fische, ihre ursprünglichste Nahrung, sondern auch an Wasservögel oder an Säugetiere, die sie vom Wasser aus oder bei Nacht am Lande unversehens erschnappen können.

Die Krokodile beißen die Beute, die zu umfangreich ist, als daß sie ohne weitere Verarbeitung hinuntergewürgt werden könnte, zwischen ihren kräftigen Zähnen so lange, bis sie schluckgerecht geworden ist. Ihre vorderen Zähne sind spitz und werden nur zum Festhalten der Beute benutzt. Ihre hinteren Zähne sind aber stumpfer, und sie vermögen damit auch stärkere Knochen zu zerbrechen. So können sie einen Bissen, der eben noch in ihrem mächtigen Rachen Platz findet, durch längeres Kauen in einen derartigen Zustand bringen, daß er leicht in den Magen hinabgleitet.

Der Zweck ihres Angriffs auf Menschen und größere Säugetiere ist wohl zunächst nur der, einen ihnen mundgerechten Bissen von ihrem Opfer abzureißen, um ihn dann nach Verarbeitung mit den Zähnen auf einmal zu verschlucken. So wird Kühen das Euter, Menschen ein Arm von den Krokodilen abgerissen. Glückt es ihnen aber, eine solche große Beute ganz ins Wasser zu ziehen, so wird sie zunächst durch Ertränken widerstandslos gemacht. Der Räuber hat aber keine sehr geeigneten Werkzeuge, ein solches Opfer in mundgerechte Bissen zu zerlegen. Es scheint, daß dann durch ruckweises Zerren oder durch Schlagen des mit den kräftigen Zähnen gefaßten Körpers auf den Boden einzelne mundgerechte Stücke abgerissen werden. Herr Professor Lorenz Müller erzählte mir, daß die Krokodile in Brasilien die von seinen Leuten enthaupteten großen Kadaver ihrer eigenen Genossen jedesmal in einer Nacht restlos aufgeräumt haben.

Es sind drei verschiedene Aufgaben, die einem Raubtier bei der Bewältigung eines großen und kräftigen Beutetieres vom Augenblick seiner Ergreifung an bis zu seiner völligen Bergung im Magen erwachsen. Sie bestehen 1. in der Tötung, 2. in der Zerlegung zu einzelnen mundgerechten Bissen und 3. in deren Zerkauung zu schluckgerechten Bissen. Bei den Krokodilen werden, wie wir sahen, diese drei Aufgaben sämtlich gelöst, allerdings in sehr primitiver Weise, und zwar nur mit Hilfe der ursprünglichen, kaum noch abgeänderten Fangzähne.

Ein ähnliches Kauen großer Bissen, wie bei Krokodilen, um sie schluckgerecht zu machen, findet sich bei vielen der lebenden Eidechsen, bei denen die hinteren Zähne oft stumpfer sind als die vorderen. Auffallend stumpf und dick werden die hinteren Zähne bei vielen Arten der Gattung *Varanus*. Hier werden sie benutzt zum Zerbrechen der Schalen von Landschnecken; so nimmt z. B. *V. niloticus* mit Vorliebe *Achatinen* zu sich. Diese Kauzähne zeigen bei älteren Exemplaren sogar sehr deutliche Usurflächen. Noch viel auffallender sind die breiten, polsterförmigen Zähne, die die südamerikanische *Dracaena guyanensis* (Fig. 9, S. 14) besitzt, deren Hauptnahrung aus Schnecken der Gattung *Ampullaria* besteht. Noch umfangreichere polsterförmige Zähne weisen aber schon

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



die triassischen *Placodontia* auf, die von gepanzerten Fischen, von hartschaligen Crustaceen, Mollusken oder Seeigeln gelebt haben dürften.

Absichtliches Zerlegen von Beutetieren in einzelne Bissen dürfte bei anderen bezahnten Reptilien in der Gegenwart kaum vorkommen. Die eigentümliche Ausbildung der Zahnkronen bei den zu den Dinosauriern gehörigen Theropoda, die als Raubtiere von teilweise gigantischer Größe im Mesozoikum lebten, deutet aber darauf hin, daß sie diese Kunst ausübten. Ihre zahlreichen, sehr großen Fangzähne zeigen eine bald wenig, bald stark komprimierte spitze Krone mit scharfen, oft gekerbten Kanten, die die Kieferränder zu schneidenden Sägen gestalteten. Mit diesem furchtbaren Gebiß waren sie vermutlich imstande, andere große, aber schwerfälligere Tiere, wohl pflanzenfressende Dinosaurier, anzugreifen und deren Gliedmaßen oder Stücke aus ihrem Körper abzubeißen, die aber unzerkaut verschluckt werden mußten. Die fast wehrlosen, aber wahrscheinlich sehr zählebigen Opfer mögen auf diese Art stückweise bei lebendigem Leibe aufgefressen worden sein.

Das absichtliche Töten eines erbeuteten Tieres vor seiner Aufnahme in den Rachen ist außer bei Krokodilen nur bei gewissen Schlangen gebräuchlich, hier aber in raffinierter Weise ausgebildet.

In der Regel wird bei den Amphibien und Reptilien die Beute vor dem Verschlingen nicht getötet, aber auch nach dem ersten Ergreifen nicht wieder losgelassen. Als Beutetiere kommen für die meisten von ihnen wesentlich die Wirbellosen sowie die niederen, kaltblütigen Wirbeltiere in Betracht. Abgesehen von einigen Insekten, die schon durch leichtes Quetschen rasch zu töten sind, sind diese im allgemeinen sehr zählebig im Gegensatz zu den Warmblütern. Letztere spielen auch erst seit dem Tertiär eine größere Rolle. So ist schon aus diesem Grund ein Töten der Beute vor dem Verschluck n sehr erschwert und unterbleibt daher auch selbst bei verhältnismäßig sehr großen Tieren. Der Molch, der einen Wurm verschlingt, die Ringelnatter, die einen Frosch hinabwürgt, denken nicht daran, die schwierige Aufgabe zu lösen und ihre Beute vorher zu töten.

Ist die gepackte Beute so groß, oder ist der Widerstand so bedeutend, daß dies beim Schlucken hinderlich wäre, oder daß während des oft langwierigen Schluckaktes ein Entkommen der Beute leicht möglich wäre, so wird das zappelnde Opfer durch Quetschen zwischen den Kiefern oder durch derbes Aufschlagen auf den Boden betäubt und widerstandslos gemacht, wie man es bei Eidechsen beobachten kann. Denn dann kann es leichter zwischen den Kiefern in die bequemste Lage gebracht werden, die zum Verschlucken geeignet ist. Krokodile ertränken dazu ihr Opfer.

Die Schlangen sind nun Spezialisten im Verschlingen besonders großer Bissen, wozu sie durch die außerordentliche Beweglichkeit der einzelnen Kopfknochen befähigt sind. Dadurch sind sie in Stand gesetzt, verhältnismäßig größere Beutetiere sich auszuwählen als irgend ein anderes Reptil, obwohl auch sie ihre Beute nicht zerstückeln können. Es ist ein gewaltiger Fortschritt gegenüber andern Reptilien, daß eine Anzahl von ihnen die Kunst versteht, ihre Opfer schnell zu töten, die einen durch Erwürgen, die andern durch rasch wirkendes Gift. Das so getötete Tier kann losgelassen werden, und die Schlange kann nun in aller Ruhe ihre Vorbereitungen zu dem langwierigen Schlingakte treffen. Ihnen fallen besonders Warmblüter zur Beute.

Tiere so zu verwunden, daß der Tod rasch durch Verblutung oder durch absichtliche Hirnverletzungen eintritt, wie es die gewöhnliche Tötungsart bei Raubsäugetieren ist, das ist bei Reptilien noch unbekannt. Denn wenn auch als Folge eines Angriffs durch ein Krokodil der Tod öfter durch Verblutung erfolgt, so war das keineswegs der Zweck des Angriffs, der nur der Erbeutung eines mundgerechten Bissens galt.

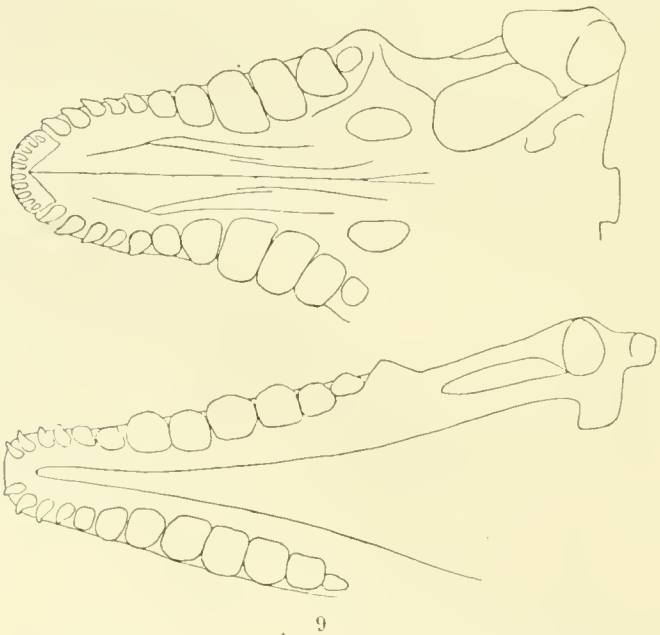
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



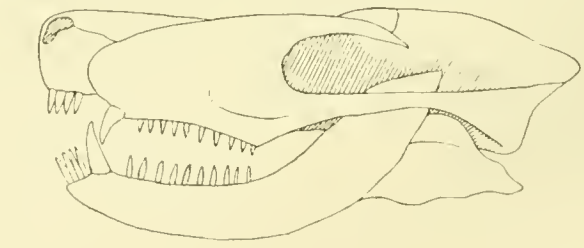
Wie wir bei den verschiedensten Gruppen der fleischfressenden Carnivora immer wieder das Bestreben antreffen, mit mehr oder weniger großem Erfolg sich der Pflanzenkost zuzuwenden, so finden wir dasselbe Bestreben auch schon bei den tierfressenden Reptilien der verschiedensten Gruppen. Es sind eine Anzahl Arten von Eidechsen der alten wie der neuen Welt bekannt, die mehr oder weniger ausschließlich Vegetarier geworden sind (*Uromastix*, *Tiliqua*, *Iguana* usw.). Am weitesten haben es in dieser Beziehung mesozoische Dinosaurier gebracht, unter denen besonders die das Land oder Süßwasser bewohnenden *Praedentata* ganz ausgesprochene Pflanzenfresser waren. Die meisten pflanzenfressenden Reptilien benutzen die Zähne nur zum Anschneiden von saftigen Blättern oder Früchten; aber bei einigen der fortgeschrittensten Dinosaurier bildete sich durch Abnutzung der Zahnspitzen sogar eine richtige Kaufläche aus.

Bei allen diesen Änderungen in der Nahrungsaufnahme entfernen sich aber die Zähne der Reptilien nie weit von der ursprünglichen Form einfacher Fangzähne. Sie behalten stets einen einfachen Sockel oder einfache Wurzel, und nur die Krone wird bald stumpf abgerundet, bald mehr oder weniger komprimiert, öfter mit gekerbten Kanten oder mit Nebenspitzen versehen.

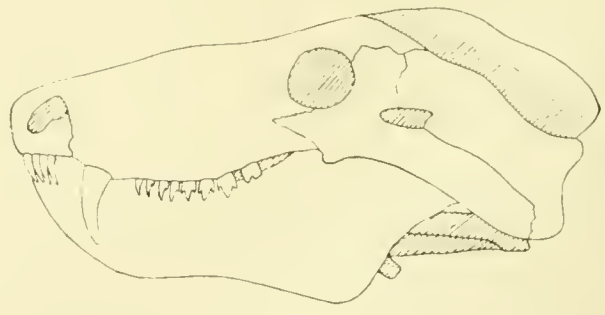
So läßt sich feststellen, daß unter den Reptilien, und zwar ganz besonders bei den landbewohnenden, zahlreiche Versuche unternommen worden sind zu dem Zweck, die altererbte Art der Nahrungsaufnahme abzuändern, um unter gleichzeitiger Abänderung des Gebisses neue Nahrungsquellen ausnutzen zu können, die die umgebende Natur in reicher Auswahl bot. Meist waren die Fortschritte in diesen Richtungen nur sehr unbedeutend, und in den wenigen Fällen, in denen unter beträchtlicher Umbildung des Gebisses größere Fortschritte erzielt worden waren, wie bei den pflanzenfressenden Dinosauriern, war die Lebenskraft dieser Formen bald erloschen, und sie verschwanden aus der Erdgeschichte. Nur die ziemlich häufig unternommenen Versuche, unter völliger Aufgabe der Bezahnung neue Lebensmöglichkeiten zu erschließen, führten bei den Sauropsiden in zwei Fällen zu einem außerordentlichen und dauernden Erfolg. Schildkröten und vor allem Vögel,



9



10



11

Fig. 9. *Dracaena guyanensis* (Lacertilia), Brasilien. Gebiß des Oberkiefers und Unterkiefers von der Kaufläche.
Fig. 10. *Bauria cyanops* (Cynodonta), Trias, Kapland. Fig. 11. *Cynognathus crateronotus* (Cynodonta), Trias, Kapland.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



die beide anstatt der Zähne einen Hornschnabel annahmen, gehören noch heute zu den lebenskräftigsten Gruppen unter den Wirbeltieren. Andere ähnliche Versuche, z. B. bei den Pterosauriern, endeten nach kurzem anfänglichem Erfolg mit dem raschen Erlöschen der ganzen Gruppe.

Interessant ist es nun, daß gerade in jener formenreichen Ordnung von Reptilien, aus der aller Wahrscheinlichkeit nach die Säugetiere entsprungen sind, unter den Theromorphen, auffallend viele Versuche festgestellt sind, die Form des Gebisses zu ändern. So treten bereits im ältesten Perm unter ihnen Formen auf, die nach Abel Insektenfresser waren *(Diadectes)*, und in der Trias finden sich Formen, die durch ihre langen Eckzähne an moderne Carnivora erinnern (*Bauria*, Fig. 10); einige zeigen mehrspitzige Backzähne (*Cynognathus*, Fig. 11), andere stumpfe Kauzähne (*Diademodon*), die denen der schneckenfressenden *Dracaena* (Fig. 9) sehr ähneln, wieder andere sind zahnlos wie die Schildkröten. Wie bei den übrigen Reptilien entfernte sich aber die große Mehrzahl auch der Theromorphen nicht oder fast nicht von dem reinen Fangzahngebiß, und auch sie kamen niemals über einwurzelige Zähne hinaus. Als im Jura die ersten unzweifelhaften Säugetiere mit getrennten Zahnwurzeln auftraten, war die ganze Ordnung der Theromorpha längst erloschen.

# II. Teil. Entstehung der Säugetiere und Vögel.

## 4. Die Kauzähne der ältesten Säugetiere.

Während bei allen Amphibien und mit wenigen Ausnahmen auch bei den Reptilien übereinstimmend ein Gebiß vorhanden ist, welches nur aus einfachen Fangzähnen besteht und vor dem Verschlucken keine die Verdauung erleichternde Bearbeitung der Beute zuläßt, findet sich schon bei den ältesten Säugetieren, die wir kennen, in allen Fällen ein Gebiß mit ganz anderen und viel komplizierter gebauten Backzähnen, die auch auf eine ganz andere Behandlung der Nahrung schließen lassen.

Die ältesten Reste, die wir mit Sicherheit auf Säugetiere beziehen können, stammen aus dem Jura von England und Nordamerika. Um ihre Kenntnis haben sich besonders Owen, Marsh, Goodrich und Osborn sehr verdient gemacht. Ihre systematische Stellung ist zweifelhaft, da bisher nur Kiefer mit Zähnen (nur sehr wenige Oberkiefer) gefunden wurden. Die meisten waren unzweifelhaft rein tierfressende Formen, einige wenige mit völlig verschiedenem Gebiß (Multituberculata) waren Omnivoren oder Pflanzenfresser. Phylogenetische Beziehungen zwischen beiden waren bisher nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Uns interessieren hier zunächst nur die Tierfresser, durchgehends sehr kleine Formen, höchstens von Rattengröße, da nur sie als Vorfahren der späteren Säugetiere in Betracht kommen können.

Das auffallendste Merkmal, welches sie aufweisen, in dem sie auch alle übereinstimmen, besteht darin, daß jeder ihrer Backzähne (mit wenigen Ausnahmen) mehrere (2—3) lange, getrennte Wurzeln besitzt (Fig. 14). Ferner sind deren Kronen mit mehreren (3—4) scharfen Spitzen und Zacken versehen, die aber an den vorderen Backzähnen (den gern sekodont ausgebildeten Prämolaren) nur angedeutet sind. Die Vorderzähne bleiben einfache Fangzähne.

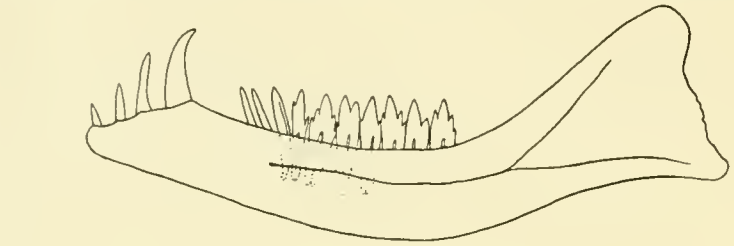
Bei einer Gruppe, den *Triconodonta* (*Phascolotherium*, Fig. 13, S. 16), waren obere wie untere Backzähne sämtlich länger als breit, mit je zwei Wurzeln hintereinander, und ihre Spitzen lagen alle ungefähr in einer Längsreihe. So erinnern sie, abgesehen von ihrer geringen Größe, an

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

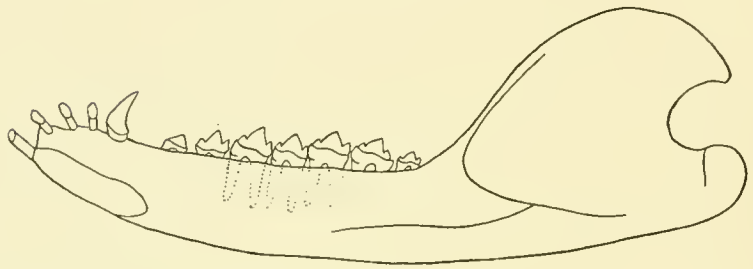


die zweiwurzeligen Backzähne der Pinnipedier oder an die vorderen Backzähne der Carnivoren. Da sie gedrängt standen, bildeten sie miteinander eine scharfe Säge im Oberkiefer, dem eine gleiche mit alternierenden Zacken im Unterkiefer gegenüber stand.

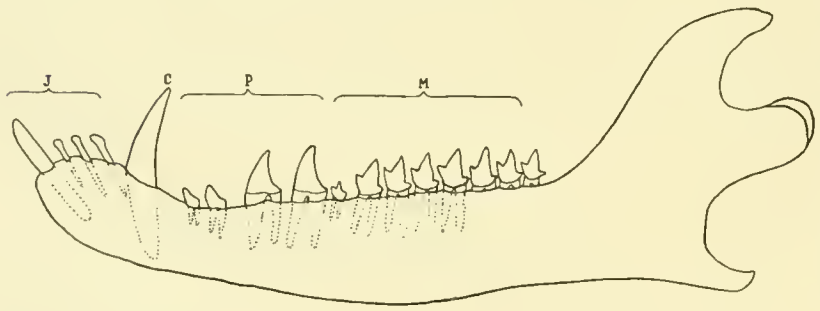
Bei der anderen Gruppe mesozoischer Tierfresser, den *Pantotheria* oder *Trituberculata* (*Phascolestes*, Fig. 14), bilden je drei der scharfen Zacken, die jeder der hinteren Backzähne trägt, miteinander eine dreikantige Krone mit einer dreieckigen Kaufläche (Fig. 17, S. 36). Zwischen diesen „Trigonen" der oberen Molaren bleiben dreieckige Lücken, in welche die schmäleren „Trigonide" der unteren, alternierend stehenden Molaren eingreifen. Die breiteren oberen Molaren trugen je 3 Wurzeln, eine an jeder Ecke, die schmäleren unteren nur je 2 hintereinander. Diesen Typus von Backzähnen finden wir heute noch unter den primitivsten unserer Insectivora, den *Zalambdodonta*, vertreten.



12



13




14

Fig. 12. *Dromatherium sylvestre* (Prototheria), Trias, Nordkarolina. Unterkiefer (ergänzt). Fig. 13. *Phascolotherium* (Triconodonta), unterer Jura, England. Unterkiefer (ergänzt). Fig. 14. *Phascolestes* (Pantotheria), oberer Jura, England. Unterkiefer (ergänzt). *J* Schneidezähne, *C* Eckzahn, *P* Prämolaren, *M* Molaren. (Alle Figuren sehr stark vergrößert.)

Höchst wahrscheinlich bestand die Nahrung dieser kleinen, ältesten Säuger, die gewiß als Landbewohner anzusprechen sind, hauptsächlich aus Wirbellosen, aus Insekten, Schnecken, Würmern und dergl. wie bei unseren heutigen kleinen Insektenfressern. Die mit den Vorderzähnen ergriffene Beute wurde jedenfalls mit den Backzähnen gekaut. War sie zu groß für einen Bissen, so konnte sie wohl mit den vorderen Backzähnen zerschnitten werden. Denn diese waren bei vielen Formen auffallend groß. Die hinteren Backzähne konnten dann mit ihren scharfen Spitzen und Kanten den nicht zu starken Chitinpanzer der gekauten Insekten zerbrechen und die Weichteile zerreißen. Die so zwischen den scharfen Sägezähnen der Triconodonten oder den kantigen und zackigen Stempeln der Pantotheria zerkauten Bissen gelangten dann in breiartigem Zustand in den Magen.

Im Gegensatz zu einfachen Fangzähnen waren die als „Kauzähne" dienenden hinteren Backzähne zu kräftigem Kauen befähigt, und zwar dadurch, daß ihre Kronen mehrspitzig und ihre Wurzeln getrennt waren. Als „Kauen" muß bei den Tetrapoda jede Bearbeitung des in den Rachen aufgenommenen Nahrungsbissens zwischen den oberen und unteren Backzähnen bezeichnet werden. Der Zweck des Kauens ist aber oft nur der, einzelne schwer verschlingbare Bissen durch Quetschen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



zwischen den Zähnen in eine geeignete schluckgerechte Form zu bringen, wobei auch harte widerspenstige Teile wie z. B. Knochen oder Kalkschalen zerbrochen werden können. Solches unechte Kauen ist oft bei Reptilien zu beobachten, so bei Krokodilen und vielen Eidechsen. Es genügt dazu ein Gebiß mit etwas abgestumpften Fangzähnen.

Das echte Kauen bewirkt aber eine Zerkleinerung der einzelnen Nahrungsbissen durch länger fortdauerndes Zerreißen oder Zerdrücken ihrer Gewebe zwischen den Zähnen zu dem Zwecke, ihre Verdaulichkeit dadurch zu befördern. Einspitzige Fangzähne sind zum richtigen Kauen nicht geeignet, da damit die Gewebe nur an einzelnen Stellen durchbohrt, nicht in kleine Teile zerrissen werden können. Echtes Kauen ist nur möglich zwischen Zähnen, deren Kronen mehrspitzig sind oder eine verbreiterte Mahlfläche besitzen.

Bei den jurassischen Pantotheria geschieht das Kauen ursprünglich nur mit hohen mehrspitzigen Zähnen ohne Mahlfläche (Fig. 17. S. 36). Sie wirken nicht direkt auf einander, da sie alternierend stehen, sondern die Kronen einer Zahnreihe greifen nur in die Lücken zwischen den Kronen der gegenüberstehenden Zahnreihe. Dabei wird ein zwischen die beiden Reihen geschobener Bissen einige Zeit hindurch immer wieder von den mehrspitzigen Zahnkronen, die wie kurzzackige Gabeln wirken, gefaßt und in die Lücken zwischen den gegenüberstehenden scharfrandigen Zähnen gepreßt. Er wird dadurch zerbrochen oder zerschnitten, nicht bloß durchbohrt wie bei einspitzigen Fangzähnen. Da sowohl die oberen wie die unteren Zähne gleichzeitig den Bissen in dieser Weise angreifen, so werden seine einzelnen Teile in entgegengesetzter Richtung geschoben und seine so gekauten Gewebe werden, seien sie hart oder weich, vielfach gebrochen und zerrissen. Das ist die ursprünglichste Form des echten Kauens, wie sie sich bei den ältesten Säugetieren findet. Dabei wirken die beiden Zahnreihen nur in vertikaler Richtung gegen einander, ohne sich in nennenswerter Weise seitlich gegen einander zu verschieben. Die Kauflächen dieser Zähne stellen keine Mahlflächen dar. Die geringe seitliche Verschiebung, deren die Kiefer fähig sind, dient nur zu dem Zweck, daß die dadurch genäherten scharfen Ränder der Zahnkronen miteinander eine scherende Wirkung ausüben können. Mahlflächen entstehen bei Säugetieren erst auf den Kauflächen von höher entwickelten Zähnen, die beim Kauen direkt aufeinander treffen.

## 5. Die Zahnwurzeln.

Die Gestalt der Kronen an den Backzähnen der ältesten Säugetiere zeigt, daß sie zum Kauen befähigt waren. Daß sie aber zu kräftigem und andauerndem Kauen bestimmt waren, das beweisen ihre getrennten, langen Wurzeln, mit denen jeder von ihnen tief in den Kieferknochen eingelassen war.

Das Vorhandensein von zwei oder mehr getrennten Wurzeln an den Backzähnen ist eines der Merkmale, durch das sich Säugetiere mit Sicherheit unterscheiden lassen von Reptilien, die stets nur einwurzelige Backzähne besitzen (mit Ausnahme von wenigen hochspezialisierten Dinosauriern). Die Eigenschaft ihrer Backzähne, mit mehreren Wurzeln in den Kieferknochen befestigt zu sein, mag zunächst nur als ein nebensächliches Merkmal der Säugetiere erscheinen. Denn seine größte wissenschaftliche Bedeutung bestand bisher darin, daß es das einzige Merkmal war, welches den sicheren Schluß erlaubte, daß gewisse, in mesozoischen Gesteinen gefundene kleine Kieferchen von Säugetieren stammen und nicht von Reptilien. Andere Merkmale, die sie ebenfalls mit voller Sicherheit als Säugetiere hätten erkennen lassen, wie etwa das Fehlen von Knochennähten im Unterkiefer, sind oft sehr schwierig festzustellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



In Lehrbüchern wird bei Aufzählung der wichtigsten Merkmale von Säugetieren dieser Eigenschaft in der Regel kaum Erwähnung getan.

Die Trennung der Wurzeln muß aber als ein gewaltiger Fortschritt betrachtet werden gegenüber den Reptilien, deren Backzähne nur mit einer einfachen Wurzel befestigt waren. Es ist wichtig, die Bedeutung dieses Unterschiedes zu verstehen.

Kegelförmige, spitze Zähne, die nur als Fangzähne zu dienen haben, sind vorzüglich befestigt, wenn sie mit einer einfachen, kegelförmigen Wurzel etwa ebenso tief in den Kieferknochen eingelassen sind, als die Höhe ihrer freien Krone beträgt (Fig. 15C). Beim Festhalten eines kräftigen Beutetieres

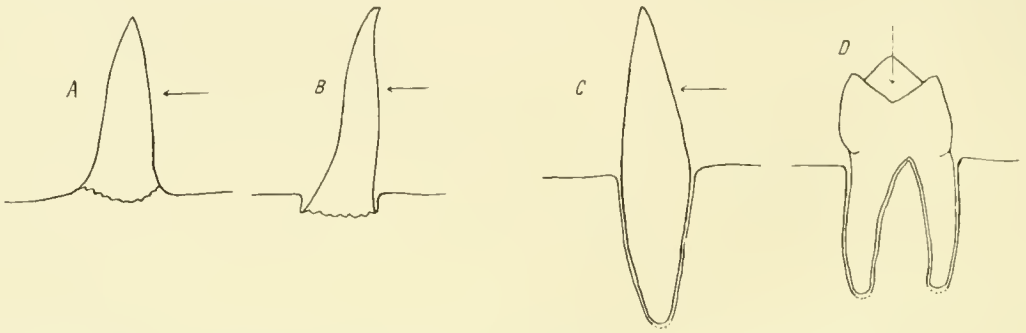



Fig. 15. *A* Akrodonter Zahn. *B* Protothekodonter Zahn. *C* Thekodonter Zahn mit einfacher Wurzel. *D* Thekodonter Zahn mit zwei Wurzeln.

ist es ihre Aufgabe, einem Druck zu widerstehen, der ihre Krone von der Seite trifft. Obwohl die Wurzel mit dem Knochen nicht fest verkittet ist, kann sie bei solchem seitlichen Druck in ihrer engen Alveole nicht ausweichen, und der Zahn kann, so lang er nicht entzwei bricht, nicht aus seiner Lage gebracht werden.

Es ist klar, daß eine solche Befestigungsweise mittelst einer langen Wurzel (thekodont) viel zuverlässiger ist, als es die ursprünglichere Art der Befestigung der Zähne innerhalb der Tetrapoda war, bei der die Basis der Krone mit ihrer unteren oder seitlichen Fläche auf der Oberfläche des Knochens festgewachsen oder festgekittet ist (akrodont, Fig. 15 A, oder pleurodont), selbst wenn der Sockel der Krone dabei in einer Grube eingesenkt ist (protothekodont, Fig. 15 B). Unter allen Umständen wird die Krone bei starkem seitlichem Druck sich leichter an einer Nahtstelle vom Knochen lösen als von ihrer Wurzel abbrechen.

Bei einer ganzen Anzahl von Reptiliengruppen, die besonders kräftige, nur in einer Reihe auf die Kieferränder beschränkte Fangzähne trugen, stellte sich seit der Trias die neue thekodonte Befestigungsart ein, die mehr Sicherheit bot gegen ein Losbrechen. Der zu einer langen Wurzel umgebildete Sockel des Zahnes senkte sich in eine tiefe Grube (Alveole) des Kieferknochens ein. In dieser Alveole war die Wurzel nicht mehr starr mit dem umgebenden Knochen verwachsen, sondern stand nur durch Weichteile mit ihm in sicherer, aber etwas elastischer Verbindung. Der tief in den Knochen eingelassene Zahn war nun zweifellos besser befestigt als der oberflächlich aufgekittete. Die ältere akrodonte (pleurodonte und protothekodonte) Bezahnung findet sich noch bei allen Amphibien, ferner bei fast allen paläozoischen Reptilien und denen, die eine Gaumenbezahnung besitzen, nämlich bei den meisten Theromorpha, bei allen Rhynchocephala und Lepidosauria. Die neuere thekodonte Bezahnung findet sich dagegen bei allen Archosauriern (Crocodilia, Pseudosuchia, Dinosauria, Pterosauria, Aves), ferner bei den Sauropterygia und Ichthyopterygia, sowie unter den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Theromorphen besonders bei den Cynodonta, unter denen die Vorfahren der Säugetiere vermutet werden. Bei allen thekodonten Reptilien besitzt aber jeder der Zähne nur eine einfache Wurzel.

Nun mußte aber vielfach das Bedürfnis auftreten, die gefangene Beute mit den Zähnen nicht nur festzuhalten, sondern auch kräftig zu quetschen, zunächst wohl nur zu dem Zweck, das zappelnde Opfer durch die dadurch veranlaßten Verletzungen zu lähmen, dann aber auch um größere Bissen schluckgerecht zu machen; sie wurden dabei durch wiederholtes Beißen in eine zum Verschlucken geeignete Form gebracht, wobei auch Schalen, Knochen usw. zerbrochen werden konnten. Ein Teil der Zähne wird zu diesem Zweck gerne stumpfer und niedriger.

Diese Tätigkeit geht schon bei Reptilien unmerklich in richtiges Kauen über, wobei ursprünglich die Zähne längere Zeit wie Hämmer oder wie Backen eines Nußknackers auf die zwischen ihnen hin und her geschobenen Bissen wirken. Die Zähne erhalten dabei entweder eine verbreiterte flache Krone, die sie zum Zerquetschen eignet (für Schalentiere, Fig. 9, S. 14), oder sie werden mehrspitzig wie kurzzackige Gabeln und sind besser zum Zerreißen der tierischen Gewebe geeignet (für Insekten). Der Druck, der bei solcher Kautätigkeit auf die Zähne geübt wird, wirkt senkrecht von oben auf die Zahnkrone.

Die Ausbildung solcher Kauzähne läßt sich unter rezenten wie fossilen Reptilien sowohl bei akrodonter wie thekodonter Bezahnung beobachten. Doch sind weder bei den einen wie bei den anderen sehr erhebliche Fortschritte in der Kautätigkeit gemacht worden. Bei den akrodonten Formen ist der Grund vielleicht der, daß andauerndes Hämmern die aufgekitteten Zähne leicht lockert. Die Befestigung akrodonter Zähne ist weder für Fangzähne noch für Kauzähne größeren Ansprüchen gewachsen.

Bei thekodonten Kauzähnen liegt der Grund des mangelnden Erfolges aber auf der Hand. So vorzüglich sich eine einfache, lange konische Wurzel für Fangzähne bewährt, bei denen die Zahnkrone nur einem von der Seite wirkenden Druck standzuhalten hat, so große Mängel zeigt diese Befestigung, wenn ein hämmernder Druck längere Zeit senkrecht von oben auf die Kaufläche fällt. Die einfache Wurzel muß dabei wie ein Keil wirken, der durch Hammerschläge in seine Unterlage eingetrieben wird.

Bei den pflanzenfressenden Dinosauriern aus der Kreide wurde diesem Übelstand bekanntlich in der Weise auszuweichen gesucht, daß erstens die Ebene der Kaufläche mehr parallel zur Längsachse der Zähne gestellt ist, so daß der beim Aneinanderreiben der Kauflächen auf sie geübte Druck fast senkrecht auf die Längsachse der einwurzeligen Zähne wirkt. Zweitens wurden die einzelnen Zähne immer kleiner, aber immer zahlreicher und bildeten miteinander eine innig zusammenhängende Masse, so daß der auf die gemeinsame Kaufläche ausgeübte Druck sich stark verteilte. Bei *Trachodon mirabilis* setzen nach Cope im ganzen 2072 kleine Zähne die 4 für die Größe des Tieres ziemlich bescheidenen Kauflächen zusammen.

Aus der Schwierigkeit, bewurzelte Zähne zum kräftigen und ausgiebigen Kauen zu benutzen, gab es aber einen viel günstigeren Ausweg, den in der Tat zu allerletzt auch die Dinosaurier in der oberen Kreide noch fanden. Bei den Ceratopsidae nämlich trennte sich die Wurzel der Kauzähne in zwei Schenkel, aber der Triumph dieses Gedankens sollte ihnen nicht lange mehr zu gut kommen. Dinosaurier überlebten das Ende der Kreidezeit nicht. Ein Kauzahn mit zwei getrennten Wurzeln (Fig. 15 D) wirkt bei seiner Betätigung nicht mehr wie ein Keil, der den Knochen zu sprengen droht, oder wie ein Nagel, dessen Spitze sich dabei immer weiter einbohrt. Seine Krone sitzt auf der Knochen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



brücke, die seine beiden Alveolen trennt, wie ein Reiter auf dem Sattel und wird einen starken, auch hämmernden Druck senkrecht von oben mit Leichtigkeit aushalten, ohne verschoben zu werden. Auch durch seitlichen Druck auf die Krone, wie er ja auch beim Kauen leicht vorkommen kann, können die langbewurzelten Zähne nicht aus ihrer Lage gebracht werden.

Getrennte Wurzeln bilden die ideale Befestigung für Kauzähne. Ihre Erscheinung war eines der bedeutungsvollsten Ereignisse in der Geschichte der Wirbeltiere. Denn durch sie wurden die Kauzähne erst wirklich leistungsfähig. Als sie sich entwickelten unter den Theromorphen, entstand das Säugetier. Leistungsfähige Kauzähne mit mehreren Wurzeln waren das äußere Zeichen des Leitmotivs, mit dem die Säugetiere in die Erdgeschichte eintraten. Das Auftreten mehrwurzeliger Kauzähne hat die Entstehung der Säugetiere nicht nur begleitet, sondern sie wahrscheinlich erst ermöglicht und sogar veranlaßt.

Nicht die Verbreiterung der Zahnkronen, nicht das Auftreten von mehreren Spitzen anstelle der einzigen Spitze der Fangzähne ist es, was den großen Fortschritt bedeutete, der zur Entstehung der Säugetiere führte. Solche Erscheinungen treten bei sehr verschiedenen Gruppen von Reptilien auf, besonders von landbewohnenden, z. B. *Cynognathus* (Fig. 11, S. 14), ohne daß sie eine größere Bedeutung erhielten. Auch wenn im Zusammenhang damit eine Änderung der Nahrung eintrat, wie bei den verschiedenen Pflanzenfressern unter den Reptilien, so blieb sie doch nur auf einen kleineren Kreis von Formen beschränkt und zeitigte keine tiefergreifende Änderung der Organisation. Die betreffenden Formen blieben immer Reptilien. Erst die getrennten Zahnwurzeln schufen das Säugetier.

Den Anlaß zur Trennung der Wurzeln mag eine Vergrößerung der Backzähne gebildet haben, deren eigentliche Ursache sich wohl nicht sicher feststellen läßt.

Es läßt sich jedenfalls nicht nachweisen, daß die Veränderungen, welche die Zahnkronen zum Kauen befähigten, die Veranlassung waren zur Trennung ihrer Wurzeln; denn wir beobachten solche Veränderungen häufig genug bei Reptilien, ohne daß es zu dieser Trennung kam. Die Wurzel blieb trotzdem einfach, wie sie es bei den nächsten Verwandten war, deren Zähne einfache Fangzähne geblieben waren. So ist es auch noch bei allen Cynodonta gewesen trotz ihrer sonstigen Säugerähnlichkeit.

Es läßt sich auch nicht etwa eine allgemeine Tendenz annehmen, die sich in einer Vermehrung der Zahnwurzeln äußerte. Denn die Schneidezähne bleiben stets einwurzelig, nur die Zähne, die zum Kauen sich eignen, die Backzähne, erhalten mehrere Wurzeln. Der Eckzahn schließt sich bald den Schneidezähnen, bald den Backzähnen in dieser Beziehung an. Den unmittelbaren Anstoß zur Teilung der Wurzeln sieht Schlosser wohl mit Recht in einer Streckung der Backzähne. Bei den einwurzeligen Zähnen ist der Querschnitt in der Regel etwa so lang als breit. Bei den mesozoischen Triconodonta (Fig. 13, S. 16) ist aber der Querschnitt der oberen und unteren Backzähne beträchtlich in die Länge gestreckt. Eine solche Streckung bedeutete ursprünglich wohl nur eine Vergrößerung der einzelnen Zahnkronen. Die Wurzel, die an der Streckung der Krone teilnimmt, erlitt dabei leicht aus Mangel an genügendem Material eine Teilung, so daß zwei Wurzeln hintereinander traten. Bei den gleichzeitigen Pantotheria verhalten sich aber nur die vorderen Backzähne, die Prämolaren, wie die der Triconodonta. Der dreieckige Querschnitt ihrer hinteren Backzähne (vergl. Fig. 17, S. 36) aber ist nicht länger wie breit, im Oberkiefer sogar viel breiter als lang. Trotzdem besitzen auch sie die 2 in der Längsrichtung hintereinander stehenden Wurzeln. Das läßt sich wohl nur so erklären, daß auch bei ihnen zunächst nur eine Längsstreckung der Zähne eingetreten war, welche zur Teilung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Wurzeln führte wie bei den Triconodonta. Dieser Längsstreckung folgte erst nachträglich eine Verbreiterung der hinteren Backzähne, die aber nur an den oberen Backzähnen, wo sie viel bedeutender war als an den unteren, zu einer nochmaligen Teilung der Wurzeln führte, aber einer Querteilung, so daß hier noch eine dritte Wurzel nach innen von den beiden ersten Wurzeln entstand, die den unteren Backzähnen fehlt. Daraus ist vielleicht der Schluß zu ziehen, daß die trituberkulären und trigonalen Zähne der Pantotheria tatsächlich, wie von manchen angenommen wird, von trikonodonten Zähnen abzuleiten sind; nur ihre Prämolaren haben diesen altertümlicheren trikonodonten Zustand bewahrt, den heute auch noch die Prämolaren der Carnivora deutlich zeigen. Nur unter dieser Annahme erscheinen mir die drei Wurzeln der oberen und die zwei Wurzeln der unteren Backzähne der Pantotheria erklärlich, die diese Ausbildung den späteren Säugetieren vererbt haben. Die Anordnung der Zahnspitzen steht einer Ableitung der Pantotheria von den Triconodonta nicht im Wege, denn bei *Phascolotherium* z. B. stehen die Nebenspitzen noch seitlich von der Hauptspitze, und nur bei den extremeren Formen wie *Triconodon* selbst stehen alle Spitzen in einer Längsreihe.

Erst zur Jurazeit erscheinen die getrennten Wurzeln in Verbindung mit mehrspitzigen Kronen. Und erst diese Formen sind als vollendete Säugetiere zu bewerten.

Die Trennung der Wurzeln wurde aber schon vorher angekündigt durch eine oberflächliche Furche auf der sonst einfachen konischen Wurzel. Wir können diese Furche sowohl bei gewissen Cynodonta (*Diademodon*) beobachten, wie bei den als *Dromatherium* (Fig. 12, S. 16) und *Microconodon* bekannten kleinen Kiefern aus der Trias von Nord-Carolina, welche gewöhnlich als die ältesten Säugetiere gelten. Ob diese Formen wirklich schon Säugetiere sind, oder ob sie vielleicht doch noch Reptilien waren, wird erst zu entscheiden sein, wenn einmal vollständigere Reste dieser rätselhaften Tetrapoda vorliegen. Als Zwischenformen wenigstens müssen sie zweifellos gelten. Einfache Wurzeln mit einer Längsfurche auf der Außenseite finden sich oft, u. a. auch an den Backzähnen von *Halichoerus grypus* (Fig. 27, S. 51). Nur bedeutet hier diese unvollständige Trennung von zwei Wurzeln ein Stadium der Rückbildung, während sie bei *Dromatherium* ein Stadium der Fortbildung darstellt.

## 6. Folgen des Auftretens getrennter Zahnwurzeln.

Das Auftreten von mehrwurzeligen Backzähnen muß ich für eines der allerbedeutsamsten Merkmale der Säugetiere halten, sogar für dasjenige, welches das Entstehen von zahlreichen anderen wichtigen Merkmalen, durch die sich die Säugetiere vor den Reptilien auszeichnen, zum Teil erst veranlaßt hat, zum Teil deren Erhaltung und Ausbildung wenigstens begünstigt hat.

Mehrwurzelige Zähne sind gebaut für starken Druck, welcher bei kräftigem und andauerndem Kauen auf die Zahnkrone ausgeübt wird. Voraussetzung für ihre Betätigung ist aber, daß auch die Kieferknochen, in denen diese Zähne stecken, widerstandsfähig genug sind, den stärkeren Druck auszuhalten, der auf sie übertragen wird. Da ist es nun sehr beachtenswert, daß eines der zuverlässigsten Merkmale, durch das sich Säugetiere von Reptilien unterscheiden lassen, darin besteht, daß jeder Unterkieferast bei den Reptilien aus mehreren getrennten Knochen (Fig. 10, S. 14) zusammengesetzt ist, welche durch Nähte miteinander verbunden sind, während bei den Säugetieren jede Unterkieferhälfte einen einheitlichen Knochen ohne Nähte darstellt. Sicher ist nun ein einheitlicher Knochen viel widerstandsfähiger, als ein aus mehreren Stücken zusammengesetzter, bei welchem die Zähne, die Ansätze der Kaumuskeln und das Kiefergelenk auf verschiedene Knochen verteilt sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Letzterer Zustand genügt wohl für ein Gebiß, das beim Kauen keinen allzugroßen Druck ausübt. Das Kaugebiß von Säugetieren stellt aber höhere Ansprüche an die Festigkeit der Kiefer, besonders wenn diese, wie bei den ältesten Säugetieren, stark verlängert sind. Diesen Ansprüchen wird genügt, wenn das die Zähne tragende Dentale, einer der verschiedenen den Unterkiefer bildenden Knochen, sich auf Kosten der übrigen so stark ausdehnt und schließlich mit deren Resten so vollständig verwächst, daß es allein den ganzen Unterkiefer darstellt. Auf diese Weise dürfte tatsächlich bei den Säugetieren der einheitliche Unterkiefer entstanden sein, während die ihnen am nächsten stehenden Reptilien, die Cynodonta, noch die Nähte zwischen dem schon sehr groß gewordenen Dentale und den Resten anderer Knochen deutlich zeigen. Es liegt nahe, einen ursächlichen Zusammenhang zwischen den mehrwurzeligen Backzähnen und dem einheitlichen Unterkiefer der Säugetiere anzunehmen.

Ist die obige Annahme beim Unterkiefer richtig, dann müßten auch am Oberkiefer der Säugetiere eigentümliche Einrichtungen zu erwarten sein, die geeignet sind, seine Festigkeit zu erhöhen. In der Tat finden wir an den die Backzähne tragenden Maxillaria der Säugetiere charakteristische Gaumenplatten entwickelt, die beiderseits in der Mittellinie zusammenstoßen und, ergänzt durch ähnliche Fortsätze der Praemaxillaria und der Palatina, eine knöcherne, quer durch die Mundhöhle ziehende horizontale Wand darstellen, den sekundären harten Gaumen. Durch ihn wird eine Versteifung der Maxillaria erzielt, die dem ganzen Oberkiefer eine beträchtlich erhöhte Festigkeit verleiht. Von den Reptilien haben nur die modernen Krokodile einen in ähnlicher Weise gebauten harten Gaumen. Einen Beginn dieser Gaumenbildung zeigen aber gewisse Cynodonta, die ihre Backzähne ohne Zweifel schon zum Kauen benutzten. Als die Säugetiere entstanden, brauchten sie den für sie so wichtigen Apparat nur noch weiter auszubilden.

In diesem Zusammenhang erscheint auch der durchgehends so feste und solide Bau des ganzen Säugetierschädels in einem neuen Lichte, wenn man ihn mit dem oft so lockeren und hinfälligen Aufbau vergleicht, der den Schädel bei vielen Reptilien auszeichnet.

Dem harten Gaumen der Säugetiere kommt bekanntlich auch Bedeutung zu als Widerlager für die Bewegungen der Zunge, deren Aufgabe es ist, beim Kauen die Bissen zwischen die Zähne zu schieben. Eine ähnliche Aufgabe wie die Zunge erfüllen bei den Säugetieren auf der labialen Seite der Zähne die muskulösen Wangen und Lippen. Sie fehlen den Reptilien noch vollständig, sind ein charakteristisches Merkmal der Säugetiere, und ihr Vorhandensein bei diesen ist nur im Zusammenhang mit der wichtigen Kautätigkeit der Backzähne verständlich.

Die mehrwurzeligen Backzähne sind dazu bestimmt, die im Rachen aufgenommenen Nahrungsbissen längere Zeit hindurch kräftig zu zerkauen und sie dadurch zu einer breiartigen, mit Speichel durchsetzten Masse zu verarbeiten, ehe sie an den Magen weitergegeben werden. Dem Magen und Darm wird damit seine Arbeitsleistung erleichtert, und er ist dadurch befähigt, in kürzerer Zeit die ihm noch verbleibenden Leistungen in der Verarbeitung der Nahrungsbissen auszuführen. Eine gründliche mechanische Zerkleinerung, wie sie zwischen den Kauzähnen im Munde erfolgt, muß die chemischen Vorgänge, welche im Magen und Darm die Verdauung bewirken, ganz beträchtlich abkürzen. Daher werden Heuschrecken, die von einer Eidechse unzerstückelt und höchstens etwas gequetscht hinuntergeschluckt werden, sehr viel langsamer verdaut werden als bei einer Spitzmaus, die sie vorher zu Brei zerkaut, ehe sie sie schluckt. Eine gesättigte Spitzmaus wird daher sehr viel früher wieder hungrig, d. h. zu einer neuen Mahlzeit bereit sein können, als eine mit einer gleich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



großen Portion satt gewordene Eidechse gleicher Größe. Die Folge muß sein, daß die Spitzmaus, das Säugetier mit mehrwurzeligen Kauzähnen, im gleichen Zeitraum eine sehr viel größere Quantität von Nahrung zu sich nehmen und verdauen kann und wird als die Eidechse, das Reptil mit einfachen Fang- und Quetschzähnen.

Einige Beobachtungen, die ich in der Literatur über das Nahrungsbedürfnis gefangen gehaltener Reptilien und tierfressender Säuger fand, bestätigen diese Annahme.

Eine Eidechse, *Lacerta viridis* (vermutlich 24—30 g Gewicht), fraß nach Erber in neun Monaten (Februar bis November) über 3000 Insekten, meist Mehlwürmer. Das Gewicht dieser Menge dürfte auf etwa 500 g zu schätzen sein, so daß auf den Tag nicht mehr als durchschnittlich 2 g kommen.

Eine Spitzmaus, *Sorex vulgaris*, von 12 g Gewicht fraß nach Rörig in 88 Tagen 3733 Mehlwürmer, 4 Engerlinge, 3 Frösche und 1 Maus, was einem Gesamtgewicht von etwa 700 g entsprechen dürfte. Das würde auf den Tag durchschnittlich etwa 8 g betragen.

Demnach würde, auf gleiches Körpergewicht berechnet, die Spitzmaus etwa der 8—10fachen Nahrungsmenge bedürfen, die eine Eidechse braucht.

Eine Spitzmaus frißt täglich eine Maus auf, die größer ist als sie selbst. Ein Maulwurf verzehrt täglich das $1^1/_2$fache seines Gewichts an Regenwürmern.

Schlangen nehmen bekanntlich eine sehr große Menge von Nahrung auf einmal zu sich. Es dauert dann aber lange Zeit, bis sie wieder das Bedürfnis haben, eine neue Mahlzeit zu halten.

Eine Anaconda (*Eunectes murinus*) von 6 m Länge und 75 kg Gewicht hielt (nach Vaillant 1892) im Laufe von 5 Jahren durchschnittlich jährlich fünf Mahlzeiten, verschlang dabei aber jedesmal ein ganzes Tier von durchschnittlich 7 kg, also jährlich etwa 35 kg. Das ergibt für einen Tag ein Nahrungsbedürfnis von 100 g.

Nach Beobachtungen an 36 Krokodilen war (nach Gaudry 1896) der tägliche Nahrungsbedarf durchschnittlich 300 g für jedes Tier. Dagegen erhielt eine Hyäne täglich 3 kg, ein Panther ebenfalls 3 kg, ein Löwe 5 kg.

Die Gewichtsmenge Fleisch, die also einer sehr großen Riesenschlange für 2 Monate, einem Krokodil für fast 3 Wochen genügt, würde für eine Hyäne oder einen Panther nur für etwa 2 Tage ausreichen. Diese Raubsäugetiere fressen also im gleichen Zeitraum etwa zehnmal so viel als ein Krokodil und etwa dreißigmal so viel als eine Riesenschlange von mindestens gleicher Größe.

Mögen die angeführten Zahlen auch sehr veränderlich sein, die Tatsache steht fest, daß die warmblütigen Säugetiere eine außerordentlich viel größere Menge von Nahrung verlangen als die kaltblütigen Reptilien.

Die nach der Verdauung in den Körper übergegangenen Nahrungsstoffe werden durch den Blutstrom in den Körpergeweben verteilt. Dort können sie als Baustoffe für neue Gewebe dienen zum Zweck des Wachstums oder der Fortpflanzung. In der Menge der dazu benötigten Nahrungsstoffe ist bei Säugetieren und Reptilien ein wesentlicher Unterschied nicht festgestellt und wahrscheinlich auch nicht vorhanden. Was zu diesen Zwecken nicht verwendet wird, unterliegt früher oder später der Oxydation und muß dann in Gestalt von Kohlensäure, Wasser und Harnstoffen aus dem Körper wieder ausgeschieden werden.

Wenn Wachstum und Fortpflanzung nicht in Betracht kommt, muß angenommen werden, daß der Körper durchschnittlich innerhalb des gleichen Zeitraums etwa dieselbe Menge, welche er in Gestalt von Nahrungsstoffen in sein Blut aufgenommen hat, in Gestalt der genannten Oxydations-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



produkte als Abfallstoffe wieder abgibt. Ein Teil der aufgenommenen Nahrungsstoffe wird ja verwandt zum Ersatz einer entsprechenden Menge abgenützter Gewebestoffe, welche aber dafür an seiner Stelle oxydiert werden. Ein anderer Teil kann in Form von Reservestoffen im Körper längere Zeit abgelagert werden, kommt aber zu seiner Zeit auch wieder zur Oxydation. Auch die in Form von Verdauungssäften in den Darmtraktus entleerten Stoffe kehren zum allergrößten Teil aus dem Darm wieder in das Blut zurück.

Wenn also ein Säugetier dauernd im gleichen Zeitraum eine mehrfach größere Menge von Nahrung verdaut und in sein Blut aufnimmt als ein gleich großes Reptil, dann muß auch dauernd in den Geweben seines Körpers eine entsprechend größere Menge von Stoffen, teils von neu eingeführten oder in Reserve gehaltenen Nahrungsstoffen, teils von abgenutzten Gewebestoffen, oxydiert und ausgeschieden werden. Der Stoffwechsel muß daher beim Säugetier ein sehr viel lebhafterer sein als beim Reptil. Infolgedessen steigt auch der Bedarf an Sauerstoff ganz erheblich. Um diesen zu decken, muß beim Säugetier eine beträchtliche Vergrößerung der Lungenoberfläche vorhanden sein, verbunden mit einer bedeutend erhöhten Atem- und Pulsfrequenz. In innigem Zusammenhang mit diesen Anforderungen steht auch die Durchführung einer vollständigen Trennung der beiden Herzkammern, wodurch eine Vermischung des arteriellen und venösen Blutes völlig ausgeschlossen und der Blutkreislauf der Säuger vollkommener wird.

Da nun die Oxydation stets unter Wärmeentwicklung von statten geht, muß bei der erheblichen Steigerung der Oxydationen im Säugetierkörper dauernd eine beträchtlich größere Menge von Wärme erzeugt werden als in dem des Reptils, und die Folge muß eine dauernde Erhöhung der Körpertemperatur sein. Je mehr Nahrungsstoffe dem Blute durch die Verdauung dauernd im gleichen Zeitraum zugeführt werden, um so höher muß seine Temperatur steigen. Welche Bedeutung hat nun die Wärme für den Organismus?

## 7. Die Körperwärme, ihre Herkunft und ihre Vorteile.

Alle Lebewesen bedürfen der Wärme, um ihre Lebenskraft entfalten zu können. Bei den Tetrapoda vor allem ist eine gewisse, bei den verschiedenen Formen außerordentlich verschiedene Höhe der Körpertemperatur nötig, damit die Lebensäußerungen sowohl des ganzen Tieres wie seiner einzelnen Organe sich in geeigneter Weise abspielen können. Die Wärmequellen können außerhalb oder innerhalb des Organismus liegen. Die nötige Wärmemenge kann daher direkt von außen bezogen werden. Entweder ist nämlich das umgebende Medium, Wasser oder Luft, schon warm genug, oder das Tier muß sich der direkten Sonnenbestrahlung aussetzen. Die nötige Wärmemenge kann aber auch im Körper des Tieres selbst erzeugt werden, indem darin befindliche Stoffe, Träger potentieller Energie, einen Oxydationsprozeß durchmachen und verbrennen. Die Ergiebigkeit dieser Wärmequelle ist vollkommen abhängig von der Menge der aufgenommenen Nahrung, welche die oxydierten Stoffe fortdauernd zu ersetzen hat.

Ist nun die Nahrung nicht sehr reichlich und die Zufuhr neuer Nahrungsstoffe ins Blut etwas spärlich, wie es in der Regel bei Reptilien der Fall ist, so wird damit allein der Wärmebedarf des Tieres nicht gedeckt; bei ihnen ist daher höhere Luft- oder Wassertemperatur, bezw. stärkere Sonnenbestrahlung notwendig, um die Lebensgeister des Tieres genügend zu wecken. Je höher nun die Zufuhr an Wärme ist, die den Tieren aus diesen Quellen zukommt, desto lebhafter werden alle ihre Lebensäußerungen, bis ein Optimum in der Durchwärmung des Körpers erreicht ist. Eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Steigerung der Temperatur über dieses Optimum ist verhängnisvoll für das Leben und wird mit allen Mitteln vermieden. Je tiefer aber die Körpertemperatur unter diesem Optimum bleibt, desto träger werden alle Lebensäußerungen, bis bei einer gewissen niederen Temperatur ein Erstarrungszustand eintritt, bei dem alle Lebensäußerungen nahezu ganz aufhören. Innerhalb dieser beiden Temperaturgrenzen zeigen die Reptilien jedoch normale Lebensäußerungen. Nur gilt allgemein für sie der Grundsatz: „je wärmer, desto lebhafter".

Die Steigerung der Lebensenergie bei höherer Temperatur bezieht sich auch auf die Nahrungsaufnahme und Verdauung, die bei höherer Temperatur sehr ausgiebig ist, bei niederer schließlich ganz unterbleibt.[1]) Reptilien sind außerordentlich abhängig von den Außentemperaturen und vom Sonnenschein, da diese die Hauptquellen der ihnen nötigen Körperwärme sind, welche durch die Nahrung nur zum geringsten Teil gedeckt wird. Aber gerade, wenn die Außentemperatur niedrig ist, versagt die Nahrungsaufnahme als Wärmequelle ebenfalls ganz. Reptilien sind daher am lebhaftesten im Sonnenschein und in warmen Klimaten; in unseren Breiten verfallen sie alle in Winterschlaf.

Umgekehrt bildet bei den Säugetieren die Nahrung die Hauptquelle der nötigen Körperwärme. Bei der viel reichlicheren Nahrungsaufnahme bleibt ein großer Teil davon verfügbar lediglich zur Befriedigung ihres Wärmebedarfs. Der Körper der Säugetiere ist daher nicht oder viel weniger angewiesen auf außerhalb des Körpers liegende Wärmequellen. Er ist wenig von der Außentemperatur abhängig. Auch bei den Säugern besteht ein Optimum der Körpertemperatur. Dieses muß aber bei ihnen unter allen Umständen erreicht sein, wenn ihre Lebensäußerungen überhaupt normal vor sich gehen sollen. Dies Optimum schwankt bei jeder Art nur unbedeutend. Die Körpertemperatur muß daher konstant bleiben, Säugetiere sind homöotherm. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß die warmblütigen Tiere, auch die Vögel, dauernd eine gleichbleibende Körpertemperatur haben müssen. Ein merkliches Sinken ihrer Temperatur unter dieses Optimum bedeutet die gleiche Lebensgefahr für sie wie ein merkliches Steigen darüber.

Im Gegensatz dazu vertragen die kaltblütigen Wirbeltiere, denen ein merkliches Steigen ihrer Körpertemperatur ebenso verhängnisvoll wird wie den Warmblütern, ohne weiteres das Sinken ihrer Körpertemperatur im weitestgehenden Maße; ja bei vielen von ihnen dürfte während ihres ganzen Lebens das Optimum ihrer Körperwärme nur selten erreicht werden.

Zweifellos besitzen die Säugetiere in der Homöothermie einen großen Vorzug gegenüber den poikilotherm gebliebenen Reptilien, obwohl es feststeht, daß diese Kaltblüter bei einem viel geringeren Nahrungsbedürfnis in geeigneter Umgebung gleichfalls vorzüglich gedeihen. Es ist aber ein ungeheurer Vorteil der Warmblüter, daß sie unabhängig von der wechselnden Außentemperatur, die gewöhnlich niederer ist als das Optimum ihrer Körpertemperatur, dauernd im Vollbesitz ihrer Lebenskräfte sind, während die von der Außentemperatur abhängigen Kaltblüter vielfach einen großen Teil ihres Lebens das Optimum ihrer Körperwärme nicht zu erreichen vermögen und daher als Poikilotherme in dem Vollbesitz ihrer Lebenskräfte sich nur dann befinden, wenn die Witterung ihnen besonders günstig ist.

Säugetiere zeigen in den Tropen wie in kalten Zonen, zur warmen wie zur kalten Jahreszeit, bei Tag, wenn die Sonne scheint, wie zur Nacht durchschnittlich die gleiche volle Lebensintensität. Mit Ausnahme von einigen, meist kleinen winterschlafenden Arten ist die große Mehrheit der Säuger verhältnismäßig unabhängig von der Außentemperatur in der Fähigkeit, ihre Lebenskraft zu äußern;

[1]) Bei einer großen Riesenschlange, *Python molurus*, nahm nach H. M. Phipson die Dauer der Verdauung einer großen Beute während der heißen Zeit 8 Tage in Anspruch (von der Mahlzeit bis zur Kotentleerung), während kälterer Witterung bis 38 Tage. Ähnliche Zahlen gibt Vaillant für *Eunectes murinus* an. In der kalten Zeit blieb P. molurus 113 Tage ohne Nahrung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nur ihre Lebensgewohnheiten richten sie einigermaßen nach dem Wechsel der Temperatur und der Sonnenbescheinung ein.

Durch die Homöothermie ist dafür gesorgt, daß, reichliche Ernährung vorausgesetzt, zahlreiche Landsäugetiere die kalten Winter ihrer Heimat aushalten und zahlreiche Seesäugetiere die kalten Meere bewohnen können, ohne merklich an ihrer Lebensintensität einzubüßen, wozu kein Reptil imstande wäre.

Doch gibt es vor allem unter den kleinen Säugern eine Anzahl, die während der kalten Jahreszeit ihre Homöothermie aufgeben, poikilotherm werden und den Reptilien gleich in einen lethargischen Zustand, den Winterschlaf verfallen, während dessen ihre Lebensäußerungen auf ein Minimum herabgesetzt sind. Wenn bei mildem Frühlingswetter die Möglichkeit besteht, durch reichliche Nahrung die Körpertemperatur wieder dauernd auf der notwendigen Höhe des Optimum zu erhalten, geht der Winterschlaf zu Ende. Er befällt aber nur solche Säugerarten, welche während des Winters durch Nahrungsmangel so bedroht sind, daß keine Aussicht besteht, mit der verfügbaren Nahrungsmenge die Körpertemperatur dauernd auf der nötigen Höhe zu erhalten. Bei den warmblütigen Vögeln tritt dieser Zustand nicht ein, da sie bei drohendem Nahrungsmangel auszuwandern vermögen.

Notwendig ist den Warmblütern andauernde reichliche Ernährung. Längeres Hungern, das von den Reptilien meist leicht ertragen wird, besonders bei niederen Temperaturen, kann der Warmblüter, der nicht Winterschläfer ist, nicht ertragen. Er geht dann übrigens daran zu Grunde, daß sein Organismus bestrebt ist, vor allem das nötige Optimum an Körpertemperatur aufrecht zu erhalten. In diesem Bestreben bringt er, wenn die dafür aufgespeicherten Reservestoffe verbraucht sind, immer mehr Baustoffe der Organe zur Oxydation, ohne sie ersetzen zu können, bis der ganze Bau zusammenbricht.

## 8. Das Rätsel der Homöothermie.

Es ist zweifellos, daß der Körper der Tetrapoda zur höchsten Entfaltung seiner Lebensintensität viel mehr Wärme braucht, als von einem poikilothermen Reptil innerhalb seines Körpers erzeugt werden könnte. Für das werdende Säugetier mußte es aber ein eminenter Vorteil sein, wenn es ihm gelang, einen möglichst großen Teil der dazu nötigen Wärme selbst zu erzeugen und nicht mehr so ganz von der Gunst des Klimas und der Witterung abhängig zu sein wie die Reptilien. Es ist daher verständlich, daß, sobald die Möglichkeit gegeben war, die innere Wärmeerzeugung zu erhöhen, diese Gelegenheit von einem Organismus auch ausgenutzt wurde; denn je mehr die inneren Wärmequellen leisteten, um so unabhängiger war er von den äußeren. Dem Säugetier war nun diese Gelegenheit gegeben mit seinen leistungsfähigen Kauzähnen. Mit diesen Werkzeugen war es möglich, dem Blut eine viel größere Menge verdauter Nahrungsstoffe zuzuführen, als das Reptil es vermochte. Je nach der Menge dieser Nahrungsstoffe mußte durch deren Oxydation sich eine mehr oder weniger beträchtliche Erhöhung der Körpertemperatur einstellen, verglichen mit der der Reptilien.

Die erhöhte Temperatur macht sich bei den Säugetieren natürlich auch im Magen und Darm geltend, wo die chemischen Vorgänge der Verdauung sich abspielen. Diese werden naturgemäß durch erhöhte Temperatur außerordentlich begünstigt und beschleunigt. (Vergl. S. 25 Anmerk.) Es darf, wie mir scheint, angenommen werden, daß mit steigender Temperatur die spezifische Wirkung der Verdauungssäfte stetig zunimmt bis zu einem Optimum und dann rasch sinkt. Dieses chemische Optimum beträgt wohl mindestens 46° C, es liegt aber wesentlich höher als das physiologische Optimum der Körpertemperatur.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



So veranlaßte bei dem werdenden Säugetier der etwas raschere Verlauf der Verdauung, welcher nur als Folge kräftiger Kautätigkeit eintrat, zunächst auch nur eine etwas erhöhte Körperwärme. Als deren Folge mußte aber eine noch raschere Verdauung und damit noch weiter erhöhte Körperwärme auftreten, die wieder die Verdauung noch mehr beschleunigen mußte, bis eine bestimmte Grenze erreicht war. Es liegt hier ein geschlossener Kreis von Ursachen und Wirkungen vor, die sich wechselseitig begünstigen, ein richtiger Circulus felix. Infolge dieser zwei günstigen Bedingungen, die sich gegenseitig immer weiter und weiter steigerten, mußte wie auf einer Leiter die Körpertemperatur von Sprosse zu Sprosse in die Höhe klettern. Auch der Stoffwechsel in den Geweben des Körpers mußte mit zunehmender Körpertemperatur immer lebhafter werden und erforderte immer reichlichere Zufuhr von neuen Stoffen zum Ersatz der abgenützten Gewebestoffe, die in immer reichlicheren Mengen zur Oxydation verfügbar wurden und so auch ihrerseits zur Erhöhung der Körperwärme beitrugen. Je mehr Wärme der Körper erzeugte, um so größer wurde sein Bedarf an Nahrung, um so größer die Menge von Nahrungsstoffen, die er verdauen und in das Blut aufnehmen konnte; je mehr Nahrungsstoffe er aber aufnahm, um so mehr Wärme mußte er erzeugen, bis ein Optimum erreicht war, das nicht überschritten werden konnte.

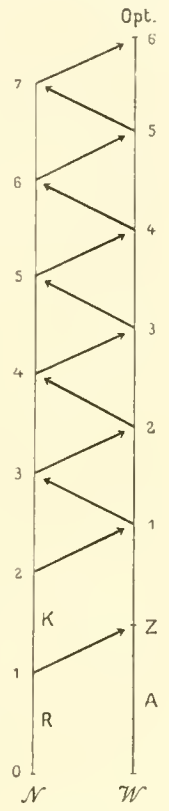


Fig. 16.

Auf nebenstehender Figur 16 wurde versucht, diesen Vorgang in schematischer Weise graphisch darzustellen:

Skala N gibt einen Maßstab der Nahrungsmengen, die in einem bestimmten Zeitraum in den Körper aufgenommen und ausgenutzt werden. Als Nahrungseinheit gilt die Menge, welche von einem Reptil (R) in diesem Zeitraum unzerkaut aufgenommen und verdaut werden kann.

Skala W bezeichnet die Körpertemperaturen. Als Wärmeeinheit gilt die Wärmemenge, um welche die Körpertemperatur steigt infolge der Oxydation einer Nahrungseinheit. Der Ausgangspunkt (z) der Wärmeskala bezeichnet die Höhe der Körpertemperatur, welche unabhängig von der inneren Oxydation erreicht wird, die also von der schwankenden Außentemperatur (A) veranlaßt und abhängig ist.

Durch Aufnahme der ersten Nahrungseinheit beim Reptil (R) macht sich eine Erhöhung der Körpertemperatur noch nicht bemerkbar; sie bleibt auf dem Ausgangspunkt (z) stehen. Erst durch Aufnahme einer 2. Nahrungseinheit, die durch Kauen (K) beim Säugetier ermöglicht ist, steigt die Körpertemperatur um 1 Wärmeeinheit von z auf 1. Diese 1. Wärmeeinheit ermöglicht die Aufnahme einer 3. Nahrungseinheit. Sie liefert dem Körper eine 2. Wärmeeinheit. Diese ermöglicht eine 4. Nahrungseinheit, welche eine 3. Wärmeeinheit liefert und so fort, bis das Optimum (Opt.) erreicht ist.

Der Organismus ist also imstande, die ihm günstigste Körpertemperatur selbst zu erzeugen, vorausgesetzt, daß er die Fähigkeit und die Gelegenheit hat, die dazu notwendigen Nahrungsmengen aufzunehmen und zu verdauen. Auf diese Weise dürfte, wie man sich jetzt vorstellen kann, das werdende Säugetier infolge seiner Kauzähne befähigt gewesen sein, das Optimum der Körperwärme automatisch zu erreichen. Dies Optimum konnte aber nicht überschritten werden, so wenig wie bei Reptilien; denn bei noch höherer Temperatur wäre sofort der Bestand des ganzen Organismus gefährdet gewesen. Schon Amphibien und Reptilien sind ja sehr empfindlich gegen zu hohe Temperaturen. Um z. B.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



größere Krokodile in unverletztem Zustande für wissenschaftliche Zwecke zu erhalten, wissen, wie mir erzählt wurde, Sammler kein bequemeres und rascher wirkendes Tötungsmittel, als die gefangenen Tiere einige Zeit der vollen Tropensonne auszusetzen.

Wenn nun der Organismus einmal darauf eingerichtet ist, so viel Wärme, als ihm vorteilhaft ist, automatisch selbst zu erzeugen, solange sich nur genügende Nahrung findet, dann ist es fast selbstverständlich, daß er die Körpertemperatur dauernd auf der Höhe des Optimum zu erhalten bestrebt ist. Um diese Homöothermie trotz der meist stark abweichenden Temperatur des umgebenden Mediums sicherzustellen, war die Ausbildung besonderer Regulatoren notwendig. Es mußten schon bei den Reptilien im normalen Organismus notwendigerweise Regulatoren tätig sein, welche die Entstehung zu hoher, verhängnisvoller Wärmegrade völlig ausschließen. Zu diesen mußten bei den Säugetieren Einrichtungen kommen, die ein Sinken der Körpertemperatur möglichst verhindern. So war mit der Erwerbung der Warmblütigkeit bei dem werdenden Säugetier fast untrennbar verbunden die Erwerbung oder weitere Ausbildung einer Anzahl von Einrichtungen, deren Aufgabe es ist, die Wärmeerzeugung im Körper zu regeln und nach Bedarf Wärmeverlust vorzubeugen oder ihn zu beschleunigen. Es mußten Schutzeinrichtungen für die Homöothermie geschaffen werden, welche das Entstehen zu hoher oder zu niederer Körpertemperaturen verhinderten. Ihre automatische Wirksamkeit wird natürlich von einem Nervenzentrum ausgelöst.

## 9. Schutz und Störungen der Homöothermie.

Regulatoren der Körperwärme sind u. a. die Bestände an Fett und Glykogen, die zu Zeiten von Nahrungsüberfluß in den Organen der Säugetiere aufgespeichert werden. Die sofortige Umsetzung dieser Träger potentieller Energie in Wärme zur Zeit ihrer Aufnahme in den Körper würde leicht Überwärmung des Körpers hervorrufen. In Zeiten von kärglicher Nahrungsgelegenheit stehen diese aufgespeicherten Stoffe aber jederzeit zu sofortiger Lieferung fehlender Wärme bereit. Bei den kaltblütigen Wirbeltieren findet Aufspeicherung solcher Reservestoffe meist nur in ganz beschränktem Umfange statt. Größere Fettansammlungen z. B. bei Schlangen dürften nicht der Wärmeerzeugung dienen, sondern eher der Erhaltung der Muskelkraft oder andrer Lebensäußerungen wie der Fortpflanzung, oder nur des Stoffwechsels angesichts der Möglichkeit langen Fastens.

Die Abkühlung geht hauptsächlich durch die Hautoberfläche vor sich. Spezielle Einrichtungen zur Abkühlung der Körperwärme stehen den Säugetieren aber in ihren Schweißdrüsen und vor allem in den Lungen zur Verfügung. Wenn durch gesteigerte Atemfrequenz eine lebhafte Wärmeproduktion im Körper der Säugetiere zum Ausdruck kommt, wird gleichzeitig eine erhebliche Abkühlung der Körperwärme erzielt durch größere Mengen warmer, mit Wasserdampf gesättigter Atemluft, die der Körper abgibt. Solche Einrichtungen, durch Verdunstung von Wasser Abkühlung zu erzielen, sind für Reptilien selten nötig; auch sie öffnen aber zu solchem Zwecke den Rachen.

Der Abkühlung durch die Hautoberfläche sind die Säugetiere überall fast dauernd ausgesetzt, da die Temperatur sowohl des von ihnen bewohnten Wassers wie die der Luft selbst in den Tropen meist geringer ist als ihre Körperwärme. So wird die Entwicklung eines Haarkleides bei den Säugern als besonderen Schutzmittels gegen diese Abkühlung sehr verständlich. Es ist durchaus nicht nötig anzunehmen, daß die Entstehung der Säuger nach Gegenden mit kaltem Klima verlegt werden muß, um die Entstehung des Haarkleides erklärlich zu machen. Selbst in den Tropen tritt das Bedürfnis nach einem Schutz gegen Abkühlung dringend auf, wie jeder weiß, der sich einige Zeit dort aufhielt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Auch dort zeigen sehr häufig die Lufttemperaturen einen fühlbaren Wechsel innerhalb kürzerer oder längerer Zeiträume. Nicht nur die Säugetiere in kälteren Gegenden, sondern auch in den heißen Zonen haben daher fast alle ein wohlentwickeltes Haarkleid nötig. Nur ganz wenige Tropenbewohner haben es abgelegt, darunter bezeichnenderweise gerade die größten Arten, früher als „Dickhäuter" zusammengefaßt. Ihre dicke, bei Nilpferden wie bei Schweinen außerdem mit Fett durchsetzte Haut verleiht ihnen offenbar genügend Wärmeschutz. Außer ihnen sind nur einige kleine, unterirdisch lebende Nagetiere (*Heterocephalus*) haarlos, sowie einzelne Fledermäuse *(Chiromeles)*, die wohl in Baumhöhlen Wärmeschutz finden. Auch die Vorfahren des Menschen müssen durch ähnliche Lebensweise Ersatz für das verloren gehende Haarkleid gefunden haben.

Die übrigen nackthäutigen Säugetiere, Cetacea und Sirenia, sind Wassertiere, zum Teil Bewohner ausgesprochen kalter Gewässer. Im Wasser versagt das Haarkleid als Schutz gegen Abkühlung, und es treten dafür größere Speckablagerungen unter der Haut als Ersatz ein.

In der Literatur konnte ich keine Angaben darüber finden, welcher Zusammenhang besteht zwischen der Dichtigkeit des Haarkleides und der Dicke der Haut. Es ist aber wohl bekannt, daß z. B. das Reh im Sommer eine viel dickere Haut besitzt, als wenn es sein dichtes Winterkleid trägt. Im Handel soll sein Sommerfell den doppelten Wert des Winterfelles haben. Die sehr kurzhaarigen Antilopen und andere Tiere aus dem tropischen Afrika besitzen eine auffallend dicke Haut, bei den ebenfalls sehr schwach behaarten Zebra-Arten ist die Haut auf der hinteren Hälfte des Rückens von fast panzerartiger Dicke. (Beim Wildschwein ist die panzerartige Schwarte ein Geschlechtscharakter, der nur dem Eber zukommt.) Dagegen besitzen Säugetiere mit sehr dichtem, langem und wolligem Haar eine verhältnismäßig sehr dünne Haut.

Daß Regulatoren der Körpertemperatur in Tätigkeit sind, läßt sich unter anderem auch erkennen, wenn Störungen der Homöothermie eintreten. Solche stellen sich gerne bei Erkrankungen im Organismus ein. In der Regel äußern sich dabei die Störungen in einer als Fieber bezeichneten Steigerung der Körpertemperatur. Eine solche kann vielleicht bei gewissen Erkrankungen oder Verletzungen innerhalb des Zentralnervensystems durch die Annahme erklärt werden, daß dabei die Hemmungen beseitigt werden, welche die unnötige Oxydation der im Körper vorhandenen Träger potentieller Energie über den Bedarf hinaus verhindern sollen. Deren infolge davon eintretende zwecklose Verschwendung veranlaßt Überwärmung des Körpers, welche leicht verhängnisvoll wird.

In der Regel dürfte aber die Temperatursteigerung darauf zurückzuführen sein, daß infolge der Erkrankung bestimmte Stoffe sich im Körper befinden, deren Anhäufung schädlich ist und verhängnisvoll werden kann, so daß ihre schleunige Beseitigung eine Notwendigkeit ist für den Bestand des Organismus. Solche Stoffe können Gewebeteile sein, die von den erkrankten Organen abgestoßen werden, oder es können Stoffe sein, welche auf die Gegenwart pathogener Mikroben zurückzuführen sind, die bei der Erkrankung eine Rolle spielen. Auf das Vorhandensein dieser Stoffe reagiert der Organismus durch ihre Oxydation auch trotz der dabei oft unvermeidlichen Überwärmung des Körpers.

Viele der bekannten Fiebererscheinungen wie schneller Puls, hohe Atemfrequenz und das durch den größeren Wasserbedarf hervorgerufene Durstgefühl in Verbindung mit heißer trockener Haut und konzentriertem Urin lassen sich wohl als notwendige Folgen der gesteigerten Oxydation betrachten. Die bei Fieber gern eintretende Appetitlosigkeit kann vielleicht als eine Schutzeinrichtung angesehen werden, bei der eine Aufnahme weiterer Träger potentieller Energien verweigert wird angesichts der bestehenden Anhäufung solcher Stoffe im Blut. Aber die Folge davon ist, daß die für die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Wiederherstellung der erkrankten Organe notwendigen Baustoffe sowie die zur Aufrechterhaltung des normalen Stoffwechsels benötigten Stoffe nunmehr bei Abwesenheit von Nahrungszufuhr ausschließlich den im Körper aufgespeicherten Reservestoffen entnommen, und wo diese nicht ausreichen, aus anderen Organen herausgeholt werden müssen; deren Abbau macht die starke Abmagerung und Schwächung des fieberkranken Organismus verständlich.

Die das Fieber oft begleitenden nervösen und psychischen Erscheinungen wie Fieberfrost, Apathie, Fieberphantasien, Kopfschmerzen dürften sich hauptsächlich aus dem Vorhandensein der schädlichen und giftigen Stoffe im Blute erklären lassen. Manche von ihnen mögen aber direkt durch die Temperatursteigerung verursacht sein.

Während des ganzen Fieberverlaufs findet im Organismus ein Wettkampf statt zwischen den Regulatoren, welche die schleunigste Unschädlichmachung und Entfernung der im Körper sich anhäufenden schädlichen Stoffe erstreben, und denjenigen, welche die Homöothermie aufrecht zu halten bestrebt sind.

## 10. Brutpflege.

Auf eine weitere Reihe von Erscheinungen, die mit dem Entstehen der Säugetiere zusammenhängen, und die sich auf die Fortpflanzung und die Brutpflege beziehen, soll hier nur kurz hingewiesen werden. Es ist meine Überzeugung, daß das Auftreten von Milchdrüsen mit dem ganzen Komplex der dadurch bedingten Anpassungserscheinungen erst als eine Folge der von den Säugetieren erworbenen Warmblütigkeit angesehen werden kann.

Bei den kaltblütigen Reptilien ist eine Brutpflege nicht nötig. Die Jungen kommen in so hochentwickeltem Zustande zur Welt, daß sie von der Stunde ihrer Geburt an imstande sind, ganz selbständig zu handeln und nach Aufzehrung der mitgebrachten Nahrungsreserve selbst weitere Nahrung zu erwerben. Sie erblicken nur dann das Licht der Welt, wenn eine günstige, warme Witterung herrscht, so daß sie reichlich Nahrung finden und rasch wachsen können. Wird aber die Außentemperatur für sie ungünstiger, so wird damit auch ihre Lebensenergie geringer und ihre Ernährung wird dadurch kärglicher; die Folgen äußern sich aber lediglich in langsamerem Wachstum. Eine Fürsorge der Eltern, die in gleicher Weise von der Witterung beeinflußt werden, würde ihre Lage keineswegs bessern können.

Von dem neugeborenen Ursäugetier können wir annehmen, daß es zunächst noch ebenfalls imstande war, unabhängig von den Eltern Nahrung zu finden. Trat aber der Fall ein, daß die Nahrung kärglicher wurde, so mußte bald der Augenblick kommen, daß sie dem jungen Ursäugetier nicht mehr genügte, um aus eigenen Kräften seine Körpertemperatur dauernd auf der nötigen Höhe zu halten. Wenn auch Säugetiere in ihrer ersten Lebenszeit weniger empfindlich gegen vorübergehendes Sinken ihrer Körpertemperatur sind als später, so ist es doch auch für sie eine Notwendigkeit, ihre Temperatur dauernd auf gleicher Höhe zu halten.

Es ist kaum anzunehmen, daß dem jungen Ursäugetiere schon in seiner ersten Lebenszeit ein verhältnismäßig ebenso leistungsfähiges Kaugebiß zur Verfügung stand wie einem erwachsenen. Aber selbst diesen unwahrscheinlichen Fall angenommen, ist es zweifellos, daß es, auf sich allein angewiesen, leicht auf die größten Schwierigkeiten stoßen mußte, die ihm etwa fehlenden Wärmemengen durch genügende Nahrungsaufnahme selbst zu erzeugen.

Die Annahme ist unabweisbar, daß wenigstens von dem Augenblick an, da die Ursäugetiere eine dauernd erhöhte Körpertemperatur erworben hatten, ihre Jungen auf die Fürsorge der Mutter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



angewiesen waren, um von ihrem Körper die ihnen fehlende Wärme zu erhalten. Homöothermie wäre ohne Brutpflege gar nicht denkbar. Von Anfang an ist das warmblütige Säugetier gezwungen, durch innige Berührung mit seinem Körper seinen Jungen die ihnen nötige Wärme mitzuteilen. selbst wenn diese Jungen die zum Wachstum und zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels nötige Nahrung sich selbst verschaffen konnten wie die jungen Reptilien.

Wenn nun die Jungen der werdenden Säugetiere der Wärme wegen auf die Pflege der Mutter angewiesen waren, dann liegt es nahe, daß sie sich von ihr auch Nahrung geben ließen, sobald die Mutter auch zu einer solchen Leistung imstande war. So ist es recht wohl denkbar, daß die hungernden Jungen, die sich zunächst nur Wärme heischend an die schwächer behaarten Stellen des mütterlichen Körpers drängten, dort in dem Sekret von Talgdrüsen, das ursprünglich ganz anderen Zwecken diente, eine neue und ganz originelle Nahrungsquelle entdeckten. So mag man sich den Ursprung der Milchdrüsen bei den Säugetieren vorstellen.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß bei den Ursäugetieren die Jungen verhältnismäßig selbständig waren und in hochentwickeltem Zustande zur Welt kamen. Erst infolge der frühzeitig einsetzenden Brutpflege konnten sie hilfloser zur Welt kommen und waren immer mehr auf die Fürsorge der Mutter angewiesen. Daraus folgt, daß der Zustand der Brutpflege und der Entwicklungshöhe der neugeborenen Jungen, wie er bei den primitiveren Placentalia vorliegt, dem bei den Ursäugetieren anzunehmenden Zustande viel näher steht als der, den die Marsupialia zeigen. Nach dieser Anschauung müßte die sehr niedrige Entwicklungshöhe der neugeborenen Jungen bei den Beuteltieren und die damit zusammenhängende eigentümliche Einrichtung der Brutpflege in einem Beutel eine erst sekundär erworbene Eigenschaft der Marsupialia sein.

## 11. Zusammenfassung.

Auf den vorhergehenden Seiten ist eine Reihe von eigentümlich ausgebildeten Eigenschaften besprochen, durch die sich die Säugetiere vor den Reptilien, aus denen sie entsprossen sind, auszeichnen. Wir finden alle diese Eigenschaften in einem ursprünglicheren Zustand bei den Reptilien. Ich glaubte nachweisen zu können, daß ihre Entwicklung zu dem Zustande, in welchem wir sie bei den Säugetieren antreffen, in letzter Linie bei allen auf eine und dieselbe Ursache zurückzuführen ist.

Als diejenige äußere Erscheinung, die meines Erachtens den Anstoß gab zu der ganzen langen Reihe von tiefgreifenden Veränderungen, muß ich das Auftreten von leistungsfähigen Kauzähnen in Gestalt von mehrwurzeligen Backzähnen ansehen, welche an Stelle von den ursprünglicheren einwurzeligen erschienen, wie sie den Reptilien eigentümlich sind. Diese anscheinend unbedeutende Veränderung brachte die ganze Bewegung in Fluß, die sich lawinenartig ausdehnte und zu einem der folgenreichsten Ereignisse in der Tierwelt wurde. Eine Veränderung veranlaßte mit Notwendigkeit die andere, bis schließlich der ganze Organismus gründlich umgebildet und das Gleichgewicht wiederhergestellt war. Aus dem Reptil war ein Säugetier geworden.

Das Auftreten von getrennten Zahnwurzeln war die Voraussetzung und der Anlaß, daß Backzähne, die schon bei Reptilien Neigung hatten, sich zu vergrößern und mehrspitzig zu werden, nunmehr zu ausgiebigem und wirksamem Kauen befähigt wurden. Damit mag die Ausbildung jeder Unterkieferhälfte zu einem einheitlichen Knochen sowie die Ausbildung des harten Gaumens und muskulöser Wangen der Säuger in Zusammenhang stehen. Vorhandensein leistungsfähiger Kauzähne war die Voraussetzung, daß die einzelnen Nahrungsbissen noch im Munde zerkleinert und für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



die Verdauung vorbereitet wurden. Die Folge war, daß der Verdauungsprozeß selbst rascher beendet werden konnte. Dies hatte zur Folge, daß Nahrungsaufnahme häufiger und daher reichlicher erfolgen konnte. Dadurch erhielt das Blut eine reichlichere Zufuhr an Nahrungsstoffen. Dies war wieder der Anlaß zu einem lebhafteren Stoffwechsel, der sich in lebhafterer Oxydation in den Körpergeweben äußerte. Dazu war reichlichere Zufuhr von Sauerstoff nötig. Zu diesem Zweck mußte die Lunge leistungsfähiger werden, die Atemfrequenz und Pulsfrequenz wurde höher, und im Zusammenhang damit trat die vollständige Trennung der Herzkammern ein.

Die gesteigerte Oxydation verursachte Erhöhung der Körperwärme. Diese beschleunigte aber gleichfalls die Verdauungstätigkeit und den Stoffwechsel, was wieder eine noch mehr gesteigerte Oxydation und noch höhere Körperwärme mit all ihren Folgen veranlaßte, so daß auf diese Weise mit Leichtigkeit das Optimum der Körperwärme erreicht werden konnte. Die Notwendigkeit, weitere Steigerung zu verhüten und der große Vorteil, den das dauernde Festhalten am Optimum der Körperwärme mit sich brachte, führte zu wirksamen Schutzeinrichtungen gegen Überwärmung sowohl wie gegen Unterkühlung des Körpers. Diese bestanden in Aufspeicherung von Fett und Glykogen im Körper sowie in Ausbildung eines Haarkleides oder von Fettschichten unter der Haut zum Schutz gegen Abkühlung einerseits, und in Ausbildung von Schweißdrüsen und gesteigerter Atemfrequenz zum Schutz gegen Überwärmung andererseits.

Die auf diese Weise ermöglichte Homöothermie setzt die Säugetiere in Stand, verhältnismäßig unabhängig gegenüber der Kälte zu sein und an jedem Ort der Erde, solange er genügend Nahrungsmittel bietet, dauernd die volle Lebensintensität zu entfalten. Homöothermie ist jedenfalls auch Vorbedingung für das Auftreten von Milchdrüsen.

Die ganze große Kette dieser Erscheinungen, die das Säugetier gegenüber dem Reptil auszeichnet, steht in innigster Verbindung miteinander. Es ist anzunehmen, daß, nachdem einmal der erste Schritt in dieser Richtung getan war, verhältnismäßig rasch alle die notwendigen Folgen sich zeigten, die zusammen das fertige Säugetier darstellen. Die Entwicklung vom Reptil zum Säugetier dürfte innerhalb eines verhältnismäßig kurzen geologischen Zeitraums erfolgt sein.

## 12. Entstehung der Vögel.

Mit der Warmblütigkeit hängt offenbar die Homöothermie unzertrennlich zusammen. Das sehen wir an den Vögeln, deren Warmblütigkeit auf jeden Fall gänzlich unabhängig von den Säugetieren erworben sein muß. Denn darüber kann gar kein Zweifel sein, daß die Vögel von einer ganz anderen Gruppe kaltblütiger Reptilien, wohl von einem Zweige der Dinosaurier, abstammen, während die Säugetiere auf die Theromorphen zurückgehen.

Die Erwerbung der Warmblütigkeit ist aber ein Vorgang, der sich in ganz ähnlicher Weise bei den Vögeln abgespielt haben muß, wie wir ihn uns bei den Säugern vorstellen können. In beiden Fällen ist er darauf zurückzuführen, daß sich Organe ausbildeten, die eine mechanische Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung ermöglichten und dadurch die eigentliche Verdauung dieser Nahrung erleichterten und beschleunigten. Bei den Säugetieren waren es leistungsfähige Kauzähne, die diese Aufgabe übernehmen, ehe die einzelnen Nahrungsbissen an den Magen weitergegeben werden und dort gesammelt bleiben, bis sie zur vollständigen Verdauung in den Dünndarm gleiten. Bei den Vögeln werden die Nahrungsbissen in unzerkleinertem Zustande im Drüsenmagen, bezw. dem Kropfe, angesammelt und erst zerkleinert, bevor sie den Magen verlassen und in den Dünndarm gleiten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Dies mechanische Zerkleinern geschieht bei ihnen in dem Kau- oder Muskelmagen, der besonders bei körnerfressenden Vögeln eine überaus leistungsfähige Einrichtung besitzt, um selbst die härtesten Körner völlig zu zerreiben.

Die ganze innere Oberfläche des Muskelmagens besteht bei körnerfressenden Vögeln aus einer sehr dicken, lederartig harten, gerunzelten Haut, die die „Reibplatten" bildet. Sie stellt das erstarrte Sekret der Drüsen des Muskelmagens vor. Die Wände dieses Magens zeigen eine ungemein dicke Muskelschicht. In diesem Muskelmagen wird die Nahrung durch Drücken und Reiben mechanisch zerkleinert, wobei die Wirkung der Reibplatten noch durch kleine Steinchen erhöht wird, die mit der Nahrung geschluckt werden. Die Kraft, die dieser Muskelmagen entwickeln kann, ist erstaunlich; im Magen eines Truthahns wurde eine eiserne Röhre, die eine Belastung von 437 Pfund aushielt, platt gedrückt und aufgerollt, im Magen von Hühnern wurden Glasröhrchen und hohle Glaskugeln zu Pulver zerrieben.

Wenn auch nur körnerfressende Vögel eine solche gewaltige Druck- und Reibwirkung ihres Muskelmagens zeigen, so findet ein Muskelmagen sich doch ganz allgemein bei den Vögeln verbreitet, je nach der Nahrung zu größeren oder geringeren Leistungen befähigt. Am geringsten ausgebildet ist er bei Fischfressern und solchen Vögeln, die wie *Euphonia* nur weiche, saftige Früchte verzehren.

Der Muskelmagen der Vögel ist eine Einrichtung, die in ihrer zerkleinernden Wirkung den Kauzähnen der Säugetiere völlig gleichwertig an die Seite zu stellen ist. In beiden Klassen ist sie je nach der Nahrung zu höheren oder geringeren Leistungen befähigt, am leistungsfähigsten bei harter Pflanzennahrung, überflüssig bei sehr weicher oder bei Fischnahrung.

Ich muß annehmen, daß die ursprünglichsten Vögel, die wir uns als kletternde und springende, mit Fallschirm ausgestattete Baumbewohner vorzustellen haben (Vorläufer der *Archaeopteryx*), Insektenfresser gewesen sind wie die ursprünglichsten Säugetiere. Die mit ihren einfachen Fangzähnen ergriffene Beute wurde unzerstückelt verschluckt. Sie dürften bereits einen leistungsfähigen Muskelmagen besessen haben, in welchem die Nahrung in wirksamer Weise zerquetscht und zerrieben wurde, so daß sie, mit den Sekreten von Kropf und Drüsenmagen vermischt, in breiartigem Zustande in den Dünndarm kam, wo der wichtigste Teil der Verdauung stattfindet.

In ganz analoger Weise wie bei den Säugetieren muß bei den Vögeln durch die mechanische Zerkleinerung der Nahrung der Verdauungsvorgang beschleunigt und damit eine reichlichere Ernährung ermöglicht worden sein. Dadurch wurde naturgemäß der Anstoß gegeben zu der gleichen langen Kette von Erscheinungen, wie wir sie im Gefolge der in ähnlicher Weise entstandenen Warmblütigkeit bei den Säugetieren haben kennen lernen. Aus dem dinosaurierartigen, poikilothermen Reptil wurde hier ein homöothermer Vogel. Alle die Begleitungserscheinungen der Homöothermie, wie sie bei den Säugetieren auftraten, stellten sich in analoger Ausbildung auch bei den Vögeln ein, sind aber offenbar von ihnen selbständig und unabhängig von den Säugetieren erworben. Es ist eine verblüffende Anhäufung von Konvergenzerscheinungen, wie sie in diesem Maße nur selten im Tierreiche nachzuweisen ist: Warmblütigkeit verbunden mit Homöothermie, großes Nahrungsbedürfnis, komplizierte Ausbildung der Lungen, hohe Atemfrequenz, getrennte Herzkammern, schützende Hautbekleidung, Brutpflege, dauernde volle Lebensintensität, große Unabhängigkeit von Außentemperaturen, die das Leben in allen Klimaten ermöglicht.

Nachdem bei den insektenfressenden ältesten Vögeln die Warmblütigkeit einmal erworben worden war, konnte sich, wie bei den Säugetieren die Leistungsfähigkeit der Kauzähne, so bei den Vögeln die des Muskelmagens in der verschiedensten Weise weiter entwickeln. Bei den Formen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



die zunächst omnivor und schließlich reine Pflanzenfresser wurden, nahm sie nach und nach außerordentlich zu durch immer stärkere Entwicklung der Muskeln und der Reibplatten, bei rein fleischfressenden Formen nahm sie ab, und bei fischfressenden Formen, zu denen wohl auch die noch bezahnten Vögel der Kreidezeit, *Ichthyornis* und *Hesperornis* gehörten, ist wie bei den Cetaceen und Pinnipediern die Fähigkeit, die Nahrung zu zerkleinern, nach und nach ganz oder fast ganz aufgegeben worden. Die Muskulatur und die Reibplatten des Muskelmagens sind bei ihnen ganz zurückgebildet, und ihr Magen ist sekundär wieder auf den ursprünglicheren Zustand der poikilothermen Reptilien zurückgesunken. Ebensowenig aber wie bei den fischfressenden Säugetieren wurde damit die Homöothermie wieder aufgegeben. Ihre Vorzüge sind so ausschlaggebend, daß, wenn sie einmal erworben ist, sie auf das hartnäckigste festgehalten wird. Wenn Fischnahrung auch nicht im stande war, den Anstoß zur Entstehung der Homöothermie zu geben, so ist sie doch so reichlich zu erlangen und offenbar auch ungekaut für einen Warmblüter so rasch verdaulich, daß die schon vorhandene Homöothermie durch sie unschwer aufrecht erhalten werden kann, wie sich das ja auch bei den Meeressäugetieren erweist.

Übrigens ist die Tatsache interessant, daß gerade bei denjenigen Reptilien, die als die nächsten lebenden Verwandten der Vögel gelten müssen, nämlich bei den Krokodilen, der Versuch gemacht ist, einen Muskelmagen zu erwerben, der dem der Vögel etwas ähnelt. Es kann angenommen werden, daß die Neigung dazu auch bei den Dinosauriern zum Ausdruck kam und in dieser gestaltenreichen Ordnung von Landreptilien nicht nur Anlaß zur Entstehung der Vögel wurde, sondern vielleicht auch das Entstehen der pflanzenfressenden Formen von Dinosauriern selbst begünstigte. Doch liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß dadurch noch in irgend einer Gruppe der Dinosaurier selbst der Anstoß zur Entwicklung von Warmblütigkeit gegeben worden wäre. Auch der ganze Bau der ebenfalls in diese Verwandtschaft gehörigen Pterosaurier gibt uns keinerlei Andeutung, die es wahrscheinlich machte, daß sie etwa Warmblüter gewesen sein könnten. Das schärfste Argument gegen eine solche Annahme ist das vollständige Fehlen einer schützenden Hautbekleidung, die den Haaren oder Federn gleichwertig wäre.

Der mächtige einheitliche Gedanke, unter dessen Wirkung Säugetiere und Vögel entstanden, war tatsächlich derselbe bei beiden Gruppen. Es war in beiden Fällen das Bestreben, durch mechanische Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung deren Verdauung zu erleichtern und zu beschleunigen, was eine lange Reihe von günstigen Folgen auslösen mußte. Die morphologische Grundlage aber, welche das Eintreten dieser Wirkungen erst ermöglichte, war in beiden Gruppen völlig verschieden. Im einen Fall, der zum Entstehen der Säugetiere führte, ist sie im Auftreten getrennter Zahnwurzeln zu erblicken, im andern Fall, der die Vögel hervorrief, erfüllte das Auftreten eines Muskelmagens diese Aufgabe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



# III. Teil. Ueber verschiedene Gruppen von Säugetieren.

## 13. Entwicklung von Mahlflächen auf Kauzähnen.

Im ältesten Tertiär, dem unteren Paleocän, spielen Säugetiere eine hervorragende Rolle und überraschen durch die Zahl und Mannigfaltigkeit ihrer Arten. Ihre stattlichsten Vertreter erreichen etwa die Größe eines Schakals. Unter ihnen treffen wir einzelne Formen (z. B. *Deltatherium*), die mit ihren scharfzackigen hohen Backzähnen als die größer und kräftiger gewordenen Nachkommen der jurassischen Pantotheria angesehen werden könnten. Während aber die Pantotheria vielfach zahlreichere Zähne besaßen und ein Zahnwechsel bei ihnen noch nicht nachgewiesen werden konnte,[1]) haben diese frühtertiären Säuger stets nur eine beschränkte Zahl von Zähnen (höchstens 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 7 Backzähne jederseits), aber ein vollständiges Milchgebiß.

Es sind Placental-Säugetiere, die im unteren Paleocän zum ersten Male im Lauf der Erdgeschichte auftreten, wenigstens als solche hier zum ersten Male unzweifelhaft sich nachweisen lassen. Seither sind auf der ganzen Erde mit Ausnahme von Australien und Patagonien die Säugetiere fast nur noch durch Placentalia dargestellt. Im Paleocän selbst gehören nicht nur die spärlichen Formen mit scharfzackigen Backzähnen, die als reine Tierfresser anzusehen sind, zu den Placentalia, sondern auch die sämtlichen übrigen Säugetiere mit Ausnahme weniger Multituberculata.

Bei den reinen Tierfressern des Paleocän sind (in ähnlicher Weise wie bei *Sinopa*, Fig. 19) die hinteren Backzähne im Oberkiefer von ausgesprochen dreieckiger Gestalt (Trigone). Sie sind von einander durch dreieckige Lücken getrennt, in welche aber nur die hohe dreieckige Vorderhälfte, das „Trigonid" (tr) der unteren Backzähne beim Kauen eingreift, während die viel niederere hintere Hälfte, das „Talonid" (ta) dabei auf den gegenüberstehenden Innenhöcker, das „Protokon" (p) der oberen Backzähne trifft. Solche Backzähne, deren obere nach Cope in der Literatur als „trituberkuläre", die ihnen entsprechenden unteren als „tuberkulo-sektoriale" bezeichnet werden, habe ich, um einen bequemeren einheitlichen Ausdruck zu benutzen, schon 1890 als „trigonodonte" bezeichnet, welchen Ausdruck aber Rütimeyer bereits in etwas anderem Sinne verwendet hatte. Ich ziehe daher vor, solche Zähne als „trigonale" und ein Gebiß mit solchen Zähnen als „trigonales Gebiß" zu bezeichnen.

Trigonale Backzähne finden sich in dieser Form bereits bei den spärlichen uns bekannten tierfressenden Säugetieren der Kreidezeit, deren besterhaltene wegen ihrer Ähnlichkeit mit der rezenten *Didelphis* (Fig. 21) als Marsupialia angesehen werden. Derartige Zähne weisen auf rein tierische Nahrung hin, und zwar auf solche, bei der härtere Teile, wohl vornehmlich Knochen von Wirbeltieren, zu zerdrücken sind. Denn das kann nur zwischen Zahnteilen geschehen, welche beim

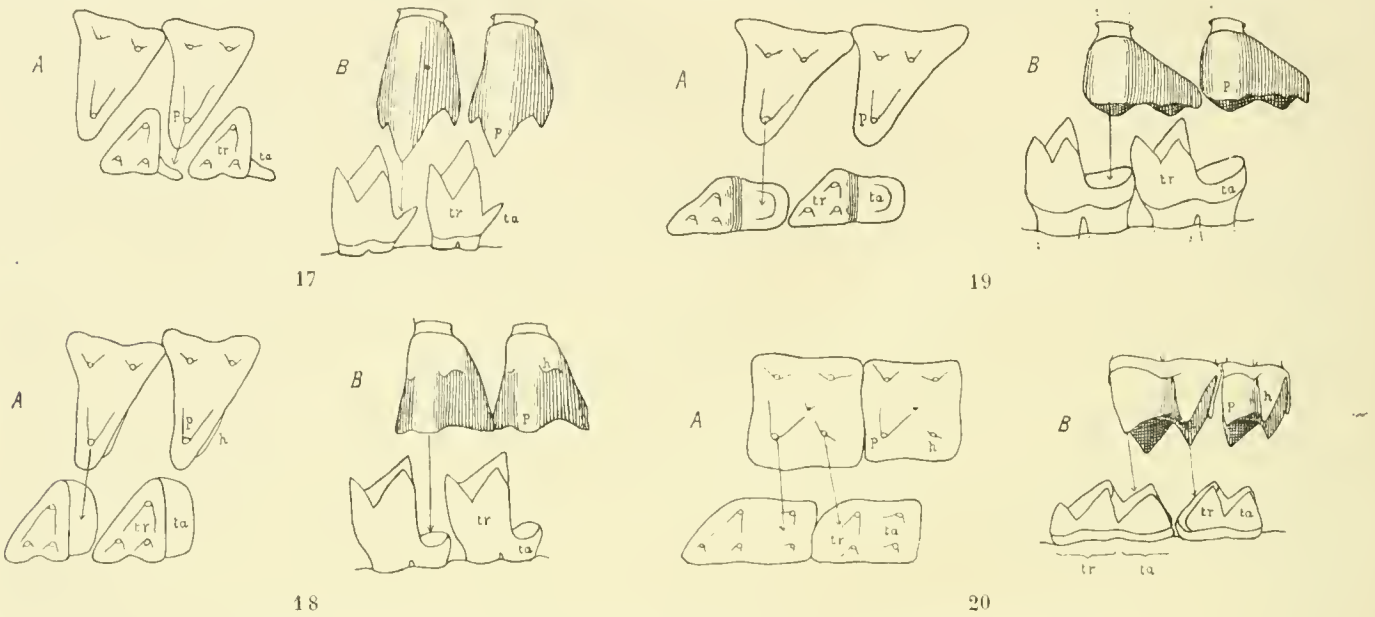
[1]) Neuerdings hat Broom 1916 bei Cynodonta (*Diademodon*) einen Wechsel der Schneide-, Eck- und vorderen Backzähne nachweisen können. Diese Feststellung ist von fundamentaler Bedeutung. Damit ist eine der schwierigsten Fragen in der Geschichte der Säugetiere auf die einfachste Weise gelöst, die nach dem Ursprung des Zahnwechsels bei den Placental-Säugetieren. Denn wenn die Cynodonta, die den Säugetierahnen am nächsten stehenden Reptilien, nicht monophyodont sind, wie man bisher annahm, sondern einen Zahnwechsel besaßen wie die Placentalia, dann ist zu erwarten, daß auch unter den ältesten Säugetieren, bei einigen den Pantotheria ähnlichen Formen der gleiche Zahnwechsel sich finden muß. Die Frage nach einem Neuerwerb des Zahnwechsels durch die Placentalia wird damit gegenstandslos. Die Marsupialia aber sind nunmehr sicher nur als ein von dem Hauptstamm der Säugetiere abzweigender Seitenstamm zu betrachten, der den im Hauptstamm stets zäh festgehaltenen Zahnwechsel stufenweise (Sparassodontia) fast ganz aufgegeben hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Kauen direkt aufeinander treffen, wie es hier bei dem wohlentwickelten Talonid (ta) der unteren und dem ihm gegenüberstehenden Protokon (p) der oberen Backzähne der Fall ist.

Solange das Talonid (ta) nur ein unbedeutender Zacken am Hinterrande der unteren Backzähne war wie bei dem mesozoischen *Amblotherium* (Fig. 17), griff noch die ganze dreieckige Krone der oberen Backzähne nur in die Lücken zwischen den hohen Trigoniden (tr) der unteren. Die in diesem Zustande noch stark vorragende Hauptspitze der oberen Backzähne, das Protokon (p), traf zwar im Grunde der Lücke schon auf das kleine Talonid (ta), berührte es aber nur mit einer Spitze. Diese ursprünglichsten Kauzähne der Säugetiere besaßen noch keine Mahlfläche, und ein Zerdrücken von harten Nahrungsteilen war noch nicht möglich. Dagegen eignete sich ein solches Gebiß vorzüglich




Obere und untere Backzähne, *A* von der Kaufläche, *B* von der lingualen Seite.

Fig. 17. *Amblotherium* (Pantotheria; ergänzt). „Prototrigonal." Obere Zähne mit hohem Protokon (*p*), untere mit hohem Trigonid (*tr*) und sehr schmalem, kurzem Talonid (*ta*). Fig. 18. *Centetes* (Zalambdodonta). „Mesotrigonal." Obere Zähne mit hoher Krone, aber niederem Protokon (*p*) und Andeutungen eines Hypokon (*h*); untere Zähne mit hohem Trigonid (*tr*) und kurzem aber breitem Talonid (*ta*). Fig. 19. *Sinopa* (Creodonta). „Trigonal" (känotrigonal). Obere Zähne mit niederem Protokon (*p*), untere mit mäßig hohem Trigonid (*tr*) und langem, breitem Talonid (*ta*). Fig. 20. *Gymnura* (omnivore Insectivora). „Tetragonal." Obere Zähne mit niederem Protokon (*p*) und wohlentwickeltem Hypokon (*h*), untere mit fast gleich hohem Trigonid (*tr*) und Talonid (*ta*).

zum Zerreißen von weicheren Tierleibern beim Kauen, besonders auch zum Zerbrechen der Chitinhüllen von Insekten. Es findet sich hauptsächlich bei den jurassischen Pantotheria und kommt jetzt noch bei einigen der primitivsten Insectivora *(Chrysochloris)* und Marsupialia *(Notoryctes)* vor. Diese altertümlichste Form von trigonalen Backzähnen mit sehr kleinem oder ganz fehlendem[1]) Talonid, welche stets hoch und scharfzackig sind, aber noch keine eigentliche Mahlfläche aufweisen, möchte ich als „prototrigonal" bezeichnen. (Vergl. S. 17.)

Erst wenn bei solchen Zähnen das Talonid (ta) sich so vergrößert hat, daß es beim Kauen auf einen umfangreicheren Teil des nunmehr niedriger gewordenen Protokons (p) trifft, können da,

[1]) Das vollständige Fehlen eines Talonids bei den rein „trituberkulären" unteren Molaren von *Menacodon* oder *Chrysochloris* möchte ich nur als eine Rückbildungserscheinung auffassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



wo beide sich berühren, nennenswerte Mahlflächen auf ihnen entstehen, welche beim Kauen aufeinander wirken wie ein Hammer auf einen Ambos, oder wie zwei Backen eines Nußknackers. So entstand zunächst das „mesotrigonale" Gebiß mit noch kleinen Mahlflächen wie bei *Centetes* (Fig. 18 u. 22), das noch die meisten der lebenden Zalambdodonta zeigen, das aber auch schon mehrere der jurassischen Pantotheria *(Diplocynodontidae)* besaßen. Das Talonid (ta) zeigt schon die ganze Breite des Trigonid (tr), ist aber noch sehr kurz.

Zuletzt aber hatte sich ein Gebiß ausgebildet, an dessen Backzähnen das nunmehr auch länger gewordene Talonid (ta) die volle Ausdehnung des hohen Trigonid (tr) erreicht und eine entsprechend große Mahlfläche besitzt wie bei *Sinopa* (Fig. 19) oder *Didelphis* (Fig. 21). Gleichzeitig mit den unteren Molaren verlängern sich auch die oberen, die nun nicht mehr breiter sind als lang. Diese Form ist es, die als „trigonales" Gebiß im eigentlichen engeren Sinn des Wortes zu verstehen ist (mit „trituberkulären" oberen und „tuberkulosektorialen" unteren Zähnen), die auch seit der Kreide

Fig. 21. *Didelphis aurita* (Marsupialia); Trigonales Gebiß A des Oberkiefers von der Kaufläche; B des Oberkiefers und Unterkiefers von außen. Oben erster Schneidezahn vergrößert; zweiter und dritter Prämolar (*p*) stark vergrößert; Molaren ausgesprochen trigonal.

die typische Backzahnform der tierfressenden Säuger darstellt. Nur zum Unterschied gegenüber den altertümlicheren Formen des trigonalen Gebisses könnte sie auch als „känotrigonal" bezeichnet werden. Mit diesen Zähnen war den Säugetieren das Zerdrücken oder Zerstampfen von harten Nahrungsteilen wie Knochen ermöglicht. Die bisher hohen scharfen Zacken der Backzähne wurden dabei niederer. Der gewaltige Fortschritt und der entscheidende Vorgang bei dieser Umbildung der Zähne lag darin, daß damit zum erstenmal, abgesehen von den Multituberculata, die Backzähne der Säugetiere ansehnliche Mahlflächen erhielten, zwischen denen harte Nahrungsstoffe zerquetscht werden konnten.

Mit solchen trigonalen Backzähnen, wie sie die Tierfresser des Paleocän und der Kreide tragen, sind stets verlängerte Eckzähne vereinigt, sowie kräftige Prämolaren, die oft höher sind als die hinteren Backzähne (vergl. *Didelphis* Fig. 21). Mit dieser Ausrüstung waren vermutlich erst die Voraussetzungen gegeben zum Auftreten von richtigen Wirbeltierfressern.

## 14. Entstehung von Wirbeltierfressern.

Die ursprünglichsten Tierfresser unter den Tetrapoden mußten sehr viel größer sein als ihre Beutetiere, da sie diese ja unzerstückelt als einen einzigen Bissen verschlingen mußten. Das ist in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Tat die Regel bei den Amphibien und Reptilien, die ihre Beute im Wasser suchen, und ändert sich nicht, wenn sie auf dem festen Lande jagen. Nicht anders dürften sich diejenigen mesozoischen Säuger verhalten haben, die als Insektenfresser oder richtiger „Wirbellosenfresser" anzusehen sind.

Aber diese mesozoischen Säuger müssen bald die Fähigkeit erworben haben, auch etwas größere Tiere zu erbeuten, die nur stückweise zu verzehren waren. Dies dürfte zunächst nur in der Weise geschehen sein, daß sie die lebende Beute mit den bekrallten Vorderfüßen festhielten und mit den vorderen Zähnen dann Stück um Stück davon abrissen. Bei schwächeren Tieren, Insekten, Schnecken, Würmern hatte das meist keine besonderen Schwierigkeiten. Immerhin mußte es für das Zerlegen solcher Beute oftmals recht vorteilhaft sein, wenn die vorderen Backzähne dabei als Schere mitwirken konnten. Dazu waren sie in der Tat vielfach befähigt, sowohl bei den Triconodonta wie bei den Pantotheria, deren wesentlich einspitzige Prämolaren eine mehr oder weniger komprimierte „sekodonte" Krone zeigen. Bei vielen Arten sind mehrere dieser Prämolaren besonders groß und kräftig und oft auffallend höher als die hinteren Backzähne wie bei *Phascolestes* (Fig. 14, S. 16). Es ist kein Zweifel, daß mit solchen ansehnlichen Prämolaren das Zerlegen von schwerer zerreißbaren Beutetieren in mundgerechte Bissen wesentlich erleichtert wurde.

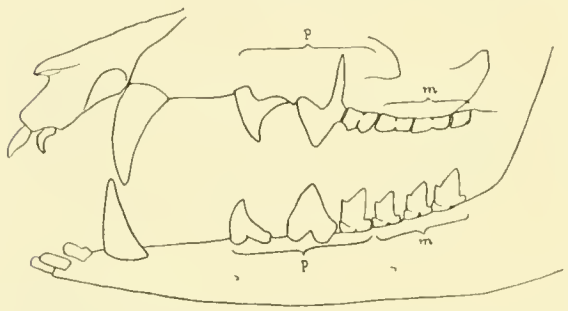



Fig. 22. *Centetes ecaudatus* (Zalambdodonta); Mesotrigonales Gebiß des Ober- und Unterkiefers, von der Seite. Zwei Prämolaren (*p*) stark vergrößert.

Wenn das Auftreten von großen Prämolaren zunächst auch nur dem Zerlegen von Wirbellosen galt, so ermöglichten vermutlich erst sie ihren Besitzern den Genuß von Wirbeltieren. Denn sobald einmal solche große Prämolaren in Begleitung von verlängerten Eckzähnen vorhanden waren, war für die damit ausgerüsteten mesozoischen Tierfresser auch die Möglichkeit angebahnt, auf kräftigere und gewandtere Beutetiere, wie es eben kleinere Wirbeltiere sind, mit Erfolg zu jagen. Bei der Bewältigung einer solchen Beute mußte sich ja gleich das Bedürfnis einstellen, sie erst zu töten oder sonst widerstandsunfähig zu machen, ehe sie zerlegt und verspeist wurde. Dazu eignete sich nämlich das Gebiß vortrefflich. Durch Bisse mit den großen Prämolaren in den Schädel und die Wirbelsäule konnte das mit den Fangzähnen erbeutete Opfer zunächst getötet oder widerstandslos gemacht werden. Sodann konnte aber auch der wegen des fest zusammenhängenden Knochengerüstes schwerer zerreißbare Wirbeltierkörper mit denselben kräftigen Prämolaren in Stücke zerbissen werden. Gegenüber den kleinen Wirbeltieren fällt diesen sekodonten Prämolaren dieselbe Aufgabe zu, welche die sekodonten Reißzähne der modernen Raubtiere gegenüber größeren Säugetierkörpern zu erfüllen haben. Das ist ihre Bedeutung. Sie stellen die primitiven Reißzähne dar, dazu bestimmt die Beute zu zerteilen.

Wenn nun durch das Auftreten großer Prämolaren ein Teil der jurassischen Pantotheria auch in der Lage war, kleine Wirbeltiere in mundgerechte Bissen zu zerlegen, so genügten ihre hinteren prototrigonalen Backzähne (Fig. 17) doch nicht, die gewonnenen Bissen richtig zu zerkauen, wenn sie von etwas derberen Knochen durchsetzt waren. Sie mußten sich daher zunächst auf sehr kleine Wirbeltiere beschränken, deren Knochen zart genug waren, dem Zerkauen keinen größeren Widerstand zu bieten als Chitinhüllen von weicheren Insekten. Aber die Gelegenheit, dann auch etwas größere Wirbeltiere mit derberen Knochen zu bewältigen, gab den Antrieb, die Kauzähne auch diesem Zweck anzupassen. Das konnte leicht erfolgen, zumal dazu nur die Vergrößerung eines bereits vorhandenen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Zahnteils, des Talonids der unteren Backzähne, nötig war (vergl. Fig. 18 u. 19, S. 36). So vervollkommnete sich das ursprünglich prototrigonale Gebiß immer mehr, bis die Kauzähne ausgesprochen „trigonal" waren und eine umfangreiche Mahlfläche entstanden war. Es wurde erst durch diese Kombination speziell zum Verzehren von mit Knochen durchsetzter Nahrung geeignet. Denn ich halte ein trigonales Gebiß vereinigt mit großen Prämolaren (Fig. 21) geradezu als charakteristisch für die älteren Wirbeltierfresser.

Die großen Prämolaren (meist ist es der dritte neben dem vierten oder dem zweiten) finden sich daher nicht nur bei Triconodonta und Pantotheria (Fig. 14, S. 16) sowie einigen der ursprünglichsten Insectivora (*Centetes*, Fig. 22), sondern vor allem in Verbindung mit ausgesprochen trigonalen Molaren bei den ursprünglichsten Marsupialia (*Thlaeodon*, *Eodelphis* und *Didelphis*, Fig. 21, S. 37) und den ältesten Creodonta *(Deltatherium)*. Ja diese auffallend großen und kräftigen Prämolaren begegnen uns noch bei einer Menge altertümlicher omnivorer Formen unter den Insectivoren *(Gymnura*, Fig. 23) unter den Primaten *(Pelycodus)* und Ungulaten *(Mioclaenus*, *Periptychus*, *Achaenodon)*. Sie sind, wie die verlängerten Eckzähne, als ein altes Erbstück der Primaten, Ungulaten usw. aus den Zeiten zu betrachten, da ihre mesozoischen Vorfahren kleinen Wirbeltieren nachstellten.

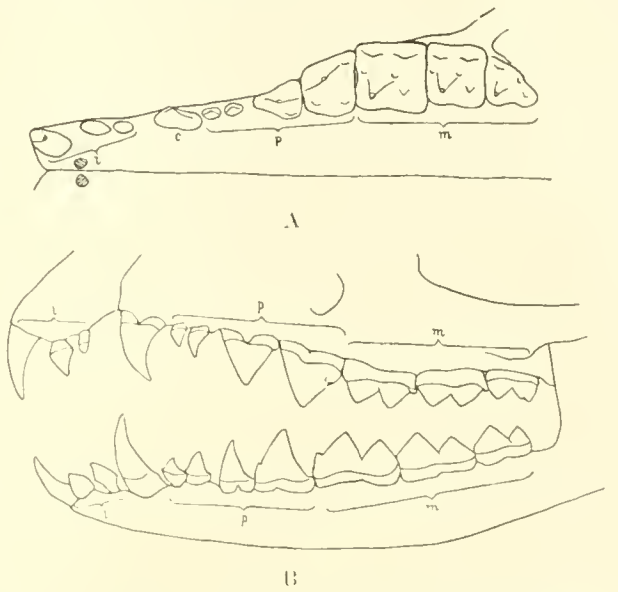



Fig. 23. *Gymnura rafflesi* (Insectivora); Tetragonales Gebiß A des Oberkiefers von der Kaufläche; B des Oberkiefers und Unterkiefers, von außen. Erster Schneidezahn (*i*), stark vergrößert. Oberer Eckzahn zweiwurzelig; dritter und vierter Prämolar (*p*) sehr groß. Molaren (*m*) tetragonal.

Das erste Auftreten von großen Prämolaren war wohl nur erfolgt, um das Verzehren von Wirbellosen zu erleichtern. Erst ihr Vorhandensein ermöglichte auch die Bewältigung kleiner Wirbeltiere. Um diese neue Nahrungsquelle besser auszunützen, entstand das trigonale Gebiß mit Mahlflächen, das nunmehr auch zum Genuß größerer Wirbeltiere befähigte. Das Vorhandensein von Mahlflächen aber eröffnete erst die Möglichkeit, auch das Pflanzenreich als Nahrungsquelle heranzuziehen. Die Ausbildung eines trigonalen Gebisses mit Mahlflächen muß übrigens, vor allem bei kleinen Tierformen, auch bei reiner Insekten- (d. h. Wirbellosen-) Nahrung erfolgt sein.

## 15. Entstehung von Pflanzenfressern.

Dadurch, daß die Tierfresser in ihren trigonalen Zähnen mit großem Talonid ein zum Zermalmen harter Teile ihrer Nahrung sehr gut geeignetes Gebiß erworben hatten, hatten sie damit gleichzeitig ein Werkzeug erhalten, das auch zum Zerquetschen von Pflanzenstoffen sich eignete. Der mächtige Antrieb zur Erschließung des Pflanzenreichs als Nahrungsquelle für die Säugetiere war wohl stets latent vorhanden, konnte aber seine Wirkung bei ihnen nicht äußern, solange sie kein geeignetes Werkzeug besaßen, diese Nahrung genügend zu zerkleinern. Erst mit dem Auftreten trigonaler Zähne war diese Möglichkeit nahe gerückt und der Weg dazu geebnet. Denn diese Zähne können sich verhältnismäßig leicht zu noch wirkungsvolleren Mahlzähnen umbilden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Denn nachdem nun einmal durch Vergrößerung des Talonid der unteren Backzähne die Lücken zwischen diesen ausgefüllt und das Stadium des trigonalen Gebisses (Fig. 19) erreicht war, ging die Entwicklung des Gebisses in gleichem Sinne weiter, indem nunmehr auch die oberen Backzähne sich in ähnlicher Weise vergrößerten. Am Hinterrand der oberen Backzähne hatte sich neben dem Protokon ein zweiter Innenhöcker, das „Hypokon“[1]) (h in Fig. 18) angelegt, das nunmehr die großen dreieckigen Lücken zwischen den oberen Zähnen allmählich ausfüllte und so dem gleichzeitig niedriger werdenden Trigonid (tr) der unteren Backzähne gegenübertrat. Die Lücken verschwanden mit dem Größerwerden des Hypokon mehr und mehr, und die bisher dreieckigen oberen Zähne wurden nach und nach viereckig wie bei *Gymnura* (Fig. 20 u. 23). So entstand das „tetragonale“ Gebiß aus dem „trigonalen“. Dabei konnten die ursprünglich scharfkantigen Höcker der Backzähne erhalten bleiben, was auf noch vorhandene Vorliebe zu tierischer Kost wie bei Insektenfressern gedeutet werden muß. Meist aber wurden die Höcker niedrig und stumpf und eigneten sich so ganz besonders für weichere Pflanzenkost, wie sie von Omnivoren bevorzugt wird.

Abgesehen von sehr weichen und saftreichen Früchten u. dergl. verlangen vegetabilische Nahrungsstoffe im allgemeinen eine sehr viel ausgiebigere und sorgfältigere Zerkleinerung und Zerquetschung beim Kauen zur Vorbereitung für die Verdauung, als das für animalische Nahrungsstoffe nötig ist. Diesen Leistungen waren offenbar die trigonalen Backzähne (Fig. 19, S. 36) noch nicht recht gewachsen mit ihrer verhältnismäßig kleinen Mahlfläche, welche oben nur aus dem Protokon (p), unten aus dem Talonid (ta) besteht und fast nur zum Zerdrücken sich eignet. Erst als durch das neu hinzugekommene Hypokon (h, Fig. 20) auf diesem und dem gegenüberstehenden Trigonid (tr) eine weitere Mahlfläche entstanden war und dadurch die bisherige Mahlfläche der Backzähne erheblich vergrößert wurde, waren die mehr und mehr tetragonal gewordenen Zähne zu den höheren Kauleistungen befähigt, wie sie die Bewältigung vegetabilischer Nahrung erfordert. Denn jetzt waren die ganzen Kauflächen der zuletzt lückenlos aneinander stoßenden Backzähne zu zusammenhängenden Mahlflächen geworden. Durch Erniedrigung des Trigonid (tr) kommen sie jetzt auch ungefähr in eine Ebene zu liegen, und dadurch wurde ein ausgiebiges Verschieben der Kiefer beim Kauen in horizontaler Richtung gegeneinander möglich, bei dem ein richtiges Zerreiben oder Zermahlen der Nahrung wie zwischen zwei Mahlsteinen zustande kommt. Bisher konnte das nur in geringem Maße geschehen, da die Kronen der unteren Backzähne zum Teil tief zwischen die der oberen griffen.

Auf diese Weise erst wurde die Aufnahme von Pflanzenkost in umfangreicherem Maße ermöglicht und damit das Auftreten von omnivoren Pflanzenfressern.

Die omnivoren Säuger des Paleocän zeigen alle Übergänge zwischen dem rein trigonalen Gebiß zu einem ausgesprochen tetragonalen Gebiß. Letzteres läßt sich aus dem ersteren direkt ableiten.

Beim Übergang vom trigonalen Tierfressergebiß zum tetragonalen Omnivorengebiß ist aber der vordere Teil des Gebisses im wesentlichen unverändert geblieben. Die Omnivoren des Paleocän zeigen noch dieselben fangzahnartigen Eckzähne und dieselben kräftigen Prämolaren wie ihre carnivoren Zeitgenossen. Die Omnivoren des älteren Paleocän waren offenbar noch alle imstande, tierische Nahrung zu erwerben.

Das große Ereignis in der Geschichte der Säugetiere bei Beginn der Tertiärzeit war vielleicht weniger das unvermittelte Erscheinen einer reichen Säugetierfauna, als vielmehr die Tatsache, daß

[1]) Wie vor allem Stehlin es betont, wird das sogenannte Hypokon bei verschiedenen Säugetiergruppen in verschiedener Weise angelegt und darf nicht als homologe Bildung betrachtet werden, wenn es auch funktionell die gleiche Aufgabe erfüllt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



sich unter ihr eine auffallende Menge von Pflanzenfressern befand. Zwar waren sie sämtlich noch Omnivoren, die sich alle noch mehr oder weniger gut auch auf tierische Kost verstanden. Aber immerhin waren sie alle darauf eingerichtet, sogar in erster Linie Vegetabilien zu verzehren.

Bis dahin waren die Säugetiere (immer abgesehen von den Multituberculata) ausschließlich auf tierische Nahrung angewiesen gewesen, wie die niederen Wirbeltiere fast alle. Noch in der obersten Kreide sind die Säugetiere ausschließlich Tierfresser. Und nun findet sich plötzlich im unteren Paleocän eine reiche Fauna von Plazental-Säugetieren, in der mindestens zwei Drittel der Arten als Pflanzenfresser gelten können. Nachdem an Stelle der ursprünglichen scharfzackigen Backzähne solche mit mehr niederen, stumpferen Höckern getreten waren, und nachdem gleichzeitig ihre Mahlfläche sich vergrößert hatte, war die Befähigung zur Ausnützung der Pflanzenkost entstanden. Der erste Schritt in dieser Richtung war das Signal zur Eroberung des Pflanzenreichs als neuer Nahrungsquelle für die Säugetiere. Es war eine der folgenreichsten Entscheidungen in der ganzen Geschichte der Wirbeltiere.

Der Versuch, das Pflanzenreich als Nahrungsquelle zu erobern, ist oft genug schon von den Reptilien unternommen worden, doch stets mit ungenügenden Mitteln und ohne größeren Erfolg. Auch von den Säugetieren war es schon einmal wenigstens versucht worden. Im Jura erscheint unvermittelt die hochspezialisierte Gruppe der Multituberculata, die aber ein dünner, steriler Zweig am Säugetierstamm geblieben ist, der mit dem Paleocän verschwand.

Der durchschlagende Erfolg war den Placentalia vorbehalten, als sie gegen Beginn der Tertiärzeit an ihren mehrwurzeligen, zum ausdauernden und kräftigen Kauen vorgebildeten Backzähnen auch die notwendige Größe der Mahlflächen sich erworben hatten. Mit diesen zweckmäßigen Werkzeugen gelang der Angriff und war von dem außerordentlichsten Erfolg begleitet. Denn es war völliges Neuland, das sich den Säugetieren auftat. Das Pflanzenreich bot ihnen, die bisher ganz auf Tiere angewiesen waren, seine unerschöpflichen und leicht erreichbaren Nahrungsstoffe, deren Ausbeutung ihnen nunmehr frei stand. Die bis dahin sehr einseitig ausgebildete Tiergruppe fand hier unendliche Entwicklungsmöglichkeiten, die nur ausgenutzt werden mußten.

Die Folge war, daß die Entwicklung neuer Säugetiergestalten geradezu explosionsartig vor sich ging. Sofort zeigt sich auch die divergierende Entwicklung der Formen unter Berücksichtigung der verschiedenen Lebensmöglichkeiten. Wir erkennen, oft nur mit Mühe, unter den Placental-Säugetieren des Paleocän schon die ersten Spuren der wesentlichsten Eigenschaften, durch die sich später und noch heutigen Tages die großen Gruppen der Placentalia voneinander scharf unterscheiden.

So werden gewisse Formen unter den omnivoren Placentalia des Paleocän als die ältesten Vertreter der Affen angesehen, andere stellen die ursprünglichsten Huftiere dar; wieder andere zeigen Merkmale, die zu den künftigen Nagetieren oder zu den Edentata führen. Die ein rein trigonales Gebiß sich bewahrten, gelten als die ältesten Vertreter der eigentlichen Raubtiere, und es ist interessant, daß von diesen Urraubtieren, den Creodonta selbst eine Gruppe mit ausgeprägt omnivorem Gebiß sich nicht trennen läßt, die *Arctocyonidae*, welche sich zu den carnivoren Formen verhält wie heute die Bären zu den carnivoren Raubtieren.

Aber alle diese in verschiedenster Richtung divergierenden Placentalia des Paleocän stimmen in zahlreichen ursprünglichen Merkmalen dermaßen überein, daß sie untereinander viel mehr Ähnlichkeit zeigen und miteinander näher verwandt erscheinen, als mit den späteren, hochentwickelten Vertretern der Gruppen, als deren ursprünglichste Vertreter sie gelten. Die Abgrenzung der heutigen großen Gruppen der Placentalia ist im ältesten Tertiär noch so wenig scharf, daß es bei manchen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Formen sogar zweifelhaft ist, ob sie besser zu den Huftieren oder zu den Raubtieren oder zu den Insektenfressern oder zu den Affen zu stellen sind, und daß es der scharfsinnigsten Argumente gewiegter Spezialforscher bedarf, sie einer dieser Gruppen zuzuweisen.

Es scheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß die Trennung der verschiedenen großen Gruppen pflanzenfressender Placentalia von einander (Primates, Ungulata, Rodentia, Edentata), die heute sich vollständig fremd einander gegenüberstehen, und ihre Abzweigung von dem gemeinsamen Stamm der tierfressenden Säugetiere nicht sehr lange vor Beginn der Tertiärzeit stattgefunden hat, vielleicht erst in der oberen Kreide.

Die geringe Größe der paleocänen Säuger und ihre doch verhältnismäßig wenig weit fortgeschrittene Differenzierung machen es nicht nötig, einen größeren geologischen Zeitraum dafür in Anspruch zu nehmen, wenn man damit die Fortschritte vergleicht, die in dieser Beziehung in der Zeit zwischen dem Paleocän und dem unteren Eocän oder zwischen diesem und dem mittleren Eocän eingetreten sind.

Mit der Erschließung des Pflanzenreichs als Nahrungsquelle ist der erfolgreichste Schritt getan worden, den die Geschichte des Säugetierstammes zu verzeichnen hat. Wie verlockend und aussichtsreich es für landbewohnende Tiere ist, sich der Pflanzennahrung zuzuwenden, zeigt der in der Stammesgeschichte der Säugetiere bei den verschiedensten Gruppen von Tierfressern immer und immer wiederkehrende Versuch, die speziell für animalische Nahrung angepaßten Teile ihres Gebisses abzuändern und dafür Anpassungen für vegetabilische Nahrung zunächst an den hinteren Backzähnen vorzunehmen, soweit diese überhaupt noch dazu geeignet sind. Bei jeder Gelegenheit wird der Trieb zur Pflanzenkost zum Leitmotiv einer neu entstehenden Tiergruppe, die in dieser Richtung versucht, sich weiter zu entwickeln. Unter den lebenden wie unter den ausgestorbenen Säugetieren finden sich zahlreiche Beispiele dafür.

Solche Versuche sind wiederholt unabhängig voneinander bei den modernen Carnivora unternommen worden und abgesehen von unbedeutenderen Fortschritten in dieser Richtung mindestens in 3 verschiedenen Fällen in weitgehendem Maße gelungen; sie führten zur Entstehung der omnivoren *Ursidae*, *Procyonidae* und *Melinae*. Unter den Creodonta entstand die omnivore Familie der *Arctocyonidae*, und die großen, wenigstens ursprünglich omnivoren Säugetiergruppen der Primates, der Ungulata, der Rodentia und der pflanzenfressenden Edentata sind mit größter Wahrscheinlichkeit auf verschiedene Gruppen primitiver Tierfresser zurückzuführen. Unter den Insectivoren sind neben anderen die omnivoren Erinaceidae, unter den Chiroptera die frugivoren Pteropidae von tierfressenden Formen abzuleiten. Die gleiche Beobachtung läßt sich auch innerhalb der Marsupialia machen, wo es sehr wahrscheinlich ist, daß die ursprünglich omnivoren Diprotodontia von tierfressenden Polyprotodontia herzuleiten sind. So wird auch für die ältesten der pflanzenfressenden Säuger, die mesozoischen Multituberculata, zu erwarten sein, daß ihre Herkunft von tierfressenden Formen sich noch erweisen wird.

Bei weiterer Entwicklung von omnivoren Formen, die ja meist neben vorwiegender Pflanzenkost zur Aufnahme von animalischer Kost noch befähigt bleiben, wird die letztere bald ganz aufgegeben, und es entstehen reine Pflanzenfresser, vor allem unter den Ungulata, Rodentia, Edentata und Diprotodontia. Gewöhnlich zeigt sich im Gebisse das darin, daß auf den bisher bunodonten hinteren Backzähnen die Höcker sich zu Querjochen oder zu halbmondförmig gebogenen Längsjochen umändern und die Zähne damit lophodont oder selenodont werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Eine der auffallendsten Erscheinungen bei den rein herbivoren Säugetieren ist die seit dem Oligocän beginnende Neigung zur Hypsodontie, die sich durch ein mehr oder weniger lange andauerndes Höhenwachstum der Backzahnkronen kundgibt. R. Kowalewsky erklärt bekanntlich diese Erscheinung durch den mächtigen Antrieb, den das Überhandnehmen von steppenbildenden Gramineen auf die Entwicklungsrichtung der Pflanzenfresser ausübte. Durch das langandauernde Nachwachsen der Zahnkronen wird der Substanzverlust, den die Zähne beim Kauen der harten, kieselhaltigen Gräser erleiden, wieder ausgeglichen. Der Antrieb, diese neu auftretende Nahrungsquelle sich nutzbar zu machen, fand einen günstigen Boden in den bereits sehr leistungsfähig gewordenen Kauzähnen der oligocänen Pflanzenfresser, und auf zahlreichen Linien zeigen sie von da an das Bestreben hypsodont zu werden.

Während wir nun in zahlreichen Fällen die Umbildung von ursprünglich reinen Tierfressern zu omnivoren und schließlich rein herbivoren Formen annehmen dürfen, dürfte bisher noch kein Fall vorliegen, der die Entstehung von tierfressenden aus rein herbivoren Formen wahrscheinlich erscheinen ließe. Auch die Rückbildung omnivorer Formen zu reinen Tierfressern wie beim Eisbären ist jedenfalls äußerst selten. Den interessantesten dieser Fälle stellt der zu den Diprotodontia gehörige *Thylacoleo carnifex* dar, der wohl aus der omnivoren Familie der Phalangeridae herzuleiten ist. Seinem Gebiß nach muß er als ausschließlicher Fleischfresser und zwar Aasfresser gelten, der seine mächtigen sekodonten Backzähne nach Art der Hyänen zum Abbeißen von Knochen benützte und abnutzte. Zum richtigen Kauen war sein Gebiß nicht mehr geeignet.

Ohne Zweifel ist es die bequeme Art der Ernährung, die dem Pflanzenfresser unter den Landsäugetieren einen außerordentlichen Vorteil vor dem Tierfresser gibt, so daß der Trieb zur Pflanzennahrung eines der mächtigsten Motive für die Bestimmung der Entwicklungsrichtungen unter den Säugetieren werden konnte. Der Tierfresser ist in der Regel gezwungen, jedes Beutetier einzeln mit Anstrengung aller seiner Sinne aufzusuchen und es dann mit List oder Gewalt unter oft großer Kraftanstrengung zu erjagen und zu erlegen, bis er sich daran sättigen kann. Der Pflanzenfresser hingegen braucht im allgemeinen von seinem Ruheplatz aus nur eine Ortsveränderung vorzunehmen, um die meist in überreicher Fülle gedeihende Nahrung zu finden und in beliebiger Menge sich einzuverleiben, d. h. sie „abzuweiden". Wie gut ihnen diese bequeme Ernährung bekommt, zeigt sich einmal in dem oft massenhaften Vorkommen der kleineren und dem meist herdenweisen Vorkommen der größeren Pflanzenfresser, und zweitens in der bemerkenswerten Körpergröße, die die Pflanzenfresser vielfach besitzen. Die Größe, welche Pflanzenfresser aus den verschiedensten Gruppen der Ungulata, der Edentata und der Marsupialia erreicht haben, läßt die der gewaltigsten Raubsäugetiere, welche es je auf dem festen Lande gegeben hat, weit hinter sich. Auch bleibt naturgemäß die Individuenzahl der Raubtiere stets weit hinter der der Pflanzenfresser zurück, von welchen sie sich hauptsächlich nähren; was für die letzteren die Regel ist, ist für die andern die Ausnahme.

## 16. Entwicklung der Säugetierfresser.

Die ersten Wirbeltierfresser im Mesozoikum waren jedenfalls ganz beträchtlich größer und kräftiger als ihre Opfer, welche sie sonst nicht hätten bewältigen können. Ihre Beute bestand wohl hauptsächlich aus kleinen Sauriern, daneben vielleicht auch Vögeln und Säugetieren. Größere Saurier vermochten sie nicht zu erbeuten, da diese zu zählebig sind. Ein verhältnismäßig großes Beutetier.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



das zum Verspeisen in einzelne Bissen zerlegt werden muß, muß vorher getötet oder widerstandslos gemacht werden können. Dazu eignen sich Saurier wenig. Auch die modernen Raubtiere vergreifen sich nur selten an solchen. Von Säugern standen den mesozoischen Wirbeltierfressern mit Ausnahme der spärlichen Multituberculata nur ihre eigenen nächsten Verwandten zur Verfügung, welche, gleichfalls Raubtiere, je nach ihrer Größe ebenso wehrhaft waren wie sie selbst. Schon aus diesem Grunde dürften die mesozoischen Wirbeltierfresser auch unter den Säugetieren nur verhältnismäßig sehr kleinen Formen nachgestellt haben.

Erst als gegen Beginn der Tertiärzeit die Auswahl an Säugetieren reicher wurde und unter ihnen zahlreiche Pflanzenfresser auftraten, welche naturgemäß weniger wehrhaft sind, dürften die Wirbeltierfresser, die jetzt hauptsächlich von Creodonta dargestellt wurden, sich auch an etwas größere Säuger gewagt haben. Da werden sie jedenfalls bald die Erfahrung gemacht haben, daß Säugetiere sehr viel leichter zur Strecke zu bringen sind als Saurier, und daß ferner ihre Eckzähne, die bisher beim Angriff hauptsächlich zum Festhalten der Beute dienten, Säugetieren gegenüber ein vortreffliches Tötungswerkzeug darstellen, so daß überlegene Größe und Kraft des Angreifers nicht mehr die allein ausschlaggebende Rolle spielen wie bisher.

An den größer werdenden Pflanzenfressern werden die Creodonta die neue Tötungsart erprobt haben, die darin besteht, daß sie beim Angriff ihren Opfern mit den Eckzähnen schwere Verletzungen der Weichteile beibringen, welchen diese Tiere rasch durch Verblutung erliegen. Nur den warmblütigen Säugetieren gegenüber konnte diese Tötungsart durch „Erdolchen" den notwendigen raschen Erfolg haben. Reptilien war damit nicht beizukommen gewesen. Aber Säugetieren gegenüber war es ein außerordentlicher Fortschritt, der dazu führen mußte, daß diese ihre Hauptnahrungsquelle wurden. So wurden sie Säugetierfresser. Über die Stammesgeschichte der Creodonta hat uns vor allem Matthew durch seine vorzüglichen Darstellungen 1909 Klarheit verschafft. Daraus muß aber auch der Schluß gezogen werden, daß eine scharfe systematische Trennung der landbewohnenden Carnivora in Creodonta und Fissipedia nicht mehr gerechtfertigt ist. Die Bedeutung dieser Namen besteht nur darin, daß sie eine kurze Bezeichnung für „ältere" und „modernere" Carnivora darstellen.

So steht die Entwicklung der Landraubtiere in innigstem Zusammenhang mit dem Auftreten und der Entwicklung der pflanzenfressenden Säugetiere, vor allem der Ungulata und Rodentia, welche zu allen Zeiten die hauptsächlichsten Nahrungstiere für die Carnivora darstellten. Andere Wirbeltiere oder gar Wirbellose spielen bei ihrer Ernährung nur eine untergeordnete Rolle. Erst das Vorhandensein dieser Pflanzenfresser, welche zum Teil wahrscheinlich selbst aus den ursprünglichsten Formen der Creodonta hervorgegangen waren, bot den Raubtieren die Möglichkeit zu der großartigen Weiterentwicklung, die bei ihnen stattfand. Es war eine neue und überaus ergiebige Nahrungsquelle, welche in den Pflanzenfressern entstanden und bald überall anzutreffen war. Ihr wandten sich die Creodonta frühzeitig zu und paßten sich ihr durchaus an, sind auch, wie heute noch die Fissipedia, fast völlig von ihr abhängig. Das war eben dem Umstand zuzuschreiben, daß die Pflanzenfresser warmblütige Tiere sind, deren Tötung so rasch erfolgen kann, daß selbst ein kleines Raubtier ein sehr viel größeres und sogar viel kräftigeres Beutetier verhältnismäßig leicht zur Strecke bringen kann, vorausgesetzt, daß es gewandt genug ist, beim Angriff sofort eine der empfindlichsten Stellen seines Opfers mit seinen Dolchen zu treffen. Für einen behenden Räuber ist aber selbst bei einem mißglückten Angriff nicht allzuviel Gefahr vorhanden, da die Pflanzenfresser bei ihrem Größerwerden allmählich ihre ursprüngliche Hauptwaffe, die verlängerten Eckzähne, oft verkümmern

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ließen und auch beim Vorhandensein guter Waffen eher geneigt sind, sich durch die Flucht als durch Gegenwehr vor ihren Feinden zu retten.

Bei den ursprünglichsten Pflanzenfressern im älteren Tertiär hätten es die Raubtiere allerdings kaum noch wagen können, ein gleich großes oder gar größeres Tier anzugreifen, da damals auch die Pflanzenfresser noch ebenso gute Waffen an ihren Eckzähnen hatten, wie die Raubtiere selbst. Die Räuber mußten größer sein als ihre Opfer. Während des ganzen Paleocän und noch während des unteren Eocän gehören daher die Raubtiere zu den größten Säugetieren ihrer Zeit. Sie sind durchschnittlich ebenso groß wie die neben ihnen lebenden Pflanzenfresser, aus denen sie ihre Beute zu wählen hatten. Der größte Creodonte des älteren Paleocän (Puerco) in Nordamerika, *Triisodon quivirensis* (von Schakalgröße) ist etwa ebenso groß wie *Periptychus rhabdodon*, das größte und häufigste Huftier dieser Zeit; ebenso kommt der größte Creodonte des oberen Paleocän (Torrejon), *Dissacus saurognathus* (von Wildschweingröße) an Körpergröße dem größten Huftier seiner Zeit, *Pantolambda cavirictus*, etwa gleich, und im unteren Eocän (Wasatch) ist die gewaltige *Pachyaena gigantea* (von Eisbärengröße) dem *Coryphodon anax*, einem der größten Huftiere seiner Zeit, fast ebenbürtig an Größe. Bei der noch größeren *Pachyaena boulei* aus dem Pariser Grobkalk erreicht der Unterkiefer eine Länge von 0,470 Meter. Wenn man nun auch im späteren Eocän und in allen darauf folgenden geologischen Epochen noch eine ganze Reihe gewaltiger Raubtiere antrifft, so ist doch bei ihnen eine weitere Größenzunahme nicht mehr zu bemerken. Die Raubtiere hatten bereits im unteren oder mittleren Eocän die Größe eines sehr starken Eisbären erreicht, die nicht mehr überschritten wurde.[1])

Im Gegensatz dazu erreichten die Huftiere, die hervorragendsten Gestalten unter den Pflanzenfressern, denen wohl auch hauptsächlich die Nachstellungen der größeren Raubtiere galten, im Verlauf der geologischen Zeiten zusehends immer größere Dimensionen. Schon vom mittleren Eocän (Bridger) ab übertrafen die Huftiere (bis Rhinocerosgröße) im Durchschnitt an Größe die Raubtiere beträchtlich. Dies Verhältnis steigerte sich im Oligocän (Huftiere bis Elefantengröße) und vielleicht noch im Miocän, blieb aber von da bis zur Gegenwart etwa gleich.

Wie die erste Ausbildung der Creodonta mit dem ersten Auftreten von Pflanzenfressern, ihrer Beutetiere, ungefähr zusammenfiel und vermutlich dadurch bedingt war, so mußten sie und die aus ihnen entsprossenen Fissipedia sich auch in ihrer Weiterentwicklung durchaus an die ihrer Beutetiere anpassen. In Bezug auf Größe konnten sie, wie wir sahen, mit ihnen nicht lange Schritt halten, in Bezug auf Schnelligkeit gelang es nur wenigen von ihnen, in Bezug auf List und Gewandtheit sowie in der Ausbildung von Angriffswaffen mußten sie sie aber überbieten. Sie erreichten es im allgemeinen, daß sie Pflanzenfresser, welche so groß waren wie sie selbst, ja selbst solche, die ganz bedeutend größer waren, verhältnismäßig leicht bewältigten. Wenn wir heute auch oft beobachten können, daß große Raubtiere mit Vorliebe kleinen, selbst sehr kleinen Beutetieren, die reichlich vorhanden sind, nachstellen, wie es ihre Vorfahren, die ältesten Creodonta, wohl ausschließlich getan haben, so besteht daneben die Tatsache, daß sie meist gegebenen Falls auch sehr große Beutetiere leicht bewältigen, eine Fähigkeit, welche ihren Vorfahren nicht gegeben war.

Die Fähigkeit, mit den langen Eckzähnen die Beute nicht nur festzuhalten, sondern rasch zu töten, muß wohl schon im Paleocän von den Creodonta erworben sein. Und als Huftiere von riesen-

[1]) Die rein carnivoren Raubtiere mit wohlausgebildeten Reißzähnen haben wohl nie die Größe eines starken Löwen oder Tiger überschritten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



hafter Größe, welche wohl als richtige „Dickhäuter" auftraten, erschienen waren, da stellten sich, zuerst im Oligocän, die Säbeltiger ein, deren mächtige säbelartige Eckzähne die richtigen Waffen waren, jenen Ungeheuern trotz ihrer dicken Haut den Todesstoß zu geben. Welch großer Erfolg die Ausbildung dieser Waffen war, zeigt die weltweite Verbreitung, welche die Säbeltiger bald erreichten, und der Umstand, daß sie fast überall noch während des Pleistocän zu finden waren. In Amerika jagten sie wohl auch die großen Edentata.

Wie die Raubtiere Hand in Hand mit der Weiterentwicklung der Pflanzenfresser ihre Fähigkeiten vervollkommneten, sie zu fangen und zu bewältigen, so vervollkommneten sie auch ihre Fähigkeit, die erlegte Beute zu zerstückeln und als Nahrung aufzunehmen. Die alte Weise, mit Fangzähnen, großen Prämolaren und Krallen die Beute in Stücke zu reißen, wurde wohl noch von den ältesten Creodonta, den *Oxyclaenidae* ausgeübt; sie war aber nicht mehr leistungsfähig genug gegenüber einem wirklich großen Beutestück, welches auf diese Weise nicht genügend ausgenützt werden konnte. Es handelte sich darum, ein Gebiß zu erwerben, welches das fest zusammenhängende Knochengerüst eines verhältnismäßig großen Beutetieres zu zerlegen vermochte.

So läßt sich zunächst das Auftreten der verhältnismäßig riesigen *Mesonychidae* mit ihren grotesk großen Köpfen verstehen, welche Backzähne mit sehr kräftigen runden Höckern besaßen, oft von ungewöhnlicher Dicke, wie sie bei Hyänen bekannt sind. Die Molaren waren rein trigonal und deuten auf ausschließliche Fleischnahrung. Dies waren die richtigen Knochenbrecher, deren Zähne stärkere Knochen zermalmen konnten, sich dabei aber auch entsprechend stark abnutzten. Sie konnten auch mit einem verhältnismäßig großen Beutestück fertig werden. Es ist nicht nötig, anzunehmen, daß diese gewaltigen Raubtiere hauptsächlich Aasfresser gewesen seien. An Pflanzenkost ist aber bei ihrem Gebiß auf keinen Fall zu denken.

Gerade die *Mesonychidae* waren es, die es versuchten, an Körpergröße mit den Huftieren ihrer Zeit zu rivalisieren. *Dissacus* und *Pachyaena* aus dem Paleocän und dem unteren Eocän war dies auch noch annähernd gelungen, selbst gegenüber den Amblypoda, den größten Huftieren ihrer Zeit. Aber die größte Art in Nordamerika, *Harpagolestes immanis* aus dem oberen Eocän (Uinta), deren Schädel die Länge von einem halben Meter erreichen konnte, blieb an Größe um ein Bedeutendes hinter den gleichzeitigen Dinocerata zurück. Mit dem Ende des Eocän sind diese *Mesonychidae* aber verschwunden.

Die anderen fleischfressenden Creodonta aber, von bescheidenerer Körpergröße, lösten die Aufgabe, die sich ihnen stellte, in einer anderen Weise, welche für die ganze Weiterentwicklung der Raubtiere entscheidend war. Im unteren Eocän erscheinen bei einer größeren Anzahl von Creodonta trigonale hintere Backzähne in der charakteristischen Form von sekodonten Reißzähnen, wie sie bei den fleischfressenden Raubtieren der Jetztzeit bekannt sind (R in Fig. 1 und 8, S. 6). Diese Zähne, bei welchen die beiden Außenhöcker miteinander eine scharfe Schneide bilden, wirken beim Beißen als kräftige Knochenscheren, mit denen Stück für Stück von der erlegten Beute abgezwickt oder abgeschnitten werden kann.

Welch treffliche Errungenschaft das war, zeigt sich darin, daß schon vom mittleren Eocän ab mit Ausnahme von wenigen großen Mesonychidae keine Creodonten mehr lebten, die nicht mit solchen Reißzähnen ausgerüstet waren. Mit diesen Reißzähnen waren die typischen Carnivora oder Fleischfresser, d. h. Säugetierfresser in die Erdgeschichte eingetreten.

Das Auftreten von echten Reißzähnen bei Raubtieren ist nur erklärlich unter der Voraussetzung, daß verhältnismäßig große Beutetiere damit zerlegt werden sollen. Zum Zerlegen kleinerer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Tiere wären sie nicht notwendig gewesen. Sie fehlen auch noch zu den Zeiten, da die Creodonten unter den Säugern, unter denen sie ihre Opfer zu wählen hatten, nur solche nahmen, welchen sie an Größe bedeutend überlegen waren.

Solange die Beutetiere nur von mäßiger Größe waren, war es die Aufgabe der oft stark vergrößerten Prämolaren, die Beute in einzelne Bissen zu zerlegen, während die trigonalen hinteren Backzähne nur das Zerkauen der Bissen übernahmen. Als die Beutetiere aber größer wurden, forderte das Zerteilen von deren Knochen einen bedeutenderen Kraftaufwand. Dieser Aufgabe waren die weiter vom Gelenke, dem Drehpunkt des vom Unterkiefer dargestellten Hebels, entfernten Prämolaren nicht mehr gewachsen. Da übernahmen weiter hinten, dem Gelenke näher stehende Zähne, welche einen stärkeren Druck ausüben konnten, die Aufgabe des Zerlegens und bildeten sich zu sekodonten Knochenscheren aus. Daneben hatten sie aber auch noch ihrer ursprünglichen Aufgabe zu genügen, als bunodonte Kauzähne zu wirken.

Dieser doppelten Aufgabe konnte nun in der Weise genügt werden, daß an jedem der trigonalen hinteren Backzähne die beiden Außenhöcker sekodont wurden, um die Schere zu bilden (Fig. 24, S. 48); es waren dann immer noch die anderen Zahnteile übrig, besonders die Innenhöcker (i) und das Talonid (ta), welche bunodont blieben und das Zerkauen besorgen konnten. Diesen Weg schlugen in der Tat die beiden Familien der *Oxyaenidae* und *Hyaenodontidae* ein. Die reißzahnartige Ausbildung erstreckte sich bei ihnen auf die sämtlichen hinteren Backzähne, soweit sie nicht schon verkümmert waren. Jeder Kauzahn diente zugleich als Reißzahn.

Daß es aber zur Herstellung einer durchaus wirkungsvollen Knochenschere auch schon genügte, wenn nur ein einziger Zahn in jeder Zahnreihe, und zwar einer der mittleren Backzähne (oben der letzte Prämolar, unten der erste Molar) die sekodonte Umbildung zum Reißzahn erwürbe, das erwies sich an der Familie der *Miacidae*. Nur mußte dieser Zahn eine entsprechende Größe erreichen, so daß er der mächtigste Zahn im Gebiß wurde. Dabei blieben die noch hinter ihm stehenden Zähne in ihrem ganzen Umfange als bunodonte Kauzähne erhalten. Die vor ihm stehenden sekodonten Prämolaren, die bisher als Schere gedient hatten, blieben kleiner und dienten nur noch zur Unterstützung des eigentlichen Reißzahnes.

Es war entschieden die glücklichste Lösung der Frage. Das zeigte der Erfolg. Denn als die Oligocänzeit anbrach, war von allen Creodontengeschlechtern nichts weiter übrig geblieben als einige wenige *Hyaenodontidae*, welche aber ebenfalls bald ausstarben. Die zahlreich vorhandenen fleischfressenden Raubtiere aber, welche als Fissipedia von da an die Erde bevölkerten, erwiesen sich sämtlich als die zum Teil nur wenig abgeänderten Nachkommen von *Miacidae*, deren Gebiß die ursprünglichsten der Fissipedia, die *Canidae* und *Viverridae*, fast unverändert übernommen haben. Als auffallendstes Erbteil von Seiten der *Miacidae* ist allen fleischfressenden Fissipedia der einzige große Reißzahn geblieben (Fig. 1—4 u. 8, S. 6).

Die sekodonten Raubtiere waren in ihren ursprünglicheren Formen sämtlich befähigt, die einzelnen Bissen zwischen ihren hinteren Backzähnen zu zerkauen. Diesem Zwecke dienten die ursprünglich wohlentwickelten Innenhöcker (i, Fig. 24) der oberen und unteren, sowie das Talonid (ta) der unteren Backzähne, außerdem die bunodonten hinteren Backzähne der *Miacidae* und Fissipedia (Fig. 1 u. 8, S. 6). Es sind dieselben Zähne und Zahnteile, die auch bei einer Umbildung eines carnivoren in ein omnivores Gebiß bei den Fissipedia in Betracht kommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Es ist nun höchst bemerkenswert, daß bei sämtlichen Gruppen der mit sekodontem Gebiß versehenen Carnivora, bei Creodonta wie Fissipedia, die Weiterentwicklung der rein carnivoren Formen das gleiche Ziel verfolgt, nämlich das Zerkauen der einzelnen Nahrungsbissen völlig aufzugeben und zu diesem Zwecke die das Kauen besorgenden, nicht sekodonten Teile der hinteren Backzähne allmählich ganz abzubauen. Es war ein mächtiger, auf alle Säugetierfresser wirkender Antrieb, welcher jedenfalls mit der Beschaffenheit ihrer Nahrung zusammenhängt; er brachte überall die gleiche Änderung in der Nahrungsaufnahme wie in der Form des Gebisses zustande. Das Endresultat ist in allen Fällen ein Gebiß, dessen hinterster nicht verkümmerter Backzahn oben und unten fast nur noch aus den beiden sekodont gewordenen Außenhöckern besteht (Fig. 4 R, S. 6 u. Fig. 25). Auf nicht weniger als 5 verschiedenen Entwicklungslinien ist bei den Carnivora das gleiche Endresultat unabhängig voneinander ganz oder fast ganz erreicht worden. Dabei ist die überraschende Ähnlichkeit hervorzuheben, welche diese unabhängig voneinander zustande gekommenen, rein sekodonten oberen wie unteren Zähne miteinander zeigen. Dieser extreme Zustand ist in der Familie der *Oxyaenidae* von *Patriofelis* bereits im mittleren Eocän erreicht worden, unter den *Hyaenodontidae*

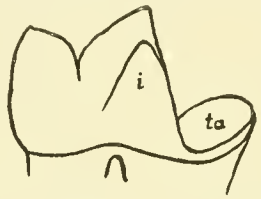



Fig. 24. Unterer Reißzahn von *Genetta*, von innen, mit großem Innenhöcker (*i*) und großem Talonid (*ta*).

Fig. 25. Unterer Reißzahn von *Felis* ohne Innenhöcker und mit ganz rudimentärem Talonid (*ta*).

von *Hyaenodon* im oberen Eocän, unter den *Felidae* von verschiedenen Gattungen im Oligocän, unter den *Hyaenidae* von *Hyaena* im Pliocän, unter den *Viverridae* von der rezenten *Cryptoprocta* vielleicht schon seit langer Zeit. Die ursprünglich hinter diesen Reißzähnen stehenden, nicht sekodont gewordenen Molaren sind im Verlaufe dieser Entwicklung ganz verschwunden oder nur durch ein funktionsloses Rudiment noch vertreten (Fig. 4, S. 6). Die Zahl der verlorenen Molaren ist bei den verschiedenen Entwicklungslinien sehr verschieden. So hat *Hyaenodon* einen einzigen, nur den letzten oberen Molar eingebüßt und behielt so die gleiche Gesamtzahl von Zähnen wie die Gattung *Canis*; *Patriofelis* büßte oben 2, unten 1 Molar ein; *Felis*, *Hyaena* und *Cryptoprocta* haben oben 3 (1 rudimentär), unten 2 Molaren verloren. Bei allen diesen extrem sekodont gewordenen Formen müssen die mit den Reißzähnen abgeschnittenen Bissen unzerkaut verschlungen werden. Vergl. auch S. 6—8.

Während die eben besprochenen Säugetierfresser der alten und der neuen Welt Placentalia sind, finden sich unter den Marsupialia von Australien Raubtiere, *Thylacinus* und *Sarcophilus*, deren Gebiß eine verblüffende Ähnlichkeit mit dem gewisser *Hyaenodontidae* hat, und ganz ähnliche Formen begegnen uns auch unter den Marsupialia aus dem mittleren Tertiär von Patagonien, den *Sparassodonta*. Auch hier sind die hinteren Backzähne zu sekodonten Reißzähnen umgebildet, auch hier ging die Fähigkeit, die einzelnen Bissen zu zerkauen, schließlich vollständig verloren, und die Reißzähne gewannen zuletzt die gleiche Gestalt wie bei den fortgeschrittensten placentalen Raubtieren.

Es liegt bei diesen Beuteltieren der gleiche Entwicklungsgang vor, wie wir ihn bei den placentalen *Hyaenodontidae* kennen. Auch hier nimmt er von Formen mit rein trigonalem Gebiß und großen Prämolaren seinen Ausgang, wie wir sie in der Familie der *Didelphidae* noch heute vor uns haben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



(Fig. 21, S. 37), und wie sie schon aus der obersten Kreide *(Eodelphis browni)* bekannt sind. Sie zeigen durchaus die gleiche Entwicklungsstufe der Backzähne wie die ältesten Creodonta, die *Oxyclaenidae*, und sind wie diese als primitive Wirbeltierfresser anzusprechen.

So verschieden untereinander alle diese mit sekodontem Gebiß versehenen placentalen und marsupialen Raubtiergruppen auch sind, so zeigt sich bei ihnen allen doch derselbe Antrieb als Leitmotiv ihrer Stammesentwicklung. Stets lief er darauf hinaus, daß sie die von ihren fernen Ahnen einst erworbene Fähigkeit, die in den Rachen aufgenommenen, von Knochen durchsetzten Bissen zwischen ihren hinteren Backzähnen zu zermalmen, wieder aufgaben.

## 17. Die Robben und Waltiere.

Ein Gebiß nur aus Fangzähnen bestehend, wie es bei der großen Mehrzahl der Amphibien und Reptilien zu finden ist, ist auch bei den Säugetieren nicht unbekannt, aber nur bei wasserbewohnenden Formen. Die sämtlichen bezahnten Cetaceen der Jetztzeit sowie die fortgeschrittensten Pinnipedia (wie *Otaria*, Fig. 28) besitzen nur einwurzelige Fangzähne. Diese werden ausschließlich zum Ergreifen der Beute benutzt, welche sofort lebend verschluckt wird, ohne zuvor getötet, zerlegt oder zerkaut zu werden.

Es wird jetzt wohl allgemein zugegeben, daß die Meeressäuger von Landsäugetieren abzuleiten sind und ursprünglich auch ein diesen entsprechendes Gebiß mit mehrwurzeligen trigonalen Backzähnen besessen haben müssen, das zum Töten und Zerkleinern der Beute sich eignete. Unter den Pinnipedia zeigen noch viele der lebenden Arten stark komprimierte, sekodonte, mit mehreren Nebenspitzen versehene zweiwurzelige Backzähne (z. B. Phoca, Fig. 26), die große Ähnlichkeit mit den vorderen Backzähnen der Landraubtiere (vergl. Fig. 8, S. 7) haben. Unter den Cetacea sind es nur die ältesten, schon seit dem Miocän ausgestorbenen Formen, die wie z. B. *Zeuglodon* (Fig. 29) ähnliche Backzähne aufwiesen. Es muß angenommen werden, daß die fangzahnartigen, einwurzeligen Backzähne der Meeresraubtiere durch Rückbildung aus komplizierteren mehrwurzeligen Zähnen von Landraubtieren entstanden sind, und daß die erwähnten zweiwurzeligen hinteren Backzähne nur ein Übergangsstadium in der Rückbildung darstellen. Anders wären sie nicht zu erklären.

Zur Nahrungsaufnahme für fischfressende Wassertiere ist ein nur aus Fangzähnen bestehendes Gebiß offenbar am besten geeignet, da es fast allgemein bei solchen auftritt, mögen es Amphibien, Reptilien, bezahnte Vögel oder Säugetiere sein. Es wird das verständlich, wenn man den Nahrungserwerb eines Fischotters, also eines fischfressenden Landtieres mit dem eines Seehundes oder Delphins, also eines fischfressenden Meerestieres vergleicht.

Der von Fischen (und Krebsen) lebende Fischotter ist ein Mustelide und trägt in der Tat noch ein ausgesprochenes Mardergebiß (vergl. *Mustela*, Fig. 3, S. 6) mit wohlentwickelten Eckzähnen, Reißzähnen und Mahlzähnen. Fängt er, der ein vorzüglicher Schwimmer ist, einen größeren Fisch, so ist er offenbar außer Stande, ihn im Wasser schwimmend gleich zu verzehren. Er bringt vielmehr die mit den Eckzähnen gefaßte Beute ans Ufer, hält sie dort mit den Vorderfüßen fest und versucht zunächst das zappelnde Opfer zu töten oder wenigstens, da es meist sehr zählebig ist, zu bewußten Fluchtversuchen unfähig zu machen, indem er den Schädel oder die Wirbelsäule zerbeißt. Dann wird nach Raubtierart Stück für Stück mit den Vorderzähnen abgerissen oder mit den Reißzähnen abgebissen, nach Bedarf auch gekaut und dann verschluckt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Der Fischotter findet seine Beute in der Regel in nicht allzu großer Entfernung vom Ufer. Die Robben haben ihre Jagdgründe dagegen oft in bedeutender Entfernung vom Lande. Das würde das Verbringen der Beute aufs Trockene zu zeitraubend und umständlich machen. Es wird das in der Tat auch von keinem der Meeresraubtiere mehr versucht. Sie müssen ihre Beute im Wasser verzehren. Zum Festhalten seiner Beute im Wasser verfügt der Seehund aber nur über die mit Zähnen versehenen Kiefer. Wollte er eine größere Beute längere Zeit schwimmend im Wasser festhalten, um sie Stück für Stück zu verzehren, so müßte er dazu über besondere, außerhalb der Kiefer gelegene Greifwerkzeuge verfügen. Kein wasserbewohnendes Wirbeltier besitzt aber ein solches Werkzeug.

Landtiere können eine kleinere Beute einfach dadurch festhalten, daß sie sich daraufstellen und durch das Gewicht ihres Körpers ihr Opfer zu Boden drücken. Das ist bei Wassertieren ganz ausgeschlossen, deren spezifisches Gewicht dem ihres Mediums ungefähr gleichkommt. Sonst dienen bei Landtieren die Vorderfüße zum Festhalten der Beute während der Mahlzeit, soweit das überhaupt nötig ist. Sie vermögen infolgedessen jede Beute stückweise aufzuzehren. Es ist aber überhaupt keinem wasserbewohnenden Wirbeltier gegeben, untergetaucht oder im Wasser schwimmend die vorderen Gliedmaßen zum Festhalten der Beute während der Mahlzeit zu benutzen.

Dies Gesetz gilt nur für Wirbeltiere. Bei wasserbewohnenden Arthropoden, den Krebsen und Wasserinsekten, auch bei Tintenfischen, sind es gerade die Extremitäten, die fast regelmäßig zum Festhalten der Beute während der Mahlzeit dienen. Diese Formen sind daher auch zum Erbeuten verhältnismäßig großer Tiere befähigt, die sie nur stückweise verzehren können. Auch den Echinodermen und anderen Wirbellosen, selbst manchen Protozoen (Acineta) stehen entsprechende Werkzeuge in Gestalt von Tentakeln, Füßchen usw. zur Verfügung. Nur eine einzige Gruppe von Wasserwirbeltieren ist bekannt, die ihre große Beute während des Fressens im Wasser festhält. Es sind die Cyclostomen, deren Mund zu diesem Zwecke einen Saugnapf bildet, in dessen Inneren Zähne wirken zum Loslösen der einzelnen Bissen. Doch sind diese Tiere kaum mehr als freilebende Räuber zu betrachten, sondern zu Parasiten degeneriert.

Zum Festhalten der Beute steht also den Seehunden kein anderes Werkzeug zur Verfügung als die Zähne. So stoßen sie auf Schwierigkeiten, wenn sie ein Tier als Speise für sich verwenden wollen, das zu groß ist, um unzerstückelt verschlungen werden zu können. Sie sind wesentlich auf solche Beutetiere angewiesen, die einen einzigen Bissen für sie darstellen. Entschädigt werden sie für die geringere Größe ihrer Beutetiere dadurch, daß diese meist schwarmweise vorkommen. Allerdings werden aber diejenigen unter ihnen, welche ein altertümlicheres Gebiß mit sekodonten zweiwurzeligen Backzähnen besitzen, immer noch imstande sein, einen Fisch, der zu groß ist, um als Ganzes verschluckt zu werden, damit entzwei zu schneiden. Das abgebissene Stück dürfte dann als besonderer zweiter Bissen von dem Räuber oder einem seiner Genossen von neuem erschnappt werden. Denselben Erfolg können wohl auch noch die Formen erzielen, deren Backzähne bereits alle oder fast alle zu einwurzeligen Fangzähnen geworden sind, die aber so eng aneinander gerückt sind, daß sie eine fast zusammenhängende Schneide bilden wie *Otaria* (Fig. 28) und *Halichoerus* (Fig. 27). Auch sind die Robben offenbar noch fähig, von einem größeren Tier im Wasser Stücke abzubeißen, wenn dieses in irgend einer Weise festgehalten wird. Denn es ist Tatsache, daß sie größere Fische von der Angel oder aus Netzen stückweise wegfressen. Immerhin dürfte ein Zerlegen der Beute nicht mehr die Regel bei ihnen sein.

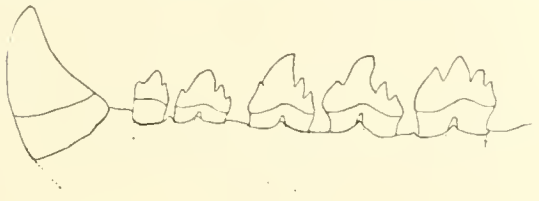
Ihre großen Eckzähne in Verbindung mit meist wohlentwickelten Backzähnen deuten darauf hin, daß sie im Stande sind, verhältnismäßig große und kräftige Beutetiere zu greifen, die allenfalls

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

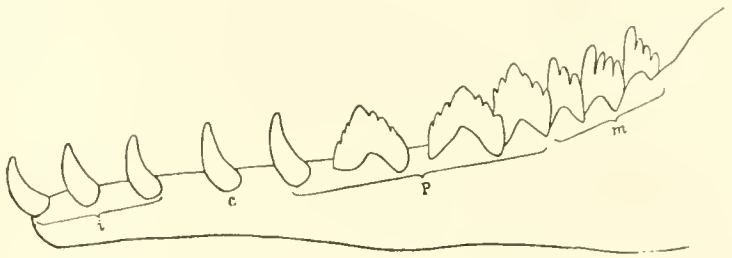


mit den Backzähnen von ihnen nach Art der Krokodile so lange gequetscht werden können, bis sie ohne Schwierigkeit sich schlucken lassen.

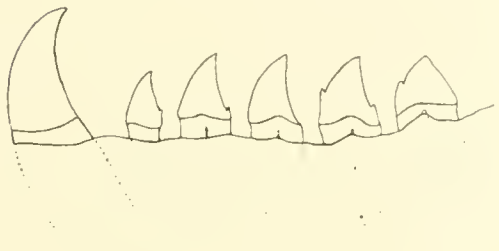
Die Pinnipedia haben sich mit ihrer Nahrungsaufnahme den Lebensbedingungen ihres Mediums zunächst so weit angepaßt, daß ihr Gebiß fast nur noch zum Ergreifen einer aus größeren Tieren bestehenden Beute geeignet ist, allerdings noch mit der Fähigkeit, besonders große Bissen



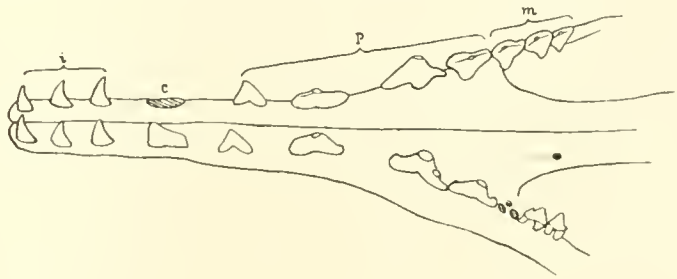
26



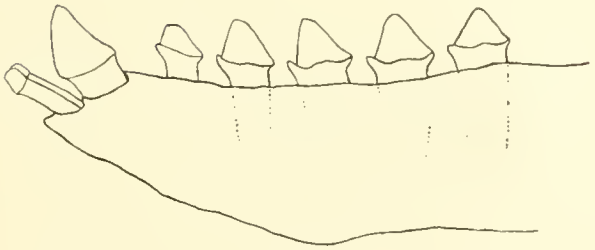

29



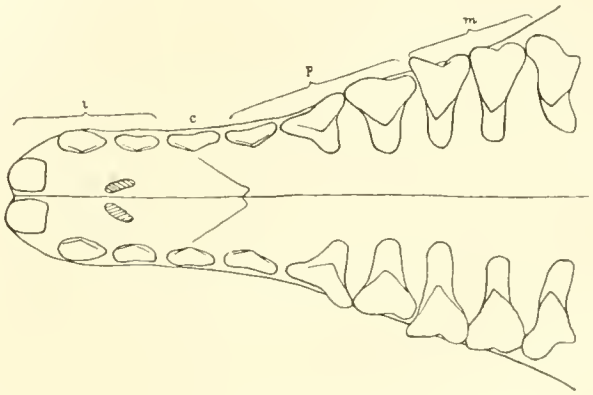
27




30



28




31

Fig. 26. *Phoca vitulina* (Pinnipedia). Zähne des linken Unterkiefers, von außen. Fig. 27. *Halichoerus grypus* (Pinnipedia), ebenso. Fig. 28. *Otaria* sp. (Pinnipedia), ebenso. Fig. 29. *Zeuglodon osiris* (Cetacea), Obereocän, Ägypten. Zähne des linken Unterkiefers, von außen. × 0.2. Fig. 30. *Protocetus atavus* (Cetacea), Mitteleocan, Ägypten. Gebiß des Oberkiefers, von unten. *J* Schneidezähne (ergänzt nach Zeuglodon), *C* Eckzahn, *P* Prämolaren, *M* 3-wurzelige Molaren. × 0.2. Fig. 31. *Potamogale velox* (Zalambdodonta), Kamerun; ebenso. × 3.

schluckgerecht zu machen. Sie haben die Fähigkeit größtenteils schon aufgegeben, große Beute zu bewältigen, die sie nur stückweise zu sich nehmen könnten. Sie haben aber auch längst die Fähigkeit völlig aufgegeben, ihre Nahrung vor dem Verschlucken zu zerkauen, denn selbst ihre zweiwurzeligen Zähne sind dazu nicht mehr geeignet.

Offenbar sind Wassertiere in unverletztem Zustande besonders leicht zu verdauen gegenüber Landtieren. Wir finden bei den tierfressenden Wasserbewohnern zwar vielfach sogenannte Kau-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



zähne mit stumpfen, oft verbreiterten Kronen, welche aber nur den Zweck haben, harte Schalen und Panzer, durch welche die Nahrungstiere geschützt sind, vor dem Verschlucken zu zertrümmern. Sie sind aber weniger dazu da, um nach dieser Leistung die aufgenommenen Bissen im Munde noch weiter in kleine Teile zu zerreißen oder zu zerquetschen, was bei den Landtieren der eigentliche Zweck des Kauens ist. Es scheint mir, daß die Verdauungssäfte den unverletzten Körper eines Wassertieres leichter zu durchdringen vermögen, als den eines Landtieres. Jedenfalls ist das bei konservierenden Flüssigkeiten wie Alkohol oder Formol der Fall. Ein Krebs, ein Fisch, selbst ein Frosch, die in ganz unverletztem Zustande in eine solche Flüssigkeit gelegt werden, lassen sich auf diese Weise noch ziemlich befriedigend konservieren, wenn man ihrem größeren Wassergehalt Rechnung trägt, während ein Reptil oder Säugetier gleicher Größe, selbst ein großes Insekt bei gleicher Behandlung sehr geneigt sind, in Fäulnis überzugehen, wenn bei ihnen nicht durch Einschnitte Sorge dafür getragen wird, daß die Konservierungsflüssigkeit leicht ins Innere dringt. Vielleicht ist dies die Erklärung, warum das typische Gebiß eines reinen Fischfressers allgemein nur aus Fangzähnen besteht und ein Zerkauen der Nahrung unnötig ist. Einige Robben, und bezeichnenderweise gehören gerade die größten Arten dazu wie Seeelefant und Walroß, zeigen nur noch kleine, fast rudimentäre Backzähne, was sich wohl dahin deuten läßt, daß ihre Beutetiere schwach sind und sich fast ohne Widerstand fangen und schlucken lassen. Die Nahrung des Walrosses besteht in der Tat vielfach aus Muscheln, deren Schalen es mit den kleinen, stumpfen Backzähnen zerdrücken kann.

Größere, kräftige Fische und ähnliche Beutetiere im Wasser einzeln zu verfolgen und sie dann unzerstückelt zu verschlingen, das stellt eine bestimmte Entwicklungsstufe der Nahrungsaufnahme dar, auf der der größte Teil der Robben heute steht. Auf dieser Stufe stehen auch die meisten Delphine. Sie haben aber dazu ein Gebiß, das nur noch aus einwurzligen Fangzähnen besteht. Bei den Pinnipediern bedeutet ein solches Gebiß den fortgeschrittensten Zustand, auf dem noch nicht die Hälfte der lebenden Arten erst angelangt ist, während dieser Zustand der altertümlichste ist, den die lebenden Cetaceen noch zeigen.

Die Cetaceen sind eben den Pinnipediern in der Anpassung an das Meeresleben weit voraus. Sehr viel früher als die Pinnipedier haben sich die Vorfahren der heutigen Cetaceen entschlossen, ihr Jagdgebiet vom Land in das Meer zu verlegen. Der Zustand der Anpassung an das Meeresleben, auf dem die viel später diesem Beispiel folgenden Pinnipedier heute noch verharren, ist von vielen lebenden Cetaceen längst überholt worden. Die Notwendigkeit, wenigstens noch zur Geburt der Jungen das trockene Land aufzusuchen, das Festhalten am Haarkleid, an Krallen, an Stimmäußerungen und zahlreiche andere Eigentümlichkeiten in ihrem Bau und ihrer Lebensweise zeigen, daß die Pinnipedier die Erinnerungen an das ursprüngliche Landleben viel weniger abgelegt haben als die Cetaceen. Das gilt auch von der Nahrungsaufnahme. Die Möglichkeiten bequemsten Nahrungserwerbes, die das Meer seinen tierfressenden Bewohnern in unendlich viel reicherem Maße bietet, als es das feste Land vermag, sie sind von den Cetaceen in viel weitergehendem Maße aufgefunden und ausgenutzt worden als von den Pinnipediern.

Letztere jagen mit wenigen Ausnahmen immer noch auf einzelne größere, kräftigere Tiere, die sie eben noch unzerstückelt verschlingen können. Von den Cetaceen tut das nur noch der größere Teil der Delphine, die mit ihren zahlreichen gleichartigen Fangzähnen hauptsächlich größere Fische verfolgen. Nur von einer der größten Arten, der berüchtigten *Orca gladiator*, wird erzählt, daß sie große Wale angreift, um mit ihren besonders kräftigen Fangzähnen Stücke aus deren Körper zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



reißen. Aber auch ihre gewöhnliche Nahrung sind Fische, kleinere Delphine und Robben, die sie unzerstückelt hinunterschlingen.

Viele andere und zwar meist größere Cetaceen aber sind schon dazu übergegangen, kleinere und schwächere Tiere, die in ungeheuren Schwärmen die Meere bevölkern, als Hauptnahrung anzunehmen. Solche lassen sich ohne Mühe einzeln in beliebiger Zahl wegschnappen und ohne merkliche Gegenwehr verschlucken. Zähne sie festzuhalten sind kaum mehr nötig. Wir kennen eine größere Zahl von Cetaceen, die ihre Zähne bis auf geringe Reste aufgegeben haben, wie Narwal, Weißwal und die meisten Ziphioiden.

Die allerbequemste Art des Nahrungserwerbs im Meer ist aber sicherlich die, die kleinen Beutetiere nicht mehr einzeln zu schnappen, sondern sich mitten in einen der dichten Schwärme von kleinen Fischen, Mollusken oder Krebsen zu legen, das von diesen Tieren wimmelnde Wasser durch ein Sieb zu schicken und die im Sieb zurückgebliebenen Dutzende oder Tausende von Tieren mit einem Schluck in den Magen zu befördern. Auf diese wenig aufregende Weise ernähren sich die Bartenwale, bei denen als Sieb ihre ungeheure, von Barten umstellte Mundhöhle dient. Eine Bezahnung haben diese Wale vollständig abgelegt.

Daß diese Ernährungsweise die denkbar günstigste und gedeihlichste ist, bezeugt die Tatsache, daß zu den heutigen Bartenwalen die größten und massigsten aller Tiere gehören, die jemals auf der Erde lebten, und daß sie in großen Scharen die Weltmeere belebten, ehe der Mensch sie mit modernen Vernichtungsmitteln verfolgte und einige der größten Arten nahezu ausrottete.

Man kann geradezu als Regel aufstellen, daß die im Wasser jagenden Raubsäugetiere im allgemeinen um so größer sind, je kleiner verhältnismäßig ihre Beutetiere sind. Am kleinsten sind die im Wasser jagenden Landraubtiere wie der Fischotter, dessen Beutetiere vielfach so groß sind, daß er sie nur stückweise verzehren kann. Ganz beträchtlich größer sind durchschnittlich Robben und Delphine, deren Beutetiere so groß sind, daß jedes nur einen Bissen darstellt, der auf einmal verschlungen wird. Weitaus am größten sind im Durchschnitt die Bartenwale, deren Beutetiere so klein sind, daß eine größere Anzahl von ihnen auf einen Schluck verschlungen werden.

Diese Größenzunahme entspricht auch der phylogenetischen Entwicklung, indem am kleinsten diejenigen sind, die noch auf der Stufe der Landtiere stehen, die größten diejenigen, die sich am weitesten von diesem Zustand entfernt haben.

Selbstverständlich ist hier der Fischotter nur als der bekannteste Repräsentant einer bestimmten Entwicklungsstufe der Nahrungsaufnahme und des Gebisses gedacht, auf der die Vorfahren der Robben oder der Waltiere einmal gestanden haben dürften, und nicht etwa als die Stammform einer dieser beiden Tiergruppen selbst. Wenn überhaupt ein lebendes Säugetier genannt werden mag, das einigermaßen den Vorstellungen entspricht, die man sich von Ahnen der Cetaceen machen darf, als sie noch zu den Landbewohnern zählten, so ist das *Potamogale velox*, ein fischfressender Insektivore aus Kamerun. Dieses merkwürdige und sehr primitive Säugetier besitzt bereits infolge seines langen, dicken, vom Rumpfe gar nicht abgesetzten, am Ende komprimierten Ruderschwanzes die spindelförmige Fischgestalt, die auch die Waltiere auszeichnet, und die außer ihm kein mir bekanntes Landsäugetier erkennen läßt. Auch das Gebiß, wie es für *Protocetus* (Fig. 30), die ursprünglichste Form der bisher bekannten Cetaceen, angenommen werden kann, läßt sich von einem Gebiß, das mit dem von *Potamogale* (Fig. 31) in den wesentlichsten Zügen übereinstimmt, leichter ableiten als von dem irgend eines andren bekannten Landsäugetiers. Vor allem erinnern die zu beiden Seiten der langen und schmalen Schnauze in Abständen hintereinander angeordneten Schneide-.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Eck- und vorderen Backzähne von *Potamogale* lebhaft an die betreffenden Verhältnisse bei den ältesten Waltieren. Die hinteren Backzähne von *Protocetus* aber sind rückgebildete trigonale Zähne, noch mit 3 Wurzeln, die vor ihrer Rückbildung denen von *Potamogale* sehr wohl gegliehen haben können.

Natürlich lassen sich Gründe in reichlichster Auswahl anführen, daß *Potamogale* selbst nicht der Walfischahne sein kann. Unter anderem fehlt ihr der erste Prämolar, den die ältesten Wale noch besitzen. Ich möchte sie auch nur als die Form unter den lebenden Säugern bezeichnen, die uns die beste Vorstellung von dem vermutlichen Aussehen der wirklichen Stammform geben dürfte, muß aber hinzufügen, daß es doch sehr wahrscheinlich die Ordnung der Insectivora ist, unter der die lang- und spitzschnauzigen Landraubtiere zu suchen sind, die als Ahnen der Cetaceen gelten können. Unter den lebenden und fossilen Insectivora ist aber bisher keine Form bekannt, die eine so weitgehende Anpassung an das Wasserleben zeigt wie gerade *Potamogale*.

Bei der Stammesentwicklung der Pinnipedier und der Cetaceen ist das treibende Motiv in dem Bestreben zu sehen, die bequemste Art des Nahrungserwerbs zu erreichen, welche im Meere, ihrem neuen Medium möglich ist. Zuerst mögen sie auf große Wassertiere, die sie eben noch gut bewältigen konnten, gejagt haben. Die Beute wurde an Land geschleppt, dort stückweise mit trigonalen Zähnen gekaut und verzehrt. Dann gewöhnten sie sich daran, die Beute gleich im Wasser zu verzehren. Sie jagten zunächst aber immer noch auf kräftige große Fische, die sie einzeln verfolgten. Sehr früh müssen sie aber dieser Nahrung entsprechend das Zerkauen der Beute aufgegeben haben. Ihre Backzähne verloren die trigonale Form und damit die Kaufähigkeit, blieben aber noch sekodont, zum Zerlegen der Beute geeignet. Da es im Wasser aber Schwierigkeit machte, diese zu zerstückeln, so beschränkten sie sich allmählich auf solche Beute, die auf einmal zu verschlucken war. Dadurch wurden auch sekodonte Zähne unnötig, und sie behielten nur noch einwurzelige Fangzähne. Allmählich wurden die Beutetiere noch kleiner und schwächer, sie wurden nicht mehr einzeln gejagt und verfolgt, sondern nur noch aus einem Schwarm heraus einzeln gepflückt. Dabei wurden die Zähne unbedeutender und spärlicher. Zuletzt entstanden die ganz zahnlosen Planktonfresser, welche ganze Schwärme kleiner Beutetiere auf einmal in den Mund aufnehmen und schlucken.

Das dürfte in großen Zügen der unter der Einwirkung des gleichen Leitmotivs bei allen Stämmen der tierfressenden Meeressäuger unabhängig voneinander eingehaltene Entwicklungsgang gewesen sein, welcher bei den einzelnen Stämmen mehr oder weniger weit durchgeführt wurde.

Für das tatsächliche Vorkommen einer Reversibilität oder Umkehrung der phylogenetischen Entwicklung, d. h. für die Erscheinung, daß bei retrogressiver Entwicklung alle einzelnen Stadien wieder auftreten, die bei progressiver Entwicklung zurückgelegt wurden, ist kaum ein überzeugenderes Schulbeispiel zu finden, als es sowohl die Pinnipedier wie die Cetaceen übereinstimmend in ihrem Gebiß zeigen:

1. Stufe (progressiv) mit „haplodontem" Gebiß: Sämtliche Zähne mit einfacher Wurzel und einspitziger Krone, alle fangzahnartig, z. B. *Bauria* (Fig. 10, S. 14).
2. Stufe (progressiv) mit „protodontem" Gebiß: Backzähne mit einfacher Wurzel, die eine Längsfurche zeigt, und mit Krone, die neben der Hauptspitze einige Nebenspitzen zeigt, z. B. *Dromatherium* (Fig. 12, S. 16) und *Cynognathus* (Fig. 11, S. 14).
3. Stufe (progressiv) mit „trikonodontem" Gebiß: Backzähne mit zwei Wurzeln und mit komprimierter Krone, die neben der Hauptspitze einige Nebenspitzen zeigt; alle Backzähne gleichen den Prämolaren der Raubtiere, z. B. *Phascolotherium* (Fig. 13, S. 16).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



4. Stufe (progressiv, Höhepunkt) mit „trigonalem" Gebiß: Hintere Backzähne oben mit 3, unten mit 2 Wurzeln und mit trigonaler Krone, z. B. *Potamogale* (Fig. 31) und *Protocetus* (Fig. 30).
5. Stufe (retrogressiv) mit „trikonodontem" Gebiß, genau wie auf der 3. Stufe, z. B. *Phoca* (Fig. 26, S. 51) und *Zeuglodon* (Fig. 29, S. 51).
6. Stufe (retrogressiv) mit „protodontem" Gebiß, genau wie auf der 2. Stufe, z. B. *Halichocrus*, dessen letzter Backzahn aber noch zweiwurzelig ist (Fig. 27, S. 51).
7. Stufe (retrogressiv) mit „haplodontem" Gebiß, genau wie auf der 1. Stufe. Nähren sich wesentlich von größeren Fischen, z. B. *Otaria* (Fig. 28, S. 51) und *Delphinus*. Es folgt noch:
8. Stufe (retrogressiv). Zähne an Zahl und Größe stark zurückgegangen. Nahrung aus einzelnen kleineren und schwächeren Tieren bestehend, z. B. *Macrorhinus* und *Beluga*.
9. Stufe (retrogressiv). Völlig zahnlos. Nahrung aus Schwärmen von Planktontieren bestehend. *Mystacoceti*.

## 18. Lykodonte und myodonte Stämme bei Säugetieren.

Die Urplacentalia, von denen wir die sämtlichen späteren Placental-Säugetiere abzuleiten haben, waren ohne Zweifel reine Tierfresser mit noch primitivem trigonalem Gebiß. Aus der Kreidezeit, zu der sie gelebt haben müssen, liegen uns aber keine Reste vor, die uns ein sicheres Urteil über ihr Aussehen erlauben könnten. Wenn wir uns eine Vorstellung von ihnen machen wollen, haben wir an diejenigen placentalen Tierfresser zu denken, deren Gebiß dem der jurassischen Pantotheria am meisten ähnelt; denn von letzteren ist ja überhaupt nur das Gebiß bekannt.

Die Pantotheria selbst müssen eine schmale und spitze Schnauze besessen haben. Ihr Unterkiefer war vor den Eckzähnen so verlängert, daß die Schneidezähne jederseits in einer Längsreihe standen, und zwar in kurzen Abständen hintereinander, die der rechten Seite mehr oder minder parallel zu denen der linken. Nicht nur der Eckzahn, sondern auch der erste oder zweite Schneidezahn war meist etwas verlängert (*Amblotherium*, *Phascolestes*, Fig. 14, S. 16). Beide waren als Fangzähne zum Ergreifen einer Beute geeignet in ähnlicher Weise, wie das auch bei den verlängerten vorderen Fangzähnen der Krokodile (im Unterkiefer der 1. und der 4. Zahn) der Fall ist. Der Eckzahn war öfter zweiwurzelig. Im wesentlichen das gleiche Aussehen dürfte auch das Vordergebiß des Oberkiefers gezeigt haben. Die mit den Fangzähnen ergriffene, wesentlich aus Wirbellosen bestehende Beute konnte mit den oft großen Prämolaren zerlegt werden und wurde mit den prototrigonalen hinteren Backzähnen zerkaut, an denen ein Talonid fehlte oder nur unbedeutend entwickelt war.

In der Tat finden wir unter den Zalambdodonta, der primitivsten Gruppe der lebenden Insectivora, Formen, deren Gebiß dem der Pantotheria noch recht nahe kommt. Ich muß mich aus voller Überzeugung den Autoren anschließen, welche in dieser Gruppe die altertümlichsten der uns bekannten Placentalia sehen. Sie dürfen mit Recht als die noch lebenden Vertreter der Urplacentalia gelten. Besonders charakteristisch für sie ist der verlängerte vorderste Teil der Kiefer mit den in Abständen hintereinander stehenden Schneidezähnen, von denen meist einer der vordersten einen verlängerten Fangzahn darstellt (vergl. *Microgale*, Fig. 32, S. 56).

Nun kennen wir aber aus dem älteren Paleocän, in dem uns zum ersten Male unverkennbare Placentalia entgegentreten, als Vertreter reiner Tierfresser ausschließlich die Carnivora Creodonta. Doch kann gar kein Zweifel sein, daß zu dieser Zeit auch bereits Vertreter der Insectivora gelebt haben müssen, obwohl die ältesten Reste von solchen erst im oberen Paleocän bisher festgestellt wurden (*Palaeoryctes*, *Mixodectes*). Sie werden in Gestalt von Zalambdodonta wohl auch schon während

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Kreidezeit vorhanden gewesen sein und damals die Urplacentalia dargestellt haben. Bei diesen Urplacentalia werden zum Ergreifen ihrer lebenden, hauptsächlich aus Wirbellosen bestehenden Beute sowohl die verlängerten vorderen Schneidezähne wie die Eckzähne befähigt gewesen sein. Übrigens wird es unter den Urplacentalia auch einzelne Formen gegeben haben, bei denen überhaupt keiner der Vorderzähne eine nennenswerte Verlängerung aufwies. Jedenfalls kommt das unter den Zalambdodonta *(Hemicentetes)* und den übrigen Insectivoren *(Tupaja)* vor, und die gleiche Beobachtung läßt sich auch unter den Pantotheria machen *(Amphitherium)*.

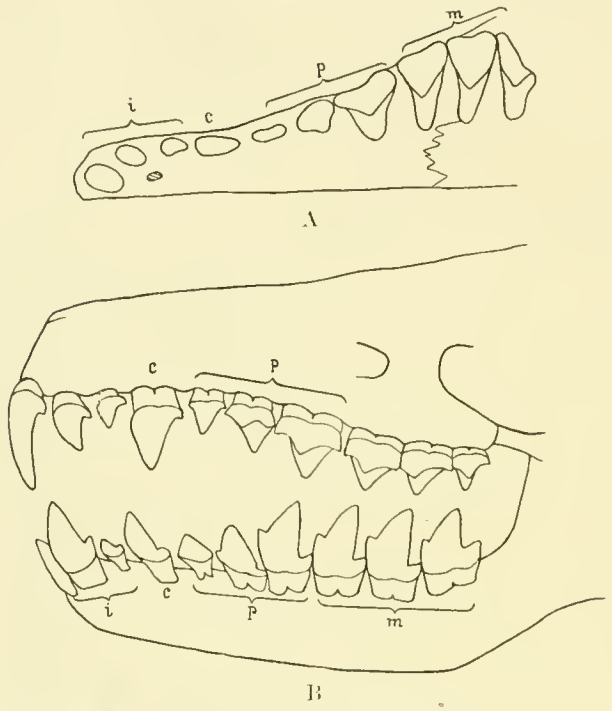



Fig. 32. *Microgale dobsoni* (Zalambdodonta). Mesotrigonales Gebiß A des Oberkiefers von der Kaufläche, B des Ober- und Unterkiefers von außen. *i* Schneidezähne, *c* Eckzahn, *p* Prämolaren, *m* Molaren. × 4.

Es ist anzunehmen, daß von diesen Urplacentalia ein Stamm sich abzweigte, der es ganz aufgab, die Schneidezähne als Fangzähne zu benutzen. Die vorderen Schneidezähne blieben klein, dafür erstarkten die Eckzähne, die nunmehr ausschließlich als Fangzähne dienten. Ich möchte ihn als den „lykodonten" Stamm bezeichnen, dessen ursprünglichste Vertreter die Creodonta sind. Nur die Eckzähne blieben bei ihnen zum Ergreifen der Beute befähigt. Sie sind stets einwurzelig, aber sehr kräftig. Die Schneidezähne werden dagegen sämtlich klein, besonders die ersten und bilden, dicht gedrängt, miteinander einen ziemlich flachen Querbogen zwischen den beiderseitigen Eckzähnen wie bei den modernen Raubsäugetieren (Fig. 1, S. 6); der sie tragende Kieferteil vor den Eckzähnen bleibt kurz, breit und abgerundet. Die hinteren Backzähne wurden dabei ausgeprägt trigonal mit großem Talonid (Fig. 19, S. 36). Die Creodonta stellen so den Typus der reinen Tierfresser dar, wie er uns bei Beginn des Tertiär entgegentritt.

Die nach dem Ausscheiden des lykodonten Stammes noch übrig bleibenden Urplacentalia behielten wohl zunächst noch die Fähigkeit, sowohl mit den verlängerten Eckzähnen wie mit den vorderen Schneidezähnen ihre Beute zu fangen, sie entwickelten sich aber hauptsächlich in der Richtung, daß den Schneidezähnen immer ausschließlicher diese Aufgabe zufiel; diese erstarkten mehr und mehr, während die Eckzähne immer mehr an Bedeutung verloren. Ich möchte diese Richtung als den „myodonten" Stamm bezeichnen, dessen ursprünglichste Vertreter Insectivora sind. Bei ihnen bleibt vor allem der schmale, weit vor die Eckzähne verlängerte vordere Teil der Kiefer erhalten, der zuerst noch die getrennt hintereinander stehenden Schneidezähne trägt. Während wir aber schon bei den Creodonten des älteren Paleocän den fertigen Zustand des lykodonten Gebisses finden, zeigen uns selbst die lebenden Insectivoren noch alle Stadien des in seiner Entwicklung begriffenen myodonten Gebisses. So wird das noch bei allen Zalambdodonta klein gebliebene Talonid der unteren Backzähne erst allmählich größer.

Während nun bei den auf dem primitiveren Zustand der Urplacentalia gebliebenen Formen der Insectivora die vorderen Schneidezähne noch nicht sehr stark entwickelt waren und das Zerlegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Beute wie bei vielen Pantotheria oft noch mit großen Prämolaren ausgeführt wurde (vergl. *Centetes*, Fig. 22, S. 38 und *Gymnura*, Fig. 23, S. 39), mußte sich bei den ausgesprochen myodonten Formen, deren Schneidezähne eine bedeutendere Größe erreichten, die Art der Nahrungsaufnahme in durchgreifender Weise ändern. Schneidezähne von beträchtlicher Größe dienten jedenfalls nicht nur als Fangzähne zum Ergreifen der Beute, sondern sehr bald auch zum Zerlegen der Beute. Es ist fast selbstverständlich, daß diese am vordersten Ende der schmalen Schnauze gelegenen Zähne dazu benutzt wurden, um damit kleine Stückchen aus dem Körper eines erbeuteten Tieres herauszureißen oder, sobald die Zähne eine geeignete Schneide erhalten hatten, herauszubeißen. Diese Zähne eigneten sich auch vortrefflich dazu, Löcher in den Körper eines größeren Beutetiers zu fressen und auf diese Weise alles daran Genießbare in lauter kleinen Bissen in den Rachen zu befördern. Die Größe der Beute spielte bei dieser Art der Nahrungsaufnahme keine Rolle mehr. Sobald diese Schneidezähne eine beträchtlichere Größe annahmen, sind auch andre Zähne sowohl zum Ergreifen wie zum Zerlegen der Beute überflüssig; daher werden bald hintere Schneidezähne, Eckzähne und Prämolaren klein und verschwinden ganz.

In wohlentwickeltem Zustand zeigt das myodonte Gebiß der Insectivora große vordere Schneidezähne, kleine oder ganz fehlende Eckzähne und Prämolaren, sowie trigonale hintere Backzähne, wie z. B. die Soricoidea. Primitivere Merkmale sind bei ihnen verhältnismäßig kleine vordere Schneidezähne, große Eckzähne oder Prämolaren und Backzähne mit kleinem Talonid.

Bei den Formen mit größeren Eckzähnen ist auch innerhalb des myodonten Stammes eine sekundäre Weiterentwicklung in lykodontem Sinne keineswegs ausgeschlossen, wie das z. B. bei unserem Maulwurf eingetreten ist. Die Beute der Insectivoren besteht hauptsächlich noch aus Wirbellosen. Zu ihnen gehören von Anfang an die kleineren Formen der tierfressenden Placentalia. Ihre geringe Größe dürfte der Grund sein, daß fossile Reste myodonter Tierfresser so sehr viel spärlicher bekannt sind als solche der lykodonten Creodonta, die als Wirbeltier- und Säugetierfresser die größeren Formen der placentalen Tierfresser umfassen. Daher finden sich zwar unter den fossil erhaltenen tierfressenden Säugetieren des unteren Paleocän bisher nur Vertreter des lykodonten Stammes, die Creodonta; es kann aber kein Zweifel sein, daß auch die Insectivora des myodonten Stammes damals schon mehr oder weniger weit entwickelt waren.

Als Angriffswaffe auf flinke und kräftige Beutetiere, wie es Wirbeltiere sind, eignen sich die Schneidezähne allerdings wohl weniger als Eckzähne, daher treten die myodonten Formen nicht ernstlich in Wettbewerb mit den lykodonten Formen gegenüber solcher Jagdbeute. Immerhin machen auch sie sich die leichte Tötbarkeit der Säugetiere gern zu Nutzen. Der Antrieb aber mit dem Größerwerden ihrer Beutetiere ebenfalls an Größe zuzunehmen, wie er sich bei den wirbeltierfressenden Creodonten geltend machte, fehlte bei den Insectivoren, die daher auch in bezug auf Körpergröße sich nicht weit über den Zustand der Urplacentalia erheben.

Der eigentliche Beruf der Insektenfresser und geradezu ihr Leitmotiv ist es, ihre aus Wirbellosen, also aus Würmern, Schnecken und Arthropoden bestehende Beute in ihren Schlupfwinkeln aufzusuchen und dort zu greifen. Schon ihre geringe Körpergröße weist sie darauf hin, und ebenso eignen sich gerade die am vordersten Ende der Kiefer stehenden Zähne besser wie andere dabei als Fangzähne; ihr beweglicher Rüssel ist sehr geeignet zum Aufspüren versteckter Beute. Auf diesem ihrem eigensten Gebiet treten sie auch nicht als Konkurrenten der lykodonten Tierfresser auf, die dem Triebe folgen, ihr größeres Wild gewöhnlich dann zu erbeuten, wenn es seine Verstecke verlassen hat. So folgten die beiden Stämme altertümlicher Tierfresser schon von vornherein ganz verschiedenen Antrieben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Es ist nun auch leicht verständlich, daß den Insectivora die unterirdische, grabende Lebensweise ganz besonders zusagt, was sich schon darin kundtut, daß wir in zwei durchaus verschiedenen Familien von Insektenfressern diese Lebensweise antreffen, bei den *Chrysochloridae* und *Talpidae*.

Ebenso gut nun, wie die Insectivora ihre großen Vorderzähne zum Anbeißen von tierischen Körpern benutzen können, werden sie imstande sein, damit auch weichere Pflanzenstoffe wie Früchte u. dergl. zu benagen. Unter Umbildung der trigonalen Backzähne mit scharfzackigen Höckern in tetragonale mit stumpfen Höckern wird auch im myodonten Stamme das Gebiß für Pflanzennahrung sehr geeignet, und es ist sehr wahrscheinlich, daß zu wiederholten Malen sich aus myodonten Tierfressern myodonte Pflanzenfresser zunächst von omnivorem Gepräge entwickelt haben. Schon innerhalb der Insectivora selbst treffen wir omnivore Formen an wie die *Erinaceidae* (*Gymnura*, Fig. 23, S. 39). Es ist aber als sicher anzunehmen, daß auch einige der großen Gruppen von Pflanzenfressern, die zu den Placentalsäugetieren gehören, unter den Insectivora ihre Vorfahren gehabt haben.

Überhaupt ist es sehr wahrscheinlich, daß die sämtlichen Gruppen von Placentalsäugetieren sowohl von tierfressenden wie von pflanzenfressenden, auf einen dieser beiden Stämme, den myodonten oder den lykodonten zurückgeführt werden müssen, welche sich wohl im Verlaufe der Kreidezeit voneinander getrennt hatten.

Zu dem myodonten Stamm werden vor allem die Nagetiere gehören. Gerade sie verstehen es, unter der Erde zu graben und im Boden zu wühlen, eine Tätigkeit, die auch schon den Insektenfressern besonders zusagte. Damit hängt auch die geringe Körpergröße zusammen, die im allgemeinen die Nagetiere auszeichnet. Sie sind diejenigen Pflanzenfresser, die es verstehen, mit ihren meißelförmig gewordenen Vorderzähnen sich Zugang zu verschaffen zu solchen nährenden Pflanzenstoffen, die durch härtere Schalen vor den Angriffen anderer Pflanzenfresser geschützt sind. Es ist von Bedeutung, daß die ältesten Insectivoren, die bisher aus dem Tertiär bekannt sind, *Mixodectes* und *Olbodotes* aus dem oberen Paleocän, von Osborn als „Proglires" bezeichnet wurden wegen ihrer vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen zu den Rodentia. Die ersten echten Nagetiere kennt man jedoch erst aus dem unteren Eocän.

Zu den Pflanzenfressern, die dem myodonten Stamm angehören, scheinen mir auch eine Anzahl von Huftiergruppen zu zählen zu sein, nämlich diejenigen, deren Eckzähne schon bei den primitivsten Vertretern unbedeutend sind, während ihre Schneidezähne sich von vornherein stark entwickelt zeigen. Es ist das eines der auffallendsten Merkmale der sämtlichen dem älteren Tertiär von Südamerika eigentümlichen Huftiere, also der Notungulata im weitesten Sinn mit den *Homalodotheria*, *Astrapotheria*, *Toxodontia*, *Typotheria*, *Litopterna* und *Pyrotheria*. Dasselbe ist auch sehr bezeichnend für die dem älteren Tertiär von Afrika eigentümlichen Huftiere, die Subungulata mit den *Hyracoidea*, *Embrithopoda*, *Proboscidea* und *Sirenia*. Die lange, schmale, an die der altertümlichsten Insectivora erinnernde Schnauze mit den hintereinander in eine Längsreihe angeordneten vorderen Zähnen ist bei den altertümlichsten Vertretern dieser Huftiere oft sehr auffallend (*Interatherium*, *Mixohyrax*, *Protosiren*).

Auch die Primaten dürften dem myodonten Stamm entsprossen sein, da, wie besonders Gregory betont, ihre primitiven Formen viele Beziehungen zu Insectivora (*Tupaja*) erkennen lassen. Ihre Abgrenzung von Insectivora ist vielfach noch unsicher. Die Primaten sind Baumtiere, die es allmählich verlernt haben, ihre Nahrung, sei sie tierischer oder pflanzlicher Natur, direkt mit den Zähnen zu packen. Sie ergreifen sie zuerst mit den Händen und führen sie damit erst zum Munde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Das mag die kurze abgerundete Schnauze erklären, die sie meistens zeigen. Stehlin schreibt den primitivsten Affen nur schwache Eckzähne zu. Dagegen konnte er gerade bei primitiven Formen große Schneidezähne wie bei *Chiromys* in vielen Fällen nachweisen. Die Chiroptera nebst den Dermoptera sind wohl ebenfalls auf Insectivora oder ältere Primaten zurückzuführen.

Dem myodonten Stamme sind schließlich noch die Cetacea zuzuweisen. Der auffallenden Übereinstimmung des Vordergebisses von *Zeuglodon* mit dem von primitiven Insectivoren *(Centetidae)* habe ich schon früher gedacht, ebenso des Umstandes, daß von allen lebenden Säugetieren *Potamogale* am meisten dem Bild entspricht, das man sich von den landbewohnenden Ahnen der Cetaceen machen muß.

Auf den lykodonten Stamm möchte ich dagegen diejenigen Ordnungen von Huftieren zurückführen, deren primitivste Formen die kräftig entwickelten Eckzähne der Creodonta aufweisen neben verhältnismäßig kleinen in einem Querbogen angeordneten Schneidezähnen. Dazu zähle ich die dem älteren Tertiär der nördlichen Kontinente (Holarktische Region) eigentümlichen Ordnungen der *Condylarthra*, *Amblypoda*, *Perissodactyla* und wohl auch die *Artiodactyla*. Ferner müssen hieher die Taeniodonta gestellt werden, welche als die ältesten Vertreter der Edentata angesehen werden, und deren älteste, paleocäne Formen wie *Onychodectes*, *Conoryctes*, *Hemiganus* tatsächlich nahe Beziehungen zu den Creodonta zeigen. Auf die lykodonten Creodonta sind natürlich auch die Fissipedia und Pinnipedia zurückzuführen.

Derselbe Vorgang, der sich bei den Placentalia ereignete, die Trennung eines lykodonten von einem myodonten Stamm, läßt sich auch bei den Marsupialia feststellen. Hier ist allerdings ein großer Teil der Polyprotodonta noch ziemlich indifferent, den Insectivora vergleichbar, und verharrt auf einem primitiven Zustand. Formen wie *Myrmecobius* und *Notoryctes* erinnern noch an Pantotheria. Auch die *Didelphidae* und *Dasyuridae* sind noch nicht entschieden lykodont. Ausgesprochen lykodonte Formen sind erst die *Thylacinidae*, sowohl die australischen wie südamerikanischen *(Sparassodonta)*. Pflanzenfresser haben sich im lykodonten Stamm bei den Beuteltieren überhaupt nicht entwickelt.

Dagegen ist von ausgesprochen myodonten Tierfressern (außer *Thylacoleo)* nur wenig bekannt, wenn nicht einige der ältesten *Caenolestidae* dazu gehören. Dem myodonten Stamm gehören jedoch bei den Beuteltieren die sämtlichen omnivoren und herbivoren Pflanzenfresser an, die den Namen Diprotodontia ihren vergrößerten unteren Schneidezähnen verdanken, und zwar die australischen Formen sowohl wie die südamerikanischen *Caenolestidae*.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologica (bis Bd 8 unter dem Namen Bibliotheca Zoologica)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 27_71

Autor(en)/Author(s): Döderlein Ludwig Heinrich Philipp

Artikel/Article: Betrachtungen über die Entwicklung der Nahrungsaufnahme bei Wirbeitieren 1-59