

Bestätigt sich meine Vermutung, so gewinnt die Systematik eine wertvolle Handhabe zur Prüfung ihrer phylogenetischen Ableitungen. In einem zweiten Aufsätze will ich darlegen, wie die Systematik direkt auf experimentellem Wege zur Lösung phylogenetischer Fragen gelangen kann.

Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes.

Von Prof. Dr. **W. Kükenthal** in Jena.

Vortrag, gehalten am 28. Mai 1892 in der Aula der Universität zu Jena, entsprechend den Bestimmungen der Paul von Ritter'schen Stiftung für phylogenetische Zoologie.

Bei der großen Arbeitsteilung, welche in unserer Wissenschaft eingetreten ist und den Forscher zwingt sich mit einzelnen Problemen zu beschäftigen, ist es gut, wenn man einmal den Blick weiter schweifen lässt, das Verhältnis des gelieferten Einzelbeitrags zu dem großen Ganzen betrachtet und aus diesen allgemeinen Betrachtungen heraus neue Ideen schöpft, gewissermaßen Pläne macht, nach denen man weiter zu arbeiten sich vornimmt. Oft sind diese Ideen weit verschieden von dem, was sich dereinst als Resultat sich anschließender mühsamer Einzelforschung herausstellt. Ist man sich aber dieses Unterschiedes recht bewusst, so darf man wohl wagen, solche Ideen einmal auszusprechen, besonders wenn man, wie bei dieser alljährlich wiederkehrenden Gelegenheit, nicht in der Lage ist, jedesmal gesicherte Resultate eigener Forschung, welche einen größeren Hörerkreis zu fesseln vermöchten, vorzuführen.

Von diesem Gesichtspunkte aus möchte ich bitten meine Ausführungen über die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes aufzufassen.

Unter allen Wirbeltieren treten die Säugetiere zuletzt auf der Erde auf, ihre ersten spärlichen Reste finden wir in triassischen Formationen. Während sie sich sehr bald die Herrschaft sicherten, so dass wir unser geologisches Zeitalter als das der Säugetiere bezeichnen können, hatte vor ihrem Auftreten der Stamm der Sauropsiden das Uebergewicht. Es ist daher ganz natürlich mit der Betrachtung dieses Stammes zu beginnen, wenn wir der Frage nach der Entstehung der Säugetiere näher treten wollen.

Von dem außerordentlichen Formenreichtum der Reptilienklasse vermögen wir uns keine Vorstellung zu machen, wenn wir die jetzt lebenden Eidechsen, Schlangen, Schildkröten und Krokodile heranziehen. Sie sind nur die letzten kümmerlichen Sprossen eines einst weitverzweigten Baumes, der über die doppelte Anzahl von Ordnungen enthielt; einen Ueberblick gewinnen wir erst an der Hand der Reste,

welche uns die Erdschichten aufbewahrt haben. Auf Grund der paläontologischen Funde, welche sich von Jahr zu Jahr mehren, sind wir in den Stand gesetzt die Stammesgeschichte der Reptilien wenigstens in ihren Hauptzügen mit einiger Sicherheit zu verfolgen.

Die erst nach den Fischen und Amphibien auf unserer Erde erschienenen Reptilien haben ihre ältesten bekannten Vertreter in der dem Paläozoicum angehörenden permischen Formation. Die Progonosaurier, wie sie genannt werden, sind noch wenig spezialisierte Typen, die in ihrer Organisation Merkmale aller anderen Reptilienordnungen vereinigen. Wie eine Reliquie aus der Urzeit ragt ein Nachkomme dieser alten Formen in die Gegenwart herein, die nur auf Neuseeland vorkommende *Hatteria*.

Fast gleichzeitig mit den Progonosauriern und in ihren frühesten Vertretern sich an sie anschließend, tritt eine zweite Ordnung auf, die eine außerordentlich vielseitige Entwicklung aufweist, die Ordnung der Theromorphen, auf die wir noch näher einzugehen haben. Ebenfalls auf Progonosaurier zurückzuführen sind die beiden Ordnungen der Sauropterygier und Ichthyosaurier, welche auf hohen Meere pelagisch lebten, und in ihrem Bau tiefgreifende Umformungen erlitten haben, ganz analog wie in einer späteren Erdepoeche unter den Säugetieren die Wale. Sehr alt ist auch die Ordnung der Krokodile, von denen sich ein Zweig bis auf die Jetztzeit erhalten hat. Ihre Stammesgeschichte gilt auf Grund der paläontologischen Thatsachen für recht gut bekannt. Die ersten Krokodile sind triassisch, dann treten Formen von stark verändertem Aussehen wieder im obersten Jura auf, die sich durch alle darauffolgenden Schichten hindurch bis zur Gegenwart verfolgen lassen. Es ist nun ganz lehrreich zu sehen, wie unvollständig selbst die besten paläontologischen Urkunden sind; auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an Krokodilen ¹⁾ muss ich nämlich schließen, dass ihre Vorfahren zu einer gewissen Zeit pelagische d. h. auf hoher See lebende Tiere mit charakteristischen morphologischen Merkmalen solcher waren und erst allmählich zu den heutigen Küsten- und Flussbewohnern wurden. Von solchen pelagischen Vorfahren weiß aber die Paläontologie nichts; erst durch die Entwicklungsgeschichte wird sie darauf aufmerksam gemacht, und hoffentlich gelingt es dereinst Reste der vermuteten Vorfahren in den dem obersten Jura vorausgehenden Schichten zu finden. An die ältesten Krokodile sowie an die Progonosaurier (Rhynchocephalen) schließt sich eine Ordnung an, welche dadurch das allgemeine Interesse erregt, dass sie die größten landlebenden Formen enthält, welche jemals die Erde hervorgebracht hat. Die Länge des amerikanischen *Atlantosaurus* z. B. betrug 115 Fuß, seine Höhe 30 Fuß, sein Oberschenkel war über 6 Fuß lang und maß an seinem oberen Ende über 2 Fuß im Durch-

1) In einer im Drucke befindlichen Arbeit habe ich diese Behauptung auf Grund der Entwicklungsgeschichte des Handskelets zu beweisen unternommen.

messer. Da diese Tiere ausschließlich die Hinterbeine zum Gehen verwendeten, so wurde durch die Uebertragung der Körperlast auf die hinteren Extremitäten eine Umformung derselben, sowie des Beckens hervorgerufen, wie wir sie auf Grund derselben physiologischen Ursache bei den Vögeln sehen. Trotzdem es nicht ohne weiteres angeht, solche Aehnlichkeiten zur phylogenetischen Verknüpfung zu verwerten, ist es immerhin denkbar, dass Dinosaurier und Vögel gemeinsame Ahnen haben. Jedenfalls haben die Vögel nichts zu thun mit der Ordnung der fliegenden Reptilien, zu denen der merkwürdige *Pterodactylus* gehört. Die Abstammung der Pterosaurier ist durchaus noch nicht aufgeklärt. Während die Schildkröten ein stark spezialisierter, vielleicht von einer Theromorphen-Gruppe abzuleitender Zweig sind, haben die Eidechsen ihre Wurzel in den uralten Rhyngocephalen. Von ihnen zweigten sich zur Kreidezeit die bald darauf wieder ausgestorbenen pelagischen Pythonomorphen ab, sowie die noch heute lebenden Schlangen.

Nachdem wir so die Stammesgeschichte der Reptilien, wie sie jetzt ziemlich allgemein angenommen wird, in kurzen Zügen skizziert haben, müssen wir uns nunmehr der Frage zuwenden, aus welcher ihrer Ordnungen der Stamm der Säugetiere entsprossen sein könnte. Diese Frage hat man dahin beantwortet, dass man die bereits erwähnten Theromorphen als Säugetiervorfahren annimmt, da sie die größte Aehnlichkeit mit ihnen aufzuweisen haben. In der That zeigt eine Vergleichung der Skelette, nach denen allein wir gehen können, da uns keine anderen Reste überkommen sind, eine größere Anzahl der gleichen Merkmale bei beiden Gruppen¹⁾.

Besonders auffällig und oft hervorgehoben ist die Aehnlichkeit in der Differenzierung des Gebisses. Wie bei den Säugetieren so finden wir auch bei den Theromorphen eine morphologische Verschiedenheit innerhalb der Zahnreihe; auch hier können wir von Schneidezähnen, Eck- und Backzähnen sprechen, zum Unterschiede von anderen Reptilien, wo nur gleichmäßige konische Zähne im Kiefer stehen. Es erscheint daher geboten eine nähere Betrachtung des Theromorphengebisses vorzunehmen.

Von den 4 Unterordnungen der Theromorphen zeigen die Pareiasaurier in ihrer Bezahnung noch die meisten Anklänge an die anderen Reptilien. Alle Zähne, deren Zahl ziemlich hoch war (bei *Pareiasaurus bombidens*: 76), wurden zu ziemlich gleichmäßiger Funktion herangezogen, und zeigen demgemäß in ihrem Bau nur geringe Verschiedenheiten. Nach innen von der Zahnreihe sind bei allen von Owen beschriebenen Gattungen (*Tapinocephalus*, *Pareiasaurus* und *Anthodon*) deutliche Ersatzzahnkeime vorhanden.

1) Cope, The relations between the theromorphous reptiles and the monotrema Mammalia. Proceed. of the am. Assoc. for the Advancement of Science, Vol. XXXIII, 1885.

Viel weiter differenziert ist das Gebiss der *Theriodontia*, deren Zähne nach dem Raubtiertypus gebaut sind. Von Ersatzzahnanlagen ist bei keinem dieser Raubreptilien etwas gefunden worden.

Die beiden anderen Unterordnungen haben ein sehr abweichend gestaltetes Gebiss; die *Anomodontia* besaßen nur ein paar mächtige Fangzähne im Oberkiefer (ähnlich den Stoßzähnen vom Walross) oder waren gänzlich zahnlos.

Die *Placodontia*, deren Zugehörigkeit zur Ordnung der Theromorphen indess nicht sicher steht, waren noch sonderbarer ausgestattet, indem vorn Schneidezähne, hinten im Oberkiefer rundliche Backzähne, im Unterkiefer große Pflasterzähne standen, und der Gaumen außerdem mit großen Pflasterzähnen bedeckt war. Eine ganz ähnliche Bezahnung findet sich übrigens bei fossilen Fischen, den Pycnodonten, zu denen diese Reptilien zuerst gestellt wurden.

Lassen wir die beiden letzterwähnten Gruppen zunächst bei Seite und betrachten wir *Pareiasauria* und *Theriodontia*, so fällt besonders auf, dass wir hier nicht, wie es bei anderen Reptilien der Fall ist, eine Aufeinanderfolge mehrere Dentitionen vor uns haben, die bei Fossilien vortrefflich erhalten sein können (vergl. z. B. die Abbildung von *Diplodocus longus* Marsh in: Zittel, Handbuch der Paläontologie, III. Bd., S. 716), wo nicht weniger als 6 aufeinanderfolgende Ersatzzähne ausgebildet sind), sondern dass hier nur ein einmaliger oder überhaupt kein Ersatz stattfindet, letzteres bei den am meisten spezialisierten Gebissen. Innerhalb der Theromorphenordnung geht also mit der höheren Spezialisierung der einzelnen Zähne die Bildung von Ersatzzähnen verloren.

Ganz analoge Verhältnisse finden wir bei den Säugetieren wieder¹⁾. Auch bei den Marsupialiern ist die zweite Dentition bis auf einen Prämolaren unterdrückt, obwohl sie in der Anlage (der Zahnleiste) vorhanden ist, auch hier sind die Zähne der allein zur Entwicklung kommenden ersten Dentition hoch spezialisiert.

Einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Vervollkommnung des Gebisses zeigen erst die Placentaltiere (mit einigen gleich zu besprechenden Ausnahmen), bei denen sowohl hoch spezialisierte Zähne der ersten wie der zweiten Dentition zur Ausbildung kommen. Damit haben wir die höchste uns bekannte Stufe der Zahnentwicklung erreicht. Was die Ausnahmen, die Zahnwale und die Edentaten anbetrifft, so habe ich bereits in meiner vorjährigen, bei dieser Gelegenheit gehaltenen Rede nachgewiesen, dass der Zustand ihres Gebisses ein sekundärer ist, indem die ursprüngliche Spezialisierung der Zähne in Folge Verminderung ihrer verschiedenen Funktionen nicht mehr notwendig erschien, und die ursprünglich vorhanden gewesene zweite

1) Siehe meine Arbeiten im anat. Anzeiger, 1891, S. 364 u. S. 658, sowie meine am 30. Mai 1891 gehaltene Rede: Ueber den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne. Jen. Zeitschrift, 1892.

Dentition sich zwar noch embryonal anlegte, aber nicht mehr zum Durchbruch kommt. Die Aehnlichkeit des Gebisses dieser beiden Placentaltierordnungen mit dem der Beuteltiere beruht also auf dem Persistieren der ersten Dentition, der große Unterschied ist aber der, dass bei den Beuteltieren die zweite Dentition deshalb nicht erscheint, weil die Zähne der ersten sich hoch spezialisiert haben, bei den Edentaten und Zahnwalen dieselbe Erscheinung aber auf einer Rückbildung beruht, hervorgerufen durch eine Verringerung der Funktionen.

Betrachten wir also die besprochenen Gruppen mit unbefangenen, nicht durch phylogenetische Hypothesen voreingenommenem Blicke, so sehen wir wie bei Theromorphen, Marsupialiern und Placentaliern der ursprüngliche Zustand des Gebisses der polyphyodonte respektive diphyodonte war, wie aber durch die gleiche Ursache, Spezialisierung der einzelnen Zähne, bei den Theromorphen, alle Dentitionen bis auf die erste unterdrückt wurden, bei den Marsupialiern wenigstens ein Zahn der zweiten Dentition zum Durchbruch kam, bei den Placentaliern aber trotz der Spezialisierung beide Dentitionen erscheinen.

Wir haben also in den drei Gruppen der Theromorphen, Marsupialier und Placentaler drei verschieden hohe Stufen der Zahnentwicklung vor uns, die sich nach denselben Gesetzen, aber von immer höherer Basis aus bildeten.

Es macht den Eindruck, als ob die Höhe der Gebissentwicklung jedesmal der Höhe der Organisationsstufe der betreffenden Tiergruppen entspräche, ein Gedanke, der ja durch das Prinzip der Korrelation der Organe durchaus wahrscheinlich gemacht wird. Damit ist zugleich ausgesprochen, dass die Aehnlichkeiten, welche sich in den drei verschieden hoch entwickelten Gebissformen finden, auf Konvergenzerscheinungen beruhen und zu phylogenetischen Verknüpfungen nicht verwandt werden können. In der That sehen wir, wie das Gebiss der Theriodontier wohl dem der Raubbeutler und Raubplacentaler, nicht aber dem der niedersten Säugetiere ähnlich ist, welche wir durch paläontologische Funde kennen, und zu deren Betrachtung wir nunmehr übergehen wollen.

Die ältesten Reste der Säugetiere kennen wir aus der Trias, und zwar weisen sie schon eine große räumliche Verbreitung auf, da man vereinzelte Zähne oder unvollständige Schädel in Schwaben, Nordkarolina, im Basutoland und im Kaplande gefunden hat. Dies allein spricht schon für ein höheres Alter des Säugetierstammes, und macht seine Entstehung im Palaeozoicum wahrscheinlich. Bei der Untersuchung der triassischen Säuger sind wir fast ausschließlich auf die Zähne angewiesen, deren Bau ein höchst eigentümlicher ist. Zwar sind sie in mancher Hinsicht noch reptilienähnlich, besonders durch die geringe Ausbildung der Wurzel, es tritt aber nicht nur eine Spezialisierung des Gebisses in Schneidezähne, Eckzahn und Backenzähne ein, sondern letztere sind auch höchst auffällig gebaut. Ein

jeder Backzahn setzt sich nämlich zusammen aus zahlreichen Höckern, die in zwei oder drei Reihen geordnet und durch Längsthäler getrennt sind. Man hat diesen alten Säugetieren deshalb den Namen „Multituberkulaten“ gegeben.

Vor einem Jahre habe ich die Ansicht aufgestellt, dass die Backzähne der Säugetiere aufzufassen sind als entstanden durch gruppenweise verschmolzene, ursprüngliche, konische Reptilienzähne¹⁾, und diese Auffassung besonders aus der Beobachtung des entgegengesetzten Prozesses gewonnen, da bei Bartenwalen aus ursprünglichen mehrhöckerigen Backzähnen durch im Laufe der Entwicklung erfolgende Teilung eine große Anzahl einspitziger Zähne entsteht. In dem Backzahne der Multituberkulaten finde ich nun eine wichtige Stütze für meine Ansicht. Ich fasse einen solchen Zahn auf, als entstanden durch die Verschmelzung einer Anzahl konischer Reptilienzähne und gleichzeitig damit eine Verschmelzung deren entsprechender Ersatzzähne mit einander und der ersten Reihe. Bei den mit drei Längsreihen von Höckern ausgestatteten Multituberkulatenbackzähnen kommt noch eine Verschmelzung entsprechender Zähne der dritten Dentition hinzu. Die Verschmelzung von Zähnen aufeinander folgender Dentitionen ist an sich nichts wunderbares. Die zeitliche Differenz des Auftretens ist ja eine durchaus sekundäre Erscheinung, und auch bei den höchsten Säugetieren tritt eine Verschmelzung der Anlagen beider Dentitionen bei der Bildung der echten Molaren ein²⁾.

1) Dieser von mir mit der nötigen Reserve aufgestellte Gedanke wurde von O. Thomas (Notes on Dr. W. Kükenthal's discoveries in mammalian dentition. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol 9, Nr. 52, p. 312) als wenig glücklich zurückgewiesen, und zwar stützt sich Thomas in seiner Zurückweisung hauptsächlich darauf, dass die Zahl der Zähne der primitiven Säugetiere größer ist, als die, welche man bei vielen *Anomodontia*, den säugetierähnlichsten Reptilien, findet „This fact is alone sufficient to discredit Dr. Kükenthal's theory“. Obwohl ich nach wie vor weit davon entfernt bin meine Idee als eine sicher begründete Theorie anzusehen, möchte ich doch hier darauf hinweisen, dass ich nach dem, was ich oben über die Stellung der Theromorphen gesagt habe, diesen Einwand unmöglich gelten lassen kann. In einem während der Drucklegung dieser Arbeit erschienenen Aufsätze (Ueber die Entstehung der Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anz., 3. Juni 1892) eignet sich Herr Röse meine Auffassung an, und bezeichnet sie als seine Theorie, ohne mich nur zu erwähnen, obwohl er Kenntnis von meinen diesbezüglichen Arbeiten hat.

2) Auch diesen von mir an der Hand meiner Untersuchungen ausgesprochenen Gedanken hält Thomas l. c. p. 314 für eine „extraordinary and to all appearance most unlikely theory“. Ohne mich hier auf weitere Erörterungen einzulassen, verweise ich nur auf Hertwig's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere (S. 231) wo gesagt wird: „Außerdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten“. Diese beiden Epithelleisten sind aber nichts anderes als die ersten Anlagen der Schmelzorgane der ersten und zweiten Dentition, die bei den Prämolaren gesondert bleiben.

Sind die Multituberkulatenbackzähne auf diese Weise entstanden, so müssen sie in sehr geringer Zahl vorhanden sein, da ja jedesmal ein Zahn einer ganzen Anzahl einfacher Reptilienzähne entspricht. In der That finden sich in jeder Kieferhälfte nur 1 oder 2 Molaren, von den ähnlich gebauten Prämolaren höchstens 4, meist weniger vor. Wie der Prozess der Verschmelzung vor sich gegangen ist, ist schwer zu verstehen, da er aus der Verkürzung der langen Reptilienkiefer zu kurzen Säugetierkiefen allein nicht zu erklären ist; dennoch ist die Verschmelzung von Zähnen bei den Wirbeltieren eine Thatsache, und daher meine Anschauung durchaus nicht mit Zahnbildungsvorgängen bei niederen Wirbeltieren in Widerspruch.

Ist die von mir angegebene Entstehung der Säugetierbackzähne richtig, so verliert die jetzt allgemein angenommene, besonders von Cope und Osborn ausgebaute Hypothese bis zu einem gewissen Punkte ihre Geltung. Von dem einfachen Kegelzahn der Reptilien ausgehend, wie er nach ihnen beim Delphin erhalten ist ¹⁾, soll die Entwicklung der Säugetiermolaren durch Aussprossen eines vorderen und hinteren kleinen Höckers entstanden sein. Auf die Schwierigkeit, ein solches Auswachsen mechanisch zu begreifen, hat bereits Fleischmann ²⁾ hingewiesen, da die versuchte Erklärung Cope's durch die größere Zufuhr von Bildungsstoff die Entwicklung dieser Höcker zu erklären, durchaus verfehlt ist. Nimmt man dagegen mit mir den triconodonten und trituberkularen Zahn nur als eine besondere Abteilung der multituberkularen Zähne, also als ursprünglich durch Verwachsung entstandene Bildungen an, so ist die Schwierigkeit gehoben. Die weiteren an den trituberkularen Zahntypus anschließenden Hypothesen der amerikanischen Paläontologen werden dadurch nicht berührt.

Es würde demnach zwischen den Backzähnen der Reptilien und denen der Säuger ein durchgreifender Unterschied wahrzunehmen sein. Die theromorphen Reptilien, deren Backzähne schon Owen meist als einfache konische Zähne beschreibt, sind nur homolog einem einfachen Reptilienzahne, oder aber es kommt, wie bei den Theriodontiern, zu einer Verschmelzung. Diese Verschmelzung aber betrifft stets nur den einzelnen Zahn, und seine entsprechenden Ersatzzahnanlagen, welche in der Zahnleiste enthalten sind. (Deutlich illustriert wird meine Ansicht durch die Abbildung des Schädels von *Empedocles molaris* Cope, welche Zittel in seinem Handbuch die Paläontologie, Bd. III, S. 581 gibt.) Die Backzähne der Säugetiere dagegen stellen viel kompliziertere Gebilde dar, sie sind entstanden aus Verschmelzung einer größeren oder geringeren Anzahl konischer Reptilienzähne, die hinter einander liegen, und meist treten dazu noch die entsprechenden

1) Thomas irrt, wenn er meint, dass diese Anschauung nur von Baume geteilt werde; siehe z. B. Schlosser, Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biol. Centralblatt, 1891, S. 238.

2) Fleischmann, Die Grundform der Backzähne bei Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitzungsber. d. k. Akad., Berlin 1891.

Zahnreihen der zweiten eventuell der dritten Dentition hinzu. Der Prozess der Kieferverkürzung muss bei diesem Prozesse ein wichtiges mechanisches Moment gewesen sein.

Ich möchte meine Hypothese noch durch folgende die anderen Wirbeltierklassen mit umfassende Betrachtung stützen. Zunächst stelle ich für die Entwicklung der Zähne innerhalb der gesamten Wirbeltierreihe das Prinzip auf, dass die Ausbildung der Zähne in erster Linie auf die Verschmelzung von Einzelzähnen zurückzuführen ist.

Als ursprüngliches Element ist der einfache Dentinzahn der Fische anzusehen. Wie durch das Verwachsen der Basalplatten dieser Elementargebilde nach O. Hertwig die Belegknochen der Mundhöhle entstanden sind, so haben sich auch durch Verschmelzung der Zähne selbst kompliziertere Zahnformen gebildet.

Dieser Vorgang lässt sich bei Selachiern vergleichend-anatomisch verfolgen. So hat z. B. *Cladodus*, eine der ältesten Haifischformen folgenden Zahnbau aufzuweisen; auf einer langgestreckten Basis erheben sich eine Anzahl konischer Spitzen, von denen die mittelste und die beiden äußeren die längsten sind (siehe Zittel, Bd. III, S. 67). Die Entstehung dieses Zahngebildes würde ganz unverständlich sein, wenn wir annehmen wollten, dass es durch allmähliche Differenzierung einer einzigen Zahnspitze entstanden sein soll; es erscheint vielmehr ganz selbstverständlich, diese Bildung aus einer Reihe verschmolzener Einzelzähne bestehend anzunehmen. Durch immer inniger werdende Verschmelzung der Einzelelemente sind dann die anderen Zahnformen entstanden. Es ist ja dabei keineswegs ausgeschlossen, dass auch ohne Verschmelzung einzelne Zähne in Folge erhöhter Inanspruchnahme an Größe zunehmen, nur lassen sich daraus nicht die mehrspitzigen Zähne erklären. Ich stelle also den ursprünglichen Einzelzahn der Fische als Zahn erster Ordnung, den durch Verwachsung mehrerer entstandenen Gebilden, wie wir sie bereits innerhalb der Fischklasse finden, als Zähnen zweiter Ordnung gegenüber. Mit dieser Komplikation erfolgt naturgemäß eine Verringerung in der Zahl der sich anlegenden Dentitionen. Bei Fischen ist im allgemeinen der Zahnwechsel unbegrenzt, er hört aber bereits innerhalb dieser Klasse bei Ausbildung sehr großer Einzelzähne, also bei eintretender Spezialisierung auf (z. B. bei *Chimaera* oder *Ceratodus*).

Auch bei den Reptilien ist die Zahl der Dentitionen eine begrenzte. Wollen wir den Einzelzahn eines Reptiles mit den Zähnen der Fische vergleichen, so werden wir sie besser mit den Zähnen zweiter Ordnung zusammenstellen. Wie diese so zeigen auch manche Reptilienzähne Komplikationen, die auf eine ehemals erfolgte Verschmelzung hindeuten (z. B. die Zähne von *Scelidosaurus Harrisoni* Owen [Zittel, Bd. III, S. 741] oder von *Anthodon* oder *Galesaurus* unter den Theromorphen).

Zu einer nochmaligen Verschmelzung kam es bei der Entstehung der Säugetiere aus reptilienähnlichen Vorfahren. Die Backzähne der

Säugetiere sind also Zähne dritter Ordnung, entstanden durch Verschmelzung von Reptilienzähnen. In schönster Ausbildung zeigt sich das Resultat dieses Prozesses bei den ältesten bis jetzt bekannten Säugetieren, den Multituberkulaten.

Einfacher Fischzahn, Reptilienzahn und Säugetierbackzahn sind also miteinander nicht homologisierbar, sie repräsentieren vielmehr drei verschiedene, durch Verschmelzung hervorgegangene Stadien der Zahnentwicklung. Damit ist zugleich der einfache mechanische Grund der allmählichen Abnahme der Dentitionen gegeben.

So erklärt also das Prinzip der Zahnverschmelzung die stetig zunehmende höhere Ausbildung des Gebisses innerhalb des Wirbeltierstammes. Ein zweites innerhalb jeder einzelnen Gruppe wirkendes Prinzip ist: die Zähne möglichst zweckmäßig umzugestalten und den von Seiten der Funktion gestellten Anforderungen anzupassen. Die Funktion richtet sich nach der Art der Nahrungsaufnahme, diese ist aber bei den verschiedenen Tierklassen wenig variabel und so lässt sich auch die große Aehnlichkeit der Gebisse vieler, verschiedenen Wirbeltierklassen angehöriger Formen erklären, wie z. B. bei Theriodontiern, Raubenteltieren, Raubplacentaltieren. Meinen Ausführungen zufolge ist also eine phylogenetische Verknüpfung der betreffenden Formen auf Grund der Bezahnung durchaus unzulässig.

Die Frage nach dem Ursprunge der Säugetiere beantworten wir nunmehr folgendermaßen. **Die Vorfahren der Säugetiere waren nicht, wie meist angenommen, theromorphe Reptilien, sondern uralte zur paläozoischen Zeit lebende Formen (von denen ja die Theromorphen ebenfalls ihren Ausgang genommen haben können) mit weniger spezialisiertem, noch aus gleichmässigen konischen Zähnen bestehendem Gebiss. Aus ihnen heraus entwickelten sich zuerst Säugetiere mit Multituberkulatengebiss.**

Welche Gründe die Entstehung der Säugetiere bewirkt haben können, darüber lässt sich mancherlei denken. Ganz plausibel klingt was Haacke¹⁾ darüber sagt. Nach ihm können die im Gegensatz zu den wechselwarmen Reptilien warmblütigen Säugetiere nur zu einer Zeit entstanden sein, als die Temperatur eine andauernd merkliche Abkühlung erfuhr, und es wird eine von den Geologen als permische (?) Eiszeit bezeichnete Kälteperiode als mutmaßlicher Zeitpunkt angegeben. Mit der Erwerbung höherer Blutwärme war die Ausbildung eines schlechten Wärmeleiters, des Haarkleides²⁾, erforderlich, an das sich die Bildung von Talgdrüsen zur Einfettung der Haare, von Schweißdrüsen zur Regulierung der Körpertemperatur anschloss.

1) Haacke, Ueber die Entstehung des Säugetiers. Biol. Centralbl., 1889, S. 8.

2) In einer demnächst erscheinenden unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit wird von Herrn stud. Römer auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen der Nachweis erbracht werden, dass der Hautpanzer der Gürteltiere eine sekundäre Erwerbung ist, und der ursprüngliche Zustand der mit einem Haarkleid versehene war.

Mit der Erniedrigung der Temperatur im Zusammenhang stand ferner die Bebrütung der Eier, die nunmehr durch eigene Körperwärme ausgebrütet werden mussten. Daran knüpft sich die Ausbildung und weitere Entwicklung des Brutapparates, wie wir ihn heute noch bei den eierlegenden Monotremen sehen.

Wir kommen nunmehr zu dem zweiten Teile unseres Themas, der Entwicklung des Säugetierstammes. Die jetzt lebenden Säugetiere werden in drei Unterklassen eingeteilt, die Monotremen, die Beuteltiere und die Placentaltiere. Der Körperbau der noch eierlegenden Monotremen zeigt, obwohl durch Spezialanpassung mannigfach modifiziert, so primitive Charaktere, dass wir sie als Abkömmlinge der primitivsten Säugetiere ansehen müssen. Nun hatten wir als primitivste Säugetiere, auf Grund unserer Betrachtungen über das Gebiss, die Multituberkulaten hingestellt, es müssten also die Monotremen Nachkommen der alten Multituberkulaten sein. Diese Annahme hat vor kurzem eine Bestätigung erfahren durch die Entdeckung, dass, während die erwachsenen beiden Formen, das Schnabeltier und der Ameisenigel, zahnlos sind, die jungen Schnabeltiere unterm Zahnfleisch verborgen zwei Backzähne besitzen, welche einen deutlichen multituberkularen Bau aufweisen. Die Monotremen scheinen also in der That ein spezialisierter Seitenzweig der Multituberkulaten zu sein.

Die Vertreter der zweiten Unterklasse, die Beuteltiere, haben sich schon sehr frühzeitig von diesem alten Stamme abgezweigt, ihr Gebisstypus lässt sich auf eine Modifikation des Multituberkulaten-typus zurückführen. Ihr Körperbau zeigt im allgemeinen eine zwischen Monotremen und Placentaltieren stehende Ausbildung, und man sieht sie als ein mittleres Säugetierstadium an, aus dem sich die letzteren entwickelten. Nach manchen Autoren stammen die einzelnen Ordnungen der Placentaltiere von den entsprechenden Beuteltierordnungen ab, sind also polyphyletisch entstanden, nach anderen nahm die Unterklasse der Placentaltiere von einem mehr generalisierten Beuteltiertypus aus ihren Ursprung.

Prüfen wir zunächst die Beweise, welche überhaupt dafür sprechen, die Placentaltiere von den Beuteltieren abzuleiten. Da sind es zunächst allgemeine Aehnlichkeiten, der verschiedene Ausbildungsgrad der einzelnen Organe, welche herangezogen werden. Von vornherein können wir diese Gründe als nicht stichhaltig zurückweisen, denn der verschiedene Grad der Aehnlichkeit der Organe mit denen der beiden anderen Unterklassen lässt sich auch erklären, wenn wir die Placentaltiere nicht auf die Beuteltiere, sondern direkt auf die Monotremen zurückführen. Die Aehnlichkeiten wären dann eben nur Konvergenzerscheinungen, entstanden durch die Anpassung an gleiche Lebensweise.

Ein zwingenderer Grund, die Beuteltiere als Vorfahren der Placentaltiere anzusehen, würde die Entdeckung von spezifischen Beuteltiercharakteren in der Entwicklung von Placentaliern sein. Eine solche Entdeckung glaubt man in der Auffindung von Resten

der Beutelknochen, welche bei den Marsupialiern zur Stütze des Beutels dienen, und ganz charakteristische Bildungen sind, gemacht zu haben. Nun schreibt aber der neueste Autor über diesen Gegenstand, Wiedersheim¹⁾ über das Verbleiben der Beutelknochen bei den Placentaliern: „Da muss ich vor Allem bemerken, dass ich dieselben bei keinem Embryo, geschweige denn bei einem erwachsenen Tier — und ich habe Vertreter aller Hauptgruppen untersucht — aufzufinden im Stande gewesen bin“. Was bei den Placentaliern verbleibt, ist eine Knorpelzone, welche bei den Amphibien und Reptilien das Bildungsmaterial des Epipubis repräsentiert, bei den Marsupialiern die diesem homologen Beutelknochen liefert.

Sind so die Gründe für eine Ableitung der Placentalier von den Beuteltieren nicht stichhaltig, so gibt es andererseits solche, welche direkt dagegen sprechen. Der ursprünglichste Zustand des Brutapparates wird durch zwei sogenannte Mammartaschen repräsentiert, wie sie sich beim Ameisenigel finden, der Brutbeutel ist eine davon abzuleitende Erwerbung, indem die Mammartaschenränder ganz (zeitweilig bei *Echidna*) oder teilweise (bei den Marsupialiern) miteinander verschmelzen.

Neuerdings hat nun Klaatsch²⁾ die bei manchen Huftieren vorkommenden Hauttaschen als Mammartaschen erkannt, die er als außer Funktion gesetzte Mammapparate ansieht, während die übrigen Mammartaschenpaare sich gänzlich in Zitzen umwandelten. Klaatsch hält es daher für denkbar, dass die Huftiere niemals ein Marsupialstadium durchliefen, und schließt jedenfalls, dass die Huftiere eine Beutelbildung wie die der jetzt lebenden Beuteltiere niemals besessen haben.

Ein weiterer schwerwiegender Einwand ist in der Beschaffenheit des Gebisses zu finden. Wie ich zuerst nachgewiesen habe, ist das Gebiss der erwachsenen Marsupialier der ersten Dentition zugehörig, während das der erwachsenen Placentalier die zweite Dentition repräsentiert. Das allein ist schon ein tiefgreifender Unterschied, der jede Homologisierung verbietet. Ferner weist das Beuteltiergebiss einen fest in sich geschlossenen Typus auf, aus dem eine Weiterentwicklung unmöglich erscheint. Ganz charakteristisch ist das Eintreten eines von der zweiten Dentition gebildeten Prämolaren in das Gebiss, ein Merkmal, welches von den jurassischen Formen bis auf die recenten sich erhalten hat.

Fassen wir das Resultat dieser Betrachtungen kurz zusammen, so sehen wir, dass stichhaltige Gründe für eine Ableitung der Placentalier von den Beuteltieren nicht vorhanden sind, wohl aber da-

1) Wiedersheim, Die Phylogenie der Beutelknochen. Eine entwicklungsgeschichtlich-vergleichend anatomische Studie. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, LIII, Suppl., 1892.

2) Klaatsch, Ueber Mammartaschen bei erwachsenen Huftieren. Morph. Jahrbuch, Bd. 18, Heft 2, S. 349.

gegensprechende. Es lässt sich wohl denken, dass die Placentaler ihren Ursprung von dem alten Säugetierstamme nahmen, der in den Monotremen noch am wenigsten verändert fortlebt, und dass einzelne ihrer Ordnungen die Placenta unabhängig von einander erworben haben¹⁾. Ein den Placentaliern parallel laufender, ebenfalls aus dem Hauptstamme entstandener Zweig sind die Beuteltiere. Die Aehnlichkeiten innerhalb der einzelnen Ordnungen beider Unterklassen sind nur Konvergenzerscheinungen.

Es liegt nicht in meiner Absicht die Entwicklung des Säugetierstammes im Einzelnen zu verfolgen, so verlockend es auch wäre, zu zeigen, wie die auf vergleichend-anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Wege gewonnenen Hypothesen durch die von Jahr zu Jahr sich mehrenden paläontologischen Funde gestützt werden. Es kam mir vielmehr darauf an einige Probleme vorzuführen, welche mit der Erforschung des Säugetierstammes verbunden sind, und die Methode klar zu legen, nach welcher wir heutzutage arbeiten.

Weit davon entfernt die Aufstellung einer Art Ahnengalerie als das zu erstrebende Endziel unserer Wissenschaft zu betrachten, suchen wir vielmehr den verwickelten Ursachen auf die Spur zu kommen, welche die ungeheure Mannigfaltigkeit der Tierformen verursacht haben. Wir wollen die Gesetze finden, denen die organische Welt gehorcht.

Dabei möchte ich aber dem fundamentalen Irrtume entgegenreten, als ob das Problem des Lebens gelöst sein würde, wenn man vermöchte die mechanischen Gesetze zu erkennen, welche bei der Entwicklung und Umbildung der organischen Körper thätig sind. Die Erkenntnis der Lebensvorgänge selbst wird dadurch nicht im geringsten gefördert, mit demselben Rechte könnte man, nach dem Gleichnis Bunge's, die Bewegung der Blätter und Zweige am Baume, der vom Sturme gerüttelt wird — als Lebenserscheinungen auffassen. Das was wir erkennen können ist nichts anderes als die Art und Weise, wie die lebendige Substanz auf von Außen kommende Kräfte reagiert. Diese von der heutigen Physiologie in vollem Umfange in Angriff genommene Aufgabe wird neuerdings von einer Anzahl meist jüngerer Forscher als das alleinige Ziel in Anspruch genommen, dem sich die biologische Wissenschaft zuzuwenden habe. Indem sie annehmen, eine durchaus neue Methode der biologischen Forschung entdeckt zu haben, glauben sie, dass nur diese mechanisch-ätiologische Methode allein der Weg ist, den man zur Lösung biologischer Fragen betreten darf, und dass die auf der Descendenztheorie beruhende bis dahin allgemein angewandte „morphologisch-historische“ Methode zu verlassen sei, ja von einer Seite wird vom „Unwerte der Descendenztheorie“ gesprochen!

1) Marsh vertritt auf Grund seiner paläontologischen Forschungen denselben Standpunkt; siehe Marsh, American jurassic Mammals. Am. Journ. of Science, Vol. XXXIII, 1887.

Wie konnte diese Ansicht entstehen? Zuvörderst ist zu bemerken, dass die sogenannte „morphologisch-historische“ Methode ein künstlich konstruierter Begriff ist, der sich durchaus nicht mit der „phylogenetischen“, die doch damit gemeint sein soll, deckt. Unzweifelhaft richtig ist, dass die Morphologie eine Zeitlang im Vordergrunde gestanden hat, und fast ausschließlich bei phylogenetischen Untersuchungen angewandt worden ist. Indem noch dazu einzelne Zweige der Morphologie mehr oder minder ausschließlich zur Lösung phylogenetischer Probleme herangezogen wurden, drohte unsere Wissenschaft zu verflachen. Ich erinnere nur an die Unzahl Arbeiten auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte, welche ihre einseitigen Befunde zu phylogenetischen Spekulationen verwenden. Eine Vertiefung unserer Wissenschaft kann erst dann eintreten, wenn nicht nur die drei Zweige der Morphologie, die vergleichende Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Paläontologie, sondern auch die Physiologie gleichzeitig als Wege zur Erkenntnis benutzt werden. Das Ziel zu dem wir dadurch kommen, ist das Verständnis der Stellung eines jeden Tieres in der Natur, die Feststellung seiner Beziehungen zu der umgebenden organischen und anorganischen Welt, die Auffindung immer allgemeinerer Gesetze des organischen Werdens. Nach wie vor unberührt von dieser Art Forschung bleibt das Problem des Lebens selbst, wir rechnen bei unseren Untersuchungen mit den lebendigen Eigenschaften eines organischen Körpers als mit einer Thatsache, die wir freilich nicht erklärt haben, die aber nichts destoweniger feststeht.

Wohl aber glauben Anhänger der neuen Richtung dieses letzte Problem seiner endgiltigen Lösung entgegenführen zu können, wenn sie die von ihnen erwählte Methode anwenden, alles Geschehende im Tierkörper auf physikalisch-chemische Gesetze zurückzuführen. Nun ist aber jeder Tierkörper das Resultat zweier ihn bildender und umformender Kräftegruppen. Die eine ist noch unerklärt und wurde früher als Lebenskraft bezeichnet, die andere ist die Gesamtheit der physikalisch-chemischen Kräfte der Außenwelt. Um zu dem erstrebten Endziele zu gelangen, ignorieren die Vertreter der neuen Richtung die Thatsache vollständig, dass in jedem Organismus, in jeder Zelle desselben, sich Vorgänge abspielen, die wir als Leben bezeichnen und nicht erklären können.

Darin liegt also der große Irrtum der mechanisch-ätiologischen Richtung, dass sie glaubt das Leben selbst erklären zu können, während ihr Endziel doch nur sein kann, zu zeigen, wie bereits vorhandene organische Bildungen den physikalisch-chemischen Kräften ebenso wie die anorganischen Körper unterworfen sind. Das Neue, was die mechanisch-ätiologische Richtung bringt, ist also falsch, das Richtige in ihr ist längst als Physiologie bekannt.

Trotzdem ist ihre besondere Betonung von großer Wichtigkeit, sie vermag unsere historische Methode erheblich zu vertiefen, und muss ein integrierender Teil der phylogenetischen Forschung werden.

Sie in einen einander ausschließenden Gegensatz zur historischen Methode zu bringen, wie es geschehen ist, ist durch nichts begründet. Ohne den Gedanken der Descendenz lässt sich der Bau eines Tierkörpers nicht verstehen. Ein Beispiel wird genügen. Bei den Bartenwalen kommen in der ersten Embryonalzeit Zähne vor. Diese brechen nicht durch das Zahnfleisch, sind gänzlich funktionslos und werden nach einiger Zeit, noch im Embryo, vollkommen resorbiert. Wie sollen wir nun auf mechanisch-ätiologischem Wege zu einem Verständnisse dieses Phänomens kommen? Wird nicht unser Kausalbedürfnis bis zu einem gewissen Grade befriedigt, wenn wir auf Grund der phylogenetischen Forschung nachweisen können, dass die Keime dieser Zähne von Vorfahren der Bartenwale geerbt sind, bei denen sie funktioniert haben, während sie bei den heutigen Walen in Folge veränderter Lebensweise durch zweckentsprechendere Organe, die Barten, ersetzt sind?

Zum Schlusse möchte ich betonen, dass auch ich überzeugt bin, dass die als Lebenskraft bezeichneten Vorgänge denselben Gesetzen gehorchen, welche die anorganische Welt beherrschen. Auch ich erblicke in der Einführung einer uns unbekanntem geheimnisvollen Lebenskraft nur eine unnötige Zuthat und halte die Zurückführung des Lebens auf physikalisch-chemische Gesetze, wenn auch nicht für eine bewiesene Thatsache, so doch für ein wissenschaftliches Postulat.

Jena den 24 Mai 1892.

G. Retzius, Biologische Untersuchungen.

Neue Folge II. 16 Taf. 53 S. Gr. Folio. Stockholm und Leipzig.
(F. C. W. Vogel) 1891.

Retzius gibt die versprochene Fortsetzung seiner Untersuchungen über das Zentralnervensystem der niederen Tiere (s. Biol. Centralbl., XI. Bd., Nr. 17). Er hat mit der Verwendung der Methylenblaumethode seit seinen früheren Veröffentlichungen besonders bei Würmern und in geringerem Grade bei den niedersten Wirbeltieren Erfolg gehabt. Diesen 2 Klassen sind deshalb auch die zwei Abschnitte des neuen Bandes gewidmet. In der Vorrede aber sagt er, dass die Misserfolge, die er bisher bei Mollusken, Cölenteraten und Echinodermen gehabt, ihn nicht abschrecken werden, andere Species aus diesen Tierstämmen zu untersuchen und Modifikationen der Methode zu erproben, welche bessere Resultate ergeben könnten. Denn er hat auch bei den Würmern beobachtet, wie verschieden nah verwandte Arten sich gegen diese Färbung verhalten, und wie fast für jede Art ein nur wenig abgeändertes Verfahren die besten Resultate liefert.

Im ersten Abschnitt behandelt Verf. das Zentralnervensystem der Würmer; er hat von Polychäten hauptsächlich je eine Species von *Nephtys*, *Nereis*, *Aphrodita* und *Lepidonotus* in ausreichender Zahl

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Kükenthal Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. 400-413](#)