

dass man sagen kann, für die Blütenbildung ist nicht das Sonnenlicht im Allgemeinen, sondern sind nur die ultravioletten Strahlen desselben notwendig.

(Schluss folgt.)

Zur Phylogenie des Säugetiergebisses.

Von Privatdozent Dr. med. C. Röse.

(Aus dem anatomischen Institute zu Freiburg i. B.)

Neue fruchtbringende Ideen liegen meistens eine Zeit lang in der Luft und werden von mehreren Forschern zugleich teils empfunden teils als Hypothese mehr oder minder klar ausgesprochen, bis es einem Autor gelingt hinreichendes Beweismaterial zusammenzubringen, um der Idee den Wert einer Theorie zu sichern. Schon im Jahre 1890 bei Beginn meiner Untersuchungen über die Zähne kam mir der Gedanke, ob nicht die Molaren und Prämolaren der Säugetiere entstanden seien durch Verwachsung aus mehreren reptilienähnlichen Kegelzähnen. Da ich im Allgemeinen kein Freund der „vorläufigen Mitteilungen“ bin, so erfolgte die erste Mitteilung über vorliegendes Thema erst Ende März 1892 ¹⁾, nachdem ich hinreichendes Beweismaterial für meine Theorie gesammelt zu haben glaubte. Die bereits im April geschriebene ausführliche Mitteilung konnte erst im Juni d. J. veröffentlicht werden ²⁾.

In meiner ersten Mitteilung habe ich ausgehend von der Zahnentwicklung der Krokodile bereits die Ueberzeugung ausgesprochen, dass das Gebiss der Säugetiere sich entwickelt haben müsse aus einem vielzahnigen, thekodonten Reptiliengebisse, ähnlich wie es heutzutage nur noch die Krokodile besitzen. Ferner: „Die Zahnleiste der Säugetiere vor der Bildung der Milchzähne muss aufgefasst werden als ein Gebilde, welches in nuce eine ganze Reihe verloren gegangener Zahnreihen umfasst.“ Ferner: „Die erste Zahnreihe der Säugetiere, die sogenannte Milchzahnreihe, ist entstanden durch Zusammenziehung mehrerer aufeinanderfolgender Zahnreihen der Vorfahren in eine einzige mit soliderem Ausbau des Einzelzahn. Die Summe aller übrigen früher vorhandenen Zahnreihen ist dann bei den diphyodonten Säugern zusammengedrängt in die zweite oder bleibende Zahnreihe.“ Hinsichtlich der Entstehung der Backenzähne sagte ich in meiner ersten Mitteilung: „Schon bei Ansicht meiner Zahnmodelle vom

1) C. Röse, Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatschrift für Zahnheilkunde, 1892.

2) C. Röse, Ueber die Entstehung und Formabänderungen der menschlichen Molaren. Anatomischer Anzeiger, 1892, Nr. 13 u. 14.

Menschen fällt es auf, dass bei der ersten Anlage der Zähne die Zahnpapille der Molaren nicht einfach ist, sondern durch vorspringende kammförmige Einschnürungen des Epithels mehrfach abgeteilt erscheint. Man hat deutlich den Eindruck, dass die Papille der Molaren aus mehreren miteinander verschmolzenen Papillen besteht. Diese Verhältnisse werden beim Fortschreiten der Entwicklung noch deutlicher. Die Spitze jeder einzelnen dieser verwachsenen Papillen entspricht in Form und Lage einem Höcker des ausgebildeten Mahlzahnes. Wenn die Abscheidung von Zahnbein und Schmelz beginnt, so geschieht dies zuerst in der Spitze jeder einzelnen Papille derart, dass der Molar der Säugetiere zu einer Zeit seiner Entwicklung entsprechend der Anzahl seiner späteren Höcker aus der gleichen Anzahl kegelförmiger Einzelzähne besteht, welche mit den kegelspitzi gen Zähnen der Reptilien große Aehnlichkeit haben. Diese einzelnen Zähne wachsen dann durch weitere Dentinbildung am Grunde zusammen, bis wir die Krone des fertigen Molaren vor uns haben. Die Molaren der Säugetiere sind also entstanden durch Verwachsung mehrerer einfacher, kegelförmiger Zähne zu einem komplizierten, hochdifferenzierten Zahngelbilde.“ In meiner ausführlicheren Arbeit über diesen Gegenstand sowie in meinen Arbeiten über die Zahnentwicklung der Edentaten und Beuteltiere¹⁾ wurden noch weitere Beweise für die Richtigkeit der Verwachsungstheorie angeführt.

Gleichwie ich diese Theorie zuerst eingehend zu begründen versuchte, so glaubte ich dieselbe auch zuerst klar ausgesprochen zu haben. Nachträglich habe ich mich jedoch überzeugt, dass eine ganze Reihe von Autoren schon vor mir denselben Gedanken verfolgt haben.

Bereits Giebel²⁾ gibt an, dass einige Backenzähne von *Dasypus gigas* Cuv. aus zwei Einzelzähnen verschmolzen zu sein scheinen. Sehr deutlich spricht sich der Pariser Paläontologe A. Gaudry³⁾ aus: „Wenn wir die komplizierte Form der Wiederkäuermolaren vergleichen mit den Kaninen und Incisiven der meisten Tiere oder mit den vorderen Prämolaren der Landsäugetiere oder mit den hinteren Molaren der Delphine und einiger fossiler Säuger der Sekundärzeit (*Stylodon pusillus* Owen), so müssen wir auf den Gedanken kommen, dass sie aus mehreren Einzelzähnen zusammengesetzt sind, welche einander nahe gerückt und innig verschmolzen sind, ähnlich wie dies häufig bei anderen Skeletteilen der Fall ist.“ „Man kann in Fig. 22 sehen, dass die fötalen Zähne von Walfischföten (*Balaena boops*.

1) C. Röse, Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anatomischer Anzeiger, 1892, Heft 16 u. 17.

2) Giebel, Odontographie, 1856.

3) A. Gaudry, Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires, 1878, S 54—56.

nach Esehricht) bald isoliert sind, bald sich nähern, bald verschmolzen sind, um einen einzigen Zahn zu bilden.“ Gaudry vermutet weiter, dass die oberen Molaren der Ungulaten meist aus 6, die unteren aus 4 Einzelzähnen, jedes Joch des tapyroiden Zahntypus aus 2 Einzelzähnen besteht.

E. Magitot¹⁾, welcher mit Recht Prämolaren und Molaren unter dem gemeinsamen Namen „Molaren“ zusammenfasst, gibt an: „Man wird zur Ueberzeugung gedrängt, dass die so sehr verschiedenartigen Zahnformen alle aus einem gemeinsamen Urtypus entstehen, wie wir ihn bei Fischen finden. Dieser Urtypus ist der Kegelzahn. Die Vorsprünge und Tubercula der einzelnen Säugetierzähne entsprechen einzelnen Kegelzähnen.“ Magitot sucht seine Ansicht auch entwicklungsgeschichtlich zu begründen. Da er nicht modelliert hat, so entging es ihm, dass schon bei der ersten Anlage der Molaren mehrere Papillen gemeinsam von der Zahnleiste umwachsen werden. Magitot lässt vielmehr alle Zahnarten, Zylinderzähne, Plakoidzähne, multituberkulate und zusammengesetzte Molaren etc. ursprünglich aus einer Papille hervorgehen. Auf dieser gemeinsamen Basis erscheinen dann so viele Vorsprünge als der spätere Molar Höcker hat. Auf jedem dieser konischen Höcker entsteht ein Zahnscherbchen. Letztere bleiben eine Zeit lang voneinander getrennt, verschmelzen dann an ihrer Basis und bilden so die Zahnkrone. Nach Magitot bestehen auch die Schneidezähne aus drei verschmolzenen Kegelzähnen. Unter allen Zähnen ist nur der Eckzahn homolog einem konischen Reptilienzahne (?).

Man ersieht aus Vorstehendem, dass Magitot auch bereits die getrennte Anlage der einzelnen Zahnscherbchen bei Molaren lange vor mir richtig erkannt hat. Nur die primitive Umwachsung mehrerer Papillen bei der ersten Anlage eines Molaren und die Identität jeder dieser Papillen mit der Papille eines Reptilienzahnes entging genanntem Forscher. Wenn der Entwicklungsmodus richtig wäre in der Weise, wie ihn Magitot angibt, dann könnte man ja unmöglich den Höcker eines Säugetiermolaren mit je einem Reptilienzahne homologisieren, sondern die gegnerischen Autoren hätten recht, welche den ganzen Molaren mit je einem kegelspitzigen Reptilienzahne homologisieren.

Dyowski²⁾ führt alle Säugetierzähne auf einen 4jochigen Hauptbauplan zurück. Jedes Zahnjoch besteht aus zwei Teilen: Jochrand und Jochbogen; jeder dieser letzteren Teile soll wieder aus

1) E. Magitot, Les lois de la dention. Journ. de l'anatomie et de la physiologie, 1883, p. 84–88.

2) Dyowski, Studien über die Säugetierzähne. Verhandlungen d. k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 1889.

Dyowski, Niecôtore wypadki srych badan nad Lebami zwierzat ssacych. Odbitka 2 „Kosmosu“ Roczn XIV, Zesz VII, VIII.

je drei Pfeilern entstehen. Jeder Pfeiler entwickelt sich aus einer einfachen Papille. Die Incisivi und Canini sind keineswegs als einfache Zähne zu betrachten, sondern sind den Backenzähnen ähnlich gebaut und wie diese zusammengesetzt.

Als Resumé gibt Dybowski an: „Einem jeden vierjochigen Säugetierzahne liegen 24 einfache Papillen zu Grunde, aus welchen ebensoviele Pfeiler entstehen, z. B. die Zähne mit nicht centralisiertem Zahnbeine. Indem nun je drei Pfeiler miteinander verwachsen, entsteht je ein Halbjoeh, die ihrerseits untereinander verwachsend je ein Zahnjoeh bilden. Aus dem Verwachsen einzelner Zahnjoehs miteinander kommt eben der zusammengesetzte, vierjochige Zahn zu Stande. Durch das Verkümmern einzelner Pfeiler (resp. Papillen) erklärt sich das Verkümmern oder gar Fehlschlagen der einzelnen Zahnjoehs.“

Dybowski's Hypothesen entsprechen im Einzelnen so wenig den ontogenetischen und paläontologischen Thatsachen, dass ich auf eine spezielle Widerlegung verzichten kann. Wie mir scheint, so will Dybowski die Säugetierbezahnung in direkte Beziehung setzen zu den Zähnen der Sellachier. Solche weitgreifende Homologisirungen haben aber schon oft zu falschen Resultaten geführt.

Im Jahre 1891 erschien eine vorläufige Mitteilung von Kükenthal¹⁾. Darin wird unter andern die bereits von Eschricht beobachtete und von Gaudry (siehe oben) in ihrer Bedeutung vollaufgewürdigte Thatsache bestätigt, dass bei Embryonen von Bartenwalen Doppelzähne vorkommen, deren allmählichen Uebergang in Einzelzähne man verfolgen kann. An einer Serie von 7 Embryonen von *Balaenoptera musculus* fand Kükenthal die wichtige Thatsache, dass die Zahl der Doppelzähne mit zunehmendem Wachstume beträchtlich abnimmt, während die Zahl der einzelnen Zahnspitzen in jeder Kieferhälfte konstant 53 beträgt. Am Schlusse seiner Mitteilung führt Kükenthal an: „Zum Schlusse möchte ich folgenden Versuch einer Erklärung der Entstehung von Säugetierbackzähnen beifügen, dessen rein hypothetischen Charakter ich durchaus nicht verkenne. Wir haben an der Hand der Untersuchung von Bartenwalzahnkeimen die Erscheinung kennengelernt, dass bei Säugetieren, deren Kiefer sich verlängern, die Backzähne sich in eine Mehrheit von konisch zugespitzten, reptilienzahnartigen Gebilden teilen; sind nicht die Säugetierbackzähne auch umgekehrt so entstanden, dass bei dem umgekehrten Prozess, einer Verkürzung der Kiefer, welche die Vorfahren der heutigen Säuger bei ihrer Umwandlung aus reptilienartigen Vorfahren erlitten, je eine Anzahl einfacher, konischer Reptilienzähne zur Bildung eines Säugetierbackzahnes zusammentrat? Die Paläontologie spricht für meine Ansicht, die ältesten bekannten

1) Kükenthal, Einige Bemerkungen über die Säugetierzahnung. Anat. Anzeiger, 1891, Nr. 13.

Säugetiere, z. B. *Triconodon* aus dem oberen Jura, zeigen Backzähne von für unsere Idee gefordertem typischen Bau, je 3 gleichartige, hintereinanderliegende konische Zahnteile, die miteinander verschmolzen sind. Vom triconodonten resp. dem trituberkularen Typus aus lassen sich dann, wie die schönen Arbeiten eines Cope, Osborn, Schlosser u. a. gezeigt haben, die Backzähne aller Säugetiere ableiten.“

Vorstehenden Passus, den ich, obwohl die betreffende Arbeit in meinen Händen war, ebenso übersehen hatte wie die Ausführungen von Giebel, Gaudry, Magitot und Dybowski, bringt Kükenthal¹⁾ in einer ausführlicheren Arbeit beinahe wörtlich wieder und fügt in einer Anmerkung hinzu: „Es ist wohl kaum nötig darauf hinzuweisen, dass meine Ansicht über die Entstehung der Säugetierbackzähne nicht viel über das Stadium der bloßen Vermutung gelangt ist. Verwandte Anschauungen haben geäußert Dybowski . . . Magitot . . . Gaudry . . . Ameghino²⁾ . . . Cope und Andere mehr.“

Nach den mitgeteilten Daten klingt es nun einigermaßen merkwürdig, wenn Kükenthal neuerdings³⁾ in doppelt gesperrtem Drucke sagt: „Vor einem Jahre habe ich die Ansicht aufgestellt, dass die Backzähne der Säugetiere aufzufassen sind als entstanden durch gruppenweise verschmolzene, ursprüngliche, konische Reptilienzähne“, und wenn der Autor in einer Anmerkung hinzufügt: „In einem während der Drucklegung dieser Arbeit erschienenen Aufsätze (Ueber die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anatom. Anzeiger. 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.“

Gesetzt den Fall, dass Herr Kükenthal anfangs gleich mir die Auffassung von der Verwachsung der Molaren selbständig gefasst hat, ohne die Ansichten früherer Autoren zu kennen, so kann doch genannter Autor, der jetzt Kenntnis von den oben angeführten Daten haben muss, unmöglich ebensowenig als ich daran denken, die schon früher sehr bestimmt von Gaudry und Magitot ausgesprochene Idee als die seinige bezeichnen zu wollen. Was die Begründung dieser Idee betrifft, so bringt Kükenthal gleichfalls nichts Neues, denn die Doppelzähne der Wale, das Hauptargument Kükenthals, ist schon von Gaudry genügend gewürdigt worden.

Vor dem Erscheinen meiner oben genannten Arbeit hat nur Magitot embryologische Beweise für die Verwachsungstheorie zu geben

1) Kükenthal, Ueber den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1892.

2) Anmerkung. Die Arbeit von Ameghino war mir leider nicht zugänglich.

3) Kükenthal, Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. Biologisches Centralblatt, 15. Juli 1892.

versucht. Das Hauptargument jedoch, die primitive Umwachsung mehrerer Papillen durch die Zahnleiste bei der Anlage der Molaren hat vor mir noch kein Autor durchgeführt. Dybowski hatte dasselbe zwar geahnt; seine Annahme von 24 Papillen bei der Anlage eines Molaren bewegt sich aber vollständig auf dem Gebiete der unbewiesenen und unbeweisbaren Hypothese.

Ein vollkommener Beweis für die Richtigkeit der Verwachsungstheorie lässt sich heute noch nicht führen. Ein solcher liegt nur dann vor, wenn die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte durch die vergleichende Anatomie und Paläontologie bestätigt werden. Auf dem Gebiete der vergleichenden Zahnforschung fühlten sich in den letzten Jahren die Paläontologen derart als Meister, dass einige von ihnen den Wert der Entwicklungsgeschichte völlig negieren zu dürfen glauben. Dem gegenüber kann ich nicht scharf genug betonen, dass die Paläontologie lediglich in positiver Hinsicht beweiskräftig ist, niemals aber in negativer. Die vergleichende Ontogenie gibt Beweismittel an die Hand, woraus sich schließen lässt, dass die Säugetiermolaren entstanden sind durch Verwachsung mehrerer einspitziger thekodonter Reptilienzähne: Wenn nun die Paläontologie die verlangten Zwischenstufen nicht aufweisen kann, so folgt daraus nur, dass wir dieselben bisher noch nicht gefunden haben, nicht aber folgt daraus, dass sie gar nicht vorhanden waren! Hinsichtlich des Wertes von Spekulationen, die sich nur auf Thatsachen der Paläontologie stützen, kann ich mich lediglich darauf beschränken, die Anschauung von Fritsch¹⁾ wiederzugeben: „Diejenigen, welche erwarten am Schlusse dieser Arbeit einen der modernen Stammbäume zu finden, werden enttäuscht sein. Nicht Jedermanns Gemüt eignet sich dazu solche hypothetische Gebilde zu schaffen, welche bei Entdeckung fernerer paläontologischer Thatsachen wie ein Kartenhaus zusammenfallen. Man mag deshalb nicht annehmen, dass ich ein Gegner der Deszendenzlehre bin, im Gegenteil, ich weiß den Wert dieser genialen Lehre wohl zu würdigen; aber ich sehe, dass auf dem Gebiete der Paläontologie in der Regel aus dem vorliegenden sehr lückenhaften Materiale zuviel gefolgert wurde. Bedenken wir, wie viel Neues die sehr beschränkten Fundorte in Böhmen auf einigen Hundert Quadratmetern Fläche lieferten, so sieht man ein, welchen kleinen Bruchteil von dem einstigen Tierleben wir kennen und wie beschränkt der Wert aller Spekulationen ist, die früher auf Grund der mangelhaften Kenntnis des *Archegosaurus* gemacht wurden.“

Was die Entwicklungsgeschichte betrifft, so können ja allerdings auch ihre Urkunden durch Caenogenese gefälscht sein und sind außerdem größtenteils durch Abkürzung in der Entwicklung mangelhaft

1) Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 1889, Bd. II, S. 56.

Ein Stammbaum, der nur auf den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte basierte, würde mit ebensovielen Fragezeichen zu versehen sein wie die paläontologischen Stammbäume. In den meisten Fällen aber haben sich bisher die Thatsachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und diejenigen der Paläontologie aufs schönste ergänzt. So wissen wir z. B., dass die Vorfahren der heutigen paridigitaten Ungulaten, *Dichobune*, *Phagaterium* u. a. Zahnformen besitzen, die gerade in der Mitte stehen zwischen den heutzutage hochdifferenzierten bunodonten und selenodonten Zahntypen. Die Halbmonde jener fossilen Zähne sind so dick, dass es schwierig ist zu sagen, ob wir Lobi (Halbmonde) oder Coni (Höcker) vor uns haben. Bei *Choeropotamus* sind die Unterkiefermolaren mehr bunodont, die Oberkiefermolaren mehr selenodont. Hinsichtlich ihrer Zähne bilden die genannten Gattungen demnach einen schönen Uebergang von den Suiden zu den Anthracotheriden. Kowalewski¹⁾ sagt: „Es unterliegt keinem Zweifel, dass beide jetzt so scharf geschiedenen Zähne, die Halbmondzähne und die Höckerzähne durch die vollständigsten Uebergänge miteinander verbunden sind und nur Extreme ein und derselben Urform darstellen.“ Nun sind die mesozoischen Urnahmen des ganzen Ungulatenstammes noch nicht aufgefunden worden. So kommt es, dass Kowalewski, Rüttimeyer, Dybowski u. a. als jene hypothetische Urform der Ungulatenzähne den bei den ältesten Unpaarhufern schon vorkommenden Jochzahn ansehen, während Cope, Osborn und Schlosser als Ausgangspunkt den triconodonten Höckerzahn betrachten. In diesen Streit der Meinungen greift die Entwicklungsgeschichte entscheidend ein. Aus den Untersuchungen Täger's²⁾, die ich inzwischen bestätigen und erweitern konnte, sehen wir, dass beide so weit verschiedenen Zahnformen der heutigen Ungulaten entwicklungsgeschichtlich sich ganz gleich anlegen. Beide entstehen aus mehreren konischen Einzelzähnen durch Verwachsung derselben. Der Unterschied zwischen beiden Zahnformen liegt lediglich darin, dass bei den bunodonten Zähnen die Coni ihre ursprüngliche Gestalt nahezu beibehalten, während sie bei den selenodonten Zahnformen zunächst zu Halbmonden auswachsen. Was die Jochzähne betrifft, so hat bereits Gaudry mit Recht darauf hingewiesen, dass jedes Joch aus 2 bis 3 konischen Einzelzähnen entstanden zu denken ist und auch für diese Anschauung liefert die Entwicklungsgeschichte Beweise.

Hinsichtlich der Verwachsungstheorie hat man mir von paläontologischer Seite den Einwurf gemacht, dass man ja die allmähliche Entwicklung eines wahren Höckers aus einer kleinen Basalknospe paläontologisch verfolgen könne. Dieser Einwurf ist nicht stichhaltig! Wie ich bei Beuteltieren besonders schön verfolgen konnte, ent-

1) Kowalewski, Monographie der Gattung *Anthracotherium*.

2) Täger, Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten. Dorpat 1892.

wickelten sich z. B. die Basalknospen der Prämolaren aus je einer besonderen Papille, die vermutlich ursprünglich einer späteren Zahnreihe angehörte als die Hauptpapille und der Hauptkegel. Demgemäß ist auch die Papille der Basalknospe später von der Zahnleiste umwachsen worden und verkalkt viel später als die Hauptpapille. Eine Basalknospe, welche einem größeren Kegelzahne ansitzt, z. B. bei den Prämolaren von *Didelphys*, ist also nichts Anderes als ein kleines Zähnchen, welches mit einem größeren verwachsen ist.

Ein fernerer Einwand, der mir gemacht werden könnte, liegt in der allmählichen Angliederung der später auftretenden Papillen an die Hauptpapillen. Man könnte behaupten, dass die später angegliederten Papillen ebenso wie die erste Anlage mehrerer Papillen nebeneinander aufzufassen sei als ganz sekundäre Modellierungen einer ursprünglichen Hauptpapille. Hinsichtlich dieses eventuellen Einwandes kann ich nicht dringend genug empfehlen bei möglichst starker Vergrößerung nach Born's Methode einwandfreie Wachsmodele anzufertigen. Dann wird man finden, dass die Molaren zur Zeit, wo ihre verschiedenen Papillen sich anlegen, meist noch in ganzer Ausdehnung mit der gemeinsamen Matrix, der Zahnleiste, zusammenhängen und dass die ganze Anlage eines Molaren um diese Zeit lediglich einen Teil der Zahnleiste vorstellt, nicht aber ein abgesondertes Einzelindividuum. Zu letzterem wird der Molar erst dann, wenn er von der Zahnleiste sich abgeschnürt hat; dann aber sind auch alle Papillen schon entwickelt.

In manchen Fällen, z. B. bei den hochdifferenzierten Molaren unserer Feliden liegen die Verhältnisse infolge sekundärer Abänderung überhaupt nicht so klar auf der Hand wie bei den viel primitiveren Zähnen von Mensch, Schwein, *Opossum* etc. In solchen Fällen muss dann die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu Rate gezogen werden.

In folgenden Zeilen möchte ich in kurzen Zügen einen Ueberblick über die Phylogenie der Zähne geben in der Weise, wie ich ihn aus meinen vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gewonnen habe. Ich sehe hierbei ganz ab von allgemeinen phyletischen Spekulationen und gehe nur auf die Phylogenie des Zahnindividuums ein. Da die Zahnformen in vieler Hinsicht einfach Produkte der Nahrungsweise sind, so können, wie schon Kowalewsky bemerkt, naturgemäß in ganz differenten Tierklassen infolge gleicher Lebensweise gleiche oder ähnliche Zahnformen auftreten. Danach eignen sich die Zähne überhaupt nicht gut als Stützpunkte für allgemeine phyletische Spekulationen; man läuft zu leicht Gefahr Analogien mit Homologien zu verwechseln.

Wann zuerst Zähne im Vertebratenstamme aufgetreten sind, wissen wir nicht. Vermutlich aber geschah dies sehr frühzeitig. Aus

entwicklungsgeschichtlichen Gründen nimmt man mit Recht an, dass die ältesten Vorfahren der Vertebraten nackt waren, ähnlich wie noch heute der *Amphioxus*. Nur Baume¹⁾ glaubt, dass die ältesten Vertebraten bereits einen starken kalkhaltigen Hautpanzer besaßen, welcher von wirbellosen Vorfahren (Echinodermen?) übererbt wurde!? Erst durch Zerfall dieses Hautpanzers entstanden die Plakoidschuppen der Selachier. Die Hautpanzer der Störe, Panzerwelse, Stegocephalen, Krokodile, Schildkröten, vielleicht auch diejenigen der Edentaten sollen nach Baume sämtlich durch Vererbung aus jener hypothetischen Urform abzuleiten sein!?

Wenn man nun auch dieser Anschauung gegenüber mit Recht allgemein annimmt, dass die ersten Hartgebilde der Wirbeltiere Zähne und zahnartige Plakoidschuppen waren, so haben wir damit immerhin noch keinen Grund die Selachier resp. selachierähnliche Fische als die gemeinsame Urform aller Vertebraten zu betrachten. Je mehr sich unsere paläontologischen Kenntnisse vermehren, um so tiefer rückt die untere Grenze des Vorkommens höherer Tierformen herab, umso mehr macht sich die Ueberzeugung geltend, dass die Form unserer heutigen Stammbäume unrichtig ist, dass die bisher aufgefundenen spärlichen Reste der einstigen Tierwelt nicht den einzelnen der heutigen Gruppen affine, sondern als mehreren von ihnen korrele Typen zu betrachten sind (Burmeister). Unsere bisher üblichen Stammbäume aber wollen alle Lebewesen aus einem gemeinsamen Stamme ableiten, etwa wie die Aeste und Zweige einer Eiche aus ihrem Stamme. Der wahre Stammbaum der Vertebraten hat aber vermutlich viel eher die Form eines am Spalier gezogenen Obstbaumes oder eines Weinstockes mit vielen parallelen Zweigen, welche von einer gemeinsamen breiten Basis entspringen.

Wenn wir von einem einfachen Selachierzahne als Zahneinheit ausgehen, so wissen wir seit Hertwig's¹⁾ Untersuchungen, dass derselbe aus Dentin besteht, mit einem dünnen Schmelzüberzuge bedeckt ist und einem knochenähnlichen Cementsockel aufsitzt. Was seine Genese betrifft, so entsteht der Selachierzahn ursprünglich ebenso wie jedes Haargebilde aus einer frei über die Schleimhautoberfläche hervorragenden Schleimhautpapille. Wie bei jeder Papille so ist auch schon bei jenen primitiven Zahnanlagen das Epithel das formgebende Element und der mesodermale Kern das indifferente Ausfüllmaterial, welches indess durch seine neugewonnenen Beziehungen zur epithelialen Umhüllung eine spezifische Funktion gewinnt, nämlich die Zahnbeinbildung. Das Zahnbein ist lediglich eine höher differenzirte Form von Knochengewebe. Während bei letzterem die knochenbildenden

1) Baume, Odontologische Forschungen, 1882.

1) O. Hertwig, Ueber den Bau der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschrift f. Naturw., Bd. VIII.

Osteoblasten völlig von der gebildeten Grundsubstanz umschlossen werden und dann nur noch als Nutritionsorgane für den Knochen thätig sind, so verwenden die Odontoblasten nur einen Teil ihres Zellenleibes, den Tomes'schen Fortsatz, als Nutritionsorgan, während der Hauptteil des Zellenleibes während der ganzen Wachstumsperiode des Zahnes formativ thätig bleibt. Osteoblast und Odontoblast, beide entstehen von derselben Grundlage, aus indifferenten Mesodermzellen. Die spezifische Funktion der Zahnbeinbildung gewinnen die Odontoblasten lediglich durch ihre Beziehung zum umhüllenden Epithelorgan, zur Epithelseheide oder wie man bisher in nicht hinreichend korrekter Weise sagte, zum Schmelzorgan. Die Hauptfunktion der Epithelseheide liegt darin die Form abzugeben, innerhalb derer sich Zahnbein ablagern wird. Die Funktion der Schmelzablageung übernimmt nur der oberste Teil der Epithelseheide und auch dieser nicht konstant.

Soweit man aus der Entwicklungsgeschichte schließen kann, waren bei den Vorfahren der Selachier auch die Zähne des Mundeinganges kleine indifferente Gebilde ähnlich den heutigen Placoidschuppen. Erst als dieselben zur Nahrungsaufnahme verwandt wurden, wuchsen diese Zähne rasch heran. Die größeren Ersatzzähne konnten nun nicht mehr auf der Schleimhautoberfläche gebildet werden, wo die fortwährende Nahrungsaufnahme störend auf ihre Bildung einwirkte. Es senkte sich also ein Teil des Mundhöhlenepithels in Gestalt der Zahnleiste ins Kiefermesoderm ein und übernahm im weiteren Verlaufe der Entwicklung allein die Zahnbildung.

Baume glaubt Hertwig's Beobachtungen korrigieren zu müssen und gibt an, dass schon bei der ersten Anlage von Zähnen und Placoidschuppen bei Selachiern das Epithel sich zunächst in Form eines Zapfens ins Mesoderm einstülpe um erst sekundär in Gestalt einer Papille hervortreten. Diese Angaben Baume's beruhen zweifellos auf unrichtigen Deutungen von Schnittbildern.

Nicht allein bei Selachiern, sondern auch bei den von mir untersuchten Teleostiern, Ganoiden, Perennibranchiaten, Derotremen (Amphiuma), Urodelen, vor Allem aber selbst bei den hochorganisierten Krokodilen, überall zeigten sich die Anlagen der ersten Zähne als über die Oberfläche hervortretende freie Papillen. Bei den Urodelen hat Hertwig im Gegensatze zu den richtigen Angaben von Gegenbaur und Sirena die ersten Anlagen zweifellos übersehen.

Die bisher in Betracht gezogenen einspitzigen Kegelzähne waren sehr geeignet zum Ergreifen und Festhalten der Beute, nicht aber zum Zermalmen derselben. Für diese Funktion erwarben die Vertebraten zwei große korrelierte Gruppen von Kauwerkzeugen, einerseits die rein epithelialen Hornzähne und Hornkiefer, andererseits die durch Verwachsung von Einzelzähnen entstandenen Zahnplatten und zu-

sammengesetzten Zähne. Unter den Selachiern finden sich heute noch alle Uebergänge vom einfachen Kegelzahne bis zu den Zahnplatten der Chimaeren. Das Bestreben durch Verwachsung von Einzelzähnen widerstandsfähigere und kautüchtigere Zahngebilde zu erhalten, muss sich schon sehr früh geltend gemacht haben. Bereits im Silur fand Fritsch hochorganisierte Zahnplatten von Vertebraten, die er den heutigen Dipnoern an die Seite stellt. Soweit man aus ihrem Zahnbau und Zahnwechsel schließen kann, sind die Dipnoer allerdings eine uralte Familie. Bei ihnen ist noch keine Zahnleiste entwickelt sondern beim Zahnwechsel fungiert der ganze betreffende Kieferteil der Mundhöhlenschleimhaut als Epithelscheide oder Schmelzorgan. Bisher glaubte man, dass bei den mit großen Zahnplatten versehenen Vertebraten kein Zahnwechsel stattfindet. Nachdem ich einen solchen jedoch bei *Protopterus* nachgewiesen habe, so liegt die Vermutung nahe, dass auch *Ceratodus*, *Chimaera* etc. ihre Zähne wechseln.

Unter den Amphibien besitzen die niedrigsten Formen einspitzige Kegelzähne; die zweispitzigen Zähne der höheren Formen sind nach meiner Ueberzeugung zweifellos ursprünglich entstanden durch Verwachsung von zwei einspitzigen Kegelzähnen. Größere Zahnplatten kommen anscheinend bei Amphibien nicht vor, dagegen verwachsen, wie wir durch Hertwig's Untersuchungen wissen, die Basalplatten oder Sockel der Zähne zu einheitlichen Knochengebilden, den Kieferknochen, welche sich von nun an auf alle höheren Vertebraten vererben. Mit diesen Kieferknochen sind bei Amphibien und den meisten Reptilien die Zähne fest verwachsen. Beim Zahnwechsel wird nicht nur der Zahn sondern auch ein Teil seines Sockels resorbiert. Diese unnötige Materialverschwendung wird umgangen durch die Ausbildung thekodonter Zähne. Unter den heutigen Reptilien finden wir dieselben nur noch bei den uralten Krokodilen, unter den ausgestorbenen Reptiliengattungen und bei den Vögeln der Kreide war diese Zahnform sehr verbreitet und unter den Säugetieren ist sie bekanntlich allein herrschend.

Wann zuerst thekodonte Zähne aufgetreten sind, wissen wir nicht, wie sie entstanden sind, das zeigt uns die Entwicklungsgeschichte der Krokodile. Die ersten Zähne dieser Tiere entsprechen durchaus den primitiven Selachierzähnen und entstehen aus über die Schleimhaut hervorragenden freien Papillen. Soweit die Epithelscheide reicht, bildet sich Dentin mit dünnem Schmelzüberzuge, weiter hinab schließt sich in Gestalt von feinen Knochenbälkchen ein Zementsockel an. An einigen Stellen steht derselbe mit den später entstehenden Kieferknochen in Verbindung. Nach innen von dieser primitiven Zahnreihe senkt sich in späterem Stadium die Zahnleiste in die Tiefe und umwächst in gewissen Intervallen die Papillen der zweiten Zahnreihe. Nachdem sich diese zweite Zahnserie von der Zahnleiste abgeschnürt

hat, dann beendet jedoch die Epithelscheide ihr Wachstum nicht, wie bei den pleurodonten und akrodonen Reptilien, sondern sie wächst immer weiter, solange der Zahn funktioniert. In ihren oberen Teilen wird sie siebartig durchlöchert, um das weit offene Wurzelende des Zahnes aber bildet die Epithelscheide einen geschlossenen Ring, genau so, wie das auch während der Entwicklung aller Säugetierzähne zu sehen ist (v. Brunn, C. Röse, Ballowitz). Der fertige thekodonte Krokodilzahn gleicht in seinem Bau und in seiner Entwicklung vollständig einem einfachen Säugetierzahne, dessen Wurzelwachstum noch nicht vollendet ist. Darum sind wir vollkommen berechtigt zu dem Schlusse, dass die direkten Vorfahren der Säugetiere vielzahnige, thekodonte Reptilien waren. Wir kennen bisher weder die direkten Ahnen der bereits im Trias als hochspezialisierte teilweise pelagische Formen (siehe Zittel) auftretenden Krokodile noch die Vorfahren der ebenfalls im Trias schon weit verbreiteten und hochspezialisierten Säugetiere. Die letzteren erlangten sicherlich nur ganz allmählich das Uebergewicht über die Saurier und nicht „sehr bald“, wie Kükenthal meint. Aus diesem Grunde sind auch die Ueberreste der Säuger aus der Sekundärzeit so außerordentlich spärlich vorhanden. Nach meiner Ueberzeugung haben sich die Säugetiere spätestens in der Permformation, vermutlich aber noch früher vom gemeinsamen Stamme abgezweigt. Jedenfalls sind, wie ich mit Cope und Kükenthal annehme, die direkten Vorfahren der Säuger nicht unter den bis heute bekannten Theromorphen zu suchen, sondern stammen von älteren vielzahnigen, thekodonten Formen ab, die bisher noch nicht bekannt sind.

Allem Anscheine nach sind die mehrhöckerigen Reptilienmolaren durch Verwachsung von mehreren einspitzigen Zähnen entstanden analog den Molaren der Säuger. Ueber diesen Punkt fehlen bisher nähere Untersuchungen. Was jedoch die einspitzigen Reptilienzähne betrifft, so sind dieselben trotz ihrer größeren Funktionstüchtigkeit morphologisch durchaus homolog einem Fisch- oder Amphibienzahne. Ich kann Kükenthal durchaus nicht zustimmen, wenn er die einspitzigen Reptilienzähne als „durch ehemals erfolgte Verschmelzung“ entstandene Zähne „zweiter Ordnung“ bezeichnet. Die bessere Ausbildung der Reptilien- und noch mehr diejenige der Säugetierzähne wird nicht durch Verschmelzungsprozesse bedingt, sondern lediglich durch die Anpassung an das längere Ei- resp. Intrauterinleben. Bei den phyletisch uralten Krokodilen sehen wir, dass die erste primitive Zahnserie noch ausgebildet und während des Eilebens wieder resorbiert wird. Die Zähne der zweiten Serie bilden sich auf ganz dieselbe Weise aus einer einfachen Papille, aber ihre Ausbildung erfolgt viel langsamer und gründlicher. Das Material,

welches bei den Vorfahren, die in früherer Entwicklungsperiode den Kampf ums Dasein aufnehmen mussten, zur Ausbildung mehrerer Zahnserien aufgewandt wurde, wird durch Anpassung an das längere Eileben zur Ausbildung einer einzigen funktionstüchtigeren Zahnreihe benutzt. Weil diese erste in Funktion tretende Zahnreihe sich langsamer abnützt, deshalb bleibt sie auch länger in Funktion als die weniger dauerhaften Zähne der Vorfahren. Da die erste Zahnreihe länger funktioniert, so können sich die Ersatzzähne langsamer und gründlicher ausbilden, funktionieren ebenfalls länger und eine Beschränkung des vielfachen Zahnwechsels der Selachier etc. ergibt sich bei den Reptilien ganz naturgemäß. Bei den übrigen von mir bisher untersuchten Reptilien ist durch Abkürzung in der Entwicklung auch die erste primitive Zahnserie der Krokodile verloren gegangen. Bei den Säugetieren, bei denen das foetale Leben noch länger dauert, ist naturgemäß noch eine größere Reihe von Zahnserien der primitiven Vorfahren ausgefallen. Als Andeutung derselben aber finden wir bereits in einer sehr frühen Entwicklungsperiode die Zahnleiste angelegt. Die Zahnleiste der Säugetiere vor der Bildung der ersten Zahnserie muss, wie ich oben erwähnte, in noch viel höherem Grade als bei den Reptilien betrachtet werden als ein Gebilde, das in nuce eine ganze Reihe verloren gegangener Zahnserien umfasst. Entsprechend der längeren intrauterinen und der Säuglingsperiode wird auch die erste Zahnserie der Säugetiere noch in viel höherem Grade langsam und gründlich ausgebildet als dies bereits bei den Reptilien der Fall war. In vielen Fällen z. B. bei den Marsupialiern ist diese Ausbildung der ersten Zahnserie so vollendet, dass dieselbe zeitlebens funktioniert und die zweite Zahnserie gar nicht zur Ausbildung kommt.

Wir sehen also, dass die bessere Ausbildung des Einzelzahnes und die damit erfolgende Abnahme in der Zahl der Dentitionen lediglich aus der Anpassung an das Ei- resp. Säuglingsleben resultiert und nicht aus Verwachsungsprozessen, wie das Kükenthal will. Ueberall da, wo Verwachsungsprozesse von Zähnen in der Vertebratenreihe vorkommen, da wird nur bezweckt Zahngebilde zu schaffen, welche zum Zermalmen und Kauen dienlich sind. Solche Verwachsungsprozesse treten nun in der Vertebratenreihe durch Anpassung an ähnliche Lebensweise mehrmals auf und zwar, wie Kükenthal ganz richtig sagt, von einer immer höheren Basis aus. Den höchstentwickelten zusammengesetzten oder Stockzahn¹⁾ haben wir in den Molaren der Säuger vor uns. Ganz abge-

1) Sollte nicht vielleicht der vulgäre Ausdruck „Stockzahn“ für Molar die Bezeichnung darstellen für einen aus mehreren Einzelzähnen verwachsenen Zahnkomplex?

sehen von der Entwicklungsgeschichte, muss uns, wie auch Kükenthal angibt, schon die Form der ältesten bekannten Säugetiermolaren auf die Idee bringen, dass dieselben entstanden sind durch Verwachsung von mehreren einspitzigen Zähnen. Ob wir berechtigt sind die 2—3 Höckerreihen der multituberkulaten Zähne als ebensovielen aufeinanderfolgende Dentitionen zu betrachten oder ob diese Höcker lediglich gegen einander verschobene Zähne ein und derselben Dentition sind, dies ist eine bisher noch offene Frage, deren Lösung sich vermutlich aus näherer Kenntnis von der Zahnentwicklung der Monotremen ergeben wird.

Was die Schneidezähne betrifft, so halte ich dieselben im Gegensatz zu den Molaren für einfache Zähne, weil sie sich aus einer einzigen Papille entwickeln. Die 3—4 Höckerchen auf den Schneiden derselben beim Menschen etc. halte ich für morphologisch indifferent. Im Gegensatz zu den einfachen Incisiven bezeichnet man nach Magitot's Vorgange die Prämolaren und Molaren, als zusammengesetzte Zähne, am Besten unter dem gemeinsamen Namen „Molaren“. Der Eckzahn markiert dann die Grenze zwischen einfachen und zusammengesetzten Zähnen, sei es dass man ihn als letzten einfachen, sei es dass man ihn, wie viel wahrscheinlicher, als ersten Prämolaren resp. Molaren betrachtet, dessen hinterer Zahnkegel zurückgebildet ist.

Was die Wurzelbildung der Säugetierzähne betrifft, so ist dieselbe ein ganz sekundärer Vorgang. Unter den Reptilien haben bereits die Ichthyosaurier ziemlich vollständig ausgebildete Wurzeln. Zur Zeit als bei den Vorfahren der heutigen Säuger die einzelnen Zahnkegel zu Molaren verschmolzen, war das Wurzelwachstum sicherlich noch nicht vollendet. Darauf deutet das noch nicht vollendete Wurzelwachstum der ältesten bisher bekannten trikonodonten und multituberkulaten Molaren hin. Aus dieser Thatsache erklärt es sich auch sehr leicht, warum z. B. die bekannten trikonodonten Molartypen nur zwei Wurzeln haben anstatt von drei entsprechend der Anzahl der Einzelzähne. Die Wurzelbildung ging vor sich lediglich aus Zweckmäßigkeitsgründen behufs besserer Befestigung des besser ausgebildeten Zahnes im Kieferknochen. Daher werden in den meisten Fällen immer nur so viele Wurzeln ausgebildet als bei geringstem Stoffverbrauch zur Befestigung im Kiefer am dienlichsten sind. Die Wurzeln der übrigen Höcker der Molaren wurden entweder primitiv gar nicht angelegt oder sie sind später wieder verkümmert. Aufgabe der Einzelforschung wird es sein diese Verhältnisse im Einzelnen klar zu legen. Ebenso ist die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Zähne bei verschiedenen Säugern noch nicht genügend untersucht um bereits eine vollständige Systematik aufstellen zu können. Hinsichtlich der immerwachsenden Zähne kann ich nicht eindringlich genug die Ansicht Baume's bekämpfen, welcher dieselben als primitive Urtypen betrachten will,

aus denen die bewurzelten Zähne mit beschränktem Wachstum hervorgegangen sein sollen. Die von offenen Pulpen permanent wachsenden Zähne sind lediglich durch Anpassung an vorwiegend vegetabilische Nahrungsweise entstanden und stellen als Zahneinheit das höchstdifferenzierte Zahngewebe dar, welches überhaupt existiert.

Vermutlich haben sich die immerwachsenden Zähne sämtlich aus krokodilähnlichen Zähnen mit offener Pulpa aber beschränkter Lebensdauer in einer sehr frühen Periode bei den einzelnen Stämmen gebildet. Jedenfalls ist es unzulässig auf Grund ihrer übereinstimmenden Zahnstruktur etwa die Nager vom Wombat ableiten zu wollen. Die Monotremata, Marsupialia und Placentalia sind korrelate, keineswegs aber affine Typen. In dieser Hinsicht stimme ich den Auslassungen von Fleischmann, Wiedersheim, Klatsch, Kükenthal etc. völlig bei.

Freiburg i. B., den 15. August 1892.

Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*.

Von E. Wasmann S. J.

(Schluss.)

3) Die Beziehungen von *Lomechusa strumosa* zu *Formica pratensis* Deg.

F. pratensis, die „schwarzrückige Waldameise“, ist ein Rasse von *F. rufa* L. Auch bei ihr wurde, obgleich sehr selten, *Lomechusa strumosa* gefunden (Roger), und da überdies ihr Verhalten gegenüber *Lomechusa* demjenigen von *F. sanguinea* gleicht, kann man auch *F. pratensis* als „sekundäre Wirtsameise“ jenes Gastes bezeichnen.

Am 30. Mai 1888 (Exacten) setzte ich eine *Lomechusa strumosa*, die zuerst bei *F. sanguinea*, dann bei *rufa* gewesen war, von letzterer unmittelbar zu *F. pratensis* (vergl. oben S. 598). Da ich den Käfer in das Nest hineinfallen ließ, stürzten sofort mehrere Ameisen mit geöffneten Kiefern auf ihn los, wurden aber durch seine Fühlerschläge sogleich beschwichtigt und beleckten ihn sanft am Hinterleibe, den sie soeben in feindlicher Weise mit ihren Kiefern hatten fassen wollen. Sie schienen rasch bemerkt zu haben, dass der neue Ankömmling ein angenehmes Wesen sei, an dem es etwas zu lecken gebe. In den folgenden Stunden wurde die *Lomechusa* fast fortwährend von einer oder mehreren *pratensis* beleckt, manchmal auch gefüttert. Sie wurde ebenso gastlich behandelt wie bei *F. sanguinea* und schien die Aufmerksamkeit der Ameisen in höherem Grade auf sich zu ziehen als es bei *F. rufa* der Fall gewesen. Am 31. Mai setzte ich die *Lomechusa* von *F. pratensis* zu *F. fusco-rufibarbis* (Mischrasse), worüber später.

Ueber eine *Lomechusa*, die ich mit dem Geruche von *Lasius fuliginosus* versah und dann zu *F. sanguinea* und hierauf zu *pratensis* setzte, werde ich später berichten.

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): Röse C.

Artikel/Article: [Zur Phylogenie des Säugetiergebisses. 624-638](#)