

Hoden an dem ursprünglich nicht knospenden und zuvor mit sieben Hoden besetzten großen Polypen zurückgeblieben sind.

Hier ist also das Wandern eines Hodens auf eine in der Entstehung begriffene Knospe direkt beobachtet worden. Die Knospe hatte am 7. Mai drei kurze Tentakel.

Der abgerissene Tentakel bleibt in dem mit Wasserpflanzen besetzten kleinen Aquarium allein zurück; die Polypen werden entfernt. Am 24. Mai ist von dem isolierten Tentakel nichts mehr nachzuweisen.

Ein am 23. Mai 1892 unterhalb zweier Knospen abgeschnittener Fuß von *Hydra fusca* ist am 24. Mai, also am folgenden Tage, zum Rohr geschlossen und hat neue Tentakel gebildet.“

Inwieweit äußere Einflüsse das Geschlecht bestimmen, kann, wie Mrázek richtig hervorhebt, nur an der Hand des Experiments erkannt werden; es liegt also kein Grund vor, diese Frage hier zu diskutieren, da Mrázek nur über Beobachtungen in der freien Natur und großen Bassins berichtet, die alle richtig sind, zur Lösung des Problems von der Entstehung des Geschlechts aber nicht verwertet werden können.

---

## Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren.

Von Dr. Wilhelm Lubosch.

a.-o. Professor an der Universität Jena.

(Schluss.)

Wenn Flusspferde Heu fressen, so scheinen Seitenbewegungen beim Zerkleinern vorzukommen, indes ist Sicheres hier nicht festzustellen wegen der derben Haut, die das Spiel des Gelenkes verhüllt und der mächtigen Lippen, die den Rand des Unterkiefers bedecken.

Deutlichere Kaubewegungen zeigen nun die Perissodactylid, von denen ich das Rhinoceros und den Tapir schildern möchte. Überraschendes war zunächst bei einem alten *Rhinoceros inaiens* zu sehen. Die Kaubewegung dieses Tieres war in keiner Weise von der eines echten Wiederkäuers zu unterscheiden. Deutlich waren die drei einzelnen Linien der Bewegung zu unterscheiden, die der Unterkiefer maschinenmäßig, unter heftigem Fauchen und Schnauben des Tieres ausführte. Der taktmäßige Ablauf dieses Kauens war weithin zu hören, selbst wenn man ihn nicht sah. Die Seitwärtsbewegung (II) wird hier sehr weit ausgeführt, so weit, bis der seitliche Rand des Unterkiefers unter dem Nasenloche steht. Bemerkenswert war, dass dieses alte Rhinoceros stets nur auf einer Seite (von links nach rechts und zurück) kaute. Hieran war vielleicht sein Alter und die Beschaffenheit seiner Zähne schuld. Den-

noch bot die Bewegung etwas Auffallendes, was die eigentlichen Wiederkäuer nicht zeigten: Wenn nämlich der Unterkiefer zur Bewegung *I* heruntergeklappt ist, so steht er nicht horizontal, sondern schief und zwar so, dass die Seite, nach der hin die Bewegung *II* erfolgen soll, tiefer steht. Besonders schön ist dies zu sehen, wenn das Tier härtere Nahrung, z. B. Rüben zerkleinert. Hierbei schaukelt der Unterkiefer bei seiner horizontalen Bewegung wie ein Schiff um eine Achse, die parallel der Zunge verläuft.

Es lässt sich nun nicht sagen, ob alle indischen oder alle alten Rhinocerosse so kauen; jedenfalls fand sich bei einem jungen afrikanischen *Rhinoceros bicornis* die Bewegung wesentlich anders. Vorhanden war auch hier die Phase, in der die eine Zahnreihe des Unterkiefers gegen die entsprechende des Oberkiefers schiebend eingesetzt wurde. Bei gewissen Stellungen des Tieres machte diese Bewegung auch den Eindruck lateraler Verschiebung nach Art der Phase *III* der Giraffe. Aber es fehlte das weite Ausholen der Vorbereitungsphasen (Fig. 8).

Dagegen war bei anderen Stellungen des Tieres zu erkennen, dass die Öffnungsbewegung mit einem Zurückziehen des Unterkiefers verbunden war, so dass also hier die Seitenbewegung, z. B. von rechts nach links kombiniert ist mit einer postero-anterioren von rechts hinten nach links vorn — eine Bewegung, die wir in der oben erwähnten Schiefstellung des Unterkiefers beim indischen Rhinoceros als eben angedeutet erkennen können (Fig. 9).

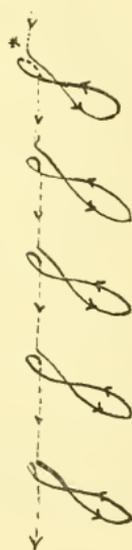
Was sich nun beim afrikanischen Rhinoceros noch nicht völlig klar erkennen lässt, das zeigt in größerer Klarheit der Tapir. Betrachtet man bei einem fressenden *Tapirus americanus* den Kopf von unten her, so sieht man die Hauptbewegung von hinten nach vorn erfolgen, wobei der Unterkiefer aber gleichzeitig leicht nach der Seite geschoben wird. Die Öffnung des Mundes verbindet sich dann mit einem Zurückgleiten des Unterkiefers nach der anderen Seite, bis zur Ausgangsstellung. An die Wiederkäuerbewegung erinnert eigentlich nur noch der Rhythmus, die Benützung ein und derselben Seite für längere Zeit und die leichten Seitenbewegungen. Im übrigen ist jedoch die antero-posteriore Bewegung vorherrschend geworden und die Seiten-

Fig. 8.



*Rhinoceros bicornis*  
von vorn.

Fig. 9.



*Rhinoceros bicornis*  
von hinten.

bewegung dieser Tiere erinnert schon beträchtlich an die Mahlbewegungen der Affen und Primaten. Ein Schabrackentapir zeigte übrigens dieselben Bewegungen. Ein günstiges Beobachtungsobjekt war auch ein junger Elefant. Für gewöhnlich sieht man bei den Elefanten nur eine scharnierartige Bewegung des Gelenkes. Wurde aber dieses junge Tier mit Heu gefüttert und hob es seinen Rüssel in die Höhe, wie es zufällig mit Vorliebe tat, so konnte man deutlich sehen, dass beim Kauen der Unterkiefer fast gleichmäßig von hinten nach vorn geschoben wurde, aber doch nicht so gleichmäßig, dass beide Seiten ununterschieden gewesen wären. Vielmehr wurde — ähnlich, aber schwächer als beim Tapir — der Unterkiefer zum Abschluss der Bewegung abwechselnd bald nach links bald nach rechts gegen den Oberkiefer eingeschoben, womit widerlegt ist, dass der Elefant, wie die Nagetiere, eine reine Vor- und Rückwärtsbewegung ausführe.

Wir konnten also bei den Artiodactyliern und mehr noch den Perissodactyliern ein Zurücktreten der typischen Ruminantierbewegung und eine Annäherung an die Mahlbewegung der Primaten erkennen, in die jene spezielle Phase des Wiederkäuermahlens einbezogen worden war. Mit den Elefanten wurde das Gebiet der eigentlichen Huftiere verlassen; und da stellte sich eine Bewegung ein, die so sehr das Mahlen der Zahnreihen dieser Tiere beherrscht, dass man sie irrtümlich mit der Kaubewegung der Nagetiere schlechthin verglichen hat. In diesem Zusammenhange ist nun das Kauen des *Hyrax* interessant. Der völlig unbefangene, erfahrene Wärter dieser Tiere bestätigte die von mir gemachten Beobachtungen, wonach die Bewegungen des Unterkiefers folgendermaßen geschehen. Unter heftigen, man könnte sagen vibrierenden Bewegungen wird der Unterkiefer von hinten nach vorn, gleichzeitig von unten nach oben und von rechts nach links (oder umgekehrt) geschoben. Sieht man diese Bewegung oberflächlich an, so ist sie von der eines Kaninchens oder eines Bibers schwer zu unterscheiden, doch treten die damit kombinierten Seitenbewegungen bei aufmerksamer Beobachtung durchaus deutlich hervor.

### III.

Funktionen zum Ausgang morphologischer Vergleichen zu machen, ist gemeinhin nicht statthaft, weil viele Organe ähnlich funktionieren können, ohne morphologisch gleichwertig zu sein. Bewegungen indes könnte man eine Ausnahmestellung zuerkennen, denn die Art der Gelenkbewegung ist streng durch anatomische Gestaltung der Gelenkflächen verursacht. Die Funktion muss sich entsprechend anatomischen Änderungen gleichfalls ändern. Die Lokomotion z. B. ist nichts anderes als die Summe der durch die

Einzelbewegungen gegebenen Wirkungen. Sie hängt von dem Bau des Skelettes, der Muskulatur und den Proportionen der Familien, Gattungen, Arten und Individuen ab. Sie gewinnt noch dadurch an Bedeutung, dass sie offenbar bis in feinere Einzelheiten hinein erblich ist, eben infolge der Erblichkeit des sie bedingenden anatomischen Substrates. Jedem Reiter ist die individuelle Bewegungsart der Pferde bekannt; jeder Mensch zeigt an sich selbst die Individualität und auch Erblichkeit seiner Bewegungen. Eine Wertschätzung wird also der willkürlichen Bewegung der Tiere bei ihrer Vergleichung nicht abgesprochen werden können. Es wäre z. B. an die oft hervorgehobene allmähliche Ausbildung des tetrapoden Ganges zu erinnern, an die allmähliche Ausschaltung des Rumpfes und Schwanzes bei der Lokomotion. Immerhin aber ist zu betonen, dass es natürlich verkehrt wäre, nur auf Bewegungen sich in Vergleichen zu stützen, und dass die Kenntnis der Bewegungen wertlos wäre, wenn wir nicht andere, sicherer fundierte Grundlagen der Vergleichung besäßen. Wo wir aber solche haben, werden ungenaue Analysen charakteristischer Bewegungen manchen wertvollen Hinweis auf unseren weiteren Weg liefern.

Mit der auf den vorhergehenden Seiten gegebenen Schilderung charakteristischer Kaubewegungen habe ich zunächst den Zweck verfolgt, zu zeigen, dass auch bei dem Kiefergelenk der Weg vom universellen Gelenk zum spezialisierten führt. Dies wäre jetzt zunächst näher zu erläutern. Wir finden in dem vorliegenden Material zugleich die Wege dieser Erläuterung enthalten. Was nämlich erstens die Marsupialier anlangt, so ergibt sich die Aufgabe, die Kaubewegungen ihrer Stammform festzustellen und die Kaubewegung der rezenten Formen mit jener zu vergleichen. In betreff der Ungulaten liegt zweitens die entgegengesetzte Aufgabe vor, bei Kenntnis des Kauaktes ihrer primitiven Formen den Weg zu dem der jüngeren zu verfolgen.

Die Kaubewegung ist nichts anderes als die Wirkung der Anpassung des Tieres an eine bestimmte Nahrung. Zur Bewältigung einer bestimmten Nahrung wird das Gebiss in bestimmter Weise modifiziert. Das Kiefergelenk weiterhin muss durch seine Einrichtung dem Gebiss Spielraum gewähren, seine ganze mechanische Wirksamkeit zu entfalten. Man hat bekanntlich aus den fossilen Gebissen stets versucht, auf die Lebensweise der ausgestorbenen Besitzer dieser Gebisse zu schließen. Unter der Voraussetzung, dass ein bestimmtes Gebiss eine bestimmte Bewegung hervorruft und somit ein bestimmtes Gelenk erfordert, wird man aber auch nach der anderen Richtung hin aus fossilen Gebissen dort, wo das Kiefergelenk nicht erhalten ist, auf seinen Bau schließen können. Endlich wird man die Voraussetzung machen können, dass wenn rezente Tiere in ihrer Nahrung konservativ geblieben sind, auch

ihr Gelenk sich wenig von dem ihrer gleich sich nährenden Vorfahren entfernt haben wird. Dies sind Voraussetzungen und Anschauungen, wie sie sich notwendig aus der bestehenden Korrelation zwischen Nahrung, Gebiss und Gelenk ergeben.

Für die Abstammung der Beuteltiere können wir als sicher annehmen, dass ihr Ausgangspunkt bei Tieren liegt, die in der Kreidezeit gelebt haben. Haeckel<sup>1)</sup> bezeichnet sie als „*Prodidelphia*“, Max Weber<sup>2)</sup> neuerdings als „*Marsupialia primitiva*“. Haeckel nennt seine Prodidelphier „insektivor“ (p. 580) und lässt sie mit „insektivorem oder omnivorem“ Gebiss versehen sein (p. 482). Weber vertritt die Anschauung, dass die „*Marsupialia primitiva*“ und „*Insectivora primitiva*“ bereits im Jura auseinandergegangen, in älterer Zeit aber durch ihre Vorfahren inniger vereinigt gewesen seien (p. 359). Auf alle Fälle ist die alte Ansicht, die schon Huxley<sup>3)</sup> vor vielen Jahren geäußert hat, heute so gesichert wie je, dass nämlich den Insektivoren eine große Bedeutung für die Erkenntnis der Abstammung der Säugetiere zukomme. Besonders bedeutungsvoll ist folgender Satz dieser alten Abhandlung (übersetzt): Unter den höheren Formen der Säugetiere . . . besitzen die *Insectivora* und Rodentier große Bedeutung. „Alles was in diesen Ordnungen als Variation der Gestalt erworben worden ist, trägt den Keim zu jeder speziellen Form der Primaten, Carnivoren und Ungulaten in sich“ (p. 657). Vorher (p. 651) findet sich folgende wichtige Bemerkung: Die höheren Säugetiere besitzen nichts, was nicht schon bei den Insektivoren angedeutet ist. Carnivoren, Artiodactylier, Perissodactylier nähern sich gegen die Tertiärzeit hin weniger modifizierten Formen, die näher als an irgendeine andere Ordnung an die der Insektivoren herantritt. Huxley hält es allerdings nicht für richtig, diese Formen selbst als „Insektivoren“ zu bezeichnen, da die „Insektivoren“ selbst schon wieder differenziertere Formen sind. Auch unter den rezenten Marsupialiern gibt es nun aber Formen, die gleichfalls als Insektivoren bezeichnet werden können, nämlich die Phalangeriden. Es ist nicht richtig, sie „Fruchtfresser“ zu nennen, wie es in zahlreichen Mitteilungen geschieht. Loennberg<sup>4)</sup> hat im Magen von *Petaurus* Chitinskelette von Poduriden gefunden und erklärt, dass dies Tier die Insekten aus Blütenkelchen und Spalten der Baumrinden hole. Broom<sup>5)</sup>

1) Haeckel, Systematische Phylogenie Bd. III, Wirbeltiere. 1895.

2) Max Weber, Die Säugetiere. — Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. Jena, Gustav Fischer, 1904.

3) Huxley, On the application of the laws of evolution to the arrangement of the vertebrata and more particularly of the Mammalia. Proc. zool. soc. London 1880.

4) Lönnberg, On some remarkable adaptations in diprotodont *Marsupialia*. Proc. Zool. Soc., London 1902, p. 28, 31.

5) Vgl. S. 568 Anmerkung.

ist nun der Ansicht, dass auch die fossilen Phalangeriden fakultative Insektivoren gewesen seien, womit er ganz in Übereinstimmung mit meinen oben gegebenen Voraussetzungen sich befindet. Es spricht nun gleichzeitig manches dafür, dass die Phalangeriden sehr alte Formen sind (Weber, p. 353, Abs. 3, Haeckel, p. 484), die mit ihrem diprotodonten Gebiss sich direkt aus den „*Marsupialia primitiva*“ („*Prodidelphia*“ Haeckel's) entwickelt haben und nichts liegt näher, als aus der Summe dieser Einzelheiten zu schließen, dass das Kiefergelenk und die Kaubewegung der ältesten Marsupialier sich ähnlich wie bei den rezenten Phalangeridae verhalten habe, wenn natürlich auch nicht gesagt sein soll, dass nun die rezenten *Phalangeridae* uns darin unveränderte primitive Merkmale zeigen.

Was aber ist nun charakteristisch für die Kaubewegung der Insektivoren? Man kann sagen, dass kein insektivores Tier ohne mahlende Seitenbewegungen des Unterkiefers auskommen können wird, weil durch keine andere Bewegung eine Zermahlung der harten Chitinschalen herbeigeführt werden kann, und diese Ansicht deckt sich in der Tat mit der Vorstellung, die sich Loennberg (l. c. p. 26) nach der Beschaffenheit des Gebisses und der Zahnstellung vom Kauen der *Phalangeridae* gebildet hat. Unter allen Umständen müssen wir den primitivsten Marsupialiern ein universelles Kiefergelenk zuschreiben, ein Gelenk, das neben der Scharnierbewegung eine mahlende Seitenbewegung zuließ. An anderer Stelle habe ich auch die anatomische Beschaffenheit dieses Gelenkes erörtert: es ist ähnlich wie das der Insektivoren, Prosimier und Primaten gebildet und besteht aus einem flachen Gelenkhöcker, hinter dem eine Fossa glenoidalis und ein Processus articularis posterior liegt. Wir können wohl mit Recht dieses Gelenk als das universellste der Säugetierkiefergelenke betrachten. Führt es doch in seiner höchsten Ausbildung schließlich zum Gelenk des Menschen selbst hin.

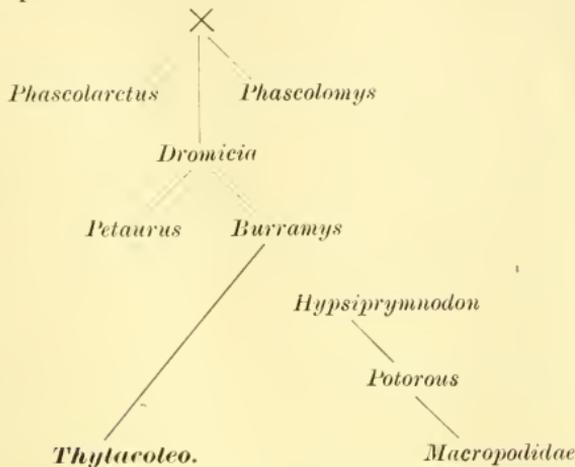
Eine Scharnierbewegung, wie sie *Thylacinus* zeigt, kann hier nach, da wir ja eine monophyletische Entstehung der Marsupialier annehmen müssen — so primitiv sie erscheint — dennoch keine primitive Bewegung sein. Sie hat sich mit ihrem anatomischen Substrat, der querliegenden Rinne, erst aus einem universellen Gelenk dadurch spezialisiert, dass die Seitenbewegungen beim Übergang zu reiner Fleischkost mehr und mehr zurücktreten; völlig verschwunden sind sie nicht, wie ja die Beschreibung vorher gezeigt hat. Ein ähnlicher Prozess ist noch ein zweites Mal bei den Säugetieren aufgetreten, bei der Entstehung der Carnivoren aus älteren, kreodonten Tieren. Besonders die Bären sind hier interessant, die in mancher Hinsicht ja eine primitive Familie darstellen und die als Omnivoren in ihren Kaubewegungen ebenso, wie in dem Bau ihres Kiefergelenkes von den übrigen Raubtieren ganz prinzipiell

abweichen. Sie vollziehen seitliche Mahlbewegungen, namentlich wenn man sie beim Fressen von Rüben und Brot beobachtet. Ihr Gelenk stellt eine nach vorn verlängerte Grube und keine quere Rinne dar. Ja ich finde sogar bei Weber (l. c. p. 535) die Abbildung einer Schädelbasis vom Bären (nach Flower), bei der überhaupt in der Gelenkfläche der Typus der Raubtiere nicht mehr erkennbar ist, sondern eine Tuberculum articulare gezeichnet ist, wie es etwa bei anthropoiden Affen vorkommt. Ein solches Gelenk habe ich bei Bären allerdings bisher noch nicht gefunden. Aber die Abweichung vom Carnivorentypus besteht. Auch bei den Hyaenidae bestehen Abweichungen vom Carnivorentypus. Allerdings werden Untersuchungen der fossilen Vorfahren der Bärenfamilie noch beweisen müssen, dass hier wirklich durchgängig eine von der Form des rezenten Raubtiergelenkes abweichende Gelenkform vorliegt. Aber daran lässt sich nichts ändern, dass die Kreodonten selbst noch kein vollkommenes Raubtiergebiss hatten und dass sie zu anderen, herbivoren Formen nähere Beziehungen besaßen (Ungulaten Weber, p. 539 und p. 586 — insektivore und karnivore Didelphien (Haeckel, p. 583). Mit Sicherheit scheint mir die Annahme gestützt zu sein, dass eine spezialisierte Gelenkform und Gelenkbewegung wie bei echten karnivoren Tieren niemals primitiv vorgekommen, sondern stets sekundär erworben worden, aus einer universellen Gelenkform und -bewegung entstanden ist.

Aber die „latenten Funktionen“ eines uralten phalangeridenartigen Gelenkes sind damit nicht erschöpft. Bekanntlich besteht eine Meinungsverschiedenheit darüber, ob *Thylacoleo* ein herbivores oder karnivores Beuteltier gewesen sei. Der neueste Bearbeiter dieser Frage, Broom (98)<sup>1)</sup> meint, dass innerhalb einer Gruppe mit bestimmter Lebensweise und besonders charakteristischer Bezahnung eine Form mit derselben Bezahnung sehr wohl zu abweichender Lebensweise gelangen und dass eine diprotodonte Bezahnung sich karnivorer Lebensweise anpassen könne. So habe sich hier aus einem zu den *Phalangeridae* gehörigen fruchtfressenden Tier ein grasfressendes und schließlich ein fleischfressendes Beuteltier entwickelt. Setzen wir die von Broom begründete Ableitung von *Thylacoleo* als zutreffend voraus, so haben wir zum mindesten die Tatsache als sicher anzusehen, dass aus dem Geschlechte der Phalangeriden eine ganz spezialisierte, in seiner Lebensweise uns unbekanntes Verhältnissen angepasste Form entstanden ist, die vielleicht karnivor war, jedenfalls aber, wenn sie es war, es in anderer Weise, mit anderem Gebiss und vielleicht anderem Gelenk — dies ist

1) Broom, On the affinities and habits of *Thylacoleo*. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales, Bd. 23, 1898, p. 64.

noch nicht beschrieben — gewesen ist, als die echten karnivoren Marsupialier.



Dies führt uns auf die Würdigung der beiden anderen spezialisierten Formen der Beuteltiere, nämlich der *Macropodidae* und *Phascolomyidae*. Es besteht kein Zweifel darüber, dass sie jüngere Familien sind und in engerer Verwandtschaft zu den *Phalangeridae* stehen. Aber in jeder dieser beiden Familien hat die Bezahlung merkwürdige Umwandlungen erfahren. Bei den Känguruhs sind die Molares wenig verändert; dagegen besitzen sie schneidende Prämolares und die merkwürdigen unteren Incisivi mit schneidendem innerem Rande. Bei *Phascolomys* ist die viel tiefer eingreifende Umwandlung der Zähne in wurzellose Zähne erfolgt. In beiden Fällen ist die Ursache dieser Umbildung im Übergang von karpophager zu herbivorer Diät zu suchen, der die Phalangeriden ausgesetzt waren, als sie vom Baumleben zur Besiedelung der Grasebenen gezwungen waren<sup>1)</sup>. Bei den Känguruhs eignen sich die schneidenden Instrumente der Mundhöhle zur Zerkleinerung der Grashalme, Blütenstengel, Wurzelfasern, während die Mahlzähne ähnlich wie bei den Phalangeriden die Nahrung zermalmen. Auffälligerweise konnten wir nun bei den Känguruhs das Obwalten einer sehr eigentümlichen Kaubewegung nachweisen<sup>2)</sup>, die an die

1) Dollo (Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? — Travaux de la Station zoologique de Vimereux Tome VII, p. 188ff., Paris 1899) ist der Ansicht, dass die Marsupialier ursprünglich Baumbewohner waren, also nicht den direkten Ausgangspunkt der Placentalier gebildet haben können. Er würde sich hierin mit der Auffassung von Max Weber berühren.

2) Die merkwürdige, von Murie und Bartlett (On the movement of the Symphysis of the lower jaw in the Kangaroos, Proc. royal soc., London 1866, p. 28ff.) beschriebene Bewegung der beiden Unterkieferhälften gegeneinander ist oben erwähnt worden. Es zeigt sich hierdurch, dass bei den Känguruhs die Spezialisierung der Bewegung noch nicht so weit geführt ist, wie bei den Ruminantiern.

Kautätigkeit mancher Wiederkäuer erinnert, nur mit dem Unterschiede, dass es nicht die einzige Zerkleinerungsbewegung wie eben bei den Ruminantiern, ist. Das ist nun sehr lehrreich, weil offenbar die einseitige Ernährung mit zellulosereichem, vegetabilischem Material zwei ganz verschiedene Tierordnungen gleichsam instinktiv zu denjenigen Kaubewegungen zwingt, die die günstigste Ausnützung der Nahrung herbeiführen. Weiter ist es nun aber sehr auffällig, dass sofort das Gelenk der *Macropodidae* darauf reagiert, indem es sich dieser spezialisierten Bewegung anpasst und eine Form annimmt, eben wie sie sonst nur noch bei Ruminantiern vorkommt. (Dies ist nicht ganz genau, da ich bei *Oryzeteropus* eine ähnliche Form des Gelenkes gefunden habe.)

Was den Wombat anbelangt, so muss aus seiner von der der Känguruhs verschiedenen Bezahnung auch auf eine von der ihrigen abweichende Lebensweise geschlossen werden, obwohl mir spezielle Angaben darüber nicht bekannt geworden sind. Wahrscheinlich lebt er von Wurzeln, die er aus dem Sande ausgräbt, da seine Zähne Risse von Sandpartikeln aufweisen. Auch habe ich persönliche Erfahrungen über die Kaubewegung des lebenden Wombat nicht sammeln können, ebensowenig wie sie von anderen beschrieben worden sind. Der Bau seines Gelenkes findet Analogien nur bei Nagetieren, allenfalls bei einigen Ungulaten (etwa Tapiren) und den *Hyrakoiden*, also bei Tieren, die neben einer transversalen zugleich über eine antero-posteriore Bewegung im Gelenk verfügen. Loennberg (l. c. p. 26) beschreibt auf den Zähnen des Wombat transversale Risse und meint, dass die Bewegung nicht so erfolgt sein könne, wie beim Kaninchen.

Immerhin sind wir durch das bisher Vorgetragene wohl imstande einzusehen, dass es sich bei den karnivoren und den beiden herbivoren Beuteltierfamilien (über die *Didelphyidae* s. unten) um Tiere mit spezialisierter Kautätigkeit handelt, die ihren Ausgang zu verschiedenen Zeiten von dem insektivoren oder frugivoren Stamm der Marsupialier genommen haben. Diese Tiere aber besaßen ein universelles Kiefergelenk, wie es uns von rezenten Beuteltieren am klarsten die *Phalangeridae* zeigen.

Die hier gewonnene Erkenntnis wird uns von Bedeutung für das Weitere. Denn nachdem wir bereits die Kaubewegung der Carnivoren als eine sekundäre, spezialisierte, die der Insektivoren und Primaten als eine primitive, universelle kennen gelernt haben, soll — vorläufig mit Übergehung der Nagetiere — gezeigt werden, in welcher Weise und auf welchem Wege es zur Spezialisierung der Ruminantierbewegung kommt. Es wird für den, der im vorhergehenden Abschnitt die Schilderung eingehend geprüft hat, keines Beweises bedürfen, einzusehen, dass die eigentümliche, automatenmäßige Bewegung bei Wiederkäuern nicht unvermittelt bei Rumi-

nantiern auftritt, sondern bereits bei anderen Huftieren vorbereitet ist. Namentlich sind es die Perissodactylier, die als besonderer, Zweig der Ungulaten den Artiodactyliern gegenüberstehen, die z. B. beim Tapir und Rhinoceros im Spielraum universellerer Bewegungen deutlich die Ruminantierbewegung enthalten zeigen. Auch hier können wir annehmen, dass unter Verlust umfassender Bewegungen schließlich nur noch die eine, diese aber in höherer Vollkommenheit ausgeführt wird. Auch nach der anderen Richtung bleibt diese Arbeitsteilung nicht begrenzt; auch unter den Ruminantiern sehen wir die Bewegungen immer mehr auseinanderstreben und sich spezialisieren, so dass also z. B. die Giraffe wohl die Bewegungen des *Anoa* noch auszuführen imstande wäre, aber nicht umgekehrt, wie aus meinen obigen schematischen Bildern erhellt.

Nun aber besitzen wir im Hyrax eine Form, die in wahrhaft leuchtender Klarheit das Wesen der von mir gekennzeichneten Erscheinungen zeigt. Diese Ordnung, die man in nähere Verwandtschaft zur Wurzel des Huftierstammes zu bringen pflegt, zeigt, wie wir gesehen haben, eine eigentümliche Kombination von Wiederkäuer- und Nagetierbewegung. Nach einer Bemerkung von Weber besitzen gewisse fossile Ordnungen, von denen man die Nagetiere ableitet, noch eine quergestellte, hinten geschlossene Gelenkgrube (l. c. p. 514: „Gelenkgrube für den Unterkiefer mit processus postglenoideus. Sie ist weit zur Aufnahme des breiten konvexen Gelenkpfandes des Unterkiefers“). Wenn man nun natürlich auch nicht sagen kann, dass Hyrax diesen Formen sehr nahe steht, so bietet er doch ein physiologisches Beispiel dafür, wie solche Umwandlungen der Bewegungen vor sich gehen können. Jedes nicht bereits völlig spezialisierte Gelenk, auch das menschliche, besitzt die Fähigkeit, geringer antero-posteriorer Bewegungen; bei Hyrax sehen wir diese Bewegung bereits bevorzugt. Seine Vorfahren und diejenigen des Huftier- und Nagetierstammes haben sich nicht fern gestanden, so dass wir in jener Region des Säugetierstammbaumes den Ausgang zweier spezialisierter Bewegungen annehmen müssen, die fernerhin gesondert zur Ausbildung gelangten.

Gerade die anatomischen Einrichtungen des Kiefergelenkes der Ungulaten und *Hyraکوidea* stimmen nun mit dem für die Bewegungen soeben Erläuterten durchaus überein. Auch hier ist, bei aller Verschiedenheit, die z. B. die Gelenke vom Rhinoceros, Tapir, Zebra, Kamel, Lama, Giraffe etc. untereinander zeigten, in jedem ein Moment enthalten, das unmittelbare Vergleichung zulässt. Alle Formen aber konvergieren gegen die Gelenkgestaltung bei Hyrax und diese Form selbst ist wiederum keine andere, als die uns vom Gelenke der Phalangeriden und Primaten her bereits bekannte. Bei Hyrax tritt indes neben dieser Form einer hinten geschlossenen Gelenkgrube nun, und zwar bei weitem häufiger als

eben diese Form, eine andere auf, bei der das Gelenk hinten und seitlich wie bei Nagetieren geöffnet ist. Auch hier kann die Spezialisierung des Gelenkes nur im Zusammenhang mit der Spezialisierung der Bewegung, diese aber nur im Zusammenhang mit besonderer Ernährung entstanden sein. Wäre uns ganz genau bekannt, wovon jedes Tier im freien Zustande lebt und kennen wir z. B. genau den anatomischen Bau aller pflanzlichen Nahrungsmittel, Bast, Zellulose und Wassergehalt u. a., so könnten wir uns — bei Berücksichtigung der zähen Vererbung solcher Anpassungen — genauer Rechenschaft ablegen, warum die Giraffe ihre Zähne anders bewegen muss als das Rhinoceros. Notwendig scheint mir nur Eines: Spezialisierung, Vereinfachung der Nahrung, vielleicht durch Einförmigkeit der Vegetation oder dadurch, dass Feinde alles bis auf eine Pflanzenart zerstören — ist die Voraussetzung für Spezialisierung der Bewegung. Wenn ein Tier niemals etwas anderes frisst, als eine bestimmte Grasart, und wenn seine Nachkommen ungestört in demselben Milieu leben bleiben können, so wird den Tieren diejenige Bewegung, durch die sie am leichtesten und sichersten des Grases Herr werden, schließlich psychisch ebenso gewohnheitsmäßig, reflexartig werden, wie beim Menschen bestimmte gewohnheitsmäßige Bewegungen im täglichen Leben.

Diese Darlegung selbst setzt nun aber voraus, dass die Tiere, die in ihrer Nahrung konservativ bleiben, unter Bedingungen gelebt haben müssen, die dieser Konservierung günstig gewesen sind. Jede klimatische Veränderung, jeder die Flora irgendwie ändernde Umstand, Verschiebungen der Wassergrenze, Erhebung von Gebirgsketten, kurz alles was Wanderungen, Kämpfe der Tiere veranlasst, kann nicht ohne Einfluss auf die Nahrung und demzufolge auf das Gebiss und bis zu gewissem Grade die Gelenkbildung bleiben. Aus diesem Grunde sind auch oben die südamerikanischen *Didelphyidae* nicht erwähnt worden. Auch ihr Gelenk ist ein Carnivorengelenk und gleicht sehr stark dem der *Dasguriidae*. Dennoch werden wir bei ihnen, die auf ihrer Einwanderung nach Südamerika ganz andere Verhältnisse voranden (oder in sie gedrängt wurden), eine von den australischen Carnivoren getrennt erfolgte Spezialisierung der Gelenkfläche annehmen müssen. Eine eigentümliche, sonst nur noch den *Peramelidae* zukommende Beteiligung des Alisphenoids an der Bildung der Gelenkfläche spricht gleichzeitig dafür, dass sie ein älterer Zweig der Marsupialier sind, die abändernden Einflüssen bereits in viel früherer Zeit unterlegen gewesen sein müssen.

So viel möchte ich für jetzt über diese Fragen äußern; weiteres wird sich nur im Zusammenhang mit der Darstellung der anatomischen Verhältnisse selbst sagen lassen. Dagegen möchte ich mich nunmehr noch einer anderen Seite der Aufgabe zuwenden, nämlich die Bedingungen kurz untersuchen, unter denen das universelle Kiefergelenk der Säugetiere selbst entstanden sein kann.

#### IV.

Wenn nämlich die spezialisierten Säugetiergelenke aus einem universellen entstanden sind und wenn dies universelle Gelenk ungefähr den Bau des Gelenkes der *Phalangeridae* gehabt hat, so

erheben sich zwei Fragen: 1. Wann ist dies Gelenk entstanden und 2. aus welchen anderen Formen ist es entstanden. Was die erste Frage anlangt, so ist schon oben kurz darauf hingewiesen worden, dass wir mit hoher Wahrscheinlichkeit die Säugetiere auf einen Stamm Triassischer „Proinsectivora“ zurückführen können. Dieser Stamm spaltete sich bereits im Jura in *Insectivora primitiva* und *Marsupialia primitiva*. Fossile Reste der Gelenkregion des Schädels sind aus jener Zeit noch nicht bekannt. Trotzdem glaube ich, lassen die Überlegungen keinen anderen Schluss zu, als dass im Jura bereits ein Gelenk mit *Tuberculum articulare*, *Fossa glenoidalis* und *Processus articularis posterior* bestanden hat. Welche anderen Formen haben aber zu ihm selbst hingeführt? Da nichts Kompliziertes primitiv ist, sondern stets aus Einfacherem hervorgeht, so müssten wir ein universelles Gelenk aus einem einfacheren, also wohl weniger universell wirksamen, herleiten, was ich mit Tornier für schwierig halte. Aber diese scheinbar bestehende Schwierigkeit löst sich, und gerade die Lösung wirft Licht auf die rätselhafteste Bildung des Säugetierkiefergelenkes. Dies Gelenk nämlich besitzt seine Universalität nicht lediglich durch die Beschaffenheit der Gelenkflächen, sondern auch durch den Besitz des *Discus articularis*. Es ist nun eine bisher nicht bekannte, sondern erst kürzlich festgestellte Tatsache<sup>1)</sup>, dass dieser Meniscus außer den Monotremen noch einer zweiten Ordnung von Säugetieren völlig fehlt, nämlich den Edentaten, und zwar den *Pholidota* und *Xenarthra*. Wer ein Gürteltier oder einen Unau fressen und kauen sieht, würde nie auf den Gedanken kommen, dass sein Gelenk so sehr viel einfacher gebaut ist, als z. B. das eines Schweines. Dennoch ist dies der Fall; mehr noch: die genauere Prüfung des Gelenkes zeigt, dass makroskopisch die Lage der begrenzenden Knochen, und mikroskopisch die Beschaffenheit der Gelenkflächen das Gelenk der Edentaten innig dem der Monotremen nähert und man sich allen Ernstes die Frage vorlegen muss: ob nicht die Edentaten oder wenigstens ein Teil von ihnen viel älteren Ursprungs ist, als man bisher angenommen hat. Vieles spricht dagegen, manches dafür. Es ist hier nicht Gelegenheit, dies zu erörtern. Die Existenz eines meniscusfreien Gelenkes aber würde nicht genügen, eine Vermutung, wie die erwähnte, aufzustellen. Denn, so könnte man sagen, es gibt ja auch Beuteltiergelenke, wo der Meniscus fehlt. Nun sind es zunächst wichtige Einzelheiten in der Lagerung der Schädelknochen, die jene Vermutung sichern helfen. Sodann aber, was den Meniscus anlangt, so teilen die *Xenarthra* mit *Echidna* ein sehr wichtiges Kriterium, näm-

1) Sie findet sich belegt in einer Darstellung, die ich vom Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier geliefert habe. Die im Druck befindliche Abhandlung wird demnächst im III. Bande von Semon's Forschungsreisen erscheinen.

lich die innige Beziehung der Sehne des *Musc. Pterygoid. ext.* zu der sehnigen Bedeckung des Unterkiefercondylus. Diese Beziehung fehlt bei dem Beuteltier *Dasyurus*. Außer bei *Dasyurus*, von dem dies bekannt war, fehlt nach meinen Erfahrungen der Meniscus unter den Beuteltieren auch noch *Perameles*; bei *Didelphys* ist er von dem Unterkiefer nur undeutlich gesondert. Er ist aber auch bei placentalen Carnivoren häufig sehr reduziert. Diese Fälle lehren, dass bei der Spezialisierung des Carnivorengelenkes der Meniscus bei geringerer Tätigkeit des *Musc. Pterygoid. ext.* sekundär zurückgebildet wird, indem er mit einer der Gelenkwände verschmilzt. Hiervon sind die durch Monotremen und Xenarthra gegebenen Beispiele eines primitiven Fehlens des Meniscus zu unterscheiden, der als sehnige Ausbreitung des *Musc. pterygoid. ext.* präformiert ist.

Man kann sich also die gerechtfertigte Vorstellung bilden, dass das primitive Säugetiergelenk, wie es uns annähernd das von *Echidna* repräsentiert, während der Perm- und Triaszeit allmählich zu Formen geführt hat, wie es etwa heute *Bradypus* oder *Dasypus* besitzt. Schon das Gelenk von *Echidna* ist, selbst in seiner so reduzierten Form, universell, ebenso das von *Ornithorhynchus*. Mannigfache Bewegungen sind durch die eigentümliche Anordnung der Muskulatur in ihm möglich. Später während der permischen und triassischen Zeit erreichte dies Gelenk hohe Ausbildung, schlug auch Wege mannigfacher Spezialgestaltungen ein, doch war die Erreichung einer höheren Stufe der Leistung notwendig an das Problem geknüpft, eine ergiebigere Tätigkeit des *Musc. Pterygoid. ext.* zu ermöglichen. Erst die Sonderung der Sehnenkappe vom Condylus löste dieses Problem<sup>1)</sup> und wir gehen nicht fehl, in dem Erwerb des Meniscus nicht nur im engeren Sinne eine Quelle weiterer Differenzierungen der Gelenkflächen, sondern überhaupt den Impuls zu anderer Ernährung, die Ausgangspunkte wichtiger Veränderungen im Gebiss, somit in der somatischen Beschaffenheit überhaupt zu erblicken.

Ohne die Frage nach der Möglichkeit der Entstehung des Gelenkes aus primitiveren Formen hier zu streifen, möchte sich das Vorstehende kurz dahin zusammenfassen lassen, dass das Säugetiergelenk von jeher ein universelles, wenn auch in engen Grenzen gewesen ist; dass die Entstehung des Meniscus, die etwa gegen Ende der Trias- oder Anfang der Jurazeit erfolgt ist, das Gelenk auf eine höhere Stufe

1) Es ist das Verdienst von Gaupp, in seinem Vortrage „Die Nictinomologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe (Verhandl. d. anat. Gesellsch., 19. Versammlung, Genf) zuerst ausgesprochen zu haben, dass die Entstehung des zweigeteilten Kiefergelenkes durch die Lockerung dieser mit der Sehne des *M. Pterygoideus externus* in Zusammenhang stehenden Sehnenkappe erfolgt.

der Universalität gehoben hat; dass das Gelenk der Insektivoren, Phalangeridae, Prosimier und Primaten diesen Typus des universellen Gelenkes bewahrt haben; und schließlich, dass mehrfach in der Entwicklung des Säugetierstammes in verschiedenen Richtungen Spezialisierungen dieses Gelenkes vorgekommen sind.

Es sind die Grundzüge einer vergleichenden Anatomie des Kiefergelenkes der Säugetiere, die ich versucht habe zu entwickeln. Eine genauere Begründung der Einzelheiten kann nur zugleich mit der Veröffentlichung meines gesamten Materials erfolgen, was ich hier zum Schlusse feststellen möchte.

Jena, 5. August 1907.

## Ein physikalisch-chemisches Phänomen und seine Anwendung in der Biologie.

Mit 1 Tafel.

Von Dr. Prof. A. Capparelli.

Wenn man Blutserum nimmt und dasselbe mittelst Kapillarität in ein reines Röhrchen von 0,9 mm Durchmesser steigen lässt, so erhöht sich die Säule um 23 mm. Hängt man dieses Röhrchen senkrecht auf, so kann man dabei beobachten, dass der Meniscus der Flüssigkeit innerhalb der Kapillarröhre einen konkaven, während auf der entgegengesetzten Seite der Flüssigkeitssäule einen konvexen Meniscus zeigt. Dies sind bereits bekannte Erscheinungen, deren Erklärung sehr leicht ist. Nähert man dem unteren Teil des Kapillarrohrs die freie Oberfläche eines destilliertes Wasser enthaltene Becherglases, so bemerkt man die folgende wichtige und elegante Erscheinung. Kaum berührt nämlich das Blutserum die Oberfläche des destillierten Wassers, so trennt sich ein Ring von Serum los, der senkrecht mit einer sehr feinen flüssigen Säule ebendesselben Serums in das destillierte Wasser sich vertieft, während man zugleich rasch destilliertes Wasser in kontinuierlicher Säule in das Zentrum des Kapillarröhrchens, welches das Blutserum enthält, hineinsteigen und die obere Oberfläche der oben erwähnten Säule gewinnen und das gleiche Niveau innerhalb des Kapillarröhrchens erreichen sieht. Wendet man statt destilliertem Wasser Alkohol an, so erreicht dieser kaum die obere Oberfläche und vermindert sich so rasch, dass die alkoholische Säule sich zusammenzieht. Die aufsteigende flüssige Wassersäule von destilliertem Wasser hat nur während des Aufstieges einen konvexen Meniscus. Blutserum ist in Säulenform in das destillierte Wasser des Becherglases hinuntergestiegen und an seiner Stelle ist in das Kapillarröhrchen destilliertes Wasser eingedrungen und hinaufgesprungen. Wenn man genau die Blutserumsäule, die in das

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

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

Artikel/Article: [Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. 652-665](#)