Für *Crotalus* endlich:

	Schilderreihen unter dem Auge.	Supra-labialia.	Schuppen-reihen.
Crotalus lugubris	2—3	11	25
„ *Jimenezi*	2—3	14—15	25
„ *durissus*	3	12—14	23—25
„ *adamanteus*	4	15—16	27
„ *atrox*	4	16	25—27
„ *lucifer*	4	16	25
„ *horridus*	4	16	27—31
„ *confluentus*	5	15—18	27—29
„ *molossus*	6	18	29

Schließlich ist zu bemerken, dass eine Verminderung der Anzahl der Kopfschilder — und ebenso wieder der Schuppenreihen des Rumpfes — am deutlichsten bei den Calamariden zu bemerken ist; eine konstante Vermehrung der Schilderzahl finden wir unter anderem bei *Heterodon* [sekundär] [1]) und bei Peropoden; bei diesen aber scheint sie mir besonders beachtenswert, da sie höchst wahrscheinlich zu der Pholidosis der Eidechsen hinüberleitet. Dies aber führt uns zur Frage nach der Homologie der Kopfschilder der Plagiotremen Reptilien, die ich ein anderes mal besprechen werde.

Die Differenzierung des Säugetiergebisses [2]).

Von **Max Schlosser** in München.

Als die ursprünglichste Form aller Säugetierzähne dürfen wir wohl den Kegelzahn betrachten, d. h. einen Zahn mit kegelförmiger, schmelzreicher Krone und einer konisch zulaufenden Wurzel, eine Zahnform, die sich bei den Delphinen nahezu unverändert erhalten hat. Was die Anordnung dieser Zähne anlangt, so standen dieselben alternierend, d. h. es griffen bei geschlossenen Kiefern die oberen Zähne zwischen die unteren. Dieses primitive Säugetiergebiss hatte

1) um ein unpaares Schild hinter dem Rostrale.

2) Abgesehen von den älteren Odontographien Owen's und Giebel's liegen über dieses Thema zwei sehr wichtige Arbeiten vor. Es sind dies J. L. Wortman, The Comparative Anatomy of the Teeth of the Vertebrata, reprinted from the American System of Dentistry 1886 Philadelphia und

E. D. Cope, The Mechanical Causes of the Development of the Hard Parts of the Mammalia. Journal of Morphology. Vol. III. 1889. Boston.

Beide Arbeiten konnten jedoch hier nur ganz wenig berücksichtigt werden, da die vorliegende Abhandlung schon vor mehreren Jahren fertig gestellt worden war. Durch Osborn's „Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type". The American Naturalist, 1888, p. 1067 wurden freilich gewisse Modifikationen, besonders in der Bezeichnungsweise nötig.

große Aehnlichkeit mit dem vieler Reptilien z. B. der Ichthyosaurier, was auch nicht überraschen kann, da ja die Säugetiere zweifellos aus Reptilien entstanden sind. Die Zahnzahl war jedenfalls sehr beträchtlich und die Kiefer hatten auch sicher eine ansehnliche Länge. Auf die Dauer konnte indess ein solches Gebiss für die landbewohnenden Säugetiere unmöglich genügen. Die hohe Bluttemperatur erfordert unter allen Umständen eine sehr viel reichlichere Nahrungszufuhr, als für die kaltblütigen Reptilien-artigen Ahnen der Säuger hinreichend war. So viel Futter jedoch als ein Tier mit einem derartig primitiven Gebiss aufnehmen müsste, ist für warmblütige Landtiere so gut wie gar nicht zu beschaffen. Es kam also darauf an, das Gebotene in möglichst haushälterischer Weise auszunützen, in allererster Linie darauf, dass das Futter schon im Munde durch die Zähne möglichst zerkleinert und so zu einer möglichst vollständigen Verdauung vorbereitet wird.

Die Cetaceen freilich und unter ihnen wiederum die schon berührten Delphine finden Nahrung in Hülle und Fülle; für sie besteht also gar kein Grund, weshalb ihr Gebiss erst noch eine zweckmäßige Umgestaltung erfahren sollte; wir finden daher auch bei diesen die ursprüngliche Zahnform und wohl auch Zahnzahl noch am reinsten bewahrt — die Bartenwale haben die Zähne sogar verloren, da sie die Nahrung nicht einmal erst festzuhalten brauchen. —

Anders dagegen ist dies bei den Landsäugetieren; hier musste jenes für die Zermalmung und Zerkleinerung des Futters ungeeignete primitive Gebiss eine durchgreifende Umwandlung erleiden. Diese Modifikation äußert sich nun in einer Reduktion der Zahnzahl, und der Vergrößerung der Kaufläche und zwar mittels zweckmäßiger Differenzierung gewisser Zähne. Unter allen Umständen ist ein solcher Prozess mit einer Komplikation der meisten übrig bleibenden Zähne verbunden. Gleichzeitig findet aber auch eine immer weiter gehende Verkürzung der Kiefer statt.

Die ursprünglich sehr beträchtliche Länge der Kiefer erweist sich nämlich für ein Tier, das seine Nahrung mittels der Zähne nach Möglichkeit zu zerkleinern und zu zermalmen hat als im höchsten Grade unpraktisch, da ein unverhältnismäßiger Kraftaufwand erforderlich ist, um einen langgestreckten Unterkiefer gegen einen entsprechend konstruierten Oberkiefer zu bewegen, insofern eben die bewegenden Muskeln sowie das Kiefergelenk sehr weit hinten liegen. Es wird sich also darum handeln, dass das Tier statt längerer und dünnerer Kiefer kurze aber zugleich massive und insbesondere hohe Kiefer bekomme, denn bei Zunahme der Kieferhöhe vergrößern sich auch die zur Anheftung der Muskeln dienenden Flächen, was natürlich auch wiederum eine Steigerung der Muskelleistungen zur Folge haben wird.

Beide Prozesse, die Verkürzung der Kiefer einerseits und die Reduktion der Zahnzahl nebst Komplikation resp. Differenzierung der bleibenden Zähne anderseits verlaufen jedenfalls gleichzeitig und bedingen sich auch gegenseitig. Würden z. B. viele Zähne ausbleiben, ohne dass zugleich auch der von ihnen eingenommene Raum im Kiefer wegfiele, so entstünde eine Zahnlücke, eine Bildung die nur ausnahmsweise, als besondere Differenzierung wünschenswert sein kann, z. B. bei den Wiederkäuern. Würde aber ausschließlich Verkürzung der Kiefer eintreten ohne gleichzeitige Modifikation des Gebisses, so kämen die Zähne zuletzt in einen wirren Haufen zu stehen, der sicher für die Zerkleinerung der Nahrung wenig zweckdienlich wäre. Wir dürfen daher annehmen, dass beide Prozesse gewissermaßen gleichen Schritt halten und sich gegenseitig regulieren.

Da, wie ich bereits erwähnt habe, die hintere Partie der Kiefer den größten Nutzeffekt erzielt, so werden auch die hinteren Zähne zuerst einen vollkommneren Bau erhalten.

Osborn[1]) hat vor Kurzem auf die Veränderungen aufmerksam gemacht, welche der einfache kegelförmige Zahn erfahren musste, um jene verschiedenartigen Differenzierungen zu erreichen, welche uns jetzt in der Klasse der Säugetiere entgegentreten.

Den primitiven Kegelzahn bezeichnet er als Protoconus im Oberkiefer, als Protoconid im Unterkiefer. Beide bekommen allmählich am Vorder- und Hinterrande je einen Nebenzacken. Bei den oberen Zähnen — und zwar gilt dies immer für die sogenannten Molaren — erhält der vordere Nebenzacken den Namen Paraconus, der hintere den Namen Metaconus, im Unterkiefer sind die entsprechenden Bezeichnungen Paraconid und Metaconid. Wir sehen diese beginnende Komplikation der M noch bei verschiedenen mesozoischen Säugern — *Dromotherium*, wo diese Nebenzacken noch sehr geringe Höhe erreicht haben —, die größere Mehrzahl derselben ist freilich schon etwas weiter fortgeschritten.

Was die Anordnung der Nebenzacken betrifft, so lassen sich schon sehr frühzeitig zwei Formenreihen unterscheiden. Bei der einen, dem Triconodonten-Typus[2]) stehen sowohl Paracon, Protocon und Metacon, als auch Paraconid, Protoconid und Metaconid in einer Linie, bei der anderen — dem Tritubercular-Typus — stehen die Nebenzacken schräg neben dem Protoconus, beziehungsweise Protoconid und zwar im Unterkiefer das Paraconid und Metaconid auf der Innenseite, im Oberkiefer Paraconus und Metaconus auf der Außenseite des Zahnes. Dieser letztere Typus, der Trituberculartypus, bildet die Grundlage für den Bau der allermeisten Säugetier-Molaren;

1) Osborn H. F., Evolution of Mammalian Molars to and from the tritubercular type. The American Naturalist, 1888, p. 1067.

2) Owen R., Mesozoic Mammalia. Palaeontographical Society 1871. — *Amphitherium*, pl. I, fig. 25.

wir sehen denselben sowohl bei den Placentaliern — *Eutheria* —, als auch bei den Eplacentaliern — *Metatheria*; bei den Monotremen — *Prothotheria* — hingegen macht sich schon seit den ältesten Zeiten ein ganz abweichender Bauplan geltend — der Multituberculartypus — derselbe wird am Schlusse eine nähere Betrachtung finden, vorläufig werde ich denselben ganz bei Seite lassen.

Zu den Elementen des trituberculären Unterkiefermolaren gesellt sich schon frühzeitig ein weiterer Bestandteil — der Hypoconid oder Talon, auf der Rückseite des Zahnes und zwar an dessen Basis als kleine Knospe auftretend.

Die weiter vorne im Kiefer stehenden Zähne strecken sich einfach in der Längsrichtung und erzielen so einen besseren Anschluss unter einander; ihre Form weicht natürlich von jener der weiter hinten befindlichen Zähne ziemlich bedeutend ab und demnach charaktersieren sich beide auch schon äußerlich als etwas Verschiedenes. Die ersteren bezeichnen wir als Prämolaren, die letzteren als Molaren. Gleichzeitig mit der beginnenden Komplikation der Molaren wird auch jener Zahn, welcher an der Grenze von Ober- und Zwischenkiefer sich befindet, verhältnismäßig sehr kräftig und ihm entsprechend derjenige Zahn des Unterkiefers, welcher bei geschlossenen Kiefern vor jenen Zahn des Oberkiefers zu stehen kommt. Beide werden „Eckzahn, Canin“ genannt und erscheinen als schwach gebogene, lange spitze Stifte. Die Zähne, welche vor den „Eckzähnen“ sich befinden, heißen Schneidezähne — Incisiven.

Diese Differenzierung in Caninen, Incisiven, Prämolaren und Molaren ist schon sehr frühzeitig eingetreten, scheinbar jedoch nicht bei allen Säugetieren, wenigstens gibt es einige Typen[1]), welche keine derartige Modifikation der vordern Zähne erkennen lassen, anderseits hat jedoch schon bei den mesozoischen Säugern in weitaus den meisten Fällen der Eckzahn auffallende Größe erreicht und sogar eine zweite Wurzel entwickelt.

Von diesen weiter vorne stehenden Zähne sehe ich jedoch vorläufig ab und gehe vor allem an die Besprechung der Veränderungen, welche die hintersten Zähne, die Molaren erlitten haben.

Die Molaren.

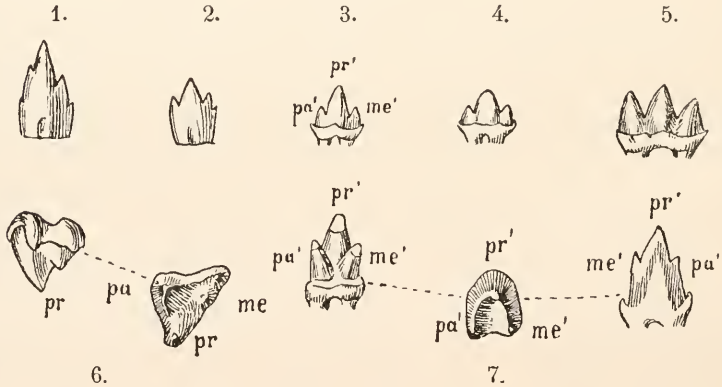
Den Tituberculartypus im Sinne Osborn's finden wir bei vielen mesozoischen Säugern so z. B. bei *Spalacotherium*[2]) und *Menaco-*

1) Die Odontoceten und die Edentaten, von denen die einen wohl noch das ursprüngliche Gebiss bewahrt haben, während die anderen allerdings gewisse Modifikationen aufweisen, so z. B. die Erhöhung der Zahnkrone und Reduktion der Zahnzahl, und zwar vor allem Verlust der den Incisiven und Caninen homologen Zähne.

2) Owen, Mesozoic Mammalia, pl. I, fig. 32; Osborn, Structure and Classification of the mesozoic Mammalia. Journal of the Academy of Nat. Scienc. Philadelphia, 1888, pl. 8, fig. 7.

don[1]) und selbst bei manchen der lebenden Insektivoren — *Centetes* und *Chrysochloris* — hat sich derselbe noch erhalten. Als Beispiele für die gleichzeitige Anwesenheit eines allerdings noch schwachen Talon — Hypoconid — wären zu nennen *Dryolestes*[2]) und *Peramus*[3]). Ein Teil der mesozoischen Säuger zeigt indess noch einen dritten Typus; Protoconid und Paraconid nebst kleinem Hypoconid jedoch bei Abwesenheit eines Metaconids so unter anderem die Gattung *Diplocynodon*[4]). Diese letztere Art des Trituberculartypus ist indess längst wieder verschwunden, denn die *Pterodon* des Tertiär sowie der recente *Thylacinus*, die allerdings einen ähnlichen Bau ihrer unteren M aufweisen, stehen sicher mit Formen in genetischer Beziehung, denen der echte Trituberculartypus eigen war. Wir haben es hier nur mit einer ähnlichen Differenzierung zu thun, die aber in diesem Fall sich als Reduktion erweist.

Fig. I.



1—5 Triconodontentypus der Molaren mesozoischer Säuger (nach Osborn). 1. *Dromotherium*, 2. *Micronodon*, 3. *Amphilestes*, 4. *Phascolotherium*, 5. *Triconodon*, 6—7. Trituberculartypus, 6. oberer M von *Peralestes*, 7. unterer M von *Spalacotherium* von innen, oben und außen, hier allerdings auch schon ein schwaches Basalband.

pr = Protoconus, *pa* = Paraconus, *me* = Metaconus, *hy* = Hypoconus.
pr' = Protoconid, *pa'* = Paraconid, *me'* = Metaconid, *hy'* = Hypoconid.

Diese Bezeichnungen sind die gleichen bei allen folgenden Figuren.

---

1) Marsh, The American Journal of Science, 1887, pl. X, fig. 5.

2) Marsh, ibidem pl. IX, fig. 3.

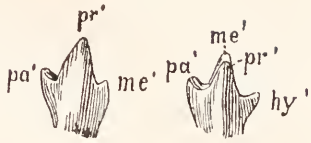
3) Osborn, Structure and Classification of the mesozoic Mammalia, pl. 8, fig. 6.

4) Marsh, The Americ. Journal, 1887, pl. X, fig. 3. Dieser Genusname indess längst für ein Krokodil vergeben, jetzt in *Diacynodon* verwandelt.

Fig. II.

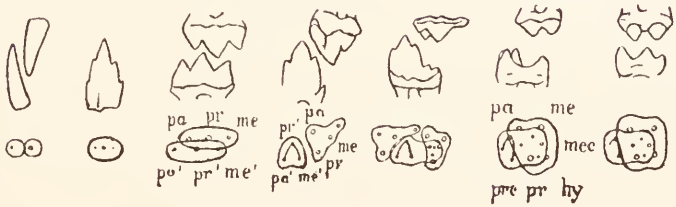
1. Tritubercularty pus der unteren M — *Asthenodon.*

2. Tubercularsectorialtypus der unteren M — *Dryolestes* (nach Osborn).



1. 2.

Fig. III.



1. 2. 3. 4. 5. 6. 7.

Die allmähliche Entstehung des komplizierten Säugetiermolaren aus dem einfachen Kegelzahn und das Ineinandergreifen der obern und untern Molaren. 1. Kegelzahn von *Delphinus*. 2. Kegelzahn mit Nebenzäckchen — *Dromotherium*. 3. Triconodonten-Typus der unteren und oberen M — *Triconodon*, Nebenlinie. 4. Tritubercularty pus der unteren M — *Spalacotherium* — und der oberen M — *Peralestes*. 5. Tritubercularty pus der oberen M und Tubercularsectorialtypus der unteren M — *Didymictis*, bereits ein Carnivor im Zahnbau —. 6. *Mioclaenus* — ein Creodont. 7. *Hyopsodus*, wohl der Ahne der Cynopithecinen. (Alle Figuren nach Osborn.)

Die weitere Entwicklung des tritubercularen Molaren hängt aufs Innigste zusammen mit der Lebensweise. Schon in der mesozoischen Zeit lässt sich eine sectoriale und eine bunodonte Reihe unterscheiden. Als Vertreter der ersteren wäre zu nennen *Triconodon*, als Vertreter der letzteren *Kurtodon*[1]). Diese alten Bunodonten haben indess auf keinen Fall eine Bedeutung für die Stammesgeschichte der tertiären und recenten Omnivoren und Herbivoren, diese letzteren haben sich vielmehr sicher erst während der Kreidezeit von Nachkommen der sectorialen Formen abgezweigt, die inzwischen das Creodontenstadium, d. h. eine generalisierte Placentalier-(*Eutheria*)-Organisation erreicht hatten, während jene mesozoischen Bunodonten ohne Hinterlassung von Nachkommen ausgestorben sind.

Mit Beginn der Tertiärzeit hat der ursprüngliche Tritubercular-typus bereits eine mehr oder weniger beträchtliche Modifikation erfahren. Im Oberkiefer ist zwar noch in jener Periode zuweilen der einfache Dreihöcker-Molar zu beobachten, in den allermeisten Fällen

1) Osborn, Structure and Classification of the Mesozoic Mammalia. pl. IX. fig. 15.

hat sich aber bereits entweder ein zweiter Innenhöcker — Hypoconus Osborn — oder aber ein Paar Zwischenhöcker zwischen Para- und Metaconus einerseits und dem Protoconus anderseits gebildet. Osborn bezeichnet dieselben als Protoconulus und Metaconulus. Im Unterkiefer äußert sich die Komplikation in der Entwicklung des Talon, der seinerseits anfangs wohl immer aus drei Höckern bestand, die im Halbkreis angeordnet sind — Osborn unterscheidet deren allerdings nur zwei, einer auf Außen- und einer auf Innenseite, den Hypoconid beziehungsweise Entoconid. Diese Form des Unterkiefer-Molaren hat von Cope die Bezeichnung Tubercularsectorialtypus erhalten.

Wir sehen diesen Tritubercular- und Tubercularsectorialtypus bei *Didelphys* — dass sich hier nach außen einige Nebenhöckerchen entwickelt haben und die Meta- und Paraconi dreikantig geworden sind, ist hiebei von wenig Belang —, ferner auch bei manchen Insektivoren, *Cladobates* und *Talpa*, nur ist hier der Talon der unteren M schon ziemlich groß und der Hinterzacken ziemlich undeutlich geworden, während der obere M bereits die Andeutung eines sekundären Innenhöckers — Hypocon — erkennen lässt, sodann mit den nämlichen Modifikationen auch bei vielen Chiropteren.

Sehr hübsch haben sich beide Typen auch bei manchen Creodonten — *Stypolophus* und *Didelphodus* — erhalten sowie bei vielen Raubtieren — *Viverra*, doch ist eben bei diesen letzteren schon eine beträchtliche Reduktion der hinteren M erfolgt. Auch unter den Lemuriden gibt es Formen, welche diesen Zahntypus noch recht gut erkennen lassen z. B. *Tarsius* und *Lemur*.

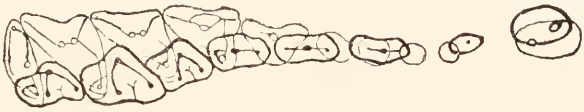
Selbst bei den Affen — Platyrhynen und Anthropomorphen ist diese Organisation noch nicht ganz verwischt, ferner treffen wir dieselbe sehr wohl erkennbar bei den Condylarthren, den ältesten Huftieren, unter ihnen namentlich gut erhalten bei *Pantolambda*, dem Ahnen der Amblypoden und bei den Periptychiden, den Stammformen der Paarhufer.

Die Modifikationen des Trituberculartypus äußern sich in der Entwicklung eines Basalbandes und in Furchung der beiden Außenhöcker — Para- und Metaconus — bei den Formen, welche von Fleisch oder von Insekten leben, und in Abstumpfung der Höcker und Entstehung eines zweiten Innenhöckers — Hypoconus — bei den Formen mit omnivorer Lebensweise, wie bei den Prosimiern. Diesen relativ noch sehr einfachen oberen M entspricht im Unterkiefer ein Molar mit hohen Zacken und schwachem Talon bei den Formen, die auf Fleischnahrung angewiesen sind und ein M mit niedrigen abgestumpften Zacken und mächtigem Talon bei den Formen, welche gemischte Nahrung zu sich nehmen oder gar nur von Pflanzenkost leben.

Für die Pflanzenfresser wie dies die Huftiere und Nager sind, wäre eine so geringe Modifikation des Tritubercular- beziehungs-

weise Tubercularsectorialtypus indess auf keinen Fall genügend gewesen, indem die Gesamtkaufläche noch lange nicht den Umfang erreicht hat, welcher bei der Länge und Breite der Molaren überhaupt zu erzielen ist, und mithin jene Zerkleinerung und Zermalmung der Nahrung, wie sie für Pflanzenfresser notwendig ist, bei einem derartigen Zahnbau noch lange nicht ermöglicht wird, denn es kommen bei einer solchen Organisation des Gebisses eigentlich nur die Talons — Hypoconid — der untern M mit den Protoconen der obern M in Berührung, während die Hauptpartie des untern M in die Lücke zwischen den obern M hineinragt und mit diesen gewissermaßen eine Art Scheere bildet.

Fig. IV.



Stypolophus, ein Creodont, zeigt das Ineinandergreifen der obern und der untern Zahnreihe. Die untern Zähne stärker kontouriert (nach Cope).

Es kommt hier also vor allem darauf an, jene Lücke in der obern Zahnreihe in zweckmäßiger Weise auszufüllen und dies wird erreicht einerseits durch die Entwicklung eines zweiten Innenhöckers — Hypoconus — auf den obern M und anderseits auf den untern M durch Niedrigerwerden von Protoconid und Metaconid unter mehr oder minder weitgehender Reduktion des Paraconid, Prozesse die zugleich mit Vergrößerung des Hypoconid — Talon — verbunden sind.

Mit diesen Veränderungen der Zahnform geht jedoch noch ein weiterer Prozess Hand in Hand, nämlich die Umgestaltung des Kiefergelenks. Während bei den Fleischfressern und auch bei den carnivoren Ahnen der Huftiere der Gelenkfortsatz des Unterkiefers als Rolle entwickelt ist, die von einer Charnier-artigen Vorrichtung des Glenoid umfasst wird, und nur eine Kieferbewegung in vertikaler Richtung gestattet, wird bei den Herbivoren und auch schon in einem gewissen Grad bei den Omnivoren das Kiefergelenk in der Weise modifiziert, dass der innere Teil desselben sich immer mehr und mehr abflacht, so dafs eine Gleitbewegung beider Zahnreihen und mithin eine Bewegung des Unterkiefers in horizontaler Richtung, nämlich vor und rückwärts ermöglicht wird.

Diese beginnende Veränderung des Kiefergelenkes sehen wir hübsch bei den Oreodontiden und Anoplotheriiden, desgleichen auch bei den Phenacodontiden, den Ahnen der Perissodactylen, nicht minder instruktiv sind die Verhältnisse beim Schwein, insofern die erwachsenen Individuen bereits die Abflachung des Kiefergelenks erkennen lassen, während es beim jungen Tier noch als Rolle entwickelt erscheint, ein Zustand der bei geologisch älteren Formen der

Suiden-Gruppe — *Achaenodon* — zeitlebens sich erhalten hat[1]). Am ausgesprochensten ist die Abflachung des Kieferglenkes und der Gelenkgrube bei den Wiederkäuern und den Pferden, bei den Rhinoceroten beschränkt sich die Umgestaltung auf die Verflachung der Gelenkgrube.

Ein ganz abweichende Modifikation des Kiefergelenks bemerken wir bei den Nagern. Hier verkürzt sich die Rolle des Unterkiefergelenks und bildet einen Knopf, welcher in der zu einer Rinne umgestalteten Gelenkgrube vorwärts und rückwärts geschoben werden kann, zugleich aber auch einer freilich geringen seitlichen Verschiebung fähig ist. Cope führt diese Modifikation auf die übermäßige Entwicklung der Incisiven zurück, die einen Druck auf das Kiefergelenk zur Folge hat.

Ich habe im vorhergehenden schon von der Bildung des Hypocon, des zweiten Innenhöckers der obern M, und der weitgehenden Veränderung der untern M gesprochen, bestehend in Vergrößerung des Talons und Verkürzung der Vorderpartie dieser Zähne nebst Abstumpfung des Protoconid und Metaconid.

Hiezu kommt nun noch das Auftreten von Sekundärhöckern auf den obern M, dem Protoconulus und Metaconulus Osborn's. Der erstere befindet sich zwischen Paraconus und Protoconus, der letztere zwischen Metaconus und Paraconus. Solche Sekundärhöcker sind indess keineswegs auf die Herbivoren beschränkt, sie finden sich vielmehr auch bei Carnivoren, so z. B. bei den Hunden, ebenso kann auch ein kräftiger zweiter Innenhöcker auf den obern M zur Ausbildung kommen, und ist damit auch immer eine Vergrößerung des Talon und Abstumpfung der drei Zacken der Vorderpartie der untern M verbunden, allein auch hier ist dieser Prozess nur dann zu beobachten, wenn sich die Tiere der gemischten Nahrung anpassen, so die Bären, Dachse und die Subursen. Zwischenhöcker finden sich ferner auch bei manchen Prosimiern, während die Lemuriden selbst sowie die Platyrhinen — und auch diese nur teilweise — und Anthropomorphen es nur zur Bildung eines Hypoconus bringen. In den Fällen, wo bei den ebengenannten Quadrumanen die Entwicklung eines Hypoconus unterbleibt, kommt jedoch dafür ein mächtiges inneres Basalband zu stande, eine Erscheinung die auch bei vielen Carnivoren, Caniden, Viverriden und Musteliden wiederkehrt.

Was die unteren Molaren anlangt, so haben alle diese Quadrumanen mit den Huftieren die Vergrößerung des Talon gemein; derselbe nimmt auch bei ihnen stets nahezu die Hälfte des ganzen

---

1) Auf diese Verhältnisse haben bereits Scott und Osborn aufmerksam gemacht. Bulletin of the Princeton Museum.

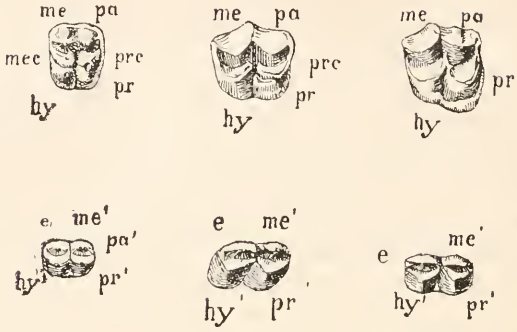
Zahnes ein, dagegen bleibt seine Höhe hinter der Höhe der Vorderpartie zurück bei jenen Formen, welche keinen besondern Hypoconus auf den obern M entwickeln, wie z. B. die Gattung *Lemur*. Das Paraconid geht in den allermeisten Fällen verloren, denn wenn auch wirklich der Hypoconus auf den obern M fehlt, so wird der Raum zwischen je zwei obern M, den sonst das Paraconid einnimmt, doch wenigstens durch einen kräftigen Basalwulst ausgefüllt. Einzig und allein bei *Lichanotis* und *Necrolemur* hat sich das Paraconid noch am vordersten M, dem M_1 erhalten, weil eben hier bei dem weiten Abstand des Innenhöckers des obern Pr_1 vom Vorderrande des obern M_1 für ein solches Gebilde noch etwas Platz vorhanden ist. Die Cynopithecinen haben eine den Artiodactylen sehr ähnliche Umgestaltung durchgemacht, und ziehe ich daher es vor sie bei dieser Gruppe zu besprechen. Da die Quadrumanen einschließlich der Prosimier echte Omnivoren bleiben, so ist es auch bei ihnen nicht zur Bildung des für die typischen Herbivoren so charakteristischen „prismatischen Zahnes" gekommen.

Für die Stammesgeschichte der Huftiere sind jene Eocäntypen — Condylarthren — von Bedeutung, deren obere M mit Protoconulus und Metaconulus versehen sind. Es entwickelt sich anscheinend aus dem letzteren der zweite Innenhöcker — Hypoconus, während der erstere nur ein Zwischenstück darstellt. Ein solches entsteht dann bei den Perissodactylen nahe dem Zentrum des Zahnes, bei den Artiodactylen aber zwischen Metaconus und Metaconulus — dem Hypoconus —. Bei den ersteren sowie bei den Nagern erfolgt später Verbindung dieser Zwischenhöcker mit dem jeweils benachbarten Innenhöcker zu Jochen, bei den Artiodactylen dagegen und vermutlich auch bei den Hyopsodiden den Vorläufern der Cynopithecinen — rückt das zwischen Metaconus und Metaconulus befindliche Sekundärhöckerchen in den allermeisten Fällen schon sehr bald an den Metaconulus und verschmilzt mit demselben. Wir bekommen so den Quinquetuberculaven Zahn. In einigen Fällen — *Caenotherium, Dichobune* — tritt jedoch zuerst Verschmelzung des Protoconulus mit den Protoconus ein, während die hintere Zahnhälfte noch längere Zeit drei Höcker beziehungsweise Monde aufweist. Diese letzteren Formen sind jedoch ohne weitere Bedeutung für die Stammesgeschichte der Paarhufer. Alle Formenreihen dieser Gruppe, die sich in die Gegenwart fortgepflanzt haben, gehen vielmehr auf Quinquetuberculäre Typen zurück, bei welchen der Protoconulus längere Zeit persistierte. Später rückt dann auch dieser an den benachbarten Innenhöcker, den Protoconus und verschmilzt mit demselben, ein Vorgang, welchem der für die geologisch jüngeren Paarhufer und die Cynopithecinen so charakteristische Quadritubercular-Typus der obern M seine Entstehung verdankt.

Fig. V.

Unterer und oberer M von *Hyracotherium*?
Die Buchstaben *pr*, *pr'*, *pa*, *pa'*, *me*, *me'*, *hy*, *hy'* haben dieselbe Bedeutung wie oben und in Fig. VI.
e = Entoconid.
mec = Metaconulus.
prc = Protoconulus.

Fig. VI.



1. 2. 3.

1. *Dichobune.* Oberer und unterer M
2. *Xiphodon.* „ „ „ „
3. *Prodremotherium.* „ „ „ „

Diese Figuren zeigen die Absorption des Paraconid und des Protoconulus und Metaconulus.

Was die untern M betrifft so haben Cynopithecinen u. Artiodactylen einerseits und die Perissodactylen andrerseits die Vergrößerung und Erhöhung des Talon und das Niedrigerwerden von Protoconid und Metaconid gemeinsam, ein Prozess der zuletzt damit endet, dass alle Erhabenheiten der Krone in das gleiche Niveau treten. Sie unterscheiden sich jedoch darin, dass bei den ersteren keine besonders innige Verbindung von Protoconid und Metaconid, sowie von Hypoconid und Entoconid zu stande kommt, während die Perissodactylen eine Verbindung dieser Höcker durch Kämme — Joche — aufweisen. Ganz so wie die Perissodactylen verhalten sich in dieser Beziehung auch die Amblypoden und die ältesten Proboscidier — *Dinotherium*. Was das Paraconid anlangt, so kann dasselbe bei den Artiodactylen auf zweierlei Weise zum Verschwinden gelangen. Bei den einen, den Selenodonten — und wie diese verhalten sich hierin auch die Hyopsodiden, die Ahnen der Cynopithecinen — rückt das Paraconid immer näher an das Metaconid, um zuletzt ganz mit demselben zu verschmelzen — bei den Bunodonten hingegen sinkt es in sich selbst zusammen und bleibt höchstens als kleine Warze erhalten — wie bei den Schweinen. Bei den Perissodactylen erhält sich das Paraconid als Pfeiler — Equiden, oder es bleibt doch wenigstens seine Stelle noch deutlich erkennbar.

Unter den Perissodactylen zeichnen sich die Pferde dadurch aus, dass bei ihnen an den untern M neben dem Metaconid noch ein zweiter Höcker entsteht, der sich mit dem erstern ziemlich innig verbindet und zur Doppelschlinge des *Equus*-Zahnes wird. In einem geringern Grade ist ein solcher Sekundärhöcker auch bei den Chalicotheriiden zu beobachten, nur ist er hier eben entsprechend der geringen Entwicklung des Metaconid auch sehr viel schwächer

als in der Pferdereihe. Ein ganz ähnliches Gebilde ist auch bei den Dinoceraten vorhanden.

Als der höchste Grad der Vollendung des Herbivoren-Zahnes erscheint jene Modifikation, welche wir nach Kowalewsky's Vorgang als die „prismatische Zahnform" bezeichnen. Die Krone wird hiebei immer höher, die Schmelzschicht immer dünner und die Wurzelbildung beginnt erst in einem ziemlich späten Altersstadium. Unter den Unpaarhufern finden wir den prismatischen Zahn bei den geologisch jüngsten Equiden und bei *Elasmotherium*, einen Rhinoceroten, unter den Paarhufern ist derselbe zu finden bei den Tylopoden und den meisten Cavicorniern — eine Ausnahme machen nur gewisse geologisch ältere Antilopen. Auch die Proboscidier haben es zu dieser Zahnform gebracht — *Elephas*. Desgleichen ist diese Modifikation auch bei einem Suiden — *Phacochoerus* anzutreffen. Ungemein häufig finden wir den prismatischen Zahn bei den Nagern, Edentaten und selbst bei Sirenen — *Halicore*, ja sogar unter den Insektivoren scheinen einige Gruppen — *Mascroscelides* und *Chrysochloris* — eine solche Differenzierung anzustreben.

Der obere M_3 bleibt bei den Huftieren stets kleiner und einfacher als der ihm vorausgehende M_2; auch fehlt ihm der zweite Innenhöcker, das Hypocon, oft nahezu vollständig, so lange als der untere M_3 nicht an seinem Hinterrande einen Ansatz entwickelt, der dann zum dritten Lobus wird. Dieses Gebiss kommt sowohl bei den Perissodactylen als auch bei den Artiodactylen vor — namentlich häufig aber bei den letzteren.

Ganz besonders wichtig ist dieses Auftreten neuer Elemente am Hinterrande des Zahnes für die Proboscidier und gewisse Suiden, denn auf diese Weise haben sich allmählich die zahlreichen Lamellen des Elephanten- und *Phacochoerus*-Zahnes entwickelt. Auch bei Creodonten — *Arctocyon* — und Carnivoren — gewisse Subursen und *Eupleres* — die sich auf gemischte Nahrung einrichten, sowie bei manchen Lemuren und Affen ist wenigstens eine Andeutung dieses dritten Lobus zu beobachten.

Unter den Huftieren haben die Amblypoden einen höchst eigentümlichen Weg der Differenzierung der Molaren eingeschlagen. Die älteste Form — *Pantolambda* — hat echt trituberculäre resp. tuberculärsectoriale Molaren, nur hat der Talon der letzteren schon eine ziemliche Größe erreicht, während seine Höhe noch durchaus mäßig ist. Die nächst jüngere Form, die Coryphodontiden zeigen nun eine Drehung der Außenhöcker oder besser $\vee$ nach einwärts und vorwärts, wobei der vordere — der Paraconus die hintere Hälfte des $\vee$ verliert, dafür aber mit dem Protoconus durch einen Kamm verbunden wird und infolge der Abkauung zuletzt mit demselben verschmilzt. Gleichzeitig beginnt auch die Entwicklung eines kräftigen Basalbandes.

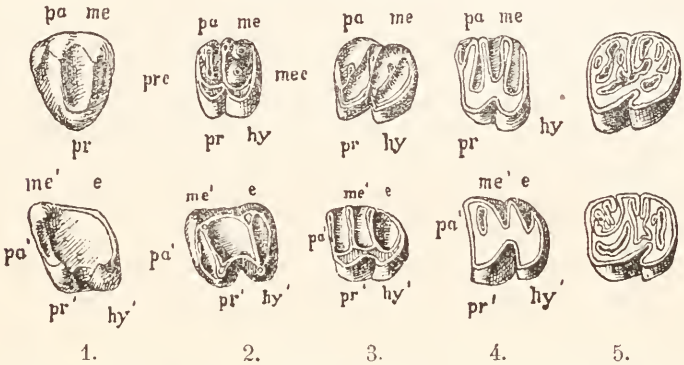
Bei den Dinoceraten verliert dann auch der zweite Außenhöcker oder besser der \/-förmige Kamm einen seiner Schenkel, diesmal aber den vordern, während der hintere mit dem Protoconus sich verbindet. An den unteren M verliert der halbmondförmige Talon die hintere Hälfte seines \/-förmigen Kammes und zeigen die Erhabenheiten der unteren M alsdann nur mehr die Form eines /\, die oberen die eines \/. Zur prismatischen Zahnbildung hat es dieser Stamm der Huftiere niemals gebracht, wohl aber haben wie bei den Perissodactylen die Pr zuletzt die Gestalt von M angenommen.

Was die Nager betrifft so gehen auch sie vermutlich auf Formen mit trituberculären Oberkiefer- und tubercularsectorialen Unterkiefer-Molaren zurück. Dies wird insoferne wahrscheinlich, als die Tillodontier, welche dem Ursprung der Nager ziemlich nahe stehen, in der That einen solchen Bau der Molaren besitzen.

Die Sciuriden zeigen auch außerdem noch eine Art Trituberculartypus der oberen Molaren, wenigstens hat der Hypoconus noch ziemlich mäßige Dimensionen; auch ist der Talon der unteren Molaren noch sehr viel niedriger als die Vorderpartie dieser Zähne; sein Umfang dagegen hat freilich schon bedeutend zugenommen, während das Paraconid bereits nahezu verschwunden ist — nur bei *Sciuroides* lässt sich dasselbe noch einigermaßen wahrnehmen — oder doch nur mehr einen Knopf oder einen Kamm darstellt. Wie bei den Huftieren hat auch bei den Nagern die Entwicklung eines kräftigen Hypoconus der obern M und bedeutende Vergrößerung des Hypoconid und Entoconid der untern M stattgefunden. Außerdem sind verschiedene Zwischenhöcker entstanden, die sich jedoch fast niemals mit den typischen Metaconulus und Protoconulus homologisieren lassen — einzig und allein bei *Pseudosciurus* stehen diese Zwischenhöcker an einer den genannten Gebilden entsprechenden Stelle — und sich auch schon ungemein rasch in Kämme verwandelt haben. Solche finden sich auf Vorder- und Hinterrand, bei den obern M auch im Zentrum des Zahnes, von der Außenseite beginnend. Außerdem verbinden sich auch Metaconid und Protoconid, Entoconid und Hypoconid, sowie Metaconus und Hypoconus. Dagegen bleiben Protoconus und Paraconus ziemlich lange von einander getrennt. Die von den Kämmen eingeschlossenen Partien verschmälern sich, die Kämme selbst verlieren durch die Abkauung sehr früh ihre Schmelzdecke, die dann zuletzt auch beim jungen Zahn gar nicht mehr angelegt wird und die von den Kämmen umschlossenen Thäler, welche anfangs auf den untern M nach innen, auf den obern M aber nach außen münden, werden vom Rande abgetrennt und in Schmelzinseln verwandelt. In allen Gruppen der Nager, bei den Sciuromorphen — *Haplodontia*, den *Myomorpha* — *Arvicola* — und den *Hystricomorpha* — *Hystrix* etc. — hat es eine größere oder geringere Zahl zur Bildung prismatischer Zähne gebracht. Gleich wie bei den Proboscidiern und *Phaco-*

choerus hat endlich auch bei manchen Nagern z. B. *Hydrochoerus* und vielen Myomorphen namentlich Arvicoliden die Entwicklung neuer, lamellenartiger Gebilde stattgefunden und zwar vornehmlich am Vorderrande des vordersten und am Hinterrande des hintersten Backzahnes, Gebilde, welche eine bedeutende Vergrößerung der Gesamtkaufläche bezwecken.

Fig. VII.



1. *Arctomys*. 2. *Sciuroides*. 3. oben: frischer Zahn von *Theridomys*; unten: *Trechomys*. 4. *Theridomys* (alt). 5. *Hystrix*.
Die obere Reihe enthält nur Oberkiefer-, die untere nur Unterkiefer-Zähne.

Eine Ausnahme in den Bau der Zähne machen die Lagomorphen. Sie haben zwar mit den fortgeschrittenen Typen der übrigen Nager die prismatischen Zähne gemein, dagegen ist im Unterkiefer die Höhe des Talon noch sehr gering, auch hat keine Entwicklung von Kämmen stattgefunden. Die obern M zeigen auch Protoconulus und Metaconulus an normaler Stelle. Die untern haben freilich das Paraconid verloren.

Die Molaren der Edentaten zeigen durchweg prismatische Ausbildung. Bei manchen Formen — Dasypodiden und *Orycteropus* ist gar keine Gliederung der Krone zu beobachten, während die Brachypodiden im Unterkiefer sogar noch einen deutlichen Talon erkennen lassen, die Megatheriiden Jochartige Entwicklung der Kronfläche zeigen und die Glyptodontiden sogar eine sehr kompliziertere Zahnform aufweisen. Dass hier der prismatische Zahn das Ursprüngliche gewesen sein sollte, wie früher mehrfach angenommen wurde, kann heutzutage, wohl nicht mehr ernsthaft behauptet werden, da derselbe in gar allen übrigen Fällen sich als etwas Erworbenes, als eine Differenzierung herausgestellt hat. Dagegen dürfte es freilich auch schwerlich gelingen, jene verschiedenen Zahnformen der Edentaten auf den Tritubercular- bezw. Tubercularsectorialtypus zurückzuführen, weil uns eben die alttertiären Ahnen der Edentaten zur Zeit noch nicht bekannt sind.

Es gibt nun allerdings im Eocän von Nordamerika gewisse Formen, *Estonyx*[1]), *Calamodon*[2]), *Psittacotherium*[3]), die einerseits offenbar zu den Creodonten — *Onychodectes*[4]), *Hemiganus*[5]) hinüberleiten und anderseits inbezug auf den Zahnbau als die Ahnen wenigstens eines Teiles der Edentaten gelten könnten, insofern in einer solchen Formenreihe in der That die Bildung prismatischer Zähne aus dem Tritubercular- resp. Tubercularsectorialtypus zu verfolgen ist. Allein der wirkliche genetische Zusammenhang dieser Formen ist bis jetzt wenigstens nicht zu beweisen.

Mit sehr viel größerer Berechtigung dürfen wir jedoch die Molaren der omnivoren und herbivoren Marsupialier auf den Tritubercular- bezw. Tubercularsectorialtypus zurückführen, indem diese beiden Zahnformen sicher bereits bei den geologisch-ältern und generalisierten Marsupialiern vorhanden waren. Entsprechend den Placentaliern hat auch hier an den untern M Vergrößerung des Talon und Gliederung desselben in Ectonid und Hypoconid sowie Reduktion des Paraconid nebst Erniedrigung des Protoconid und Metaconid stattgefunden, während die obern M einen mächtigen Hypoconus entwickelten.

(Schluss folgt.)

E. Korschelt und **K. Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.

Spezieller Teil. Erstes Heft. Jena 1890. Verlag von Gustav Fischer.

In dem obigen, 20 Bogen umfassenden, mit zahlreichen schönen Abbildungen ausgestatteten ersten Heft des speziellen Teiles liegt der Beginn eines Werkes vor, welches jeder Embryologe mit Freuden begrüßen muss, um so mehr, da seit dem Erscheinen von Balfour's Werk auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere eine reichhaltige neue Literatur durch die Arbeit vieler Forscher zu Tage gefördert worden ist.

Die Verfasser bringen in der Einleitung, nachdem sie kurz die verschiedenen Arten der Fortpflanzung bei den Metazoen, die Aufgabe und das Endziel der vergleichenden Embryologie (Erkenntnis der Entwicklungsgesetze sowie der Homologien der Organe und Erschließung der Stammesgeschichte) und die hypothetische gemeinsame

---

1) *Esthonyx* Cope. Tertiary Vertebrata. Report of the U. S. Geolog. Survey of the Territories. Vol. III. 1884. p. 202. pl. XXIVc. fig. 1—10 etc.

2) *Calamodon* Cope. Ibidem pl. XXIVb. fig. 1.

3) *Psittacotherium* Cope. Ibidem pl. XXIVb. fig. 2—4.

4) *Onychodectes* Cope. Synopsis of the Vertebrata Fauna of the Puerco Series. Read before the American Philosophical Society. Philadelphia 1888. 40. pl. V. fig. 8—9.

5) *Hemiganus* Cope. Ibidem pl. IV und pl. V. fig. 1—7.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Schlosser Max

Artikel/Article: Die Differenzierung des Säugetiergebisses. 238-252