

## Beiträge über die Differenzierung des Gebisses aus der Phylogenese der fossilen Suiden.

F. E. Zierler,

an der kais. russ. Universität Dorpat appr. Zahnarzt.

Unter den entwicklungsgeschichtlichen Problemen nimmt für den Zahnarzt die Frage nach der Entstehung und allmählichen Differenzierung des heterodonten Säugetiergebisses eine vor vielen anderen wichtige Stelle ein.

Bedeutende Forscher haben sich dem Studium dieser Frage in eingehender Weise zugewendet und die Literatur darüber ist eine überaus reichhaltige geworden. Aber trotz der vielen und umfassenden Studien gehen die Anschauungen der einzelnen Autoren so weit auseinander wie kaum auf einem anderen entwicklungsgeschichtlichen Gebiet.

In neuerer Zeit hat sich besonders die Frage in den Vordergrund des Interesses gedrängt, ob die mehrhöckerigen Zähne des Säugetiergebisses resp. desjenigen des Menschen durch allmähliche Umbildung aus einem einfachen Kegelzahn oder durch Verschmelzung mehrerer Kegelzähne zu einem einzigen entstanden seien.

Für die erstere Anschauung sind eine Reihe namhafter Autoren, wie Cope, Osborn, Fleischmann, Schlosser etc. eingetreten. Sie führen zum Teil sehr gewichtige Beweise dafür an, dass die komplizierten Formen der Säugetierzähne durch allmähliche Umwandlung eines ursprünglich einspitzigen Zahnes entstanden sein müssen.

Besonders klar zeigen alle embryologischen Untersuchungen, dass auch die vielwurzeligen sowie die sogen. Faltenzähne aus einer einzigen Zahnanlage und nicht aus mehreren hervorgehen, so dass ein Zweifel hierüber kaum mehr obwalten kann.

Ausgehend von dem einfachen Kegelzahn, wobei die erste ursprüngliche Spitze zur Unterscheidung von den neu hinzugetretenen nach der Terminologie von Cope-Osborn im Oberkiefer als Protoconus, im Unterkiefer als Protoconid bezeichnet wird, folgt auf dieses haplodonte Stadium das triconodonte, indem zu dem Protoconus im Oberkiefer zwei Nebenhöcker, Paraconus und Metaconus, im Unterkiefer zum Protoconid die zwei Nebenhöcker Paraconid und Metaconid hinzutreten.

Diese erste Komplikation — Triconodontentypus — bei welchem Paraconus, Protoconus und Metaconus, resp. Paraconid, Protoconid und Metaconid in einer Reihe stehen, führt zu der nächsten Form, dem Trituberkulartypus, bei welchem die Nebenhöcker mehr seitlich neben dem Protoconus resp. Protoconid stehen. Im Oberkiefer stehen diese Nebenhöcker auf der labialen, recte buccalen Seite, im Unterkiefer hingegen auf der lingualen.

Der Trituberkulartypus bildet nun die Grundform für die meisten Säugetiermolaren, doch treten schon sehr früh zu den genannten Höckern noch neue hinzu.

Zunächst wäre als solche weitere Komplikation das Auftreten eines kleinen Höckers hinter dem Protoconid, des Hypoconides (Talon) zu betrachten.

Diesem entspricht am Oberkiefer, und ebenfalls hinter dem Protoconus, noch ein Hypoconus, womit ein Quadrertuberkularstadium erreicht ist.

Weiter können zwischen Paraconus und Protoconus, sowie zwischen Metaconus und Hypoconus sich noch weitere Höcker entwickeln, welche je nach der Lage als Paraconulus resp. Metaconulus bezeichnet werden. (Osborn.)

Im Unterkiefer entsteht durch weitere Ausbildung des Talon (Hypoconid und Entoconid nach Osborn) ein vierter Hügel und die ursprünglichen drei Spitzen sind durch scharfe Kämme verbunden.

Diese Form wird von Cope als Tuberkular-Sektorialtypus bezeichnet.

Durch Hinzutreten weiterer Zwischenhöcker entstehen quinque- und sex-tuberkuläre Zähne und endlich, zumeist durch Anfügung von Höckerpaaren am hinteren Ende, multituberkuläre Formen, die 20 und mehr einzelne Höcker in sehr variabler Anordnung der einzelnen Elemente aufweisen.

Die Entstehung dieser so differenten Formen aus dem einfachen Kegelzahn erklären Osborn, Cope, Schlosser aus mechanischen Gesetzen und als Folge von Anpassung an die verschiedenen Existenzbedingungen. In engem Zusammenhang mit den Veränderungen der Zahnform steht aber auch die Ausbildung des Kiefergelenkes, indem hierbei dieses sowohl als auch die Zahnform abwechselnd in ursächliche Beziehungen zueinander treten.

Schlosser schließt eine klassisch zu nennende Arbeit über die Differenzierung des Säugetiergebisses (Biolog. Centralblatt 1890, Nr. 8 und 9) mit den Worten: „— die verschiedene Ausbildung der M, Pr, J und C sowie die so häufig auftretende Reduktion und Resorption gewisser Zähne sprechen wohl deutlich genug dafür, dass Gestalt und Zahl dieser Organe nicht etwa als etwas von Anfang an Gegebenes, Unveränderliches aufgefasst werden darf, sondern vielmehr ganz und gar abhängig ist von den Existenzbedingungen der betreffenden Säugetiergruppe. So lange diese keine nennenswerten Veränderungen erleiden, erfährt auch Zahl und Gestalt der Zähne keine tiefgreifenden Änderungen; sobald aber das Tier sich einer anderen Lebensweise anpasst, muss eine bedeutende Modifikation des Gebisses erfolgen, die in sehr vielen Fällen auch mit dem Verlust gewisser Zähne verbunden ist.“

Diesen hier kurz entwickelten Anschauungen, welche wohl auch die meistverbreiteten genannt werden können, stehen aber bereits eine Reihe namhafter Autoren wie Kükenthal, Röse, Dybowski, Magitot u. a. gegenüber, welche die auch von Gaudry schon 1878 ausgesprochene Ansicht vertreten, dass die Backenzähne der heutigen Säugetiere durch Konfluenz mehrerer kegelförmiger einfacher Zähne entstanden seien.

Kükenthal führt für seine Ansicht besonders seine Befunde bei den Bartenwalen und *Phoca barbata* als Beweise an. Er sagt am Schluss einer Rede über diesen Gegenstand: „Auf Grund unserer Beobachtungen an den Zähnen der Bartenwale können wir uns die Umwandlung der Reptilienzähne in Säugetierzähne folgendermaßen vorstellen. Bei der eintretenden Verkürzung der Kiefer rückten die Zahnkeime der einspitzigen Reptilienzähne näher und näher aneinander und verschmolzen gruppenweise zu mehrspitzigen Zähnen, den ursprünglichen Backenzähnen der ersten Säugetiere. Durch die infolge verschiedener physiologischer Leistungen geforderten Umformungen bildeten sich die Backenzähne aus, wie wir sie bei den jetzt lebenden Säugetieren kennen.“ Dieser Gegensatz zweier Theorien rief eine Reihe zum Teil sehr bedeutender und umfangreicher Arbeiten hervor, welche auf ontogenetische Untersuchungen sich stützend zu der Frage Stellung nehmen.

Wenn nun auch die Ontogenie als die auf einen kurzen Zeitraum zusammengedrückte Phylogenie in hohem Grade geeignet erscheinen muss, uns in morphologischen Fragen und daher auch in der vorliegenden nach der allmählichen Differenzierung der Säugetierbezaehlung einem Urteil näher zu bringen, so lässt sie uns gerade hier im Stich, weil wir an dem fossilen Material, das für uns hier so sehr wichtig ist, keine ontologischen Untersuchungen anstellen können.

Obgleich nach Röse „die Urkunden der Paläontologie in der vorliegenden Frage noch sehr mangelhaft sind, die vergleichende Anatomie ihren Dienst gänzlich versagt“, so erschien es mir dennoch interessant, sich mir bietende Gelegenheiten zu benützen und an paläontologischem Material phylogenetische Untersuchungen darüber anzustellen, ob wir es bei den Backenzähnen der heutigen Säugetiere mit einer Konfluenz mehrerer kegelförmiger Reptilienzähne zu einem oder mit Umgestaltung des kegelförmigen Einzelzahnes zu den komplizierten Formen des multituberkulären Backenzahnes zu tun haben.

Vorausgesetzt, dass wir eine phylogenetische Formenreihe aufstellen können, erschien es mir auf dem Wege solcher Untersuchungen fast leichter, aus den zeitlich weiter ausgedehnten Etappen fortschreitender Entwicklung ein einwandfreies Material aufzustellen, als das aus den stets in hohem Grade subjektiv

bleibenden Untersuchungen auf ontogenetischer Basis, wie z. B. außer den bereits genannten Autoren neuerdings Taeker, Nawroth u. a. sie angestellt haben, um zu einem Ergebnis zu gelangen.

Bezüglich der Abstammung der Mammalia von den niederen Vertebraten hält Huxley die Amphibien für näher verwandt mit den Säugetieren als die Reptilien. Owen und Cope bezeichnen die Theromorphen als die den Säugetieren nächststehenden Verwandten und Cope nennt sie geradezu die Ahnen derselben. Ich brauche mich hier nicht direkt einer dieser Ansichten anzuschließen, obgleich mit Bezug auf die Bezahnung die Ansicht Cope's als die näherliegende erscheint. Man hat wohl auch der Bezahnung oft eine nicht immer gerechtfertigt große Bedeutung für die Systematik eingeräumt.

Wir finden differenzierte und mehrhöckerige Zähne nicht erst bei den Säugetieren, sondern wir treffen dieselben schon bei den Fischen an. Außer den kugeligen und pflastersteinartigen zum Zermahlen der Nahrung geeigneten Backenzähnen mancher Vertreter dieser Vertebratengruppe kommen bei den Selachiern Zähne mit Nebenzacken vor oder als pflasterartige Konkreszenzen mit stumpfkönischen Kronen.

Ein fossiler Selachier, *Pleurocanthus (Diplodus)* aus der Gaskohle von Nyřan bei Pilsen, zeigt uns Zähne mit zwei langen divergirenden, auf gemeinsamer Basis sitzenden Spitzen, denen sich häufig noch eine kleine dritte Spitze zwischen den beiden großen oder auch noch eine vierte äußere Spitze zugesellt.

Die Zähne von *Notidianus primigenius* (Oligozän bei Alzey) haben 5—6 nach rückwärts an Höhe abnehmende Spitzen; *Hypodus* (Muschelkalk bei Bayreuth) besitzt auf seinen quer verlängerten Zähnen neben einer größeren Mittelspitze jederseits mehrere an Höhe abnehmende Nebenspitzen.

Viel wichtiger ist uns hier jedoch die Bezahnung der den Säugern näherstehenden Ahnen derselben aus der Klasse der Reptilien.

Das meist homodonte Gebiss der Amphibien zeigt als erste bemerkenswerte Komplikation die Ausbildung von Fangzähnen, welche analog den Canini der höheren Vertebraten im vorderen Teile des Maxillare auftreten. Zu erwähnen wäre noch die gruppenweise Anordnung der seitlichen Zähne einiger Stegocephalen, wie *Branchiosaurus*, *Dolichosoma* u. a.

Im Gegensatz zu den Amphibien mit akrodonter und pleurodonter Bezahnung ist das Gebiss der Reptilien schon ein vollkommeneres zu nennen. Vasodentin fehlt gänzlich und Zement nimmt an dem Aufbau des Zahnes weniger teil. Die aus dichtem Dentin mit Schmelzüberzug bestehenden Zähne zeigen allerdings



noch in seltenen Fällen zwei Wurzeln und mehr als eine Spitze der bereits cölodont und thecodont werdenden Bezahnung. Die Form der Reptilienzähne ist in der Regel noch konisch zugespitzt oder hakenförmig; aber auch pflasterförmige, kugelige, seitlich zusammengedrückt erscheinende blatt- oder schaufelförmige Zähne sind vertreten.

Unter den Reptilien zeichnen sich vorzugsweise die Theromorphen durch eine ungewöhnliche Differenzierung des Gebisses aus, welches durch das Vorhandensein von Schneide-, Eck- und Backenzähnen dem Säugetiergebiss am nächsten steht.

Die Zähne der Theromorphen sind durchwegs in Alveolen eingeklebt, fehlen jedoch auch zuweilen vollständig oder es besteht nur ein einzelner Fangzahn im Oberkiefer, der nach seiner Lage und Form dem Caninus der Raubtiere entspricht. Neben den Kieferzähnen tragen bei vielen Theromorphen auch Pterygoid, Palatinum und Vomer Zähne. Meist sind dieselben nur klein, („Körneltzähne“), sie können aber auch, wie bei den Placodonten, den Hauptteil der Bezahnung ausmachen.

Als älteste Theromorphen, aus dem Perm von Nordamerika, kennen wir z. Z. die Clepsydriden, Pariotichiden und Diadektiden. Die Clepsydriden (Cope) besitzen lange, vorne und hinten zugeschärfte, die Pariotichiden seitlich zusammengedrückte, am oberen Rand gekerbte, und die Diadektiden zwei ungleiche Spitzen tragende Zähne. Eine letzte und hinsichtlich der Bezahnung besonders interessante Gruppe bilden die bereits genannten Placodonten.

Bei diesen entwickelten sich die leistungsfähigsten und größten Zähne des Oberkiefers auf dem Palatum. Durch die auffallende Verschmelzung der Flügelbeine und Gaumenbeine zu einer festen Knochenplatte als Basis für die pflasterförmigen Zähne hat sich hier das Kopfskelett dem Gebiss akkomodiert.

Die erwähnten Plasterzähne sind zwar zumeist glatt, zeigen aber auch vielfach feine Fältelung der leicht gewölbten Kaufläche. Ein für die Entwicklung mehrhöckeriger Backenzähne wichtiger Vertreter der Theromorphen ist wohl der *Galesaurus planiceps* Owen aus der Triasformation, welcher dreispitzige aber einwurzelige Backenzähne besitzt, deren Höcker vom Eckzahn anfangen, nach hinten an Ausbildung zunehmen, bis der letzte wieder etwas kleiner wird.

Diese dreihöckerigen Zähne mit durchwegs nur einer Wurzel scheinen mir sehr gegen die Kükenthal'sche Theorie von der Verschmelzung mehrerer Kegeltzähne zu einem mehrhöckerigen Zahne zu sprechen.

Bei einem so frühzeitigen Auftreten eines mehrspitzigen, aber einwurzeligen Zahnes ist eine so weitgehende regressive Entwicklung, während welcher alle Wurzeln bis auf eine

verschwunden sein könnten, nicht wohl anzunehmen. Alle Beispiele von solcher Rückbildung resp. Reduktion von Zahnwurzeln zeigen uns nur, wie gerade die Wurzeln die größte Persistenz besitzen. Ich erinnere nur an den meist zweiwurzeligen  $Pr^1$  beim Menschen und seine Entwicklung durch die Reihe der Lemuriden und anthropoiden Affen oder, wenn man diese angefochtene und anfechtbare Ahnenreihe nicht geltend lassen will, an die ontogenetische Entwicklung desselben.

Es liegt da doch bedeutend näher, dass sich von den gezähnelten Kämme der seitlich zusammengedrückt erscheinenden Theromorphenzähne einzelne weniger Elemente den Existenzbedingungen entsprechend zu brauchbareren und größeren Spitzen entwickelt haben.

Als erste Säugetiere treten die Allotherien in der Triasperiode auf.

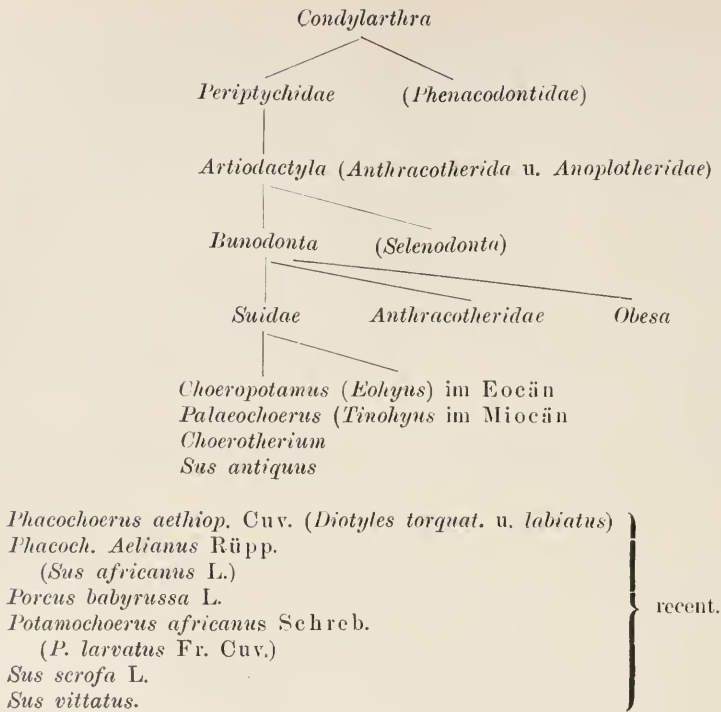
Nach Cope *Multituberculata* genannt, drückt sich in diesem Namen der Charakter der Bezahnung aus.

Neben dem vielhöckerigen Typus finden wir aber unter dieser Ordnung, besonders bei den *Plagiaulacidae*, Formen von Backenzähnen, welche auch mit dem Höckerzahn bereits so sehr differieren, dass sie auch die Entwicklungstheorie nach Osborn, Cope, Max Schlosser u. a. durchaus nicht stützen. Wenn nach dieser Theorie der mehrhöckerige Zahn aus dem Kegelzahn sich dadurch entwickelt, dass vor und hinter der Hauptspitze (*Protoconus*) noch je eine kleinere Nebenspitze erscheint, in den weiteren Entwicklungsstadien zu dem *triconodonten* Typus, *trituberculären*, *Tuberkular-Sektorialzahn* u. s. w. noch immer mehrere Spitzen, Höcker und Joche hinzutreten, so erscheint es sehr auffallend, dass sich diese Etappen in der Phylogenie der Säuger eigentlich nicht nachweisen lassen. Vielmehr setzen schon die ältesten aus der Trias bekannten Säugetiere und ebenso schon die als deren Ahnen bezeichneten *Theromorpha* gleich mit so sehr differenziertem Gebiss ein.

Gerade dieser Umstand würde sich sehr für Kükenthal's Theorie verwerten lassen, wenn auch mit einer später noch zu erwähnenden Modifikation. Mit Bezug auf die sich gegenüberstehenden genannten Theorien der Differenzierung des heterodonten Säugetiergebisses möchte ich an mir zugänglich gewesenen Material aus paläontologischen und zoologischen Sammlungen zu München, Wien, Würzburg und Hamburg einige Beobachtungen und Untersuchungsergebnisse skizzieren.

Nach geltenden Anschauungen namhafter Zoologen, denen meines Wissens z. Z. nicht widersprochen ist, ließe sich eine phylogenetische Formenreihe etwa in folgendem Schema aufstellen.

Unberücksichtigt zu lassende verwandte Seitenlinien sind nur in ihren Anfängen und in Parenthese angeführt.



Von der primitivsten, noch wenig differenzierten Urform, den Condylarthrae ausgehend, hat für die gewählte Formenreihe nach Cope die Familie der Periptychiden mit größter Wahrscheinlichkeit als Ursprung zu gelten.

Wir finden hier ein vollständiges bunodontes Gebiss, 3. 1. 4. / 3.

Die 4 P sind relativ groß und zumeist einspitzig, doch auch mitunter mit kleiner Innenspitze. Der Größe entsprechend haben die P zwei Wurzeln, die 3 M sind trigonodont oder quadrituberkulär.

Die den Periptychiden zunächst stehenden *Artiodactyla* haben in ihren älteren Vertretern das ursprüngliche Gebiss von 44 Zähnen. Die Backenzähne sind brachydont. Die M haben vier paarweise angeordnete Höcker, wozu sich noch häufig ein bald vorne, bald hinten auftretender Zwischenhöcker gesellt. Viele *Artiodactyla* weisen noch weitere Nebenhöcker oder kräftig entwickelte Basalleisten auf. Der letztere untere M hat fast immer einen unpaaren fünften Höcker oder mindestens halbmondförmigen Talon.

Obwohl dies Gebiss ausgesprochen heterodont genannt werden muss, ist P 4 in seinem Habitus den Molaren sehr ähnlich und enthält die Bestandteile derselben bei einfacherem Aufbau aber bevorzugteren Ausbildung der vorderen Hälfte. (v. Zittel, Paläozoologie.) Nach dem Gebiss können wir die Artiodaktylen in drei

Hauptklassen einteilen: *Bunodontia*, *Bunolophodonta* und *Selenodontia*. Wegen ihres primitiveren Gebisses ist für vorliegende Untersuchungen die Gruppe der *Bunodontia* als die näher liegende zu bezeichnen. Aus gleichen Gründen beschränke ich mich auf die Familie der Suiden. Bunodontes Gebiss:  $\frac{3-2 \cdot 1 \cdot 4-3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4-3 \cdot 3}$

Obere und untere Molaren haben vier niedrige, konische Haupthöcker mit vielfach sehr zahlreichen Nebenhöckern. Die ältesten fossilen Formen haben sechs- und fünfhöckerige Molaren (*Pantolestes* Cope, *Cebochoerus*), spätere besitzen nur vier Haupthöcker mit zahlreichen kleineren Nebenhöckern.

Einer der ältesten bekannten Suiden aus dem mittleren Eocän, *Pantolestes* Cope (Homacodon Marsh.) hat Molaren mit sechs konischen Höckern und kräftig entwickelter Basalleiste. Die Prämolaren sind langgestreckt und  $P_4$  mit einem zweiten, nach innen gelagerten Höcker ausgestattet. Das obere Eocän zeigt uns noch zwei typische Suiden, von denen *Cebochoerus* Gervais fünfhöckerige Molaren ohne Basalleiste aufweist. Nur der letzte obere Molar besitzt nach rückwärts noch einen Talon. Die Prämolaren sind einspitzig mit Basalwulst. Die Molaren von *Choeropotamus* sind bereits nurmehr vierhöckerig mit zwei bis drei kleinen Zwischenhöckern; Prämolaren sind kurz und einspitzig.

Diese eocänen Suiden zeigen somit eine deutlich regressive Entwicklung, welche von da ab bei den miocänen Vertretern bis zu den rezenten Formen konstant bleibt.

*Palaeochoerus* (Unt. Miocän) hat Molaren mit vier Höckern und Basalleiste, letzter M mit Talon, Prämolaren sind ein- bis mehrspitzig.

*Sus antiquus* Kaup (*Sus erymantheus* Roth) aus dem oberen Miocän, ein wahrscheinlicher Nachkomme des *Palaeochoerus*, hat wie dieser nur Mol. mit vier Haupthöckern und zahlreichen, warzenförmigen Nebenhöckern.

Andere eocäne und miocäne Suiden der neuen Welt können wegen der Verschiedenheit dieses tiergeographischen Gebietes mit den Suiden der alten Welt nicht wohl in nähere Betrachtung gezogen werden.

Eine besonders auffallende Erscheinung ist das Verhalten von  $P_4$  bei *Palaeochoerus* Meißneri (H. v. Meyer) aus dem unteren Miocän von Eckinggen bei Ulm, *Sus antiquus* Kaup, oberes Miocän, sowie bei dem lebenden *Sus vittatus*.

Bei *Palaeochoerus* Meiß. besitzt  $P_4$  fast zentral auf der Kaufläche dieses ziemlich quadratisch geformten Zahnes einen Haupthöcker, dessen schneideförmige Ausläufer sich von vorne nach rückwärts ziehen. An der Außenseite (buccal) ziehen sich an den Ecken basale Wülstchen empor; lingualwärts ist der Zahn durch



drei bis vier ziemlich gleich hohe, kleine, aber noch wenig differenzierte Höckerchen umsäumt, die sich aus einer basal angelegten Wulst erheben.

Bei *Sus antiquus* ist derselbe Zahn bei ziemlich gleichem Habitus mit mehreren Höckern versehen. Der zentrale Haupthöcker des  $P_4$  bei *Palaeochoerus Meißneri* hat sich geteilt und bildet nun die beiden größten Höcker.

Jene drei basalen Erhebungen an  $P_4$  des *Palaeochoerus* finden sich bei *Sus antiquus* etwas nach dem Zentrum des Zahnes gerückt und machen einem neu hinzutretenden Basalbande an der palatinalen Seite des Zahnes Platz, welches aus vielen kleinen warzigen Höckerchen besteht.

Eine weitere Fortsetzung dieser Progressivität erfährt derselbe Zahn bei den rezenten Suiden *Sus scrofa* und *Sus vittatus*. Besonders deutlich ist das bei ersterem zu beobachten. Die beiden Außenhöcker der buccalen Zahnseite, welche bei *Sus antiquus* noch glatt in die Spitze verlaufen, setzen bei *Sus scrofa* seitliche Nebenhöcker an, welche besonders bei dem vorderen Höcker eine deutliche Umwandlung in eine dreiteilige Spitze zeigen, wie solche für die ersten Prämolaren und allgemein für den trituberkulären Backenzahn typisch ist.

Aus dem basalen Höckerband des *Sus antiquus* entwickeln sich in der Mitte der palatinalen Seite drei Höcker in erhöhtem Maße, welche nun den dritten dreiteiligen Innenhöcker bilden.

Die zwischen diesem und den beiden Außenhöckern befindlichen kleinen Erhebungen werden aus dem Zentrum mehr nach der vorderen Hälfte des Zahnes verlegt, ohne jedoch trotz der Beengung an Platz eine Reduktion in der Zahl zu erleiden.

Ein ganz ähnliches Verhalten wie bei  $P_4$  ist auch an  $M_3$  nachweisbar, welcher auf dieselbe Weise eine Vermehrung der Höcker erfährt, die bei einigen Suiden, wie erwähnt, die Zahl von 26—28 erreichen.

Auf Grund dieser Befunde dürften sich wohl mit Bezug auf die Differenzierung des Gebisses einige Schlussfolgerungen ungezwungen ableiten lassen. Die fossilen Formen der Bunodonten aus dem Eocän haben ursprünglich Molaren mit fünf Höckern, deren Zahl sich später auf vier vermindert. Dieser Umstand würde der Kükenthal'schen Theorie zur Stütze dienen, wenn nicht im weiteren Verlauf der Entwicklung bei gleichbleibender Zahnzahl die miocänen Formen, wie *Palaeochoerus*, zu den vier Höckern erst eine Basalleiste beim  $M_3$  noch einen Talon anlegen würden, wobei *Sus antiquus* des oberen Miocän diesen Elementen noch sehr zahlreiche Nebenhöcker hinzufügt. Die Prämolaren des *Cebochoerus* aus dem oberen Eocän sind noch einspitzig mit Basalband; der miocäne *Palaeochoerus* hat bereits mehrspitzige Prämolaren, die

sich in ihrem Aufbau in den späteren Formen immer komplizierter gestalten.

Es erscheint dabei die Annahme weniger nahe zu liegen, dass es sich um zutage tretenden Atavismus handeln könne, oder dass sich an der Bildung neuer Höcker auch neue Zahnpapillen beteiligt haben könnten. Viel entsprechender ist den angeführten Befunden wohl der Schluss, dass die Vermehrung der Höcker auf Teilung der bestehenden allein zurückzuführen ist.

Bei den relativ so starren Gesetzen der Vererbung wäre es ferner auffallend, dass zwischen Höckerzahl und Zahl der Wurzeln sich durchaus keine konstanten Beziehungen nachweisen lassen. Hätten die einzelnen Höcker ebensoviele einzelne Kegelzähne zu repräsentieren, so müsste ein entsprechendes Verhältnis der Wurzelzahl mindestens mit Bezug auf die Haupthöcker vorhanden oder doch in den Hauptzügen nachweisbar sein, denn gerade die Wurzeln verhalten sich viel persistenter, weil sie den Einwirkungen veränderter Existenzbedingungen mehr als die Zahnkronen entzogen sind. Nun zeigt uns die ontologische Untersuchung über die Zahnentwicklung, dass das primäre Moment des ganzen Vorganges in der Bildung der Krone, resp. der Zahnoberfläche liegt und dass die Entwicklung der Wurzeln nicht nur zeitlich, sondern auch nach seiner Bedeutung als ein sekundärer Vorgang aufgefasst werden muss, der sich eben dem primären Teil akkomodiert je nach den Anforderungen, welche die einzelnen Zähne an ihre Stützgebilde im Kiefer stellen. Die Form der Krone selbst ist wohl in erster Linie mit Bezug auf seine Veränderungen als ein Produkt der Ernährungsweise anzusprechen, erworben und variiert in Abhängigkeit von den Ernährungsverhältnissen.

Diese Schlüsse aus der phylogenetischen Entwicklung der Suiden stimmen auch vollkommen mit den Ergebnissen ontogenetischer Untersuchungen überein, nach welchen wir es bei dem mehrhöckerigen Backenzahn der Suiden nicht mit einer Verschmelzung mehrerer Kegelzähne zu einem, sondern mit einem Epidermoidalgebilde zu tun haben, das sich aus einfachen Anfängen allmählich ungewandelt und in regressiver oder progressiver Entwicklung innerhalb der Grenzen, welche Vererbung solchen Umbildungen ziehen, den Existenzbedingungen angepasst hat.

Aber auch die Cope-Osborn'sche Theorie, insofern als stets ein einspitziger oder einhöckeriger Zahn die typische Ausgangsform sein sollte, scheint nicht einwandfrei zu sein. An den Fischen ist schon bei den ältesten Formen dieser Klasse eine sehr heterodonte Bezahnung anzutreffen. Obgleich hier wie bei den Amphibien die physiologischen Anforderungen, welche an die Bezahnung gestellt werden, noch nicht so verschieden sein konnten wie bei den höheren Vertebraten, so ist bei demselben doch schon eine

sehr verschiedenartige und oft vielspitziige oder mit breiten Kauflächen ausgestattete Bezahnung vorhanden. Sogar ziemlich selten finden wir das Ausgangsstadium eines einfachen, kegelförmigen Zahnes im Sinne der Cope-Osborn'schen Theorie.

Dass aus sogen. Kegelzähnen sich später durch Hinzutreten von Basalanschwellungen, kleinen oder größeren Knospen und Höckerehen ein multituberkulärer Zahn entwickeln kann, ist wohl als erwiesen zu betrachten; andererseits aber kann man nicht sagen, dass der einspitziige Kegelzahn das typische Ausgangsstadium, nicht einmal die häufigste Ausgangsform der Entwicklung sei.

Das allererste Auftreten der Zahngebilde bei den ältesten und niedersten Fischen lässt an denselben schon Fältelung des Schmelzes und die sehr ursprüngliche Ausbildung mehrerer Spitzen erkennen, die bei den Amphibien und Reptilien schon sehr früh bis zur Entwicklung eigentlicher Mahlzähne fortschreitet.

Wie ein sehr verschiedenartiges Gebiss als viel ursprünglicher anzusehen ist, als die Cope-Osborn'sche Theorie gestattet, sehen wir z. B. besonders deutlich an der ziemlich engbegrenzten Gruppe der *Marsupialia*, bei denen wir alle möglichen Gebissarten antreffen. Von ihnen kann man nun wohl kaum annehmen, dass sie vor ihrem ersten uns bekannten Auftreten in der Triasperiode alle die von der Cope-Osborn'schen Theorie erforderten Etappen durchlaufen haben ohne Spuren davon zu hinterlassen.

Allerdings wäre hier der Einwand möglich, diese Entwicklungsstufen brauchten nicht bei den Marsupialien auffindbar zu sein, sondern bei den reptilienartigen Vorfahren derselben. Damit kommen wir aber nach Cope selbst wieder auf die *Theromorpha* zurück, die ebenfalls wieder mit äußerst heterodontem, raubtierartigem Gebiss einsetzen.

Es erscheint daher die Anschauung an großer Wahrscheinlichkeit zu gewinnen, dass als das allein Primäre bei der Bezahnung nur die epitheliale Zahnanlage anzusehen sei, aus welcher sich schon ziemlich direkt die den Existenzbedingungen der betreffenden Tiergruppe am besten entsprechende Bezahnung entwickelt.

Erst sekundär können Umbildungen eintreten, wobei selbstverständlich auch der einfache Kegelzahn ein Ausgangsstadium sein oder durch Zusammenrücken der Zahnanlagen im verkürzten Zahnbogen von einer Verschmelzung mehrerer Kegelzähne zu einem die Umwandlung in einen multituberkulären Typus vor sich gegangen sein kann.

Selbstverständlich machen vorliegende, an der Formenreihe der Suiden registrierte Befunde und Untersuchungen in ihrem bescheidenen Umfange keinen Anspruch darauf, eine Entscheidung im Streit berufener Biologen herbeiführen zu wollen. Es sind lediglich Versuche einer Beitragsleistung, die beim Besuch größerer

paläontologischer Sammlungen aus dem Interesse an zahnentwickelungsgeschichtlichen Fragen entstanden sind.

### Literatur.

- Cope, The homologies and origin of the types of molar teeth in the Mammalia. Journ. Philad. Acad. 1874.
- Dybowski, Studien über Säugetierzähne. Vorl. Mitt. Verhandl. d. zoolog. bot. Ges. Wien 1889, Bd. XXXIX.
- Fleischmann, Die Grundform der Backenzähne bei Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1891.
- Gaudry, Les enchainements du monde animal dans le temps geologique. Mammifères tertiaires 102, 1878, p. 54.
- Koken, Die Geschichte des Säugetierstammes. Naturwissensch. Rundsch. 1892.
- Kükenthal, Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugetierzähne. Öffentl. Rede, 30. Mai 1891 in der Aula der Univ. Jena. Jen. Ztschr. f. Naturw. 1892.
- Leche, Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XIX.
- Leche, Nachträge zu Studien etc. Morph. Jahrb. Bd. XX, 2.
- Magitot, Des lois de la dentition. Journ. anatom. physik. Paris, Tom. 19, p. 59.
- Nehring, Über die Gebissentwicklung der Schweine. Landw. Jahrb. 1888.
- Osborn, The Evolution of Mammalian Molars to and from the Tubercular Type. American Naturalist 1888.
- Röse, Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1894.
- Zur Phylogenie des Säugetiergebisses. Biolog. Centralbl. 1892.
- Schlosser, Beiträge zur Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morph. Jahrb. XII, 1887.
- Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biolog. Centralbl. 1890/91.
- v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie.
- Zuckermandl, Anatomie d. Mundhöhle in Scheff's Handbuch der Zahnheilkunde.

## Naturwissenschaft oder Köhlerglaube?

Von Prof. Dr. Aug. Forel.

(Schluss.)

Nach Wasmann sollen wir zur Identitätshypothese durch eine *Petitio principii* gelangen. Er sagt darüber: „Erst setzt man als unumstößliche Wahrheit voraus, dass alles Geschehen in der Welt seiner eigentlichen Realität nach nur mechanisch sein könne und daher dem mechanischen Energiegesetze, das man als „die Naturgesetze“ schlechthin bezeichnet, unterstehen müsse; und dann schließt man aus dieser Voraussetzung, dass auch das Denken seiner Realität nach mechanisch sein müsse, weil es sonst mit dem Energiegesetze unvereinbar wäre! Auf diese Weise ist es selbstverständlich sehr leicht, die restlose Identität des Psychischen mit den materiellen Gehirnprozessen zu beweisen; denn sonst wäre es ja „den Naturgesetzen widersprechend“, „wunderbar“, „mystisch“, „übernatürlich“ u. s. w. Aber man beweist damit in Wirklichkeit kaum etwas



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Zierler F. E.

Artikel/Article: [Beiträge u<sup>^</sup>ber die Differenzierung des Gebisses aus der Phylogense der fossilen Suiden. 508-519](#)