

Über den „horizontalen Zahnwechsel“ bei Mastodon und Elephas.

Von Dr. W. O. Dietrich.

(Mitteilung 3 der Paläontologen-Vereinigung Berlin.)

Mit 4 Textfiguren.

Auf Grund seiner an Serien von Altersstadien von Mensch und *Elephas* angestellten Untersuchungen über das Wachstum von Kiefer und Gebiß in ihrer Wechselwirkung aufeinander kommt O. AICHEL¹ zu dem Ergebnis, daß der sogen. „horizontale Zahnwechsel“, wie er hauptsächlich für *Elephas* und *Manatus* als eine Besonderheit beschrieben ist, gar nicht vorhanden ist, sondern daß es sich um eine Funktionstolge der Backenzähne von vorn nach hinten (mit gleichzeitiger Funktion zweier oder mehr Zähne) handelt, wobei die Zähne eine passive Rolle spielen. Die scheinbare Stellungsänderung, die der Zahn gegen den Kieferknochen vornimmt, beruht nicht auf einer Vorwärtsbewegung, einem Vorschieben der Zahnreihe aus dem Kieferast in den Kieferkörper unter dem Druck des nachrückenden Zahnes. Vielmehr wächst der Unterkiefer² am aufsteigenden Ast über die Zähne hinweg nach hinten und unten, und die vorn am Kiefer durch Altersausfall der Zähne freiwerdenden Teile werden im Oberkiefer umgebaut, im Unterkiefer resorbiert. Die Vorgänge, die zum Freiwerden der in großen Knochenkapseln in der Tiefe gebildeten Zahnkeime führen, stimmen mit dem für alle Säuger gültigen Kieferknochenwachstum überein. Die Tektonik des Kieferknochens ist eine durchaus funktionelle; zeitlebens wird er durch An- und Abbau umgebaut, und zwar nach der Formel: Beanspruchung weckt die Osteoblasten, Entlastung die Osteoklasten. Der von der Kaumuskulatur an der Beinhaut (Periost) verursachte Zug und Druck baut den Kieferast oben ab, unten und hinten an, wobei der Knochen durch Zuwachs sich zwar rückwärts verlängert, aber infolge von Knochenabbau am Kinn stets ungetähr gleiche Gestalt sich wahrt. An der Kinngegend wird resorbiert, weil sie infolge des physiologischen Anfalls des jeweils vordersten Backenzahns³

¹ O. AICHEL, Kansale Studie zum ontogenetischen und phylogenetischen Geschehen am Kiefer. Mit besonderer Berücksichtigung von *Elephas* und *Manatus*. Abh. d. preuß. Ak. d. Wiss. Berlin 1918.

² Die folgende Darstellung beschränkt sich auf den Unterkiefer von *Elephas* und *Mastodon*.

³ Das eigentümliche Nacheinander der Backenzähne im Gebiß der Elefantiden besteht mindestens seit dem Miocän und schon bei den geologisch älteren *Mastodon*-Arten (z. B. *M. angustidens*). Die Ursachen liegen in der \pm starken Verlängerung der hinteren Molaren — Zahnreihe länger als Kiefer — und in der Verkürzung des Kiefers (infolge Erhöhung

(und weil Schneide- und Eckzähne ja fehlen) außerhalb des Bereichs der Beanspruchung gerät (abgesehen natürlich von den das Kinn durchziehenden horizontalen Beanspruchungsbahnen); daher wird der vordere Kieferabschnitt durch Abbau oben (am Alveolarrand) und seitlich gleichsam zurückgeschnitten. In Fig. 1 ist der Rückmarsch, den der Kiefer von *Elephas indicus* durch Anbau hinten, Abbau vorn während des Lebens vollführt, nach AICHEL dargestellt. Man erkennt ohne weiteres, wie außerordentlich groß der Betrag der Resorption am Kiefervorderende ist; er beträgt mehr als die größte Kieferlänge. Die Zähne folgen in einer Reihe hintereinander; sie behalten (unter Rotation) ihren Platz in der Gebrauchsstellung bei; nur als Keim erleiden sie Verschiebungen und Drehungen, die ihnen der wachsende Kiefer erteilt.

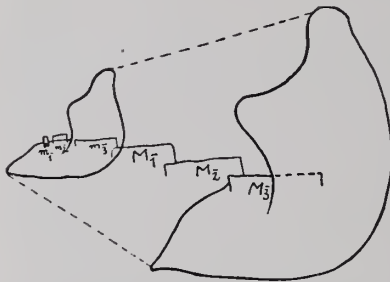


Fig. 1. Darstellung des Wachstumsweges des Unterkiefers von *Elephas indicus* nach O. AICHEL. Der Resorptions- und Appositionsraum ist durch die gestrichelten Linien angedeutet.

Das Neue und Besondere der AICHEL'schen Auffassung liegt in der außerordentlich starken Knochenresorption. Indem AICHEL ein Sondergeschehen in der Dentition von *Elephas* bestreitet und zu widerlegen sucht, ist er genötigt, seine Theorie mit einem Sondergeschehen auszustatten, nämlich mit einem einseitigen, linearen, schwanzspitzenwärts gerichteten Wachstum des Unterkiefers. Hierbei spielt auch die AICHEL'sche Auffassung von der Entstehung der Zahnform¹ mit hinein: Im Gegensatz zum Knochen, der durchaus funktioneller Bewirkung unterliegt, ist die Zahnkrone funktionell nicht angepaßt und auch gar nicht anpassungsfähig, denn der Schmelz, der den fertigen Zahn überzieht, ist ein zellooses, totes Produkt, das auf Reize gar nicht reagieren kann!

des Schädels). Beides sind Folgen der ungewöhnlichen Beanspruchung der Schädelkapsel: Vorn ziehen die sich mehr und mehr entwickelnden Stoßzähne des Oberkiefers und der Rüssel, hinten die Nackenmuskulatur und das Nackenband. Dadurch wird phylogenetisch die Zahnleiste gleichsam spiralg aufgebogen; die Zahnkeime überlagern einander immer stärker. Ontogenetisch müssen entsprechend (durch Vererbung) die Zähne gleichsam abgewickelt zum Vorschein kommen. Es ist also nicht richtig, die Zähne (3 „Milchmolaren“, 3 Molaren) in geschlossener horizontaler Zahnreihe darzustellen.

¹ O. AICHEL, Das Problem der Entstehung der Zahnform. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. 1915. „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.“

Die neue Wachstumstheorie erklärt nun auch, warum bei *Elephas* die Prämolaren fehlen. Sie fehlen deshalb, weil ihr Bett durch Resorption des vorderen Kieferabschnitts zerstört wird. Wenn untere Schneidezähne ($I_{\frac{1}{2}}$) dank ihres besonderen Gebrauchs (z. B. als Grabscheit, Stoßzahn) sich erhalten haben, sind Prämolaren vorhanden, weil das Gebiet, worin sie wurzeln, in den Beanspruchungsbereich des Kiefers fällt (*Mastodon angustidens* $\frac{3}{2}$ P, *longirostris* $\frac{2}{2}$ P, *tapiroides* $\frac{3}{2}$ P). Sobald die unteren $I_{\frac{1}{2}}$ schwinden, gehen die P fast ausnahmslos verloren, so bei *M. arvernensis*, *americanus*, *Borsoni*, *M. Pentelici* (der letzte mit sekundär [?] verlängerter Symphyse). Fehlen der unteren Stoßzähne bei Anwesenheit von P würde bedeuten, daß der Kieferteil, worin die P sitzen, durch Kleinheit der Molaren oder durch schräge Angriffsrichtung der Kaumuskulatur in den Bereich der Beanspruchung fiel. (Derartige Fälle kennt man äußerst wenig, vielleicht nur 1 oder 2, *Elephas planifrons*).

Ist ein so einseitig gerichtetes Wachstum am Unterkiefer der Elefantiden wirklich vorhanden? Sind die Molaren wirklich nur im Kiefer eingepflanzte, und nur mechanischer Abnutzung unterliegende Pflöcke? Oder vergrößert sich der Kiefer zeitlebens doch durch \pm allseitiges, appositionelles Wachstum, wobei die Zähne durch ihr Wachstum aus dem Kieferast in den Kieferkörper gelangen und in diesem sich nach vorn schieben?

Dank dem Entgegenkommen des Herrn Geheimrats ПОМРЕККJ, und seiner Anregung folgend, konnte eine reiche Serie verschiedenaltiger Unterkiefer von *Mastodon Andium*, die das geologisch-paläontologische Institut und Museum der Universität besitzt, untersucht werden. Diese ausgestorbene diluviale *Mastodon*-Art des bolivianischen Hochlandes erweist sich zur Überprüfung der MICHELSENschen Theorie als besonders geeignet.

Mastodon Andium zeigt im Unterkiefer eine Kombination primitiver und spezialisierter Merkmale. Das Molarengebiß ist sehr primitiv; auch die riesigsten letzten Molaren ($M_{\frac{3}{2}}$) gelangen nicht über das pentalophodonte Stadium hinaus. Die Leistungsfähigkeit der Molaren ist gering: Nur geringe Entfaltung von Nebenhöckern, fast kein Zement, ungewellter Schmelz, niedrige Kronen. Was die Zahnreihe betrifft, so nimmt die Größe ihrer Komponenten nach hinten nicht beträchtlich zu; das Stadium von *M. longirostris* (mit unteren $I_{\frac{1}{2}}$ als langen Stoßzähnen) wird nicht überschritten. Dagegen ist die Art in der Zahnfolge spezialisiert: Nur 2 Zähne sind gleichzeitig im Gebrauch und die Kaufläche ist maximal nur $\frac{1}{4}$ der MolarenGesamtlänge. Prämolaren fehlen. Die unteren $I_{\frac{1}{2}}$ sind als kleine Stummel in beiden Geschlechtern erhalten, Reste ihrer Alveolen noch nachweisbar, wenn $M_{\frac{1}{2}}$ und $M_{\frac{2}{2}}$ abgekaut werden. (Die oberen I^2 sind starke, gebogene, mit gedrehtem Schmelzband versehene Stoßzähne.) Die Unterkiefer sind ziemlich bedeutend verkürzt, denn die Molarenkeime sind gehoben und die Funktionsfolge der Molaren ist ausgeprägt elefantid. Der Kieferkörper ist niedrig, walzenförmig. *M. Andium* ist also im Molarengebiß sehr konservativ, in allem übrigen und in der Kieferform spezialisiert.

Das Erhaltenbleiben der Alveolen für die unteren Stoßzahnrudimente, das bei *Mastodon americanus* übrigens bis ins hohe Alter hinein beobachtet ist, spricht gegen einen so starken distalen Abbau am Kiefer, wie ihn AICHEL'S Theorie fordert. Diese eine Tatsache, auf die Herr Geheimrat ПОМРЕКЪ zuerst aufmerksam machte, ist allein schon geeignet, AICHEL'S Theorie zu erschüttern, denn es ist unverständlich, wie sich auch nur Spuren der Alveolen

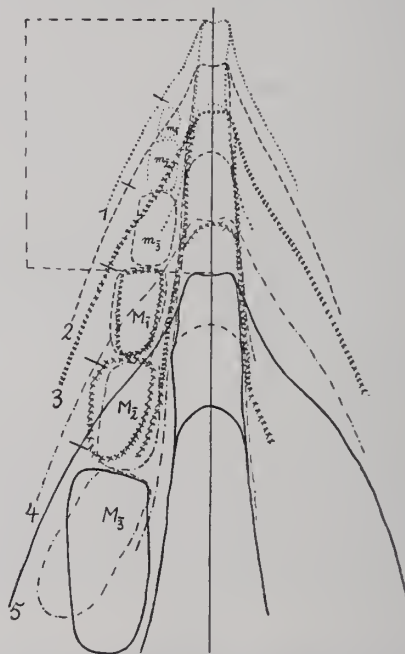


Fig. 2. 5 Altersstadien von *Mastodon Andium*-Unterkiefern (z. T. mit Benützung der von NORDENSKIÖLD veröffentlichten Unterkiefer). 1. Mit m_1 und m_2 , 2. mit m_3 und M_1 , 3. mit M_1 und M_2 , 4. mit M_2 und M_3 , 5. mit M_3 . Aufstellung nach AICHEL'S Theorie. Der Weg, den die Kinns Spitze durch Resorption zurücklegen würde, ist links angegeben.

nach dem in früher Jugend erfolgenden Ausfallen der Stoßzähne erhalten sollen, wenn der vorderste Teil des Kiefers der Resorption verfällt. Eine Theorie hat schon verloren, wenn auch nur die kleinste Tatsache ihr widerstreitet. In Fig. 2 sind 5 Altersstadien von oben so aufeinander projiziert, wie es AICHEL'S Theorie fordert. Das Gebiß bildet eine geschlossene Reihe, jeder Zahn bleibt, abgesehen von einigen Drehungen, an seinem Platz. Da nur zwei oder ein Zahn gleichzeitig abgekaut werden, ist das Zurückweichen der Kinns Spitze und das Zurückschneiden am Vorderteil des Kiefers sehr stark. Faßt man das in der Figur am linken Kieferrand

durch Striche senkrecht zur Wand bezeichnete hintere Foramen mentale ins Auge, so könnte dieses Kinnloch und der zugehörige Kanal nur erhalten bleiben, wenn er fast sagittal (und natürlich nach unten) verläuft. In Wirklichkeit sticht der Kanal quer, fast senkrecht und abwärts, durch die Außenwand und wird mit zunehmendem Alter ein immer längerer Tunnel, weil die Kieferwand nach außen immer dicker wird. Wäre AICHEL's Theorie richtig, so müßten also Blutgefäß und Nerven dieses Kanals sich quer durch den Knochen nach hinten und unten ihren Weg bahnen, und man sollte erwarten, Spuren dieser Wanderung auf der Kieferaußenwand, in seinem Innern und an der Wand des canalis mandibularis zu finden. Davon ist nichts zu beobachten: der Kanal

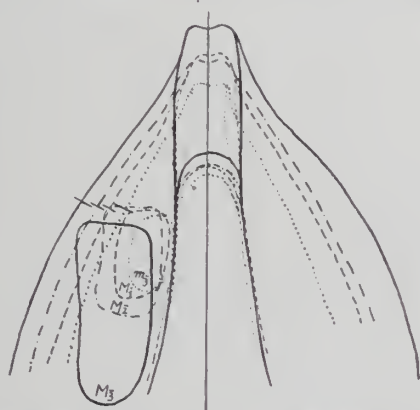


Fig. 3. 4 Altersstadien weiterer Kiefer von *Mastodon Andium* Cuv. auf die hinteren Mentalforamina justiert, wie es dem tatsächlichen Wachstum entspricht.

wandert nicht; er wird auch durch Resorption der Oberflächenschichten des Kieferknochens nicht verkürzt, sondern er behält auffallend konstant seine Lage bei. Seine Öffnung, das hintere Foramen mentale, liegt stets etwas über der Mitte des Kieferkörpers und ungefähr unter dem Vorderrand des jeweils vordersten Zahnes, bald etwas vor, bald genau unter ihm. Nach AICHEL müßte es nicht nur nach hinten, sondern auch nach unten rücken und im Alter dem Kieferunterrand genähert liegen, was nicht der Fall ist. Die konstante Lage dieses Kinnloches beweist, daß die Zähne zu dem Loch hinwandern, nicht umgekehrt. In Fig. 3 sind vier andere Unterkiefer von *M. Andium* auf das hintere Mentalforamen justiert, wie es der alten Auffassung vom Kieferwachstum und der Zahnschiebung entspricht, dargestellt. Der Kieferkörper wächst hauptsächlich durch Verdickung an der Außen- und Unterseite, fast gar nicht an der Innenseite; der Raum für die hohe

und schmale Zunge bleibt in der Breite ungefähr derselbe. (Die Unstimmigkeiten in der Überdeckung der Symphysen und Innenränder in Fig. 3 rühren teils von dem fossilen Erhaltungszustand her, teils von den bedeutenden individuellen Größenschwankungen, teils von sexuellen Unterschieden, die bei dem zu Gebote stehenden Material mit in Kauf genommen werden müssen.)

Die Tektonik des Kieferknochens beschränkt sich nicht nur auf die Oberfläche, sondern auch im Innern vollzieht sich dauernder Umbau. Alle Stöße, die die starre Zahnkrone beim Biß¹ empfängt, werden als Druck und Zug auf das Alveolarperiost wirken, das in hohem Grad funktionell beansprucht wird. An den von diesem gleichzeitig mit den Wurzeln gebildeten und zu deren Befestigung dienenden Knochenmassen, den Septa interalveolaria und intraalveolaria, muß sich dauernd Anbau und Abbau vollziehen. AICHEL leugnet, daß an diesen Spongiosakeilen (s. Fig. 4) vorn angebaut, hinten abgebaut wird, wodurch das Vorrücken der Zähne ermöglicht wird; das ist nach ihm ein gänzlich unmöglicher und unbewiesener Vorgang. Aber schon die auch von AICHEL gemachte Beobachtung einer aktiven Drehung des Zahnes um eine durch den Zahn selbst gehende Querachse (infolge des früheren Auswachsens der Vorderwurzel) macht dauernde Veränderungen an den den Zahn verkeilenden Spongiosamassen unumgänglich notwendig. Diese Querriegel entstehen und vergehen ununterbrochen während des Lebens, und wenn sich an dem fossilen Material der Vorgang ontogenetisch auch nicht beurteilen läßt, so ist doch an der Tatsache, daß die Spongiosamassen keine unüberwindlichen Hindernisse für das Vorschieben der Zähne bilden, nicht zu zweifeln. In Fig. 4, die nach einem von D. v. HANSEMANN dem Institut vermachten Unterkiefer gezeichnet ist, erkennt man zwischen M_2 und M_3 eine sehr dünne Scheidewand. Sie ist wie die Hinterwurzel von M_2 nach vorn durchgebogen, ein Beweis, daß der M_3 -Keim einen Wachstumsdruck ausübt. Die Scheidewand zwischen M_1 und M_2 ist ein breiter Keil, die zwischen M_1 und dem ausgefallenen m_3 ist nahezu verschwunden. Das Bild ist mutatis mutandis dasselbe, wenn die Milchzähne m_2 und m_3 in Kaustellung, M_1 als Keim vorhanden und m_1 ausgefallen ist. Die schräg durch den Kieferkörper setzende Grenze zwischen Basalteil und Alveolarteil des Kiefers ist in beiden Fällen dieselbe geblieben, und der vor dieser Grenzlinie liegende Kieferabschnitt hat sich durch Apposition verdickt und vergrößert; am Oberrand ist er nugebaut worden. Die Wurzelhöhlen des m_3 sind bis auf eine Delle von unten her durch Knochengewebe aufgefüllt. In dem Maße, wie M_1 hochgetrieben wird und seine Wurzeln zerstört werden, füllen sich seine Alveolen ebenfalls aus,

¹ Der Biß ist bei *M. Andium* teils quetschend, teils mahlend, weniger von hinten nach vorn wirkend, wie vorwiegend bei *Elephas*.

bis auch er gewaltsam vollends ausfällt. Im hinteren Abschnitt des Alvearteils wachsen Wurzeln und Knochenscheidewände gleichzeitig. Die Vorderwurzel von $M_{\bar{2}}$ hat sich senkrecht in die Spongiosa eingesenkt; sie wirkt als lotrechtes Stechruder, wenn die Zahnkrone als Schleifstein über die Kaufläche des Oberkiefers bewegt wird. Daß $M_{\bar{1}}$ und $M_{\bar{2}}$ sich bewegt haben, sieht man daran, daß die hinteren Wurzelzapfen klinognath sind, schräg nach hinten

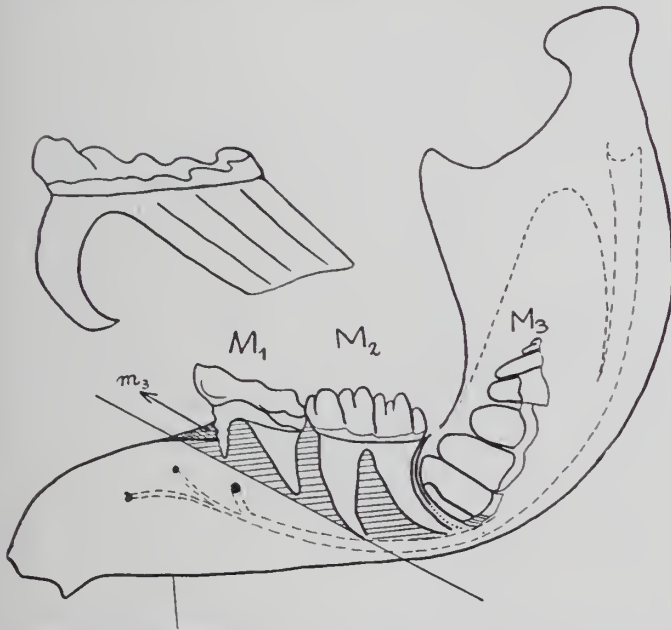


Fig. 4. *Mastodon Andium* Cuv. Unterkiefer von der Außenseite; der Kiefer ist durchsichtig gedacht, um die Wurzeln von $M_{\bar{1}}$ und $M_{\bar{2}}$ und den Dentinkeim von $M_{\bar{3}}$ zu zeigen. $M_{\bar{1}}$ ist auf die Kaufläche, $M_{\bar{2}}$ ist seitlich gesehen. Pars alveolaris schraffiert; die ausgefüllte Alveole des ausgefallenen m_3 , eine Delle, quer schraffiert, ebenfalls von oben gesehen. Hinter $M_{\bar{2}}$ ein rundes Foramen für den Durchtritt des 1. Joches von $M_{\bar{3}}$. Canalis mandibularis und Foramen mandibulare gestrichelt. Der senkrechte Strich am Unterrande des Kiefers gibt die hintere Grenze der Symphyse an. Über dem Kiefer alter $M_{\bar{3}}$ mit senkrechtem, vorderem Wurzelzapfen des 1. Joches und gemeinsamem, dauernd wachsendem Wurzelsockel der 2.—5. Joche.

in die Tiefe setzen. Besonders der zeitlebens wachsende gemeinsame Wurzelsockel des $M_{\bar{3}}$ (siehe Fig. 4) zeigt das Vortreiben der Zahnkrone deutlich. Der $M_{\bar{3}}$ -Keim in Fig. 4 ist erst ein Dentinkeim; auch sein vorderstes Joch ist noch ohne Schmelzkappe. Die Wurzel dieses Joches beginnt sich eben in das am Boden der Alveole entstehende Knochengewebe hineinzusenken. Der Kieferast

baut also unten und hinten an, gerade so viel wie der normalen Größenzunahme des auswachsenden Kiefers entspricht. Gleichzeitig mit dem Wurzelwachstum entsteht das Septum interalveolare zwischen $M_{\frac{1}{2}}$ und $M_{\frac{2}{3}}$ unter Zug von vorn und Druck von hinten. Gleichzeitig wird die Kuppe des ersten Joches mit Schmelz versehen. Sobald dann der Zahn vorn genügend verkeilt ist und der Wurzelzapfen gleichsam Grund gefaßt hat, taucht das erste Joch hinter $M_{\frac{1}{2}}$ in die Kaustellung empor. Vorher schon ist die Knochenwand am Kieferoberrand hinter $M_{\frac{2}{3}}$ resorbiert worden. — Bei alten Kiefern schiebt der $M_{\frac{2}{3}}$ nicht mehr bis an das hintere Kinnloch vor; der Platz des $M_{\frac{1}{2}}$ bleibt unter Einebnung der Löcher z. T. frei.

Unerklärt bleiben in der AICHEL'schen Theorie auch die *Mastodon*-Zähne mit Wechselstellung der Halbjoche (von *M. arviernensis* z. B.). Im Unterkiefer dieser Arten stehen die prätriten, äußeren Joche alternierend mit den Tälern der Innenhalbjoche, d. h. die Außenseite des Zahnes bleibt längs der Mediane gegen die Innenseite beträchtlich zurück. Dieses Zurückbleiben der prätriten Jochseite wird nach VACEK dadurch veranlaßt, daß sich vorn an der Außenseite basale Schmelzwucherungen (Kallus) bilden, welche die Außenjoche bei der Zahnschiebung aufhalten und gleichsam ein Vorseilen der Innenjoche verursachen. Auch die letzten Molaren zeigen diese alternierende Jochstellung¹. Der Zustand ist erblich festgehalten, denn nicht immer lassen sich stauende kallöse Schmelzmassen an der Vorderseite nachweisen.

Wenn man die AICHEL'sche Theorie des Kieferwachstums ablehnt, bleibt auch die Frage nach der Unterdrückung der Prämolaren in der Stammesgeschichte der Elefantiden neu zu beantworten. Es scheint, daß, ähnlich wie bei *Phacochoerus* die Eckzähne, bei den Mastodonten die unteren Stoßzähne durch ihr gewaltiges Größenwachstum eine das Prämolarengebiß schädigende Rolle spielen (Störung der Innervation usw. durch Untertunnelung). Kein Mastodont begegnet dieser Schädigung durch Erhöhung des Alveolarteils, worin die Prämolaren sitzen; der Kiefer bleibt niedrig walzenförmig. Im Molarenteil dagegen wird der Kiefer überhöht. Wir kennen kein *Mastodon*, bei dem alle 6 Backenzähne in geschlossener Reihe gleichzeitig gebraucht werden. Zwischen dem oligocänen *Palaeomastodon* und den ersten (untermiocänen) echten *Mastodon*-Arten klafft eine Wissenslücke. Deswegen läßt sich der Vorgang der Unterdrückung des Prämolarengebisses nicht in den Anfangsstadien verfolgen. Bei den ältesten Mastodonten ist die Funktionsfolge der Backenzähne ähnlich wie bei *Elephas*, nur graduell verschieden. Sie zeigen den sogen. „horizontalen Zahnwechsel“.

Geol.-pal. Inst. d. Univ. Berlin, 5. Juni 1921.

¹ VACEK's Erklärung bedarf der Nachprüfung. Nach SCHLESINGER handelt es sich um Rückverlagerung der prätriten Joche.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [1921](#)

Autor(en)/Author(s): Dietrich Wilhelm Otto (W.O.)

Artikel/Article: [Über den „horizontalen Zahnwechsel“ bei Mastodon und Elephas. 595-602](#)