

ÜBER DAS
MILCHGEBISS DER PAARHUFER.

EINE LITERATURGESCHICHTLICH-VERGLEICHENDE STUDIE
IN 2 TEILEN.

VON

H. BEHLEN,
HAIGER.

I. TEIL: LITERATURGESCHICHTLICHES.

Abkürzungen:

- m** — Molaren,
- p** — Prämolaren, von hinten nach vorn gezählt,
- d** — Milchbackzähne, desgleichen,
- o.** — obere Zähne,
- u.** — untere Zähne.

1863. L. Rütimeyer, Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Huftiere überhaupt, in den Verh. d. naturforsch. Gesellschaft III, Basel 1863.

Rütimeyer betrachtet die Zähne der Unpaarhufer und Paarhufer im wesentlichen als strukturell gleich zusammengesetzt. Er unterscheidet 3 Gruppen: 1. Gruppe Unpaarhufer mit homöodonten p ; 2. und 3. Gruppe Paarhufer mit heterodonten p . Die 2. Gruppe ist repräsentiert durch die bunodonten Schweine und Flusspferd nebst einigen fälschlich hieher gezogenen Unpaarhufern; die 3. Gruppe umfasst alle nicht bunodonten Paarhufer, also die Selenodonten.

Obere Milchbackzähne der 2. Gruppe. Sie weichen in sehr eigentümlicher Weise von den Ersatzzähnen ab. Die p sind reduzierte, seitlich zusammengedrückte m und bestehen aus der [zweihöckerigen] Aussenwand und dem vorderen Joch, während das hintere verkümmert. An den vorderen p schwindet auch der vordere Innenhügel. d_1 ist hier sehr häufig eine Wiederholung der m . Bei den vorderen d schwindet zuerst der vordere Innenhügel (an d_2), dann auch der hintere Innenhügel (an d_3) und verschmelzen gleichzeitig die beiden Aussenhügel in eine einzige Zacke.

Obere Milchbackzähne der 3. Gruppe. Anoplotherium, Dichobune, [Hyaе-]moschus aquaticus und [Tragulus-]kantschil verhalten sich vollkommen so wie die Schweine (2. Gruppe). d_1 entspricht, wenigstens zunächst bei Hyaemoschus und Tragulus einem m . d_2 ist von dreieckiger Gestalt und besteht aus einer durchaus normalen Hinterhälfte eines m und aus einer in die Längsachse des Kiefers gestellten Vorderhälfte. d_3 besitzt nur eine dreizackige Aussenwand, mit welcher das Nachjoch verschmilzt. Die übrigen Wiederkäuer der Gegenwart haben anders gebildete d . Paradigma: Hirsch. Die d sind dem m gleich gebildet und bestehen also aus 2 wohlgebildeten Zahnhälften: nur bei d_3 verkümmert die hintere Zahnhälfte etwas; mehr bei den Cavicorniern und Cameliden als bei den Cervicorniern.

Obwohl die oberen Prämolaren von Rütimeyer nicht zum Vergleich mit den Milchzähnen herangezogen werden, so ist doch des Zusammenhangs wegen nötig Rütimeyers Ansichten über die Zusammensetzung der p wiederzugeben. p_1 bildet einen einfachen geschlossenen Halbmond, er scheint dem hinteren Halbmond von m_1 zu entsprechen, allein er entspricht dem vorderen und die Hinterhälfte von m_1 ist unterdrückt bis auf eine ganz geringe Spur. Weit stärker ist der rudimentäre Halbmond ausgebildet an p_2 und p_3 . Dabei scheint die Aussenwand, wenn auch sehr verkürzt in ihrer Gesamtheit in diesen Zähnen vertreten zu sein. Auch bei sämtlichen Wiederkäuern gilt das Resultat, dass ihre p nicht etwa ausschliesslich, sondern nur vorzugsweise den vorderen Hälften der m entsprechen, während die hinteren Hälften der letzteren reduziert als undeutlich abgegrenzter Anhang der Vorderhälften erscheinen. Nur die javanischen Moschusarten und wohl auch das senegambische Moschustier [*Tragulus* und *Hyaemoschus*] weichen insofern ab, als nur p_1 noch dem heutigen Wiederkäuertypus folgt; die zwei vordersten p (p_2 und p_3) bilden schneidende Zacken wie bei *Anoplotherium* und sind wie bei diesen wesentlich nur aus der Aussenwand von m gebildet, vielleicht mit angeschmolzenen Teilen des Vorjochs. In letzterem Falle wären diese Zähne auch den vorderen p der Schweine gleich.

Untere Milchbackzähne bei sämtlichen Paarhufern. Die d sind Vorbilder der p . Obwohl es viel ungezwungener erscheint, die 2 hinteren Dritteile von d_1 mit m_1 parallel zu stellen, und das vorderste Drittel als Überschuss des Milchzahns über den Betrag eines späteren Zahnes zu betrachten, so glaubt Rütimeyer nichtsdestoweniger richtig zu urteilen, wenn er die 2 vorderen Dritteile von d_1 mit dem Ersatzzahn vergleicht und den hintersten Lappen als Überschuss betrachtet. d_1 ist bekanntlich m_3 sehr ähnlich, doch unterscheidet er sich durch die vollständigere Ausbildung einer hintersten oder dritten Zahnhälfte. Da aber der hinterste Prämolare alle Elemente von Molaren enthält, allein allerdings den hinteren Halbmond in sehr reduzierter Form, so scheint es ihm wohl richtig, den hintersten Milchzahn nicht etwa dem m_3 zu vergleichen, sondern dem p_1 , dessen hinterer Halbmond indes vervollständigt wäre und überdies das grosse Anhängsel, einer Zahnhälfte gleichwertig, erhalten hätte. Diese Deutung erscheint Rütimeyer um so richtiger, als auch d_2 sich vor p_2 namentlich durch auffallende Vervollständigung der hinteren Zahnhälfte auszeichnen soll,

Die unteren Prämolaren sind seitlich komprimierte *m*. Die beiden Vorderhügel verschmelzen bei *p*₁ zu einer einzigen, bei Palaeochoerus, Choeropotamus, Anthracotherium minimum, Dicotylen und selbst Sus jedoch noch zweispitzigen Zacke; der hintere Innenhügel verkümmert. Die *p* von Anoplotherium, Tragulus und den Wiederkäuern entsprechen *m* mit bedeutend reduziertem Nachjoch und in die Längsachse gedehntem Vorjoch.

Rütimeyer schliesst: »Es führen uns jeweilen die Milchzähne den gemeinsamen Inhalt des späteren Gebisses in einer Art vereinigten Budgets vor; das Ersatzgebiss verwertet dann den Betrag desselben zu spezielleren Zwecken; innerhalb sehr enger Grenzen bei *Imparidigitata*, wo höchstens die vordersten und hintersten Zähne der Reihe von dem gemeinsamen Plane etwas abweichen, weit mehr bei *Paridigitata*, wo die *p* fast durchgehends sich als weitgehende Derivate der *m* erweisen. Der analogen Lage entsprechend bleiben dann die Molaren diesem Grundtypus der Milchzähne treuer, während die Prämolaren ihn zu differenteren Spezialfunktionen umändern, als dies die vorderen Milchzähne tun Zur Beurteilung von Unterschieden zwischen der Spezies, zur Isolierung und Analyse der Zahnformen werden wir uns stets an die Formen des definitiven Gebisses halten müssen; allein wie Owen schon vielfach es nachgewiesen (Odontography), wird uns das Milchgebiss hauptsächlich leiten müssen bei der Untersuchung der Beziehungen zwischen benachbarten Genera, der Synthese; es weist uns auf die Zentren zurück, welche innerhalb oder überhalb der grossen Peripherie der Spezialformen liegen«.

1865. L. Rütimeyer, Über die historische Methode in der Paläontologie. Einleitung zu »Beiträge zu einer paläontologischen Geschichte der Wiederkauer, zunächst an Linnés Gen. Bos«, in den Verh. der naturforsch. Gesellschaft IV, 2, Basel 1865.

1867. L. Rütimeyer, Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes, 1. und 2. Abt. in den Neuen Denkschriften der allgem. schweiz. Gesellsch. f. d. gesamten Naturwissenschaften XXII, Basel 1867.

Auch diese Ausführungen über das Zahnsystem sind im allgemeinen eine Wiederholung derer von 1863. Rütimeyer schliesst auch (1867) hier mit folgenden allgemeinen Ergebnissen:

»In diesem Lichte allein (der Deszendenz) gewinnt auch die merkwürdige Tatsache, dass überhaupt in der grossen Mehrzahl der Säugetiere

dem bleibenden Gebiss ein davon meistens erheblich verschiedenes vorausgeht, eine neue und unerwartete Bedeutung. Physiologisch ist diese Tatsache offenbar ein Rätsel, in dem wir auf der einen Seite durchaus nicht gewahren, dass das Tier in gleichem Mafse mit dem Alter seine Nahrung wechselt, und andererseits auch eine ganze Anzahl von Tieren das ganze Kapital an Gebiss entweder sofort ausgeteilt erhält oder doch lebenslang zu vermehren imstande ist (Zähne von permanentem Wachstum). Ich stehe daher nicht an, hier von neuem auf die Rolle aufmerksam zu machen, welche ich dem Milchgebiss in einer früheren Arbeit [1863] zuschrieb, indem ich es als Erbteil früherer Formen an spätere beurteilte, oder als faktischer Betrag jener in neuerer Zeit so vielfach postulierten Übergangsformen in der Geschichte der Spezies . . . [z. B.]: Anoplotherium, Dichodon, Dichobune, Xiphodon u. s. w. vererben ihr Milchgebiss an Tragulus und Hyaemoschus, die Palaeochoeriden (Palaeochoerus, Choeropotamus) vererben die Charaktere ihres definitiven Gebisses an das Milchgebiss von Dicotyles u. s. w.«

Rüttimeyers Ansichten sind zwar noch sehr unsichere Versuche diese vielgestaltigen Verhältnisse zu deuten und einigermaßen unter einen Hut zu bringen, aber sie bilden immerhin die Grundlage der folgenden Untersuchungen.

1873. W. Kowalevsky, Monographie der Gattung Anthracotherium und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere, in den Palaeontographica N. F. II. 3, XXII, 1873.

Sehr wichtig sind Kowalevskys Ansichten über die Prämolaren der Paarhufer. Die *p* entsprechen weder der hinteren noch der vorderen Hälfte der *m*. »Wenn man die *p* als reduzierte *m* ansieht, so impliziert eine solche Annahme schon den Fall, wo diese *p* noch nicht reduziert und folglich den *m* gleich waren; in der Tat aber, je ältere Formen wir zur Untersuchung ziehen, desto schroffer wird der Gegensatz zwischen *p* und *m* . . .

Soweit unsere Erfahrung reicht, gehen die *p* von einer sehr einfachen, den *m* schroff entgegengesetzten Form in eine verwickelte über, wobei sie sich nach und nach komplizierten und endlich in vielen Fällen im Endresultat den *m* ähnlich werden« (z. B. unterer p_1 bei Alces, Tarandus und Dicotyles).

Obere Milchbackzähne. d_1 ist übereinstimmend bei allen Paarhufern immer wie ein echter *m* gestaltet, bloss etwas kleiner.

d_2 hat immer eine dreieckige Gestalt, indem an ihm immer nur die zwei hinteren Halbmonde vollständig ausgebildet sind. Der vordere innere Halbmond [ergänze der m !] fehlt, was diesem Zahn eine sehr charakteristische dreieckige Form gibt. d_3 ist noch einfacher. d_4 wird hier nicht weiter erwähnt. Bei den vorgeschrittensten jüngsten Ruminantiern, nämlich Boviden und vielen Antilopen büsst d_2 seine dreieckige Gestalt ein, kompliziert sich und wird m -ähnlich. Kowalevsky hebt hervor, dass es unrichtig wäre zu sagen, der hintere Teil von d_2 gleiche der hinteren Hälfte von m , indem z. B. die hintere Hälfte der m von Dichobune 3 Halbmonde hat. Andererseits hat freilich der hintere Teil von d_2 von Cainotherium 3 Halbmonde genau wie die m , auch ein innerer Halbmond der Mittelspitze des dreispitzigen d_2 ist vorhanden. Der Widerspruch gegen die vorher aufgestellte Regel scheint indes K. nicht aufgefallen zu sein. Nur die »Dreieckigkeit«, auf die K. so grossen Wert legt, bleibt also bei d_2 bestehen.

Untere Milchbackzähne. Als allgemeine Regel gilt hier folgendes: d_1 hat bei allen Paarhufern die bekannte sechslobige Gestalt (3 Halbmond- oder Höckerpaare); d_2 hat hinten 2 Loben, nach vorn zu wird dieser Zahn gewöhnlich scharf. Mit einer einzigen Aufnahme [die jedoch scheinbar ist, da Chalicotherium kein Paar- sondern ein Unpaarhufer ist] folgen alle lebenden und fossilen Paarhufer dieser allgemeinen Regel. Auf Hypothesen über die Herleitung oder Homologisierung der Milchzähne lässt sich Kowalevsky nicht ein. Nur nach einer gelegentlichen Äusserung S. 253, Anmerk. 2 bei Besprechung des d_1 eines Suiden von Mauremont, ist Kowalevsky geneigt, den d_1 einem m zu homologisieren, an dem das vordere Drittel superaddiert ist.

1880, 83. L. Rütimeyer, Beiträge zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche, 1. u. 2. Teil in den Abh. der schweiz. galäontolog. Gesellschaft VII, VIII u. X, Basel 1880/83.

Obere Milchbackzähne. Rütimeyer hält gegenüber Kowalevsky an seinen alten Ansichten fest. Bei den normalen Wiederkäuern folgen die d durchaus dem Plan der m , nur d_3 erfährt, obwohl in geringerem Grade, eine ähnliche Reduktion der Hinterhälfte und eine seitliche Kompression wie die p . Die Traguliden bilden eine besondere Gruppe, die sich dem bei den Omnivoren herrschenden Plane anschliessen; d_1 folgt dem m -Plan, d_2 ist in der Vorderhälfte auffällig

in die Länge gezogen und von dreieckiger Gestalt; die Hinterhälfte ist m-ähnlich, die Vorderhälfte dagegen kompress und schneidend. Letzteres noch mehr bei d_3 . Wie Kowalevsky die Form der d für alle Paridigitaten (Selenodonten und Bunodonten) gleichartig nennen und also d_2 von Suina und Tragulina als denjenigen von normalen Ruminantia gleichwertig erachten kann, ist Rütimeyer unersichtlich. Trotzdem wird man unschwer bei Rütimeyer Kowalevskyschen Wendungen begegnen.

Untere Milchbackzähne. Im Vergleich mit den m verhalten die d sich wie die p . Sie sind wenig von diesen verschieden bei den Wiederkäuern (ebenso wie bei neueren Imparidigitaten), wo nur d_1 den vollen Molarinhalt besitzt und sogar mehr als das, nämlich noch ein vorderstes Hügelpaar [vergl. 1873, Kowalevsky am Schluss!], wodurch dieser Zahn dreiteilig und insofern dem m_3 einigermaßen ähnlich wird, obwohl klar ist, dass an m_3 ein hinterstes und aus einer einfachen Schlinge oder Halbmond bestehendes Drittel zugefügt ist, während an d_1 ein vorderstes Drittel mit vollständiger Marke hinzukommt. Ähnlich verhält es sich bei Omnivoren, Anoplotherien und Tragulinen, wo die d , abgesehen von der Dreiteiligkeit des d_1 sich nur durch gestrecktere Form von den p unterscheiden.

Auch in der Zusammenhaltung der d , mit Ausnahme des u. d_1 , mit den p — früher mit den m — vollzieht sich bei Rütimeyer eine Annäherung an Kowalevsky.

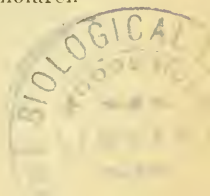
Die ohne Schwertstreich vollzogene Schwenkung Rütimeyers hinsichtlich der Auffassung des d_1 [1863 und 1867 tritt das Drittel hinten, jetzt vorn hinzu] beweist die Unsicherheit und Äusserlichkeit dieser Auffassung und daher auch der des ganzen Milchgebisses. »Das Milchgebiss führt, so schliesst Rütimeyer auch hier wieder, obwohl es nur aus 3 oder 4 [Milchback-]Zähnen besteht, uns doch jeweils gewissermaßen die Totalfunktion des erwachsenen Gebisses in einer Art kombinierten Budgets vor Augen, das dann von Molaren und Prämolaren zu spezielleren und diverseren Organen umgestempelt wird«. Rütimeyer hält also auch hier das Milchgebiss für primitiver als das definitive. Der Gedanke der »Totalfunktion« ist an sich richtig und auch in ähnlicher Weise gewandt, wie wir sehen werden, von

Schlosser 1886 und Stehlin 1899/1900 vorgetragen worden. »Das Milchgebiss bildet, sagt K., also eine Art Generalisation des gesamten definitiven Gebisses und wird uns in der Regel, namentlich bei synthetischer Vergleichung verschiedener Gebissformen allerlei Wegweisung bieten, während das definitive Gebiss und die von der Natur zu stande gebrachte Analyse oder Differenzierung vor Augen stellt. Das erstere wird uns also wohl auch in der Regel mehr memorative Verbindungslinien zwischen verschiedenen Tierformen aufdecken, das zweite mehr prospektive Spaltungen.« —

Inzwischen erfolgten die grossartigen, paläontologischen Entdeckungen im nordamerikanischen Tertiär, die eine Revolution in den Anschauungen über Verwandtschaft und Abstammung der Säugetiere hervorriefen. Die Fortschritte, die infolge dieser Entdeckungen auf unserem Gebiete gemacht wurden, haben einen äusserst prägnanten Ausdruck gefunden in einer nicht grossen aber sehr inhaltreichen und hochinteressanten Arbeit Max Schlossers.

1886. M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer, im Morpholog. Jahrbuch 12, 1886.

Schlosser berücksichtigt mehr als bisher — und das ist ein grosser Fortschritt — den Antagonismus beider Kiefer. d_1 des Unterkiefers und d_2 des Oberkiefers sind bei den Artiodactylen durchgehends komplizierter gebaut als die wirklichen Molaren. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Beschaffenheit schon sehr weit zurückdatiert. Schlosser findet solche schon bei ihren vermutlich condylarthren Vorfahren, den Periptychiden, so bei *Conoryctes* Cope. [Jedoch können m. E. die als Milchzähne (d_1 und d_2) angesehenen, abgebildeten oberen Zähne von *Conoryctes* auch wohl anders — als m oder p oder d von Perissodactylen — gedeutet werden.] Selbst bei den Perissodactylen sei der Milchzahn bedeutend grösser als sein Nachfolger, bei einigen sogar noch bedeutend komplizierter. »Der Zweck hiervon, sagt Schlosser, ist ohne weiteres klar, denn die hinteren Milchzähne sind es, welchen anfangs die Funktion der Zerkleinerung der Nahrung zukommt. Hätten dieselben die Gestalt ihrer Nachfolger, der Prämolaren, so könnten sie diese Aufgabe nur höchst unvollkommen, ja bei weitaus der Mehrzahl der Huftiere überhaupt nicht erfüllen, denn es stellen die Prämolaren



meist¹⁾ nur ganz einfache komprimierte Hügel dar, namentlich bei den geologisch älteren Formen. Dass bei den Perissodactylen diese auffallende Komplikation der Milchbackzähne nicht soweit gediehen ist, hat darin seinen Grund, dass hier die Prämolaren sehr bald aneinanderschlossen und an Ausdehnung und Zusammensetzung gewannen, wodurch der Raum für die Milchbackzähne wesentlich eingeschränkt wurde, während bei den Artiodactylen die Prämolaren ihre ursprünglichen Dimensionen bewahrt haben. Zu diesem Zweck — der Raumausfüllung — haben sich auch allem Anschein nach die p von *Dichodon* und *Rhagatherium* so beträchtlich verlängert und differenziert. Auch hier handelte es sich um Ausfüllung der Lücken zwischen den ursprünglich sehr weit abstehenden p . Wenn aber nun hier, nicht aber auch bei anderen Artiodactylen mit weit auseinanderliegenden Prämolaren diese Modifikation erfolgte, so ist zu bedenken, dass die beiden Genera Endglieder einer erlöschenden Formenreihe darstellen«. Diese Darstellung gibt uns keinen völlig befriedigenden Aufschluss über das Verhältnis der Milchzähne zu den Prämolaren. Soviel ist jedoch klar, Schlosser sieht die Milchzähne als Vorgänger der Prämolaren an, d. h. doch wohl, wenn mit diesem Wort überhaupt ein bestimmter Begriff verbunden werden soll, als vorgängige Dentition, aus deren Keimen auch die Prämolaren entstehen. Nicht ganz damit in Einklang zu bringen ist, wenn es weiter heisst: »Die Streckung der d begann wohl schon bei den allerersten Condylarthren, erreichte aber vermutlich bei den Phenacodontiden nur ein geringes Mass. Bei den Fleischfressern sind die hinteren d niemals komplizierter und grösser als ihre Nachfolger, der obere p_1 und der untere m_1 , die Reisszähne«. Nachfolger ist hier also in ganz anderem Sinne gebraucht, als örtlich-rückwärtige Folge, nicht als zeitliche Zahnfolge des Ersatzzahnes an derselben Stelle.

Auf die Theorie von Baume über das Milchgebiss, auf die Schlosser sodann näher eingeht, kann hier ebensowenig Rücksicht genommen werden wie auf die Theorien über die Dentitionen von Leche, Röse, Kükenthal, Schwalbe u. a.

¹⁾ Das trifft jedoch nur bei den Artiodactylen zu; bei den Perissodactylen, auch bei den ältesten, ist immer wenigstens der hinterste Prämolare und Milchzahn den Molaren wesentlich gleichgestaltet. Auch im Artiodactylenmilchgebiss ist schliesslich kaum mehr erreicht, als was bei den Perissodactylen schon durch die Gleichgestaltung des hintersten Prämolaren und Milchzahnes vorlag.

Schlosser hat sich jedoch mit der eben wiedergegebenen Auffassung des Milchgebisses nicht begnügt. In dem Kapitel »Ergebnisse« bringt er noch neue Gesichtspunkte. »Diese merkwürdige Komplikation der *d* bei Artiodactylen kontrastiert auffallend mit der Einfachheit der *p*, ist aber eine absolute Notwendigkeit, da die *d* wirklich und zwar ziemlich lange funktionieren«. Das trifft aber doch auch für den Perissodactylen zu, wie denn auch Schlosser fortfährt: »Auch bei den Perissodactylen sind die *d* viel komplizierter als die *p*, bei manchen — Rhinocерiden — erreicht sogar der verletzte *d* des Unterkiefers einen viel komplizierteren Bau als ein *m*, gerade wie der letzte untere *d* der Artiodactylen. Ähnliche Verhältnisse existierten zweifellos auch schon bei den Condylarthra. Bei allen Gliedern dieser Ordnung hatten wohl die hinteren *d* wenigstens eine ebenso komplizierte Struktur wie Molaren, und selbst bei den fleischfressenden Vorläufern der Condylarthren ahmte vermutlich der letzte untere *d* bereits die Form des Reisszahns, der letzte obere sogar vielleicht die eines *m* nach, wie *Didelphis*«. Das sind aber doch hinsichtlich der Condylarthra nur Vermutungen. Die Komplikation der *p* soll (S. 105) bei den Artiodactylen weniger notwendig gewesen sein, als bei den Perissodactylen. Als Gründe werden angeführt: »Erstens wird durch das innige Ineinandergreifen der *o*. und *u*. [Paarhufer-]Backzähne die vorhandene Kaufläche an und für sich besser ausgenutzt als bei den Perissodactylen, bei welchen — namentlich bei *Rhinoceros* — die Oberflächen der einzelnen Zähne noch genug Lücken übrig lassen. Sodann ist ja ein Teil der Paarhufer — die Bunodonta — ohnehin nicht auf ausschliessliche Pflanzennahrung angewiesen und endlich wird auch bei den Selenodonten der Gewinn der durch Verstärkung der *p* entstände, abgesehen von dem innigen Ineinandergreifen der *o*. und *u*. *m*. auch durch die Fähigkeit des Wiederkauens völlig entbehrlich«. Jedoch es greifen die Perissodactylenmolaren doch ebenso innig und völlig gleichartig ineinander wie bei den Artiodactylen. Die Lücken, oder vielmehr Löcher, nicht zwischen, sondern vielmehr in den Perissodactylenbackzähnen wiederholen sich in den Marken der Artiodactylen und wirken, nicht ganz so aber ähnlich, wie die Perforationen eines Sägeblatts zur Aufnahme des Sägemehls, zur Festhaltung der noch nicht ganz zerkleinerten Nahrung auf den Zähnen. Sodann sind gerade die *p* der wiederkäuenden Paarhufer schliesslich ebenso oder noch komplizierter geworden wie bei den Unpaarhufern, so bei *Alces*, *Tarandus* »und selbst schon, wie Schlosser

diesen zufügt, bei dem obermiocänen *Micromeryx*. so dass Rütimeyer sich veranlasst sah, die p geradezu für reduzierte m zu halten. während doch in Wirklichkeit gerade im Gegenteil die p ursprünglich noch ganz einfach waren und erst allmählich eine kompliziertere Struktur erlangt haben«. Der Kern der Sache ist eben der, dass die p bei den Paarhufern auf so ganz anderem Wege und offenbar viel später kompliziert geworden sind als bei den Unpaarhufern. bei denen schon in den ältesten Formen der hinterste p und d wenigstens fast m-gleich war und dieses also trotz der angeblich so nahen Verwandtschaft beider, die die Autoren sie in die engere Familie der Huftiere zusammenfassen lässt. Jedoch haben aber die Paarhufer, wie gerade Schlosser zeigt, sowohl im Zahnbau wie auch im Skelett, viel mehr Verwandtschaft mit den Fleischfressern wie mit den Unpaarhufern.

1887/88. M. Schlosser, Die fossilen Affen, Referat im Arch. f. Anthropol. XVII, 1887/88, S. 284.

»Auf die Komplikation der Prämolaren der Huftiere und Affen habe ich schon aufmerksam gemacht; es erfolgt dieselbe fast ganz wie jene der m. doch kommt es meist nur zur Bildung von scheinbaren halben m, ausser bei den Unpaarhufern«.

1888. Marie Pavlow, Le developpement des Équidae, nach Schlossers Zoolog.-Lit.-Bericht für 1888 im Arch. f. Anthropol. XIX, 1890/91, S. 159.

»Die Milchzähne galten bisher für einen altertümlicheren Typus als die Prämolaren, indem sie die Eigenschaften der Stammeltern des betreffenden Tieres wiederholen sollten; sie sind jedoch bei der Pferdereihe stets komplizierter als die Prämolaren und kommen den Prämolaren des jeweiligen nächstfolgenden Gliedes in dieser Formenreihe schon näher, sind also prophetisch — wie dies übrigens schon Rütimeyer bemerkt hatte. Referent (Schlosser) muss hier betonen, dass dieser Satz nur für die Huftiere gilt und auch da nur für die Perissodactylen. Bei den Fleischfressern findet das gerade Gegenteil statt, indem die Milchzähne hier stets noch den Typus der altertümlicheren Formen repetieren«. Also auch die Rütimeyerschen Schlagwörter »prophetisch« und »zurückweisend« oder »prospektiv« und »memorativ« (s. Rütimeyer 1880/83, 2. Teil, S. 8) wird man gut tun in die Rumpelkammer zu stellen; man rückt mit ihnen dem eigentlichen Problem nicht näher.

1890. M. Schlosser. Über die Deutung des Milchgebisses der Säugetiere, im biolog. Zentralblatt X, 3, Erlangen 1890.

Schlosser behandelt nach kurzer Erwähnung der Baumeschen Ansichten zwei neue Hypothesen von Oldfield Thomas und Jacob Wortmann über die Entstehung des Milchgebisses. Ich übergehe diese der vorliegenden engeren Aufgabe fernliegenden Ausführungen um so eher, als Schlosser S. 91 zu dem Resultat kommt: »So viel dürfte aus diesen Ausführungen hervorgehen, dass wir zur Zeit noch nicht in der Lage sind, den Zahnwechsel der Säugetiere in befriedigender Weise zu erklären. Wir sind bei dem bis jetzt vorliegenden Material weder im stande die allmähliche Entstehung von Ersatzzähnen nachzuweisen, noch erlaubt uns dasselbe ohne weiteres an die Verhältnisse bei den Reptilien anzuknüpfen und das definitive Gebiss der Säuger oder doch eines Teiles dieser Zähne mit den Ersatzzähnen der Reptilien zu homologisieren . . . Positiv wissen wir nur soviel, dass das Milchgebiss allenthalben in der Reduktion begriffen ist, sowohl bei den Marsupialiern als auch bei den Placentaliern. Die Stammformen der letzteren, die generalisierten primitiven Creodonten, die etwa zu Ende der Kreidezeit gelebt haben, besaßen sicher $3id, 1cd, 4pd$, somit das vollständigste Milchgebiss überhaupt bei 44 Zähnen, also $\frac{3}{3}i, \frac{1}{1}c, \frac{4}{4}p, \frac{3}{3}m$ möglich war, ein Verhältnis, das sich bei den älteren Raubtier- und Huftierformen — Hyrax, der ältesten Perissodactylen, Artiodactylen und wohl auch Amblypoden — noch eine zeitlang erhalten hat. Dann aber erfolgte wenigstens Reduktion des pd_4 — des vordersten. Die Insektivoren, Fledermäuse und Nager sowie Proboscidier erlitten eine sehr rasche Reduktion des Milchgebisses«.

Von hervorragender Wichtigkeit für die vorliegende Arbeit ist eine weitere Untersuchung Schlossers.

1892. M. Schlosser, Die Entwicklung der verschiedenen Säugetierzahnformen im Laufe der geologischen Perioden, in den Verh. d. deutschen odontolog. Gesellschaft III. 2 und 3, Berlin 1892.

Schlosser geht aus von der Ansicht, dass die ursprünglichen Säugetierzähne, Molaren wie Prämolaren, nur einfache alternierend ineinandergreifende Kegelhähne gewesen

seien. Cope und Osborn suchen den Übergang dieser einfachen Kegelzähne in die komplizierteren Molaren der heutigen Marsupialier und Placentalier nachzuweisen, bei den Oberkiefermolaren in den Trituberkularzahn, bei den Unterkiefermolaren in den Tuberkularsektorialzahn. Wir müssen des Verständnisses des Nachfolgenden wegen kurz auf diese Theorie eingehen; sie hat ihren Ausgangspunkt an den Molaren der Insektivoren und Fleischfresser (besonders Creodonten) und einiger Marsupialier wie *Didelphis* genommen.

Der Trituberkulartypus der *o. m.* zeigt einen vorderen Aussenhöcker (Paracon), einen hinteren Aussenhöcker (Metacon) und einen Innenhöcker (Protocon). Die Höcker sind im Dreieck angeordnet, jedem Höcker entspricht eine Wurzel. Der Tuberkularsektorialtypus der *u. m.* zeigt einen vorderen höheren Abschnitt und einen hinteren niederen, angeblich ursprünglich unausgebildeten. Der vordere Abschnitt greift stets den *o. m.* vor und besteht aus einem Aussenhöcker (Protoconid), einem Innenhöcker (Metaconid) und einem Vorderhöcker (Paraconid). Der hintere niedrigere heisst Talon oder Hypoconid: er soll anfangs erst als eine Basalknospe auftreten und später sich zur hinteren Hälfte des Zahns, dem Talon entwickeln. Der Talon würde also ebenfalls aus 3 Zacken bestehen, die aber (was zu ergänzen ist) nicht eine einfache Wiederholung der Vorderhälfte, sondern das Spiegelbild derselben darstellen würden. Man hätte also noch einen hinteren Aussen- und Innenhöcker und einen *m. F.* allerdings sehr hypothetischen Schlusshöcker, denn gewöhnlich kommt dieser überhaupt nicht in Frage. Der Talon greift hinter den oberen vorderen Aussenhöcker, oder umgekehrt ausgedrückt: der *o. m.* ruht mit seiner Delle auf dem Aussenhöcker des Talons. Schlosser macht darauf aufmerksam, dass die Oberkiefer immer ein wenig über die Unterkiefer herausragen und dass die oberen Zähne nicht allein zwischen, sondern auch ein wenig ausserhalb der unteren zu stehen kommen. Schlosser macht ferner darauf aufmerksam, dass die Deutung des Innenhöckers der *o. m.* als das ursprüngliche Element des Zahns nicht berechtigt zu sein scheint, vielmehr sei als solches eigentlich einer der Aussenhöcker anzusprechen. Schlosser wird darin bestärkt, dass auch bei den oberen Prämolaren die ersten Neubildungen stets auf der Innenseite des Zahnes auftreten, während das Homologon des Protocons zweifellos in dem primären Zacken — das heisst also im Aussenzacken — gesucht werden muss. Vorder- und Hinterpartie der *u. m.* haben je eine Wurzel.

Auf der eben skizzierten Stufe der Molarenentwicklung stehen viele Insektivoren, Fledermäuse und namentlich *Didelphis*, also neben einem Marsupialier die primitivsten Placentalier. Auch die ältesten Fleischfresser — Creodonten — stehen auf dieser Entwicklungsstufe. Bei den Carnivoren dagegen — und es ist für unsere spätere Untersuchung wichtig, auch hierauf einzugehen — und einigen Insektivoren erniedrigt sich beim u. m unter Schwund des Vorderzackens die Vorderpartie. Vorderpartie und Talon werden gleich hoch und gleich; der Zahn besteht also aus einem vorderen und hinteren Höckerpaar, denen je eine Wurzel entspricht. Jedes dieser Höckerpaare besteht aus Aussen- und Innenhöcker. Weiterhin unterliegt zuerst m_3 , dann m_2 noch weiterer Reduktion unter Verschmelzung der Wurzeln. Nur m_1 hat die ursprüngliche Tuberkularsektorialstruktur ganz bewahrt, der vordere Aussen- und Vorderhöcker entwickeln sich aber zu einer Schneide, und der über und vor ihm stehende obere erste Prämolare bildet sich eigentümlich um; beide zusammenwirkenden Zähne sind die Reisszähne (Reduktion). Bei der Anpassung der Carnivoren an gemischte Kost vergrößert sich bei den u. m der Talon und die o. m werden durch Sekundärhöcker, besonders einen inneren Hinterhöcker (*Hypocon*) verstärkt (Erweiterung).

»Unter allen Umständen — wir geben Schlosser wieder das Wort — lassen die hintersten Milchzähne in beiden Kiefern den ursprünglichen Trituberkular- und Tuberkularsektorialtypus besser erkennen als die eigentlichen Molaren. insofern in dem ersteren Falle die primitiven Elemente dieser Zahntypen noch sämtlich vorhanden sind, in dem letzteren Falle jedoch die neuen Zutaten. Höcker und Wülste der oberen Molaren noch viel weniger entwickelt erscheinen und jeder Zacken der unteren Molaren noch viel spitzer und höher, der Talon aber noch viel kleiner bleibt«. Durch diesen Satz ist ausgedrückt, dass der hintere untere d_1 dem später hinter ihm erscheinenden benachbarten m_1 , die oberen d_2 und d_1 aber den später je um einen Zahn nach hinten folgenden p_1 und m_1 gleichen, und sogar dann noch, wenn der untere m_1 wie z. B. bei den Feliden (s. Schlosser 1886. S. 110) noch weitere Reduktion. Verlust des Talons erlitten hat. Diese Auffassung der Milchzähne steht jedoch in gewissem Widerspruch mit der von 1886. wonach die Milchzähne als Vorgänger der Prämolaren, zwar provisorische funktionelle Vertreter der Molaren, doch aber eigentlich die Prämolaren wesens-

gleich und verwandt sind. Allerdings gilt dies zunächst nur von den Huftieren, aber unter Bezug auf die gerade dort 1886 (wie übrigens auch hier, 1892) betonten engen Beziehungen der Huftiere zu den Fleischfressern — S. 116: »Kurz, es gehen zuletzt die Endglieder der Huftiere ganz in den Formenkreis der Fleischfresser über und sind wir daher berechtigt, die Ungulaten von den Fleischfressern abzuleiten« — schliesslich und um so mehr auch von den Fleischfressern.

Der Pflanzenfressermolar wird aus dem Trituberkular- und Tuberkularsektorialtypus dadurch hergeleitet, dass beim u. m der Vorderhöcker (Paraconid) mit dem vorderen Innenhöcker (Metaconid) verschmelzen sollen. Die Übergänge dieser Verschmelzung werden jedoch nicht mitgeteilt und ein Verkümmern des Paraconids erschiene einfacher.

Beim o. m dagegen tritt wie beim omnivoren Carnivoren ein hinterer Innenhöcker (Hypocon) hinzu. Es entsteht so in beiden Kiefern ein vierhöckeriger Zahn, bestehend je aus einem vorderen und hinteren Aussen- und Innenhöckerpaar mit dem wesentlichen Unterschied, dass beim u. m jedem Paar eine Wurzel, beim o. m den beiden Aussenhöckern je eine, den beiden Innenhöckern aber ursprünglich nur eine starke Innenwurzel entspricht. Auf die entsprechend den Carnivoren zu erwartende Vergleichung der Milchbackzähne des u. d_1 mit dem m_1 und des o. d_2 und d_1 mit dem p_1 und m_1 wird von Schlosser nicht eingegangen.

Eine ähnliche Entwicklung führt zum Molarbau der Affen. Auch hier wird nicht auf eine analoge Behandlung der Milchbackzähne eingegangen.

Es folgt jetzt erst die Betrachtung der Prämolaren. »Gleich der m erleiden auch die unmittelbar vor dieser sich befindlichen p gewisse Veränderungen, die eine Vergrösserung dieser Organe bezwecken. Freilich sind diese Modifikationen im ganzen sehr viel geringer wie die der m, weil eben die p, infolge ihrer Stellung im Kiefer doch nicht jene Bedeutung erlangen, wie die m, oder doch nur dann, wenn das Kiefergelenk sich wesentlich umgestaltet und ausser der vertikalen Bewegung auch eine Bewegung in horizontaler Richtung ermöglicht wird wie bei Pflanzenfressern«. Die Reihenfolge der Veränderungen der Prämolaren ist: ursprünglich kegelförmig einwurzelig, dann Ausdehnung in der Längsachse besonders an der Basis, dann Zweiteilung der Wurzel, dann erhält der o. p_1 einen besonderen Innenhöcker mit

eigener Wurzel (die letztere Stufe ist der Ausgangspunkt für Fleisch- und Insektenfresser, Affen, Nager und Huftiere. (Reduktionen, die später wieder erfolgen, sollen hier unberücksichtigt bleiben). Bei Omnivoren erfolgt ebenfalls Entwicklung eines zweiten Aussenhöckers am $o. p_1$ und allenfalls auch Verstärkung des $u. p_2$. Bei Fleischfressern entwickelt der $o. p_1$ einen zweiten Höcker, der sich dann meist zu einer langgestreckten Schneide umgestaltet. Die Pflanzenfresser schliesslich haben teils sehr weit gehende Komplikation der p aufzuweisen, wobei dieselben zuletzt die Zusammensetzung des ersten Molaren annehmen, z. B. beim Pferd, teils verbleiben sie in einem ähnlichen Stadium wie jene der omnivoren Huftiere, doch bilden sich Vorsprünge auf der Innenseite. Dies sehen wir z. B. bei den Wiederkäuern. — Die Einführung der Begriffe »Omnivoren« in die Betrachtung ist störend und verwirrend, da sie unnötig phylogenetische Beziehungen zerreisst.

1892. W. B. Scott, The evolution of the premolar teeth in the Mammalia, nach Schlossers Zoolog.-Lit.-Ber. im Arch. f. Anthropol. XXIII, 1894/95, S. 155.

Am $u. p$ entspricht der ursprüngliche Zacken ebenfalls dem Protoconid der m , am $o. m$ und p muss der eigentliche Protocon entgegen Osborn in dem vorderen Aussenhöcker gesucht werden (s. auch Schlosser 1892, der ihn ebenfalls in einem der beiden Aussenhöcker der m sucht). Die Innenhöcker der $o. p$ sind weitere Zutaten — ein vorderer Innenhöcker (Deuterocon) und zum hinteren Aussenhöcker (Tritocon) ein hinterer Innenhöcker (Tetartocon). Weitere Zutaten zu den $u. p$ sind der Vorderhöcker (Paraconid), der Hinterhöcker (Metaconid), hier im Gegensatz zu den $u. m$ also nicht Innenhöcker, sondern Hinterhöcker. Dazu können Innenhöcker auftreten: zum Protoconid ein vorderer Innenhöcker (Deuteroconid) und zum Metaconid ein hinterer Innenhöcker (Tetartoconid). Bis auf die Bezeichnung des hinteren Aussenhöckers (oben Tritocon, unten Metaconid) ist also bei den p Gleichartigkeit der Benennung hergestellt. Auf die noch vorhandene Discrepanz in der Bezeichnung der m soll hier nicht weiter mehr eingegangen werden. Bemerkt soll nur werden, dass es mindestens höchst störend ist, mit Metaconid einmal beim $u. m$ den vorderen Innenhöcker, und zum anderen mal — beim $u. p$ — den hinteren Aussenhöcker zu bezeichnen. An den Milchzähnen ist die Bedeutung der einzelnen Höcker die gleiche wie bei den p und ergibt die Embryologie auch in

der Tat eine entsprechend zeitliche Aufeinanderfolge der Höcker. Also auch Scott sieht — und das ist wichtig — die Milchzähne als Vorläufer der Prämolaren, letztere als unmittelbar verwandt (Abkömmlinge) und wesensgleich mit den Milchzähnen an.

1891/93. K. A. Zittel, Handbuch der Paläontologie, I. Abt. Paläozoologie, IV. Bd. Vertebrata (Mammalia) München und Leipzig 1891/93.

Die Prämolaren verdrängen die zuerst vorhandenen Milchbackzähne und treten als Ersatz an deren Stelle. In der Regel erlangt ihre Zahnkrone nicht den hohen Grad der Differenzierung, wie bei den Molaren; sie sind meist kleiner, weniger in die Breite und Länge gedehnt als die Molaren und bleiben häufig in ihrer Entwicklung auf einem niedrigeren Stadium zurück. So bewahren z. B. die vorderen p sehr oft noch einfache konische Gestalt; die folgenden werden zwei- oder dreispitzig (triconodont oder trituberculär) und erst der letzte p erreicht in der Regel eine den m nahekommende Ausbildung und Komplikation.

Das Milchgebiss der Huftiere bewahrt nicht selten, wie Rüttimeyer gezeigt hat, Merkmale von phyletisch älteren Vorläufern und stellt in der Regel eine vollständige aber verkleinerte Ausgabe des definitiven Gebisses dar. Die 2 Grundanschauungen in der Auffassung der Milchzähne stehen hier nackt und unvermittelt gegenüber, ohne dass sich Zittel des Widerspruchs eigentlich gewahr geworden ist: die alte Rüttimeyersche, wonach die Milchzähne primitiver sind selbst als die Molaren und die neuere von Schlosser und den Amerikanern vertretene, wonach die Prämolaren ursprünglich einfache Kegelzähne waren, und die Milchzähne deren Vorläufer, Vorgänger sind. Implicite ist damit ausgedrückt, dass die Milchzähne ursprünglich nicht komplizierter gewesen sein können, da dann die Prämolaren, ihre Nachfolger, einen — nicht nachgewiesenen — Reduktionsprozess durchgemacht hätten. Letzteres ist auch um so undenkbarer, als dann geologisch und individuell früher ein spezialisierteres, differenzierteres Gebiss vorhanden gewesen wäre; das sich erst zu den einfachen Prämolarkegelzähnen reduziert und dann wieder zu den verschiedenen Milchbackzähnen (Fleischfresser, Huftiere, Affen) differenziert hätte.

Zurück zu Zittel. Bei den Paarhufern hat der o. d₁ die Form und Zusammensetzung eines echten m. Der letzte untere d (d₁) gleicht zwar m₃, besteht jedoch nicht aus den typischen 4 Höckern oder Halb-

monden und einem unpaaren hinteren Talon, sondern am Vorder-
 rande fügt sich ein zweihöckeriges Vorjoch an, so dass
 der $u. d_1$ aus 3 Paar Höckern oder Halbmonden zusammengesetzt ist.
 Die vorderen d sind stets einfacher als die m , häufiger aber etwas
 reicher ausgestattet als ihre Ersatzzähne. Im allgemeinen gleichen
 übrigens die vorderen d mehr den p als den m . Bezüglich des $u. d_1$
 ist es die Kowalevskysche rein äusserliche, gegenüber der allerdings
 noch äusserlicheren Rüttimeyerschen wenig fortgeschrittene Auffassung.

1899. Fl. Ameghino. On the primitiv Type of the Plexodont Molars
 of Mammalia, nach Schlossers Zoologie-Lit.-Bericht für
 1899 im Arch. f. Anthropol XXVII. 1900/02, S. 195.

Die Prämolaren und Milchzähne hatten ursprünglich die nämliche
 Zusammensetzung wie die m . Die Milchzähne verhalten sich in dieser
 Beziehung allerdings konservativer als die Prämolaren, welche bei den
 Sängern der nördlichen Halbkugel schon sehr einfach geworden sind.
 Die Grösse der Prämolaren hängt davon ab, ob die Molaren später
 oder früher erscheinen, weil hierdurch die Grösse des Raumes bestimmt
 wird, welcher für die ersteren übrig bleibt. Ebenso ist die Grösse
 und Zusammensetzung der Milchzähne von der Zeit des Erscheinens
 der Molaren abhängig. Diese zum Teil veralteten, zum anderen Teil
 spezifisch Ameghinoschen, durchweg unzutreffenden Aufstellungen sind
 von Schlosser gebührend abgefertigt worden.

1899/1900. H. G. Stehlin, Über die Geschichte des Suiden-Gebisses,
 I. u. II. Teil, in den Abh. d. schweiz. paläontolog. Gesellschaft
 XXVI. u. XXVII. Basel 1899/1900.

Die Homologisierungsversuche der Höcker der m der Suiden mit
 denen des Trituberkular- und Tuberkularsektorialtypus können hier
 übergangen werden. Wichtiger für unsere Untersuchung ist die Frage
 nach den Homologien im Prämolargebiss der Suiden, sofern es
 überhaupt erlaubt ist, diese Frage so speziell (nur auf die im grossen
 ganzen doch überaus einförmigen Suiden) zuzuspitzen. Hinsichtlich der
 $u. p$ läge alles klar. Zwar entdeckt Stehlin bei den Keimen eines
 solchen Zahnes von Montredon mit Verwunderung alle Elemente eines
 $u. m$, allerdings in etwas abnormer Stellung. Aber trotz dieser sich
 auf alle Details erstreckenden Analogie ist der vorliegende p_1 keines-
 wegs einem m homolog, vielmehr verhält er sich genau gemäss der für
 komplizierte Prämolaren geltenden Regel, welche Scott (s. o. 1892)

klargelegt hat. Kein Element des u. molarisierten p_1 ist wirklich das Homologon des ihm im m der Stellung nach entsprechenden mit Ausnahme des Protoconids (und jedoch auch, wie Stehlin später anführt, S. 196, des Paraconids, d. h. des Vordercingulums oder dessen Zunge).

» Scott bezeichnet, sagt Stehlin, den hinteren Aussenhügel unterer Prämolaren — wie es mir (Stehlin) scheint mit vollem Recht — als Metaconid, d. h. als Homologon des hinteren der beiden¹⁾ Hügel, welche am unteren Molaren den vorderen Innenhügel zusammensetzen, und die (neuen) Innenhügel erhalten dann als Spezialitäten der Prämolaren, welche den Molaren fremd sind, die neuen Namen Deuteroconid und Tetartoconid«.

Der Haupthöcker des u. p ist allerdings, aber nur bei einigen Suiden, schwach zweigipfelig, es dünkt mich daher, dass dieser Spaltung, zumal bei an Zerklüftungen so reichem Suidenzahn, nicht diejenige Bedeutung beigelegt zu werden braucht, wie es Stehlin und andere tun²⁾. Für die Hintercingula der u. p schlägt Stehlin als für weitere Neubildungen vor weitere neue Namen zu erfinden, worauf er sich indes nicht einlässt.

Auch für die o. p werden solche Homologisierungen versucht. Jedoch drohen diese Versuche zu einem Spiel mit Worten auszuarten. Stehlin selbst fühlt dies am besten, indem er diese Betrachtung mit den Worten schliesst, S. 199: »Der Leser versteht wohl nach diesen Bemerkungen, warum ich es vorgezogen habe, mich bei den Beschreibungen der alten naiven, wenn auch vielleicht etwas schwerfälligeren Bezeichnungen zu bedienen. Man darf sich überhaupt fragen, ob es sich jemals empfehlen wird, diese neue spekulative Terminologie, deren Wort für theoretische Erörterungen ja unbestritten ist — in rein deskriptive Arbeiten hineinzutragen, da diese sicher nichts an Verständlichkeit gewinnen würden. Jedenfalls aber bleibt das Experiment gefährlich, so lange jene Terminologie nicht mit peinlicher Konsequenz festgestellt ist. Dazu gehört aber nicht nur, dass alles, was

1) Vergl. auch Schlosser 1892, S. 214/15. Jedoch scheint die Zweigipfeligkeit des vorderen Innenhöckers des u. m der Huftiere hypothetisch.

2) Keineswegs darf diese Spaltung des Haupthöckers des u. p_1 bei Suiden in Verbindung gebraucht werden mit der des o. p_1 (vgl. Arch. f. Anthropol. XXIII, 1894/5, S. 130), da sie nicht antagonisieren; mit der Spaltung des o. p antagonisiert eine Spitze des Talons.

nicht homolog ist, auch verschieden benannt werde, sondern ebenso sehr, dass alles, was homolog ist, auch unter dem gleichen Namen figuriere«. Bleibt eben nur die Schwierigkeit zu erkennen, was dann wirklich homolog ist!

Das Milchgebiss. Auch Stehlin leitet diese Untersuchung, ganz im Stile Rütimeyers, Schlossers und Zittels, ein mit einer lebenatmenden Betrachtung, allerdings auch hier etwas teleologischen Anhauches, S. 203: »Das Milchgebiss von *Sus scrofa* verhält sich zum definitiven bekanntlich wie ein kleines spärliches Instrumentarium zu einem grossen reich ausgestatteten. Wie dieses ist es aus vorderen schneidenden und aus hinteren auf die Kauung eingerichteten Elementen zusammengesetzt. Während aber dem erwachsenen Tier 7 und je nach Ausdehnung des Talons (von m_3) mehr Hügelpaare für das Kaugeschäft zur Verfügung stehen, muss sich das junge mit je 3 in jedem Kiefer begnügen . . .«. Ein Übergangszustand, der den Bedürfnissen des heranwachsenden Tieres entspricht, wird dadurch hergestellt, dass verhältnismässig frühzeitig der molare Teil durch Hinzutreten des m_1 am Hinterende der Reihe, und der prämolare Teil durch dasjenige von p_4 am Vorderende erweitert wird. [m bricht nach A. Nehring, Über die Gebissentwicklung der Schweine, Landwirtsch. Jahrbücher, Berlin 1888, mit $4\frac{1}{2}$ —5 Monaten durch und bald darauf erscheint der Wolfszahn (p_4)]. Das eigentümliche Verhalten des letzteren ist also in diesem Sinne physiologisch motiviert und darin ist wohl auch die Erklärung für die soeben wahrscheinlich gemachte Stabilität dieses Verhaltens zu suchen. Die abnorme [frühe] Durchbruchzeit des p_4 bildet also ein wesentliches Moment im Zwei-Gebiss-system, und dürfte so alt sein wie dieses selbst«. Nachdem dann durch das Erscheinen des m_2 eine weitere Ausdehnung der Kaufläche gewonnen worden ist, erfolgt der Ersatz der d durch die Prämolaren oder wie Stehlin hier sagt, »durch ein von unten nachrückendes Schneidensystem«¹⁾. »Bei diesem Wechsel, fährt Stehlin

¹⁾ Dieses Schneidesystem im Prämolargebiss der lebenden *Sues* erklärt Stehlin S. 146 für eine Bildung *sui generis*, für die es eigentlich nirgends eine Analogie gibt. „Es ist durchaus unrichtig, diese Zähne, fügt er hinzu, wie immer geschieht, carnivorenartig zu nennen; noch viel weniger freilich kann hier von einem Streben nach Homöodontie die Rede sein, cfr. Zittel 1891/93, S. 312.“ Letzteres ist richtig, zum ersteren dürfte Stehlin wohl eine ganz einzigartige Stellung einnehmen.

fort, ist es bemerkenswert, dass während die d_1 und d_2 durch die entsprechenden p ersetzt werden, die noch nicht so lange in Funktion befindlichen d_3 neben den p_4 noch am Platze bleiben, sodass also auch während dieser Übergangsperiode ein kontinuierliches Stück Prämolargebiss in Funktion steht. Die Sukzession der Zähne ist mithin bis in alle Details physiologisch begründet. . . Aus diesen Erwägungen ergibt sich also, dass die viel diskutierte Frage, ob p_4 dem Milchgebiss oder dem Dauergebiss zuzurechnen sei, überhaupt eine unrichtig gestellte ist«.

Gegen diese Aufstellungen gibt es jedoch einiges zu erwidern. Nach Nehring 1888 bereitet sich beim Wildschwein der Wechsel von d_1 und d_2 im 14. oder 15. Monat vor, dergestalt, dass sie um diese Zeit meistens nur noch locker auf den sie verdrängenden m reiten. Wann ein Gleiches für d_3 eintritt, ist nicht angegeben; jedoch sind spätestens im 17. Monate alle d (d. h. d_1 , d_2 und d_3) gewechselt. Ferner erfolgt nach Nehring, »Die Gebissentwicklung des Reh-, Rot- und Schwarzwildes u. s. w. »im Forstwirtschaftl. Zentralblatt, 11. Jahrg., Berlin 1889« mit 16—17 Monaten der Wechsel der Milchbackenzähne, und zwar so, dass das vorderste Paar (d_3) derselben zuletzt gewechselt wird«. Dieser Wechsel findet also, auch wenn d_3 etwas zurückbleibt, im grossen ganzen durchaus gleichzeitig statt. Andererseits ist d_3 auch ebenso lange in Funktion als d_1 und d_2 , denn nach Nehring 1888 bricht mit 2 bis 3 Wochen der o. $p d_2$ und $p d_3$ und mit 4 Wochen $i d_1$ sowie demnächst auch der u. $p d_2$ und $p d_3$ durch.« Ein Gewicht auf das Funktionieren eines kontinuierlichen Stückes Prämolargebisses kann also nicht gelegt werden. Noch klarer tritt dies hervor, wenn man den Zahnwechsel der 2. Gruppe der Paarhufer, der Selenodonten, heranzieht, und auch diese dürfen, ja müssen bei den engen Beziehungen oder gar bei den identischen Verhältnissen im Milchgebiss der gesamten Paarhufer hier herangezogen werden. Beim Reh z. B. erfolgt nach Nehring 1889 der Ersatz der Milchbackenzähne ohne wesentliche Differenz in der Reihenfolge der einzelnen Paare gleichzeitig im 14—15. Monat.

p_1 (so nennt ihn auch Stehlin) hat beim Schwein keinen Vorgänger im Milchgebiss und ist darum, wie auch Stehlin erwähnt, von einigen Autoren als d_4 angesprochen worden. So schwankt noch 1901 Adloff (nach Schlossers Zoologie-Lit. Bericht für 1901 im Arch. f. Antropol. N. F. I. 1903/04, S. 30). Aber mit dem p_1 hat es

eine eigene und viel weiter tragende Bewandnis. p_1 zeigte dasselbe Verhalten nicht allein bei den Huftieren, sondern auch bei den Fleischfressern. So ist (nach Schlossers Referat über eine Schrift Thomas Oldfields in dem Zoologie-Lit.-Bericht für 1887, Arch. f. Anthropol. XIX., 1890/91, S. 115) »auch der vorderste der 7 Backzähne bei Huftieren und Fleischfressern ein echter p_1 und nicht etwa ein d_1 «. Nach Schlosser (1890, S. 88) ist von dem Beginn der Tertiärzeit an sogar in allen Stämmen der Placentaler Verlust von Milchzähnen zu beobachten, der freilich bei den Formen mit 4 p sich nur auf den Stellvertreter des vordersten p beschränkt. Auch S. 92 im Anfang, kommt Schlosser hierauf zurück:

»Weiter ist nach diesen Autoren (Thomas Oldfield und Wortmann) auch der vorderste — der 7. — Backzahn der Placentaler, wie beim Hund, Schwein, Pferd nicht als p_1 sondern als d_1 zu deuten. Ich kann diese Ansicht gar nicht scharf genug bekämpfen. In diesem Punkt weiss ich mich in Übereinstimmung mit Nehring, der mit vollem Recht diesen Zahn für einen echten p erklärt hat. Für einen d ist derselbe immer viel zu massiv und gross und seine Schmelzschicht zu dick«. Jedoch ist die Unterdrückung des d_1 in erster Linie auf die modernen Formen beschränkt. Zwar hat Schlosser 1890, S. 84 neben Hyrax auch die Unpaarhufer Gattung Tapirus nach d_1 bewahrt, aber sämtliche heutigen übrigen Unpaarhufer, sämtliche Paarhufer und Carnivoren haben ihn unterdrückt, während sich die volle Zahl von Milchzähnen findet bei allen geologisch älteren Huftieren — Palaeotherium, Paloplotherium, hier sogar 4 d bei nur mehr 3 p, sicher auch bei Anoplotherium, Hyopotamus etc. und zweifellos auch den generalisierten Creodonten. Demgegenüber will es also nicht allzuviel bedeuten, wenn Stehlin, S. 202, die bei Sus scrofa bestehende Sachlage als sehr alten Datums findet, die wahrscheinlich ebensoweit in die Vergangenheit zurückreiche als unsere gegenwärtige Kenntnis der Stammesgeschichte der Suiden. Seine Schlussfolgerung: »So zähe festgehaltene Einrichtungen pflegen aber einen Grund zu haben und es scheint mir, mit der (oben wiedergegebenen) Betrachtung werden wir den Tatsachen ungefähr gerecht« dürfte also gegenstandslos sein. Der bisherigen Auffassung des Zwecks und der Einrichtung des Milchgebisses der Suiden und allgemein der Paarhufer ist als von Stehlin nichts neues hinzugefügt, und was zugefügt ist, ist nicht völlig zutreffend.

Stehlin wendet sich sodann zum Strukturplan des Milchgebisses der Suiden. Die Grenze zwischen molarem und prämolarem Teil geht nach ihm mitten durch den o. d_2 , während im Unterkiefer ein einziger Zahn, d_1 , für die ganze aus 3 Hügelpaaren bestehende Kaufläche aufkommt. Diese beiden Zähne — der o. d_2 und u. d_1 — sind dann auch die für das ganze Milchgebiss besonders charakteristischen Gestalten, da sie dem Dauergebiss vollständig fremd sind. Die übrigen d schliessen sich viel enger an die ihnen funktionell entsprechenden Elemente des definitiven Gebisses — Stehlin nennt sie Nachfolger der Milchzähne — an. Der o. d_1 gleicht im allgemeinen einem ersten Molaren; d_3 ähnelt seinem Nachfolger, ist aber etwas kompresser, desgleichen die u. d_2 und d_3 ; ihre Profilansichten sind die typischen primitiver Prämolaren mit wohl markierter Vorderknospe. Danach sind die Milchzähne also doch z. T. molarer, z. T. prämolarer Natur und Verwandtschaft. Aber, kann man Stehlin einwenden, wie ist es bei den Selenodonten, bei denen der o. p_1 nicht dem Bau des molaren o. d_1 folgt, sondern dem des vorderen prämolaren d_2 und d_3 ? »Das Milchgebiss verhält sich, sagt Stehlin weiter, um ein bedeutendes indifferenter als das Dauergebiss; die verwandten Formen rücken sich gegenseitig ganz merklich näher, wenn man sie nach ihrer Jugendbezeichnung vergleicht. Vollständig ist indes die Indifferenz doch nicht; vielmehr entdeckt man zu den meisten stärkeren Abweichungen der zweiten Bezeichnung bei einiger Aufmerksamkeit ein Echo in der ersten«. Das ist ja und nein; das heisst — mit Rütimeyer — das Milchgebiss ist ursprünglicher, primärer als das Dauergebiss, und heisst wiederum das Dauergebiss ist ursprünglicher, primärer als das Milchgebiss.

Es interessiert besonders noch Stehlins den Homologien gewidmete Betrachtung. Stehlin bekämpft die übrigens von keinem Autor mehr festgehaltene Ansicht, der u. d_1 sei wie ein u. m_3 aufzufassen. Die Wurzeln entschieden die Gegensätzlichkeit beider. An m_3 gliedert sich der Ausdehnung des Talons entsprechend vom hinteren Wurzelpaare eine neue accessorische Wurzel ab. An d_1 dagegen befindet sich unter dem hintersten und vordersten Hügelpaare eine Doppelwurzel und die beiden Mittelhügel stehen bei manchen Formen, wie Dicotyles, Platygonus, Choeromorus völlig schwebend über dem zwischen den beiden Wurzeln ausgespannten Bogen, während bei anderen, wie Sus, Listriodon, Potamochoerus, Babirusa, Phacochoerus u. s. w. der äussere derselben eine frei gebildete, d. h. nirgends abgespaltene Supplementärwurzel

erhält. Daraus geht deutlich hervor, dass m_3 und d_1 keine homologen Bildungen sind. Stehlin hätte zufügen dürfen, dass letzteres auch auf die übrigen Paarhufer zutrifft, z. B. die Cerviden; übrigens bekommt auch der äussere Mittelhügel von d_2 sowohl bei Suiden (*Sus*), als Cerviden (*Capreolus*) hie und da eine solche Supplementärwurzel, und solche ist in leisen Andeutungen selbst bei d_3 hie und da zu erkennen. Auch können alle diese Supplementärwurzeln gelegentlich zwiegespalten auftreten und dokumentieren dadurch ihre accessorische Natur.

Eine andere Beobachtung betrifft die Art und Weise, wie die untere und obere Zahnreihe ineinandergreifen. Es ist dies meines Erachtens ein sehr wichtiger Punkt für die Beurteilung und Deutung des Milchgebisses der Paarhufer, weshalb ich auf Stehlins Ausführungen etwas näher eingehen muss. »Das 3. (hintere) Hügelpaar des u. d_1 fügt sich in das Tal des o. d_1 ein, genau wie das 2. (hintere) Hügelpaar jedes Mandibularmolaren in das Tal des gleichnamigen Maxillarmolaren, wogegen sich das 3. (hintere) Hügelpaar des u. m_3 mit seinem Vorderabhang am Hinterabhang des 2. (hintern) Hügelpaares vom o. m_3 usiert u. s. f. Andererseits kommt das vorderste Hügelpaar vom u. d_1 gar nicht mit dem o. d_1 in Berührung, vielmehr greift in das vordere Tal dieses Zahnes das Hügelpaar ein, welches die Hinterhälfte vom o. d_2 bildet. (Die Betrachtung eines Frischlingschädel macht diese Betrachtung unmittelbar greifbar.) Es ist also ganz klar, dass als accessorische Teile des Milchgebisses — wenn man von solchen reden darf — die im Ober- wie Unterkiefer das Vorderende der molaren Kaufläche bildenden Hügelpaare zu betrachten sind. [Letzteres ist weder klar, noch logisch, noch richtig. B.] Major, Rüttimeyer (s. jedoch R. 1883) und andere Autoren haben den u. d_1 als einen m gedeutet, der an seinem Vorderende ein drittes Hügelpaar entwickelt und diese Vorstellung vom Bau des Zahnes teilte auch Kowalevsky (1873), als er an dem Zahn von *Choeromoerus* [1. *Suide*? B.], Fig. 63 seiner Tafel VIII »ganz deutlich« einen zweigipfigen mittleren Innenhügel zu beobachten glaubte . . . Die richtige Analyse des Zahnes ist erst von Scott (1892) gegeben worden. Die 3 Aussenhügel sind die 3 (in die Längsachse gestellten) Urelemente Metaconid, Protoconid und Paraconid; die 3 Innenhügel haben sich an der Innenseite derselben abgespalten und die beiden hinteren derselben dürfen demgemäfs als Tetartoconid und Deuteroconid bezeichnet werden, während für den vordersten ein neuer Namen

zu bilden wäre. Der d_1 ist mit anderen Worten nicht einem Molaren homolog, wohl aber einem molarisierten Prämolaren, der aus seiner Vorderknospe ein drittes Hügelpaar entwickelt hat«. So richtig diese Schlussfolgerung ist, so wenig steht sie im Zusammenhang mit den vorhergehenden Betrachtungen, wonach die Homologisierung der Prämolaren noch so äusserst unsicher sein soll. Unvermittelt tritt hier wie dort der Begriff der Vorderknospe auf und unvermittelt wird diese — also offenbar ein accessorisches Element — dem alten Urelement des Paraconids homologisiert. Diese Vorderknospe soll nun die ursprüngliche Vorderwurzel der Prämolaren occupieren und ebenso der Talon der Prämolaren die Hinterwurzel. Ja, aber es bleibt ja das Hauptelement das Protoconid als solches noch kräftigst im Prämolaren, zum mindesten nicht weniger kräftig wie das Vorderhügelpaar im u. d_1 erhalten! und trotzdem gehen die Wurzeln an die sekundären Elemente über? Wie unbegründet, wie äusserlich! »Die bei Sus etc. auftretende accessorische Mittelwurzel gehört der Aussenseite an, steht also unter dem Protoconid; unter dem Deuteroconid (dem inneren Mittelhöcker) habe ich niemals eine solche beobachtet«. Erst lässt sich das Protoconid, das Hauptelement, von den Vorder- und Hinterknospen seine Vorder- und Hinterwurzel rauben, und dann bildet es sich wiederum eine äusserst schwächliche Wurzel aus; für das ihm fast gleichwertige aus ihm entsprungene Gegenelement, für den Innenhügel, hat es nicht die Kraft, eine solche accessorische Wurzel zu treiben; wie mechanisch, wie unnatürlich!

Ebenso wenig wie einem m_3 kann auch der u. d_1 einem m_1 homolog sein, der ein vorderstes Hügelpaar entwickelt; denn dann würde wohl vorn an der Vorderwurzel eine Abspaltung eintreten, wie hinten an der Hinterwurzel von m_3 . Wird durch diese Betrachtungsweise aber sicherer und klarer, was eigentlich d_1 ist? Die der Länge nach dreigipflige Struktur der u. d_2 und d_3 von *Dicotyles* und der eocänen Chöeromoriden verleitet Stehlin dazu, diesen Zahnbau mit dem des jurassischen Marsupialiers *Triconodon* für homolog zu halten, wenn er auch noch einige Bedenken hat.

Diese Betrachtungsweise wird auf die o. d fortgesetzt. An d_2 ergibt sich aus der Stellung der Wurzeln und aus der Art, wie die Krone in die untere Zahnreihe eingreift, die Verwandtschaft mit dem linear-zweigipfligen Prämolartypus *Scotts*, dessen äusserem Hinterhöcker (*Tritocon*) sich ein sekundärer Innenhöcker (*Tetartocon*) zugesellt.

sell. Der vordere Hügel, der den prämolaren Teil des Milchzahnes darstellt, ist als Protocon zu betrachten. Die Vorderknospe wird als Paracon gedeutet, sie ist bei geologisch älteren Formen stärker und erreicht bei den ältesten fast den Wert eines Hauptelements — während also die Vorderknospe der u. d und p sich in geologisch jüngerer Zeit immermehr zu einem, dem Hauptelement zuletzt fast gleichen Element entwickelt, sinkt die ursprüngliche, dem Hauptelement fast gleiche obere Vorderknospe zuletzt fast oder ganz auf den Wert Null zurück. Wie unstimmig!

Den besonderen Wert, den Stehlin sowohl bei den u. wie o. d auf Dicotyles, eine neue und anscheinend aberrante Form legt, halte ich für ungerechtfertigt.

Der molarenähnliche o. d₁ macht hinsichtlich seiner Wurzeln Schwierigkeiten. Bei älteren Formen sind die beiden Innenwurzeln verwachsen,¹⁾ später gespalten. Man sollte also auch wohl eine Spaltung eines ursprünglich einheitlichen Innenhöckers voraussetzen. Trotzdem soll am wahrscheinlichsten der o. d₁ seine beiden Innenhügel durch Abspaltung von den Aussenhügeln erhalten haben, — wir hätten dann den seltsamen Fall vor uns, dass ein neu entstehendes Kronenelement (der vordere Innenhügel des o. d₁) seine Wurzel von derjenigen eines anderen Elements (des hinteren Innenhügels) als das ist, aus welchem es selbst entsteht (vorderer Aussenhügel) abspaltet . . . Die Freiheit, mit welcher die Natur in diesen Zahnmetamorphosen waltet, ist so erstaunlich, dass man auf alles gefasst sein muss . . .«.

Ich möchte einstweilen nicht die Freiheit der Natur, sondern die der Auslegung hierbei annehmen.

»Vollkommen klargelegt wird die Geschichte der d₁ — wie der p₁ — erst durch die Entdeckung noch älterer Formen als die gegenwärtig bekannten werden. Alles weist eben darauf hin, dass die molarenartige Entfaltung des hinteren Milchgebisses eine so alte Einrichtung ist, als die analoge Ausgestaltung der Molaren selbst«. Gut! Das heisst denn doch aber nichts anderes, als die Milchzähne zunächst der Suiden und sodann der Paarhufer sind in ihrer spezifischen Struktur jünger als die Prämolaren, denn ihre Ausgestaltung ist ein späterer Anpassungsprozess an die Molaren. Das Milchgebiss ist in seiner spezifischen Ausgestaltung nicht, wie Rüti-

1) Richtiger „einheitlich“.

meyer will, ein altehrwürdiges, primitives Erbteil, sondern es geht — wie alles — in seiner morphologischen Ausgestaltung seine gesonderten, den Lebensfunktionen seiner Träger angepassten Wege. Ändern sich letztere, ändert es sich mit. Und letztere haben sich geändert!

Stehlin schliesst seine trotz gewisser Weitschweifigkeiten interessanten Auseinandersetzungen mit dem Satz: »Die Frage nach dem Urplan der Milchbackzähne wage ich hier nicht aufzuwerfen, weil uns die vorgezeichnete Basis (Suiden) zu eng erscheint, um dieselbe gründlich zu erörtern. Die Modifikationen, welche sich am Milchgebiss der Eocänformen einstellen, geben der Erwartung einigen Raum, dass die sämtlichen Milchzähne sich direkt auf den linear-dreispitzigen Zahntypus von Triconodon zurückführen lassen. Allein die Zweifel hinsichtlich der Deutung der Hinterzacken am d_2 und d_3 scheinen mir vorderhand noch eine Schwierigkeit für die Auffassung zu bilden«. Der Zahn von Triconodon zeigt bekanntlich 3 der Längsachse nach geordnete Höcker mit 2 Wurzeln unter dem vordersten und hintersten Höcker. Der Triconodontenzahn könnte also im Sinne Stehlins recht wohl direkt der Prototyp der d und p sein. Jedoch ist die Heranziehung einer zeitlich und gestaltlich so weit abliegenden und ungenau erforschten Form keineswegs durch die äussere Ähnlichkeit genügend begründet.

Wie sich bei Stehlins Zurückgreifen auf Triconodon die Rückführung der perissodactylen Milchzähne gestaltet, ist ganz unklar. Und doch müssten bei der sonst angenommenen engen Verwandtschaft der Perissodactylen mit den Artiodactylen sich auch die Milchzähne der erstern ungezwungen auf den Triconodontypus zurückführen lassen. Es gehen aber die Paarhufer und Unpaarhufer hinsichtlich der Komplikation der Milchzähne und im wesentlichen auch der Prämolaren völlig getrennte Wege. Es bleibt vor wie nach die Aufgabe bestehen, die Ursachen davon aufzusuchen. Ich finde sie in der relativ viel engeren Verwandtschaft der Paarhufer mit den Fleischfressern als mit den Unpaarhufern, worüber im II. Teil weiter gehandelt werden soll.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [59](#)

Autor(en)/Author(s): Behlen H.

Artikel/Article: [Über das Milchgebiss der Paarhufer 185-212](#)