

- MYRCHA, A.; RYSZKOWSKI, L.; WALKOWA, W. (1969): Bioenergetics of pregnancy and lactation in white mouse. *Acta Theriol.* **12**, 161–166.
- OGNEV, S. I. (1966): Mammals of the USSR and adjacent countries. IV. Jerusalem: Israeli Program Scientific transl.
- PULLIAINEN, E. (1973): Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in northeastern Lapland. *Ann. Zool. Fenn.* **10**, 487–494.
- SIIVONEN, L. (1972): Suomen nisäkkäät 1. Keuruu: Otava.
- SKAREN, U. (1978): Liito-oravan esiintymisestä ja ravinnosta Pohjois-Savossa. (Summary: The occurrence and winter food of *Pteromys volans* in North Savo). *Luonnon Tutkija* **82**, 139–140.
- SULKAVA, S. (1964): Zur Nahrungsbiologie der Habichts, *Accipiter gentilis* (L.). *Aquilo Ser. Zool.*, Tom. **3**, 1–103.
- TROJAN, P.; WOJCIECHOWSKA, B. (1967): Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European Common Vole – *Microtus arvalis* (Pall.). *Ekol. Polska* **15**, 811–817.
- TÖRMÄLÄ, T.; HOKKANEN, H.; VUORINEN, H. (1978): Outdoor activity in young flying squirrels, *Pteromys volans* L., in central Finland, *Säugetierk. Mitt.* **26**, 250–251.
- WEVER, R. (1962–1964): Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden Periodik (I, II, III). *Kybernetik* **1**, 139–154; **1**, 213–231; **2**, 127–144.
- ZWAHLEN, R. (1975): Die lokomotorische Aktivität der Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*). *Oecologia* **22**, 79–98.

*Authors' address:* Phil. lic. TIMO TÖRMÄLÄ, Phil. lic. HEIKKI HOKKANEN and Mr. HANNU VUORINEN, University of Jyväskylä, Department of Biology, Yliopistonkatu 9, SF – 40100 Jyväskylä 10

## Eine Hypothese zur Evolution microtoider Molaren bei Nagetieren<sup>1</sup>

VON J. NIETHAMMER<sup>2</sup>

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 7.1.1980*

### Abstract

*A hypothesis on the evolution of microtooid molars in rodents*

Demonstrated that during chewing in many rodents  $M^3$  and  $M_1$  are less involved than the other molar teeth. This may be an explanation for the evolution of microtooid molar patterns in which the molar rows are lengthened by an extension of  $M^3$  and  $M_1$ .

Das Backenzahngebiß der Wühlmäuse (Rodentia, Arvicolidae) besteht aus drei Molaren in jedem Kieferast. Die Schmelzschlingenmuster der Kauflächen dieser Molaren sind für die Bestimmung der Arten wichtig. Ihre Variabilität wurde in zahlreichen Arbeiten an inzwischen sehr umfangreichem Material untersucht, für die als Beispiel ANGERMANN (1974) zitiert sei. Dabei fällt auf, daß vor allem  $M^3$  und  $M^1$  inner- und zwischenartlich besonders große Unterschiede aufweisen können, wogegen die übrigen Zähne nur selten wichtige Kennzeichen liefern. Einen Parallelfall bilden die Ohrenratten (Rodentia, Muridae, Oto-

<sup>1</sup> Ergänzte Fassung eines beim 2. internationalen theriologischen Symposium in Brünn 1978 gehaltenen Vortrages.

<sup>2</sup> Herrn Prof. Dr. BERNHARD RENSCH zum 80. Geburtstag gewidmet.

myinae). Bei ihnen variiert die Zahl der Schmelzlamellen, die die Backenzähne bilden, besonders stark an  $M^3$  und  $M_3$ , sie ist an den übrigen Zähnen relativ konstant (Tab. 1).

Den strukturellen Besonderheiten entsprechend sind  $M^3$  und  $M_1$  bei den Arvicoliden wie den Otomyinen auch in der Größe besonders herausgehoben (Abb. 1 M und O, Tab. 2). Sie sind größer als ihr Widerpart im anderen Kieferast. Dies wird nicht durch unterschiedliche

Tabelle 1

## Variabilität von Molarenstrukturen bei den Arvicoliden und bei Otomys (Otomyinae)

Bei den Arvicoliden ist die Anzahl der lingualen Vorsprünge, bei den Otomyinae die Zahl der Lamellen der Molaren angegeben

	$M^1$	$M^2$	$M^3$	$M_1$	$M_2$	$M_3$
Arvicolidae	3-4	2-3	1-5	4-6	3	2
Otomyinae	3	2	4-10	4-7	2	2

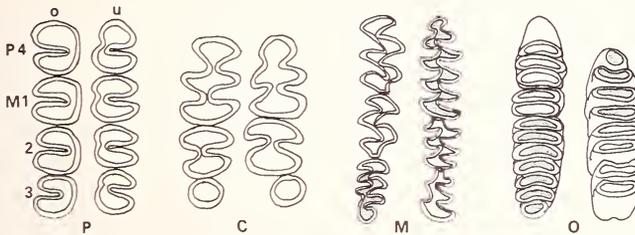


Abb. 1. Occlusalansicht der Backenzähne von P = *Pedetes* (Pedetidae), C = *Meriones crassus* (Gerbillidae), M = *Microtus arvalis* (Arvicolidae) und O = *Otomys tropicalis* (Muridae, Otomyinae). o = obere, u = untere Reihe.  $M^3$  und  $M_1$  an den „microtoiden“ Gebissen von *Microtus* und *Otomys* punktiert. Stufen zunehmender Komplikation: Bei *Pedetes* sind alle Zähne gleich. Bei *Meriones* ändern sich Gestalt und Größe von rostral nach caudal, doch ähneln sich obere und untere Reihe. Bei *Microtus* und *Otomys* sind zudem homologe Molaren in Ober- und Unterkiefer verschieden

Tabelle 2

## Vergleich homologer Längen an der oberen und der unteren Backenzahnreihe an der Kaufläche

Art	n	ZR	$M_1$	$M_2$	$M_3$
Arvicolidae					
<i>Microtus arvalis</i>	5	102	74	105	146
<i>Microtus agrestis</i>	3	102	79	112	136
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	6	100	78	111	143
<i>Microtus richardsoni</i>	2	101	71	109	163
<i>Arvicola terrestris</i>	5	94	80	103	110
<i>Clethrionomys glareolus</i>	10	100	84	101	128
<i>Lemmus lemmus</i>	3	100	82	97	137
<i>Ellobius fuscocapillus</i>	3	96	81	116	100
Otomyinae					
<i>Otomys tropicalis</i>	2	100	56	85	325

n = Anzahl vermessener Einzeltiere; ZR = obere Zahnreihe : untere Zahnreihe;  $M_1$  = Länge von  $M^1$ ; Länge von  $M_1$ ; entsprechend  $M_2 = M^2 : M_2$  und  $M_3 = M^3 : M_3$ ; alle Angaben in %.

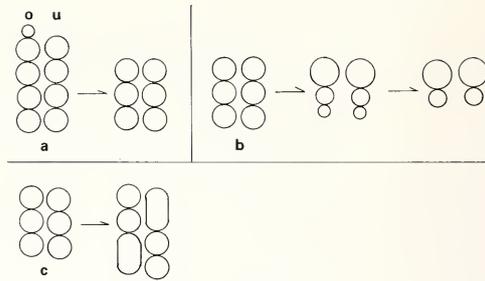


Abb. 2. Schemata einiger Evolutionstrends bezüglich der relativen Größe der Backenzähne bei Nagern. a: Abbau der Praemolaren von vorn nach hinten (Anfangsstadium bei Sciuriden). b: Nach caudal zunehmende Verkleinerung der Molaren (z. B. innerhalb der Muridae). c: Verlängerung von  $M^3$  und  $M_1$  zum microtoiden Gebiß (Arvicolidae, Otomyinae, verschiedene fossile Cricetidae, ähnlich wohl auch *Hydrochoerus*)

Zahnreihenlängen verursacht. Die mittleren Molaren,  $M^2$  und  $M_2$ , sind von ähnlicher Größe.

Abb. 2 zeigt evolutive Tendenzen für die Größenbeziehungen der Backenzähne von Nagern. Daraus wird ersichtlich, daß das „microtoide“ Gebiß verhältnismäßig komplex ist. Nicht nur die Molaren einer Reihe haben unterschiedliche Form und Größe, sondern Ober- und Unterkiefermolaren unterscheiden sich ebenfalls in der Größenabstufung.

Microtoide Gebisse wurden außerdem von fossilen Cricetiden, so den Gattungen *Microtia* (FREUDENTHAL 1976) und *Microtocrictetus* (FAHLBUSCH und MAYR 1975) beschrieben. Zweifellos sind sie also bei den myomorphen Nagern mehrfach unabhängig entstanden.

Damit stellt sich die Frage nach den Bedingungen, die zu dieser Konvergenz geführt haben mögen: 1. Warum besteht ein Selektionsdruck zur Verlängerung und Komplizierung von  $M^3$  und  $M_1$ ? 2. Warum dürfen  $M^3$  und  $M_1$  stärker variieren als die übrigen Molaren?

Zur Beantwortung ist zu erörtern, ob sich  $M_1$  und  $M^3$  in der Funktion von den übrigen Molaren unterscheiden. Die Backenzähne dienen dem Zerreiben der überwiegend aus Pflanzenteilen bestehenden Nahrung. WEIJS (1976) hat das Kauen bei Laborratten (*Rattus norvegicus*) vor dem Röntgenschirm gefilmt und analysiert. Danach wird die Nahrung nur beim Vorziehen des Unterkiefers zermahlen, nicht bei dessen Rückführung. Dies leuchtet bei Betrachtung des Schädels unmittelbar ein (Abb. 3): Bringt man an einem Rattenschädel die obere und untere Molarenreihe genau zur Deckung, so erreicht der Unterkiefer seine kau-

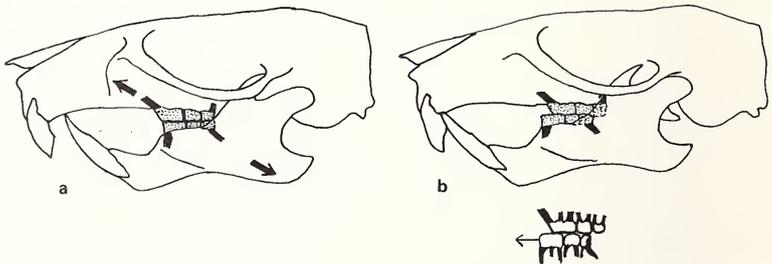


Abb. 3. Extremstellungen des Unterkiefers von *Rattus rattus*. a: Obere und untere Molarenreihe decken sich, obere und untere Schneidezähne sind durch eine Lücke getrennt. b: Unterkiefer bis zum Kontakt der Schneidezähne vorgezogen. Vorderrand von  $M_1$  und Hinterrand von  $M^3$  nun frei. Dies ist darunter nochmals herausgezeichnet. Die Bewegung von a nach b entspricht dem „power stroke“ beim Kauen. Pfeile in a etwa in Zugrichtung des oberflächlichen Musculus masseter. In gleiche Richtung weisen die Randwurzeln von  $M^1$  und  $M_3$

dale Extrempstellung und kann im Gelenk nicht weiter rückwärts verlagert werden. Beim Vorziehen bestimmen die oberen Schneidezähne die rostrale Extrempstellung der Mandibel. Das Vorziehen kann nur durch den bei den Nagern besonders kräftigen Musculus masseter erreicht werden (TURNBULL 1970). Beim Vorziehen werden vor allem der Vorderrand von  $M^1$  und der Hinterrand von  $M^3$  durch Druck beansprucht. Zu erwarten wäre demnach eine Verstärkung dieser Zähne in Zugrichtung des Musculus masseter, und diese Verstärkung ist tatsächlich deutlich erkennbar. Soweit die Molaren mehrere Wurzeln haben, sind ihre Endwurzeln verstärkt und in Zugrichtung des Musculus masseter orientiert. Bei dauerwachsenden, einwurzeligen Molaren (in der Literatur oft irreführend als „wurzellos“ bezeichnet) sind stattdessen die entsprechenden Wände abgeschrägt (Abb. 4). Diese Orientierung der Wurzeln habe ich bei vielen Nagerarten, so auch bei zahlreichen Muriden-, Arvicoliden-, Gerbillidenarten festgestellt. Würde die Nahrung beim Zurückziehen des Unterkiefers zermahlen, müßten die Endwurzeln von  $M^3$  und  $M^1$  schräg nach rückwärts und oben orientiert sein, was aber nicht der Fall ist. Aus der übereinstimmenden Richtung der Molarenwurzeln ist zu schließen, daß nicht nur bei *Rattus*, sondern auch bei den meisten übrigen Nagerarten, unter anderem auch bei den Arvicoliden und Otomyinen, die Zähne vor allem beim Vorziehen des Unterkiefers beansprucht werden.

Bei dieser Mahlbewegung können die Occlusalflächen der oberen und unteren Zahnreihe nicht über ihre gesamte Länge in Kontakt bleiben (Abb. 3). Vielmehr werden dabei die Vor-

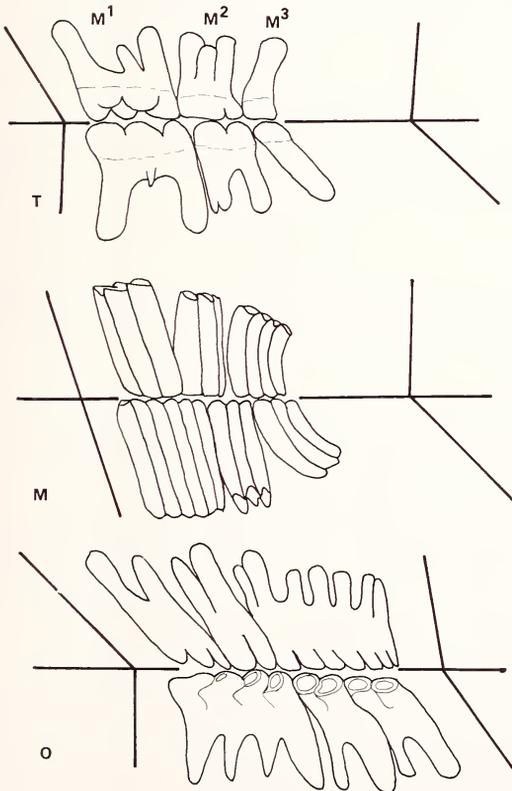


Abb. 4. Molaren von T = *Tatera robusta* (Gerbillidae), M = *Microtus arvalis* (Arvicolidae) und O = *Otomys tropicalis* (Otomyinae). Oben obere, unten untere Reihe. Querlinie Kauebene, daran ansetzende Striche ungefähre Richtung der benachbarten Randwurzel

derfläche von  $M_1$  und die hintere Kaufläche von  $M^3$  zunehmend freigelegt. Sie werden dabei entlastet und tragen nicht weiter zur Kaufunktion bei. Voraussetzung sind gleiche Länge von oberer und unterer Backenzahnreihe, volle Deckung der Zahnreihen zu Beginn der Mahlbewegung und Mahlen beim Vorziehen der Mandibel. Nach Tab. 2 sind die Kauflächen der oberen und unteren Zahnreihen auch bei den vermessenen Arvicoliden und bei *Otomys* annähernd gleich lang. Auch bei ihnen sind bei vollem Molarenkontakt die Schneidezähne deutlich getrennt. Wenn sie sich berühren, haben die Molaren eine der Abb. 3b für *Rattus* entsprechende Stellung. Demnach dürften auch bei Arvicoliden und Otomyinen die Enden von  $M_1$  und  $M^3$  weniger beansprucht werden als die restlichen Kauflächen.

Damit wäre eine abweichende Funktion von  $M_1$  und  $M^3$  im Vergleich zu den übrigen Molaren gefunden: Diese beiden größen- und formvariablen Zähne sind funktionell weniger stark eingespannt als die übrigen. Das führt zur Hypothese über die evolutiven Gründe für ihre Besonderheit:  $M^3$  und  $M_1$  sind deshalb besonders variabel, weil ihre Funktion weniger bedeutend ist und daher auch eine Funktionsminderung bei zufälliger Formänderung weniger nachteilig ist.

Hier wäre einzuwenden, warum gerade die funktionell weniger wichtigen Molaren bei Arvicoliden und Otomyinen meist größer und komplexer sind als ihre funktionell wichtigen Gegenspieler?

Die Antwort ergibt sich aus der Ernährungsweise. Vor allem die Nahrung der Arvicoliden – vorwiegend grüne Pflanzenteile, vielfach von Gräsern – bedarf gründlicher Zerkleinerung. Die Wirksamkeit der dazu benötigten Kauflächen nimmt mit ihrer Verlängerung und der Vermehrung querlaufender Schmelzbänder zu. So betragen bei den europäischen Muriden die Längen der oberen Molarenreihen etwa 16–18% der Condylabasallänge, bei den europäischen Arvicoliden sind es 22–25% und bei *Otomys tropicalis* ebenfalls 22%. Die Vergrößerung von  $M^3$  und  $M_1$  durch Anbau an den Enden war offensichtlich das Mittel zur Verlängerung der Zahnreihen. Bei einer solchen Entwicklung müssen die Zahnreihen gegeneinander verschoben worden sein, um sie in der Ausgangsstellung zur Deckung zu bringen und den Vorteil ihrer Verlängerung nutzen zu können.

### Zusammenfassung

Es wird gezeigt, daß bei vielen Nagerarten der letzte obere und der erste untere Molar beim Kauen weniger beansprucht werden als die übrigen Backenzähne. Dies mag die Erklärung für die Evolution microtoider Molaren liefern: Hier wurden die Zahnreihen vor allem durch die Vergrößerung von  $M^3$  und  $M_1$  verlängert.

### Literatur

- ANGERMANN, R. (1974): Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von VAVILOV's „Gesetz der homologen Serien“. Symp. Theriologicum II, Proceedings. Prag, 61–73.
- FAHLBUSCH, V.; MAYR, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. Paläont. Z. 49, 78–93.
- FREUDENTHAL, M. (1976): Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). Scripta Geol. 37, 1–23.
- TURNBULL, W. D. (1970): Mammalian masticatory apparatus. Fieldiana: Geology 18, 147–356.
- WEIJS, W. A. (1976): Mandibular movements of the albino rat during feeding. J. Morph. 145, 107–124.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut der Universität, Popelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Niethammer Jochen

Artikel/Article: [Eine Hypothese zur Evolution microtoider Molaren bei Nagetieren 234-238](#)