

Handbuch der Zoologie
Band VIII Mammalia
Teilband 56

Erich Thenius
Zähne und Gebiß der Säugetiere

Handbuch der Zoologie

Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches

Handbook of Zoology

A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom

Gegründet von / Founded by Willy Kükenthal

Fortgeführt von / Continued by M. Beier, M. Fischer, J.-G. Helmcke,
D. Starck, H. Wermuth

Band/Volume VIII Mammalia Teilband/Part 56

Herausgeber/Editors J. Niethammer, H. Schliemann, D. Starck
Schriftleiter/Managing Editor H. Wermuth



Walter de Gruyter · Berlin · New York 1989

Erich Thenius

Zähne und Gebiß der Säugetiere



Walter de Gruyter · Berlin · New York 1989

Autor

Dr. Erich Thenius
Institut für Paläontologie der
Universität Wien
Universitätsstr. 7
A-1010 Wien I
Österreich

Herausgeber/Editors

Professor
Dr. Jochen Niethammer
Zoologisches Institut der
Universität Bonn
Poppelsdorfer Schloß
D-5300 Bonn
F.R. of Germany
Tel. (0228) 73 54 57

Professor
Dr. Harald Schliemann
Zoologisches Institut und
Zoologisches Museum
Martin-Luther-King-Platz 3
D-2000 Hamburg 13
F.R. of Germany
Tel. (040) 41 23 39 17

Professor
Dr. med. Dr. phil. h.c. Dietrich Starck
Balduinstr. 88
D-6000 Frankfurt am Main 70
F.R. of Germany
Tel. (069) 65 24 38

Schriftleiter/Managing Editor

Dr. Heinz Wermuth
Falkenweg 1
D-7149 Freiburg
F.R. of Germany
Tel. (071 41) 7 49 77

Verlag

Walter de Gruyter & Co.
Genthiner Str. 13
D-1000 Berlin 30
F.R. of Germany
Tel. (030) 26005-124

Walter de Gruyter, Inc.
200 Saw Mill River Road
Hawthorne, N. Y. 10532
USA
Tel. (914) 747-0110

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Handbuch der Zoologie : e. Naturgeschichte d. Stämme d. Tierreiches =
Handbook of zoology / gepr. von Willy Kükenenthal. Fortgef. von M. Beier
... - Berlin ; New York : de Gruyter.

NE: Kükenenthal, Willy [Begr.]; Beier, Max [Hrsg.]; PT

Bd. 8, Teilbd. 56. Thenius, Erich: Zähne und Gebiss der Säugetiere. -
1989

Thenius, Erich:

Zähne und Gebiss der Säugetiere / Erich Thenius. [Hrsg.: J. Niethammer
...]. - Berlin ; New York : de Gruyter, 1989

(Handbuch der Zoologie ; Bd. 8 Teilbd. 56)

ISBN 3-11-010993-X

Copyright © 1988 by Walter de Gruyter & Co., Berlin.

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Vervielfältigung und Verbreitung sowie der Übersetzung, vorbehalten. Kein Teil des
Werkes darf in irgendeiner Form (durch Fotokopie, Mikrofilm oder ein anderes Verfahren) ohne schriftliche Genehmigung
des Verlages reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Satz und Druck: Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau, Buchbinder: Lüderitz & Bauer GmbH, Berlin

Printed in Germany:

Vorwort

Dieser Handbuchbeitrag entstand über Anregung von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Dietrich Starck, Frankfurt, Herausgeber des „Handbuchs der Zoologie“. In diesem Rahmen ist – in Übereinstimmung mit den Herausgebern – nur die Makromorphologie der Zähne berücksichtigt.

Der allgemeine Teil behandelt Morphologie, Terminologie und Orientierung der Zähne, die Gliederung des Gebisses und die einzelnen Zahnkategorien sowie den Zahnwechsel, Abkauung und dergleichen. Im speziellen Teil ist das Gebiß einer Auswahl von Taxa der einzelnen Säugetierordnungen in systematischer Folge dargestellt, wobei rezente und fossile Säugetiere berücksichtigt wurden. Die taxonomische Großgliederung folgt GINGERICH (1984), der die von MCKENNA (1975) auf cladistischer Analyse beruhende taxonomische Gliederung der Säugetiere nicht übernommen hat.

Bei den Illustrationen wurde – zumindest für die rezenten Arten – eine möglichst einheitliche Dar-

stellung zu erreichen versucht: Schädelzeichnungen (Lateralansichten), Molaren-Schemata, Fotos rezenter Arten, Vordergebiß-Schemata sowie einheitlich orientierte Zeichnungen des Gebisses der einzelnen Arten. Zusammen mit dem deskriptiven Text soll dieser Beitrag eine richtige Dokumentation über die vielfältige Ausbildung des Gebisses, nicht jedoch ein Bestimmungsbuch bilden. Die zunehmende Bedeutung der Zähne und des Gebisses wird übrigens durch die Internationalen Symposien über „Dental-Morphology“ unterstrichen (DAHLBERG 1971, BUTLER & JOYSEY 1978, KURTÉN 1982, RUSSELL 1986). Die Arbeiten an dem Handbuchbeitrag begannen im Jahr 1982. Es erscheint verständlich, daß in diesem Rahmen nur eine repräsentative Auswahl von Arten berücksichtigt werden konnte. Die Benennung der rezenten Arten erfolgte im wesentlichen nach HONACKI et al. (1982).

Danksagung

Dieser Handbuchbeitrag kam nur durch die Mithilfe zahlreicher Kollegen und Mitarbeiter zustande, denen auch an dieser Stelle herzlichst gedankt sei. Mein Dank gilt besonders Herrn Mag. Karl Rauscher für die tatkräftige Mithilfe bei der Beschaffung von Material und Literatur; ferner Herrn Norbert Frotzler für die Anfertigung und Reinzeichnung der Schädelzeichnungen, Molaren- und Vordergebisschemata, Herrn Charles Reichel und Frl. A. Peller (Chiroptera) für die Anfertigung der Fotos, die ohne Mithilfe von Herrn AR Friedrich Sattler bei der Vorbereitung der Schädel nicht zustande gekommen wären, und nicht zuletzt Frau Amtssekretär Margarethe Tschugguel für die oft mehrfache und mühevollen Reinschriften des Textes (alle Institut für Paläontologie der Universität Wien). Dem derzeitigen Vorstand, Herrn Prof. Dr. Friedrich Steininger, sei für sein Entgegenkommen bestens gedankt. Auch allen Bibliothekskräften, von denen hier stellvertretungsweise nur Herr OR Dr. Helmut Kröll (Universitätsbibliothek Wien) genannt sei, gilt mein Dank für die Literaturbeschaffung.

Von den (auswärtigen) Institutionen und Kollegen, die mich durch Material oder Literatur unterstützten, seien hier nur Prof. Dr. K.-D. Adam, SMNS, Stuttgart, Dr. P. Andrews, BMNHL, London, Dipl.-Ing. Dr. K. Bauer, NHMW, Wien, Prof. Dr. P. M. Butler, Englefield Green, Dr. J.-Y.

Crochet, Univ. Montpellier, Dr. E. Delson, AMNY, New York, Dr. V. Eisenmann, MNHN, Paris, Dr. B. Engesser, NHMB, Basel, Prof. Dr. V. Fahlbusch, Univ. München, Dr. M. Fortelius, Univ. Helsinki, Dr. L. Ginsburg, MNHN, Paris, Dr. C. Guérin, Univ. Lyon, Prof. Dr. G. Hahn, Univ. Marburg, Prof. Dr. E. Heintz, Bonn, Dr. Q. B. Hendey, SAMCT, Kapstadt, Dr. K. A. Hünermann, Univ. Zürich, Prof. Dr. Z. Kielan-Jaworowska, Univ. Warschau, Prof. Dr. W. von Koenigswald, HLMD, Darmstadt, Direktor Dr. H. A. Kollmann, NHMW, Wien, Prof. Dr. M. Kretzoi, Budapest, Doz. Dr. L. Krystyn, Wien, Prof. Dr. B. Kurtén, Univ. Helsinki, Dr. M. C. McKenna, AMNY, New York, Dr. M. Pickford, NMKN, Kenya, Doz. Dr. W. Poduschka, Univ. Wien, Dr. E. Pucher, Wien, Prof. Dr. G. Rabeder, Univ. Wien, Dr. D. E. Savage, Univ. Berkeley, Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler, Univ. Mainz, Prof. Dr. Dr. h. c. D. Starck, Univ. Frankfurt/M., Dr. G. Storch, SMF, Frankfurt/M., Dr. P. Tassy, Univ. Paris, Dr. R. H. Tedford, AMNY, New York, Prof. Dr. H. Tobien, Univ. Mainz, Dr. F. Weiß-Spitzenberger, NHMW, Wien und Prof. Dr. H. Zapfe, Univ. Wien, genannt. Auch ihnen gilt mein Dank.

Für die durch die Reproduktion bedingten Größenmaßstäbe der Gebiß-Strichzeichnungen zeichnet der Autor nicht verantwortlich.

Erich Thenius

Inhalt

Abkürzungen	XI		
1. Einleitung	1	3.10. Rodentia (Nagetiere)	167
2. Allgemeiner Teil	3	3.11. Lagomorpha (Hasenartige)	221
2.1. Allgemeine Morphologie, Terminologie und Orientierung der Zähne	3	3.12. Pantodonta	232
2.2. Die Gliederung des Gebisses und der Zahnwechsel	5	3.13. Hyaenodonta (= „Creodonta“ = „Urraubtiere“)	235
2.3. Die einzelnen Zahnkategorien des Dauergebisses (permanente Dentition)	8	3.14. Carnivora (Raubtiere)	240
2.3.1. Die Schneidezähne (Incisiven)	9	3.15. Cetacea (Wale)	280
2.3.2. Die Eckzähne (Caninen)	10	3.16. Condylarthra (Urhuftiere)	292
2.3.3. Die „Lückenzähne“ (Prämolaren)	11	3.17. Litopterna	300
2.3.4. Die Backenzähne (Molaren)	11	3.18. Notoungulata	304
2.4. Das Milchgebiß (lacteale Dentition) ..	14	3.19. Pyrotheria	312
2.5. Zur Höckerterminologie der Molaren	16	3.20. Astrapotheria	314
2.6. Das Gebiß als funktionelle Einheit und die Abkauung (Usur)	18	3.21. Trigonostylopoidea	315
2.7. Zahnentstehungstheorien	22	3.22. Xenungulata	316
2.8. Altersbestimmung durch Zähne und Gebiß	23	3.23. Dinocerata (= „Uintatheria“)	317
2.9. Geschlechtsunterschiede im Gebiß ...	25	3.24. Embrithopoda	319
3. Spezieller Teil	27	3.25. Tillodontia	320
3.1. „Prototheria“: Triconodonta, Docodontia, Monotremata und Multituberculata	27	3.26. Tubulidentata (Röhrenzähner)	323
3.2. Trituberculata (= Pantotheria): Symmetrodonta und Eupantotheria	37	3.27. Artiodactyla (Paarhufer)	325
3.3. Marsupialia (Beuteltiere)	43	3.28. Perissodactyla (Unpaarhufer)	369
3.4. „Insectivora“ (Insektenfresser)	69	3.29. Hyracoidea (Schliefer)	397
3.5. Macroscelidea (Rüsselspringer)	92	3.30. Proboscidea (Rüsseltiere)	406
3.6. Dermoptera (Riesengleiter)	95	3.31. Desmostylia (= „Desmostyloidea“ = „Desmostyloformes“)	423
3.7. Chiroptera (Fledertiere)	98	3.32. Sirenia (Seekühe)	425
3.8. Scandentia (Spitzhörnchen)	123	3.33. Taeniodonta (Bandzähner)	434
3.9. Primates (Herrentiere: Halbaffen, Affen und Menschen)	125	3.34. Pholidota (Schuppentiere)	437
		3.35. Palaeonodonta	438
		3.36. Xenarthra (= „Edentata“, Zahnarme)	440
		4. Gebiß (= Zahn-)formeln	455
		5. Literaturverzeichnis	467
		6. Register	497
		Hinweise für die Autoren und Bezieher	515

Abkürzungen

AMNY	Amer. Museum Natural Hist., New York	NHMW	Naturhistorisches Museum Wien
BMNHL	British Museum (Natural History), London	NMKN	National Museum of Kenya, Nairobi
HLMD	Hessisches Landesmuseum Darmstadt	PIUW	Institut für Paläontologie der Universität Wien
MNHNP	Muséum National d'Histoire naturelle, Paris	SAMCT	South Africa Museum, Cape Town
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel	SMF	Senckenberg-Museum Frankfurt
		SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

1. Einleitung

Das Gebiß der Säugetiere hat eine unter den Wirbeltieren einmalige Differenzierung erfahren. Diese Mannigfaltigkeit, die artkonstante Zahl der Zähne und ihre – im Rahmen einer gewissen Variabilität vielfach artspezifische – Ausbildung verleihen dem Gebiß eine entscheidende Bedeutung für die Taxonomie und auch für die Evolution. Dazu kommt, daß die Zähne besonders widerstandsfähig und daher fossil meist gut erhalten sind, so daß der Paläontologe bereits an Hand des Gebisses wesentliche Aussagen in taxonomischer Hinsicht machen kann. Allerdings treten entsprechend der oft gleichen Funktion der Zähne wiederholt Parallel- und Konvergenzerscheinungen auf, die Aussagen über die taxonomische Position wesentlich erschweren können.

In diesem Rahmen wird – wie bereits erwähnt – nur die Makromorphologie der Zähne behandelt. Die Mikromorphologie, die in jüngster Zeit vor allem durch die Analyse der Schmelzstrukturen durch das REM wesentlich zum Verständnis des Aufbaues und der funktionellen Bedeutung der Säugetier-Zähne geführt hat, ist hier nicht berücksichtigt. Diese Strukturen haben sich in ihrer Mannigfaltigkeit erst bei den Säugetieren herausgebildet, bei denen die Zähne durch den reduzierten Zahnwechsel zu Dauerorganen geworden sind. Auch die unter der Bezeichnung „micro wear“ beschriebenen Mikro„strukturen“ der Zahnoberflächen, die durch die Nahrung und die Kauvorgänge entstehen und das $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnis im Apatit der Zähne, das gleichfalls Rückschlüsse auf die Ernährung zuläßt, sind hier nicht berücksichtigt (WALKER et al. 1978, ERICSON et al. 1981).

Die Makromorphologie bildet dank ihrer Mannigfaltigkeit vielfach die Grundlage für die spezifische Bestimmung. Funktionelle Gesichtspunkte sind nur soweit berücksichtigt, als sie für bestimmte Fragen und Probleme (z. B. Homologisierung von Zahnhöckern, Position einzelner Zähne im Kiefer, Lage und Ausbildung des Kiefergelenkes, Anordnung der Kaumuskulatur, Okklusion, Art der Abkautung) von Bedeutung sind. Funktions- oder konstruktionsmorphologische Untersuchungen haben in den letzten Jahren seit Anwendung kinematographischer Methoden zu neuen Erkenntnissen und zu einem besseren Verständnis der Entstehung von Zahnmustern geführt (CROMPTON & HIIEMAE 1970, HIIEMAE &

CROMPTON 1971, KAY & HIIEMAE 1974, MAIER 1978, 1980).

Die Zähne der Säugetiere haben außer ihrer primären Funktion im Dienste der Nahrungsaufnahme und Ernährung (Aufstößern, Gewinnung, Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung) vielfach noch zusätzliche (sekundäre) Funktionen, wie etwa als Waffen oder als Imponierorgane, als Werkzeuge (z. B. Incisiven zum Graben bei subterran lebenden Arten), zum Festhalten (z. B. Milchzähne beim Transport von Jungtieren bei Chiropteren) sowie zur Fellpflege (z. B. Kammzähne, auch in Zusammenhang mit dem Sozialverhalten). Verschiedentlich ist – im Vordergebiß – noch ein Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt, der zum Teil auch mit dem Sozialverhalten in Verbindung steht.

Die genetisch festgelegte Gestalt der Zähne kann jeweils durch die Art und den Grad der Abkautung (Usur: Attrition, Abrasion und Thegosis) bedeutende Veränderungen erfahren. Dies gilt nicht nur für wurzellose Zähne und kann von praktischer Bedeutung für die (individuelle) Altersbestimmung sein.

Die Differenzierung des Säugetiergebisses ist zweifellos in Verbindung mit der Reduktion der Zahngenerationen zu sehen. Während für Reptilien meist ein homodontes Gebiß mit einem dauernden Zahnwechsel (Polyphyodontie) charakteristisch ist, sind bei den Säugetieren – entsprechend der Heterodontie – in der Regel nur zwei Zahngenerationen (Diphyodontie) entwickelt. Vereinzelt kommt es zu Monophyodontie, indem etwa das Milchgebiß unterdrückt wird (z. B. bei Robben nur embryonal angelegt).

Damit sind jene Aspekte aufgezeigt, welche die Formenmannigfaltigkeit des Gebisses bei den Säugetieren verständlich erscheinen lassen.

Im allgemeinen Teil werden die Morphologie, Terminologie und Orientierung der Zähne, die Gliederung des Gebisses und der Zahnwechsel, die einzelnen Zahnkategorien des Dauergebisses, das Milchgebiß, die Höckerterminologie der Molaren, Zahnentstehungstheorien, die Abkautung, Methoden der Altersbestimmung an Zähnen und Geschlechtsunterschiede im Gebiß behandelt. Im speziellen Teil werden die einzelnen Säugetierordnungen in systematischer Reihenfolge besprochen.

2. Allgemeiner Teil

2.1 Allgemeine Morphologie, Terminologie und Orientierung der Zähne

Der Zahn (Dens) besteht (in der Regel) aus der Krone (Corona dentis) und der Wurzel (Radix dentis), die durch den Zahnhals (Collum dentis = „Cervix dentis“) getrennt werden (Abb. 1) (SCHUMACHER & SCHMIDT 1976). Als Krone ist der (meist) mit Schmelz bedeckte Abschnitt zu bezeichnen, der aus dem Zahnfleisch (Gingiva) herausragt. Der Hals entspricht dem vom Zahnfleisch bis zum Kieferrand reichenden Abschnitt. Als Wurzel wird der in den Zahnfächern (Alveoli dentales) eingesenkte Teil bezeichnet, sofern es nicht wurzellose Zähne sind. Eine echte Wurzel ist am Wurzelende praktisch geschlossen. Sie kann einheitlich ausgebildet sein oder aus mehreren Wurzelästen bestehen, die stets in gesonderten Zahnfächern eingesenkt sind. Die Zähne sind in der Alveole durch das Bindegewebe der Wurzel (Periodontium) fest mit dem Kieferknochen verbunden. Bei wurzellosen Zähnen, wie sie von verschiedenen Säugetieren bekannt sind, ist ein dauerndes Zahnwachstum gegeben, das meist durch Abnutzung kompensiert wird (z. B. Incisiven von Nagern und Rüsseltieren, Molaren bei verschiedenen Wühlmäusen, Elasmotherien und Riesengürteltieren).

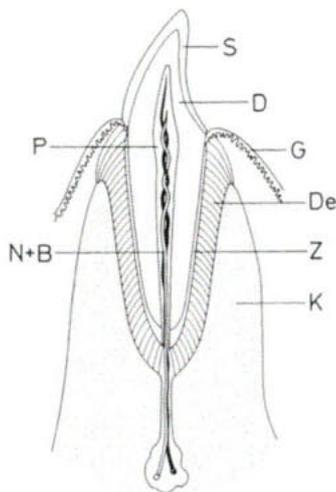


Abb. 1. Zahn (Längsschnitt) mit Gewebe des Desmodontiums (Zahnhalteapparat) in der Alveole des Kiefers. B – Blutgefäß, D – Dentin, De – Desmodont, G – Gingiva (Zahnfleisch), K – Alveolarknochen, P – Pulpa, S – Schmelz, Z – Zement. Nach SCHUMACHER & SCHMIDT (1983), verändert umgezeichnet.

Der Zahn besteht hauptsächlich aus dem Dentin oder Zahnbein (Substantia eburnea, Dentinum dentis), einer Form von Knochengewebe, das jedoch im Gegensatz zum Knochen keine Zellen enthält, sondern von Kanälchen (Canaliculi dentales) durchzogen wird. Dieses zellfreie und gefäßlose Dentin entspricht dem Orthodentin. Das Zahnbein setzt sich zu etwa 70% aus Kalziumphosphat in Form des Hydroxylapatits zusammen, dessen Summenformel nach SCHUMACHER & SCHMIDT (1976) mit Vorbehalt mit $\text{Ca}[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3(\text{OH})_2$ angegeben wird. Nach POSTL & WALTER (1984) hingegen ist es Apatit in Form von Mischkristallen von Hydroxyl- und Karbonatapatit mit der Summenformel $\text{Ca}_{10-x}\text{H}_x(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_6(\text{OH}, \text{CO}_3)_{2-x}$. Das Dentin ist von ähnlichem Härtegrad wie Knochengewebe, jedoch mit niedrigerem organischen Anteil (etwa 23% Kollagen und 3% Mucoproteine) und einem etwas höheren Wassergehalt. Das Dentin umgibt die Zahn- oder Pulpahöhle (Cavum dentis) mit der Pulpa, einem zur Ernährung des Zahnes dienenden Bindegewebe mit Gefäßen und Nerven, die durch den Wurzelkanal (Canalis radialis dentis) und – sofern keine apicalen Ramifikationen erfolgen – einer Öffnung an der Wurzelspitze (Foramen apicis dentis) mit dem Blutkreislauf und dem Nervensystem in Verbindung steht.

Das Wachstum des Dentins erfolgt durch Dentinbildungszellen (Odontoblasten) in der Pulpa und somit nicht zentrifugal, sondern zentripetal. Nur ausnahmsweise enthält das Dentin der Säugetiere auch Blutgefäße (Vasodentin bei *Orycteropus*). Sogenanntes Sekundär- oder Ersatzdentin kann bei starker Abnutzung des Zahnes in der Pulpahöhle ausgebildet werden, um deren Eröffnung durch die Abkautung zu verhindern. Da es in Jahresschichten abgelagert wird, läßt es sich zur Bestimmung des individuellen Alters (s. u.) heranziehen.

Im Bereich der Krone ist der Zahn (meist) von Schmelz (Substantia adamantina, Enamelum dentis, Email), einer außerordentlich widerstandsfähigen (meist) prismatischen Substanz umgeben, die nach der Knoopischen Härteskala (KHN) Werte von 200–500 KHN erreicht. Der Schmelz setzt sich aus Kalziumphosphat in Form von Apatitkristalliten ($\text{Ca}_5\text{OH}[\text{PO}_4]_3$) mit einem organischen Anteil (Mucopolysaccharide) von 2–4% zusammen und wird im Gegensatz zum Dentin von ectodermalen Epithelzellen (Adamant-

to- oder Ameloblasten) und zwar zentrifugal abgelagert. Die Zahnschmelzoberfläche ist vom Schmelzoberhäutchen (Cuticula dentis) bedeckt, einer dünnen und strukturlosen, jedoch sehr widerstandsfähigen Membran. Bei Abnutzung kann der Schmelz, im Gegensatz zu den übrigen Zahnsubstanzen, nicht ersetzt werden.

Bei den Prototheria (im weiteren Sinne = Non-Theria) ist meist kein echt prismatischer Schmelz ausgebildet, sondern Pseudokristallite in Form von Bündeln. Lediglich bei Multituberculaten (Taeniolabidoidea und bei *Meniscoessus*) kommen nach VON KOENIGSWALD (1982) und FOSSE et al. (1985) echte, jedoch relativ große Prismen („gigantoprismatic enamel“) vor. Demgegenüber spricht HAHN (1978: 81) von Dentinröhren im Schmelz, ähnlich Beuteltieren und primitiven Placentaliern. Echte prismatische Schmelzstrukturen sind zweifellos bei den Pantotheria (Dryolestidae) des Jura und bei den Theria (z. B. *Pappotherium*) der Unter-Kreide (Alb) nachgewiesen (HALSTEAD 1974, MOSS 1969). Die Entstehung der bereits im Lichtmikroskop nach Anätzung gut sichtbaren Anordnung der Schmelzprismen (Apatitkristallite) wird diskutiert, doch zeigt sich, daß die Anordnung der Schmelzprismen funktionell bedingt ist und zur Erhöhung der Bruch- und Biegefestigkeit dient (W. VON KOENIGSWALD 1980). Bei den Meta- und Eutheria beträgt der Durchmesser der Prismenbündel etwa 5 µm. Durch Zusammenrücken der Prismen wird die ursprünglich vorhandene Substanz reduziert, und es entstehen die sechseckigen Prismenbündel. Die Art der Anordnung und die Ausbildung dieser Prismen führt zur Vernetzung, zur Prismenabiegung und schließlich zur Prismenüberkreuzung, die bereits makroskopisch als Bänderung durch eine Abfolge heller und dunkler Streifen sichtbar ist (= Hunter-Schreger-Bänder).

Zum Dentin und Schmelz kommt als dritte Hartsubstanz noch der (mesodermale) Zement (Cementum dentis = „Substantia ossea“ oder Zahnkitt) hinzu, ein Knochengewebe, das primär im Bereich der Wurzeln auftritt (Wurzelzement, aus dem zellfreien Faserzement mit Sharpeyschen Fasern und dem zellhaltigen Osteozement), sekundär jedoch im Kronenbereich (Kronenzement) außerhalb des Schmelzes angelagert sein kann und hier meist zur Ausfüllung von Schmelzfalten oder -einstülpungen dient. Es entsteht dadurch eine weitgehend einheitliche Kaufläche (z. B. Elefantiden, Equiden). Der Zement dient primär zur Verankerung der Kollagenfasern des am Kieferknochen befestigten Zahnhalteapparates. Der Zahnhalteapparat, der in der Humanmedizin als Periodontium (= Desmodontium) bezeichnet wird, be-

steht im wesentlichen aus dem Zahnfleisch, dem Zement und dem den Wurzel- oder Paradontalspalt ausfüllenden Bindegewebe (Desmodont) (nähere Angaben über die funktionelle Struktur des Periodontiums finden sich bei WETZEL 1967). Der Periodontalspalt ist eigentlich ein Gelenkspalt, der eine physiologische Zahnbeweglichkeit (entsprechend des Kaudruckes) ermöglicht.

Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Wurzeln lassen sich Wurzelzähne und wurzellose Zähne unterscheiden. Nach der jeweiligen Kronenhöhe werden brachy(o-)donte, subhypsodonte (= mesodonte), hypsodonte (= hypselodonte) und kionodonte Zähne unterschieden. Die Kronenhöhe steht gewöhnlich mit dem mineralischen Gehalt in der Nahrung in Korrelation, der wiederum endokrine Drüsen aktiviert (WHITE 1959). Bei vielen Gruppen mit hypsodonten Zähnen kommt es zu Zementeinlagerungen im Kronenbereich. Beim brachyodonten oder niedrigkronigen Zahn ist die Krone niedriger als ihre Länge. Wie bereits SIMPSON (1969) betont, besteht kein Grund, die Bezeichnung brachyodont durch den Begriff chthalmodont (KORENHOF 1960) zu ersetzen, wie SONDAAR (1968) meint. Beim hypsodonten Zahn übertrifft die Kronenhöhe die Kronenlänge, beim kionodonten oder Säulenzahn („columnar tooth“) sind die Höcker säulenförmig verlängert (z. B. *Phacochoerus*). Grundsätzlich ist mit WHITE (1959) und HERSHKOVITZ (1962) die Höcker-Hypsodontie von der Kronen-Hypsodontie zu trennen, zu denen nach WHITE noch die Wurzel-Hypsodontie kommt, bei der das eigentliche Höhenwachstum die Wurzeln (ohne Schmelzbedeckung) betrifft. Bei manchen Backenzähnen sind lediglich die Kronenelemente (Höcker) hochkronig, nicht jedoch die Krone als ganzes (z. B. *Hippopotamus*, *Kansumys*). Die Höckerhypsodontie kann im Laufe der Evolution zu einer (echten) Kronen-hypsodontie führen. Besitzt die Krone einen annähernd prismatischen Querschnitt, so werden diese Zähne als Prismenzähne bezeichnet (z. B. *Equus*). Bei diesen Zähnen kommt es zu einem gesteigerten Höhenwachstum der Zahnkrone, ohne daß es wurzellose Zähne sein müssen. MONES (1982) wiederum unterscheidet Begriffe wie Protohypsodontie und Euhypsodontie, wobei erstere hypsodonte Zähne mit Wurzeln, letztere wurzellose Zähne betrifft. Für letztere ist gelegentlich auch die Bezeichnung hyperhypsodont gebräuchlich. Einen funktionell definierten Begriff der Hypsodontie hat VAN VALEN (1960) vorgeschlagen (vergleiche auch FORTELIUS 1985). Zu einem weiteren Zahntyp kommt es beim Lamellenzahn. Bei diesem bilden mehrere hypsodonte, jedoch bewurzelte, lamellenartig gestaltete Joche,

die von Kronenzement umgeben sind, die Zahnkrone (z. B. *Elephas*). Derartige Prismen-, Säulen- oder Lamellenzähne sind vor allem bei Grasfressern ausgebildet. Sie unterliegen bis ins hohe Alter einer dauernden Abnutzung und verändern daher auch ihre Kaufläche ständig. Dies trifft nicht nur für die Zähne des Backengebisses (Prämolaren und Molaren), sondern manchmal auch für Schneidezähne (z. B. Einhufer) zu.

Gelegentlich kommt es zu einer Partial-Hypsodontie, indem die Zahnkrone nur einseitig hypsodont entwickelt ist. Dabei erfolgt eine Krümmung der Zahnkrone, wobei sowohl der buccale als auch der linguale Kronenteil hochkronig sein können. Eine partielle Hypsodontie ist von Backenzähnen bei Lagomorphen (z. B. *Piezodus*), Nagetieren (wie *Issiodoromys*), Beuteltieren (z. B. *Macrotis*) und Hyracoidea (*Postschizotherium*) bekannt.

Nach der Zahnform lassen sich einspitzige (haplodonte), zwei- und mehrspitzige Zähne unterscheiden. Letzteres trifft praktisch nur für Prämolaren und Molaren zu, unter denen drei- (triconodonte bzw. trituberculate), vier- (quadrituberculate), fünf- (quinquetuberculate) und noch mehrhöckerige (multituberculate) Zähne auftreten können. Auf die Molaren und ihre Höckerterminologie wird in einem der folgenden Abschnitte zurückgekommen.

Die Orientierung der Zähne ist weitgehend von ihrer Stellung im Kiefer abhängig. Anstelle von proximal und distal sind im Kronenbereich die Termini basal (wurzelwärts) und occlusal, im Wurzelbereich apical vorzuziehen, da der Begriff distal in einem anderen Sinn verwendet wird (s. u.). Außen- und Innenseite der Krone werden als labial bzw. buccal (= vestibular) und lingual, Vorder- und Hinterseite als mesial und distal bezeichnet.

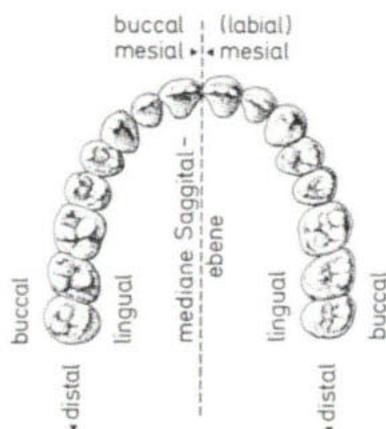


Abb. 2. Oberkiefergebiss des Menschen mit entsprechender Terminologie zur Orientierung (mesial: distal, buccal: lingual).

Die Termini mesial und distal sind aus der zahnärztlichen Praxis entlehnt (ZUCKERKANDL 1891) und kennzeichnen hier die morphologische Vorder- bzw. Hinterseite ungeachtet ihrer manchmal unterschiedlichen Position durch die Ausbildung des Kiefers (Abb. 2).

Die Zähne wurzeln bei den Säugetieren ausschließlich im Ober- (Praemaxillare und Maxillare) und Unterkiefer (Dentale) und sind dementsprechend fast ausnahmslos auf die Mundhöhle (Cavum oris) beschränkt. Ausnahmen (z. B. Oberkiefer-Eckzähne beim Hirscheber, Stoßzähne bei Elefanten) bestätigen die Regel.

Bei Seekühen (Sirenia) können anstelle von reduzierten Zähnen Hornplatten am Gaumen und im Bereich der Unterkiefersymphyse ausgebildet sein, bei den Bartenwalen (Mysticeti) wiederum zahlreiche, stark verlängerte hornige Barten am harten Gaumen. Sie entsprechen verhornten Gaumenleisten (Rugae palatinae) und dienen den Bartenwalen zum Abseihen der als Nahrung dienenden Planktonorganismen (Krill). Ähnlich wie bei der Gebißformel (s. u.) läßt sich von einer Bartenformel sprechen. Allerdings schwanken die Werte (pro Kieferhälfte) meist beträchtlich (z. B. Grauwal, *Eschrichtius gibbosus*: 135–175, Finnwal, *Balaenoptera physalus*: 320–420).

Die Zahl der Zähne ist meist artkonstant. Sie schwankt innerhalb der Säugetiere zwar in großen Grenzen (0 bis 260), doch sind die Extremwerte eher die Ausnahmen. Die Durchschnittswerte differieren innerhalb der einzelnen Säugetierordnungen wohl nicht unbeträchtlich, halten sich jedoch in Grenzen (siehe speziellen Teil). Die maximale Zahnzahl liegt – wenn man von den Manatis, manchen Zahnwalen und einzelnen sonstigen Sonderfällen absieht – bei den rezenten placentalen Säugetieren bei 44 (z. B. Tapire, Schweine).

2.2 Die Gliederung des Gebisses und der Zahnwechsel

Das Gebiß der Säugetiere besteht in den meisten Fällen aus verschieden gestalteten Einzelzähnen und ist demgemäß als heterodont zu bezeichnen. Entsprechend der Funktion, ist eine Differenzierung in verschiedene Abschnitte vorhanden. Nur selten kommt es sekundär zu einer Homodontie (z. B. Zahnwale, Gürteltiere). Nach der Position der Zähne im Kiefer, ihrer Ausbildung und der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Dentition lassen sich folgende Zahnkategorien oder -gruppen unterscheiden: Schneidezähne (Dentes incisivi = Incisiven = I), Eckzähne (Dentes canini = Caninen = C), Vorbacken-, falsche Backen- oder „Lücken-

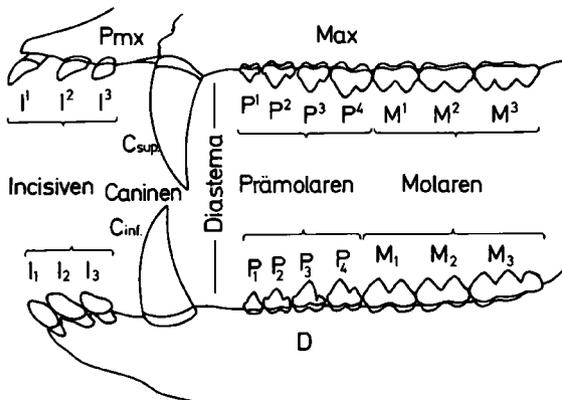


Abb. 3. Die verschiedenen Zahnkategorien des Gebisses (Schema) an Hand eines placentalen Säugetieres mit vollständigem Gebiß. D – Dentale, Max – Maxillare, Pmx – Prämaxillare.

zähne“ (Dentes praemolares = Prämolaren = P) und Mahl- oder echte Backenzähne (Dentes molares = Molaren = M) (Abb. 3). Die deutsche Bezeichnung der Prämolaren erfolgt nicht einheitlich. Gelegentlich werden sie als Backenzähne den Molaren (= Mahlzähnen) gegenübergestellt (SCHUMACHER & SCHMIDT 1976, STARCK 1982). Das in Abb. 3 dargestellte Schema basiert auf einem rezenten placentalen Säugetier, dessen Gebißformel für das permanente (= Dauer-)gebiss in beiden Kieferhälften mit $I_3^3 C_1^1 P_4^4 M_3^3 / M_3^3 P_4^4 C_1^1 I_3^3$ oder vereinfacht (pro Kieferhälfte) mit $\frac{3143}{3143}$ zu schreiben ist. Fehlende Zahnkategorien werden mit 0 angegeben (z. B. $\frac{1003}{1003}$ für *Mus*). In der Literatur ist fast ausschließlich von Zahnformel die Rede, doch sollte es eigentlich korrekter Gebißformel heißen, wie etwa bei HALTENORTH (1957, 1969). Wenn im folgenden auch von Zahnformel die Rede ist, dann deshalb, weil dieser Begriff nun einmal sehr gebräuchlich ist.

Mit einer derartigen Zahnformel sind verschiedene Probleme verknüpft, die einerseits die Homologisierung der einzelnen Zahnkategorien betreffen, andererseits die Frage nach der Zugehörigkeit der Zähne zu den jeweiligen Zahngenerationen. Hier erscheint eine terminologische Klärung notwendig, da die Begriffe Dentition und (Zahn-) Generation manchmal nicht getrennt oder nicht im gleichen Sinne angewendet werden. Es sei hier nur auf die Odontostichi-Theorie von BOLK (1922), die Zahnreihen- von EDMUND (1960) und die Zahnfamilien- oder Klontheorie von OSBORN (1973) verwiesen (s. a. OSBORN & CROMPTON 1973).

Wie schon angedeutet, sind bei den Säugetieren meist zwei Dentitionen (= Zahnreihen bei EDMUND 1960) zu unterscheiden: Die 1. oder lacteale Dentition (= Milch- oder Wechselgebiss) und die

2. oder permanente Dentition (Dauer- oder Ersatzgebiss). Rudimentäre prälacteale Zahnanlagen (aus einem labial von den Milchzahnanlagen gelegenen Zahnleistenast) wurden von LECHE (1893) für einzelne Beuteltiere und Placentalier angegeben (HALTENORTH 1973).

Das Milchgebiss besteht meist aus weniger Zähnen (Dentes lacteales) als das Dauergebiss (z. B. *Homo sapiens*: 20 Milchzähne, 32 Zähne des Dauergebisses). Die entsprechenden Gebiß- oder Zahnformeln lauten $\frac{212}{212}$ und $\frac{2123}{2123}$. Gehören nun die Zähne des Dauergebisses (Dentes permanentes) tatsächlich einer Zahngeneration an? Morphologische und ontogenetische Kriterien sprechen dafür, daß die Molaren nicht zur 2. Zahngeneration, sondern genetisch zur 1. Zahngeneration gehören, wie es bereits LECHE (1886, 1893) angenommen hat. Das heißt, das Dauergebiss, also die permanente Dentition, setzt sich aus Elementen der 2. Zahngeneration (I, C und P), die Ersatzzähne der entsprechenden Milchzähne (Id, Cd und Pd = D; d = deciduus [hinfällig]) bilden, und aus solchen der 1. Zahngeneration (M) oder „Zuwachszähnen“ zusammen, sofern nicht die D_1^1 erhalten bleiben. Die Molaren sind daher nicht nur (wie meist) morphologisch von den Prämolaren verschieden, sondern auch nach ihrer Zugehörigkeit zur 1. Zahngeneration.

Eine Reduktion der Dentitionen ist, ebenso wie eine Heterodontie, bei den Stammformen der Säugetiere unter den Reptilien (Therapsida) zu beobachten, indem bei spezialisierten Therapsiden (Cynodontia: *Thrinaxodon*, *Ericiolacerta*) der Trias die Zahl der Ersatzzyklen bei den postcaninen Zähnen deutlich verringert ist (CROMPTON 1963, EWER 1963, HOPSON 1971, KEMP 1982, PARRINGTON 1936). Dennoch liegt keine Diphyodontie vor. Über die Entstehung der Diphyodontie wird diskutiert. Nach LECHE (1896) und neuerdings auch nach HOPSON (1973) und POND (1977) ist der Erwerb der Laktation bei den Säugetieren als Ursache für die Entstehung der Diphyodontie anzusehen, indem erst die Laktation die Diphyodontie ermöglichte; nach anderen Autoren hingegen war es die zunehmende Differenzierung der Backenzähne, die zur Reduktion der Dentitionen und damit zur Diphyodontie führte. Die Laktation ist zweifellos unabhängig von der Viviparie erworben worden, wie etwa die rezenten Eierleger (Monotremata) dokumentieren. Wie PETERS & STRASSBURG (1969) betonen, sollte man bei der Diphyodontie eine Anlage-Diphyodontie (mit rudimentärem Milchgebiss; z. B. Nager, Robben) und eine Funktions-Diphyodontie (mit voll entwickeltem Milchgebiss; z. B. Primates) unterscheiden.

Von den mesozoischen Säugetieren ist ein Zahnwechsel bei Morganucodontiden, Multituberculaten, Docodonten, Symmetrodonten und (Eu-)Pantotherien nachgewiesen (BUTLER & KREBS 1973, HAHN 1978, PARRINGTON 1971). Bei den Dryolestiden (Eupantotheria) aus dem Ober-Jura erfolgte der Zahnwechsel wie bei den Placentalia (BUTLER & KREBS 1973), indem das Vordergebiss und die Prämolaren gewechselt werden. Entsprechend der Annahme, die Eupantotheria bilden die Stammformen von Placentalia und Marsupialia, würde dies für eine sekundäre Reduktion des Ersatzgebisses bei letzteren sprechen. Bekanntlich ist die vielfach angenommene Metatheria-Eutheria-Dichotomie auch durch unterschiedliche „trends“ in der Art des Zahnwechsels gekennzeichnet (ZIEGLER 1971). Nach der Theorie von ZIEGLER (1971) werden bei den Metatheria die Milchzähne vor den P_4^4 bis auf embryonale Rudimente (und die P_1^1 gänzlich) rückgebildet, während bei den Eutheria nur die P_1^1 unterdrückt sein und die D_1^1 zeitlebens erhalten bleiben sollen. Eine Auffassung, die keineswegs allgemein anerkannt wird und auch von der Homologisierung einzelner Zähne abhängt (OSBORN 1977, ARCHER 1978).

Bevor auf den Zahnwechsel weiter eingegangen sei, sind noch einige Bemerkungen zur Terminologie notwendig. Wie bereits oben ausgeführt, gibt die Gebißformel zwar Aufschluß über die Zahl der einzelnen Zahnkategorien, nicht jedoch über die jeweilige Homologisierung des Einzelzahnes, die mit zahlreichen Problemen verbunden ist und die in der Bezeichnung des einzelnen Zahnes zum Ausdruck kommen soll. Es soll jedoch nicht verschwiegen werden, daß manchmal auch über die Gebißformel keine Einhelligkeit besteht (z. B. *Sorex araneus* $\begin{smallmatrix} 3 & 1 & 3 & 3 \\ 2 & 0 & 1 & 3 \end{smallmatrix}$ oder $\begin{smallmatrix} 3 & 0 & 4 & 3 \\ 1 & 0 & 2 & 3 \end{smallmatrix}$). Gegenüber dieser genetischen Zählung wird, zumindest bei den Prämolaren, verschiedentlich eine rein beschreibende, also morphographische Zählung vorgenommen. Während nach der genetischen Terminologie die Zähne der einzelnen Zahnkategorien (auf die Problematik der Zählung der Incisiven kann hier nur hingewiesen werden, da die Zahl 3/3 nicht der Grundzahl bei Placentalia entspricht) von vorn nach hinten gezählt werden (z. B. $I^1 I^2 I^3$, C sup., $P^1 P^2 P^3 P^4$, $M^1 M^2 M^3$ für die Oberkiefer-, $I_1 I_2 I_3$, C inf., $P_1 P_2 P_3 P_4$, $M_1 M_2 M_3$ für die Unterkieferzähne), erfolgt die rein deskriptive Zählung der Prämolaren, wie sie etwa von der Basler Schule vertreten wird, von hinten nach vorne, ungeachtet etwaiger Reduktionen. Damit ist der eigentliche Grund aufgezeigt, der zu rein deskriptiver Zählung geführt hat. Die Reduktion kann nämlich nicht nur an den vordersten Prämolaren einsetzen, sondern auch an den übrigen beginnen, so

daß die Homologisierung der verbleibenden Zähne fraglich bleiben muß (SCHWARTZ 1974). Abgesehen davon erscheint jedoch auch die bisher gebräuchliche genetische Zählung der Prämolaren durch neueste Interpretationen an mesozoischen Säugetieren in Frage gestellt, indem etwa bei *Gypsonictops* aus der Ober-Kreide vier P sup. und fünf P inf. ausgebildet sein sollen (MCKENNA 1974, KIELAN-JAWOROWSKA 1981, NOVACEK 1986). Aus diesem Grund hat auch MCKENNA (1975) die Annahme vertreten, daß bei den modernen Eutheria die P_3^3 völlig reduziert seien. Es war daher zu überlegen, ob nicht überhaupt von einer genetischen Zählung Abstand genommen werden sollte, was jedoch in manchen Fällen eine Aufgabe gesicherter Erkenntnisse bedeutet.

Läßt sich eine Trennung von Prämolaren und Molaren nicht mit Sicherheit durchführen, so spricht man von Postcaninen (wie bei *Myrmecobius*, *Proteles*). Andererseits lassen sich sämtliche vor den Molaren liegenden Zähne des Dauergebisses (I, C und P) als Antemolaren zusammenfassen. Eine Art Notlösung bedeutet auch der Begriff Zwischenzähne bei Soriciden, mit dem die zwischen dem meist vergrößerten vordersten Incisiven und dem ersten Molaren gelegenen Zähne mangels einer exakten Homologisierung bezeichnet werden.

Da die Molaren stets von hinten nach vorn reduziert werden, ergeben sich hier kaum Probleme, wenn man von mesozoischen Säugetieren und den Beutlern absieht. Bei den Incisiven ist die Homologisierung in jenen Fällen, wo es zur Reduktion kommt, schwierig oder oft unmöglich, sofern nicht fossile Übergangsformen eine solche wahrscheinlich machen (z. B. *Moeritherium* als morphologisches Ausgangsmodell für Mastodonten und Elefanten mit einzelnen vergrößerten Incisiven).

Der Zahndurchbruch erfolgt keineswegs einheitlich und ist meist artspezifisch festgelegt. Dennoch kann die Reihenfolge des Durchbruches innerhalb einer Art etwas variieren. Es bestehen nur lockere Beziehungen zwischen Zahndurchbruch und Stellung im System, da hier meist funktionelle Gegebenheiten ausschlaggebend sind. Andererseits spielen auch phylogenetische Aspekte eine Rolle. So weichen etwa die fossilen Hominiden vom modernen *Homo sapiens* in der Zahndurchbruchfolge ab und nähern sich den Zuständen der Pongiden. Bei *Homo sapiens* ist nämlich der Durchbruch der Zähne gegenüber den Pongiden verzögert und manchmal treten die M_3^3 (sogenannten Weisheitszähne = *Dentes sapientiae*) überhaupt nicht in Funktion. Die häufigste Reihenfolge des Durchbruchs der Oberkieferzähne bei *Homo sapiens* ist meist M^1 , I^1 , I^2 , P^3 , P^4 , C,

Tabelle I Durchbruch der Oberkieferzähne des permanenten Gebisses bei Primaten und *Tupaia* (nach Remane 1960, Schumacher & Schmidt, 1976)

	I ¹	I ²	C	p ¹	p ²	p ³	p ⁴	M ¹	M ²	M ³
<i>Tupaia</i>	4	5	—	6	7	8	9	1	2	3
<i>Adapis</i>	3	4	6		9	8	7	1	2	5
<i>Lemur mongoz</i>	3	4	9		8	7	6	1	2	5
<i>Microcebus</i>	3	4	5		7	8	9	1	2	6
<i>Propithecus</i>	2	3	8		—	6	5	1	4	7
<i>Indri</i>	2	3	7		—	(6)	(5)	1	4	8
<i>Galago</i>	3	4	5		6	7	9	1	2	8
<i>Tarsius spectrum</i>	3	4	8		5	6	7	1	2	9
<i>Callithrix</i>	2(3)	5	8		7	6	4	1	3(2)	—
<i>Leontocebus</i>	2	3	8		6	7	5	1	4	—
<i>Callicebus</i>	2	3	8		6	7	5	1	4	9
<i>Aotus</i>	4	5	9		8	7	6	1	2	3
<i>Alouatta</i>	2	3	9		5	7	6	1	4	8
<i>Brachyteles</i>	2	3	9		7	6	5	1	4	8
<i>Lagothrix</i>	2	3	9		5	7	6	1	4	8
<i>Ateles</i>	2	3	8		5	7	6	1	4	9
<i>Saimiri</i>	3	4	9		6	7	5	1	2	8
<i>Cebus</i>	2	3	8		5	7	6	1	4	9
<i>Cacajao, Pithecia</i>	2	4	9		7	8	6	1	3	5
<i>Pygathrix</i>	3	4	8		—	7	6	1	2	5
<i>Nasalis</i>	2	3	7		—	5	6	1	4	3
<i>Colobus</i>	2	4(3)	7		—	5	6	1	3(4)	8
<i>Macaca</i>	2	3	7(6)		—	5	6(7)	1	4	8
<i>Papio</i>	2	3	7		—	5	6	1	4	8
<i>Cercopithecus</i>	2	3	7		—	6	5	1	4	8
<i>Hylobates</i>	2	3	7		—	6	5	1	4	8
<i>Pongo</i>	2	3	7		—	6(5)	5(6)	1	4	8
<i>Gorilla, Pan troglodytes</i>	2	3	7(8)		—	6(5)	5(6)	1	4	8(7)
<i>Homo</i>	2	3	6		—	4	5	1	7	8

M² und M³ oder M¹, I¹, I², M², P³, P⁴, C und M³ (REMANE 1960, KEIL 1966, SCHMID 1972). Die Tabelle I zeigt die Verhältnisse bei rezenten Primaten.

Auch bei den übrigen Säugetieren erscheinen die M¹ als erstes Zahnpaar des Dauergebisses, gefolgt von Zähnen des Vordergebisses (I) und den Prämolaren. Bei Huftieren werden die Prämolaren entweder von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn (z. B. Arynodontidae) gewechselt, gelegentlich bleiben die D¹ zeitlebens erhalten. Bei den Raubtieren bricht meist der vorderste Prämolare als erster Zahn des permanenten Backengebisses durch.

Einen Sonderfall bilden die Elefanten unter den Rüsseltieren. Hier rücken die einzelnen Molaren so stark verzögert ein, daß bis in jüngste Zeit von einem „horizontalen Zahnwechsel“ gesprochen wird (HALTENORTH 1969). Wie bereits SCHAUB (1948) und in jüngster Zeit wieder HOOIJER (1980) betonen, liegt hier kein Zahnwechsel vor, sondern nur ein Zahnersatz. Dieser entsteht durch das nacheinander erfolgende Einrücken von Zähnen (Milchmolaren und Molaren). Die Prämolaren sind bei den meisten Elefanten völlig reduziert, so daß die Molaren unmittelbar auf die Milchmolaren folgen. Nur bei den erdgeschichtlich ältesten Elefanten (wie *Elephas [Archidiskodon] planifrons*)

sind rudimentäre Prämolaren nachgewiesen (SCHAUB 1948).

Die Molaren der Elefanten sind außerordentlich komplex gebaute Gebilde, die aus zahlreichen Lamellen bestehen und daher schon wegen ihrer Größe nicht gleichzeitig im Kiefer Platz hätten. Die Molaren entstehen in größeren Zeitabständen und rücken erst nach Abnutzung des jeweiligen vorderen Zahnes in die Kieferstellung ein. Dabei kommt es zu Resorptions- und Appositionsercheinungen im Alveolarbereich. Die abgenutzten Zahnstummel werden abgestoßen. Das verzögerte Einrücken der Molaren garantiert den Elefanten in der Regel ein zeitlebens funktionsfähiges Gebiß.

Auch bei den Manatis (Sirenia) entspricht der sogenannte „horizontale Zahnwechsel“ nur einem Zahnersatz, allerdings durch zusätzlich von der Zahnleiste produzierte Molaren.

2.3 Die einzelnen Zahnkategorien des Dauergebisses (permanente Dentition)

Bei den Säugetieren lassen sich im Dauergebiß nach ihrer Stellung im Kiefer, nach der Differenzierung und ihrer Herkunft meist vier Zahnkate-

gorien unterscheiden. Nur in wenigen Fällen kann mangels der genannten Möglichkeiten nur von Incisiven, Caninen und Postcaninen gesprochen werden, wie es primär bei evoluierten Therapsiden (Cynodontia) unter den Reptilien, sekundär etwa bei den Walen der Fall ist.

2.3.1 Die Schneidezähne (Incisiven)

Die Schneidezähne sind im Oberkiefer ausschließlich auf die Prämaxillaria beschränkt. Die Zahl der Incisiven schwankt bei den einzelnen Säugetiergruppen in bestimmten Grenzen. Ihre Zahl scheint nur bei den ältesten Säugetieren (Morganucodontiden) individuell zu variieren (MILLS 1971). Die Höchstzahl von 5/4 ist nicht nur bei primitiven Beuteltieren (wie *Didelphis*) und bei mesozoischen Eutheria (wie *Asioryctes* aus der O-Kreide; KIELAN-JAWOROWSKA 1981) anzutreffen, sondern dürfte ganz allgemein die Grundzahl der Placentalia bilden. Erst bei den „modernen“ Placentalia beträgt die Grundzahl 3/3. Da deren sichere Homologisierung mit den ursprünglich vorhandenen Insisiven unmöglich ist, wird für känozoische Placentalia die Grundzahl $\frac{3}{3}$ angenommen und auch bei der homologisierenden Zählung angewendet.

Die Schneidezähne sind fast stets einwurzelig, und ihre Krone ist ursprünglich einfach gebaut (Abb. 4). Ihren Namen verdanken sie der bei *Homo sapiens* ausgebildeten horizontalen meißelförmigen Schneidekante, die jedoch als abgewandelt zu betrachten ist. Die ursprüngliche einspitzi-ge (= haplodonte) Kronenform der Incisiven ist

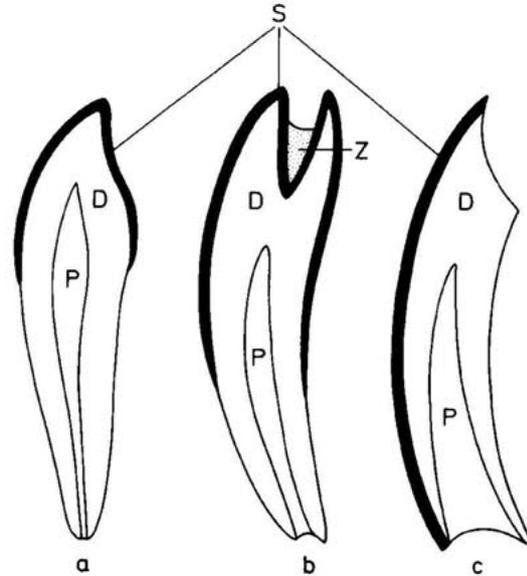


Abb. 4. Aufbau und Ausbildung von Schneidezähnen (Längsschnitt). a – „normaler“ brachyodonter Schneidezahn (z. B. *Homo*) mit Differenzierung in Krone und Wurzel, b – hypsodonter Schneidezahn mit Kante im Kronenbereich (z. B. *Equus*), c – wurzelloser Zahn mit einseitigem Schmelzbelag und stets offener Pulpa (z. B. Nagezahn). D – Dentin, P – Pulpa, S – Schmelz, Z – (Kronen-) Zement.

bei den Säugetieren sehr mannigfaltig verändert worden, indem neben einspitzig stiftförmigen Schneidezähnen mit oder ohne Basalband (Cingulum), hakenförmige, mehrspitzige, meißelartige, messerähnliche (wie bei *Desmodus*), pinzettenartig bis kammähnliche (z. B. *Cynocephalus*), stark vergrößerte bewurzelte oder wurzellose Stoßzähne (z. B. Proboscidea) und schließlich auch echte Nagezähne (z. B. Rodentia, Lagomorpha, *Daubentonia*, *Lasiiorhinus*) ausgebildet sind (Abb. 5).

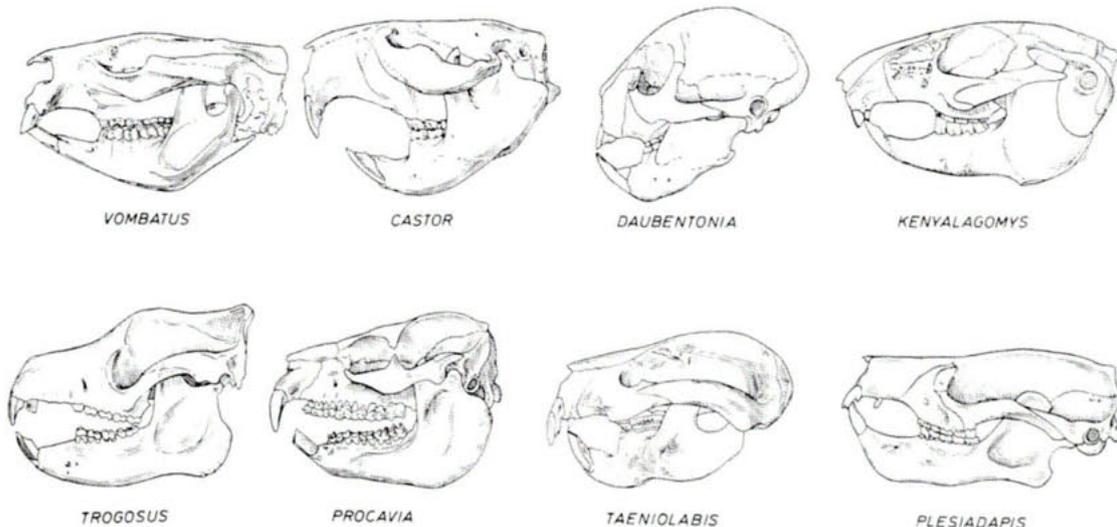


Abb. 5. Nagezähne bei Marsupialia („*Vombatus*“, rezent), Rodentia (*Castor*, rezent) Tillodontia (*Trogosus*, Eozän), Lagomorpha (*Kenyalagomys*, Miozän) und Primates (*Daubentonia*, rezent) sowie nagezahnähnliche Schneidezähne bei Hyracoidea (*Procvia*, rezent), Multituberculata (*Taeniolabis*, Paleozän) und Primates (*Plesiadapis*, Paleozän), nach THENIUS (1969).

Verschiedentlich sind caniniforme Incisiven (wie bei *Tapirus*) bekannt. Besonders kennzeichnend sind die Schneidezähne bei Einhufern (z. B. *Equus*) durch die Schmelzeinstülpung, die die sogenannte Kunde bildet, deren Größe und Tiefe mit der Abkautung wechselt und daher wichtig für die individuelle Altersbestimmung ist (s. u.) (Abb. 4b).

Bei zahlreichen Säugetieren sind die Incisiven stark oder völlig reduziert, wobei die noch vorhandenen Schneidezähne entsprechend ihrer Funktion eine besondere Form besitzen können (z. B. Chiroptera, Insectivora). Bei den Wiederkäuern sind sie nur im Oberkiefer gänzlich rückgebildet, bei manchen Rhinocerotiden hingegen auch im Unterkiefer (wie bei *Diceros*, *Ceratotherium*, *Elasmotherium*). Hier übernehmen die Lippen ihre Funktion bei der Nahrungsaufnahme. Auch bei den Faultieren (z. B. *Choloepus*) sind die Incisiven völlig reduziert.

2.3.2 Die Eckzähne (Caninen)

Die Eckzähne sind bei vielen Säugetieren gut ausgebildet und überragen primär die Nachbarzähne. In der veterinärmedizinischen Literatur werden die Eckzähne auch als Haken- und Fangzähne bezeichnet. Die C sup. wurzeln nicht im Prämaxillare, sondern im Maxillare. Sie sind in der Regel einwurzelig mit primär einspitziger Krone. Diese kann jedoch außerordentlich mannigfaltig umgestaltet sein und demgemäß verschiedene Funktionen erfüllen. Die Eckzähne können auch als Waffen oder Imponierorgane ausgebildet sein und lassen in solchen Fällen einen deutlichen Sexualdimorphismus erkennen (z. B. Suiden). Es kann auch zur Wurzellosigkeit der Caninen kommen, wie etwa bei Suiden, bei Zwerghirschen und bei den Taeniodonten (wie *Stylinodon*), wobei der Schmelz oft nur bandförmig entwickelt ist (z. B. *Sus*).

Verschiedentlich sind die Eckzähne etwas oder völlig reduziert. Letzteres ist nicht nur für alle Nagetiere und Lagomorphen charakteristisch, bei denen ein weites Diastema Vorder- und Backenzähne trennt, sondern – zumindest im Oberkiefer – auch für viele Pecora. Bei den hirschartigen Paarhufern kommt es während der Evolution bei den geweihlosen Formen (z. B. Tragulidae, *Moschus*) zunächst zur säbelartigen Vergrößerung der C sup., die dann parallel zur Entstehung und Ausbildung von Geweihen (als Waffen und Imponierorgane) reduziert werden. So besitzen die Muntjakhirsche (*Muntiacus*, *Elaphodus*), die über das Gablerstadium nicht hinauskommen, gut entwickelte C sup., während sie beim männlichen

Rothirsch (*Cervus elaphus*) nur noch als Rudimente (sogenannte „Grandl'n“) erhalten geblieben sind. Noch heute erinnert das Verhalten des Rothirsches beim Drohen (Hochziehen der Lippen und Entblößen der rudimentären C sup.) an die vergrößerten C sup. seiner Vorfahren. Der C inf. wird bei den Pecora incisiviform und bildet mit den Unterkieferincisiven eine funktionelle Einheit. Auch bei Primaten mit einem Kammgebiss (z. B. *Lemur*) ist eine ähnliche Entwicklung zu beobachten, indem der C inf. incisiviform gestaltet ist. Dabei übernimmt der vergrößerte P₂ die Funktion des Eckzahnes. Die Eckzähne sind bei Nichtwiederkäuern nur selten reduziert (wie bei *Microstonyx major*), was vermutlich mit dem Sozialverhalten in Zusammenhang steht.

Eine sekundäre Verkleinerung der Caninen ist auch bei den Hominoidea zu beobachten, indem das ursprüngliche Kastengebiss der Pongiden mit mächtigen Caninen zum Rundbogengebiss der Hominiden ohne prominenten C umgeformt ist. Bei *Homo sapiens* ist es durch die Angleichung der Caninen an die Nachbarzähne zu einem weitgehenden Verlust der ursprünglich „anthropoiden“ Eigenform gekommen (REMANE 1927). Innerhalb der Primaten unterscheidet REMANE (1960) folgende weitere Eckzahntypen: *Lemur*-, *Avahi*-, *Tarsius*-, *Callicebus*-, *Cebus*-, *Mycetes*- = *Alouatta*-, Cercopitheciden- und den Simiidens- = Pongiden-Typ.

Bei den Raubtieren sind die Eckzähne stets gut entwickelt, auch bei Arten mit reduziertem Bakengebiss (z. B. *Proteles*). Beispiele exzessiver Vergrößerung der Caninen sind das Walroß (*Odobenus rosmarus*) mit gestreckten Stoßzähnen für die Nahrungssuche und die Säbelzahnkatzen (z. B. *Smilodon*, *Homotherium*, *Eusmilus*) mit seitlich komprimierten und mehr oder weniger stark verlängerten Oberkiefer-Eckzähnen. Von rezenten Feliden ist diese Ausbildung nicht bekannt. Beim Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) – einem baumbewohnenden Beutefänger – kommt es lediglich zu einer Verlängerung der Ober- und Unterkiefercaninen ohne seitliche Komprimierung. Sie besitzen eine echte Greiffunktion.

Bei den Urhuftieren (Condylarthra) und den Unpaarhufern (Perissodactyla) sind die Caninen meist kräftig ausgebildet. Nur vereinzelt sind sie teilweise oder völlig reduziert (z. B. Rhinocerotidae), unter Bildung eines Diastemas. Letzteres trifft auch für die Seekühe (Sirenia) zu. Bei den Baumfaultieren (wie *Choloepus*) besitzt der C sup. durch den dreieckigen Zahnumriß eine Sonderform, die durch die Abschleifung des als Antagonisten wirkenden vordersten P noch verstärkt wird. Unter den Insektenfressern (Insectivora),

bei denen der C (sup.) ursprünglich zweiwurzellig ausgebildet ist, kann es bei den Soriciden zur Rückbildung kommen, die auch Incisiven und vordere Prämolaren betrifft, so daß – wie bereits oben erwähnt – die Homologisierung der verbleibenden Zähne zwischen dem vordersten und vergrößerten Schneidezahn und den Molaren zum Teil problematisch ist (= Zwischenzähne).

2.3.3 Die „Lückenzähne“ (Prämolaren)

Die Prämolaren der Säugetiere sind morphologisch (und auch entwicklungsgeschichtlich) meist deutlich von den Molaren verschieden. Lediglich bei den ältesten Säugetieren gibt es Schwierigkeiten in der Zuordnung, so daß bei diesen richtiger von prämolariformen und molariformen Zähnen gesprochen werden sollte. Vielfach sind die Prämolaren heterodont gestaltet, indem die vorderen Prämolaren einfacher gebaut sind als die hinteren oder die P_4^4 und überdies auch durch Lücken (Diastemata) voneinander getrennt sein können (Name!). Eine solche Heterodontie kann taxonomisch wichtig sein (vergleiche Hominoidea). Bei den modernen placentalen Säugetieren beträgt die ursprüngliche Zahl 4/4, die während der Evolution vielfach stark oder sogar völlig reduziert worden ist. So fehlen Prämolaren nicht nur spezialisierten Nagetieren (z. B. Muridae, Arvicolidae), sondern auch den heutigen Elefanten. Eine andere Tendenz ist bei der sogenannten Molarisierung von Prämolaren zu beobachten, die vor allem von Perissodactylen (wie Equidae, Rhinocerotidae, Tapiridae) bekannt ist. Die Molarisierung bedeutet eine morphologische Angleichung dieser Zähne an die Molaren, die nicht nur das Kronenmuster, sondern auch die Zahnkronenhöhe betreffen kann. Sie verstärkt die Effizienz der Mastikation und tritt dementsprechend bei herbi- und omnivoren Formen auf. Bei der Gattung *Equus* ist die Molarisierung so weit fortgeschritten, daß die P_3^3 und P_4^4 von den Molaren (M_1^1 und M_2^2) kaum zu unterscheiden sind. Die Molarisierung von Prämolaren kann von den P_4^4 oder von den P_2^2 ausgehen. Beide Möglichkeiten sind bei Rhinocerotiden realisiert. In der Regel beginnt die Molarisierung bei den P_4^4 und greift während der Evolution auf die beiden vorderen Prämolarenpaare über. Molarisierung von Prämolaren ist bekannt auch von Paarhufern (Tayassuidae, denen die für Suiden typische Verlängerung der M_3^3 fehlt), von Nagetieren (z. B. Heteromyidae, Theridomyidae, Castoridae, Caviidae etc.) und Raubtieren (wie einzelne Viverriden und Procyoniden), von Primaten (z. B. *Haplemur*, Galagidae), Embriothopoda (z. B. *Arsinoitherium*), Hyracoidea (z. B. Pliohyracidae, Proca-

viidae), Macroscelidea (wie Myohyracidae), Lagomorpha (wie Ochotonidae, Leporidae), Litopterna (Protheroheriidae, Macraucheniiidae) und Notoungulata (Notioprogonia, Toxodonta, Tytotheria, Hegetotheria und Pyrotheria) sowie von Rüsseltieren (wie *Palaeomastodon*). Bei verschiedenen Säugetieren sind einzelne Unterkiefer-Prämolaren kamm- oder sägezahnartig (serrate) differenziert. Die mehr oder weniger stark vergrößerten und seitlich komprimierten Zähne (P_4^4 oder/und P_3^3) bilden eine Art etwas konvex gekrümmter Längsschneide, die durch seitliche Rippen und Furchen sägeähnlich gezackt ist. Dieser Zahntyp ist nach der Gattung *Plagiaulax* (Multituberculata) von SIMPSON (1933) als plagioulacoid bezeichnet worden und ist auch von Beuteltieren (wie *Bettongia*, *Hypsiprymnodon*) und Primaten (wie *Carpolestes*) bekannt. Allerdings ergeben sich Probleme der Homologisierung der Zähne bei neu- und altweltlichen Beuteltieren.

Als weitere Besonderheit ist die Brechschere der Raubtiere (Carnivora) zu nennen, an deren Bildung der P_4^4 beteiligt ist. Die Zahnkrone des P_4^4 zeigt die Tendenz zu rein schneidender Ausbildung, indem der vordere Innenhöcker mehr und mehr reduziert wird. Bei *Smilodon* und anderen Säbelzahnkatzen ist der Innenhöcker des P_4^4 praktisch völlig reduziert, so daß der Zahn letztlich nur mehr eine Schneide aus Parastyl, Paracon und Metastyl bildet. Diese Spezialisierung ist mit einer Rückbildung der vorderen Prämolaren gekoppelt, die nicht nur zur Reduktion von P_1^1 und P_2^2 , sondern auch des P_3^3 führen kann. Eine ähnliche Differenzierung ist bei dem australischen Beutler *Thylacoleo carnifex* durch die aus den P_3^3 bzw. P_4^4 gebildete Brechschere zu beobachten.

Gelegentlich ist der vorderste Unterkieferprämolare caniniform entwickelt (z. B. bei *Lemur*, *Protoproceras*) oder sektorial (*Hypertragulus*) gebaut und bildet mit dem C sup. eine funktionelle Einheit. Letzteres ist vor allem für Cercopitheciden (wie *Papio*, *Macaca*) charakteristisch; allerdings ist es hier nicht der P_1^1 , sondern der P_3^3 .

2.3.4 Die Backenzähne (Molaren)

Die Molaren bilden die mannigfaltigste Zahnkategorie und damit auch die taxonomisch wichtigsten Zähne. Die Molaren sind meist mehrwurzellig, und ihre Krone ist entsprechend der unterschiedlichen Funktion vielfältig differenziert und oft auch heterodont entwickelt. In diesem Kapitel sollen nur die verschiedenen Molarentypen besprochen werden. Die Terminologie der Höcker wird im folgenden Abschnitt behandelt.

Die Zahl der Molaren hat sich in der Geschichte der Säugetiere laufend vermindert (Ausnahme: Trichechidae und viele Zahnwale mit sekundärer Vermehrung bei gleichzeitiger Homodontie). Bei den mesozoischen Säugetieren (z.B. Triconodonta [einschl. Morganucodontidae], Docodont, Symmetrodonta und Pantotheria) sind bis zu acht Molaren in jeder Unterkieferhälfte nachgewiesen (wie bei *Triconodon* 3–4, *Morganucodon* 4–5, *Docodon* 8, *Spalacotherium* 7, *Amphitherium* 8). Bei den placentalen Säugetieren sind ursprünglich drei pro Kieferhälfte ausgebildet.

Die Molaren zeigen – ähnlich wie auch andere Zahnkategorien – sehr unterschiedliche Evolutionstendenzen, die nicht nur zu den verschiedenen Molarenmustern geführt haben, sondern einerseits zur Vergrößerung (z. B. Lamellenzahn bei Elefanten und beim Wasserschwein), andererseits

jedoch zur weitgehenden oder völligen Rückbildung, ohne daß das übrige Gebiß davon betroffen wurde (wie bei Feliden und Hyaeniden). Diese Rückbildung steht etwa bei den Raubtieren meist mit der Vergrößerung des P⁴ (Brechschere) in Korrelation. Die Reduktion kann aber auch nur die M³ oder die M² betreffen und damit taxonomisch wichtig sein (z. B. Amphicyoniden mit M³, Caniden mit M², Musteliden meist mit M¹). Gelegentlich kommt es zu einer sekundären Vereinfachung der Molaren (z. B. Gürteltiere, Zahnwale, Robben), die in Zusammenhang mit der Ernährung verständlich wird. Dennoch bilden die Molaren die wichtigste Zahnkategorie.

Als wichtigste Grundmuster der Zahnkrone lassen sich der bunodont-, dilambdodont- und zalambdodont-, seco-, lopho- und selenodont Typ unterscheiden. Dazu kommen deren Kombinationen (wie

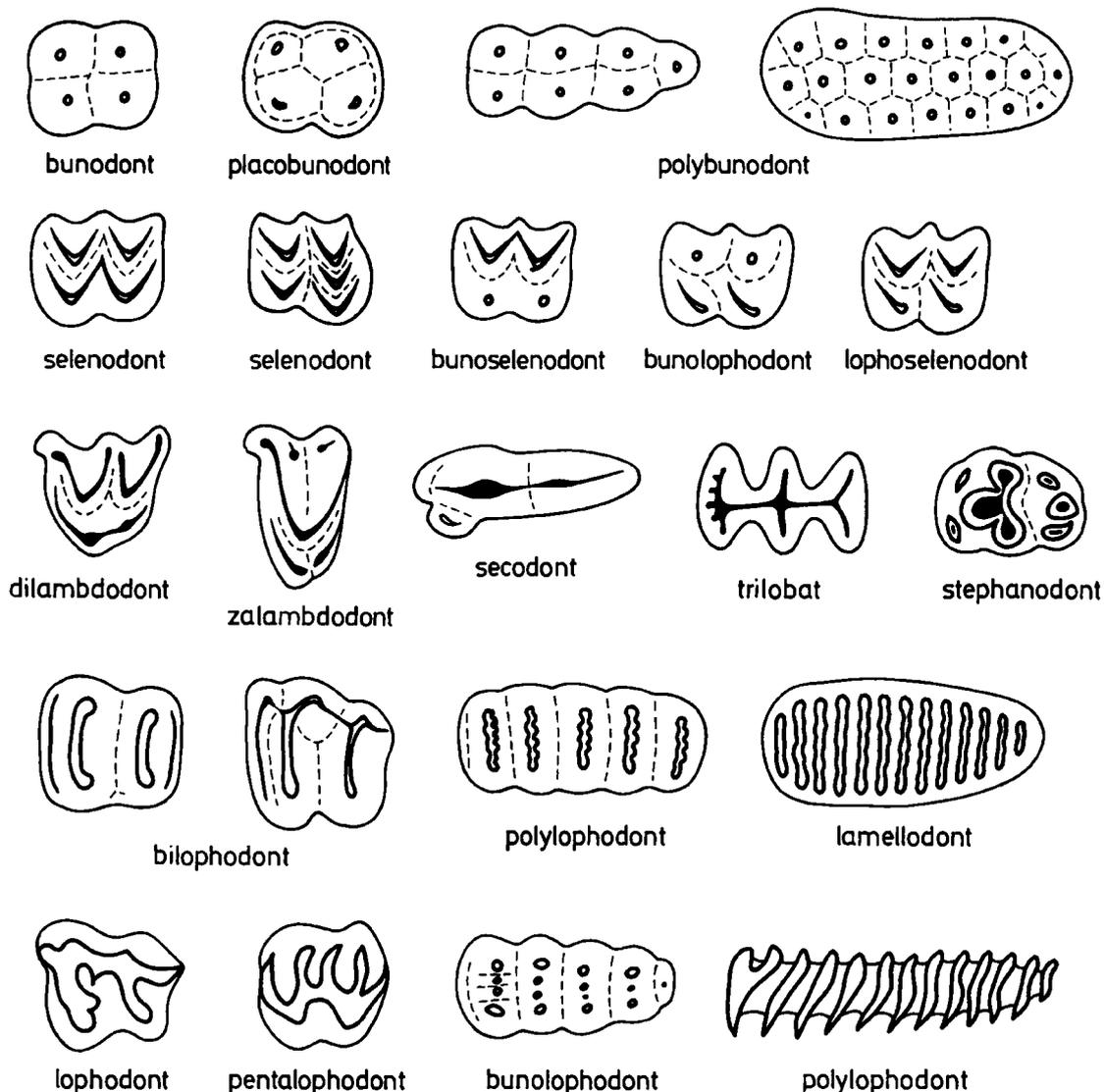


Abb. 6. Übersicht über die verschiedenen Molarenmuster bei Säugetieren (Schemata). Orientierung: mesial = links, buccal = oben.

bunoselenodont, lophoselenodont, bunolophodont) und die jeweiligen Abwandlungen (z. B. bi- oder polylophodont, oligo- oder polybunodont und die verschiedenen Arten der Selenodontie) sowie die Stephanodontie (Abb. 6). Die Molarenmuster finden sich meist unabhängig voneinander innerhalb verschiedener taxonomischer Einheiten, lassen sich jedoch alle auf einen Grundtyp, nämlich den tritubercularen oder trituberculosectorialen Molaren (= trigonal DOEDERLEIN, 1921, = tribosphenisch SIMPSON, 1936, zurückführen; Abb. 14). Im einzelnen bestehen allerdings Meinungsunterschiede über die Höckerhomologisierung und damit letztlich über die angenommene evolutive Ableitung, auf die im nächsten Kapitel in Zusammenhang mit der Höckerterminologie eingegangen sei.

Die Unterscheidung der obengenannten Molarentypen ist eine rein morphologische, ohne etwas über die Entstehung des Molarenmusters auszusagen. Der (para-)bunodonte Typ findet sich bei omnivoren Formen (wie Multituberculata, Suidae, Tayassuidae und anderen primitiven Artiodactyla, Ursidae, Condylarthra, primitiven Proboscidea, Hyracoidea und Sirenia, Desmostylia). Die Krone besteht ursprünglich aus einigen wenigen niedrigen Höckern (Oligobunodontie). Bei den Suiden und Tayassuiden handelt es sich nach STEHLIN (1899/1900) allerdings nicht um das primäre bunodonte Muster innerhalb der Paarhufer, sondern um eine Neobunodontie, die sich aus einem primitiven selenodonten Muster entwickelt hat. Eine weitere Sonderausbildung stellt die Placobunodontie der Hominoidea dar (WELSCH 1967), die durch flache Höcker und ihre meist charakteristische Abkautung gekennzeichnet ist. Verschiedentlich kommt es durch sekundäre Vermehrung der Höcker zur Polybunodontie (wie *Gomphotherium*), die in manchen Fällen mit einer Hypsodontie der Zahnhöcker (wie *Desmostylus*, M_3^3 bei *Hylochoerus*) oder sogar einer Wurzellosigkeit verbunden sein kann (z. B. Säulenzähne bei *Phacochoerus*). Beim dilambdodonten Typ bilden die Außenhöcker ein W-förmiges Muster, wie es bei Insectivoren, Tupaiiden und primitiven Primaten (z. B. Paromomyidae) ausgeprägt ist. Ein einfaches, v-förmiges Zahnmuster wird als zalambdodont bezeichnet. Es ist charakteristisch für die Tenreciden, Chrysochloriden und Solenodontiden unter den Insektenfressern. Dieses Zahnmuster hat hinsichtlich der Entstehung zu lebhaften Kontroversen geführt (vgl. Kapitel „Insectivora“).

Beim selenodonten Typ kommt es durch Kantenbildung an den Außen- und Innenhöckern zu einem Molarentyp, der seinen Namen den mondsi-

chelähnlichen Kaufiguren verdankt. Selenodontie ist nicht nur von selenodonten Artiodactylen, sondern auch von Nagetieren (wie Aplodontidae) und Beutlern (wie *Phascolarctos*) bekannt. Bei selenodonten Molaren erhöhen mehr oder weniger stark abgewinkelte Kanten der Zahnhöcker die Effizienz des Kauvorganges, bei dem vor allem seitliche Kieferbewegungen vorherrschen. Als Kombinationstypen sind das bunoselenodonte und lophoselenodonte Molarenmuster zu erwähnen. Bunoselenodontie ist typisch für die Brontotheriiden und die Chalicotheriiden unter den Unpaarhufern. Selenodonte Außen-„höcker“ und bunodonte Innenhöcker kennzeichnen diesen Typ. Bei der Lophoselenodontie, wie sie etwa bei den Equiden ausgebildet ist, sind selenodonte Außen-„höcker“ mit einem Vorder- und Hinterjoch kombiniert (wie bei *Anchitherium*).

Durch die Verbindung von Höckern zu Quer- (tochodont ANTHONY) oder Längsjochen (belodont ANTHONY) entsteht der lochodont Molarentyp, der recht unterschiedliche Ausbildungsformen zeigt, die vom bilophodonten bis zum polylophodonten Typ mit seinen Abwandlungen reichen. Beim bilophodonten Molarentyp sind zwei Querjoch (Proto- und Metaloph) vorhanden (z. B. Tapiridae, *Dinotherium*, *Listriodon splendens*, *Diprotodon*, Cercopithecoidea, *Hadropithecus*). Wie bereits diese keineswegs vollständige Aufzählung zeigt, ist die Bilophodontie unabhängig voneinander innerhalb verschiedener Säugetierordnungen ausgebildet worden. Aber auch innerhalb einer bestimmten taxonomischen Einheit (z. B. Primates) kann die Bilophodontie auf unterschiedlichen Wegen entstanden sein. Dementsprechend sind die Jochkanten dann nicht unbedingt homolog.

In typischer Form ist die Bilophodontie bei *Dinotherium* (Proboscidea), *Diprotodon* (Marsupialia) und *Listriodon splendens* (Artiodactyla) vorhanden. Die Kieferbewegungen erfolgen senkrecht und führen zur charakteristischen Abschleifung der Jochkanten. Eine funktionelle Bilophodontie kann auch bei bunodonten Backenzähnen ausgebildet sein (z. B. *Hylochoerus*). Bei den Tapiroidea sind die Querjoch der Maxillarmolaren buccal mit Höckern kombiniert, so daß ein bunolophodonte Zustand vorliegt. Bunolophodontie ist auch bei Proboscidiern (z. B. *Bunolophodon*) ausgeprägt, allerdings in etwas anderer Form als bei *Tapirus*. Meist sind es aus mehreren Höckern bestehende Querjoch, deren Zahl vermehrt (Polylophodontie) werden kann und die durch Hypsodontie schließlich zum Lamellenzahn der Elefanten führen. Der Lamellenzahn der Elefanten ist das wohl eindrucksvollste Beispiel für die Diffe-

renzung der Molaren und macht die verschiedenen Erklärungsversuche zur Entstehung derartiger Zähne verständlich (z. B. Produkte von Zahnverschmelzungen im Sinne der Dimer- oder der Konkreszenz-Theorie). Wie jedoch die Fossil-dokumentation zeigt, sind sie nicht durch Verschmelzung, sondern durch Vermehrung der Joch während der Evolution entstanden. Die Zahl der Lamellen kann bei den evoluiertesten Formen (wie *Mammuthus primigenius*) maximal 27 Lamellen am M_3 erreichen.

Bei den gleichfalls polylophodonten Molaren myomorpher Nager bilden sich Rhomben mit meist alternierend angeordneten Dentindreiecken, wodurch eine Verlängerung der Schneidekanten ohne Zahnverbreiterung erreicht wird (W. VON KOENIGSWALD 1980). Ein gleichfalls bei Nagetieren verbreiteter Typ ist die Fünfjochigkeit (Pentalophodontie), die mehrfach unabhängig entstanden ist (z. B. Theridomorpha, Castoroidea, Hystricomorpha). Der ptychodonte Typ von COPE (1873) (vgl. auch ANTHONY 1937) ist ein Faltenzahn, der im Prinzip dem lophodonten Typ entspricht.

Ein anderer lophodonte Molarentyp ist bei den Rhinoceroidea durch die Ausbildung eines Außenjoches (Ectoloph) gegeben. Dieses Grundschema kann durch zusätzliche Elemente wie Crista, Crochet und Antecrochet modifiziert werden. Durch Hypsodontie können diese Elemente zur Abschnürung echter Zahngruben (z. B. Prä-, Medi- und Postfossette) führen (z. B. Coelodontie bei *Coelodonta*). Außerdem kann der Schmelz in sich gefaltet und dadurch die Widerstandsfähigkeit entsprechend erhöht sein (z. B. *Elasmotherium*).

2.4 Das Milchgebiß (lacteale Dentition)

Wenn hier vom Milchgebiß die Rede ist, so sind nur jene Zähne gemeint, die beim erwachsenen Tier (meist) durch die Zähne der 2. Zahngeneration (I, C und P) ersetzt worden sind. Die der gleichfalls ersten Zahngeneration angehörigen Molaren sind hier selbstverständlich nicht berücksichtigt.

Das Milchgebiß setzt sich – wie bereits oben erwähnt – aus den Id, Cd und Pd (= D) zusammen und ist meist nur bei jugendlichen Individuen ausgebildet. Selten sind Milchzähne auch bei erwachsenen Individuen in Funktion (z. B. *Tenrec*; D_1^1 bei Huftieren). Manchmal ist das Milchgebiß teilweise oder völlig reduziert (z. B. *Orycteropus*, Dasy-

podidae, Soricidae, primitive Talpidae, Pinnipedia). Es wird vielfach nur embryonal angelegt und großenteils vor dem Durchbruch durch das Zahnfleisch wieder resorbiert. Auf die Situation bei den Beuteltieren, wo nur ein Zahnpaar (D_3^3 oder M_1^1 ; siehe Kapitel Marsupialia) gewechselt wird, sei hier nur kurz hingewiesen. Von den mesozoischen Säugetieren ist ein Zahnwechsel bei den Multituberculaten erstmalig durch SZALAY (1965), bei den Pantotheria durch BUTLER & KREBS (1973) nachgewiesen worden. Auch von Morganucodonta, Docodonta und Symmetrodonta ist ein Zahnwechsel belegt. Der Zahnwechsel bei den Pantotheria (Dryolestidae) des Ober-Jura entspricht dem primitiver Eutheria. Die Annahme, daß die Pantotheria die Ahnen der modernen Säugetiere seien, als richtig vorausgesetzt, würde bedeuten, daß der Zahnersatz der Beuteltiere (Marsupialia) abgewandelt ist.

Morphologisch und dimensionell von den Zähnen des Dauergebisses verschieden, erreichen die Milchzähne bei Formen mit vollständigem Gebiß ($\frac{3}{3} \frac{1}{1} \frac{4}{4}$) maximal die Zahl 32. Gelegentlich können mehr Milchzähne innerhalb einer Zahnkategorie auftreten als Dauerzähne (z. B. *Daubentonia madagascariensis*: Milchgebiß $\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{2}{2}$, Ersatzgebiß $\frac{1}{1} \frac{0}{0} \frac{1}{1} \frac{3}{3}$). Oft sind die Milchzähne einfacher gebaut als die Dauerzähne, so daß sie verschiedentlich als primitiver bezeichnet worden sind (LECHE 1902, 1907, 1910, 1915, KORENHOF 1982). Nach ABEL (1906) ist das Milchgebiß primitiver und indifferenter als das Dauergebiß. Außerdem sollen Milchzähne bei Rückbildung in höherem Maß betroffen sein als die Zähne des Ersatzgebisses. Nach LECHE bildet das Milchgebiß überhaupt die phylogenetisch ältere Phase in der Entwicklung der Zahnsysteme gegenüber dem Dauergebiß, eine Auffassung, die nicht als allgemein gültig bezeichnet werden kann und daher auch rasch auf Widerspruch stieß (z. B. STEHLIN 1909). Beispiele im Sinne von LECHE sind etwa das Milchgebiß vom Erdwolf (*Proteles cristatus*) und die Milch-Incisiven von Einhufern und Proboscidiern. Bei *Proteles* sind der Pd_3^3 und der Pd_4^4 wie richtige Milch-Brechscherenzähne ausgebildet, während die Backenzähne des Ersatzgebisses durchwegs einspitzig sind. Die Milch-Schneidezähne von Einhufern (Gattung *Equus*) lassen den Zahnhalz und damit die Differenzierung von Krone und Wurzel deutlich erkennen. Außerdem sind die als Schmelzeinstülpungen kennzeichnenden Kunden (Marken) nur flach gegenüber den tief eingesenkten Kunden der Ersatzschneidezähne. Die Milch-Stoßzähne der Proboscidea lassen noch die ursprüngliche Differenzierung in Zahnkrone und Wurzel erkennen, die den Stoßzähnen der adulten Rüsseltiere,

bei denen der Schmelz weitgehend reduziert ist, abgeht (vgl. STEHLIN 1926). Weiters ist zweifellos zutreffend, daß etwa die Kronenhöhe bei im Dauergebiß hypsodonten Formen (wie *Equus*, Elefanten) geringer, d. h. brachyodont oder nur schwach hypsodont ist. Auch das Kronenmuster der D_4^4 ist vielfach etwas einfacher gebaut als die M_1^1 . Andererseits können Milchzähne nicht nur „molarisiert“, sondern sogar komplizierter gebaut sein als die M_1^1 als Nachfolger in der gleichen Zahngeneration (z. B. D_4 bei Artiodactyla dreiteilig, ähnlich dem M_3). Wie REMANE (1960) mit Recht bemerkt, ist dies nicht als Molarisierungsprozeß zu bezeichnen, sondern hängt mit der Zugehörigkeit der Molaren zur Milchzahngeneration oder der Funktion der Milchzähne zusammen. So sind etwa beim robusten Australopithecus-Typ („*Paranthropus*“ *robustus* oder „*Zinjanthropus*“ *boisei*) die D_4^4 komplizierter als bei *Homo*, also hyperhominid gebaut, was zweifellos mit der Ernährung zusammenhängt. Gleiches gilt für das Milchgebiß der Carnivoren. Als Beispiel sei nur *Panthera leo* erwähnt. Während die Milchzähne des Vordergebisses kleiner und meist einfacher gebaut sind als jene des Dauergebisses, entsprechen Pd_3^3 und Pd_4^4 einer Brechschere im Kleinformat, d. h. sie bilden eine funktionelle Einheit. Beide Milchzähne sind

demnach komplizierter gebaut als die entsprechenden Ersatzzähne (P_3^3 und P_4^4). Außerdem „ahmt“ der Pd_4^4 morphologisch den M_1^1 nach, ist jedoch nicht so stark reduziert wie dieser (Abb. 7).

Bei den Perissodactyla hat STEHLIN (1905) zwei Typen von Milchzähnen unterschieden: den tapiroiden und den rhinocerotiden Typ, von denen der erste durch die Molarisierung des Pd_3^3 evoluiert ist als der zweite. Nach BUTLER (1952) dagegen sind bei den Perissodactyla nach der Art der Molarisierung von Milchbackenzähnen drei Haupttypen zu unterscheiden: 1. Condylarthren-Typ bei *Plagiolophus*, 2. Equiden- und Brontotheriiden-Typ und 3. Tapiroidea- und Rhinoceroidea-Typ.

Als Besonderheiten sind einerseits die im sonst homodonten Milchgebiß hakenförmig gekrümmten, meist bi- oder trifurcaten Milchschnidezähne bei Fledermäusen (wie Vespertilionidae) zu bezeichnen (Gebißformel meist $\frac{2 \frac{1}{2}}{3 \frac{1}{2}}$), die zum Festhalten der Jungtiere im Fell der Mutter und damit als Klammergebiß dienen (LECHE 1877, MILLER 1907, SPILLMANN 1927, DORST 1949), andererseits die tief gelappten Milchschnidezähne bei den Macroscelidea (wie *Rhynchocyon*, *Petrodromus*). Kennzeichnend sind an den Milchbackenzähnen nicht nur

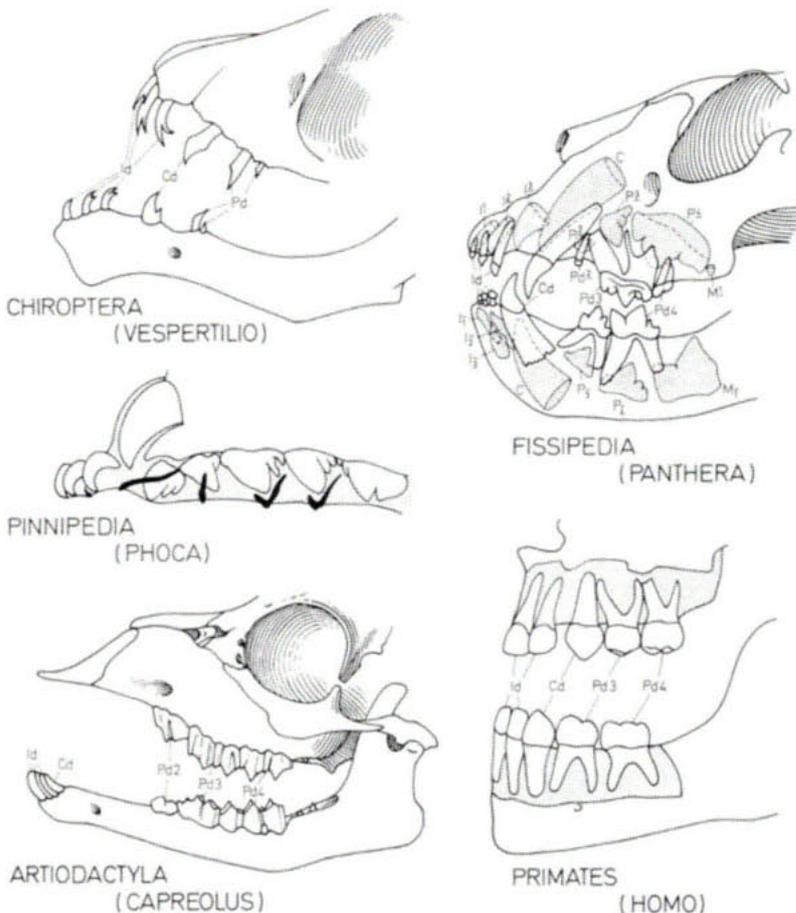


Abb. 7. Die unterschiedliche Ausbildung des Milchgebisses bei rezenten Säugetieren. Spezialanpassung bei Chiropteren (zum Festhaken der Jungtiere im Fell des Muttertieres), weitgehende Reduktion bei Pinnipediern (z. B. *Phoca*), Imitation des Dauergebisses (z. B. Brechschereengebiß bei Raubtieren: *Panthera*). Angleichung des D_4^4 (= Pd_4^4) an die Molaren (z. B. *Homo*, *Capreolus*).

die gespreizten Wurzeln bei mehrwurzeligen Milchzähnen, sondern vielfach auch Resorptionserscheinungen an den Zahnwurzeln durch die nachrückenden Ersatzzähne (TAUBER 1949). Die Resorption erfolgt durch Osteolyse und Osteoklasie. Sie können bei isoliert erhaltenen fossilen Zähnen wertvolle Indizien zu deren Identifikation darstellen.

Wie bereits im vorigen Kapitel angedeutet, folgen bei den Elefanten die Molaren direkt auf die Milchzähne, ohne daß hier bei den letzteren jedoch ein Zahnwechsel vorliegt.

Weiterführende Angaben zum Milchgebiß von Insectivoren, Rodentia, Carnivora, Primaten und Ungulaten finden sich vor allem bei BUTLER (1952), COBB (1933), ENGESSER (1976), FRIANT (1951), KOPY (1952), POHLE (1923) und STEHLIN (1905, 1934).

2.5 Zur Höckerterminologie der Molaren

Wie bereits aus der Abb. 8 hervorgeht, folge ich hier im Prinzip der von COPE (1874, 1883) und OSBORN (1888, 1904, 1907) entwickelten deskripti-

ven Höckerterminologie bei den tribosphenischen Molaren. Sie ist lediglich durch etliche zusätzliche Termini ergänzt, die vor allem die Kanten und Leisten der Höcker betreffen. Wie MAIER (1980) betont, ist die Höckerterminologie stark mit Homologie-Begriffen belastet worden, die sich im wesentlichen auf den ursprünglichen Haupthöcker bezogen. Wie PATTERSON (1956) glaubhaft machen konnte, entspricht der Haupthöcker der tribosphenischen Oberkiefermolaren nicht, wie COPE und OSBORN annehmen, dem Protocon (was auch im Namen zum Ausdruck kam), sondern dem Paracon, was bereits RÖSE (1892), TMS (1896) und GIDLEY (1906) erkannten. Die auf dem Kriterium der serialen Homologie beruhende Prämolaren-Analogie-Theorie (WORTMAN 1902, GIDLEY 1906) macht eine eigene Terminologie der Höcker der Prämolaren, wie sie SCOTT (1892) annimmt, nicht notwendig. Sie belegt jedoch zugleich auch, daß der Haupthöcker der M sup. dem Paracon und nicht dem Protocon entspricht. Die in jüngerer Zeit von VANDEBROEK (1961, 1969) eingeführte – aber nicht allgemein akzeptierte – Terminologie (mit Eoconus, Distoconus, Epiconus, Endoconus) beruht auf der nach dem Kantenverlauf (z. B. Eocrista, Epi-, Anti-, Endo-, Ecto- und Plagiocrista) angenommenen Homologie der Zahnhök-

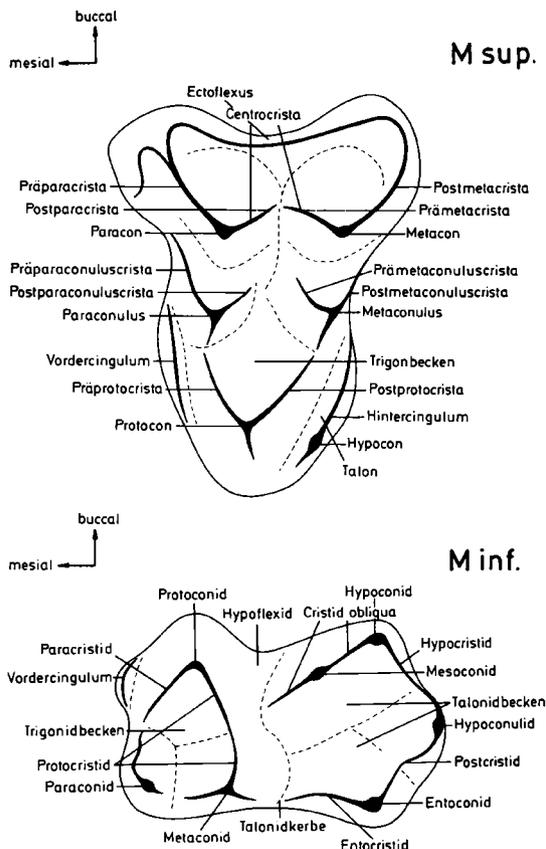


Abb. 8. Terminologie der Höcker (und Cristae) von M sup. und M inf. der Theria (*Gypsonictops*, O-Kreide; Insectivora) nach COPE und OSBORN (ergänzt).

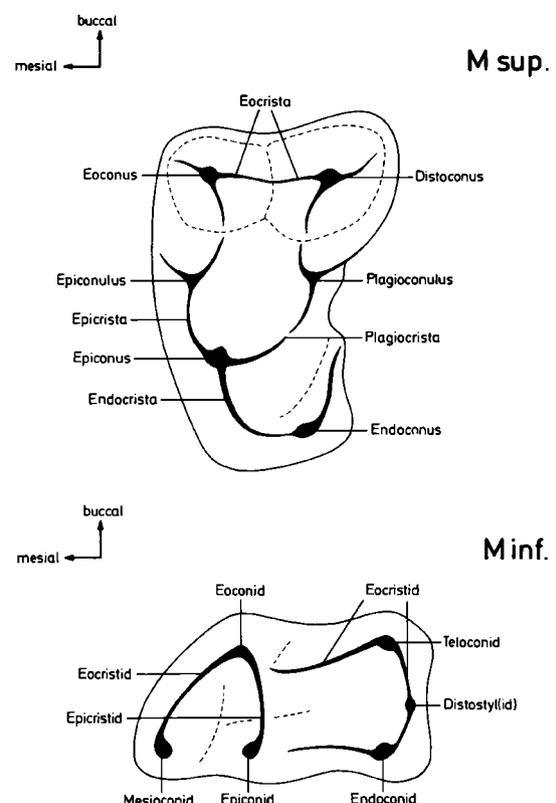


Abb. 9. Terminologie der Höcker und Cristae von M sup. und M inf. bei den Theria nach VANDEBROEK (1961, 1969).

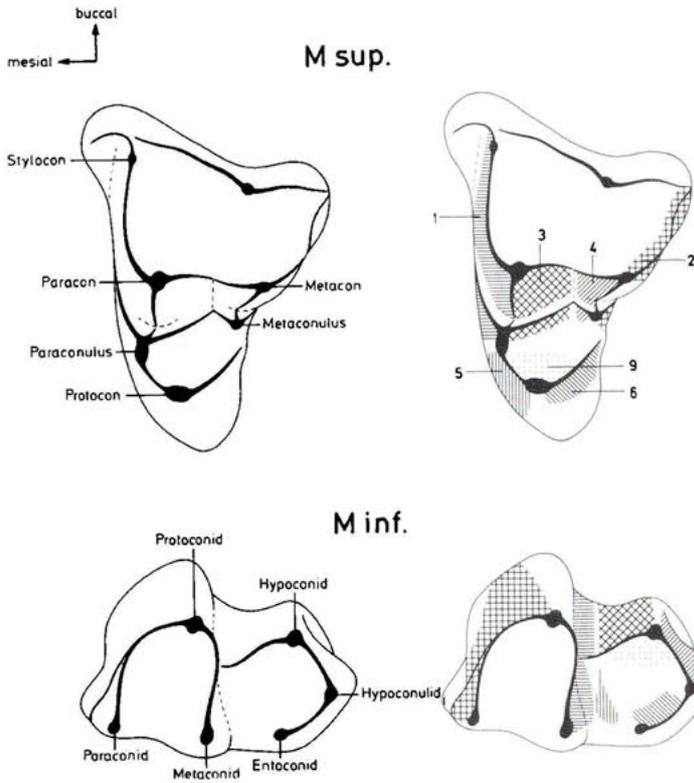


Abb. 10. M sup. und M inf. von *Didelphodus* (Palaeoryctidae, Eozän) als primitiver Vertreter der Eutheria mit Höckerterminologie und Homologisierung der Kaufacetten (1-6, 9) an M sup. und M inf. nach CROMPTON (1971).

ker bei zentraler Okklusion (Abb. 9). Gleiches gilt für die Terminologie von HERSHKOVITZ (1971). Diesen Terminologien ist hier aus rein praktischen Erwägungen nicht gefolgt, sondern die traditionelle Terminologie vorgezogen worden. Beim quadrituberculären M sup. sind vier Haupthöcker (Para- und Metacon als Außenhöcker, Proto- und Hypocon als Innenhöcker) ausgebildet, zu denen zwei Zwischenhöcker (Para- [= „Proto“-]conulus und Metaconulus) kommen können (Abb. 8).

Es erscheint verständlich, daß eine genetische Terminologie, d. h. eine Terminologie, welche die Homologien berücksichtigt, gegenüber einer rein deskriptiven vor allem Aussagen über stammesgeschichtliche Zusammenhänge ermöglicht. Diese ergeben sich nicht nur bei der Interpretation des zalambdodonten Zahntyps. Der gesamte Themenkreis, der ursprünglich von der klassischen (typologischen) Morphologie geprägt wurde, ist heute jedoch längst durch die Konstruktionsmorphologie ergänzt worden, die sich des Vergleiches der (Kau-)Facettenmuster bedient und ist als Form-Funktionskomplex im Sinne von BOCK & WAHLERT (1965) zu interpretieren (siehe Facettennomenklatur; vgl. Abb. 10, 11).

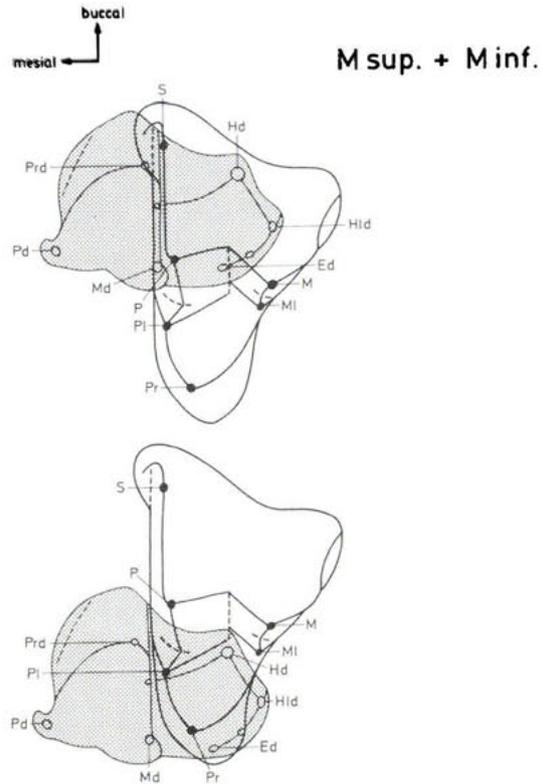


Abb. 11. *Didelphodus* sp. M₂ in verschiedenen Stellungen, um die Interaktionen der Zahnhöcker aufzuzeigen. Oben am Beginn des Kontaktes und (unten) am Ende des Bisses. Abkürzungen: Ed – Entoconid, Hd – Hypoconid, Hld – Hypoconulid, M – Metacon, Md – Metaconid, Ml – Metaconulus, P – Paracon, Pd – Paraconid, Pl – Paraconulus, Pr – Protocon, Prd – Protoconid, S – Stylocon. Nach CROMPTON (1971).

2.6 Das Gebiß als funktionelle Einheit und die Abkautung (Usur)

Nachdem die einzelnen Zahnkategorien und die Höckerterminologie der Backenzähne besprochen wurde, erscheint es notwendig, das Gebiß als ganzes zu betrachten, als funktionelle Einheit. Ober- und Unterkiefer-Zahnreihen wirken funktionell zusammen, eine Erkenntnis, die erst in jüngster Zeit dank kinematographischer Studien entsprechend ausgewertet werden konnte (CROMPTON & HIEMAE 1970, HIEMAE 1967). Erst die Kenntnis der Mastikations(= Kau-)vorgänge war die Voraussetzung zum Verständnis der Konstruktionsmorphologie des Zahnreliefs. Eine Kausequenz besteht aus einer Serie verschiedenartiger Kauzyklen („chewing cycles“). Am Beginn steht die hauptsächlich durch das Vordergebiß erfolgte Ingestion mit der Manipulation der Nahrung (Aufnahme und Abtrennung des Bissens). Nur bei verschiedenen primitiven Formen (wie *Ptilodus*, *Multituberculata*) werden auch Prämolaren und Molaren einbezogen. Nun kann die Mastikation einsetzen, die nach OSBORN & LUMSDEN (1978) mit dem „puncture-crushing cycle“ einsetzt, dem der eigentliche „chewing cycle“ folgt. Zunächst aber noch einige Bemerkungen zur Okklusion.

Die Komplexität des Okklusionsgeschehens sowie die multifaktoriellen Beziehungen zwischen gegebenen Formen und möglichen Funktionen haben zu unterschiedlichen Interpretationen und Bezeichnungen geführt, so daß eine Definition der im folgenden gebräuchlichen Begriffe notwendig erscheint.

Okklusion = Kieferschluß, der zum Kontakt der Ober- und Unterkieferzähne führt,

zentrische Okklusion = Kieferschluß mit Zahnkontakt bei maximaler Intercuspidation der Zahnhöcker (wichtig für Homologisierung),

ectentale Okklusion = Kieferschluß bei Formen mit transversalen (unilateralen) Kieferbewegungen (z. B. primitive Säugetiere, einschließlich Primaten),

traumatische Okklusion = Kieferschluß, wie er, bedingt durch pathologische Veränderungen infolge einseitiger Belastung einzelner Zähne (etwa nach Kieferbruch) eintritt.

Verschiedentlich wird die Artikulation (im Sinne von Verzahnung der oberen und unteren Zahnreihe) der Okklusion gegenübergestellt und damit die Antagonistenkontakte der Zahnreihen während der Ausführungen von Kaubewegungen verstanden.

Bei den Schneidezähnen unterscheidet man bei der Artikulation je nach der gegenseitigen Stellung die Ortho- oder Labiodontie (Zangen-, Gerad- oder Kopfbiß), die Psalidodontie (Scherenbiß) und die Klinodontie (Proclivie) (HERSHKOVITZ 1962).

Kieferbewegungen erfolgen im Zusammenhang mit den Mastikationsvorgängen und sind nach Ausbildung des Kiefergelenkes (= Squamoso-Dentalgelenk) der Kaumuskulatur und des Gebisses verschieden. Die Kaumuskulatur ist bei den verschiedenen Kieferbewegungstypen unterschiedlich gestaltet oder proportioniert. Die wichtigsten Kiefermuskeln sind der *M. masseter*, *M. temporalis*, *M. digastricus* (mit venter anterior und venter posterior), und die *Mm. pterygoidei* (*M. pt. internus* = *medialis* und *M. pt. externus* = *lateralis*). Kiefergelenk und -muskulatur ermöglichen verschiedene Bißarten im Backenzahnbereich, wie den Hackbiß („puncture crushing“), den Quetschbiß („crushing“), den Reibebiß („chewing“), den Mahlbiß („grinding“), den Schneidebiß („cutting“), den Scherbiß („shearing“) und den Rupfbiß („cropping“), wobei eine Kau-Sequenz verschiedene Bißformen umfaßt.

Bei den Säugetieren lassen sich grundsätzlich drei Typen unterscheiden: Der Carnivoren-Typ, bei dem der Temporalis an Masse dominiert, der Nagetier-Typ, bei dem der Masseter den Hauptteil bildet und der Huftier-Typ, bei dem Masseter und Pterygoideus überwiegen (BECHT 1953, SCHUMACHER 1961) (Abb. 12). Dementsprechend sind

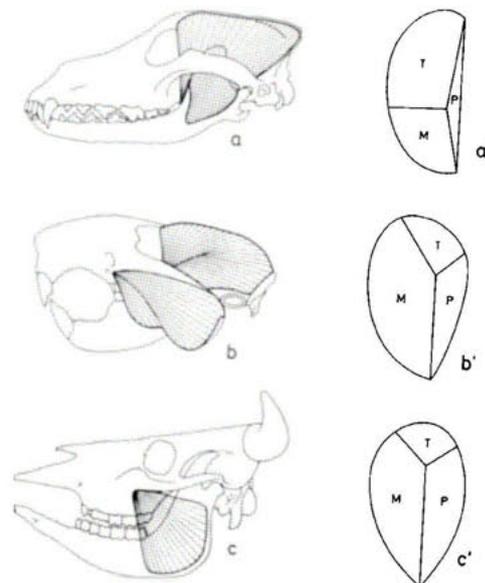


Abb. 12. Die wichtigsten Kaumuskeltypen bei Säugetieren. a, a' – Carnivoren-Typ (Temporalis überwiegt), b, b' – Nagetier-Typ (Masseter dominiert), c, c' – Huftier-Typ (Masseter und Pterygoideus dominieren). Nach BECHT (1953), ergänzt umgezeichnet.

die Kieferbewegungen verschieden. Man unterscheidet orthale (senkrechte), transversale (= „laterale“) und (pro-)palinale Kieferbewegungen.

Beim orthalen Typ, wie er für viele Raubtiere mit einem Scharniergelenk kennzeichnend ist, ist nur eine Bewegung des Kiefers in der Senkrechten, also in der Sagittalebene mit dem Schließen durch Masseter und Temporalis möglich. Das Gelenk liegt in der Zahnreihenebene oder nur wenig darüber. Für die Raubtiere ist – zumindest primär – das Brechscheregebiss mit dem vergrößerten Zahnpaar (P^4/M_1) charakteristisch. Beim transversalen Typ vieler Huftiere vermögen die Unterkieferhälften auch seitliche (unilaterale = ectentale, sofern nur eine Kieferhälfte beteiligt ist) Kautbewegungen auszuführen, das Kiefergelenk liegt deutlich über dem Niveau der Zahnreihen, der Processus ascendens mandibulae ist dementsprechend stark verlängert (GREAVES 1974, LEBEDINSKY 1938, LUBOSCH 1907). Beim propalinalen Typ der Nagetiere und Lagomorphen kann der Unterkiefer auch vor- und rückwärts (Vor- und Rückschub) bewegt werden. Die Lage des Kiefergelenkes variiert, liegt aber meist deutlich über dem Zahnreihenniveau. Erst durch diese propalinale Kieferbewegung wird die Abschleifung der Schneidezähne verständlich, die stets zu scharfen Schmelzkanten führt. Bei Nagetieren können überdies die beiden Unterkieferhälften unabhängig voneinander bewegt werden, sofern die Symphyse nicht verwachsen ist.

Das Kiefergelenk ist – wie bereits angedeutet – entsprechend der drei Haupttypen unterschiedlich gestaltet. Beim Carnivoren-Typ, besonders typisch bei Feliden ausgeprägt, herrschen reine Scharnierbewegungen vor; die Gelenkpfanne steht wie der Gelenkkopf quer. Beim Ungulaten-Typ (= Herbivoren-Typ) ist ein offenes Walzengelenk entwickelt, dessen Pfanne auch Bewegungen nach vorne und hinten erlaubt. Beim Nagetier-Typ bildet die Gelenkpfanne eine in der Längsachse des Schädels verlaufende vorn und hinten offene Rinne (STORCH 1968). Bei den höheren Primaten (einschließlich *Homo*) ist eine flache Gelenkgrube samt dem davorliegenden Tuberculum articulare ausgebildet, die dem Unterkiefer Bewegungen in allen drei Richtungen des Raumes gestattet. Diesem universell spezialisierten Kiefergelenk höherer Primaten (BIEGERT 1956) steht das einseitig differenzierte Kiefergelenk der Spitzmäuse (Soricidae) gegenüber, dessen Gelenkkopf zwei getrennte (und taxonomisch verwertbare) Gelenkflächen besitzt; ihnen entsprechen zwei Gelenkpfannen am Schädel. Nach STORCH (1968) führt das obere Gelenk Gleitbewegungen des Un-

terkiefers, das untere im wesentlichen Drehbewegungen aus.

Nach der Kieferstellung unterscheidet man die Isognathie und die Anisognathie (Abb. 13). Eine isognathe Kieferstellung ist bei omnivoren Säugetieren (wie *Dicotyles*) anzutreffen. Bei der Anisognathie stehen die Unterkieferzahnreihen entweder weiter auseinander (z. B. Nagetiere) als die Oberkieferzahnreihen oder enger (z. B. Lagomorphen, Selenodontia, Equidae). Meist ist auch die Kauebene der Zähne unterschiedlich geneigt. Während sie bei den Nagetieren einen nach oben offenen stumpfen Winkel bildet, ist dieser bei den Wiederkäuern und Hasentieren nach unten offen (Abb. 13).

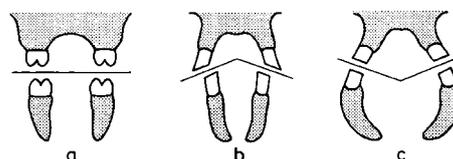


Abb. 13. Kieferstellung an schematischen Querschnitten samt Zähnen aufgezeigt. a – Isognathie (z. B. *Dicotyles*), b und c Anisognathie. b – Lagomorpha, Ruminantia, Equidae, c – Rodentia.

Durch die Reduktion einzelner Zähne können in der ursprünglich vollständigen Zahnreihe echte Lücken (Diastemata) auftreten. Am bekanntesten ist ein derartiges Diastema bei Säugetieren mit einem Nagegebiss (Rodentia, Lagomorpha, Tillodontia, *Daubentonia* [Primates], *Lasiorhinus* [Marsupialia]). Bei diesen Säugetieren sind die zwischen den Nagezähnen und den Backenzähnen ursprünglich vorhanden gewesenen Zähne völlig reduziert. Aber auch bei diprotodonten Beutlern, bei selenodonten Artiodactylen und manchen Unpaarhufern ist ein derartiges Diastema ausgebildet. Selbst bei Raubtieren (wie *Ursus spelaeus*) kann eine solche Zahnlücke auftreten, indem die vorderen Prämolaren völlig rückgebildet werden. Bei den Primaten wird das zwischen Maxillarcaninen und Incisiven gelegene Diastema als Affenlücke bezeichnet. Es ist durch den C inf. bedingt und ist bei Hominiden von *Australopithecus africanus* aus dem Pliozän Afrikas und „*Homo*“ (= *Australopithecus*) *modjokertensis* aus dem Alt-Pleistozän von Java beschrieben worden (JOHANSON et al. 1978, VON KOENIGSWALD 1958).

Nach der Ernährungsweise lassen sich insectivore („Insekten“fresser), carnivore (Fleisch-), piscivore (Fisch-), omnivore (Allesfresser), herbivore (Pflanzen-), frugivore (Frucht-), sapivore (saftsaugende) und phyllophage (Blattfresser) Formen unterscheiden, die bei Angehörigen verschiedener

Ordnungen, also bei nicht näher verwandten Arten vorkommen können. So sind etwa Allesfresser unter den Carnivoren, Primaten, Xenarthren und Artiodactylen, Fischfresser unter den Carnivoren, Chiropteren und Nagetieren, Fruchtfresser unter den Primaten und Chiropteren anzutreffen. Myrmecophagie (im Sinne von Ameisen- und Termitenfresser) ist meist mit völligem Zahnverlust verbunden (z. B. Myrmecophagidae, Pholidota).

Nach der Funktion sind Greif-, Schnapp-, Quetsch-, Kau-, Mahl-, Rupf-, Nage-, Putz-, (Brech-)Scheren- und Sägegebisse zu unterscheiden. Letztere werden mit SIMPSON (1933) als *Plagioulax*-Typ bezeichnet. Sie sind durch kamm- bis sägezahnartige Backenzähne (Prämolaren) charakterisiert und bei Multituberculaten (z. B. *Plagioulax*), Beuteltieren (Rattenkänguruhs) und Primaten (Carpolestidae) nachgewiesen.

Manche dieser Gebißtypen beruhen auf der Ausbildung der Zahl der Zähne des Vordergebisses. Als bekanntestes gilt das Nagegebiss der Nagetiere (Simplicidentata = Rodentia) und der Lagomorphen (Duplicidentata), das aber auch beim madagassischen Fingertier (*Daubentonia madagascariensis*) und bei Beuteltieren (*Lasiurhinus latifrons*) ausgebildet ist, indem wurzellose Schneidezähne vorhanden sind (vgl. Abb. 5). Bei den Lagomorpha bildet ein zusätzliches Paar stiftförmiger Zähne hinter den eigentlichen Nagezähnen einen durchgreifenden Unterschied gegenüber dem Nagegebiss der Nagetiere. Kein echtes Nagegebiss hingegen ist das Vordergebiss der diprotodonten Beuteltiere, da deren Incisiven weder wurzellos sind noch eine richtige Schneidekante besitzen und im Oberkiefer überdies stets mehr als zwei Incisiven auftreten. Ähnliches gilt für die alttertiären Plesiadapiden unter den Primaten. Trotz ausgeprägtem Diastema und einem diprotodonten Vordergebiss besitzen sie kein echtes Nagegebiss. Am ehesten läßt es sich mit dem „Pinzettengebiss“ rezenter Beuteltiere (wie *Dactylopsila*) vergleichen.

Verschiedentlich sind Zähne des Vordergebisses als Stoßzähne (Incisiven bei den Proboscidea) oder Hauer (Caninen beim Walroß und beim Narwal sowie bei Suiden und Hippopotamiden) entwickelt. Bei letzteren (Suiden und Hippopotamiden) wirken die Maxillar- und Mandibularcaninen als echte Antagonisten. Bei den Suiden sind sie nur bei den Männchen als Hauer entwickelt und meist tordiert. Der Schmelz kann teilweise oder völlig reduziert sein. Putzgebisse sind u. a. bei Riesengleitern (Dermoptera) und bei Primaten ausgebildet und bestehen aus mehrteiligen Incisiven (*Cynocephalus*) oder einem aus Schneidezähnen und den (incisiviformen) Caninen bestehen-

den Kammgebiss (z. B. *Lemur*), das der Fellpflege dient und damit eine wichtige Funktion für das Sozialverhalten erfüllt.

Beim Rupfgebiss der Wiederkäuer bildet das Vordergebiss des Unterkiefers eine ähnliche funktionelle Einheit wie beim Putzgebiss, indem der C inf. in Form und Position den Incisiven angepaßt ist. Es dient nicht nur zum Abschneiden von Gräsern (zusammen mit der Zunge), sondern auch zum Schälen (von Baumrinden).

Demgegenüber ist der „Säbelzahnkatzen-Typ“ bei Carnivoren (Felidae), Hyaenodonten (*Machaeroides*) und Beuteltieren (*Thylacosmilus*) durch die mehr oder weniger exzessive Vergrößerung der C sup. gekennzeichnet. Allerdings sind innerhalb der Säbelzahnkatzen zwei Typen zu unterscheiden: Der *Smilodon*-Typ („dirk-toothed cats“) ist durch die dolchförmig verlängerten, schwach gekrümmten und schlanken C sup. und kleine, reduzierte C inf. gekennzeichnet; der *Homotherium*-Typ („scimitar-toothed cats“) hingegen durch die kürzeren, stärker gekrümmten und flacheren C sup. mit scharfen, krenelierten Kanten bei gut ausgebildeten C inf. (KURTÉN 1968, MARTIN 1980).

Quetschgebisse sind meist bei omni- bzw. herbivoren Säugetieren mit bunodonten (s. u.) Backenzähnen ausgebildet (z. B. Suidae als Paarhufer, Gomphotheriidae als Proboscidea, Ursidae als Carnivora, Hominoidea als Primaten). Von einem derartigen Quetschgebiss läßt sich das Kaugebiss ableiten, wie es etwa unter den Wiederkäuern (Artiodactyla), bei den Elefanten (Proboscidea) oder bei Unpaarhufern (Perissodactyla), aber auch bei spezialisierten Nichtwiederkäuern (wie *Phacochorus*) und Xenarthren (wie Glyptodontidae) ausgebildet. Dabei kommt es aus funktionellen Gründen (bessere Wirksamkeit der Kaumuskulatur) zur Verlagerung des Kiefergelenkes möglichst hoch über die Kauebene, zur Anisognathie, zur Verstärkung des Massetermuskels etc.

Greifgebisse finden sich in typischer Form bei Zahnwalen (mit sekundär homodontem Gebiss) und bei Robben (Otariidae und Phocidae). Ein Brechscherengebiss ist in typischer Ausbildung bei den Hyänen als osteophage Formen (*Crocota* und *Hyaena*) realisiert, indem die secodonten, also scherend entwickelten P^4/M_1 durch vergrößerte Prämolaren (P^3/P_3) unterstützt werden. Wie O. ABEL (1912) betont, sind bei Raubtieren nicht die „Brechscheren“zähne (P^4/M_1) als Reißzähne zu bezeichnen, sondern die Caninen. Eine Brechscherre ist auch bei Hyaenodonten (wie *Oxyaena* aus M^1/M_2 , *Hyaenodon* aus M^2/M_3) und bei Beuteltieren (wie *Thylacoleo carnifex* aus P^4/P_4 , *Thyla-*

cinus aus M^2/M_3) ausgebildet. Sie kann bei sekundär omnivoren Formen (wie Ursidae) oder bei vorwiegend piscivoren Arten (wie Robben) wieder abgebaut werden.

Eine wichtige Funktion kommt der Abkautung der Zähne zu. Auch hier erscheint eine terminologische Klarstellung notwendig, da die Begriffe vielfach nicht getrennt oder auch nicht immer einheitlich gehandhabt werden. Die Abkautung, die mit dem Durchbruch der Zähne beginnt, führt nicht nur zu einer Abschleifung oder Verminderung der Zahnkrone, sondern kann auch zur Schärfung von Zahnelementen beitragen. Die Abkautung erfolgt, wie eine vergleichende Betrachtung lehrt, durchaus nicht einheitlich.

Abgesehen davon, daß die Usur die zuerst durchbrechenden Zähne ergreift und damit zu einer verschieden starken Abkautung der einzelnen Zähne eines Gebisses führen kann, zeigen die linguale und buccale Hälfte der Backenzähne oft wesentliche Unterschiede. Dies hat bereits VACEK (1877), der die Backenzähne tertiärzeitlicher Mastodonten (Proboscidea) untersuchte, zu Begriffen wie praetrit und posttrit geführt (SCHLESINGER 1917, 1921). Die praetrite Zahnhälfte ist an den M sup. die linguale, an den M inf. die buccale, eine Feststellung, die allgemein zutrifft und besonders deutlich bei (placo-)bunodonten Backenzähnen (z. B. Primaten) und damit auch beim Menschen, wo echte buccal-okklusale bzw. lingual-okklusale Schrägflächen auftreten, beobachtet werden kann (WELSCH 1967, RAMFJORD & ASH 1968). Bei propalinalen Kaubewegungen, wie sie etwa bei Wühlmäusen (Arvicolidae) erfolgen, wirkt der Kaudruck von mesial (M inf.) bzw. distal (M sup.), was sich an den (Dentin-)Dreiecken der Molaren nicht nur morphologisch, sondern auch in den unterschiedlichen Schmelzstrukturen der Luv- bzw. Leeseite auswirkt (W. VON KOENIGSWALD 1980).

Nach der Art der Abkautung sind verschiedene Formen zu unterscheiden. Bei der Abrasion (im eigentlichen Sinne) kommt es durch Kontakt mit der Nahrung oder den in ihr enthaltenen Fremdkörpern (etwa Sandkörnern), also durch exogenes Material, zu einer Abnutzung der Zähne und zwar meist zu einer verrundenden Usur. Daß es dabei durch die unterschiedliche Widerstandsfähigkeit von Dentin und Schmelz zur Entstehung von Schmelz-Scherkanten und damit zu mechanisch effizienteren Kauzyklen kommen kann, sei hier nur vermerkt (GREAVES 1973, MAIER 1980). Als Attrition wird hingegen die Abschleifung durch den direkten (parafunktionellen) Zahnkontakt bezeichnet, wie sie etwa beim Menschen beim Bruxismus zu beobachten ist und zu mehr oder

weniger planen Flächen führt. Als Thegosis trennt EVERY (1970, 1972) schließlich die Schmelzkanthenschärfung durch den Zahnkontakt von den beiden obigen Begriffen ab und belegt seine Vorstellungen an fossilen und rezenten Säugetierzähnen. Es entstehen dabei parallele Streifen an der Schmelzoberfläche (EVERY & KÜHNE 1970, 1971, EVERY 1972). EVERY (1974) unterscheidet die alpha-Thegosis bei Insectivoren, Carnivoren und Primaten (partim) und die beta-Thegosis, die vorwiegend bei Pflanzenfressern, aber auch bei Primaten (partim) auftritt. Über eine derartige Abtrennung der Selbstschärfung als eigener Kautyp läßt sich diskutieren (RENSBERGER 1973, OSBORN & LUMSDEN 1978).

In Ergänzung zu diesem Kapitel seien die Druckursuren (= „interdental wear“) erwähnt, wie sie durch den ständigen Zahnkontakt als Druckfacetten oder interstitielle Pressionsmarken an der Vorder- und Hinterseite von Backenzähnen entstehen können (ZSIGMONDY 1865). Nach WOLPOFF (1971) besteht bei Hominoidea ein Zusammenhang zwischen dem Grad der interstitiellen Druckfacetten und der Ernährung und mache eine Trennung von Pongiden und Hominiden möglich. Nach der Art und Ausbildung der Kauflächen bzw. der Schmelzstreifen läßt sich dementsprechend auf die Kieferbewegungen schließen, was besonders für den Paläontologen wichtig ist, dem etwa nur Zahn- und Kieferreste vorliegen.

Abgesehen von der Rückbildung einzelner Zähne kann die Reduktion auch das ganze Gebiß betreffen. Eine völlige Gebißreduktion ist einerseits bei den Bartenwalen (Mysticeti) als (meist) Planktonfressern, andererseits in Zusammenhang mit der Myrmecophagie bei den Schuppentieren (Manidae), den Ameisenfressern (Myrmecophagidae) und den Ameisenigeln (Tachyglossidae) eingetreten. Höchstens kommt es vorübergehend zur Bildung von Schmelz- und Dentinkeimen.

Bei den Zahnwalen (Odontoceti) kommt nur eine Dentition zur Ausbildung, was zur Diskussion über die Zugehörigkeit (Milch- oder Dauergebiß) führte.

Eine teilweise Rückbildung ist beim Erdwolf (*Proteles cristatus*), beim Rüsselbeutel (*Tarsipes spenserae*), beim Erdferkel (*Orycteropus afer*) und auch beim Ameisenbeutel (*Myrmecobius fasciatus*) eingetreten. Allerdings betrifft die Reduktion bei den beiden zuletzt genannten Arten weniger die Zahnzahl, als vielmehr die Vereinfachung und Verkleinerung der Zähne.

2.7 Zahnentstehungstheorien

Bereits im Abschnitt über die Terminologie der Zahnhöcker der Molaren wurde auf die mit der stammesgeschichtlichen Herleitung der Backenzähne der Säugetiere verbundene Problematik verwiesen. Die Mehrhöckrigkeit der Molaren hat zu verschiedenen Hypothesen und Theorien über die Entstehung der Backenzähne geführt. Von sämtlichen Theorien wird heute meist nur die von COPE und OSBORN begründete Trituberculartheorie anerkannt, allerdings in modifizierter Form (PATTERSON 1956). Dies war im Prinzip auch der Anlaß für VANDEBROEK (1961, 1969), eine – wie bereits im Kapitel 2.5 ausgeführt – neue Terminologie der Zahnhöcker und -kanten vorzuschlagen, die jedoch nie allgemein akzeptiert wurde. Wie BUTLER (1941) bemerkt, ist nach der Okklusionsanalyse der trituberculare Molar evolvierter als der dilambdodonte und zalambdodonte. Während die Trituberculartheorie als Differenzierungstheorie auf fossilen Formen beruht, gehen andere Theorien von embryologischen Untersuchungen aus. Es sind hier die Dimertheorie, die Konkreszenz-, Multitubercular- und die Trituberculartheorie besprochen. Erste Ansätze einer Differenzierungstheorie finden sich bei WINGE (1882).

Die von COPE (1874, 1883) begründete und von OSBORN (1884, 1907) ausgebaut Trituberculartheorie geht von der Annahme aus, daß die (Prämolaren und) Molaren der Säugetiere von einspitzigen, haplodonten Reptilzähnen abzuleiten sind (Abb. 14). Zu diesem ursprünglichen Haupthöcker treten mesial und distal je ein kleiner Höcker, die bei den Triconodonten des Mesozoikums die Größe des Haupthöckers erreichen können, wo-

bei die Zähne zweiwurzellig sind. Aus derartigen triconodonten Zähnen entstanden nach Cope und Osborn die tritubercularen Zähne durch Rotation der beiden Nebenhöcker an die Buccalseite. Derartige im Umriß einem gleichschenkeligen Dreieck entsprechende Zähne sind für die Symmetrodonten des Mesozoikums charakteristisch. Die Höcker der M sup. und M inf. sind nach der Trituberculartheorie einander spiegelbildlich homolog (Protocon = Protoconid). Demnach entspricht der Innenhöcker (Protocon) der M sup. dem ursprünglichen Haupthöcker. Eine Annahme, die sich heute nicht mehr aufrechterhalten läßt. Nach PATTERSON (1956) ist der Haupthöcker der M sup. der Paracon, wie bereits RÖSE (1892) erkannte. Aus dem tritubercularen Zahn entstand durch die Ausbildung des Talonids an den M inf. der tribosphenische Zahn (SIMPSON 1936, CROMPTON & KIELAN-JAWOROWSKA 1978, BOWN & KRAUS 1979). Wie SIMPSON gezeigt hat, erfüllt erst der tribosphenische Zahn der Theria, der erstmalig zur Kreidezeit auftritt, die volle Funktion beim Gebißverschluß durch Alternation, Scheren und Opposition (Abb. 15). Die Bezeichnung tribosphenisch wurde als Überbegriff für tritubercular (M sup.) und tuberculosectorial (M inf.) geschaffen.

Zu den Höckern kommen Schneidekanten und Reibeflächen, welche zu dem im vorigen Abschnitt geschilderten funktionellen Zusammenwirken von Ober- und Unterkieferzähnen während der Mastikation führen.

Den übrigen, hier der Vollständigkeit halber angeführten Zahnentstehungstheorien kommt nur mehr historisches Interesse zu.

Die Bolk'sche Dimertheorie beruht auf embryologischen Untersuchungen. Nach L. BOLK

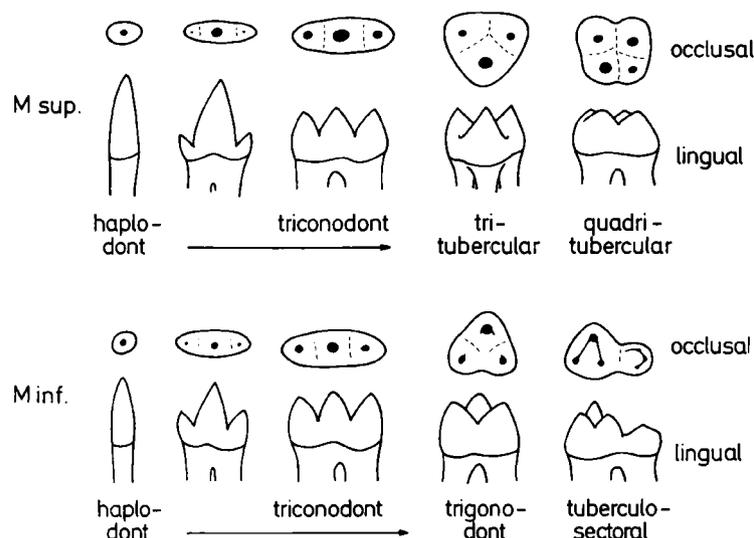


Abb. 14. Die Entstehung der tribosphenischen (tritubercularen M sup., trituberculosectorialen M inf.) Molaren aus den haplodonten (Reptil-)Zähnen nach Cope-Osborn'scher Trituberculartheorie. Protoconus bzw. Protoconid als Haupthöcker (jeweils großer schwarzer Punkt). Bildung des tribosphenischen Zahnes aus dem triconodonten durch Höckerrotation. Diese im wesentlichen auf mesozoischen Säugetieren beruhende Theorie gilt heute als überholt, da der ursprüngliche Haupthöcker dem Paracon entspricht und eine Rotation der Höcker nicht anzunehmen ist.

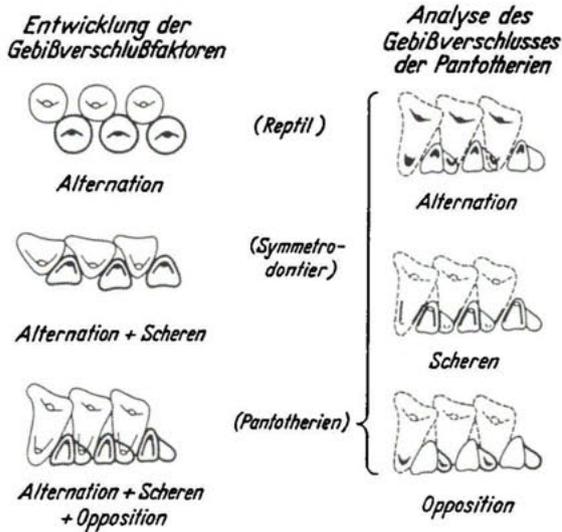


Abb. 15. Die Entwicklung des Gebißverschlusses von den Reptilien zu den Säugetieren. Zur ursprünglich alternierenden Stellung von Ober- (dünn bzw. strichliert) und Unterkieferzähnen (stark gezeichnet) kommen die scherende und die opponierende Stellung bei der Okklusion. Nach SIMPSON (1936), umgezeichnet.

(1913, 1914) gehören die Backenzähne der Säugetiere zwei aufeinanderfolgenden Zahngenerationen an. Die erste (buccale) entspricht dem Protomer, die zweite (linguale) dem Deuteromer; somit sind die Molaren als dimer zu bezeichnen. BOLK (1914) gibt für die Zähne eine Kronenformel, die im einfachsten Fall $\frac{P}{D}$ lautet ($P = \text{Proto-}$, $D = \text{Deuteromer}$). Sind am Protomer zwei Nebenspitzen entwickelt, vom Deuteromer jedoch nur die Hauptspitze, dann ist die Kronenformel $\frac{1P2}{3D4}$. Einzelne Zähne können auch trimer oder gar polymer (z. B. *Elephas*) sein. Die Dimertheorie beruht auf einer Überschätzung der Ontogenie und läßt sich mit paläontologischen Befunden nicht in Einklang bringen. Die Dimertheorie ist übrigens selbst von embryologischer Seite durch MARCUS (1931) widerlegt worden. Die von GÖBEL (1855) und GAUDRY (1878) erstmalig ausgesprochene, durch RÖSE (1892a) und KÜKENTHAL (1892) begründete Konkreszenztheorie nimmt an, daß die mehrhöckerigen Backenzähne der Säugetiere durch Verschmelzung einfacher, konischer (haplodonter) Zähne entstanden sind, wie sie bei Reptilien vorkommen. Jeder Höcker besitze eine(n) eigene(n) Wurzel(ast) und stelle ein Zahnelement dar. Zahnverschmelzungen erfolgen sowohl in mesio-distaler (TIMS 1903) wie in buccal-lingualer Richtung. Im ersteren Fall verschmelzen Zähne einer Zahngeneration, im letzteren erfolgt eine Fusion von Zähnen zweier Zahngenerationen. Zahnverschmelzungen sind von Säugetieren praktisch nicht bekannt (mögliche Ausnahmen bei einzelnen Zahnwalen). Die Konkreszenztheo-

rie wird weder durch die Embryologie noch durch Fossilfunde bestätigt (AICHEL 1917). Wie bereits oben erwähnt, entstehen selbst so komplizierte Backenzähne, wie die Lamellenzähne der Elefanten, nicht durch Verschmelzung, sondern durch Vermehrung von Zahnelementen.

Die von F. MAJOR (1873) begründete und später (1893) ausgebaute Multituberculartheorie („polybuny theory“) geht von der Annahme aus, daß die ursprünglichen Molaren der Säugetiere mehrhöckerig waren, wie sie etwa bei den Multituberculaten des Mesozoikums ausgebildet sind. Bei diesen bestehen die $M \text{ sup.}$ aus drei, die $M \text{ inf.}$ aus zwei Höckerlängsreihen, was in der Formel $\frac{III}{II}$ zum Ausdruck kommt (ANTHONY 1935, ANTHONY & FRIANT 1936, 1937). Ähnliche Backenzähne finden sich auch bei den Tritylodonten der Trias-Jurazeit (z. B. *Tritylodon*, *Oligokyphus*), die jedoch nach dem Bau des Schädels als hochspezialisierte Reptilien (Therapsida) zu klassifizieren sind. Die Multituberculaten wiederum bilden eine eigene Seitenlinie (Allotheria) innerhalb der Säugetiere. Sie lassen sich schon deshalb nicht als Beleg für die Entstehung der Backenzähne der „modernen“ Säugetiere heranziehen, auch wenn nach der Multituberculartheorie im Lauf der Evolution eine Vereinfachung der Zähne eingetreten sei.

Eine ähnliche Auffassung vertrat auch der argentinische Paläontologe F. AMEGHINO (1896, 1899) mit seiner Plexodontietheorie. Nach dieser Theorie waren die Molaren der Säugetiere ursprünglich komplizierter gebaut als bei den späteren Formen. AMEGHINO stützte sich dabei auf Unterkieferzähne angeblicher Kreidebeuteltiere aus Südamerika („*Proteodidelphys*“ = *Microbiotherium*), bei denen die Molarenkronen etwas komplexer gebaut sind als bei entsprechenden trituberculosectorialen $M \text{ inf.}$ „*Proteodidelphys*“ stammt jedoch aus dem Tertiär, wie SIMPSON (1945) nachweisen konnte. Mit ANTHONY (1961) und FRIANT (1933) sind weitere Vertreter der Multituberculartheorie genannt.

Abschließend sei noch auf die Butler'sche Gradiententheorie (BUTLER 1939) hingewiesen, welche die Entstehung der Zahnform der postcaninen Dentitionen betrifft (REIF & FREY 1980).

2.8 Altersbestimmung durch Zähne und Gebiß

Die Altersbestimmung von Säugetieren ist von großer praktischer Bedeutung. Bei Säugetieren kommt dem Gebiß dabei eine besondere Rolle zu, weshalb diesem Themenkreis auch in diesem Rahmen ein eigener Abschnitt gewidmet ist. Wie be-

reits oben erwähnt, sind allein durch den Zahnwechsel, die Zahneintrückungsfolge, die Abkautung, aber auch durch saisonal bedingtes Wachstum an Zähnen eine Fülle von Möglichkeiten gegeben, eine Altersbestimmung an rezenten und fossilen Säugetieren vorzunehmen. Dabei ist die relative Altersbestimmung durch Schätzung (z. B. Abkautungsgrad von Zähnen) von der Bestimmung des absoluten Alters (durch Zuwachsringe im Dentin oder Zement) zu unterscheiden (MORRIS 1972).

Zunächst die Durchbruchfolge von Milch- und Ersatzzähnen. Die Durchbruchfolge ist – wie bereits im Kapitel 2.2 erwähnt – ziemlich artkonstant, sodaß sie für die Altersbestimmung herangezogen werden kann. Auf Tabelle I ist die Durchbruchfolge der Zähne des permanenten Gebisses für rezente Primaten angegeben. Detaillierte Angaben für Haus- und Wildtiere finden sich bei HABERMEHL (1975, 1985), weshalb darauf verwiesen sei.

Für die Zeit nach dem Einrücken der Zähne in die „Kau“-Ebene ist der Abnutzungsgrad der Zähne von Bedeutung. Dies soll lediglich an einem Beispiel erläutert werden. Das wohl bekannteste Beispiel bilden die Schneidezähne des Hauspferdes (*Equus przewalskii* f. *caballus*) mit der mit fortschreitender Abkautung (und Alter) geringeren Tiefe der Kunden. Diese verschwinden nach HABERMEHL bei den Milchincisiven mit einem ($I_d \frac{1}{2}$) bzw. zwei Jahren ($I_d \frac{2}{3}$), bei den Ersatzschneidezähnen des Unterkiefers in der Regel mit sechs (I_1) bzw. acht Jahren (I_2), jene des Oberkiefers durchschnittlich zwischen dem 13. und 15. Lebensjahr. Allerdings bestehen Unterschiede zwischen den einzelnen Pferderassen. Wie HABERMEHL betont, sind Pferde ohne Kundenspur älter als 15 Jahre. Gleichzeitig mit der zunehmenden Abnutzung verändert sich auch der Zahnquerschnitt vom querovalen zum rundlichen, so daß dem Kenner ein zusätzliches Kriterium zur Verfügung steht. Ähnlich wie für das Vordergebiß läßt sich auch der Abkautungsgrad der Backenzähne zur Altersbestimmung heranziehen. Es erscheint verständlich, daß dies vor allem für isoliert vorliegende Zähne gilt, wie dies für fossile Equiden zutrifft. Allerdings ist stets mit einer individuellen Variationsbreite zu rechnen.

Altersbestimmungstabellen am Gebiß sind für die wichtigsten Haustiere (Pferd, Rind, Ziege, Schaf, Schwein, Hund und Katze), für Labor- (Laborratten und -maus, Goldhamster) und etliche Pelztierarten (Nutria, Silberfuchs) sowie für die wichtigsten europäischen (Rot- und Damhirsch, Reh, Mufflon, Gemse, Wildschwein) und nordamerikanischen Wildtiere (wie Maultier- und Vir-

giniahirsch, Karibu, Kojote, Waschbär) erarbeitet worden (HABERMEHL 1975, 1985). Als Sonderfall sei noch auf die Elefanten verwiesen, die durch die Einrückungsfolge und den Abkautungsgrad der Backenzähne eine gewisse Altersschätzung zulassen (LAWS 1966, SIKES 1966).

Eine andere Methode ermöglicht die absolute Altersbestimmung an Hand rhythmischer Zuwachslinien im Zahnbein (Ersatz-Dentin) und im Zement. Besonders bekannt sind die jahreszeitlich bedingten Zuwachslagen bei Meeressäugtieren (Robben und Wale), indem im Dentin dunkle und helle Lagen regelmäßig abwechseln (Abb. 16).

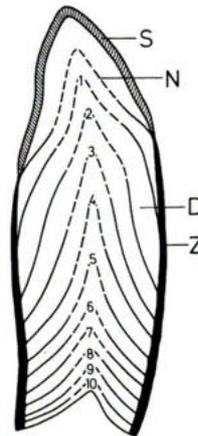


Abb. 16. Eckzahn (Längsschnitt) einer Robbe (*Callorhinus ursinus*) mit Neonatalinie (N) und „Jahreszuwachszone“ (1-10). D – Dentin, S – Schmelz, Z – Zement. Nach KLEVEZAL & KLEINENBERG (1969), verändert umgezeichnet.

Dies beruht auf dem saisonal unterschiedlichen Wachstum des Dentins, indem die schmälere Bänder auf Verringerung des Wachstums während der ungünstigen Jahreszeit (Winter) hinweisen. Allerdings können auch Zwischenbänder in den breiteren (hellen) Bändern auftreten oder das Dentinwachstum bei einzelnen Robbenarten kann in relativ geringem Alter infolge Verschluß der Pulpa aufhören (MOHR 1943, SCHEFFER 1950, LAWS 1962). Bei diesen Formen lassen sich Zuwachszonen im Zement heranziehen, der an der Zahnaußenseite angelegt wird. Über die Zuwachszonen bei Zahnwalen berichten NISHIWAKI & YAGI (1953) und BOW & PURDAY (1966). Weitere Angaben über Jahresringbildung im Wurzelzement (auch von Landsäugetieren) finden sich bei LAWS (1953), MCLAREN (1958), SERGEANT (1967), MILLER (1974), HARRIS (1978), GRUE & JENSEN (1979), PETERSEN & BORN (1982) und HABERMEHL (1985). Eine ausführliche zusammenfassende Darstellung geben KLEVEZAL & KLEINENBERG (1969). Beide Autoren berücksichtigen folgende Säugetierordnungen: Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Cetacea, Artiodactyla und Perissodactyla.

Auf die Jahresringbildung im Ersatzdentin bei Schneidezähnen von Wiederkäuern haben erst-

malig EIDMANN (1933) und BENINDE (1933) hingewiesen. Mit zunehmender Abkautung kommt es, um eine Eröffnung der Pulpahöhle zu verhindern, zur Ersatzdentinbildung, die wurzelwärts fortschreitet.

2.9 Geschlechtsunterschiede im Gebiß

Bei den Säugetieren ist bekanntlich oft ein Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt, der sich auch im Gebiß manifestieren kann. Abgesehen von den Größenunterschieden, die sich in den durchschnittlich größeren Dimensionen der männlichen Individuen ausprägen, sind es vor allem Zähne des Vordergebisses, die auch morphologisch Differenzen erkennen lassen (KURTÉN 1969). Bei fossilen Raubtieren etwa lassen sich an Hand der Caninen bei statistisch auswertbarem Material rein dimensionell meist zwei Gruppen innerhalb einer Art unterscheiden, die – wie rezente Vergleichsuntersuchungen zeigen – jeweils weiblichen und männ-

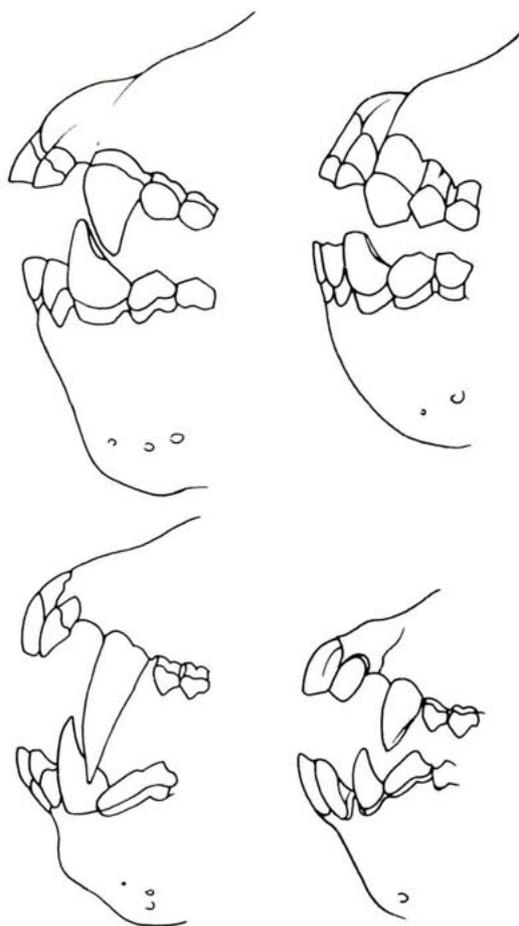


Abb. 17. Geschlechtsdimorphismus im Vordergebiß von rezenten Primaten. Oben: *Pongo pygmaeus* ♂ (links) und ♀. Unten: *Papio hamadryas* ssp. ♂ (links) und ♀. Beachte unterschiedliche Größe der Caninen (und des P_3 bei *Papio*).

lichen Individuen entsprechen. Besonders bekannt ist ein derartiger Geschlechtsdimorphismus bei den Bärenartigen (Ursidae). Beim jungeszeitlichen Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) konnte damit das Geschlechterverhältnis der jeweiligen „Populationen“ rekonstruiert werden (BACHOFEN-ECHT 1931, KURTÉN 1955). Nach GINGERICHT (1981) beruhen verschiedene *Hyracotherium*-„Arten“ (Perissodactyla) aus dem Alteoän Nordamerikas auf einem Geschlechtsdimorphismus. Besonders auffällig sind die Größenunterschiede bei Pavianen, Makaken und Menschenaffen innerhalb der Primaten (Abb. 17).

Abgesehen von diesen, vornehmlich dimensionellen Unterschieden ist der Sexualdimorphismus auf das Vordergebiß beschränkt. Es ist jener Gebißabschnitt, von dem einzelne Zähne oder Zahnabschnitte ständig außerhalb der Mundhöhle liegen und damit dauernd sichtbar sind oder zumindest bei geöffnetem Maul präsentiert werden können. Diese Zähne stehen zugleich als Imponierorgane im Dienst innerartlicher Auseinandersetzungen. Zu den bekanntesten Beispielen zählen die Schweine und die Hirschartigen. Bei den modernen Suiden sind die C sup. der Männchen zu stark vergrößerten, gekrümmten und tordierten, wurzellosen Gebilden umgestaltet, während sie bei den Weibchen einspitzige, seitlich abgeflachte und meist mit zwei Wurzelästen versehene Zähne bilden (Abb. 18). Ein Zusammenhang mit dem Sozialverhalten (Familienverbände) ist hier gegeben, im Gegensatz zu den Nabelschweinen (Tayassuidae), die in großen Herden leben und denen ein derartiger Sexualdimorphismus abgeht.

Weitere Beispiele bilden die hauerartig vergrößerten C sup. bei den Männchen von Moschustier (*Moschus moschiferus*), Wasserreh (*Hydropotes inermis*) und Gabelhirschen (*Muntiacus* und *Elaphodus*) unter den Wiederkäuern. Beim männlichen Rothirsch (*Cervus elaphus*) erinnern nur mehr die sogenannten Grandl'n an die einstigen, stark verlängerten Oberkieferreckzähne der Vorfahren, was noch im Verhalten zum Ausdruck kommt (Drohen mit hochgezogener Oberlippe) (Abb. 19).

Bei den Einhufern (Equidae) sind Eckzähne in der Regel nur bei den Männchen ausgebildet (Abb. 19). Ein Sexualdimorphismus ist vor allem bei zu Stoßzähnen umgebildeten Zähnen des Vordergebisses bei Elefanten, Seekühen, Walrossen und beim Narwal festzustellen. Bei den weiblichen Elefanten sind die Stoßzähne entweder kleiner als bei den Männchen (*Loxodonta africana*), oder fast ganz rückgebildet (*Elephas maximus*). Gleiches gilt für die beiden als Stoßzähne ausgebildeten



Abb. 18. Sexualdimorphismus bei *Sus scrofa* (oben: links ♂ mit tordiertem C sup., rechts ♀ mit kurzem C sup.) (rezent).



Abb. 19. Vordergebiß der ♂♂ von *Cervus elaphus* (links: C sup. = „Grandl“) und *Equus przewalskii* f. *caballus* (rechts: mit C sup. und C inf.) (rezent).

Oberkieferschneidezähne beim Dugong (*Dugong dugon*).

Einen Sonderfall bildet der Narwal (*Monodon monoceros*) mit nur einem Oberkieferzahnpaar. Der linke Incisiv ist bei den Männchen zu einem geraden, in sich rechts gedrehten, bis etwa 2,5 m lan-

gen Stoßzahn vergrößert, während der rechte Zahn fast immer im Kieferknochen verborgen ist, was bei den weiblichen Individuen für beide Incisiven gilt. Die Bedeutung des Stoßzahnes beim männlichen Narwal wird nach wie vor diskutiert.

3. Spezieller Teil

3.1 „Prototheria“: Triconodonta, Docodonta, Monotremata und Multituberculata

Die hier als Unterklasse Prototheria (= Atheria KERMACK, MUSSETT & RIGNEY 1973 = „Non-Theria“) zusammengefaßten Säugetiere sind gegenwärtig nur durch die Monotremata (Eierleger) mit dem Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) und den Ameisen- oder Schnabeligel (*Tachyglossus* und *Zaglossus*) vertreten. Sie sind im erwachsenen Zustand zahnlos. Diese in mancher Hinsicht primitivsten Säugetiere sind auf die australische Region beschränkt.

Aus dem Mesozoikum kennt man jedoch eine Reihe vielfach nur durch Zahn- und Kieferreste dokumentierter kleiner Säugetiere, die durch Gemeinsamkeiten im Schädelbau (Alisphenoidregion) gekennzeichnet sind und sich dadurch von den „modernen“ Säugetieren (Unterklasse Theria) grundlegend unterscheiden. Demnach umfaßt der Begriff Prototheria (im weiteren Sinne) nicht nur die Monotremata (= Prototheria im eigentlichen Sinne), sondern auch die Triconodonta (einschließlich der Morganucodontiden), Docodonta und Multituberculata. Innerhalb der Prototheria sind nach der Merkmalskombination die Infraklassen Eotheria (Ordnungen Triconodonta und Docodonta), Ornithodelphia (Ordnung Monotremata) und die Allotheria (Ordnung Multituberculata) unterschieden. Damit wird der Sonderstellung der Monotremen und der Multituberculaten innerhalb der Prototheria Rechnung getragen.

Die Prototheria zählen zu den erdgeschichtlich ältesten Säugetieren. Sie sind erstmalig aus der jüngsten Trias nachgewiesen. Zunächst nur durch isolierte Zähne und Kieferfragmente dokumentiert, ermöglichten neuere Funde eine Rekonstruktion nicht nur des Gebisses, sondern auch des Schädels (Tafel I; vgl. KERMACK, MUSSETT & RIGNEY 1981, KERMACK & KERMACK 1984). Sie werden als Morganucodontiden (mit *Eozostrodon* = *Morganucodon*, *Megazostrodon* und *Erythrotherium*) klassifiziert. Über ihre taxonomische Zuordnung zu den Triconodonta wird auf Grund morphologischer Unterschiede diskutiert. MCKENNA (1975) stellt sie als eigene Unterordnung Morganucodontida den übrigen als Eutriconodonta bezeichneten Triconodonta gegenüber und berücksichtigt damit ihre morphologische Sonderstellung. Diese

wird durch die Tatsache unterstrichen, daß die Eutriconodonta erstmals im Bathonien (mittlerer Dogger) nachgewiesen sind. Die Triconodonta gelten verschiedentlich als Angehörige einer eigenen Infraklasse Eotheria innerhalb der Prototheria. Hier sind lediglich *Morganucodon* (Morganucodontidae) aus der Ober-Trias bzw. Lias (ältester Jura), *Amphilestes* (Amphilestidae) aus dem Mittel-Jura (Bathonien) und *Triconodon* bzw. *Priacodon* (Triconodontidae) aus dem Ober-Jura berücksichtigt.

Die Gebißformel von *Morganucodon* (= *Eozostrodon*) lautet nach JENKINS & CROMPTON (1979) $\frac{3-4}{4} \frac{1}{1} \frac{4-5}{3-4} \frac{3-4}{4-5} = 46-54$. Das heißt, die Zahl der Prämolaren und Molaren übertrifft jene der Eutheria. Die einspitzigen und einwurzeligen I sup. sind durch kleine Abstände voneinander getrennt. Die Zahnreihe vom C bis zum M⁴ ist hingegen geschlossen. Der C sup. ist kräftig, die P sup. nehmen vom P¹ bis zum P⁴ an Größe zu. Die Krone besteht aus dem mit einem distalen Nebenhöcker versehenen Haupthöcker. An den schmalen M sup. kommt zum Haupthöcker (A) je ein mesialer (B) und distaler Nebenhöcker (C). Diese Höcker stehen praktisch in einer Längsreihe. Anterolinguale und buccale treten kleinere Höckerchen in unterschiedlicher Zahl auf (Abb. 20, 21).

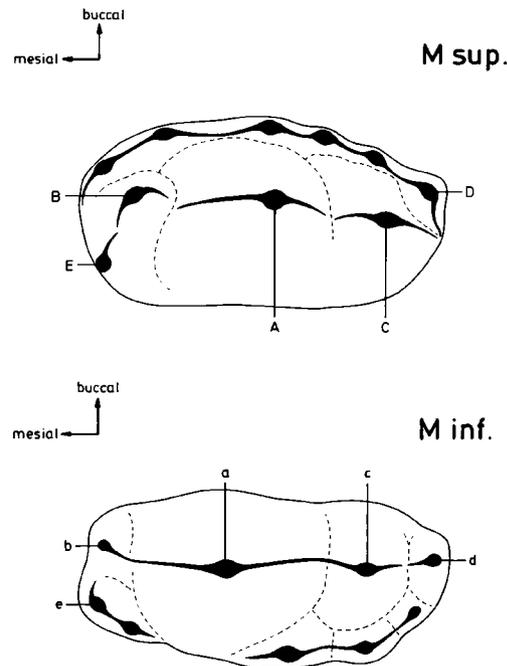
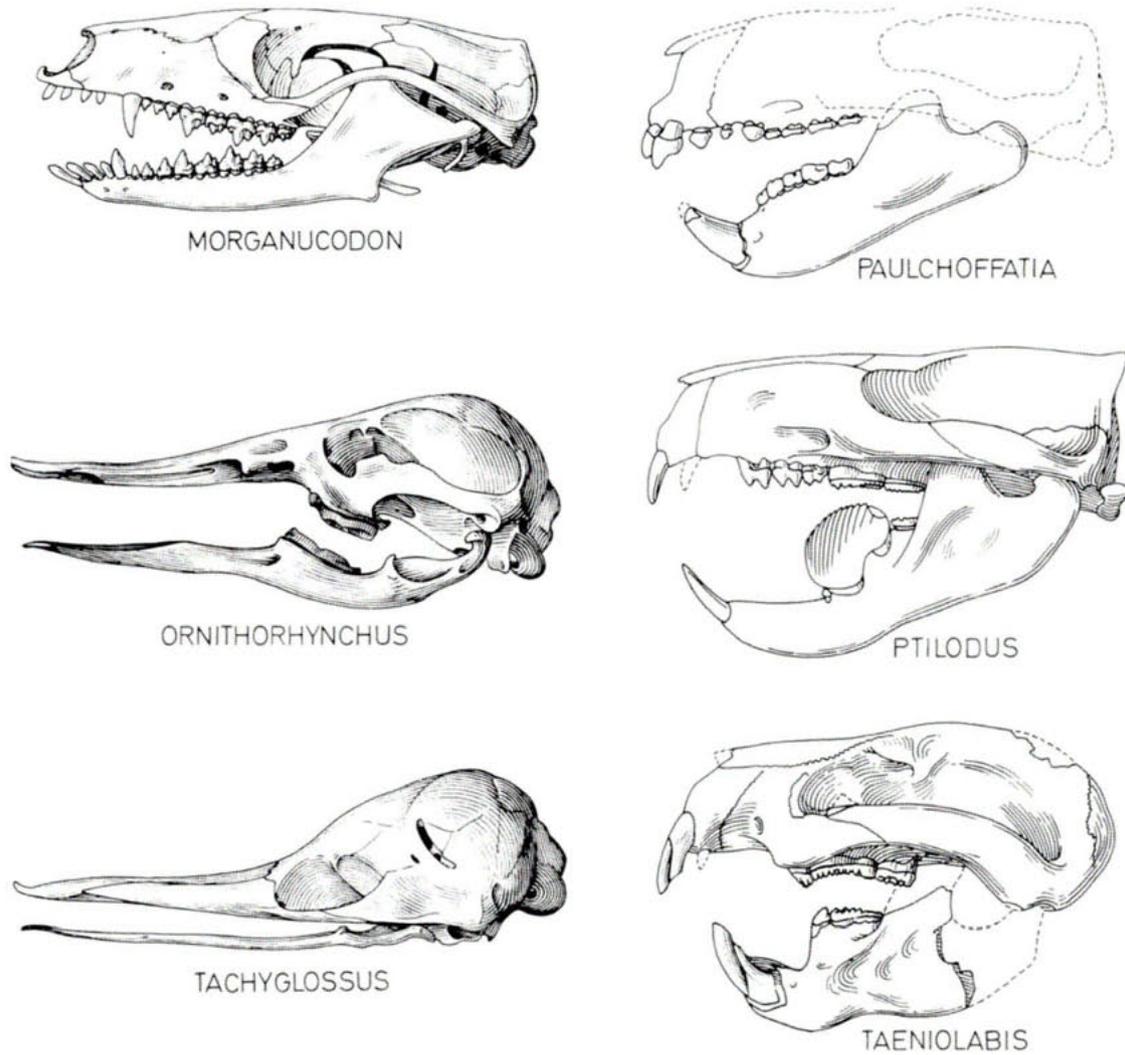


Abb. 20. M sup. und M inf. (Schema) eines Triconodonten (*Morganucodon*, Ober-Trias). A–E Höcker des M sup., a–e Höcker des M inf.



Tafel I. Schädel (Lateralansicht) von „Prototheria“. Linke Reihe: Triconodonta (*Morganucodon*, Ober-Trias), Monotremata (*Ornithorhynchus*, *Tachyglossus*, rezent). Rechte Reihe: Multituberculata (*Paulchoffatia*, Ober-Jura; *Ptilodus*, Paleozän; *Taeniolabis*, Paleozän). Nicht maßstäblich.

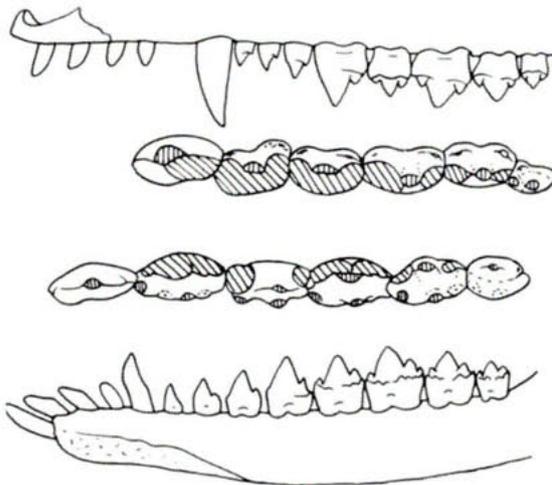


Abb. 21. *Morganucodon* sp. Linke Oberkieferzahnreihe von buccal (ganz oben), rechte Unterkieferzahnreihe von lingual (ganz unten). *Megazostrodon* sp. (Ober-Trias) P⁴–M⁵ sin. und P₄–M₅ dext. von occlusal (Mitte). ca. 9 × nat. Größe.

Die gleichfalls einspitzigen und einwurzeligen I inf. sind etwas schräg im Kiefer eingepflanzt, der C inf. ist kleiner als der C sup., die P inf. nehmen vom P₁ bis zum P₄₍₅₎ an Größe und Höhe zu. Zum Haupthöcker kommt am P₃ und P₄ ein distaler Nebenhöcker. Die schmalen M inf. sind ähnlich wie die M sup. dreihöckerig (a–c) mit kleinen lingualen bzw. einem distalen Höckerchen (d). Wie bereits aus der Höckerterminologie (von HOPSON & CROMPTON 1969) hervorgeht, ist die Homologisierung der Molarenhöcker mit jenen bei den Theria nicht möglich. Über den Zahnwechsel bestehen Meinungsunterschiede, indem nach PARRINGTON (1971) sämtliche Prämolaren, nach MILLS (1971) hingegen nur der letzte P gewechselt wird. Der erst kürzlich durch GOW (1986) beschriebene Schädel samt Unterkiefer von *Megazostrodon rudnerae* aus dem Unter-Jura Südafrikas läßt die Zahnformel $\frac{4155}{4155} = 60$ erkennen. Am Dentale,

dem ein ausgeprägter Processus coronoideus fehlt, ist vor dem schwach entwickelten Processus angularis ein Processus pseudoangularis angedeutet. Daß die einstige Vielfalt noch nicht zur Gänze bekannt ist, dokumentiert *Brachyostrodon* aus der Ober-Trias (Rhät) von Frankreich, eine Form mit verdickten Backenzähnen (SIGOGNEAU-RUSSELL 1983) oder *Dinnetherium* aus Arizona (JENKINS, CROMPTON & DOWNS, 1983).

Die (Eu-)Triconodonta verdanken ihren Namen den annähernd gleich hohen, in einer Längsreihe stehenden Molarenhöckern. Von den Eutriconodonten sind nur Zähne und Kieferreste bekannt. Daher ist die Gebißformel nicht vollständig anzugeben. Bei *Amphilestes* lautet sie $\frac{?}{3 \text{ oder } 4} \frac{1}{1} \frac{3}{3-4} \frac{4}{4} \frac{5}{5}$, bei *Triconodon* und *Priacodon* $\frac{?}{?} \frac{1}{1} \frac{3}{3-4} \frac{4}{4}$; sie übertrifft mit vier bzw. fünf Molaren die Molarenzahl der Theria. Die P sind zweispitzig (Haupt- und distaler

Nebenhöcker). Die Molaren hingegen sind stets dreihöckerig. Bei den M sup. (A–C) ist ein buccales, bei den M inf. meist ein linguales Cingulum ausgebildet (Abb. 22, 23). Die Triconodonta sind nach ihrem Gebiß als carnivor zu bezeichnen (KERMACK & KERMACK 1984).

Die erstmals von KRETZOI (1946) als eigene Ordnung Docodonta klassifizierten Säugetiere des Mittel- und Ober-Jura unterscheiden sich durch ihre einzigartige Spezialisierung des Molarengebisses von allen übrigen Mammalia. Verschiedentlich werden sie allerdings nur als Unterordnung der Triconodonta gewertet (KERMACK & KERMACK 1984). Die Docodonta sind bisher nur durch Zähne und Kieferreste dokumentiert (KRON 1979). Zu den am besten belegten Docodonten zählen *Docodon* und *Haldanodon* (KRUSAT 1973). Für *Haldanodon* gibt KRUSAT die Gebißformel $\frac{5}{24} \frac{1}{1} \frac{3}{3} \frac{5}{5} = ? 54$ an. Für *Docodon* lautet sie nach KRON $\frac{?}{3} \frac{1}{1} \frac{3}{3-4} \frac{6+?}{7-8}$. Bemerkenswert ist die hohe Zahl der Molaren. Ein Zahnwechsel ist bei *Haldanodon* nachgewiesen. Nach KRUSAT läßt sich der hauptsächlich quetschende und schneidende Molarentyp von jenem bei den Morganucodontiden ableiten. Von den fünf I sup. bei *Haldanodon* besitzen die vier hinteren die gleiche Grundform. Die einwurzeligen Zähne bestehen aus einer Hauptspitze mit schwachen Graten nach mesial, distal und lingual. Distal ist eine kleine Nebenspitze ausgebildet. Der kräftige C sup. ist zweiwurzelig und die Krone wie die I sup. mit einem mesialen, distalen und lingualem Grat versehen. Die Größe der P sup. nimmt von vorn nach hinten zu. Der P¹ ist ein-, die übrigen sind zweiwurzelig. Zur mit Längsgraten versehenen Hauptspitze kommen mesial und distal kleine Nebenhöcker, sowie am P³ auch zwei linguale Höckerchen. Das Grundmuster der M sup.-Krone besteht aus dem buccalen Haupthöcker (A oder Eoconus nach VANDEBROEK 1961), zu dem mesial und distal je ein Cingularhöcker, distal überdies noch ein Nebenhöcker kommen (Abb. 24). Sie sind alle in der Längsachse angeordnet und durch einen Längsgrat verbunden. Vom bedeutend niedrigeren Innenhöcker verläuft ein Grat zum Haupthöcker, distal ist ein Cingularhöcker ausgebildet. Die linguale Zahnhälfte ist wesentlich schmaler als die buccale (Abb. 25). Von den mindestens vier I inf. sind nur die beiden hinteren erhalten. Die Krone der einspitzigen und einwurzeligen Incisiven zeigt lingual ein Cingulum. Der kräftige zweiwurzelige C inf. besitzt einen stumpfen, linguo-distalen Grat. Die durchwegs zweiwurzeligen P inf. nehmen nach hinten an Größe zu. Der mesiale und distale Längsgrat geht jeweils in einen Cingularhöcker über. Die im Umriß gerundet rechteckigen M inf. nehmen vom

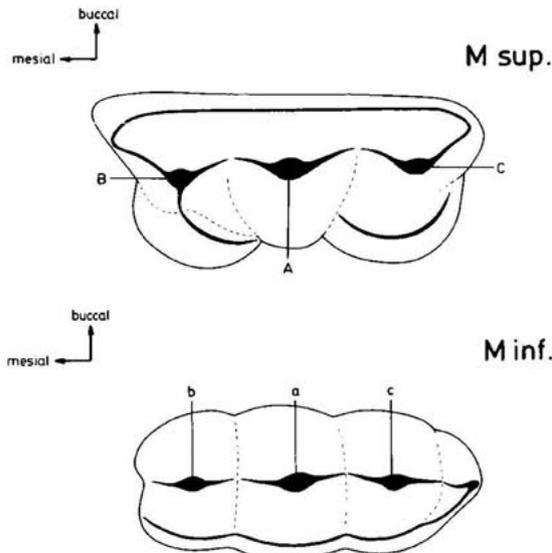


Abb. 22. M sup. und M inf. (Schema) eines Triconodonten (*Priacodon*, Ober-Jura). Höckerterminologie wie bei *Morganucodon*.

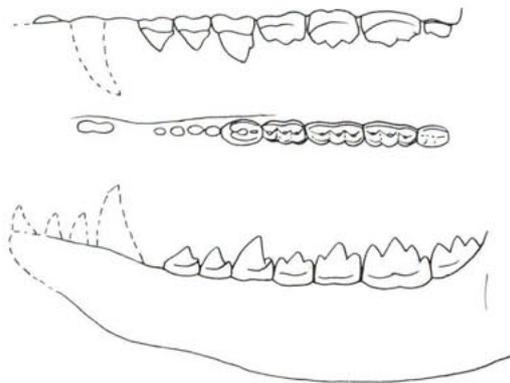


Abb. 23. *Priacodon* sp. (Triconodonta, Ober-Jura). Maxillare Zahnreihe mit P¹–M⁴ sin. (buccal und occlusal) und P₁–M₄ sin. (buccal). 7× nat. Größe.

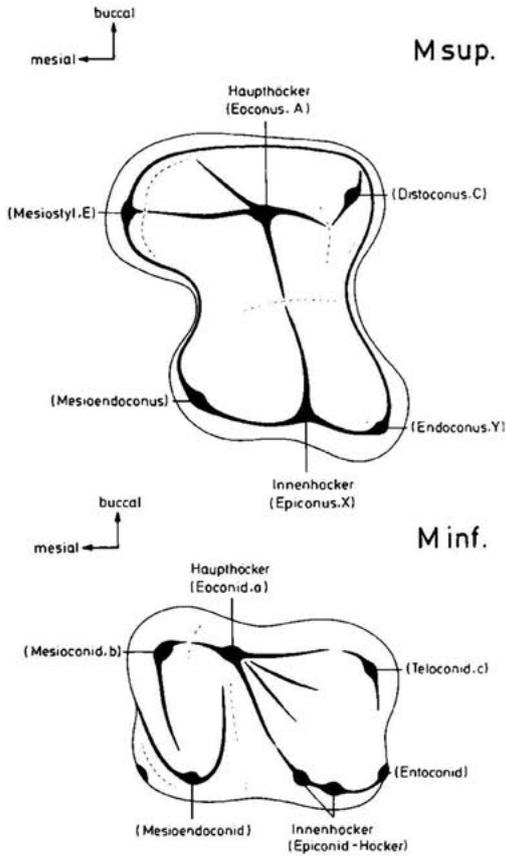


Abb. 24. M sup. und M inf. (Schema) eines Docodonten (*Docodon*, Ober-Jura). Beachte unterschiedliche Höckerterminologie.

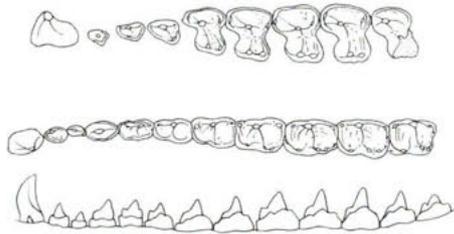


Abb. 25. *Docodon* sp. (Kombination). Maxillare Zahnreihe (C-M⁵) von occlusal (ganz oben), mandibulare Zahnreihe (C-M₆ bzw. M₈) von occlusal (mitte) und lingual (unten). Nach KRON (1979), ca. 4 × nat. Größe.

M₂ an Größe ab. Die Krone besteht aus dem buccalen Haupthöcker (a oder Eoconid nach VANDEBROEK), der durch Längsgrate mit dem vorderen und hinteren Außenhöcker (b und d) und durch Quergrate mit den deutlich niedrigeren Innenhöckern (h und g) verbunden ist. Niedrige Cingularkhöcker sind am lingualen Mesial- und Distalrand vorhanden. Nach den Usurfacetten ist eine quetschende und scherende Wirkung des Molarengebisses anzunehmen (GINGERICH 1973). Während SIMPSON (1933) eine omnivor-frugivore Ernährung ähnlich manchen Primaten annimmt, ist für

KRUSAT (1973) die omnivore Diät gegeben. KERMAK & KERMAK (1984) vergleichen die wahrscheinlich omnivore Ernährung der Docodonta mit jener vom heutigen Opossum (*Didelphis*). Das Gebiß von *Docodon* weicht nur in Einzelheiten von jenem von *Haldanodon* ab und kann mit KRUSAT als evolierter betrachtet werden. An den M sup. und den M inf. kommen je ein weiterer Innenhöcker dazu (Abb. 25, 26). Wie bereits SIMPSON (1929) bemerkt, besitzt *Docodon* das am meisten komplizierte Molarenmuster mesozoischer Säugetiere, wenn man von dem der Multi-tuberculaten absieht (Abb. 27).

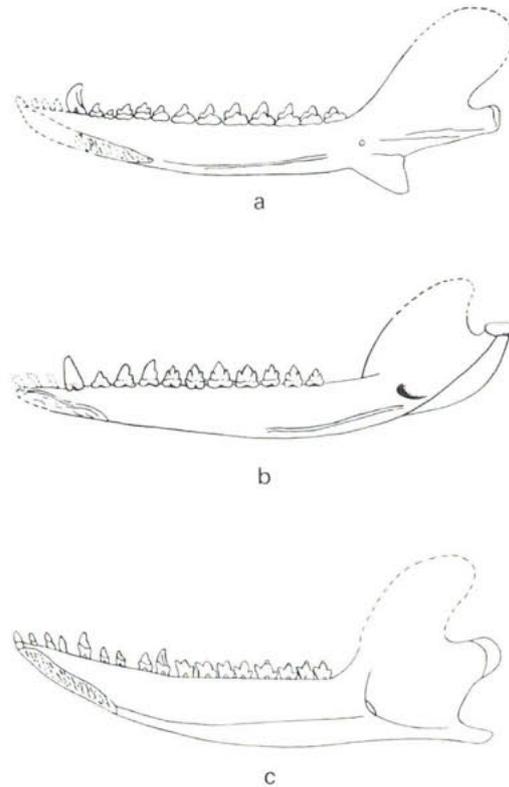


Abb. 26. Dentale dext. lingual von (a) *Docodon* (Docodonta), (b) *Spalacotherium* (Symmetrodonata) und (c) *Laolestes* (Eupantotheria). Beachte Unterschiede im Angularbereich. Nach PATTERSON (1956); nicht maßstäblich.

Die Monotremata (Eierleger) sind hier nicht nur der Vollständigkeit wegen, sondern auch wegen der hinfälligen Zähne beim Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) berücksichtigt. Wie schon erwähnt, sind die Eierleger die einzigen lebenden Vertreter der Prototheria (im weiteren Sinne). Die Kombination von sehr primitiven und höchst spezialisierten Merkmalen hat seit langem zur Diskussion der taxonomischen Position der Monotremata geführt (Reptilien oder Säugetiere; Angehörige der Prototheria oder „neotenische“ Beuteltiere).

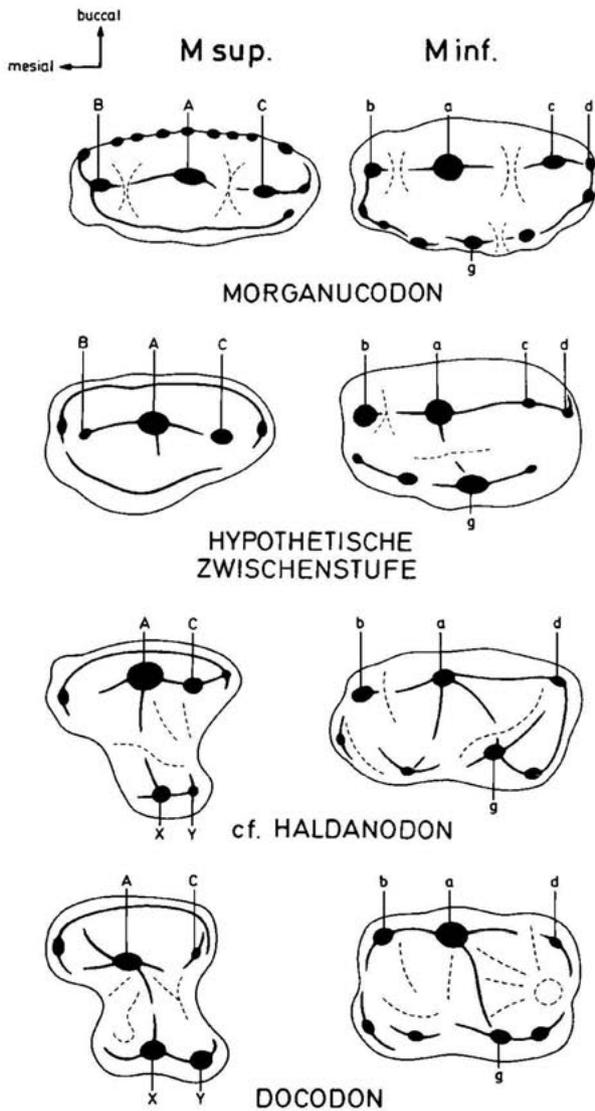


Abb. 27. M sup. und M inf. (Schema) von Triconodonten (*Morganucodon*) und Docodonten (cf. *Haldanodon* und *Docodon*), um die mögliche Ableitung des Docodontenmusters von Triconodonten aufzuzeigen. Nach KRUSAT (1973), umgezeichnet.

Wie bekannt, sind die rezenten Eierleger im adulten Zustand völlig zahnlos, was bei den Ameisen- oder Schnabeligel (Tachyglossidae) durch die Myrmecophagie (Ameisen, Termiten und andere Insekten als Nahrung) verständlich erscheint (HEDIGER & KUMMER 1960) (Tafel I). Beim Schnabeltier sind – abgesehen vom Hornschnabel – die Backenzähne durch Hornplatten ersetzt, die zum Zerquetschen der Nahrung (Schnecken, Krebstiere, Würmer und Insekten[-larven]) dienen (Abb. 28). Bei *Ornithorhynchus anatinus* werden Zähne angelegt, wonach die Gebißformel mit $\frac{0\ 1\ 2\ 3}{5\ 1\ 2\ 3} = 34$ angegeben werden kann, doch brechen nach SIMPSON (1929a) und GREEN (1937) insgesamt nur maximal zwölf Zähne ($\frac{0\ 0\ 1\ 2}{0\ 0\ 0\ 3}$) durch. Diese hinfalligen Zähne, die bei Jungtieren im Alter von etlichen Wochen ausgebildet sind, werden

später durch Hornplatten ersetzt. Von diesen Zähnen ist der vorderste Backenzahn im Oberkiefer und der hinterste im Unterkiefer stark reduziert. Bei den übrigen, wohl als Molaren anzusehenden Zähnen, handelt es sich um brachyodonte, vielhöckerige Zähne, die jedoch morphologisch nicht jenen der Multituberculaten entsprechen. An den M sup. sind zwei Innenhöcker mit v-förmigen Leisten und zahlreiche niedrige Höckerchen am Buccalrand zu beobachten (Abb. 29, 30). Die Krone der M inf. besteht aus zwei kräftigen Au-

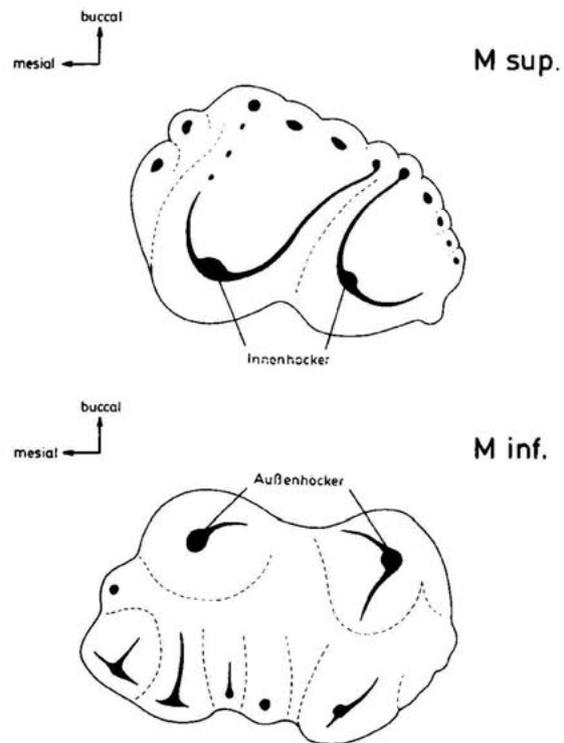


Abb. 29. *Ornithorhynchus anatinus*. Schemata der hinfalligen M sup. und M inf.

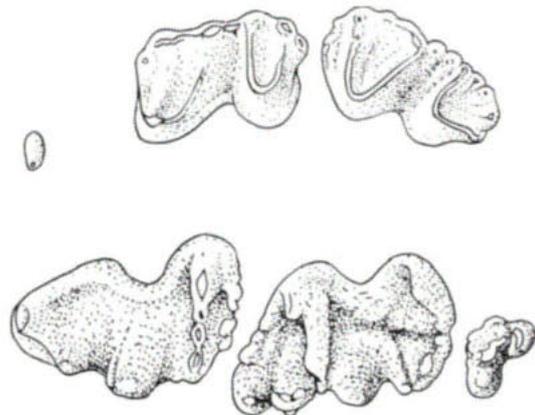


Abb. 30. *Ornithorhynchus anatinus*. Occlusalansicht der hinfalligen Backenzähne. Oben Maxillarzähne sin. (8 1/2 Wochen alt). Unten Mandibularzähne dext. (10 Wochen alt). Nach SIMPSON (1929), umgezeichnet. ca. 6 × nat. Größe.

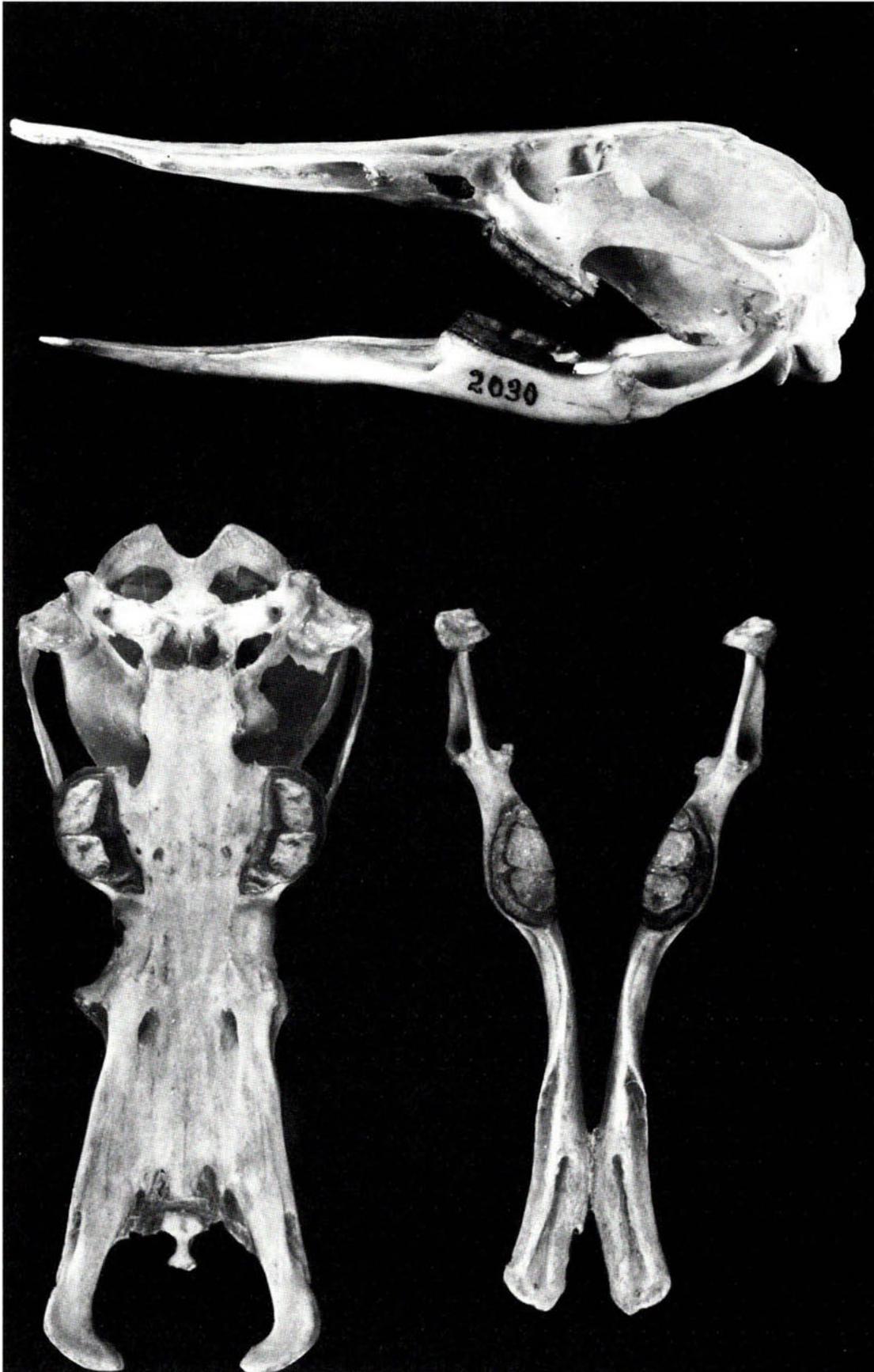


Abb. 28. *Ornithorhynchus anatinus* (Ornithorhynchidae, rezent). Australien. Schädel und Unterkiefer in Lateral-, Ventral und Dorsalansicht. Beachte Hornplatten. NIMW 2930. Schädellänge 100 mm.

Benhöckern und zahlreichen niedrigen Innenhöckern (Abb. 29, 30). Das Kronenmuster entspricht keinem der übrigen Prototheria. Die seinerzeit von GREGORY (1947) und in jüngster Zeit wieder von KÜHNE (1973) vertretene Palimpsesttheorie, die nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Beuteltieren annimmt, ist auf Grund falscher Voraussetzungen abzulehnen, ganz abgesehen davon, daß die Schädelmorphologie grundverschieden ist (KUHNE 1971, MAIER 1986, STARCK 1978, ZELLER 1988).

Die Fossildokumentation erlaubt auch keine exakten Aussagen über Vorkommen und Herkunft der Eierleger, da praktisch nur pleistozäne Reste bekannt sind. Die von STIRTON et al. (1967) als Monotremata beschriebenen Zahnreste aus dem Miozän Australiens (*Ektopodon serratus*) haben sich als Phalangeroidenreste erwiesen. Hingegen dürfte es sich bei dem von WOODBURNE & TEDFORD (1975) aus dem australischen Miozän als *Obdurodon insignis* beschriebenen Zahn (M sup.) um einen Angehörigen der Ornithorhynchiden handeln. Die Zahnkrone besitzt jochförmige Höcker mit v-förmigen Leisten und sechs Wurzeln (CLEMENS 1979) (Abb. 31). Sie erinnern entfernt an Backenzähne von Symmetrodonten. Dennoch sa-

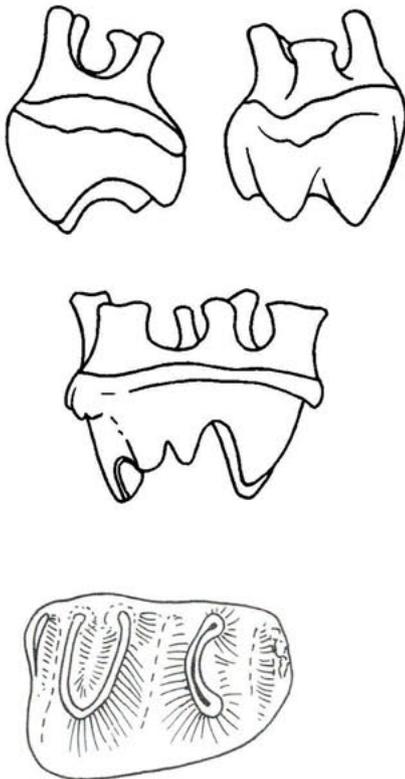


Abb. 31. *Obdurodon insignis* (Mittel-Miozän Australiens). M sup. dext. Mesial- und Distalansicht (oben), Buccal- (mitte) und Occlusalansicht (unten). Nach WOODBURNE & TEDFORD (1975), spiegelbildlich umgezeichnet. 5 × nat. Größe.

gen sie nichts über die stammesgeschichtliche Herkunft der Monotremen aus und können auch nicht als Belege für die Zugehörigkeit zu den Theria herangezogen werden, wie dies ARCHER et al. (1985) annehmen. Das in jüngster Zeit durch ARCHER et al. (1985) als *Steropodon galmani* beschriebene Mandibelfragment aus der Unterkreide Australiens zeigt entfernte Ähnlichkeit der Molaren mit *Obdurodon*. Eine endgültige Beurteilung ist noch nicht möglich.

Mit den Multituberculata ist nicht nur die langlebigste Säugetierordnung (? Ober-Trias, Ober-Jura bis Oligozän) genannt, sondern auch jene unter den mesozoischen Säugetieren mit dem spezialisiertesten Gebiß, die auch durch Merkmale im Bau des Schädels aus dem Rahmen der übrigen Säugetiere fällt. Sie werden schon deshalb als Angehörige einer eigenen Infraklasse (Allotheria) klassifiziert. Durch den jüngst gelungenen Nachweis von drei Gehörknöchelchen sind sie als „Säugetiere“ ausgewiesen. Wenn man von den nur auf isolierten Zähnen (Abb. 32) beruhenden Haramiyidae (= Microlestidae = Microcleptidae) aus dem Rhäto-Lias (Ober-Trias – Unter-Jura) – deren taxonomische Position diskutiert wird (HAHN 1969, 1978; CLEMENS & KIELAN-JAWOROWSKA 1979) – absieht, handelt es sich um pflanzenfressende Säugetiere mit der Tendenz zur nagezahnähnlichen Differenzierung des Vordergebisses, ohne daß jedoch von echten Nagezähnen gesprochen werden kann. Die Multituberculaten sind eine außerordentlich artenreiche Säugetiergruppe, die ihren stammesgeschichtlichen Höhepunkt zur Kreidezeit erreichte. Dies ist zweifellos damit zu erklären, daß sie im Mesozoikum die einzigen pflanzenfressenden Säugetiere waren. Von den zahlreichen beschriebenen Gattungen seien hier nur einige wenige, nämlich *Paulchoffatia* und *Kuehneodon* als primitivste, *Plagiaulax* oder *Ctenacodon* und *Ptilodus* als Formen mit serraten P inf. und *Taeniolabis* als im Gebiß gliriforme Gattung berücksichtigt (Tafel I). Entsprechend der unterschiedlichen Spezialisierung schwankt auch die Gebißformel der Multituberculaten in weiten Grenzen ($\frac{3\ 1\ 5\ 2}{1\ 0\ 4\ 2} = 36$ bis $\frac{2\ 0\ 1\ 2}{1\ 0\ 1\ 2} = 18$). Allerdings besteht über die Homologisierung der Zähne des postincisiven Gebisses keine Einhelligkeit (SIMPSON 1929, 1933a, HAHN 1969, 1978, CLEMENS & KIELAN-JAWOROWSKA 1979). Dazu kommt die Unmöglichkeit, die Molarenhöcker mit jenen der Theria zu homologisieren. Aus diesen Gründen erscheint es verständlich, daß hier nur eine vorwiegend deskriptive Darstellung möglich ist.

Wie bereits erwähnt, zählen *Paulchoffatia* und *Kuehneodon* (Paulchoffatiidae = „Bolodontidae“)

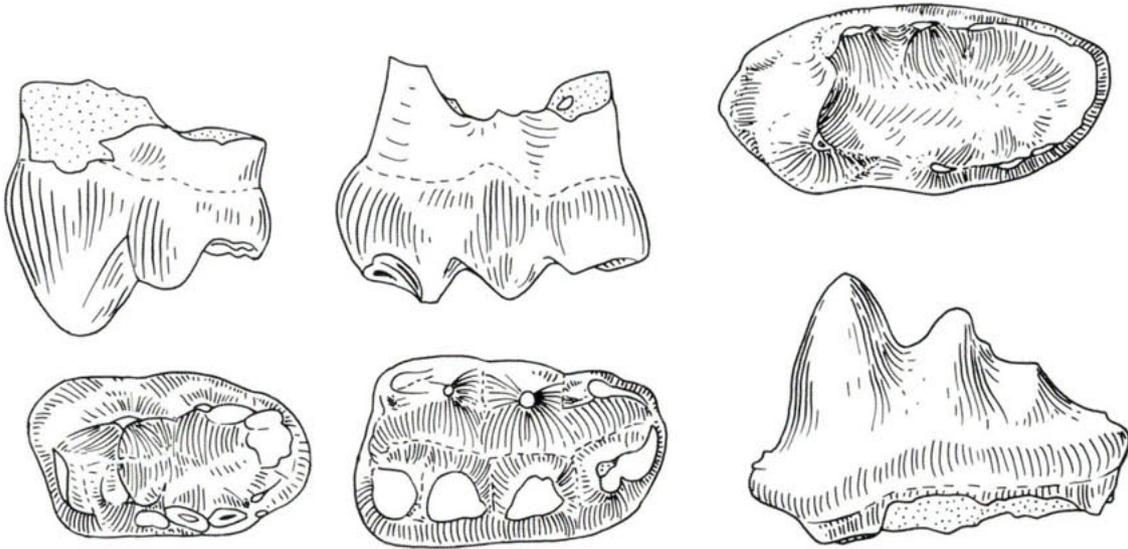


Abb. 32. Isolierte Zähne von Haramiyiden (*Thomasia antiqua*, M sup. dext., buccal und occlusal, links; *Thomasia* sp., M inf. sin. occlusal und lingual, rechts) und Multituberculaten (*Kuehneodon* sp., P⁵ sin., buccal und occlusal, mitte). Beachte Unterschiede zwischen *Thomasia* und *Kuehneodon*. Nach HAHN (1973). *Thomasia* spiegelbildlich umgezeichnet. ca. 20 ×

aus dem Ober-Jura (Kimmeridge) zu den erdgeschichtlich ältesten und zugleich primitivsten Multituberculaten. Von beiden Gattungen ist das Gebiß vollständig bekannt (Abb. 33–35). Die Gebißformel von *Paulchoffatia* lautet $\frac{3\ 0-1\ 4-5\ 2}{1\ 0\ 3-4\ 2} = 30-36$, jene von *Kuehneodon* $\frac{3\ ?\ 1\ 3\ 3}{1\ 0\ 3-4\ 2} = 32-34$. Bei *Kuehneodon simpsoni* ist die Krone der stets einwurzeligen I sup. sehr unterschiedlich gebaut. Von den I ist der I² am größten. Die kleinen, median aneinanderstoßenden I¹ sind einspitzig. Die Krone der I² ist länglich mit mesialer, leicht gekrümmter Hauptspitze und distalem niedrigen Nebenhöcker. An den im Umriss gerundet trapezförmigen, plumpen I³ liegt die niedrige zweigeteilte Hauptspitze lingual, zu der buccal zwei kleine Basalhöckerchen kommen. Der I³ ist vom I² und vom distal anschließenden Zahn durch ein Diastema getrennt, was auch für diesen selbst gilt. Dieser im Umriss gerundete Zahn (? C sup. oder P²) ist vierhöckerig (tetracupid) und entspricht damit weitgehend den beiden distal folgenden Zähnen. Zwei Außen- und zwei Innenhöcker sind vorhanden. Der nur unvollständig erhaltene letzte (?) P sup. vermittelt dimensionell und im Umriss zwischen P und M, d. h. er ist etwas molarisiert. Die Krone des länglichen M¹ (P⁵ nach HAHN 1969) besteht aus einer buccalen und einer lingualen Höckerreihe, die durch eine Längsfurche getrennt sind. Dies gilt auch für den M², bei dem jedoch ein Talonidhöcker den distalen Abschluß bildet (Abb. 33). Der M³ ist nicht überliefert. Im Unterkiefer ist nur ein vergrößerter, gekrümmter, seitlich etwas komprimierter und mit dorso-lingualer Kante versehener I vorhanden, dessen spitz

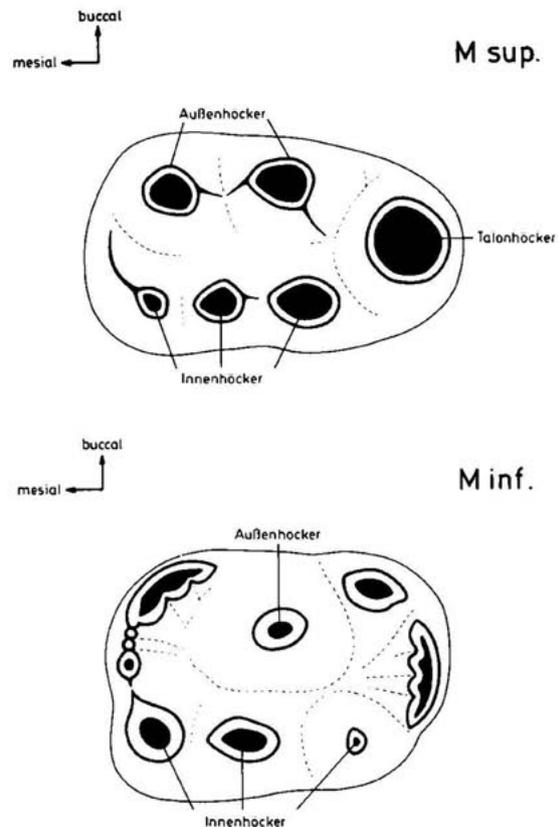


Abb. 33. M sup. und M inf. (Schema) eines primitiven Multituberculaten (*Kuehneodon*, Ober-Jura). Homologisierung der Zahnhöcker mit jenen der übrigen Säugetiere nicht möglich.

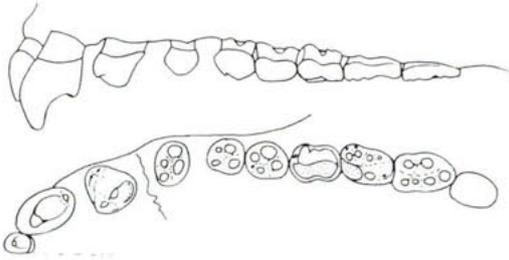


Abb. 34. *Kuehneodon simpsoni* (Multituberculata, Ober-Jura). Oberkieferbeziehung von buccal (oben) und occlusal (unten). Homologisierung der postincisiven Zähne nicht gesichert. Nach HAHN (1969), umgezeichnet. ca. $4,5 \times$ nat. Größe.

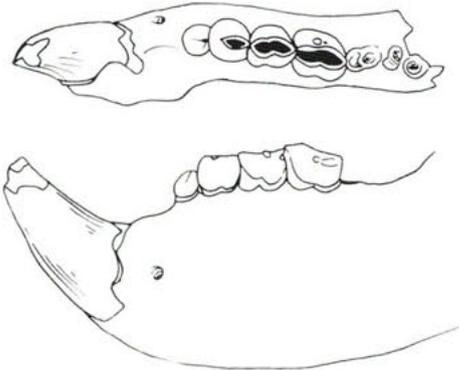


Abb. 35. *Paulchoffatia delgadoi* (Multituberculata, Ober-Jura). Mandibel sin. mit I und P_{1-4} (Molaren fehlen) von occlusal (spiegelbildlich umgezeichnet, oben) und von buccal (unten). Nach HAHN (1969), umgezeichnet. ca. $5 \times$ nat. Größe.

zulaufende Krone allseitig von Schmelz bedeckt ist. Die kräftige Wurzel greift neben die Wurzeln der vorderen Prämolaren. Ein kurzes Diastema trennt I und P. Die seitlich komprimierten, zweiwurzelligen P inf. nehmen nach hinten an Größe zu. P_3 und P_4 zeigen – soweit nicht abgekaut – eine Schneide, die beim P_4 deutlich gekerbt ist und einen schwach konvex gekrümmten Bogen bildet. Von den beiden Molaren sind nur die Alveolen erhalten. Bei *Paulchoffatia* sind ähnlich wie bei den M sup. zwei Höckerlängsreihen vorhanden.

Bei *Ctenacodon* und *Plagiaulax* (Plagiaulacidae) aus dem Ober-Jura bzw. Unter-Kreide und bei *Ptilodus* (Ptilodontidae) aus dem Paleozän ist die bei den Paulchoffatiiden angebahte serrate Ausbildung der P inf. verstärkt. Bei *Ctenacodon* ($\frac{3 \ 0 \ 5 \ 2}{1 \ 0 \ 4 \ 2} = 34$) ist der P_4 verlängert und deutlich serrat ausgebildet (Abb. 36). Der P_3 läßt sich am ehesten mit dem P_4 von *Kuehneodon* vergleichen. Es sind an der leicht bogenförmig gekrümmten Schneide des P_4 mindestens sechs Spitzen vorhanden, die in schräg verlaufende Leisten übergehen, die wiederum durch Kerben getrennt sind. Es ist dies der von SIMPSON (1933 a) als plagiaulacoid be-

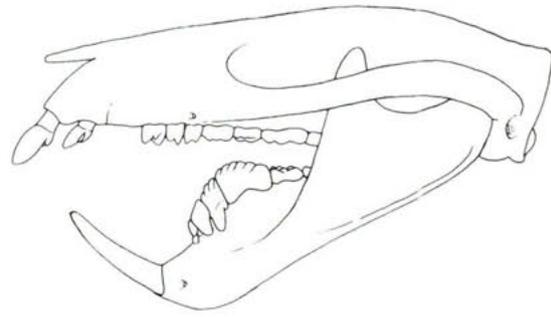


Abb. 36. *Ctenacodon serratus* als primitiver Ptilodontide (Multituberculata, Ober-Jura). Rekonstruktion des Schädels (Lateralansicht). Nach SIMPSON (1926), umgezeichnet. ca. $2,5 \times$ nat. Größe.

zeichnete Sägezahnart, der auch bei Beuteltieren (wie *Aberites*, *Burramys*, *Bettongia*) und Primaten (wie *Carpolestes*) bekannt ist. Wie HAHN (1985) betont, läßt das *Plagiaulax*-Gebiß eine funktionelle Dreiteilung erkennen: Incisiven – Ergreifen, vergrößerte P – Schneiden, Molaren – Kauen.

Bei *Ptilodus*, einem Greifschwanzkletterer aus dem Paleozän der USA, wie JENKINS & KRAUSE (1983) zeigen konnten, ist die Zahnreduktion weiter fortgeschritten (Gebißformel $\frac{2 \ 0 \ 4 \ 2}{1 \ 0 \ 2 \ 2} = 26$) (Tafel I, Abb. 37). Im Oberkiefer sind zwei einwurzelige, einspitzige und leicht gekrümmte I sup. vorhanden, die durch ein Diastema getrennt sind. Der vordere I (I^2) ist größer, die leicht mesial gekrümmten Kronen berühren einander median

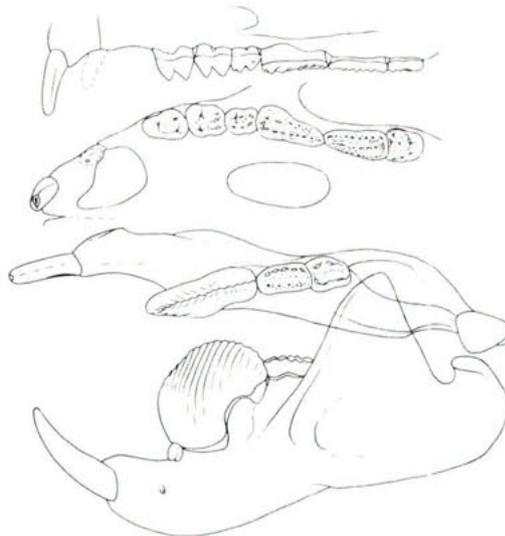


Abb. 37. *Ptilodus montanus* (Multituberculata, Paleozän) als spezialisierter Ptilodontide. Oberkiefergebiß sin. von buccal (ganz oben) und occlusal (oben) und Mandibel sin. von oben und außen (ganz unten). Beachte stark vergrößerten, serraten P_4 . Die I sup. entsprechen I^2 und I^3 , der I inf. dem I_1 . Für die vielhöckerigen Zähne (P und M) hat man eine eigene Höckerformel („cusp formula“) entwickelt, z. B. $M^2 \ 8 : 9 : 8$, $M_1 \ 5 : 4$. Nach KRAUSE (1982) umgezeichnet. $5 \times$ nat. Größe.

nicht (vgl. SIMPSON 1937). Die durch ein Diastema getrennte Backenzahnreihe besteht aus den im Umriß gerundeten P^{1-3} , von denen der P^1 dreihöckerig, der P^2 vier- und der P^3 sechshöckerig ist. Beim P^2 und P^3 sind die Höcker in zwei Längsreihen angeordnet, was auch für den stark verlängerten und vielhöckerigen P^4 gilt (7 Außen- und 9 Innenhöcker). Er ist im wesentlichen der Antagonist des gleichfalls vergrößerten P^4 . Die beiden M sup. besitzen drei Höckerreihen, allerdings sind diese nur beim stark verlängerten M^1 typisch entwickelt (Abb. 37). Der einzige I inf. ist leicht gekrümmt, die Krone – im Vergleich zu *Kuehneodon* – jedoch schlank und lang. Die Incisiven haben keinerlei schneidende Funktion, sondern dienen nach KRAUSE (1982) zum Erfassen und Halten der Nahrung, wie es in ähnlicher Weise von verschiedenen diprotodonten Beuteltieren (wie *Dactylonax*, *Dactylopsila*) bekannt ist. Ein weites Diastema trennt das Backengebiss vom I inf. Der winzige einwurzelige P_3 liegt unterhalb des stark vergrößerten und seitlich stark komprimierten P_4 , der einen echten Sägezahn mit bogenförmig gekrümmter Schneidekante bildet. Dieser serrate Zahn besitzt mindestens 13 Spitzen, von denen aus leicht gekrümmte, durch Kerben getrennte Leisten schräg nach vorne unten verlaufen (Abb. 37). Die beiden M inf. sind multicuspid, die Höcker in zwei Längsreihen angeordnet. Die Ausbildung der Backenzähne läßt nach KRAUSE (1982) auf die Existenz einer Zunge zum Bewegen der Nahrung schließen.

Mit *Taeniolabis* (Taeniolabidae) aus dem Paleozän der USA ist eine der spezialisiertesten Gattungen der Multituberculaten genannt. Dem Backenzahngewiß fehlt die plagiulacoide Differenzierung, da das Vordergebiss gliriform differenziert ist (Tafel I). Wie HAHN (1985) ausführt, besteht zwischen der Ausbildung des Vordergebisses und dem plagiulacoiden Backenzahngewiß eine Korrelation, indem die vergrößerten Schneidezähne die ursprünglich von den Sägezähnen ausgeübte Funktion übernehmen. Die Zahnzahl ist stärker reduziert als bei den bisher besprochenen Multituberculaten ($\frac{2}{1} \frac{0}{0} \frac{1}{1} \frac{2}{2} = 18$). Im Ober- und Unterkiefer ist je ein Incisiv stark vergrößert und mit schneidenden Kanten versehen. Dies wird durch den nur auf die Vorderseite der Zähne beschränkten Schmelz erreicht. Allerdings sind die Zähne nicht wurzellos, also keine echten Nagezähne. Die Zahnkrone ist jedoch zweifellos als hypsodont zu bezeichnen (Abb. 38). Die vorderen, schräg eingepflanzten I sup. berühren einander median. Die hinteren I sup. sind klein. Ein echtes Diastema trennt sie vom Backenzahngewiß, das praktisch aus den multicuspiden Molaren besteht. Der P^4 ist ein im Umriß ovaler, kleiner Zahn, der aus einem

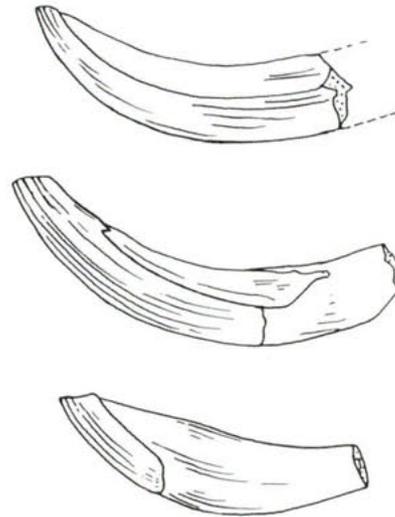


Abb. 38. *Taeniolabis* sp. (Multituberculata, Paleozän). I inf. dext. (Lateralansicht) in verschiedenen Stadien der Abschleifung. Oben: jung, Mitte: adult, unten: senil. Nach GRANGER & SIMPSON (1929), spiegelbildlich umgezeichnet. 1/1 nat. Größe.

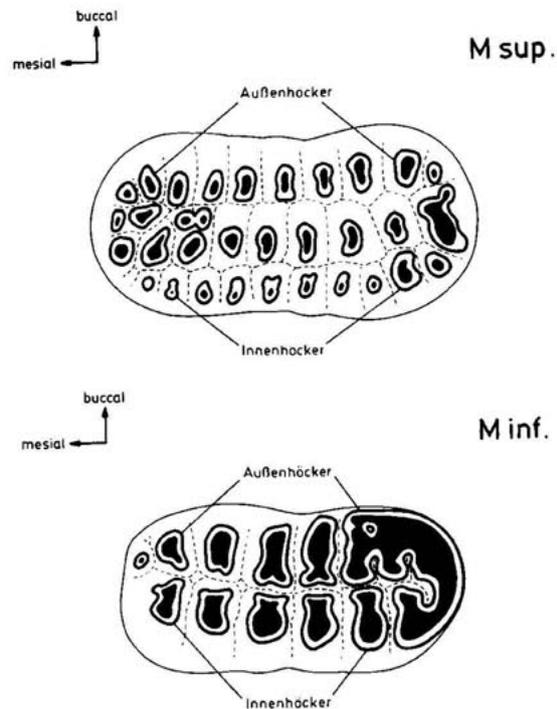


Abb. 39. M sup. und M inf. (Schema) von *Taeniolabis* (Paleozän).

Haupthöcker besteht, zu dem disto-buccal und mesial winzige Höckerchen kommen. Die Krone des stark verlängerten M^1 besteht aus drei Höckerreihen (Abb. 39) aus meist alternierend angeordneten Höckern (GRANGER & SIMPSON 1929). An dem nur etwa halb so großen M^2 sind nur zwei Höckerreihen vorhanden. Die Krone des stark vergrößerten I inf. ist verlängert und gekrümmt, der Schmelz auf die Vorderseite des Zahnes be-

schränkt, so daß infolge der Abschleifung durch den I sup. eine Schneidekante entsteht. Der Zahn ist bewurzelt. Wie GRANGER & SIMPSON (1929) gezeigt haben, ist die Krone bei senilen Individuen nur ganz kurz. Ein Diastema trennt auch hier Vorder- und Backenzahngebiß. Dieses besteht gleichfalls aus einem nur winzigen, allerdings zweispitzigen P und den beiden Molaren, von denen der M_1 verlängert ist (Abb. 40). Die Krone der beiden M inf. besteht aus zwei longitudinal verlaufenden Höckerreihen. Bemerkenswert ist die Art der Abkautung. Sie schreitet nicht von vorn nach hinten fort, sondern von hinten nach vorn, was mit der vorwiegend palinalen Kaubewegung des Kiefers (von vorne nach hinten) in Zusammenhang gebracht wird, wie sie auch von *Ptilodus* beschrieben wurde (KRAUSE 1982). Über Zahnwechsel (I und P) bei Multituberculaten berichten SZALAY (1965) und HAHN (1978a).

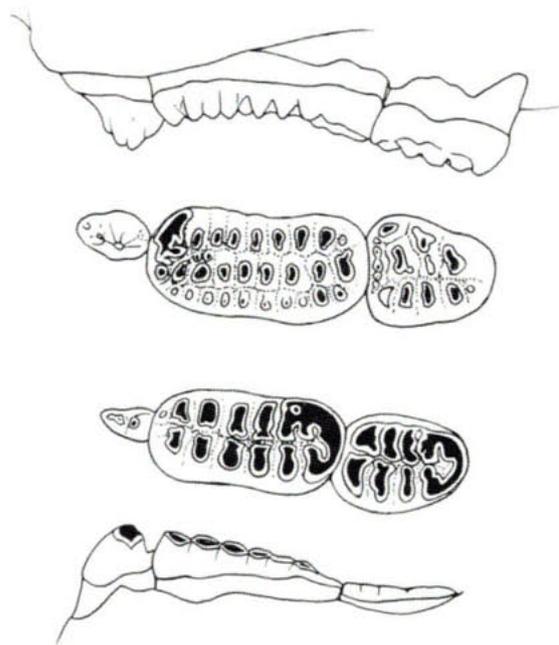


Abb. 40. *Taeniolabis taoensis* (Multituberculata, Paleozän). Maxillargebiß sin. buccal (ganz oben) und occlusal (oben) sowie Mandibulargebiß dext. occlusal (Mitte unten) und buccal (ganz unten). Nach GRANGER & SIMPSON (1929), verändert umgezeichnet. ca. $1,2 \times$ nat. Größe.

3.2 Trituberculata (= Pantotheria): Symmetrodonta und Eupantotheria

In diesem Kapitel sind lediglich jene mesozoischen Theria besprochen, die in der Literatur meist als Symmetrodonta und Pantotheria bezeichnet werden. Die Bezeichnung Eupantotheria wird hier verwendet, da der Begriff Pantotheria verschiedentlich als Überbegriff für Symmetrodonta und

(Eu-)Pantotheria gebraucht wird (KERMACK & KERMACK 1984). Von diesen nur aus dem Mesozoikum (Rhätolias bis Kreide) bekannt gewordenen Säugetieren sind meist nur Zähne und Kieferreste überliefert. Die Molaren sind dreihöckrig und haben zur Namengebung dieser Säugetiergruppe geführt. Bei den evoluierten Theria mit Metatheria-Eutheria-Niveau wird der trituberculata Zustand an den M inf. durch die Ausbildung eines Talonids überwunden, so daß aus dem trituberculaten der tribosphenische Zustand entsteht. Nach dem Backenzahngebiß lassen sich Symmetrodonta (Ober-Trias – Ober-Kreide) und Eupantotheria (Mittel-Jura – Unter-Kreide) meist gut unterscheiden, dennoch wird die taxonomische Position einzelner Formen (wie Kuehneotheriidae, Aegialodontidae) nicht einheitlich beurteilt (CASSILIANO & CLEMENS 1979, KERMACK & KERMACK 1984).

Von den Symmetrodonta sind hier nur die Gattungen *Kuehneotherium*, *Spalacotherium* (= ? *Peralestes*) und *Tinodon* bzw. *Eurylambda* berücksichtigt. Die Gebißformel ist nicht vollständig bekannt. Sie lautet für die Gattung *Spalacotherium* (= Unterkiefer) und die vermutlich synonyme Gattung *Peralestes* (Oberkiefer) $\frac{? ? 1}{3} \frac{? 3}{1} \frac{? 7}{3} = 50 +$ (Abb. 41). Das isolierte Vorkommen der Reste macht eine Zuordnung von Ober- und Unterkieferresten nicht oder kaum möglich und erklärt die getrennte taxonomische Benennung.

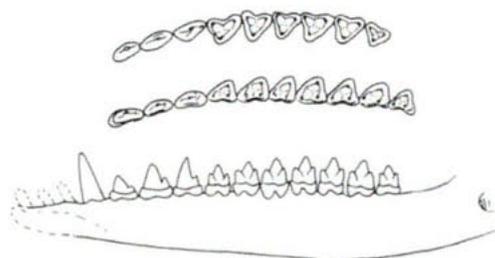


Abb. 41. Maxillar-(occlusal) und Mandibulargebiß (occlusal und lingual) von Symmetrodonten. *Peralestes longirostris* (Ober-Jura, ganz oben) und *Spalacotherium tricuspides* (Ober-Jura, mitte und unten). Nach LILLEGRAVEN & al. (1979), umgezeichnet. $3,3 \times$ nat. Größe.

Für die Symmetrodonta ist die dreieckige Anordnung der drei Backenzahnhöcker kennzeichnend, die seitenverkehrt in Ober- und Unterkiefer auftreten. Sie sind bei *Spalacotherium* (Spalacotheriidae) aus dem Ober-Jura in typischer Weise ausgebildet. Die einwurzeligen I inf. sind nicht bekannt. Der einwurzelige C inf. ist kräftig und ist doppelt so hoch wie die Krone des vordersten P inf. Die Krone der drei zweiwurzeligen P inf. ist seitlich komprimiert und besteht aus dem mit Längskanten versehenen Haupthöcker und einem distalen

Nebenhöcker. Die Höhe nimmt zum hintersten P zu. Von den gleichfalls zweiwurzeligen M inf. sind nur der vorderste und der hinterste M etwas kleiner als die übrigen. Das einheitliche Zahnmuster besteht aus dem buccalen Haupthöcker (Protoconid) und dem mesialen (Paraconid) und distalen Innenhöcker (Metaconid). Der Mandibel fehlt der für Eupantotheria charakteristische Processus angularis (Abb. 26). Die M sup. zeigen im Prinzip das gleiche Muster, nur seitenverkehrt, indem der Haupthöcker lingual, die Nebenhöcker buccal angeordnet sind.

Bei *Tinodon* und *Eurylambda* (? Spalacotheriidae) aus dem Ober-Jura der USA sind die Molaren etwas evoluiertes, indem auf den M sup. ein distaler Metastylhöcker, an den M inf. zwei mesiale (Parastylid-)Höcker und ein distaler (Hypoconulid-)Höcker dazukommen (Abb. 42). Ein Außencingulum an den M sup. und ein Innencingulum an den M inf. ist gleichfalls charakteristisch.

Besonders interessant erscheint jedoch *Kuehneotherium praecursoris* (Kuehneotheriidae) aus dem Rhäto-Lias Europas (KERMACK, KERMACK & MUSSETT 1968). Abgesehen von zahnlosen Mandibelresten sind zwar nur isolierte Einzelzähne überliefert, doch lassen sie auf folgende Gebißfor-

mel schließen $\begin{matrix} ? & ? & ? & ? \\ 2 & 4 & 1 & 5 \\ - & 6 & 4 & - \\ & & & 5 \end{matrix}$. Die Backenzähne sind jedoch recht bemerkenswert, da sie dem Kronenmuster nach als solche primitiver Symmetrodonten anzusehen sind. Dies bedeutet – auch wenn man sie mit KERMACK & KERMACK (1984) oder MAIER (1978) als Eupantotheria klassifiziert – den Nachweis der Theria seit der jüngsten Trias, neben den als Prototheria klassifizierten Morganucodonten (s. o.). Die M sup. und M inf. sind dreihöckrig, mit Para- und Metastyl an den M sup. sowie (doppeltem) Parastylid- und Hypocon(ul)idhöcker an den M inf. (Abb. 43). Der mesiale Höcker (B) läßt sich nach BUTLER (1978) mit dem Stylocon jüngerer Theria homologisieren (Abb. 43). Ein Innencingulum ist jeweils ausgebildet. Die Haupthöcker selbst sind bedeutend höher als die mesialen und distalen Nebenhöcker. Auch nach dem Muster der Scherfacetten kann *Kuehneotherium* als Vertreter basaler Theria gelten (MAIER 1978).

Wie SIMPSON (1936) gezeigt hat, ist die Funktion der Backenzähne bei den Symmetrodonten im wesentlichen eine scherende. Sie bedeutet gegenüber der rein alternierenden Stellung der Zähne bei Reptilien einen wesentlichen Fortschritt, doch fehlt die erst bei den Eupantotheria realisierte Op-

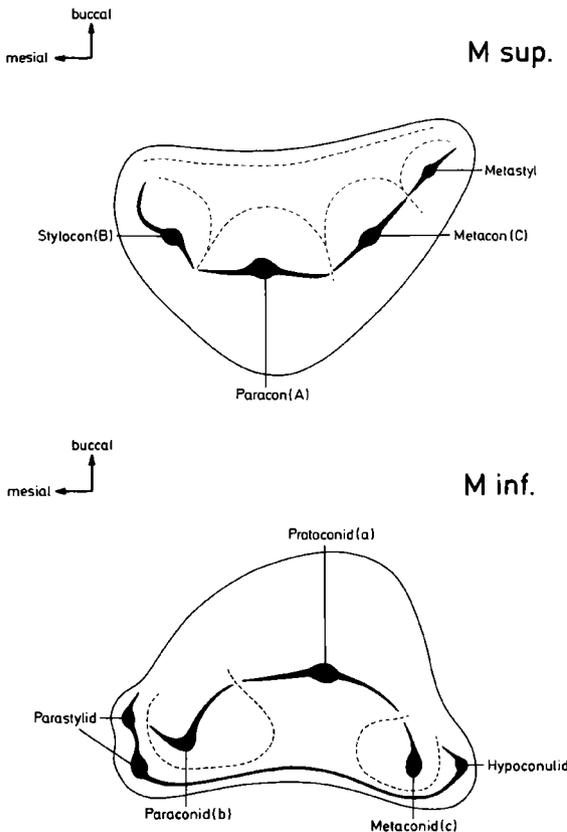


Abb. 42. M sup. und M inf. (Schema) von Symmetrodonten (*Tinodon* = M sup., *Eurylambda* = M inf.). Beachte Homologisierung der Zahnhöcker mit Triconodonta.

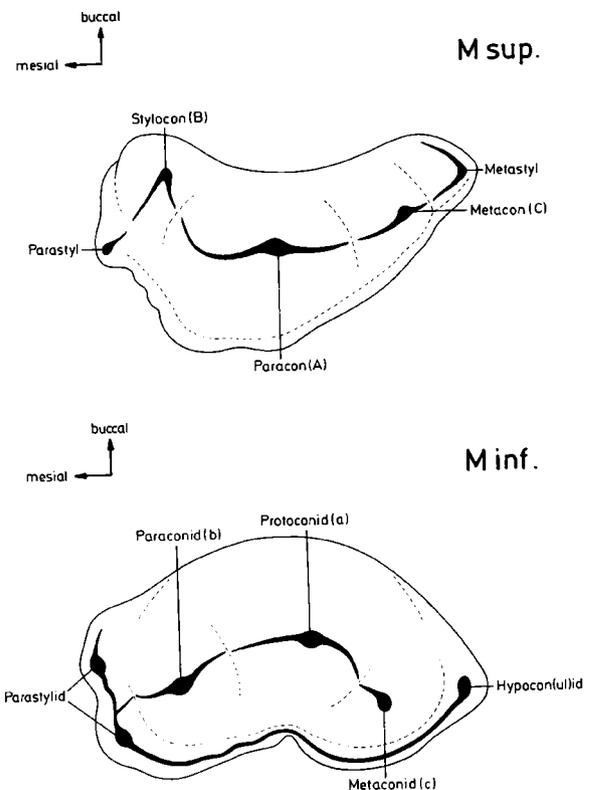


Abb. 43. M sup. und M inf. des ältesten Symmetrodonten (*Kuehneotherium praecursoris*, Rhäto-Lias). (Schema).

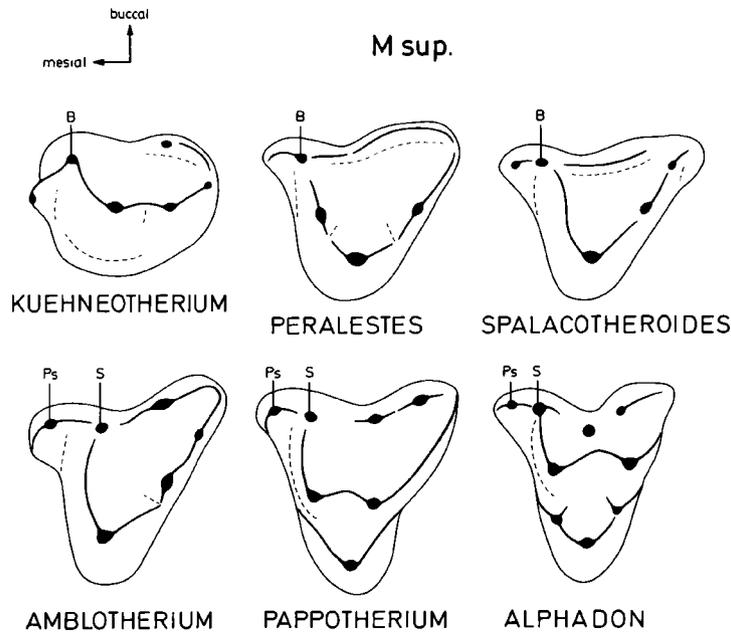


Abb. 44. M sup. (Schemata) von mesozoischen Symmetrodonten (*Kuehneotherium*, *Peralestes* und *Spalacotheroides*), Eupantotheria (*Amblotherium*), primitiven Theria (*Pappotherium*) und Marsupialia (*Alphadon*). Beachte Ausbildung des tribosphenischen Molaren. Ps – Parastyl, S – Stylocon. Nach BUTLER (1978), umgezeichnet.

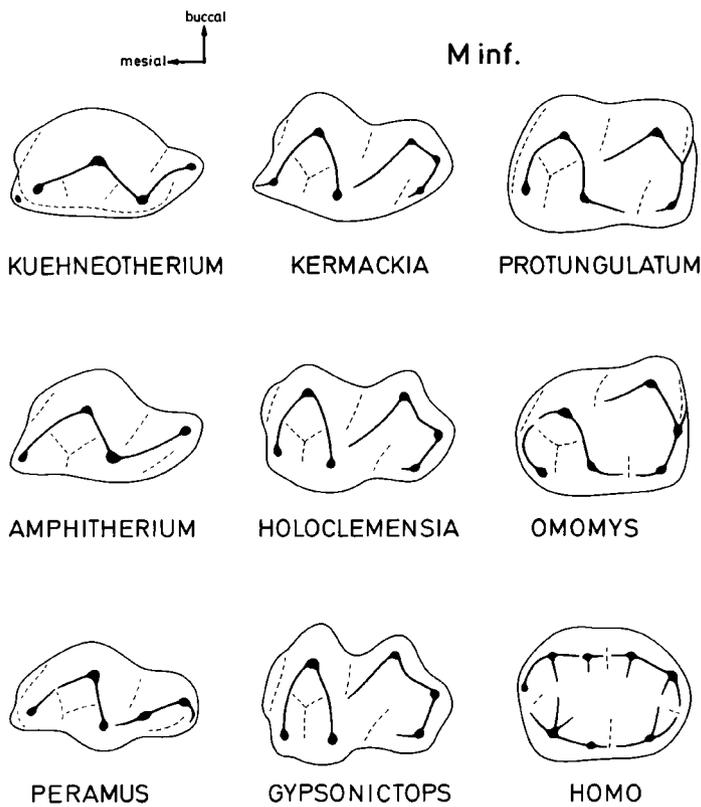


Abb. 45. M inf. (Schemata) von Symmetrodonta (*Kuehneotherium*), Eupantotheria (*Amphitherium*, *Peramus*), primitiven Theria (*Kermackia*, *Holoclemensia*, Mittelkreide) und Eutheria (*Gypsonictops*, Oberkreide; *Protungulatum*, Oberkreide; *Omomys*, Eozän und *Homo*, rezent). Beachte Entstehung und Ausbildung des Talonids beim tribosphenischen Molaren. Nach BUTLER (1978), umgezeichnet.

positionsstellung. Sie wird vor allem durch die Bildung eines Talonids an den M inf. erreicht. Bei den Eupantotheria schreitet die bei *Kuehneotherium* eingeleitete Molarenentwicklung in Richtung tribosphenischer Molaren weiter (Abb. 44, 45). SIMPSON (1936) hat für die trituberculaten M sup. und den tuberculosectorialen M inf. (mit echtem Talonid) diesen einheitlichen

Begriff geschaffen. Innerhalb der Eupantotheria lassen sich verschiedene Entwicklungslinien unterscheiden, denen unterschiedliche Bedeutung für die stammesgeschichtliche Herkunft der übrigen Theria (Meta- und Eutheria) zugemessen wird. Wichtig ist, daß das Dentale der Eupantotheria einen Processus angularis besitzt (PARRINGTON 1959). Hier sind *Melanodon* – *Laolestes* und

Crusafontia als Dryolestida, *Amphitherium* als Amphitherida und *Peramus* als Peramurida berücksichtigt.

Bei *Melanodon* – *Laolestes* bzw. *Crusafontia* (Dryolestidae) aus dem Ober-Jura lautet die Gebißformel $\frac{???.?.?.?}{4148}$. Die Mandibel besitzt einen kräfti-

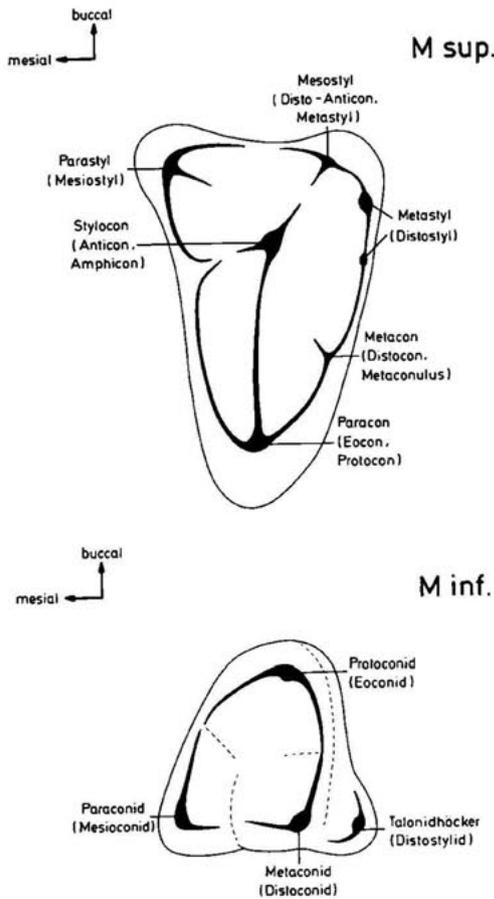


Abb. 46. M sup. und M inf. (Schema) von Eupantotheria des Ober-Jura. *Melanodon* (M sup.) und *Laolestes* (M inf.). Mit unterschiedlicher Höckerterminologie.

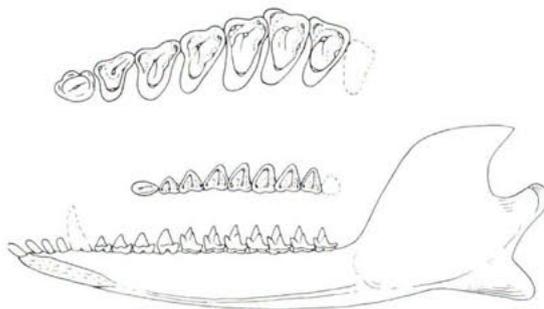


Abb. 47. Gebiß von Eupantotheria aus dem Mittel- und Ober-Jura. Oben: Maxillargebiß P-M⁶ sin., occlusal) von *Melanodon oweni* (Dryolestidae). Mitte: Mandibulargebiß (P-M₇, dext., occlusal) von *Laolestes eminens* (Dryolestidae). Unten: Mandibel dext. mit I₁ – M₇ (lingual) von *Amphitherium prevosti* (Amphitheriidae). Nach SIMPSON (1936), umgezeichnet. ca. 3 × nat. Größe.

gen Processus angularis. I, C und die vorderen drei P inf. sind einspitzig. Am bedeutend größeren P₄ kommt ein distaler Nebenhöcker hinzu. Die zweiwurzigen, annähernd gleich großen M inf. bestehen aus dem dreihöckerigen Trigonid (Para-, Proto- und Metaconid) und einem einhöckerigen Talonid (Abb. 46, 47). Von den Trigonidhöckern ist das Protoconid am höchsten, das Paraconid am niedrigsten. Bei einzelnen Dryolestiden bildet das Metaconid einen Doppelhöcker, der überdies mit zwei Kanten mit dem Protoconid verbunden sein kann. Von dem nicht vollständig dokumentierten Oberkiefergebiß sind die M sup. stark quergedeht. Die Krone setzt sich aus drei Höckern in der Buccalhälfte (Stylocon, Para- und Mesostyl) und zwei in der Lingualhälfte (Paracon und Metacon) zusammen. Der hier auf Grund der Okklusionsstellung als Paracon (= Eoconus VANDEBROEK 1961) gedeutete Innenhöcker ist der höchste Molarenhöcker. Bei zentrischer Okklusion ist der Talonidhöcker nicht mit dem M sup. in Kontakt.

Bei *Amphitherium* (Amphitheriidae; Abb. 47) und *Peramus* (Peramuridae) des Mittel- bzw. Ober-Jura ist das Talonid an den M inf. ein- oder zweihöckerig, selten dreihöckerig, die M sup. sind – soweit bekannt – mehrhöckerig, indem die Höcker bogenförmig angeordnet sind. Ein Protoconus fehlt (Abb. 48, 49). Die Gebißformel für *Amphitherium* lautet $\frac{?.1 \quad 74 \quad 7-8}{414-56-7}$ (MILLS 1964).

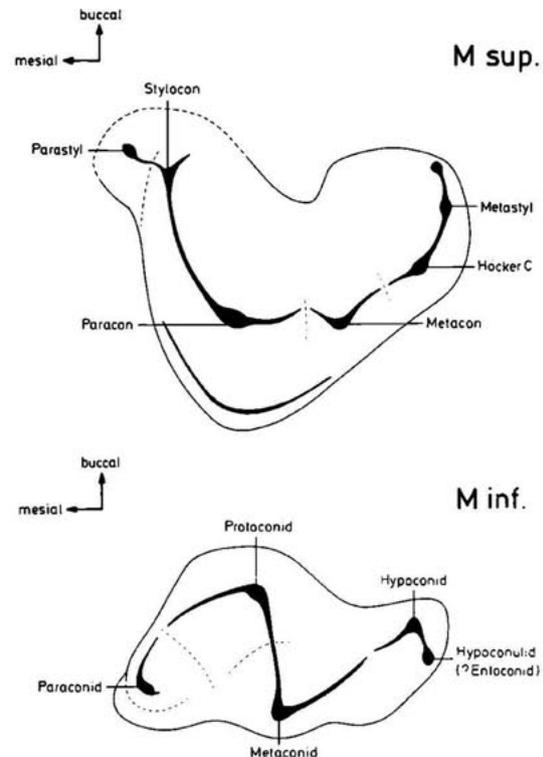


Abb. 48. M sup. und M inf. (Schema) von *Peramus* (Peramuridae, Eupantotheria).

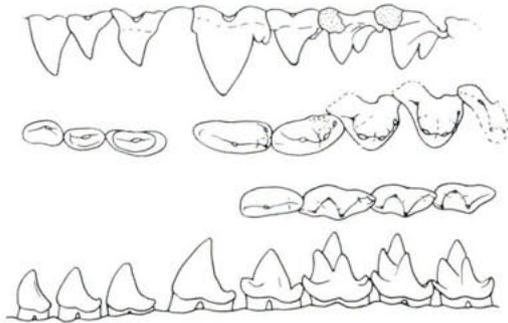


Abb. 49. *Peramus tenuirostris* (Ober-Jura). Oben: P¹⁻⁵, M¹⁻³ sin., buccal und occlusal. Unten: P₁₋₅, M₁₋₃ dext., occlusal und lingual. Nach CLEMENS & MILLS (1971), umgezeichnet. ca. 10 × nat. Größe.

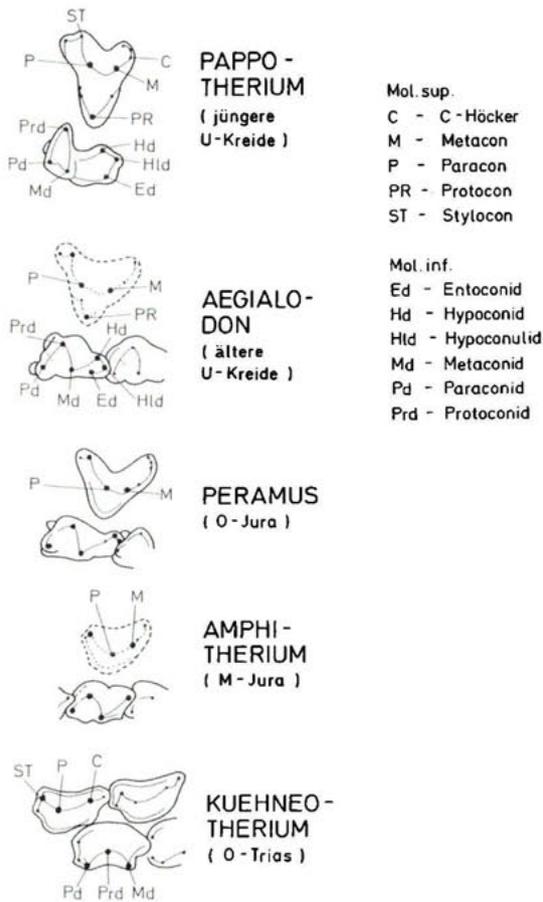


Abb. 50. Molaren-Evolution bei mesozoischen Säugetieren (Trituberculata - Theria). Homologisierung der Zahnhöcker nach CROMPTON. Beachte Bildung des Protocons an den M sup. und des Talonids an den M inf. als Voraussetzung für die Oppositionsstellung. Nach CROMPTON (1971), umgezeichnet. Strichliert = fossil nicht überliefert.

Den nächsten Evolutionsschritt im Molarengebiß repräsentiert *Aegialodon dawsoni* (Aegialodontidae) aus der älteren Unter-Kreide (KERMACK, LEES & MUSSETT 1965). Bereits die Diskussion über die taxonomische Position (Eupantotheria oder Eutheria) zeigt, daß *Aegialodon* (morpholo-

gisch) zwischen den Eupantotheria des Ober-Jura (*Peramus*) und den Meta-Eutheria-Zähnen aus der Mittel-Kreide vermittelt (Abb. 50). BUTLER (1978) wertet die Aegialodontiden als Vertreter einer eigenen Ordnung (Aegialodontia). Bei den M inf. von *Aegialodon dawsoni* ist ein gut entwickeltes, dreihöckeriges Talonid vorhanden. Auf Grund der Facetten an der Lingualfläche des Prähyprocristids am Talonid ist nach CROMPTON (1971) auf einen Protoconus an den (unbekannten) M sup. zu schließen. Die M inf. von *Aegialodon* leiten demnach (morphologisch) zu den ältesten tribosphenischen Molaren über, wie sie als *Pappotherium* und *Holoclemensia* aus der jüngeren Unter-Kreide Nordamerikas beschrieben worden sind (PATTERSON 1956, SLAUGHTER 1965).

In den Abb. 44 und 45 sind tribosphenische Molaren dargestellt, wie sie von Ober-Kreide-Theria bekannt sind. Sie dokumentieren den bedeutenden Fortschritt durch die Entwicklung des dreihöckerigen Talonids an den M inf. Weiter sind durch die unterschiedlichen Signaturen die „matching shearing surfaces“ an den M sup. und M inf. angedeutet, die für die Höckerhomologisierung von Bedeutung sind. In Abb. 8 findet sich die komplette Terminologie der Zahnhöcker und -leisten, wie sie auch im folgenden gehandhabt wird.

Abb. 51 und 52 zeigen die von VANDEBROEK (1961) an Hand der Höcker-Homologisierung angenommene Evolution der Molaren und damit die von

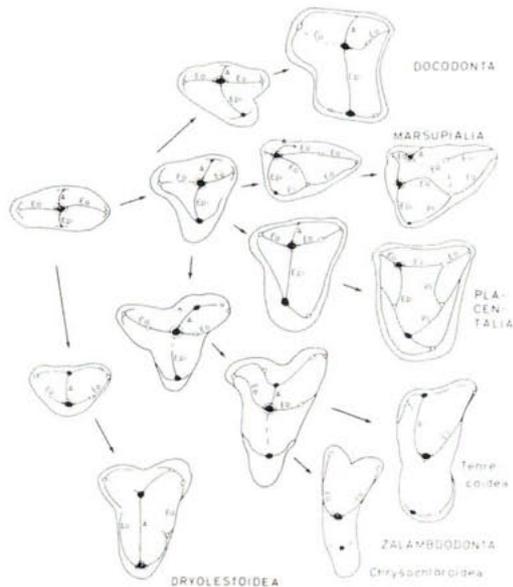


Abb. 51. Evolution der M sup. nach VANDEBROEK (1961). Beachte frühe Trennung der Zalambdodonta (Tenrecoidea und Chrysochloroidea) von den übrigen Theria (Marsupialia und Placentalia). Docodonta und Dryolestoidea (= Eupantotheria) als Seitenlinien. A - Anticrista, Eo - Eocrista, Epi - Epicrista, Pl - Plagiocrista.

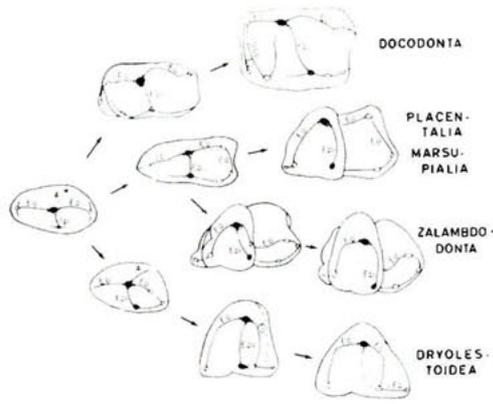


Abb. 52. Evolution der M inf. nach VANDEBROEK (1961). A – Anticrista, Doc – Transversalcrista der Docodonta, Eo – Eocrista, Epi – Epicrista.

ihm vertretenen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Theria. In Abb. 53 ist eine Übersicht über das zeitliche Auftreten und die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge gegeben, vor allem der mesozoischen Säugetiere. Die Zugehörigkeit von *Steropodon* aus der Unter-Kreide zu den Monotremata ist nicht erwiesen.

Auf die erst in jüngster Zeit von CHOW & RICH (1982) als *Shuotherium* beschriebenen Säugetiere aus dem Ober-Jura Chinas sei hier nur hingewiesen, da es sich um Formen mit pseudotribosphenischen M inf. handelt, bei denen das Talonid nur als Cingulum angedeutet ist (Abb. 54, 55). CHOW & RICH klassifizieren *Shuotherium* als Vertreter der Yinotheria, die den übrigen Theria (Yango-

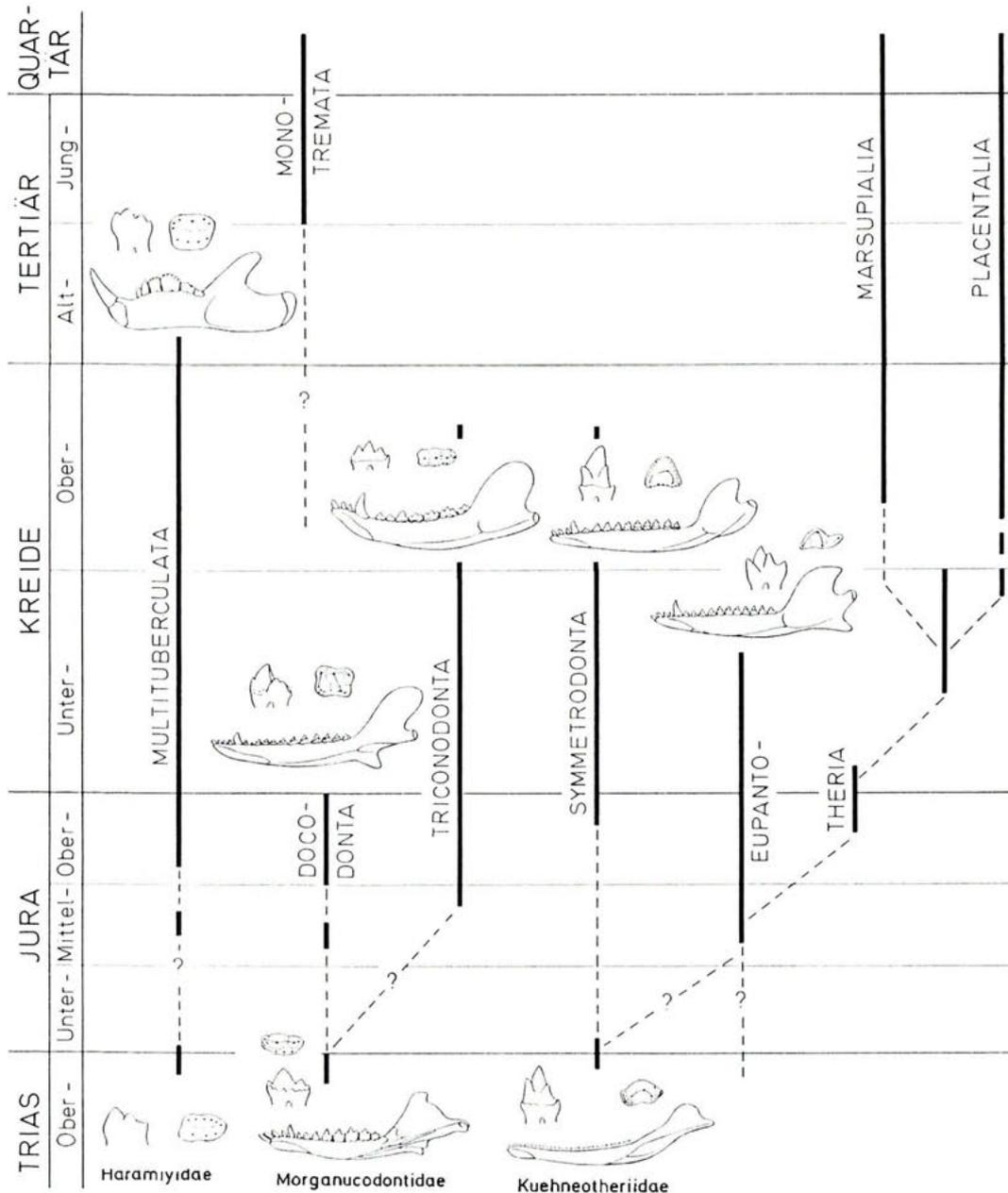


Abb. 53. Zeitliche Verbreitung der mesozoischen Säugetiere. Verändert umgezeichnet aus THENIUS (1979).