

# Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt.<sup>1)</sup>

Von

H. BLUNTSCHLI.

Von jeher hat das Gebiss in allen stammesgeschichtlichen Rekonstruktionsversuchen der höheren Wirbeltiere eine besonders wichtige Rolle gespielt. Zähne und Kieferstücke stellen vielfach die einzigen Spuren dar, die sich von Tieren der Vorzeit bis auf unsere Tage erhalten haben. Die Gebissformeln und die Struktur der Einzelzähne geben vielfach die vorwiegenden Gesichtspunkte ab, auf die wir unsere systematische Einteilung der Tiere begründen. Die Zeit, da man das Gebiss als ein starres Organsystem ansah, ist freilich längst vorbei. Vorzügliche Entwicklungsreihen, wie sie vor allem amerikanische Palaeontologen (Cope, Osborn u. a.) speziell für einzelne Säugetierordnungen aufzustellen vermochten, haben uns vielmehr gelehrt, dass die Einzelzähne in hohem Grade zu Strukturwandlungen und Spezialisierungen befähigt sind. Varietäten, die gelegentlich im Zahnbau in Erscheinung treten, beweisen dasselbe. Auch die Zahl der Zähne ist nichts starres, feststehendes, auch sie ändert sich im Laufe der Phylogenie, auch sie zeigt eine mehr oder weniger ausgesprochene Variabilität. Von zweifellosen Missbildungen abgesehen, bewegt sich aber die Differenzierung und Variabilität innert gesetzmässiger Schranken und lässt daher von vorneherein ein allgemeines Grundprinzip voraussetzen. Auf dem Wege zur näheren Aufdeckung desselben bewegen sich die bescheidenen Beiträge, die ich Ihnen heute vorlegen möchte. Sie beschränken sich grundsätzlich nur auf die Kieferzähne, und wiederum, wo wir auf niedere Wirbeltiere zurückgehen, nur auf jene Zahngebilde, die als Einzelzähne bezeichnet

<sup>1)</sup> Vortrag gehalten in der Sitzung vom 20. November 1911 der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich.

werden. Vielfach sind in der Tierreihe auch Zahngebilde anderer Art, wie Zahnplatten, Kauplatten, Reibepplatten etc. zustande gekommen, deren Entstehungsgeschichte sehr verschiedenartig sein mag, aber für unsere Darlegungen ausser Betracht bleiben kann. In bezug auf die Kieferzähne — und es wird hier vorwiegend nur von jenen der Säugetiere zu reden sein — sind meist zwei Fragestellungen auseinander gehalten worden, jene nach der Formgestalt der Einzelzähne, und jene nach der Anzahl derselben. Beide scharf zu trennen ist freilich nicht angängig, die eine lässt sich nur beantworten, wenn auch auf die andere eingegangen wird.

In der bisherigen Forschung sind die Zähne vorwiegend als morphologisch streng charakterisierte Sondergebilde betrachtet und verfolgt worden, die Beziehungen zwischen Gebiss und Schädel dagegen nehmen in der wissenschaftlichen Literatur einen wesentlich kleineren Raum ein. Sie erscheinen mir aber als besonders wichtig und bei meinen eigenen Untersuchungen ergaben sich so auffallende Relationen zwischen Schädelgestalt und Gebiss, dass ich sie als innerlich bedingt ansehen möchte. Diese Beziehungen können wieder nur im Lichte der Funktion verstanden werden. Die Art der Kieferbewegungen und der Mechanismus des Kauens scheinen mir den Schlüssel für eine Reihe von Erscheinungen abzugeben, die eine andere Wertung verdienen, als sie sie bisher erfuhren.

Den Ausgangspunkt für meine Forschungen gab das Primatengebiss, an ihm bildete ich mir Vorstellungen, die sich bei weitergehenden Studien auch für die Betrachtung des Säugetiergebisses überhaupt verwertbar erwiesen. Ich möchte daher auch hier zunächst vom Primatengebiss sprechen und erst nachher auf die hypothetischen Anschauungen eingehen, die ich mir über die Entstehung des Säugetiergebisses gebildet habe.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Säugetiere, und so bei allen Primaten, unterscheidet man vier Arten von Zähnen, die Schneidezähne (Incisivi, abgekürzt I), die Eckzähne (Canini, C), die vorderen Backzähne (Praemolaren, P) und die hinteren Back- oder Mahlzähne (Molaren, M). Im Dauergebiss finden wir diese Typen in der Regel deutlich von einander unterschieden. Im Milchgebiss — man bezeichnet die Milchzähne in der Regel durch kleine Buchstaben unter Beifügung des Buchstabens d (deciduat, d. h. hinfällig) — treffen wir ebenfalls Incisiven (id), Eckzähne (cd) und hinter diesen bald mehr praemolaren-, bald mehr molarenähnliche Elemente, die man als Milchmahlzähne (md) bezeichnet. Alle diese Zähne leiten sich entwicklungs-geschichtlich aus einer leistenartigen Epithelanlage, der Zahnleiste, her. Aus derselben sprossen glockenartige Seitentriebe, die je einem

Einzelzahn Entstehung geben. Die Anlagen derjenigen Zähne, die nicht gewechselt werden, finden sich gaumen- resp. zungenwärts von den Wechselzähnen. Wir haben also in der Anlage zwei Reihen von Zähnen, eine äussere und eine innere vor uns, dies sowohl im Ober- wie im Unterkiefer. Alle Zähne einer solchen Reihe gehören einer Zahnserie zu. Es ist seit längerer Zeit festgestellt, dass alle Zähne des Milchgebisses der ersten Zahnserie entstammen, die Zähne des Dauergebisses sich aber verschieden verhalten, insofern als alle jene Zähne, die als Ersatzzähne auftreten, der zweiten Zahnserie zugerechnet werden müssen, alle jene Dauerzähne aber, die keine Vorgänger haben, Derivate der ersten Zahnserie darstellen. Für die Primaten z. B. trifft das letztere für die echten Mahlzähne zu, welche nur spät auftretende und durchbrechende Abkömmlinge der ersten Zahnserie sind, welche mit den Ersatzzähnen im Dauergebiss gleichzeitig funktionieren.

Was nun die Zahl der Zähne anbetrifft, so finden wir im halben Gebiss bei den lebenden Primaten folgende Verhältnisse:

1. Halbaffen. Im Maximum  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|^1$  im Dauer-  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|^1$  im Milchgebiss. Solche Befunde kennen wir von den Nycticebiden und Lemurinen. Bei den anderen lebenden Halbaffen ist dagegen die Zahnzahl kleiner, bald ist jene der Schneide-, bald der Back- oder Mahlzähne geringer, und zwar in wechselndem Grade, auch die Eckzähne können ganz oder teilweise fehlen.

2. Affen. Unter den lebenden Formen finden wir als Regel: unter den amerikanischen Formen bei den Cebiden  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|$  resp. im Milchgebiss  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|$  und bei den Krallenaffen oder Hapaliden  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|$  resp.  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 3 \\ 2 & 1 & 3 \end{array} \right|$ .

Für die Altweltaffen und den Menschen gilt dagegen als zweifelhafte Norm der Zustand mit  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 2 \\ 2 & 1 & 2 \end{array} \right|$  im Dauer- und  $\left| \begin{array}{ccc} 2 & 1 & 2 \\ 2 & 1 & 2 \end{array} \right|$  im Milchgebiss.

Schon seit langem sind Varietäten bekannt, welche Abweichungen dem normalen Verhalten gegenüber darstellen. Bald finden wir weniger, bald mehr Zähne einer Art, bald nur in einem

<sup>1)</sup> In den Zahnformeln, wie sie hier angewandt sind, wird je die Anzahl der Zähne in einer Kieferhälfte zahlenmässig ausgedrückt. Über dem horizontalen Strich sind die Oberkiefer-, unter ihnen die Unterkieferzähne markiert. Die erste Zahl bedeutet die Zahl der Schneide-, die zweite die der Eckzähne, die dritte im Milchgebiss die der Milchmolaren, im Dauergebiss die der Praemolaren, die vierte die der echten Mahlzähne. Die Formel des Milchgebisses wird durch kleine, die des Dauergebisses durch grosse Zahlen geschrieben.

Kiefer oder einer Kieferhälfte, bald so gleichmässig in allen 4 Kieferhälften, dass das Gesamtbild einen durchaus geregelten Eindruck macht und unwillkürlich die Vermutung entsteht, es dürften solche Zustände der Ausdruck von Wandlungen am Gebiss sein, die nicht zufällige sein können. Als typischstes Beispiel der Art kann das Fehlen der Weisheitszähne gelten, das bei Europäern (speziell den nordischen und mitteleuropäischen Völkern) und Angloamerikanern sehr häufig (in ca. 12% der Beobachtungen nach de Terra) zu konstatieren ist, dagegen bei niedrigen Rassen wie Australiern und Indo-Malayan fast gar nicht vorkommt. Wohl aber ist bei letzteren Rassen das Auftreten 4. Mahlzähne relativ häufig, welches auch bei einzelnen Menschenaffen (Gorilla und Orang) öfters gefunden wird. Ähnliches lässt sich vom Schneidezahnbereich sagen. Hierzulande sind z. B. Befunde derart, dass die seitlichen Oberkieferschneidezähne zu Kegelzähnen reduziert sind oder fehlen keineswegs selten und zeigen solche Befunde oft direkt familiären Charakter. Die Variabilität — von typischen Missbildungen abgesehen — überschreitet jedoch nie bestimmte Grenzen. Beim Menschen sind z. B. meines Wissens nie mehr als 3 Schneidezähne, 3 Backen- und 4 Mahlzähne pro Kieferhälfte, nie aber alle diese Zustände gleichzeitig, festzustellen gewesen. Ebenso ist die Unterzahl limitiert. Ganz analog sind Varietäten von den verschiedensten Affen und Halbaffen in der Literatur beschrieben worden. Die Tatsache des Variierens ist also keineswegs ein menschliches Specificum. Es sind uns aber auch Varietäten anderer Art bekannt. So können Milchzähne stehen bleiben, bald Milchincisiven, bald Milchcanini, bald Milchmolaren, indem entweder die entsprechenden Ersatzzähne gar nicht durchbrechen, vielleicht auch gar nicht angelegt wurden, oder wohl auftreten, aber die Milchzähne aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängen resp. selbst an atypischer Stelle erscheinen.

Für all diese atypischen Verhältnisse liefert uns die vergleichende Anatomie einen Gesichtswinkel, unter dem sie einheitliche Beleuchtung erfahren. Wir kennen echte fossile Primaten mit reichlicherer Zahnzahl, so die eocänen Nothartidae Nordamerikas und die eocänen Adapiden Europas mit einer Dauerformel von  $\begin{vmatrix} 2 & 1 & 4 & 3 \\ 2 & 1 & 4 & 3 \end{vmatrix}$  und die den Primaten zum mindesten sehr nahestehenden Hyopsodontiden aus dem älteren Eocän Nordamerikas (die wahrscheinlich ebenfalls als Primaten zu gelten haben) mit  $\begin{vmatrix} 3 & 1 & 4 & 3 \\ 3 & 1 & 4 & 3 \end{vmatrix}$  Zähnen im Dauergebiss. Auf diesen letzteren Zustand lässt sich nun das Zahnverhalten aller Primaten zurückführen. Aber freilich nur auf einem, im übrigen aber höchst wahrscheinlich richtigen Umwege. Die Erkenntnis desselben

gehört mit zu den bedeutsamsten Fortschritten der Odontologie der neuesten Zeit. Die Reduktion der Zahnzahl zu dem heute anzutreffenden Zustand ist nämlich nicht nur durch allmähliche Reduktion und schliesslichen Schwund einzelner Zähne, also nicht nur durch Excalationsvorgänge zu erklären, so etwa, dass der menschliche

<i>Zusammensetzung und Ableitung des Simiergebisses.</i>			
	Gebissformel.	Schema der Gebissformel.	Genetisches Schema.
Dysphthetische Urprimaten.	$\left. \begin{array}{c} 3 \ 1 \ 4 \ 3 \\ 3 \ 1 \ 4 \\ 3 \ 1 \ 4 \ 3 \end{array} \right\} 44$		
Affen der neuen Welt.	Cebidae. $\left. \begin{array}{c} 2 \ 1 \ 3 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 3 \ 3 \end{array} \right\} 36$		
	Sapalidae $\left. \begin{array}{c} 2 \ 1 \ 3 \ 2 \\ 2 \ 1 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 3 \ 2 \end{array} \right\} 32$		
Affen der alten Welt.	Cercopithe- cidae. $\left. \begin{array}{c} 2 \ 1 \ 2 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 2 \\ 2 \ 1 \ 2 \ 3 \end{array} \right\} 32$		
	Anthropo- morphidae $\left. \begin{array}{c} 2 \ 1 \ 2 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 2 \\ 2 \ 1 \ 2 \ 3 \end{array} \right\} 32$		
Mensch.	$\left. \begin{array}{c} 2 \ 1 \ 2 \ 3 \\ 2 \ 1 \ 2 \\ 2 \ 1 \ 2 \ 3 \end{array} \right\} 32$		

Fig. 1. In den Rubriken „Schema der Gebissformel“ und „genetisches Schema“ ist je die Gesamtzahl der Zähne einer Schädelhälfte ober- resp. unterhalb der Kaulinie graphisch dargestellt worden. Zähne der ersten Zahnserie sind durch Kreise, solche der zweiten durch Quadrate, Wechselzähne klein, Dauerzähne gross markiert. Die Incisiven sind durch Schraffur, die Eckzähne durch schwarzen Ton, die Postcaninen durch Punktierung und zwar die prämolaren durch helle, die molaren durch dunkle gekennzeichnet.

Zustand von 2123 Zähnen pro Kieferhälfte aus dem hypothetischen Urprimatenzustand dadurch zustande gekommen wäre, dass von den primären 3 Schneidezähnen einer und von den 4 Backzähnen zwei total in Verlust gerieten. Die Verhältnisse liegen nur auf den ersten Blick komplizierter, in Tat und Wahrheit sogar wesentlich einfacher. Ein Verlust eines bestimmten Zahnes im Laufe der Phylogenie darf erst dann als wahrscheinlich gelten, wenn wir Schritt für Schritt die Grössenabnahme desselben bis zu einem belanglosen Kegel-

zähnen verfolgen können. Dann ist die Annahme eines definitiven Ausfalles desselben keine gewagte Spekulation mehr. Diese Reduktion lässt sich nun für den ersten jener 4 Backzähne der Urprimaten, wie verschiedener anderer Säugetierordnungen, in der Tat verfolgen, und alles spricht dafür, dass die Verminderung der Backzahnzahl (pro Kieferhälfte) von 4 auf 3 bei allen hier in Betracht zu ziehenden Säugetieren, durch den Verlust des  $P_1$  der primitiveren Vorfahren zustande kam. Wo heute 3 P bestehen, sind diese als  $P_2$ — $P_4$  in bezug auf den primären Zustand von 4 Praemolaren zu beziehen. Auch die Reduktion der Schneidezähne von 3 auf 2 durch Verlust eines Zahnes ist durchaus wahrscheinlich, kennen wir doch von verschiedenen rezenten Primaten mit 2 Schneidezähnen pro Kieferhälfte alle Übergänge bis zum Zustand von nur einem I. Fraglich bleibt nur, welcher von jenen 3 Zähnen in Verlust geriet. Die Antwort hierauf lässt sich nicht mit Sicherheit geben. Die Tatsache, dass die sog. überzähligen Schneidezähne an sehr verschiedenen Stellen in der Reihe auftreten, bald nach innen, bald zwischen, bald nach aussen von den beiden anderen oder typischen Incisiven, ebenso wie jene andere, dass es oftmals überhaupt unmöglich ist, zu sagen, welcher von 3 vorhandenen Schneidezähnen einer Kieferhälfte als der überzählige zu gelten hat, spricht dafür, dass es vielleicht gar nicht immer dieselben Einzelelemente sind, welche die 2 Incisiven des normalen Gebisses darstellen. Es ist wohl denkbar, dass in der Ontogenie gelegentlich noch die 3 primären Anlagen von Schneidezähnen auftreten, aber nur zwei von ihnen, im Einzelfall vielleicht gar nicht immer dieselben normalerweise sich weiterbilden. Es bedarf noch ausgedehnter Untersuchungen, speziell auch embryologischer Art, um diese Frage endgültig zu klären und unser Schema (Fig. 1) wo die zwei Schneidezähne der lebenden Simiae auf die beiden seitlichen der Urprimaten zurückgeführt werden, kann nur als eine vorläufige Annahme gelten. Dagegen ist die Tatsache doch sehr auffallend, dass meines Wissens noch nie gleichzeitig mehr als 3 Schneidezähne in einer Kieferhälfte bei Primaten beobachtet wurden und deshalb ist es durchaus nicht zulässig, aus dem Auftreten überzähliger I an drei verschiedenen Stellen etwa den Schluss zu ziehen, es müsse zur Erklärung auf einen Zustand mit 5 Incisiven zurückgegangen werden (Rosenberg). — Besteht wohl kaum ein Zweifel, dass der erste P und einer der I der Urprimaten (immer pro Kieferhälfte gedacht) durch Excalation verloren ging, so liegen die Verhältnisse anders, wenn wir nunmehr versuchen, eine Erläuterung des Vorkommens von nur zwei Backzähnen (resp. 2 Milchmolaren) bei den Affen der alten Welt und beim Menschen und für das Vorkommen von nur

2 Mahlzähnen bei den Krallenaffen zu geben. Von ganz spezieller Bedeutung ist dabei die Frage, wie der Platyrrhinenzustand mit 3 Praemolaren und ebensoviele Milchmolaren in jenen der Katarrhinen mit nur 2 P resp. 2 md sich wandelte. Hier besteht nach bisheriger Auffassung eine tiefe Kluft zwischen den lebenden Primaten der neuen Welt und jenen Affen, die heute die alte Welt bevölkern. Noch leben aber in letzterer Halbaffen, also niedere Primaten mit ebenfalls 3 P resp. md, und ebenso gab es in der Vorzeit hier Primaten, die denselben Zustand aufwiesen. Aus dem Oligocän von Ägypten sind neuerdings fossile Affen (Parapithecidae) bekannt geworden, die nach Schlossers Auffassung 3 P, also wohl auch 3 md besaßen. Alle älteren Anschauungen postulieren für die Ausbildung des Katarrhinen- aus dem Platyrrhinenzustand ebenfalls eine Excalation, bald liess man den letzten (also ursprünglich 4.) bald den vordersten P (also ursprünglich 2. P) der Platyrrhinen in Verlust geraten. Gegen die erstere Deutung spricht die sehr gewichtige Tatsache, dass bei allen Affen und allen Halbaffen die Reihe der hinter den Eckzähnen stehenden Zähne, wir wollen sie in Zukunft die postcaninen Zähne (Postcanini) nennen, eine geschlossene ist, was auf die einheitliche Funktion dieser postcaninen Zahnreihe hinweist, und gegen die letztere Auffassung, dass, wo wir bei heute lebenden Primaten 3 P finden, von irgend welcher ausgesprochener Reduktion des vordersten keine Rede sein kann. Nur bei gewissen eocänen Primaten Nordamerikas (Omomys und Hemicodon) lässt sich etwas derartiges, aber auch hier nur in recht geringem Grade angedeutet, nachweisen. Viel wahrscheinlicher, und wie mir erscheint allein zulässig, ist eine dritte Annahme, die Bolk im Jahre 1906 durch eine Hypothese begründete. Er geht davon aus, dass die Mahlzähne des Dauergebisses genetisch zur ersten Zahnserie gehören, und nimmt so, wie das unser Schema (Fig. 1) darstellt, an, dass der vorderste Mahlzahn der Altweltsaffen und des Menschen nichts anderes sei, als der persistent gewordene hinterste Milchmolar der Platyrrhinen. Der Zustand von nur 3 Molaren wäre dann dadurch entstanden, dass der hinterste Molar der Urprimaten nicht mehr oder nur noch in Varietäten (als 4. M) aufträte und dass ebenso wie in der ersten Zahnserie auch in der zweiten, durch Ausbleiben des Durchbruches resp. der Anlage des hintersten P (primärer  $P_4$ , oder sekundärer  $P_3$  der Platyrrhinen) auch die zweite Zahnserie mit zunehmender Kieferverkürzung eine Reduktion an ihrem Hinterende (terminale Reduktion) erfahren hätte. Nach dieser Theorie wäre also  $M_1$  der Katarrhinen homolog dem  $md_3$  (ursprünglich  $md_4$ ) der Cebiden,  $M_2$  und  $M_3$  der ersteren dem  $M_1$  und  $M_2$  der letzteren,

und  $M_3$  der Cebiden wäre bei den Altweltssimiern ebenso ausgefallen, wie bei den Hapaliden. Im Gegensatz zu allen Platyrrhinen liessen ferner die recenten Katarrhinen den letzten Zahn der zweiten Serie ( $P_3$  der Westaffen resp.  $P_4$  der Urprimaten) vermissen. Die Umwandlung des Platyrrhinenzustandes zum Katarrhinenzustand setzt also voraus a) eine Regression des ursprünglichen  $P_4$  und ebenso von  $M_3$  und b) eine Progression des primären  $md_4$  zu einem mächtigeren Dauerzahn

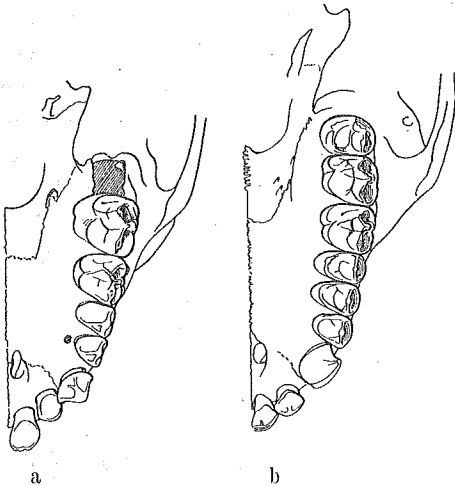


Fig. 2. Oberkiefergebiss (rechte Hälfte) von *Mycetes belzebul*. a im Zahnwechsel. Es stehen  $I_1$ ,  $I_2$  (im Durchbruch),  $cd$ ,  $md_1—md_3$ ,  $M_1$ . b definitives Gebiss. Nat. Gr.

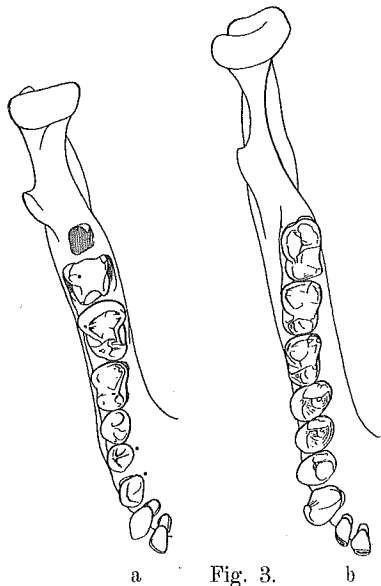


Fig. 3. Unterkiefergebiss (rechte Hälfte) von *Mycetes belzebul*. a im Zahnwechsel. Es stehen  $I_1$ ,  $I_2$ ,  $cd$ ,  $md_1—md_3$ ,  $M_1$ ,  $M_2$  tritt eben aus der Alveole hervor. b definitives Gebiss. Nat. Gr.

( $M_1$  der Katarrhinen). Als Begründung für seine Hypothese führt Bolk an 1. morphologische Besonderheiten: der letzte Milchmahlzahn ist bei allen Primaten ungemein molarenähnlich in Kronenbau und Wurzelverhalten, bei einzelnen Platyrrhinen (*Hapale*, *Cebus*) auch fast so gross wie  $M_1$ ; 2. das Gebiss der Katarrhinen ist eine Zeitlang, nämlich nach dem Durchbruch der ersten Molaren und vor dem Wechsel der Milchzähne tatsächlich ebenso zusammengesetzt wie das Milchgebiss der Westaffen; 3. ontogenetische Besonderheiten:  $M_1$  des Menschen legt sich in direktem Anschluss an  $md_2$  an, dagegen besteht ein längerer Zwischenraum von über 1 Jahr zwischen den Anlagen von  $M_1$  und  $M_2$ , es zeigt sich also  $M_1$  hier den Milchzähnen genäherter, als den hinteren Zähnen der ersten Zahnserie. Die Anlage des hintersten P



( $P_3$  der Platyrrhinen,  $P_4$  der Urprimaten) ist bei *Macacus* in rudimentärer Weise festzustellen; 4. Varietäten: Durch die Hypothese erklärt sich das Auftreten überzähliger hinterer P und 4. M bei Katarrhinen und die Persistenz des letzten Milchzahnes (primärer  $md_3$ ) bei gleichzeitigem Ausbleiben des hintersten P beim Menschen. Letzterer Zustand zeigt gewissermassen die Zukunftsform des menschlichen Gebisses, wenn wir uns den Umwandlungsvorgang, der sich vom Platyrrhinen- zum Katarrhinenzustand abspielte, nochmals wiederholt denken. Die Einwände, die Bolk speziell von zahn-

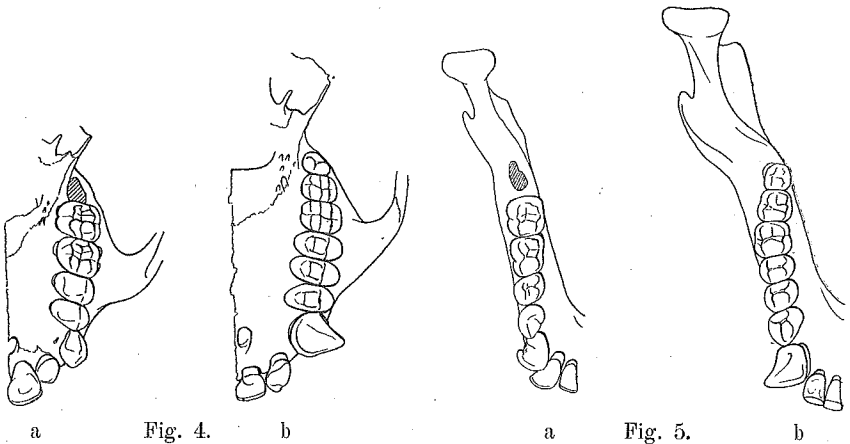


Fig. 4. Oberkiefergebiss von *Cebus macrocephalus*. a im Zahnwechsel. Es stehen  $I_1$ ,  $I_2$  (im Durchbruch),  $cd$ ,  $md_1$ — $md_3$ ,  $M_1$ . b definitives Gebiss. Nat. Gr.

Fig. 5. Unterkiefergebiss von *Cebus macrocephalus*. a im Zahnwechsel. Es stehen  $I_1$ ,  $I_2$ ,  $cd$ ,  $md_1$ — $md_3$ ,  $M_1$ . b definitives Gebiss. Nat. Gr.

ärztlicher Seite (Adloff) gemacht wurden, sind wenig tiefgründig. Der anscheinend bedeutsamste, das Auftreten bestimmter Höcker am letzten Milchmahlzahn bei Gorilla, die am ersten Dauermolaren desselben Tieres fehlen — so dass ein anderer Bautypus bestünde — ist nicht stichhaltig, solange nicht nachgewiesen ist, dass jenes Gorillakind zweifellos derselben Rasse zugehört, wie die untersuchten alten Tiere, denn ich habe bei verschiedenen Plattnasen festgestellt, dass auch hier Rassendifferenzen im Kronenbau der Molaren bei ein und derselben Species bestehen, die bei oberflächlicher Betrachtung zu ähnlichen Trugschlüssen führen könnten.

Ich selbst habe durch die Untersuchung eines grossen Materials von Affenschädeln — die Mehrzahl betrifft Platyrrhinen aus den Sammlungen der Herren Prof. Goeldi und Studer in Bern, denen ich

zu grösstem Dank verpflichtet bin — die Bolkschen Angaben nicht nur bestätigen, sondern auch erweitern können. Besonders wichtig erscheint mir die Tatsache, dass bei Formen (z. B. Brüllaffe, Fig. 2 und 3), wo im Dauergebiss im Oberkiefer  $M_2$  und im Unterkiefer meist  $M_3$  der grösste Zahn ist,  $md_3$  relativ beträchtlich kleiner als  $M_1$  ist und umgekehrt bei Formen (z. B. Cebus, Fig. 4 und 5), wo im Dauergebiss die Mahl Zahnreihe hinten beträchtlich an Grösse reduziert ist,  $md_3$   $M_1$  gegenüber an Grösse kaum zurücksteht. Es besteht also unzweifelhaft ein Zusammenhang zwischen der Grössenentfaltung der hinteren Dauer- und Milchmahlzähne. Die Grösse der Kaufläche eines mahlzahnartig gebauten Zahnes ist aber nichts anderes als der Ausdruck seiner physiologischen Leistungsfähigkeit bei normaler Kautätigkeit. Wir erschliessen daher aus jenen Verhältnissen eine Verschiebung der Stelle maximalster Kauleistung. Sie liegt bei *Mycetes* zweifellos weiter nach hinten als bei *Cebus*. Dass es sich nun tatsächlich um eine solche Verschiebung handelt, beweist noch etwas anderes. Die Umwandlung des Cebidenzustandes in jenen der Katarrhinen betrifft nämlich nicht nur das Persistentwerden des letzten Milchmolaren und die terminale Reduktion in beiden Zahnserien, sondern, wie unser Schema (Fig. 1) zeigt, auch einen anderen Milchmahlzahn. Bei den Platyrrhinen ist der vorletzte Milchmolar im allgemeinen nichts weniger als mahlzahnartig. Im Wurzelverhalten weist er zwar auf dasselbe hin, aber der Kronenbau ist entschieden einfacher und verschieden vom hintersten  $md$  und den  $M$ . Bei den Katarrhinen aber ist derselbe Zahn, jetzt zum hintersten  $md$  geworden, typisch mahlzahnartig gebaut. Wir wollen daraufhin eine Terminologie begründen, welche davon ausgeht, dass die hinter dem Eckzahn stehenden Zähne eine einheitliche Gruppe (postcanine Zähne) darstellen, und wollen jene unter ihnen, welche sich im Kronenbau dem Zweihöckertypus der Praemolaren nähern, als praemolariform und jene, welche den mehrhöckerigen Typus echter Molaren zeigen, als molariforme Postcaninen benennen. Wir können dann sagen, es habe der vorletzte Milchmolar (ursprünglicher  $md_3$ , sekundärer  $md_2$ ) der Westaffen bei der Umwandlung zum letzten Milchzahn der Katarrhinen eine Umwandlung derart durchgemacht, dass er aus einem praemolariformen zu einem molariformen geworden sei, in beiden Fällen aber ein Wechselzahn bleibe, während nach der Bolkschen Hypothese  $md_3$  der ersteren und  $M_1$  der letzteren in beiden Fällen molariform, im ersteren aber einen deciduat (d. h. einen Wechselzahn), im letzteren aber einen permanenten (d. h. einen Dauerzahn) Zahn darstelle. Unter dieser Annahme der Fähigkeit einer Charakteränderung postcaniner Zähne erfahren gewisse Tatsachen, die seit langem bekannt

sind, eine interessante Beleuchtung. Beim Menschen z. B. ist nicht nur  $md_2$ , sondern auch  $md_1$  im Unterkiefer mehr oder weniger molari-form, während dies bei Menschenaffen im Kronenbau viel weniger ausgesprochen ist, und bei Schlankaffen (*Semnopithecus*) gilt, wie auch bei einzelnen Cercopitheciden, dasselbe von dem vordersten Milchmolaren sowohl im Ober- wie im Unterkiefer. Nähmen wir die morphologische Erscheinungsform eines Postcaninus als etwas starres an, dann müssten wir aus den bestehenden Differenzen auf Stammes-  
verschiedenheiten schliessen, die wohl vorhanden sind, aber kaum so tiefgreifende sind, wie dies daraus vermutet werden möchte. Bei genauerem Zusehen finden wir denn auch alle Umwandlungen eines praemolariformen Milchmolaren in einen molariformen, sofern wir verschiedene Genera und Rassen gleicher Arten, bei einzelnen Species selbst nur eine grössere Zahl von Individuen durchmustern. Dies alles legt uns nahe, auch hier wieder an einen Verschiebungsvorgang zu denken, welcher mit der physiologischen Leistungsfähigkeit der Einzelzähne in Zusammenhang stehen möchte.

Wir legen uns daher die Frage vor, ob sich ein Anhaltspunkt für eine solche auf physiologischen Momenten basierende Verschiebung finden lässt? Ein solcher liess sich in der Tat aufdecken in Beziehungen zwischen Gebiss und Schädelbau im allgemeinen, zwischen Postcaninengrösse und dem Jochbogenverhalten bei den Primaten im speziellen. Um diese Dinge klarstellen zu können, müssen wir einen Augenblick unser Augenmerk auf die Kaumuskulatur richten, sie ist es ja, welche den Unterkiefer bewegt und damit die Kauleistung herbeiführt. Beim Menschen — und ebenso bei allen Säugetieren — lassen sich dem physiologischen Verhalten nach 2 Gruppen unterscheiden. Die erste wird durch den Schläfenmuskel (*M temporalis*) dargestellt. Er entspringt aus der grossen Schläfengrube am Hirnschädel und ausserdem von einer ihn bedeckenden Temporalfascie, die uns später beschäftigen wird, und greift nicht weit vor dem Kiefergelenk an einem Muskelfortsatz des Unterkiefers an. Zufolge seines weit nach hinten liegenden Angriffspunktes am Unterkiefer wird er in erster Linie die Geschwindigkeit des Kieferschlusses und der aufwärts gerichteten Unterkieferbewegung überhaupt bedingen. Beim fortgesetzten Sprechen ist z. B. die Ermüdung dieses Muskels leicht zu spüren. Der Muskel findet sich, überall physiologisch offenbar sehr gleichartig, bis herab zu den Fischen. Überall dort, wo die Kieferbewegung bei der Nahrungsaufnahme im wesentlichen eine schnappende ist, ist er ungemein entfaltet. Mit dem eigentlichen Kauen, das bei den Säugetieren besteht, hat er aber wohl wenig zu tun. Das feste Zubeissen — von den seitlichen Kieferbewegungen sehen wir zunächst ganz ab — setzt

vielmehr eine Muskulatur voraus, welche im Sinne eines Kraft- und nicht eines Geschwindigkeitshebels wirkt. Diese besteht tatsächlich und wird aussen durch einen eigentlichen Kaumuskel (*M. masseter*), innen durch einen inneren Flügelmuskel (*M. pterygoideus internus*) repräsentiert. Abspaltungen des letzteren dienen als Vorzieher des ganzen Unterkiefers (*M. pterygoideus externus*). Die Faserrichtung des *Masseter* und *Pterygoideus internus* ist unter den Primaten bei seitlicher Betrachtung nahezu gleich, der Angriffspunkt beider findet sich am Unterkieferwinkel und nach vorne zu davon am unteren Mandibularrand, ersterer dehnt sich dann auf der Aussenfläche, letzterer auf der Innenfläche des Unterkieferknochens aus und beide gewinnen dadurch eine ausgedehnte Anheftung an letzterem, ganz besonders der erstgenannte. Bezüglich des Ursprungs stellen wir fest, dass sich jener des Flügelmuskels in einer Grube der Schädelbasis, jener des *Masseter* am Jochbogen findet. Die Bedeutung beider Muskeln für das feste Zubeissen steht ausser Zweifel, ganz besonders günstig liegen aber die Verhältnisse für den *Masseter*, denn da die obere Zahnreihe über die untere mit den Aussenhöckern der Postcaninen übergreift, wird ein Zug in der Richtung nach auf- und zugleich etwas nach seitwärts, wie ihn der *Masseter* tatsächlich ausübt, besonders fest die Kauzähne aufeinander pressen. Das eigentliche Kauen darf nun aber nicht nur — wie dies bisher aufgefasst wurde — als ein festes Annähern der unteren Zähne an die oberen aufgefasst werden. Vielmehr zeigt eine einfache Überlegung, dass der *Masseter* bei seiner Kontraktion nicht nur den Unterkiefer an den Oberkiefer heranziehen, sondern gleichzeitig Druck und Gegendruck erzeugen muss, so dass die Nahrung zwischen beiden Zahnreihen gewissermassen zermalmt wird. Warum dies? Der Jochbogen, an dem, wie wir sahen der wichtigste Kaumuskel angreift, lässt sich als ein Gewölbe auffassen, das nur vorn und hinten dem Schädel aufruht. Seine Gestalt wechselt in der Säugetierreihe, insofern er bei vielen Formen mit gewaltiger Kauleistung (z. B. Feliden, Caniden, insecti- und carnivore Marsupialier) nicht nur eine starke Wölbung nach der Seite, sondern auch nach oben aufweist. Ganz fehlt die letztere auch bei den rezenten Primaten nicht, aber sie ist hier geringeren Grades. Wenn nun der *Masseter* sich kontrahiert und den Unterkiefer an den oberen Kiefer herangezogen hat, dann muss sich bei weiterer Zusammenziehung notgedrungen ein Zug nach unten an dem Jochbogen-gewölbe geltend machen. Die straffe Muskelkontraktion sucht also die scheidelwärts gerichtete Wölbung des Gewölbes abzuflachen und da er ja gleichzeitig nicht nur nach unten, sondern auch nach innen zieht (Fig. 6), ist er auch bestrebt, den Jochbogen an den Schädel

heranzupressen. Es scheint mir, als ob die letztere Tendenz bei jenen Tieren, die eine sehr starke sehnige *Fascia temporalis* besitzen — und zu diesen gehören gerade die Primaten — durch den Widerstand, welchen diese Sehnenplatte dem Zug nach unten leistet, gewissermassen verstärkt werde.<sup>1)</sup> Auf alle Fälle wird ein Druck ent-

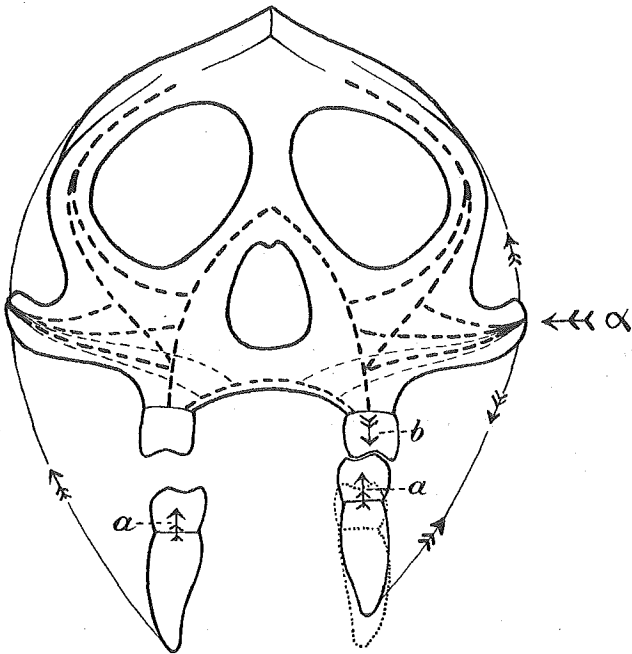


Fig. 6. Schema der Entstehung des sog. Jochbogendruckes bei der Zusammenziehung des *M. masseter*.

stehen, der sich in der Richtung des Pfeiles  $\alpha$  in Fig. 6 auf das Jochbogengewölbe geltend macht.<sup>2)</sup> Jeder Druck, der sich auf die Culmination eines Gewölbes geltend macht, überträgt sich aber notgedrungen auf seine Widerlager. Hinten ist dieses in der Schädelkapsel und einem Knochenwulst gegeben (*Tuberculum articulare*),

<sup>1)</sup> Die *Fascia temporalis* überdeckt bekanntlich den *M. temporalis* und wird bei Kontraktion dieses Muskels — da sich ja seine Dickenentfaltung alsdann vergrößert —, wie dies beim Kieferschliessen und beim festen Zubeissen der Fall ist, in gespannteren Zustand geraten, als bei der Ruhe. Deshalb kann sie auch einzelnen Temporalisfasern Ursprungsfläche darbieten und anderseits vielleicht der Jochbogendelevation nach unten (bei *Masseter*contraction) Widerstand leisten, umgekehrt aber die Anziehung des Jochbogengewölbes an das Cranium fördern.

<sup>2)</sup> Es wäre vielleicht besser gewesen, jenen Pfeil nicht ganz horizontal, sondern etwas schräg nach unten gerichtet, einzuzichnen.

der bei der Masseterkontraktion seinen Gegendruck in sich anstemmenden Gelenkkopf des Unterkiefers findet. So wird sich der Druck in stärkerem Grade auf das vordere Widerlager übertragen müssen, und ferner dadurch verstärkt werden, dass ein Grossteil der Masseterfasern gerade am vorderen Teil des Jochbogengewölbes angreift.

Diese vordere Jochbogeneinstrahlung erfolgt nun derart, dass sich der Jochbogen an die äussere Schädelwand einpflanzt, die selber als eine Gewölbekonstruktion aufgefasst werden muss, denn wenn wir einen Frontalschnitt durch diese Kieferpartie anlegen, erkennen wir, dass sich hier unter der äusseren Schädelwand und über den Oberkieferzähnen ein grosser Hohlraum, eine Nebenhöhle der Nase (Sinus maxillaris = Kieferhöhle) findet, deren Begrenzung medialwärts durch die zarte Wand der Nasenhöhle und nach unten durch den festen knöchernen Gaumen gebildet wird. Zweifellos enthält die äussere Oberkieferwand und ebenso der Gaumen ein mechanisch bedeutsames System von feinsten Knochenbälkchen, wir wollen es als ein maxillonasales, resp. palatinales Strebepfeilersystem bezeichnen. Dass sich nun zum mindesten ein Teil des Jochbogendruckes auf diese beiden Strebepfeilersysteme überträgt, scheint mir ausser Zweifel. An Schnitten durch die Kieferhöhle lassen sich ganz deutlich am Boden leistenartige von lateral nach medial laufende Knochenleistchen erkennen, die gegen den Gaumen zu ausstrahlen. In diesem Boden aber finden sich die Wurzeln der oberen Kauzähne eingepflanzt. Die Decke über den Wurzelspitzen ist sehr dünn, bisweilen selbst durchbrochen, hier kann also ein mechanisches Moment nicht geltend machen; aber gegen den Hals der Zähne hin, wo das Gaumengewölbe und die äussere Kieferwand sich nähern, verstärkt sich der Knochen. Hier sind die Zähne fixiert, indem vom Hals aus eine Unzahl feinsten Sehnenfädchen zu den Knochenringen verlaufen, welche den Zahnhalss umfassen. (Für die Unterkieferzähne gilt ganz analoges.) In diese Knochenringe aber strahlen die Strebepfeilersysteme aus. Wenn nun der Jochbogendruck sich auf das maxillonasale und das palatinale Gewölbe geltend macht, muss auch hier wieder eine Übertragung auf die Widerlager erfolgen und da sich jene, welche in der Medianebene aneinanderstossen, gewissermassen gegenseitig die Stange halten, muss der Druck speziell auf die Knochenringe der Zahnalveolen sich geltend machen, mit andern Worten, es muss auf die Oberkieferzähne ein Druck im Sinne des Pfeiles b (Fig. 6) entstehen, welcher jenen des Pfeiles a der andrängenden Unterkieferzähne entgegengesetzt gerichtet ist. So entsteht durch die Masseterwirkung Druck und Gegendruck gleichzeitig

in beiden Postcaninenreihen, die Nahrung aber wird zwischen denselben zermalmt. Das feste Kauen ist also etwas ganz anderes als das einfache Heranziehen des Unterkiefers, ist nicht ein Schnappen, sondern ein Zermalmen und wird nicht durch den Temporalis, sondern im wesentlichen durch den Masseter gewährleistet.

Den Zahnärzten ist das Herabtreten resp. Aufrücken speziell von postcaninen Zähnen unter dem terminus technicus des „Längerwerdens der Zähne“ bei fehlenden Antagonisten seit langem bekannt. Histologisch (Loos) handelt es sich hauptsächlich um einen Umbau der Knochenwandung an der Alveole, ein Vorgang, der uns im Lichte unserer Überlegungen ohne Schwierigkeit verständlich ist, weil ja, so lange überhaupt noch ein eigentliches Kauen möglich ist, der durch die Masseterwirkung gesetzte Druck sich auch dann noch geltend machen muss, wenn die gegenständigen Zähne desselben verloren gegangen sind. Dass sich die Alveolarwand den neuen Verhältnissen entsprechend umbaut, stimmt mit all dem überein, was wir von den strukturellen Änderungen der Knochensubstanz unter abnormen Verhältnissen überhaupt wissen.

Das experimentum crucis für unsere Auffassung der Bedeutung des Jochbogens für den Kaumechanismus gibt aber wiederum die vergleichende Anatomie ab, wenn sie uns lehrt, dass überall, wo der Kaumechanismus vorwiegend in einer zermalmenden Verkleinerung der Nahrung durch den von oben und unten gesetzten Druck der Zahnreihen stattfindet, d. h. bei vorwiegend orthaler Kieferbewegung — bei Säugetieren, welche ihren Unterkiefer ganz oder vorwiegend vor- und zurückschieben (Nagetiere mit propalinaler Kieferbewegung), oder wie die Huftiere hauptsächlich kreiselnde, reibende Kieferbewegungen mit starker seitlich gerichteter Kieferexkursion (ektale und entale Kieferbewegung) ausführen, liegen die Verhältnisse anders — die grössten Oberkieferzähne dort sitzen, wo sich der vordere Jochbogendruck am stärksten geltend macht. Das gilt ausnahmslos für jene Primaten, wo die orthale Kieferbewegung relativ stark ausgesprochen ist (ganz rein dürfte sie in der Primatenreihe überhaupt nirgends sein) und seitliche Exkursionen in nur relativ geringem Grade vorkommen. Hieher gehören alle jene Formen, bei denen die Höcker der postcaninen Zähne relativ hoch und spitz gestaltet und auch noch bei einem Teil jener anderen, deren Zahnhöcker stumpfer geworden sind. Auch hier aber (Mensch, Schimpanse) ist die Tatsache des Zusammenfallens der extremen Mahlzahngrösse mit der vorderen Jochbogeneinpflanzung noch wohl erkennbar, wenn auch nicht mehr so deutlich ausgesprochen, wie bei der erstgenannten Gruppe. Schliesslich zeigen

die Schlankaffen (*Semnopithecinae*) diese Beziehungen fast gar nicht mehr. Von ihnen aber wissen wir, dass das Auftreten typischer Querjoche an den postcaninen Zähnen zusammenfällt mit dem Erwerb einer rein herbivoren Ernährungsweise, für welche der ganze Magenbau, der unzweifelhaft an den Wiederkäuermagen erinnert, einen untrüglichen Beweis abgibt. Ein anderer Kaumechanismus,

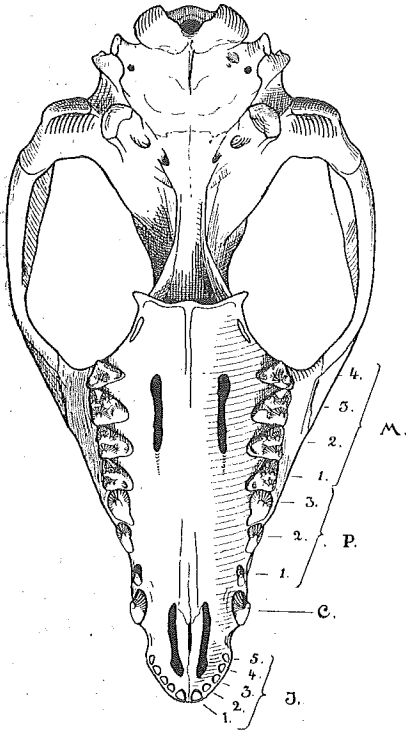


Fig. 7.

Schädel der Beutelratte (*Didelphis virginiana*) bei Ansicht auf die Basis.

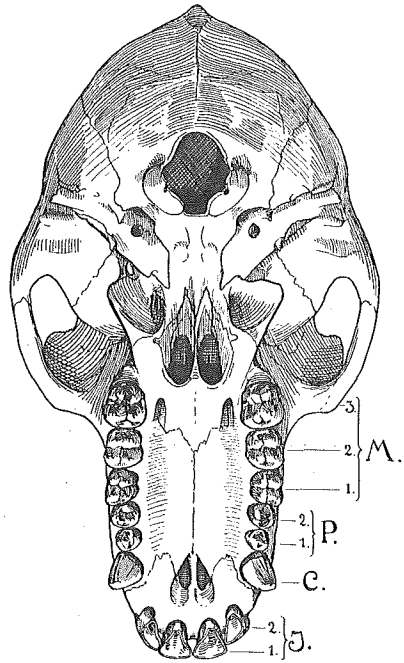


Fig. 8.

Schädel eines Pavian (*Papio babuin*) bei Ansicht auf die Basis.

bei dem weniger ein festes Zubeissen, als ein Zerreiben der Nahrung zustandekommt, hat hier sekundär jene ursprünglichen Beziehungen verwischt.

Es ist aber ferner wohl ohne weiteres klar, dass auch die Art und Weise, wie sich der Jochbogen in die Schädelwand einpflanzt, von grossem Einfluss sein muss speziell in bezug auf die Länge jener Strecke, welche den Jochbogendruck auf die oberen Zähne erfährt und hier bestehen tatsächlich weitgehende Differenzen. Nehmen wir z. B. einen Pavianschädel und daneben den eines primitiven Beutel-



tieres, dann zeigt ein Blick auf die Schädelbasis beider Formen grundlegende Verschiedenheiten in bezug auf die Jochbogeneinstrahlung. Beim Pavian kommt sie mit scharfer, winkliger Knickung des Gewölbes (Fig. 8), bei der Beutelratte (*Didelphis*, Fig. 7) in ganz allmählichem, sanftem Einstrahlen zustande. Bei letzterer Form wird allem Anschein nach der Jochbogendruck viel gleichmässiger auf die lange Strecke der Mahl Zahnreihe übertragen und dementsprechend sind die Grössendifferenzen zwischen den einzelnen Molaren nicht sehr weitgehende, beim Pavian macht sich der Jochbogendruck natürlich dort am stärksten geltend, wo der Jochbogen scharf gegen den hintersten Zahn abbiegt, der in der Tat auffallend gross gestaltet ist. Bei seitlicher Betrachtung des Schädels zeigt sich freilich auch hier, dass der Jochbogen nicht nur gegen  $M_3$  einstrahlt, sondern, freilich in geringerem Grade, auf  $M_2$  und auch noch  $M_1$  seinen Druck fortsetzen muss. Die entschiedene Grössenabnahme der Kaufläche von  $M_3$  bis  $M_1$  entspricht diesen Verhältnissen. Bei anderen Affen z. B. *Macacus* und *Cebus* besteht ebenso wie beim Pavian eine ziemlich stark seitliche Einstrahlungsweise des Jochbogens, aber hier findet sich der Einstrahlungspunkt weiter nach vorne zu, bei *Macacus* etwa in der Höhe von  $M_2$ , bei *Cebus* sogar von  $M_1$ . So treffen wir bei *Macacus*  $M_2$  als den grössten Zahn, und eine Grössenabnahme nach vorn und hinten und bei *Cebus*  $M_1$  als Zahn von maximaler Entfaltung und  $M_2$ , wie namentlich  $M_3$  stark an Grösse reduziert (Fig. 15).

Wir müssen jetzt aber auch der Formverschiedenheiten des Schädels in verschiedenen Altersperioden gedenken. Der jugendliche Schädel ist bei allen Primaten rundlicher als der ausgewachsene, die Kiefer sind relativ kurz und niedrig, die Schnauzengegend, welche z. B. beim alten Pavian so exzessive Entfaltung genommen hat, tritt überall noch wenig in Erscheinung. Beim Kinderschädel findet sich stets die vordere Einpflanzungsstelle des Jochbogens wesentlich weiter nach vorn als später. Im Zustand des reinen Milchgebisses steht sie beim Menschen über  $md_2$ , rückt nachher mit dem Auftreten von  $M_1$  über diesen Zahn. Hier bleibt sie meist stehen und zwar sehr häufig über der vorderen Aussenwurzel oder noch öfters der Mitte des Zahnes. In anderen Fällen (namentlich primitive Rassen, aber auch gelegentlich bei Europäern) kann die Verschiebung nach hinten noch etwas weiter gehen. Der ganze Vorgang ist also gewissermassen allgemein aufzufassen als eine nach vorn gerichtete Verschiebung der sich nach hinten verlängernden Zahnreihe dem übrigen Schädel gegenüber. Immer stehen dabei nur molariforme Zähne unter dem direkten Jochbogendruck und immer findet sich der

grösste Zahn direkt an der Stelle, wo der ausgeprägteste Jochbogendruck sich geltend macht. Beim Pavian geht dieser Verschiebungsvorgang viel weiter. Steht doch der Jochbogen hier ursprünglich über dem ersten Milchmolaren, dann rückt er über den zweiten, später über  $M_1$ ,  $M_2$  und bleibt erst über  $M_3$  stehen (Fig. 7). Eine ganz allmähliche Grössenzunahme von  $md_1$  bis  $M_3$  zeigt, dass mit der Verschiebung jeweilen eine funktionelle Steigerung sich einstellte, die sich am Schädel auch im Verhalten der Muskelmarken

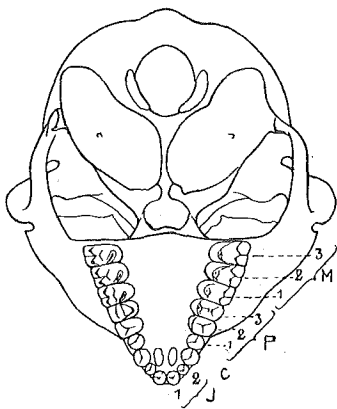


Fig. 9. Schädel von *Tarsius spectrum*, Basalansicht (nach Hubrecht 1897).

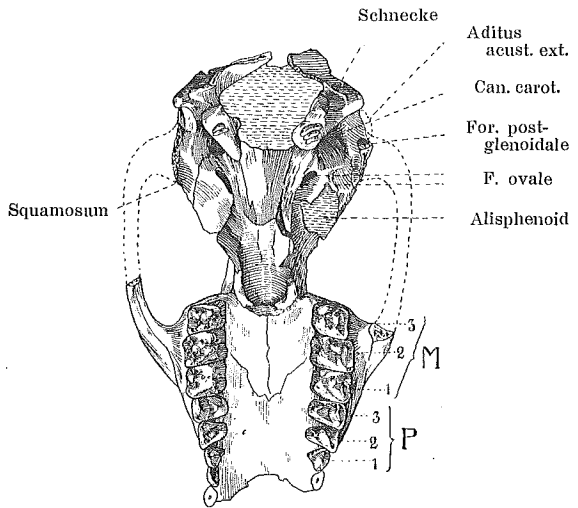


Fig. 10. Schädel von *Hyoposodus paulus*, Eocän (Wasatch) von Nordamerika, nat. Grösse (nach Osborn 1902).

ohne Schwierigkeit feststellen lässt. Hier wandert also der Jochbogen um volle 4 Zahnbreiten, beim Menschen dagegen in der Regel nur um eine oder anderthalb. Ich habe aber auch Fälle gesehen, wo aus der auffallend molariformen Gestalt von  $md_1$  im Oberkiefer des Menschen der Schluss zu ziehen sein dürfte, dass hier die Jochbogen-einstrahlung ursprünglich weiter nach vorn als gewöhnlich gelegen habe. An solche Zustände werden sich vermutlich jene Bilder an Ausgewachsenen anreihen, wo die vordere Einpflanzung auffallend weit vorn sitzt. Es wird in der Folge darauf zu achten sein, ob nicht gerade dieser Zustand in jenen Fällen sich findet, wo  $md_2$  beim Menschen persistent ward, oder die Weisheitszähne fehlen. Dass die Kieferverkürzung beim Kulturmenschen aller Voraussicht nach noch nicht abgeschlossen ist, nehmen Bolk und Wallace wohl mit Recht

an. Was hier für Mensch und Pavian dargelegt, gilt auch für die anderen Primaten, überall besteht ein solcher ontogenetischer Verschiebungsvorgang, aber er ist von recht verschiedenem Grade bei den verschiedenen Formen.

Was liegt nun näher, als diesen ontogenetischen Verschiebungsvorgang, den wir genau verfolgen können, in Zusammenhang zu bringen mit jenem anderen, stammesgeschichtlichen, den wir oben erschlossen, als wir das Katarrhinengebiss aus dem der Platyrrhinen

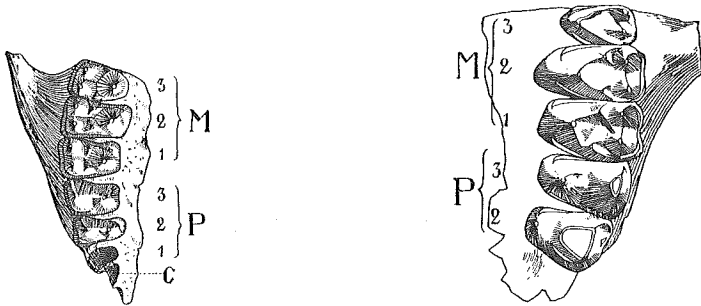


Fig. 11. Oberkieferfragment von *Waskia insignis*, Eocän (Bridger) von Nordamerika,  $2\frac{1}{2}$  fach nat. Grösse (nach Wortman 1904).

Fig. 12. Oberkieferfragment von *Anaptomorphus homunculus*, Eocän (Wasatch) von Nordamerika, vergrössert (nach Osborn 1902).

abzuleiten suchten. Hier wie dort erschlossen wir aus der grösseren Kaufläche einzelner Postcaninen, anderen gegenüber, eine Verlagerung des wirksamsten Druckpunktes. In der Tat spricht alles dafür, dass jene phylogenetischen Wandlungen der Kieferverkürzung mit denselben ursächlichen Momenten (Änderung der Relation zwischen Gehirn und Gesichtsschädel) und denselben Verschiebungsprozessen zusammenhängen, die noch bei allen lebenden Primaten ontogenetisch festzustellen sind. Wir wollen uns kurz den mutmasslichen Weg dieser Wandlungen, seinen Ausgangspunkt und seine Bahn ansehen.

Dass das Einstrahlen des Jochbogens in den Oberkiefer auch bei den Primaten ursprünglich jenen Typus der sanften Einstrahlung vorwiegend von hinten her gehabt haben muss, steht ausser Zweifel, kennen wir doch denselben in reinem Charakter sowohl von niedrigstehenden, lebenden Primaten, wie *Tarsius* (Fig. 9), als auch in reicher Fülle von den eocänen Primaten Nordamerikas (Fig. 10—12). Immer ist die Jochbogeneinstrahlung hier ein geringes medianwärts eingebogen, nie winklig geknickt. Die oberen Molaren differieren darum relativ wenig an Grösse, sind aber nie genau gleich stark gebaut. Bei *Tar-*

sus ist  $M_3$  der grösste Zahn<sup>1)</sup>, die Jochbogeneinstrahlung am flachsten, am meisten von hinten her erfolgend. Bei Washakius (Fig. 11) ist schon  $M_2$  der grösste,  $M_3$  der kleinste Molar und die Jochbogeneinstrahlung erfolgt hier mit stärkerer Druckkonzentration auf  $M_2$  als bei Hyopsodus (Fig. 10), wo die Jochbogeneinbiegung vielleicht noch ein geringes mehr von der Seite her statthat. Auch hier ist  $M_2$

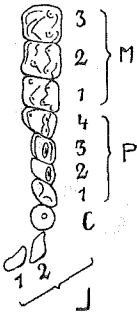


Fig. 13. Oberkieferzahnreihe von *Adapis parisiensis* var. min., Obereocän Frankreich, (nach Zittel-Schlösser 1911).

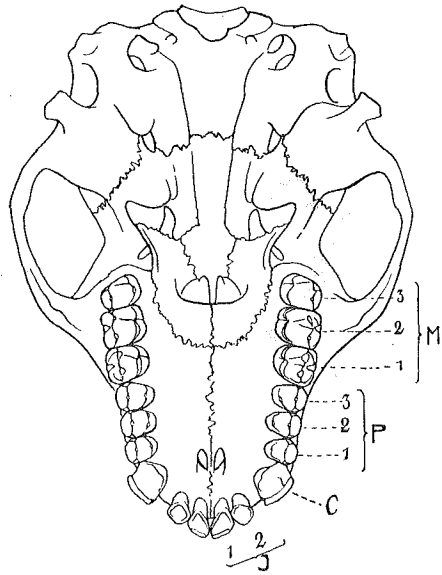


Fig. 14. Schädel von einem südamerikanischen Brüllaffen (*Mycetes belzebul*), Basalansicht.

der stärkste Molar und  $M_3$  der schwächste, dagegen sind die Differenzen zwischen  $M_1$  und  $M_2$  etwas weniger ausgesprochen. Noch stärker ist  $M_3$  bei *Anaptomorphus* (Fig. 12) und *Omomys* reduziert. Aus zahlreichen Oberkieferfragmenten der verschiedensten fossilen Primatengenera lässt sich auf Grund dieser Beziehungen umgekehrt aus dem Mahl Zahnverhalten ein bestimmter Rückschluss auf die dort bestandene Lage und Einstrahlungsweise des Jochbogens ziehen (z. B. *Adapis*<sup>2)</sup>, Fig. 13), eine Feststellung, die aus später zu Schilderndem auch

<sup>1)</sup> Ich habe auch Schädel von *Tarsius* gesehen, wo  $M_3$  um etwas kleiner war als  $M_2$  und die Jochbogeneinplanzung etwas weiter nach vorne erfolgte. Einen solchen Zustand bildet Wortmann ab. Also bestehen schon bei dieser primitiven Form individuelle Schwankungen.

<sup>2)</sup> In der Tat bestätigen Schädelfragmente dieser Form, die aus dem Verhalten der oberen Molarenreihe zu erschliessende flache Einstrahlung des Jochbogens auf das hintere Ende der Zahnreihe zu.

Rückschlüsse aus zahntragenden Unterkieferfragmenten auf das Verhalten des Gesichtsschädels erlaubt. An unseren Befund von *Hyopsodus* reiht sich ungezwungen der lebende Brüllaffe (Fig. 14) an. Auch hier ist  $M_2$  der stärkst belastete und gebaute Zahn des Oberkiefers. Auch bei jener kleinen Platyrrhinenform, die manch primitive Merkmale bewahrt hat, *Callithrix*, ist die Jochbogeneinstrahlung eine sanfte, durch allmähliche, flache Einstrahlung zustande kommende, doch sitzt der eigentliche Druckpunkt etwas weiter nach vorn zu und ist hier  $M_1$  der stärkst belastete Zahn. Annähernd ebenso verhalten sich *Pithecia* und *Lagothrix*. Unter den primitiven Halbaffen herrscht ebenfalls in weitester Verbreitung die flache Jochbogeneinstrahlung in den Oberkiefer. Bei *Nycticebus* sind  $M_1$  und  $M_2$  am stärksten dem Jochbogendruck ausgesetzt und dementsprechend am stärksten entfaltet. Dass also die flache Einstrahlung des Jochbogens und die damit zusammenhängende Differenz in der Grössenentfaltung der eigentlichen Molaren, die aber nie so ausgesprochen ist, wie bei winkliger Jochbogeneinpflanzung, einen primitiven Typus darstellt, kann gar kein Zweifel bestehen. Alle diese Formen haben eine mehr oder weniger ausgesprochene Längsentfaltung ihrer Kiefer, sie besitzen die primitive Schnauzenform an ihrem Schädel.

Eine zweite Gruppe stellen nun jene Formen dar, wo der Jochbogen vorn etwas mehr von der Seite her und gewölbter sich einpflanzt, ohne dass aber, wie bei den Katarrhinen, eine ausgesprochen winklige Knickung desselben sich fände. Die letztere ist wohl öfters leicht angedeutet, aber nirgends rein ausgesprochen. Der Typus charakterisiert die Lemuren unter den Halbaffen und einen Teil der Platyrrhinen, speziell jene rezenten Formen, die wir nach verschiedenen anderen Baumerkmalen am Schädel und Rumpfskelett als fortgeschrittenere zu bewerten gewöhnt sind (*Cebus* [Fig. 15], *Ateles*, *Chrysothrix*, daneben auch *Hapale*). Bei *Nyctipithecus* ist er wohl sekundär in Zusammenhang mit der Vergrößerung der Augenhöhlen entstanden. Die maximale Belastung eines Zahnes lässt denselben hier seinen Nachbarn gegenüber viel stärker entfaltet erkennen, als

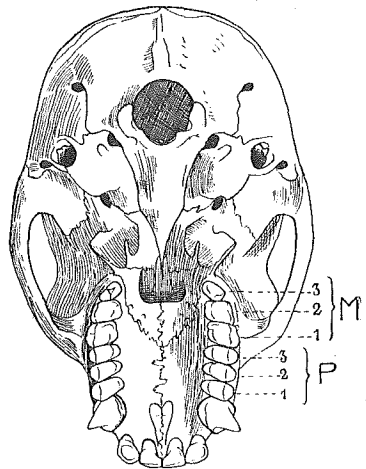


Fig. 15. Schädel von einem süd-amerikanischen Rollschwanzaffen (*Cebus macrocephalus*), Basalansicht.

bei der ersten Gruppe, wo sich der Jochbogendruck in höherem Grade auf eine grössere Strecke verteilte. Es herrschen also hier ausgesprochenere Differenzen in der Grösse der einzelnen Molaren. Bei Cebus (Fig. 15), Chrysothrix und Hapale ist der vorderste M der stärkst belastete Zahn, wir können uns daher den Zustand dadurch zustande gekommen denken, dass hier im Laufe der Phylogenie die vordere Jochbogeneinpflanzung nach vorn rückte<sup>1)</sup>, dann gewissermassen bei weiterer Tendenz zum Vorschieben eine Hemmung erfuhr und dass sich infolgedessen der Jochbogen unter stärkerer Einbiegung in den Kiefer einpflanzen musste. Alle diese genannten Formen besitzen aber nicht nur eine auffallende Reduktion ihrer hintersten Molaren, sondern auch auffallend grosse letzte Milchmolaren und ferner erstreckt sich bei ihnen, was gewiss kein zufälliges Zusammentreffen ist, der Gehirnschädel weiter nach vorn als bei der erstcharakterisierten Gruppe. Der Zusammenhang zwischen einer nach vorn gerichteten Entfaltung des Gehirnes und einer Verkürzung der Kiefer ist gerade hier evident.

Eine dritte Gruppe stellen die Katarrhinen dar. Bei ihnen allen biegt sich der Jochbogen vorn plötzlich nach innen zu ein, eine deutliche Knickung darbietend, aber die Lage zur oberen Zahnreihe wechselt stark, bisweilen (Mensch) ist hier  $M_1$  der am meisten belastete Zahn, meist aber  $M_2$  und beim Pavian (Fig. 7) sogar  $M_3$ . Diese Verschiedenheiten lassen sich unter Berücksichtigung der Ontogenese nur so erklären, dass alle lebenden Katarrhinen aus kurzschnauzigeren Formen hervorgingen, und dass die winklige Knickung des Jochbogens am Vorderende ein altes Erbeil ist, das an jenen Zustand erinnert, wo der Jochbogen bei starker vorwärts gerichteter Entfaltung des Hirnschädels und gleichzeitiger Rückschiebung der Zahnreihe eine Stockung erfuhr, die noch weiter ging als jene bei der oben charakterisierten zweiten Gruppe. Diese Auffassung wird gestützt durch die Tatsache, dass ja auch in der Ontogenie der Katarrhinen die vordere Jochbogeneinpflanzung sich zunächst auffallend weit vorn findet, weshalb stets  $md_2$  und oft  $md_1$  molariform gebaut sind, was bei den Plattnasen nicht der Fall ist. Unter den fossilen Formen weist Anaptomorphus (Fig. 12) auf ein solches Vorücken der vorderen Jochbogeneinpflanzung mit Reduktion der Zahnreihe am hinteren Ende hin. Es ist nun wohl kein zu weit gehender Schluss, wenn wir annehmen, dass aus eben diesem Faktor vor Zeiten jener Zahn, der bei den heutigen Plattnasen durch  $md_3$  (ursprünglich

<sup>1)</sup> In bezug auf die Ontogenie bedeutet dies natürlich zunächst nur eine geringere Rückwärtsverlagerung.

md<sub>4</sub>) repräsentiert wird, zu einem Dauerzahn umgewandelt wurde und nun in M<sub>1</sub> der Ostaffen persistiert. Die Kieferverlängerung aber, welche heute die Anthropomorphen und vor allem die Paviane zeigen, wäre dann — und dafür sprechen noch manch andere Gründe — ein sekundär erworbenes Verhalten. Es darf wohl auch daran erinnert werden, dass gerade bei den Katarrhinen die Schärfe der Molarenhöcker abnimmt und dafür vielfach sich im Auftreten von stark entwickelten Nebenhöckern und der Ausbildung von Schmelzfältchen ein Zustand ausbildet, der nur als Anpassung an eine stärker phyti-vore Ernährungsweise und einen vielseitigeren Bewegungsmodus im Kiefergelenk verständlich wird. Damit kommt ein neuer Faktor für die Gebissentfaltung in Frage, der vielleicht sogar den Grund für die sekundäre Kieferverlängerung abgegeben hat.

Wir stellen uns also vor, dass der Jochbogen der Primaten sich ursprünglich in sanfter Einstrahlung in den Kieferteil einsenkte und ursprünglich die hintersten Mahlzähne am stärksten belastet waren (Tarsius [Fig. 9], und beinahe ebenso auch Adapis [Fig. 13]), dass dann eine Verschiebung erfolgte, durch die der Jochbogen etwas weiter nach vorn zu und schräger von der Seite seinen Druck auf die Oberkiefermolaren geltend machte. Dieser Zustand, den viele eocäne Primaten aufweisen, findet sich heute noch bei primitiven Prosimiern und Platyrrhinen. Von ihnen aus führen zwei Wege seitwärts. Der eine charakterisiert sich durch eine allmählich weiter gediehene Verschiebung des Jochbogens (im Zusammenhang mit der frontalen Entfaltung des Gehirnschädels) entlang der Zahnreihe, so dass schliesslich M<sub>1</sub> der grösste Zahn wurde (rezente fortgeschrittenere Westaffen). Würde er sich noch weiter fortsetzen, was als Zukunfts-verhalten wohl denkbar ist, dann wird sich vermutlich md<sub>3</sub> auch bei diesen Affen zu einem Dauerzahn wandeln. Der zweite Weg muss rascher, energischer durchlaufen worden sein. Die starke Grössenzunahme des Stirnhirnes, die in der Tat die Katarrhinen den Plattnasen gegenüber auszeichnet, liess hier vor Zeiten die Jochbogeneinpflanzung sich noch weiter nach vorn zu verlagern, damit wurde der primitive md<sub>4</sub> zu einem wichtigen Faktor für die Kauleistung und erwarb deshalb den Charakter eines Dauerzahnes. Die Jochbogeneinstrahlung erfuhr gleichzeitig bei weitergehender Tendenz zur Vorschiebung eine Hemmung, wohl durch die von jeher bestehenden Relationen zwischen Orbita und Jochbogen, und so kam es zu einer winkligen Knickung derselben. Von diesem primitiven Katarrhinen-zustand führen divergente Strassen zu den so wechselnden Befunden bei den heutigen Katarrhinen, die aber alle jene Jochbogenknickung und den Besitz von nur zwei Praemolaren aufweisen. Dass ihr M<sub>1</sub>

sich mit der sekundären Kieferstreckung nicht wieder in einen Milchzahn wandelte, hängt wohl damit zusammen, dass eben der Ersatzzahn desselben (der  $P_3$  der Platyrrhinen oder  $P_4$  der Urprimaten) inzwischen verloren gegangen war und stimmt völlig mit zahlreichen

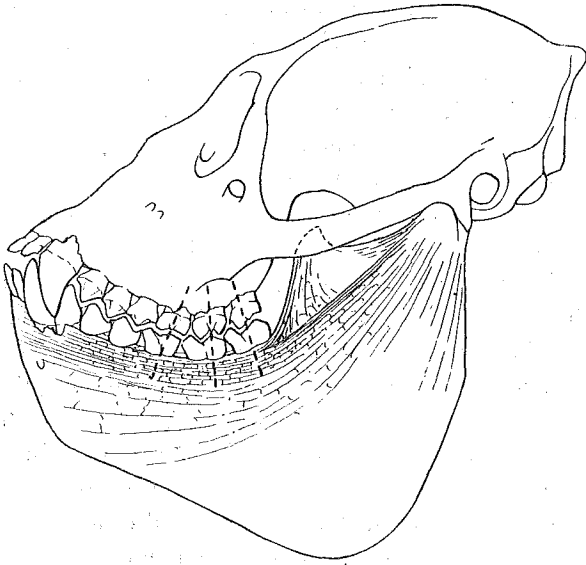


Fig. 16. Mycetes- (Brüllaffen-) Schädel von der Seite mit starkem Ansteigen der Zahnreihen an ihren Hinterenden. Durch gestrichelte Linien ist die hypothetische Verlaufsrichtung der maxillo-nasalen Strebepfeiler und damit die Druckrichtung im Mahlzahnbereich eingetragen. Am Unterkiefer ist nach einer Röntgenaufnahme auch das wichtige Trajectorium dentale mit seinen queren Versteifungen eingezeichnet. Der zahntragende Teil der Mandibel charakterisiert sich dadurch als ein Gitterwerk, welches zweckmässig geeignet ist, dem Jochbogendruck Widerstand zu leisten. Ganz gleich verhält sich nach den Figuren und der Beschreibung Walkoffs das Trajectorium dentale auch bei den Anthropomorphen und dem Menschen.

anderen Erfahrungen, wonach in der Phylogenie eingetretene Verluste nachträglich nicht mehr rückgängig zu machen sind.<sup>1)</sup>

Es wurde bisher nur der oberen Zahnreihe gedacht, weil an ihr die Faktoren am klarsten sich darbieten, welche für die Gebissdifferenzierung im Laufe der Phylogenie massgebend waren. Immerhin müssen wir nun auch der Unterkieferpostcanini gedenken. Da sei ganz allgemein gesagt, dass ihre Differenzierung sich durchaus

<sup>1)</sup> Das in Varietäten gelegentlich festzustellende Auftreten eines dritten P bei Katarhinen schliesst die obige Auffassung nicht aus, da in der normalen Ontogenie jener dritte P unseres Wissens nicht mehr regelmässig angelegt wird.



parallel abgespielt haben muss. Unsere mechanische Erklärung setzt ja fortwährend Druck und Gegendruck voraus. Da bekanntlich jeder Oberkiefermolar mit zwei unteren artikuliert, z. B.  $M_1$  des Oberkiefers mit  $M_1$  und  $M_2$  im Unterkiefer, der untere  $M_2$  ausserdem aber mit dem oberen  $M_2$  artikuliert, ergibt sich ohne weiteres, dass hier jene Grössendifferenz zwischen den einzelnen Zähnen nicht ganz so stark ausgesprochen sein kann, wie im Oberkiefer. Es kommt aber noch etwas weiteres hinzu. Bei allen Säugetieren, die sich vom Urtypus des rein trituberkulären Mahlzahnbaues entfernt haben, sind die unteren Molaren viel mehr in die Länge entfaltet als die oberen. Das gilt auch von den Primaten. Der Grund ist ersichtlich, wenn wir davon ausgehen, dass die Jochbogenwirkung auf die Mahlzähne nur durch Übertragung des Druckes der Jochbogentrajektorien, die im wesentlichen dem Jochbogen selber parallel verlaufen (Röntgenbilder), auf die Strebepfeiler des maxillo-nasalen und palatinalen Systemes fortpflanzen kann. Offenbar spielt gerade das maxillo-nasale System die Hauptrolle, was schon daraus zu schliessen ist, dass die oberen Molaren stets in ihren Aussenhöckern, die speziell unter der Druckwirkung desselben stehen, überall stärker entwickelt sind, als der innere Teil der Molarenkrone. Nichts zwingt uns zur Annahme, dass diese maxillo-nasalen Trajektorien parallel verlaufen, vielmehr bestärkt die einfache Schädelbetrachtung die Annahme — die übrigens auch durch Röntgenbilder in gewissem Sinne bestätigt wird — dass sie mehr oder weniger divergent gegen die Einzelmolaren ausstrahlen. Etwa so wie die punktierten Linien in Figur 16. Dann wird es aber auch verständlich, dass die Länge der Druckzone an den unteren Zähnen grösser sein muss, als an den oberen und noch etwas anderes, nämlich das bekannte Ansteigen der Zahnreihen an ihren Hinterenden findet seine Erklärung. Je stärker nämlich jene Trajektorien divergieren, oder mit anderen Worten auf eine um so kürzere Strecke sich die Jochbogeneinpflanzung in den Oberkiefer konzentriert, um so ausgesprochener wird bei einer rein orthalen Kieferbewegung die Druckausstrahlung sein müssen. Würden die Zähne nicht in den Drucklinien orientiert sein, sondern senkrecht nebeneinander stehen, dann könnte sich aber die volle Druckwirkung gar nicht geltend machen. Eine solche Anordnung einzelner Molaren entgegen dieser Regel kommt tatsächlich vor (z. B. Pavian), sie weist aber unzweifelhaft darauf hin, dass hier die orthale Kieferbewegung keine reine mehr sein kann, sie charakterisiert sich als eine Anpassung an eine andere, in Zusammenhang mit vorwiegend phytivorer Ernährung stehende. Da aber, am ausgesprochensten bei den rezenten Huftieren, spielt der Jochbogendruck keine so wichtige Rolle mehr, der Kiefermechanismus

ist ein gänzlich anderer geworden und die Nahrung wird nicht mehr unter grossem Druck zerquetscht und zermalmt, sondern unter reibenden Bewegungen verkleinert. Das Zerreiben setzt aber weit geringeren Druck, dafür umso stärkere Befestigung der Reibzähne voraus. Das macht sich geltend durch engeres Aneinanderschliessen der Einzelzähne, die aneinander gewissermassen Halt und Stütze finden und durch massiveren Bau des Gaumens und Nasengewölbes. Auch das Wurzelverhalten wird ein anderes. Hier aber spielt der Einzelzahn nicht mehr dieselbe individualisierte Rolle wie dort, die Zähne werden denn auch gleichartiger und die Grössendifferenzen unter ihnen treten stärker in den Hintergrund. Wie ich schon oben andeutete, spielt wahrscheinlich derselbe Faktor auch bei der Differenzierung des Katarrhinengebisses eine, wohl nicht so bedeutsame, aber doch nicht zu unterschätzende Rolle. Für die Schlankaffen scheint mir dies ausser Frage, bei den Anthropomorphen und verschiedenen Menschenrassen (Krapinafunde, Australien) ist mir dies recht wahrscheinlich; vielleicht gilt schon für einzelne Plattnasen wie *Cebus* und *Ateles* mit auffallend stumpfen Molarenhöckern, und für *Pithecia* mit seinen Schmelzfältdchen an den M etwas ähnliches in geringerem Grade. Klaatsch hat einmal auf die Beziehungen zwischen den Wurzeln von  $M_1$  und dem Jochbogen hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht, dass bei den Australiern und Afrikanegern, wie beim Orang und Gorilla die hintere Aussenwurzel dieses Zahnes stets im sog. „Jugalwulst“ des Oberkiefers liege, dass aber bei Europäern diese Beziehung meist verloren gegangen sei und viel häufiger die vordere Wurzel diese Stelle einnehme. Er schliesst daran die fast orakelhafte Bemerkung, „die besondere Stellung, die der erste Molar überhaupt einnimmt, lässt vermuten, dass eine sehr wichtige mit der Umformung des Gebisses und des Gesichtsskelettes bei der gemeinsamen Urform von Menschenrassen und -affen in Konnex stehende Sache vorliegt“. Nach dem, was ich von Rassenschädeln untersucht habe, kann ich nur sagen, 1. dass die Jochbogeneinpflanzungsstelle bei allen Rassen individuell etwas variiert, aber bei primitiven Rassen dieselbe im allgemeinen etwas weiter nach hinten liegt als bei höheren; 2. dass auch beim Menschen eine Relation unzweifelhaft besteht zwischen Ort und Art der Jochbogeneinpflanzung und der relativen Grössenentfaltung der Molaren; 3. dass aber die Grössendifferenzen dieser Zähne und das Ansteigen der Zahnreihen nach hinten nicht so ausgesprochene sind, wie dies bei einer ganz vorwiegend orthalen Kieferbewegung nach Analogie bei primitiven Platyrrhinen der Fall sein müsste, dass und infolgedessen wohl die Anpassung an eine vorwiegend phytivore Ernährung im Zusammenhang mit einer teilweisen Änderung

der Kieferbewegungen eine Rolle spielt. Dass die Ernährungsweise der Kulturmenschen bei der Beurteilung dieser Frage nur mit grosser Reservation herangezogen werden kann, bedarf wohl kaum einer eingehenden Begründung, dass sie aber mit Schuld ist an der Degeneration des Gebisses steht wohl ausser Zweifel. Bei keinem einzigen der Hunderte von Schädeln von Affen, die Wildexemplare darstellten, fand ich z. B. irgendwelche Spuren von Caries, bei zahlreichen Schädeln von Tieren aber, die längere Zeit in zoologischen Gärten gehalten worden waren, waren solche vorhanden. Der Einfluss der Domestikation ist wohl vorwiegend als der einer unnatürlichen Ernährung mit einer zu geringen Inanspruchnahme des Gebisses zu bezeichnen.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass bei der Phylogenie des Primatengebisses ein mechanischer Faktor eine ganz fundamentale Rolle gespielt haben muss. Die Relationen zwischen Jochbogen und Differenzierung der Postcaninenreihe sind zu auffallende, als dass wir daran noch länger zweifeln dürften. Vom theoretischen Standpunkt aus gewinnt diese Beziehung deshalb besonderes Interesse, weil es sich bei der allmählichen Grössenzunahme einzelner Mahlzähne nicht um einen direkten Vorgang, sondern nur um eine Fernwirkung handeln kann. Die Zähne sind ja, abgesehen von den Wurzeln, in Relief und Umfang völlig ausgebildet ehe sie in Funktion treten. Im Lichte der Vererbungslehre kann es sich also nicht um eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft, sondern nur um die Wirkung eines die Keimzelle treffenden, ihr vom Elterorganismus übermittelten, züchtenden Reizes handeln. Ohne diese Annahme ist die ganze Relation zwischen Molarengrösse, also auch Zahnfunktion, und dem Gesichtsskelett undenkbar.

---

Nachdem wir das Verhalten des Jochbogens für das Verständnis der Wandlungen am Primatengebiss so ausserordentlich bedeutsam fanden, erhebt sich unwillkürlich die neue Frage, ob nicht am Ende eine analoge Beziehung uns die Entstehung des Säugetiergebisses überhaupt verständlich machen kann, ob nicht auch hier das Gebissproblem ein eigentliches Schädelproblem darstellt. Bekanntlich gehört der Besitz morphologisch different gebauter Kieferzähne, speziell das Auftreten molariformer Zähne, ebenso wie das Bestehen eines einheitlichen Unterkiefers zu den wichtigsten Besonderheiten, durch die sich die Säugetiere von den Reptilien unterscheiden. Eine

Ordnung, die der Wale, macht freilich eine Ausnahme von der Regel, sind doch bei den lebenden Formen, wo Zähne überhaupt vorkommen, diese durchwegs gleichartig und als Kegelzähne gestaltet; es besteht also hier eine Homodontie wie bei den bezahnten Reptilien im Gegensatz zur Heterodontie der übrigen Säugetiere. Aber auch hier machen fossile Formen, spez. die Zeuglodontiden, es höchst wahrscheinlich, dass im modernen Verhalten ein sekundärer Zustand, das Resultat der Anpassung an das Wasserleben und eine durchaus einseitige Ernährungsweise vorliegt. Ob freilich den Cetaceenvorfahren ein Gebiss mit echten Molaren zukam, ist allerdings fraglich, sind doch bei den Zeuglodontiden die hinteren Oberkieferzähne wohl zum Teil dreiwurzig, aber die Kronenhöcker stehen nicht wie bei den typischen Molaren in einer äusseren und einer inneren Reihe, sondern alle hintereinander in einer Reihe. Es wird die Aufgabe der Zukunft sein, nachzuforschen, ob dieser Zustand ein primärer oder ein sekundärer ist.

Es steht ferner ausser Frage, dass der Besitz eines Jochbogens, und zwar ein und derselben morphologischen Bildung, ein ursprünglich allen Säugetieren zukommendes Merkmal ist und dass, soweit unsere myologischen Kenntnisse reichen, dieses Gewölbe, abgesehen von jenen Fällen, wo der Jochbogen überhaupt reduziert ist (s. unten), überall einem Masseter zum Ursprung dient. Damit haben wir all das, was als Vorbedingung einer Jochbogenwirkung im Sinne unserer bei den Primaten gefundenen Schädel-Gebissbeziehungen zu fordern ist. Wir wissen ferner, dass alle Säugetierstämme (von den Kloackentieren, die wohl zu den Multituberculaten genetische Beziehungen haben, abgesehen) sich von primitiven Formen ableiten, bei denen auffallend zugespitzte, scharfe Zahnhöcker an den hinteren Postcaninen bestehen, woraus ebenso wie aus der Gestalt der Kiefercondylen der naheliegende Schluss auf eine orthale Kieferbewegung bei ihnen zu ziehen ist. Sie besitzen ferner ursprünglich alle ein diphodontes Gebiss, d. h. ihre Zähne entstammen genetisch zwei verschiedenen Zahnserien. Der ersten gehören stets die Milchzähne und die Dauermolaren zu, die zweite liefert die Ersatzzähne, welche stets im hinteren Kieferbereich fehlen. Ihre Kiefer sind von ziemlicher Länge, die Bezahnung ist reich. Ontogenetische und vergleichend anatomische Forschungen lassen für die Säugetiere eine Zahnformel mit  $\begin{array}{c} 5\ 1\ 4\ 5-6 \\ 5\ 1\ 4\ 5-6 \end{array}$  Zähnen als Ausgangspunkt erschliessen. In fast allen Säugetierordnungen hat aber dieses zahnreiche Gebiss eine Minderung im Laufe der Stammesgeschichte erfahren und für die Monodelphen kann eine Zahnformel mit  $\begin{array}{c} 3\ 1\ 4\ 3 \\ 3\ 1\ 4\ 3 \end{array}$  Zähnen, also dieselbe, die wir oben

den Urprimaten hypothetisch zubilligten, als Urzustand gelten. Von ihm aus lassen sich alle Befunde der lebenden Formen ableiten und es gehört mit zu den grössten Verdiensten der Palaeontologie, dass sie für zahlreiche Säugetierordnungen die Umwandlung zum heutigen Zustand Schritt für Schritt darlegen konnte. Eine andere Frage, die bisher kaum in Angriff genommen wurde, ist aber die, warum die Säugetiere molariforme Kieferzähne besitzen, die nächstniedrigen Säugetierklassen aber nicht, denn eine Antwort wie die, dass eben die hintersten Zähne als dem Kiefergelenk genäherter sich stärker entfaltet haben müssten (Gegenbaur), ist doch wohl nichts anderes, als eine Umschreibung der Frage selber. Es ist ja a priori auch nicht einzusehen, warum dann nicht auch die hintersten Kieferzähne der Reptilien molariform geworden sind.

Auch ich kann diese Frage nicht strikte beantworten, weil meine Untersuchungen zur Zeit noch keineswegs weit genug fortgeschritten sind, aber ich glaube doch einen Beitrag zur Lösung dieses Problems schon jetzt geben zu können. Dabei müssen wir freilich einen Blick auf die ganze Stammesgeschichte des Schädels werfen, um die nicht gerade einfachen Verhältnisse klar darlegen zu können. Bei höheren Wirbeltieren baut sich der Schädel im wesentlichen aus knöchernen Gebilden auf, der Knorpel tritt ihnen gegenüber wesentlich zurück, spielt aber in der Ontogenie noch eine sehr wichtige Rolle. Bei niederen Wirbeltieren aber (Selachier) ist der Schädel rein knorpeliger Natur und zwar sowohl die Gehirnkapsel als der Kieferteil. An ersterer entspringt von der Aussenfläche jene Muskulatur, welche die Kiemenbögen bewegt und ein vorderster Teil von ihr stellt immer einen Heranzieher der Mandibel (*M adductor mandibulae*) dar. Wie bei den höheren Vertebralen ist diese Kiefermuskulatur vom Nervus trigeminus versorgt, es stellt sich also der Homologisierung kein prinzipieller Widerstand entgegen. Alles spricht dafür, dass jener Knorpelschädel, das Primordialcranium, den ursprünglichen Craniotenschädel repräsentiert und dass die Knochenelemente, die schon bei den Knochenfischen eine grosse Rolle spielen, nur eine sekundäre Beziehung zu jenem besitzen, die freilich im Lauf der Stammesgeschichte immer inniger wurde. Die ersten Knochen entstammen dem Integument, sie sind Hautverknöcherungen, die ursprünglich ganz oberflächlich unter der Epidermis lagern, allmählich aber eine Tiefenverlagerung und eine Annäherung an das Primordialcranium erfahren. Indem sie dann mehr und mehr und zwar in vollkommenerer Weise die Aufgabe desselben, dem Gehirn und den Sinnesorganen als schützende Umhüllung zu dienen, übernehmen, verfällt der Knorpelschädel der Rückbildung und schliesslich nahezu

völligem Schwund. Der Ersatz des knorpeligen durch den knöchernen Schädel kompliziert sich dabei weiter dadurch, dass nicht alle Knochen als dem ersteren fremde Elemente, als Deckknochen erscheinen, sondern dass auch der Knorpel selber allmählich Veränderungen erfährt — ganz speziell am basalen Teil der Hirnkapsel — dass Gefäße und mit ihnen Knochenbildungszellen in ihn eindringen und so neben den sog. Deckknochen auch Ersatzknochen

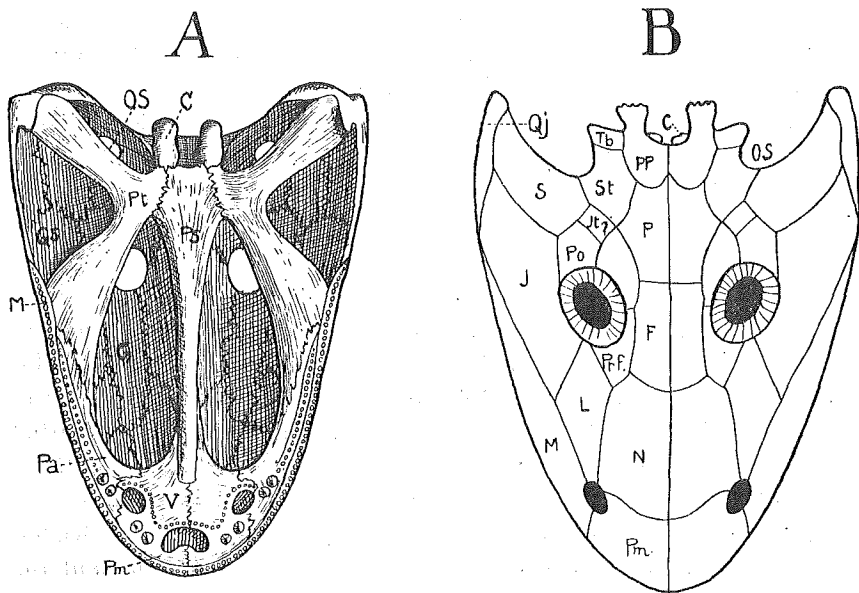


Fig. 17. Stegocephalenschädel. A Basalansicht des Schädels von *Cyclostaurus robustus* aus dem unteren Keuper Württembergs (nach E. Fraas aus Zittel-Broili), B Aufsicht auf den Schädel von *Cochleosaurus bohemicus* aus dem oberen Carbon von Böhmen (nach Broili).

an Stelle praexistenten Knorpels auftreten. Es kann nicht meine Aufgabe sein, diese Verhältnisse hier im Einzelnen zu schildern.

Wir wollen vielmehr gleich auf die Zustände eingehen, welche uns die ältesten terrestren Wirbeltiere die Stegocephalen zeigen. Hier besteht in der Tat ein ausgesprochener Hautknochenpanzer aus zahlreichen Einzelementen aufgebaut und ebenso haben sich am Dach der Mundhöhle Knochenplatten ausgebildet (Fig. 17 A u. B). Ihr Primordialcranium kennen wir freilich nicht, aber es bestehen so zahlreiche Anhaltspunkte aus der vergleichenden Anatomie und Embryologie, dass wir immerhin imstande sind, uns eine Rekonstruktion mit annähernder Richtigkeit zu machen. Wir wollen eine

solche auf zwei Schnitten betrachten<sup>1)</sup>, erstens durch die Nasengegend (Fig. 18 C), zweitens durch die Schläfengegend (Fig. 18 D) und dabei diese Schnitte in Parallele mit entsprechenden vom Selachierschädel (Fig. 18 A und B) setzen. Wir finden dann, dass in der Nasengegend die Anlagerung von in dem Unterhautzellgewebe entstandenen Deckknochen an das Primordialeranium durch Tiefersinken ohne weiteres möglich ist, weil keine wichtigen Elemente zwischen beiden Skelettbildern liegen. Anders in der Schläfengegend. Hier

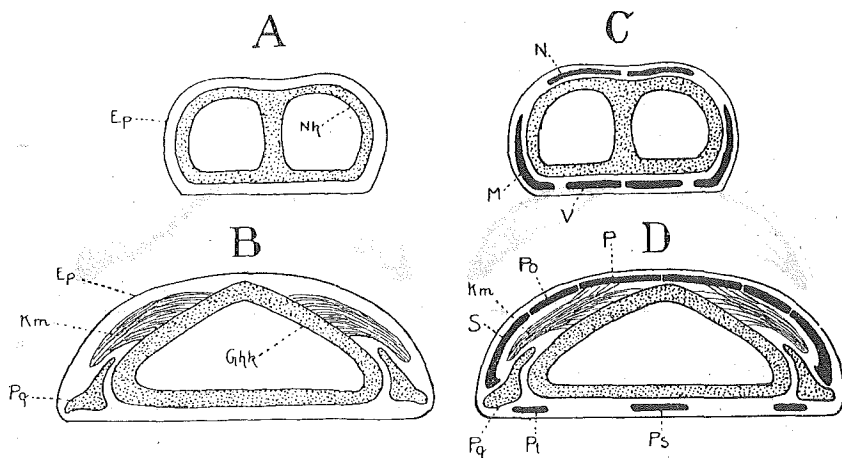


Fig. 18. Schnitte durch den Schädel A und B eines Selachiers, C und D eines Stegocephalen (hypothetisch). A und C sind durch die Nasenregion, B und D durch die Schläfengegend geführt (teilweise nach H. Fuchs). (Erklärung der Buchstabenbezeichnung siehe auf Seite 390.) Knorpel punktiert, Knochen schwarz, Muskulatur in Linien dargestellt.

kann wohl an der Schädelbasis die Anlagerung von Schleimhautknochen der Mundhöhle ohne weiteres ebenfalls statt haben, aber in den seitlichen Teilen des Schädeldaches ist dies undenkbar, hier liegt ja die funktionell bedeutsame Kiefermuskulatur, der Adductor mandibulae, zwischen dem Hautknochenpanzer und dem Knorpelcranium. Nur ganz oben am Scheitel ist, wenn sich die Muskulatur nicht bis oben hin in ihren Ursprung ausdehnte, ebenfalls eine direkte Knochenanlagerung möglich. Ist diese aber erfolgt, so wird es als sehr verständlich gelten dürfen, wenn wir die Annahme machen, dass jene Kaumuskulatur in den oberen Teilen ihres Ursprunges auf die Innenfläche des Deckknochenpanzers sich ausdehnte und dadurch an festerem Gewebe als am Primordialeranium allein Angriffspunkte fand. Diesen

<sup>1)</sup> Ich greife damit einen Gedankengang auf, den vor allem H. Fuchs verfolgt hat, baue ihn aber in Bezug auf das Muskelverhalten weiter aus.

Zustand müssen wir für die Stegocephalen hypothetisch voraussetzen, er differiert sehr wesentlich von dem, was wir bei den lebenden Tetrapoden finden, lässt aber alle verschiedenen Zustände derselben aus sich ableiten. Wie Gegenbaur es für das Teleostiercranium ontogenetisch gezeigt hat, dass hier eine ursprünglich aussen vom Primordialcranium befindliche Verknöcherung entlang von Nervenkanälen und anderen Öffnungen im Knorpelschädel sich auch auf die Innenfläche desselben ausdehnen kann, so dürfen wir wohl auch für den Tetrapodenschädel annehmen, dass, sobald einmal in der Scheitelgegend des Schädeldaches eine Knochenanlagerung an das Primordial-

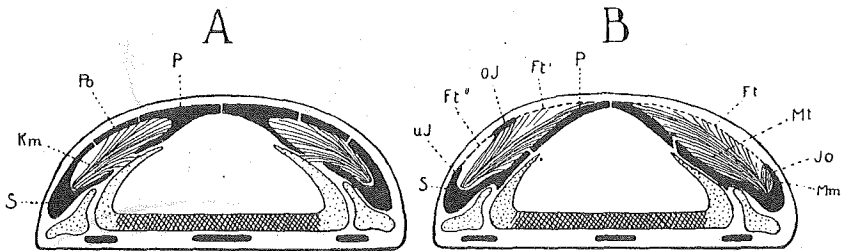


Fig. 19. Schnitte durch die Schläfengegend des Schädels zur Ableitung des Zustandes der Amnioten Tetrapoden. A zeigt das Einwachsen von Knochengewebe zwischen Primordialcranium und Kaumusculatur, B auf der linken Seite den Rhyngocephalenzustand mit 2 Jochbögen, auf der rechten den Säugetierzustand mit nur einem Jochbogen. Art der Darstellung wie in Figur 18, Ersatzknochen ist gekreuzt schraffiert (teilweise nach H. Fuchs). Die Schnitte geben nur über das Ursprungs- und nicht über das Insertionsverhalten der Kaumusculatur Auskunft. Buchstabenerklärung siehe Seite 390.

cranium erfolgte, sich Knochenelemente von oben und auch unten und den Seiten her zwischen den Knorpelschädel und die Kaumusculatur vorschoben. Die Annahme wird dadurch erleichtert, dass die Musculatur in der Ontogenie jeweils relativ spät sich anlegt, so dass, wenn ein züchtender Reiz — wie oben bei der Grössenentfaltung molariformer Zähne — sich geltend macht, ein allmähliches Vorrücken der Knochenanlage unter der Musculatur entschieden plausibel wird. Jetzt gewinnt wenigstens ein Teil der Musculatur an der Aussenfläche der vom Schädelpanzer entstammenden knöchernen Gehirnkapsel Anheftung, während in den unteren Seitenteilen sich noch das Primordialcranium erhalten wird und im basalen Teil Knorpelverknöcherungen den alten Schädel fester werden lassen. Dieser sehr wichtige Zustand, rein hypothetisch erschlossen, ist in Figur 19 A dargestellt. Die Beziehungen zwischen Aussenskelett und Innenskelett des Schädels sind damit innigere geworden.



Der eigentliche Schläfenpanzer erhält sich aber, wie wir wissen, nur bei sehr wenigen Tetrapoden, am reinsten anscheinend noch bei gewissen Schildkröten. Bei den anderen Landwirbeltieren aber erfuh er wesentliche Reduktion, offenbar weil jetzt, nachdem die Schutzleistung des Knochens für das Gehirn durch die dem Primordialschädel angelagerten Knochen erfüllt wird und damit das Aussenskelett nicht mehr die ursprüngliche grosse Bedeutung besitzt. Diese Reduktion erfolgt unter dem Bilde von Durchlöcherungen, welche Rabl als persistent werdende Fontanellbildungen auffasst, oder durch

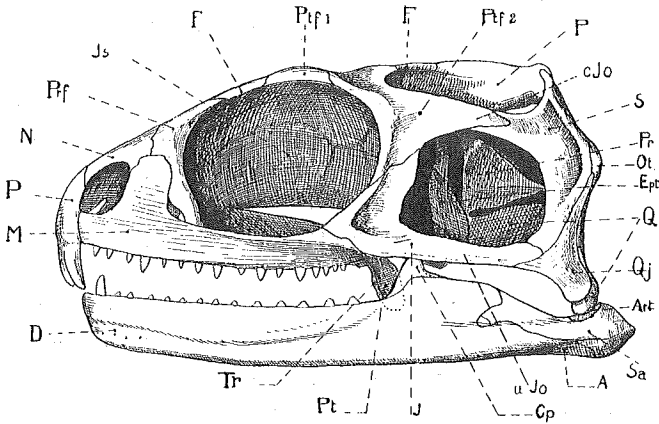


Fig. 20. Seitenansicht des Schädels von *Sphenodon (Hatteria) punctatum* (nach v. Siebenrock aus Zittel-Broili) zur Demonstration der beiden Schläfenbögen. Buchstabenklärung siehe Seite 390.

Einschmelzungen vom seitlichen oder hinteren Rande her. Auch diese Vorgänge können wir nicht im Einzelnen verfolgen, nur darauf sei hingewiesen, dass sich alle neueren Craniologen die oberflächlichen Spangenbildungen (Schläfen- oder Jochbögen der Tetrapoden) als Reste des Aussenskelettes vorstellen. Die Zahl und Lage dieser Schläfenbögen wechselt, bei Rhynchocephalen (Fig. 20) treffen wir z. B. deren zwei, bei Sauriern nur einen, bei Schlangen gar keinen. Schwierig ist die Deutung der Schläfenbögen bei den anuren Amphibien. Die Literatur über die Homologisierung der Schläfenbögen bei den Tetrapoden ist eine sehr ausgedehnte, aber es scheint mir, als ob das letzte Wort über dieses Problem noch nicht gesprochen sei und es ist die Auffassung wohl begründbar, dass beim Vergleich entfernterer Formen überhaupt nur eine allgemeine und keine spezielle Homologisierung zulässig sei, denn wer verbürgt uns, dass

nicht die Reduktion des Stegocephalen-Schläfenpanzers nicht polyphyletisch erfolgte, dass es nicht analoge, aber nicht absolut identische Stellen waren, von denen die Einsmelzung ausging? Eines aber können wir mit Bestimmtheit sagen, dass Bildungen wie der Jochbogen der Säugetiere, der sog. untere Jochbogen der Rhyngocephalen (Fig. 20), Chelonier, Krokodile und Vögel aus lateralen Teilen (Randpartien) des Schläfenpanzers entstanden sein müssen; das lehrt die Zusammensetzung dieser Bogenbildungen und ihr Verhalten zum Kieferteil des Schädels. Dagegen ist der obere Schläfenbogen der Rhyngocephalen (Fig. 20) und Saurier bestimmt aus medialeren Teilen hervorgegangen.

Kehren wir nun zu dem Schema zurück, das wir in Fig. 19 A gaben und oben besprachen, dann lassen sich die Verhältnisse der verschiedenen Schläfenbögen aus jenem Zustand ableiten. Denken wir uns aus Gründen, die schon angedeutet wurden, den Schläfenpanzer an verschiedenen Stellen sich nicht mehr ausbilden, so wird er Durchlöcherungen erfahren und zwar zwei dann, wenn zwei Schläfenbögen sich erhalten (untere und obere Schläfenlücke in der linken Hälfte von Fig. 19 B) und eine grosse dann, wenn nur ein Schläfenbogen sich aus dem Randteil des Knochenpanzers erhält (rechte Hälfte in Fig. 19 B). Auch zwischen den knöchernen Resten kann sich in Form einer membranösen Platte etwas von der alten Deckplatte erhalten, eine Fascie, die wir mit Recht als Fascia temporalis bezeichnen dürfen. Bei den Säugetieren, die nur einen lateralen Bogen haben, spannt sie sich zwischen den oberen Teilen des Schädeldaches und diesem Jochbogen aus, bei Rhyngocephalen und Sauriern mit zwei Bögen aber treffen wir streng genommen zwei Fasciae temporales, eine obere zwischen Schädeldach und oberem Bogen, eine untere zwischen oberem und unterem Bogen. Auch diese sehnigen Lamellen sind in unserem Schema Fig. 19 B Ft' und Ft'' eingetragen.

Wie verhält sich nun die Muskulatur? Schon oben wurde erwähnt, dass wir eine Ausdehnung derselben auf die Unterfläche des Hautknochenpanzers anzunehmen haben, dass aber sicher ein Teil derselben auch den alten Ursprung an den Seitenteilen des Primordialcraniums bewahrt, resp. einen solchen sekundär an der Aussenfläche der sekundär entstandenen knöchernen Gehirnkapsel erhält. In letzterem Teil ist der bei allen Tetrapoden bestehende *M temporalis* zu sehen, wenn ihm auch schon die verschiedensten Namen beigelegt worden sind. Aber auch von der Muskulatur, die an der Innenfläche des Hautknochenpanzers angreift, erhalten sich Teile, offenbar aber verschiedene und es wird davon abhängen, wie weit jene Muskulatur ihren Ursprung lateralwärts verlagerte, ob wir später nur vom oberen

oder auch vom unteren Schläfenbogen Muskelfasern entspringen sehen. Vielfach gibt aber auch die *Fascia temporalis* für einzelne fleischige Fasern Ursprungsfläche ab. Wenn wir nun erfahren, dass bei Rhynchocephalen (Fig. 21) und Sauriern der obere Schläfenbogen Fasern der Kaumuskulatur Ursprung bietet und ebenso die zwischen ihm und dem Schädeldach gelegene *Fascia temporalis* (Osawa, Bradley, von Teutleben usw.), dass aber bei Sauriern ein unterer Schläfenbogen, der allein mit dem Jochbogen der Säugetiere in Parallele gebracht werden kann, nicht

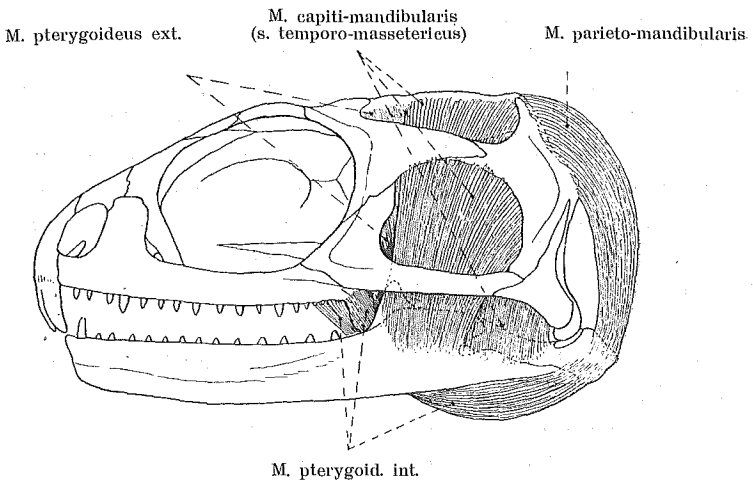


Fig. 21. Kaumuskulatur von *Sphenodon (Hatteria) punctatum*, unter Benutzung einer Figur und der Darstellungen Osawas in die Schädelkontur eingetragen. Der untere Jochbogen enthält keine Muskelursprünge, sondern nur der obere.

besteht und bei Rhynchocephalen und Krokodilen, wo er vorkommt, keine Ursprünge der Kaumuskulatur an ihm sich finden, dann heisst dies unzweifelhaft, dass dieser untere Bogen sich funktionell unmöglich so verhalten kann wie bei den Säugetieren und es liegt nahe, anzunehmen, dass all die genannten Formen von solchen Stegocephalen abstammen, bei denen die Kaumuskulatur mit ihrem Ursprünge an der Unterfläche des Schädelpanzers nicht bis in die Randbezirkvorgedungen war (Fig. 19 A und B, linke Hälfte). Für alle die genannten Gruppen der Reptilien aber ist die Abstammung von Formen ziemlich sicher die zwei Schläfenbögen und also auch zwei Schläfenlücken besaßen, sie stellen mit den am meisten spezialisierten Schlangen und den Vögeln eine einheitliche Gruppe dar.

Eine zweite Gruppe der Amnioten aber hat eine Reduktion des Schädelpanzers derart erfahren, dass nur eine Durchbrechung, also

auch nur eine Schläfenlücke entstand, nur in dieser Gruppe treten mahlzahnartige Zähne auf. Bei ihnen ist aus Randteilen des Schläfenpanzers ein Jochbogen hervorgegangen, der vermutlich von Anfang an muskularisiert war (Fig. 19 A und B, rechte Hälfte). Wir kennen wenigstens von den rezenten Vertretern dieser Gruppe nur Formen, bei denen Kaumuskelelemente am Jochbogen angreifen, also ein Masseter — auf dessen Homologie im einzelnen ich hier nicht eingehen kann —, besteht. So bei den Säugetieren und jenen Schildkröten, die, wie etwa *Trionyx* (Ogushi), einen unteren Schläfenbogen besitzen. Aber auch bei anderen Schildkröten bestehen deutliche Anzeichen dafür, dass die Kaumuskulatur lateralwärts weite Ausdehnung am Schläfenpanzer besessen haben muss. Unter allen lebenden Tetrapoden erinnert der Schädel von *Chelone midas* am meisten an die Stegocephalen, wie denn auch moderne Forscher diesem Tier direkt einen stegalen Schläfenpanzer zuschreiben. Bei dieser Form hat das primäre Schläfendach vom Rande her etwelche Reduktion erfahren, ohne dass an irgend einer Stelle eine Durchlöcherung des Schädelpanzers erfolgte und so ist, wie ich den Figuren Rabe's und Schimkewitsch's entnehme, eine Schläfengrube entstanden, die durch Muskelmarken zeigt, dass hier Kaumuskulatur ihren Ursprung hat. Kaumuskelfasern können aber an die Aussenfläche des Schläfenpanzers nur gelangt sein, indem sie erst unter ihm bis an den Rand desselben gekommen waren. Dass hier, wo wohl die laterale Ausdehnung der Kaumuskulatur festzustellen ist, aber kein Jochbogen sich findet, weil eben der Schläfenpanzer grösstenteils erhalten blieb, kein Faktor gegeben ist, welcher uns mechanisch die Entstehung von Mahlzähnen erklären würde, ist ja selbstverständlich, aber wichtig ist die Tatsache der weit nach lateral bestehenden Ausdehnung der Kaumuskulatur ausser allem Zweifel. Sie erklärt uns auch die Verhältnisse einer Form wie *Trionyx*, wo ein muskularisierter unterer Jochbogen besteht. Hier fehlen aber Zähne wie bei allen lebenden Schildkröten gänzlich, wenn es auch Merkmale gibt, die auf den ursprünglichen Besitz von solchen hinweisen. Die mechanischen Bedingungen zur Entstehung höher organisierter Zähne wären also vorhanden, aber da wie bei den anderen Testudinaten die Zähne in Anpassung an eine ganz einseitige Lebensweise verloren gingen, was wahrscheinlich<sup>1)</sup> geschah, ehe jener Jochbogen sich durch teilweise Einschmelzung des Schläfenpanzers ausbildete, so fehlt eben von vorneherein ein Glied jener Reihe, deren Gesamtbild uns das Werden molariformer Zähne verständlich

<sup>1)</sup> Die Trionychiden sind geologisch relativ jungen Datums.

machen könnte<sup>1)</sup>. Wir finden also, dass bei allen rezenten Reptilien das Nichtbestehen von Mahlzähnen verständlich ist, weil die Vorbedingungen für jenen Wirkungskomplex nicht erfüllt sind, den wir in der mechanischen Relation zwischen einem muskularisierten unteren, von hinten und etwas seitlich in den zahftragenden Kieferteil des Schädels sich festsetzenden Jochbogens und den hinteren Elementen der Oberkieferzahnreihe festgestellt haben. Anders bei fossilen Formen, die man heutzutage meist den Reptilien zuzählt, und unter ihnen gerade bei jenen Ordnungen, die für den Ursprung der Säugetiere am meisten in Frage kommen, nämlich bei den Theromorphen resp. deren Unterordnung den Theriodontiern. Hier besteht jederseits eine grosse Schläfenlücke am Schädel, ein von hinten her in den Kieferteil des Schädels einstrahlender Jochbogen, hier sind die Zähne differenziert in Schneide-, Eck-, Back- und Mahlzähne und stehen in echten Alveolen. In ihrer ganzen Morphologie reihen sich diese permischen und triasischen Formen an die älteren Stegocephalen mit geschlossenem Schläfenpanzer an. Ist der Schluss zu weitgehend, dass hier auch eine am Jochbogen angreifende Muskulatur bestanden haben müsse? Freilich ist das eine Hypothese, aber nachdem wir bei allen monodelphen Säugetieren das Zusammentreffen von molariformen Zähnen mit einem muskularisierten Jochbogen konstatierten; bei allen lebenden Reptilien aber dieses Zusammentreffen fehlt, wird dieser Schluss zu einem wohlbegründeten. Ganz besonderes Interesse bieten auch andere Theromorphen, nämlich die Cotylosaurier, denn hier finden wir speziell die hinteren Kieferzähne quer zur Kieferachse verbreitert, sehen bereits mehrere, meist zwei Zahnhöcker an ihnen auftreten, was nur so zu deuten sein kann, dass hier ein Aufbeissen oberer auf untere Zähne statthatte. In der Tat ist eine grosse Schläfenlücke und ein Jochbogen auch für sie nachgewiesen. Wir sehen also bereits bei sehr alten, und den ursprünglichen Reptilien zugerechneten Unterordnungen der Theromorphen, d. h. jener Gruppe die nach allen neueren Untersuchungen am meisten als die Stammgruppe der Säugetiere und der rezenten Reptilienordnungen anzusehen ist, eine Scheidung vorhanden in Formen, bei welchen ein

---

<sup>1)</sup> Die fossile Gruppe der Placodontier aber, die mit manchen Testudinaten gemeinsame Baumerkmale besitzt, charakterisiert sich sowohl durch den Besitz eines lateralen Jochbogens als auch pflasterförmiger Zähne in den hinteren Teilen der Kiefer. Möglich, dass hier eine parallele Entwicklung zu jener der Säugetiere vorliegt. Freilich ist das Auftreten von pflasterartigen Zahngebilden am Gaumen derselben Familie eine ganz eigenartige Erscheinung.

Auftreten von höher differenzierten Kauzähnen und ein unterer, wie wir annehmen muskularisierter Jochbogen zu konstatieren ist und zweitens in solche, bei denen der alte Schläfenpanzer noch mehr oder weniger einheitlich fortbesteht, oder, wo Jochbogenbildungen sich antreffen lassen, gleichzeitig keine eigentlichen Kau-, sondern nur Kegelzähne gefunden werden. Diese letzteren Formen weisen in die Richtung der Rhyngocephalen, Saurier und Krokodile und deshalb ist der Schluss zulässig, dass hier, wo ein unterer Jochbogen bestand, derselbe ebensowenig muskularisiert war, wie bei den modernen Formen.

In welcher Weise jene ersten echten mehr oder weniger molariformen Kauzähne entstanden sind, das können wir freilich zurzeit nicht sagen, die realen Unterlagen sind noch zu wenig umfangreich, um hierüber Genaueres mitzuteilen. Es ist aber schon etwas erreicht, wenn wir zu sagen vermögen, dass hier das Auftreten solcher different gebauter Zähne uns verständlich ist, weil alles dafür spricht, dass die funktionellen Faktoren so liegen, dass der Kiefermechanismus kein rein schnappender mehr war, sondern ein eigentliches Beissen, d. h. die Erzeugung von Druck und Gegendruck aus gleicher Ursache statthatte. Dies aber setzt voraus, dass die Zähne beider Kiefer nicht mehr wie bei den heutigen bezahnten Reptilien beim Kieferschluss so ineinander eingreifen, wie etwa die Zähne eines Zahnrades in dessen Schiene, sondern dass sie aufeinander treffen. Ein Zustand, der bei den Cotylosauriern unzweifelhaft bestand. Von palaeontologischer Seite (Cope und Osborn) ist schon vor längerer Zeit mit grossem Geschick der Versuch gemacht worden, die Entstehung mehrhöckeriger Kauzähne durch das Auftreten von Nebenspitzen an Kegelzähnen zu erklären, welche allmählich grösser werdend eine eigentliche Kaufläche liefern sollen. Dabei werden auch Verschiebungen der Zahnhöcker zu einander postuliert derart, dass die ursprünglich reihenartig nebeneinander stehenden Spitzen zu einander in eine Stellung in zwei Reihen gelangen. In der Tat macht die Entfaltung von sekundären Nebenspitzen an den Mahlzähnen echter Säugetiere, die ebenfalls Lageverschiebungen erfahren, diesen Entstehungsmodus wahrscheinlich. Es lässt sich aber a priori nicht die Möglichkeit von der Hand weisen, dass auch Verschmelzungen ursprünglich differenter Zahnkeime bei der Entstehung des tritubercularen Zahnes eine gewisse Rolle spielten, wie dies speziell die Embryologen im allgemeinen annehmen. Die Stellungnahme der Forscher wird dabei im wesentlichen beeinflusst von der grösseren oder geringeren Bewertung der Ontogenie für die phylogenetische Forschung überhaupt. Die Ontogenie verdeckt aber in so vielen

Fällen die wahre Stammesgeschichte, schlägt andere und abgekürzte Wege ein, dass der vorsichtige Beurteiler ihre Ergebnisse gerade in bezug auf die angeschnittene Frage nur mit grösster Reservation verallgemeinern wird. So gut ein Röhrenknochen z. B. das Femur eines Säugetieres dem gleichen Knochen eines Vogels oder Reptils entspricht, trotzdem er dort aus drei Knochenanlagen, hier aber nur aus einer hervorgeht, so gut wird aller Wahrscheinlichkeit nach der mehrhöckerige Postcaninus eines Säugetieres das differenzierte Homologon eines Kegelzahnes, z. B. der Reptilien darstellen. Dass in manchen Fällen aber auch Verschmelzungsvorgänge bei der Herausbildung komplizierter Zahnformen in sekundärer Weise mitspielen, kann wohl nicht bestritten werden, dass dies aber bei der Ausbildung der relativ so gleichartigen Zahnform postcaniner Elemente primitiver Säuger der Fall war, ist recht unwahrscheinlich, wenn auch nicht ganz unmöglich.

Von jeher ist den Untersuchern die auffallende Ähnlichkeit im Kronenbau postcaniner Zähne bei den primitivsten Säugetieren aufgefallen. Sie spiegelt sich wieder in der Gleichartigkeit des Jochbogenverhaltens bei ihnen und vor allem in der Einstrahlung desselben in den Oberkiefer mehr von hinten als von der Seite her, wodurch der Jochbogenruck auf eine relativ grosse Strecke sich verteilen muss. Ganz anders, so bald der Zerfall in differente Ordnungen statthatte. Hier ist das Mahlzahnverhalten ebenso different, wie das Verhalten des Jochbogens; gleichzeitig ist aber auch die Ernährungsweise vielfach eine spezialisierte geworden. In vielen Fällen ist die Anpassung des Zahnbaues an die letztere eine so auffallende und ausgesprochene, dass wir eben diesem Faktor bei der Aus- und Umgestaltung des Säugetiergebisses und seines Kiefermechanismus eine sehr grosse Rolle zubilligen müssen.

Noch ein anderes charakterisiert in auffallender Weise alle Säugetiere, nämlich der Besitz eines einheitlichen Unterkiefers, während derselbe bei den Reptilien und allen niederen Wirbeltieren sich aus mehreren Knochenelementen aufbaut. Ohne auf die Entstehung dieses Zustandes einzugehen, können wir doch die Zweckmässigkeit dieses Zustandes für einen Kiefermechanismus, bei dem das feste Zubeissen ursprünglich eine sehr grosse Rolle spielt, also auch die eigentliche Kaumuskulatur an einem möglichst festen Knochen angreifen muss, betonen.

Ich glaube also, dass der Erwerb komplizierterer Kieferzähne bei den Säugetieren im Zusammenhang steht mit dem Besitze eines muskularisierten Jochbogens, und dass die Ausbildung der verschiedenen Gebissformen sich grundsätzlich

erklären lässt: aus der Anpassung an verschiedene Ernährungsweise, aus Verschiebungen des Jochbogens, die offenbar im Zusammenhang mit der Entfaltung des Gehirnschädels stehen und aus dem sekundären Erwerb verschiedener Arten der Unterkieferbewegung. Es spielen also zahlreiche Faktoren bei der Ausbildung des Säugetiergebisses aus dem ursprünglich gleichartigen Zustande eine wichtige Rolle und erklären mehr oder weniger die Vielseitigkeit der erlangten Besonderheiten.

Auf solche sekundäre Bedingungen führe ich auch die eigenartigen Befunde zurück, die sich bei einigen Säugetieren (gewisse Insectivoren, Chiropteren und Edentaten) antreffen lassen, bei denen der Jochbogen mehr oder weniger geschwunden ist. Dass dies kein primärer Zustand ist, wird durch das ontogenetische Auftreten des Jochbogens bewiesen, wie es z. B. für *Sorex* von Ärnäck-Christie-Linde festgestellt ist. Beim erwachsenen Tier findet sich die Anheftung des Masseter ganz nach vorne auf das Maxillare verschoben. Die Ursache dieser sehr eigenartigen Ursprungsverschiebung des Kaumuskels sieht der genannte Autor in einer sekundären Veränderung der Ernährungsweise und der Art die Nahrung aufzunehmen. Eine ganz gewaltige Entfaltung des *M. temporalis* bei demselben Tiere ist offenbar der Grund dafür, dass sich die molariformen Zähne, die sich ursprünglich unter ganz anderen Faktoren, als noch ein Jochbogen bestand, herausgebildet haben dürften, forterhielten. Auch bei den Zahnwalen ist eine starke Reduktion des Jochbogens festgestellt. Ihr Zusammentreffen mit der oben erwähnten Homodontie zeigt uns von vornherein, dass der Kieferschluss hier durchaus nach Art der Reptilien erfolgt und deshalb ein Masseter keine eigentliche Aufgabe mehr besässe. Er wie der Jochbogen sind der Rückbildung verfallen.

---

Buchstabenerklärung zu den Figuren 17—20.

*A.* Angulare, *Art.* Articulare, *C.* Condyli occipitales, *Cp.* Complementare, *D.* Dentale, *Ep.* Epithel des Integumentes, *Ept.* Epipterygoid, *F.* Frontale, *Ft.* Fascia temporalis, *G.* Gaumengruben, *Gs.* Gaumenschläfengrube, *Ghk.* Gehirnkapsel, *Jo.* Jochbogen, *o. J.* oberer, *u. J.* unterer Jochbogen, *I.* Jugale, *It.* Intertemporale, *Is.* Interorbitalseptum, *Km.* Kaumuskulatur, *L.* Lacrymale, *M.* Maxillare, *Mm.* Musculus masseter, *Mt.* Musculus temporalis, *N.* Nasale, *Nk.* Nasenkapsel, *Os.* Ohrschlitz, *Ol.* Occipitale laterale, *P.* Parietale, *Pa.* Palatinum, *Pm.* Praemaxillare, *Po.* Postorbitale, *PP.* Postparietale, *Pq.* Palatoquadratum, *Pr.* Prooticum, *Prf.* Praefrontale, *Ps.* Parasphenoid, *Pt.* Pterygoid, *Pff.* Postfrontale, *Q.* Quadratum, *Qj.* Quadratojugale, *S.* Squamosum, *Sa.* Supraangulare, *St.* Supratemporale, *Tb.* Tabulare, *Tr.* Transversum, *V.* Vomer.

---



**Kurzer Literaturnachweis.<sup>1)</sup>**

- Adloff, P. Differenzierung des Primatengebisses. Zeitschrift f. Morph. u. Anthrop. Bd. 11 und Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilkunde 1909.
- Phylogense des Primatengebisses und Zukunftsgebiss des Menschen. Zeitschrift f. Morphol. u. Anthrop. Bd. 13. 1911.
- Besonderheiten des menschl. Gebisses und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Ebenda Bd. 10. 1906.
- Zur Entwicklung des Säugetiergebisses. Anatom. Anz. Bd. 26. 1905.
- Vererbung und Auslese im Zahnsystem des Menschen. Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilkunde 1911.
- Ärnäck-Christie-Linde. Bau der Soriciden. Morphol. Jahrb. Bd. 36. 1907.
- Bluntschli, H. Gebiss des Menschen als Zeugnis seiner Vergangenheit. Wissen und Leben. Bd. I. Zürich 1907.
- Gebiss der Platyrrhinen. Bull.-annexe de la Revue suisse de Zoologie. T. 19. No. 1. 1911.
- Das Platyrrhinengebiss und die Bolsche Hypothese. Verhdlg. d. Anat. Gesellsch. 25. Vers. Leipzig 1911.
- Bolk, L. Die Differenzierung des Primatengebisses. Petrus Camper. Bd. 4. 1907.
- Phylogense des Primatengebisses und Zukunftsgebiss des Menschen. Zeitschrift f. Morphol. u. Anthrop. Bd. 13. 1910.
- Bradley, O. Ch. The Muscles of Mastication in Lacertilia. Zoolog. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 18. 1903.
- de Terra, M. Odontographie der Menschenrassen. Naturw. Dissert. Zürich 1905.
- Fuchs, H. Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda. Anatom. Anz. Bd. 35. 1909.
- Gaupp, E. Entwicklung des Kopfskeletes in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 3. Band, 2. Teil. 1905.
- Gegenbaur, C. Primäre und sekundäre Knochenbildung und die Lehre vom Primordialeranium. Jenaische Zeitschrift Bd. III. 1867.
- Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. 1898.
- Jäckel, O. Die Wirbeltiere. 1911.
- Klaatsch. Kraniomorphologie und Kraniotrigonometrie. Arch. f. Anthrop. Neue Folge. Bd. 7. 1909.
- Loos. Ursache des Längerwerdens der Zähne bei fehlenden Antagonisten. Strassburg. 1909.
- Ogushi, K. Anat. Studien über Trionyx. Morph. Jahrb. Bd. 43. 1911.
- Osawa, G. Beiträge zur Anatomie der Hatteria. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
- Osborn. American Eocene Primates. Bull. of the Americ. Mus. of nat. hist. Vol. 16. 1902.
- Evolution of mammalian molar teeth. New York 1907.
- Rabl, C. Über einige Probleme der Morphologie. Verhdlg. d. Anat. Gesellsch. 17. Verh. Heidelberg 1903.
- Rosenberg. Umformungen an den Incisiven des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 22. 1895.
- Schminkewitsch, W. Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 1910.

<sup>1)</sup> Ich führe hier keineswegs alle durchgesehenen Publikationen auf, sondern nur jene, auf welche sich meine obigen Ausführungen beziehen.

- von Teutleben, E. Über Kaumuskel und Kaumechanismus bei den Wirbeltieren. Archiv für Naturgesch. 40. Jahrg. Bd. I. 1874.
- Toldt, C. Der Winkelfortsatz des Unterkiefers und die Beziehungen der Kaumuskel zu demselben. Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien. Math. natw. Kl. Abtlg. III. Bd. 113 u. 114. 1904—1905.
- Wallace J. Sim. Erbllichkeit in bezug auf die Verminderung der Grösse des Kiefers mit fortschreitender Kultur. Verhdlg. der europ. Gesellschaft für Orthodontie. Wien. Juli 1910. Heft 4.
- Walkoff, O. Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt, in Selenka, Menschenaffen. 4. Lieferung. 1902.
- Weber, Max. Die Säugetiere. Jena 1904.
- Wortmann. Studies of Eocene Mammalia in the Marsh. Collection, Peabody Museum. Americ. Journ. of Science 4. Serie. Vol. 15 u. 17. 1903 u. 1904.
- Zittel. Handbuch der Palaeontologie. I. Abtlg. Bd. III u. IV. 1887—1893.  
Grundzüge der Palaeontologie, neu bearbeitet von Broili, Koken und Schlosser. Bd. II. 1911.
-