

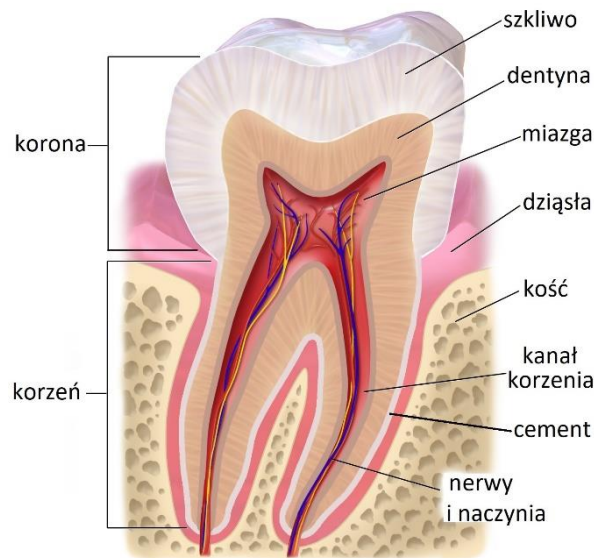
## O zębach ssaków

Większość z nas zapewne nie uzmysławia sobie tego na co dzień, ale nasze zęby, a także zęby innych ssaków, stanowią stosunkowo złożoną konstrukcję. Również sposób powstawania zębów jest bardziej skomplikowany niż mogłoby się wydawać. W niniejszym tekście nie zajmiemy się w prawdzie tym ostatnim aspektem, ale postaramy się przybliżyć Wam ogromną różnorodność budowy i działania ssaczych zębów. Struktury te stanowią bowiem najtwardszy element szkieletu, w największym stopniu opierający się działaniu zarówno mechanicznych, jak i chemicznych procesów rozkładu, przez co mający znaczący potencjał fosylizacyjny. W związku z powyższym, zęby są niejednokrotnie najczęściej znajdowanymi skamieniałościami ssaków. Uważa się również, że zęby są stosunkowo konserwatywne ewolucyjnie, tzn. „niechętnie” się zmieniają. Ich budowa jest mocno związana z ich funkcją, dość precyzyjnie regulowana genetycznie i dziedziczona. Stąd zmiany w budowie zębów, przynajmniej jeśli chodzi o ich najważniejsze elementy, interpretuje się jako ważny „sygnał filogenetyczny”, tj. przesłankę do odróżniania od siebie różnych taksonów i gałęzi ewolucyjnych. Innymi słowy, różne rodzaje, a nawet gatunki zwierząt, można odróżnić od siebie na podstawie ich zębów. Tym niemniej, o ile główne struktury często są „przypisane” do danego taksonu, pomniejsze, akcesoryczne elementy mogą prawdopodobnie podlegać znaczącej zmienności w jego obrębie. W historii paleontologii wielokrotnie zaniedbywano ten fakt, tworząc liczne taksony, które mogą nie odzwierciedlać realnego zróżnicowania. Ten problem jest wciąż żywy i o ile nie będziemy się nim dalej zajmowali, warto być go świadomym czytając różne „zębowe” publikacje naukowe dotyczące kopalnych ssaków.

### 1. Ogólna budowa zębów

Zęby ssaków wywodzą się z uzębienia pierwotniejszych owodniowców, wobec czego mają zbliżoną podstawową budowę (ryc. 1). Większa część zęba jest zbudowana z dentyny (w języku polskim określanej też mianem zębiny). Dentyna jest silnie

zmineralizowaną tkanką łączną przypominającą swoim składem kość – różni się od niej sposobem wzrostu, który odbywa się od zewnątrz do wewnątrz. W czasie tego procesu, odontoblasty, komórki odpowiedzialne za odkładanie dentyny, pozostawiają za sobą charakterystyczne kanaliki. Dentyna zawiera relatywnie dużo substancji organicznych (gł. kolagenu) oraz wody, przez co jest stosunkowo „elastyczną” tkanką – odporną na pęknięcia i złamania. Nie jest jednak przesadnie twarda (odporność na ścieranie). Jej twardość to około trzech w skali Mohsa – porównywalna z minerałem kalcytu. Wnętrze zęba zajmuje jama wypełniona miazgą – silnie unaczynioną i unerwioną tkanką łączną. Miazga tworzy środowisko, poprzez które ząb jest odżywiany. Zasadniczo, odontoblasty, odkładające dentynę, przynależą do zewnętrznej powierzchni miazgi.



**Ryc. 1.** Ogólna budowa zębów ssaków na przykładzie ludzkiego trzonowca. [Ryc.](#) BruceBlauce, Blausen.com staff (2014), "Medical gallery of Blausen Medical 2014". *WikiJournal of Medicine* 1 (2). DOI:10.15347/wjm/2014.010. ISSN 2002-4436. [\(CC BY 3.0\)](#). Zmieniono.

Część zęba, która po wyrznięciu zostaje wyeksponowana na zewnątrz i jest używana do obróbki pokarmu – korona – pokryta jest szkliwem. Szkliwo jest mocno zmineralizowaną tkanką, zawierającą bardzo niewiele substancji organicznych. Nadaje jej to znaczną twardość (5-6 w skali Mohsa), czyli odporność na mechaniczne ścieranie. Jednocześnie szkliwo jest bardziej podatne na pęknięcie i złamania, ponieważ nie może się elastycznie odkształcać. Stąd też ząb nie może być w całości zbudowany ze szkliwa. Aby zapobiec propagacji mikropęknięć, kryształki hydroksyapatytu w szkliwie układają się w wiązki

ułożone pod różnymi kątami względem siebie. U niektórych ssaków, korona pozostaje częściowo schowana w głębi kości i wyżyna się stopniowo w trakcie życia zwierzęcia.

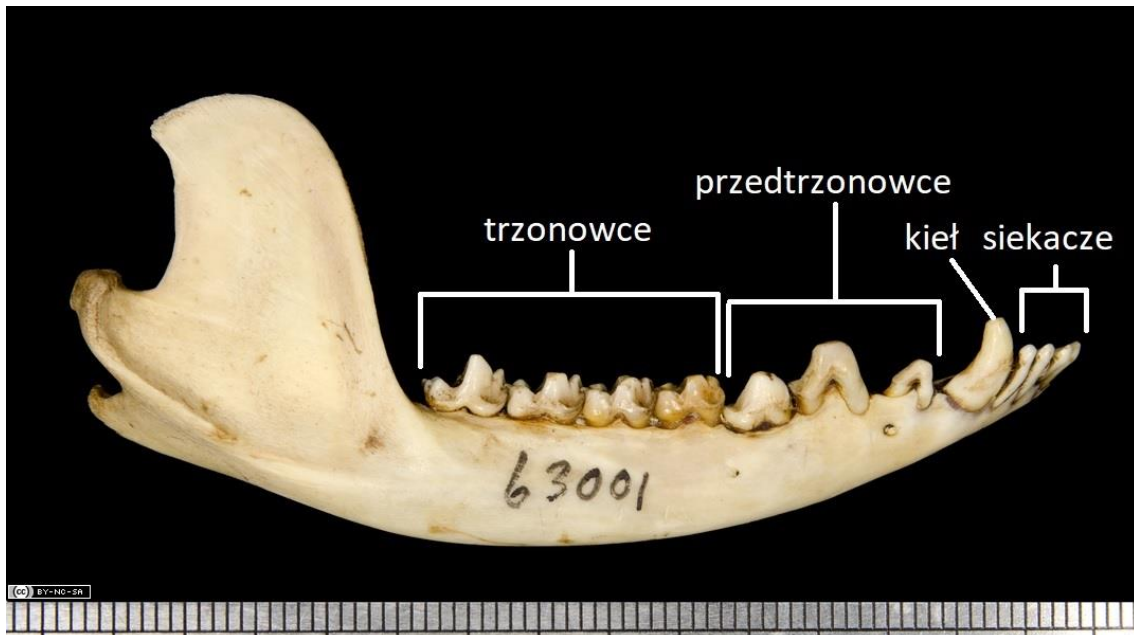
Pracująca powierzchnia zębów może być uformowana na najrozmaitsze sposoby, jednak podstawowym elementem jej budowy są guzki. Nadaje im się konkretne nazwy. Zagadnienie to omówimy dokładniej w dalszej części tekstu, ale już teraz odsyłamy Was do tab. 1, w której zestawiliśmy najważniejsze „pojęcia zębowe”. Tabela nie obejmuje całej mnogości nazw związanych z zębami ssaków, a ogranicza się jedynie do tych, których używamy w tekście. W artykule używamy nazw spolszczonych, tym niemniej w tabeli dodaliśmy kolumnę z oryginalnymi anglojęzycznymi nazwami, żeby ułatwić Wam lekturę publikacji naukowych.

Korzenie są częścią zęba schowaną głęboko w noszącej go kości. Kotwiczą ząb na miejscu. Ich otwarte końce są też miejscem wnikania do zęba nerwów i naczyń krwionośnych. Wyjątkową cechą ssaczego uzębienia jest to, że przynajmniej niektóre spośród zębów posiadają wiele korzeni (zwykle przedtrzonowce i trzonowce).

Korzenie są od zewnątrz pokryte cementem. Cement jest najściślej zmineralizowaną tkanką zęba, w największym stopniu przypominając swoją strukturą zwykłą kość. Mimo wszystko, nieco się od niej różni. Oślania on dentynę i stanowi miejsce kotwiczenia się więzadeł zębowych znajdujących się w zębodole. U niektórych roślinożerców, cement okrywa też częściowo również koronę, a nie tylko korzenie.

## **2. Heterodontyzm i główne typy zębów w szczękach ssaków**

Jedną z charakterystycznych cech ssaków jest heterodontyzm (ryc. 2). Oznacza to, że w przeciwieństwie do gadów i płazów, których wszystkie zęby wyglądają podobnie do siebie, ssaki mają zróżnicowane uzębienie, a poszczególne typy zębów pełnią odmienne funkcje. Większość z tych funkcji oparta jest o precyzyjne współdziałanie zębów górnych i dolnych. Oznacza to, że przy prawidłowo wykształconym zgryzie, górne i dolne zęby dość dobrze do siebie pasują. Ma to swoją cenę. Zęby gadów, wszystkie są dość do siebie podobne, a górny i dolny zestaw w dużym stopniu pracuje niezależnie od siebie – w tym znaczeniu, że nie jest konieczny precyzyjny zgryz, aby uzębienie spełniało swoje funkcje. Gady nie są w stanie tak precyzyjnie rozdrabniać pokarmu, jak czynią to ssaki, ale za to



**Ryc. 2.** Heterodontyzm, czyli występowanie zróżnicowania morfologii i funkcji zębów w szczękach ssaków, na przykładzie żuchwy dydelfa północnego (*Didelphis marsupialis*). [Zdj.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web. ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

ich zęby podlegają ciągłej wymianie – nie muszą się więc martwić o złamane, czy też inaczej uszkodzone zęby – na miejsce starego, wyrośnie nowy. Z ssakami jest inaczej. W wyniku potrzeby precyzyjnego zgryzu, ssaki posiadają tylko dwa zestawy zębów. Zęby mleczne wyżynają się u osobników młodocianych i umożliwiają im pobieranie stałego pokarmu w najwcześniejszym okresie życia. Na zestaw zębów mlecznych składają się położone z przodu siekacze, para kłów oraz zęby przedtrzonowce. Problem z zębami jest taki, że po okresie wyrzynania, ich budowa nie może już podlegać dalszej modyfikacji, podczas gdy zwierzęta dalej rosną. Stąd też w czasie, kiedy czaszka zaczyna przybierać już proporcje odpowiadające dorosłemu osobnikowi, zęby mleczne są stopniowo wymieniane na uzębienie stałe i uzupełniane przez wyrzynające się dopiero wówczas trzonowce. Czas wypadania poszczególnych zębów mlecznych i zastępowania ich nowymi waha się w pewnym zakresie, ale sekwencja jest często charakterystyczna dla danego taksonu i dopasowana tak, żeby utrzymać funkcję aparatu żebowego, jako całości.

Obecnie do ssaków należą trzy duże grupy: stekowce, torbacze i łożyskowce. Torbacze (Marsupialia) i łożyskowce (Placentalia) są ze sobą stosunkowo blisko spokrewnione i tworzą razem kład zwany Theria. Drogi ewolucyjne Theria i stekowców (wraz ze swoimi najbliższymi kopalnymi kuzynami tworzące większą grupę Australosphenida) rozeszły się

jeszcze w jurze. Stekowce (Monotremata) są dzisiaj niszową grupą obejmującą dziobaki i kolczatki – skrajnie wyspecjalizowane zwierzęta, które są pozbawione zębów w życiu dorosłym. W związku z tym, w naszym opisie skupimy się na ssakach Theria – przede wszystkim na łożyskowcach, do których sami należymy.

Ssaki Theria wywodzą się od stosunkowo drobnych form, które przeważnie były wszystkożerne bądź owadożerne. U wielu ssaków, przednie uzębienie nie zmieniło znacząco swojej funkcji od tamtych czasów – siekacze służą głównie do pobierania porcji pokarmu do pyska. Obejmuje to m.in. odcinania mniejszych fragmentów pożywienia – np. owoców, które mogą zmieścić się w pysku i są potem poddawane obróbce przez tzw. zęby policzkowe (przedtrzonowce i trzonowce). Kły służą do chwytania, przytrzymywania i zabijania innych zwierząt. W toku ewolucji, u niektórych drapieżników, siekacze przyjęły formę miniaturowych kłów i współuczestniczą w zadaniach tych zębów, podczas gdy tnące właściwości zyskują zęby policzkowe. Siekacze drapieżników mogą też służyć do niezbyt wyrafinowanego, siłowego wrywania fragmentów mięsa z zabitej ofiary. Bywają one zminiaturyzowane i o ile wciąż mogą uczestniczyć w pożywianiu się, to są też wykorzystywane do pielęgnacji futra.

Część roślinożernych i owadożernych ssaków zachowało pierwotną budowę kłów, mimo tego, że na ogół nie żywią się już mięsem innych kręgowców. Szczególnie imponujące kły występują zwykle u samców i są wykorzystywane do ustalania dominacji i rozwiązywania sporów – zarówno jako „straszaki”, jak i jako broń. Samice na ogół mają kły mniejsze, ale wciąż obecne (ostatecznie paniom również zdarzają się kłótnie). U wielu roślinożerców kły w końcu jednak zanikły i nie występują w uzębieniu. U innych uległy miniaturyzacji i upodobnieniu do siekaczy (dzieląc z nimi funkcję).

O ile zarówno siekacze, jak i kły były rozmaicie modyfikowane w historii ewolucyjnej różnych grup ssaków, to zazwyczaj zachowywały dość prostą konstrukcję. W niniejszym tekście skupimy się więc na zębach policzkowych, które podlegały znacznie dalej idącym zmianom.

Pierwotnie, zęby przedtrzonowe miały postać stosunkowo prostych stożków – podobnych do kłów, ale niższych, bardziej tępo zakończonych i dwukorzeniowych (przez to bardziej podłużnie wyciągniętych), co zbliżało je nieco do trzonowców (które miały trzy korzenie w górnej szczęce, a dwa w dolnej). Ich rola również była pośrednia

między kłami i trzonowcami. Mogły się sprawdzać przy chwytaniu i przytrzymywaniu zdobyczy, ale swoimi stożkowatymi czubkami skutecznie też rozdrabniały pokarm poprzez przebijanie i miażdżenie.

W większości linii ewolucyjnych ssaków, przedtrzonowce uległy mniej lub dalej idącym zmianom, zależnie od żywieniowej specjalizacji właściciela. Najpierwotniejszą formę zachowały wśród ssaków owadożernych oraz mięsożerców.

Dalej idącym modyfikacjom podlegały przedtrzonowce roślinożerców. Mogły być one zredukowane i taką sytuację obserwujemy często wśród gryzoni i zajęczaków. Innym częstym trendem jest molaryzacja, czyli upodabnianie w funkcji i wyglądzie do zębów trzonowych. Tą drogą poszła większość dużych ssaków kopytnych. W ten sposób zwierzęta te wydłużyły baterię zębów zaangażowanych w żucie. Również naczelnie, w tym my – ludzie, mamy zmolaryzowane przedtrzonowce.

Na zębach trzonowych spoczywa największe brzemie – w największym stopniu są odpowiedzialne za rozdrabnianie i rozcieranie pokarmu, czyli za szeroko rozumiane „żucie”. Zdolność żucia pokarmu jest kolejną typowo ssaczą cechą, związaną z wykształceniem precyzyjnego zgryzu. Dokładne rozdrobnienie treści pokarmowej w pysku znacząco ułatwia późniejsze trawienie. Generalizując, ze względu na swój stałocieplny metabolizm, ssaki potrzebują pozyskiwać znacznie więcej energii z pożywienia, niż np. gady. Dzięki rozdrobnieniu pokarmu na małe cząsteczki, enzymy trawienne mogą nań działać ze wszystkich stron jednocześnie, zamiast powoli nadtrawiać powierzchnię większych brył pokarmu. Ujmując to inaczej, żucie zapewnia zwiększenie dostępnej dla enzymów powierzchni w stosunku do objętości cząstek pokarmu. Wyraźnie zwiększa to tempo i wydajność trawienia, pozwalając pozyskać więcej substancji pokarmowych w krótszym czasie.

Rozdrabnianie pokarmu ma szczególne znaczenie w przypadku roślin, których ściany komórkowe zbudowane są z celulozy, hemicelulozy i ligniny – substancji, których ssaki trawić nie potrafią. W tym przypadku, zadaniem żucia jest nie tylko rozdrabnianie pokarmu na mniejsze cząstki, ale również uszkodzanie i przerywanie ścian komórkowych, tak aby odżywcza zawartość komórek mogła zostać uwolniona i poddana trawieniu. Również chityna, z której zbudowane są pancerze owadów, nie jest

szczególnie lekkostrawnym surowcem. Odwrotna prawidłowość dotyczy mięsa, które jest relatywnie łatwostrawne, wobec czego nie musi podlegać aż tak dokładnej obróbce.

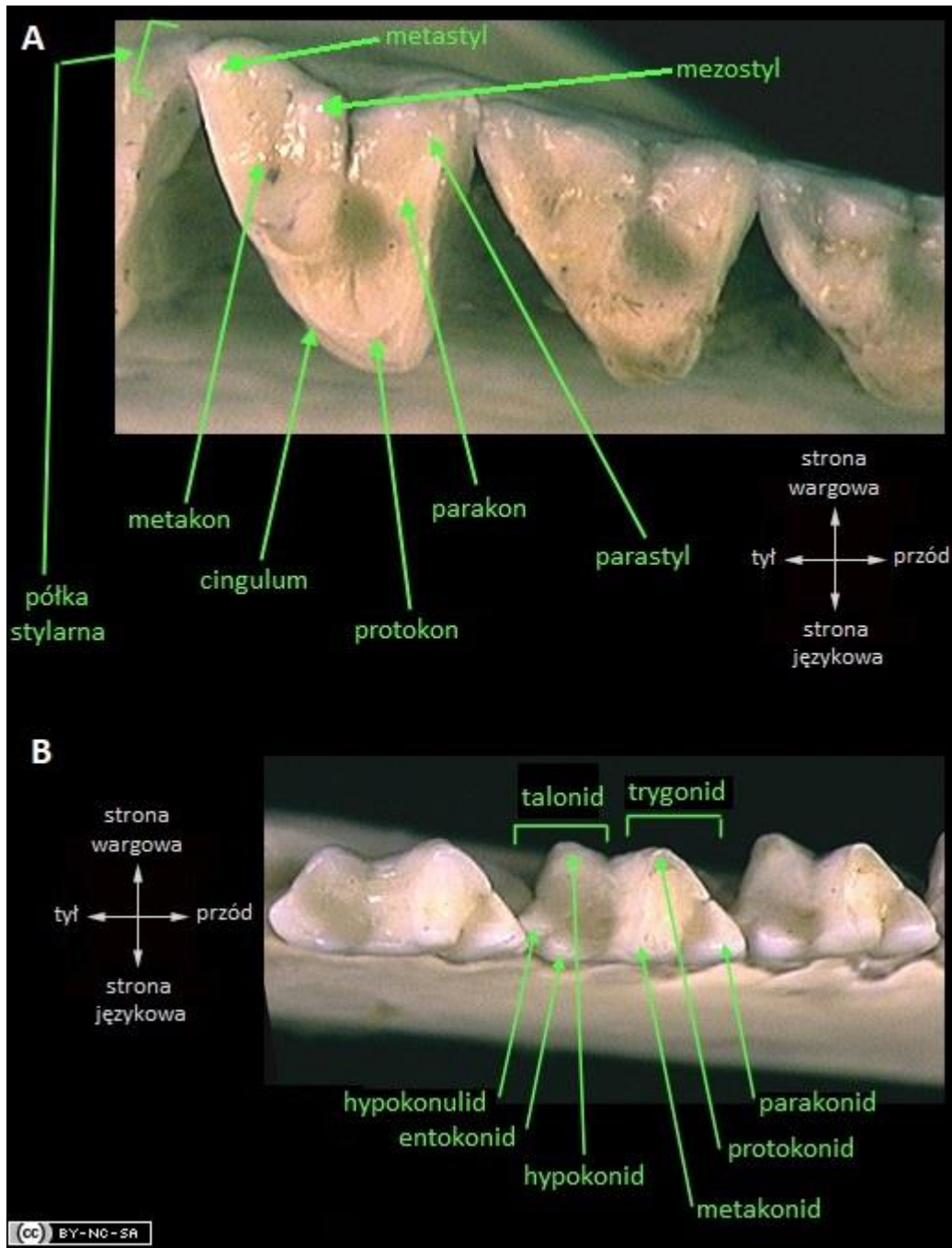
### **3. Trzonowce trybosfeniczne i podstawowe nazewnictwo różnych elementów korony zębów trzonowych**

Pierwotne ssaki Theria miały tzw. trybosfeniczne zęby trzonowe (ryc. 3). Taką ich budowę zachowały np. współczesne oposy, należące do torbaczy. Patrząc od strony cierniej, górny trybosfeniczny ząb trzonowy (ryc. 3 A) ma trójkątny zarys. Tworzą go trzy główne guzki – dwa położone mniej więcej w linii środkowej zęba (parakon z przodu i metakon z tyłu) i jeden po stronie językowej (protokon).

U podstawy, koronę może obrzeżać pogrubiony wałeczek ze szkliwa, który nazywamy cingulum (może mieć również formę wąskiej pułeczki, a nie wałeczka). Cingulum może, ale nie musi występować na całym obwodzie korony. Po stronie wargowej zębów trybosfenicznych, cingulum jest zwykle rozbudowane w szerszą półkę stylarną. Nosi ona akcesoryczne guzki zwane stylami: parastyl z przodu, mezostyl po środku i metastyl z tyłu. Nie widać tego dobrze na Ryc. 3 A, ale styte są niższe od guzków głównych.

Główne wargowe guzki (parakon i metakon) noszą na sobie ostre krawędzie – kristy. Z pomocą krist, guzki łączą się ze sobą nawzajem oraz ze skrajnymi stylami: metakon z metastylem, a parakon z parastylem. Powstałą ciągłą strukturę nazywamy ogólnie lofem – w tym konkretnym przypadku jest to ektolof (bo znajduje się po „zewnątrznej” stronie korony, stąd „ekto-”). Pomiędzy parakonem i metakonem, ektolof zwykle jest wcięty w stronę wargową, ale w pierwotnej formie zębów trybosfenicznych nie dosięga i nie łączy się z mezostylem. Ektolof tworzy ostrą krawędź i wyznacza stosunkowo płaskie, boczne powierzchnie guzków – elementy te wchodziły w interakcję z odpowiednikami na zębie dolnym i są zaangażowane w cięcie pokarmu.

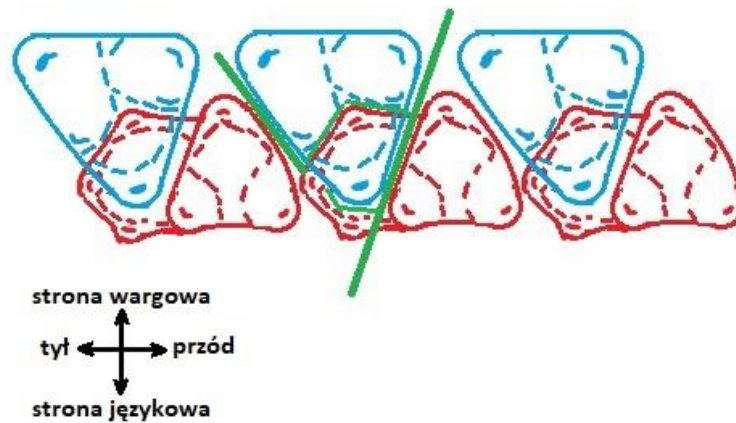
Zęby dolne (w zuchwie; ryc. 3 B) są zbudowane nieco inaczej. Posiadają one przednią, trójkątną część zwaną trygonidem, która jest zbudowana analogicznie do zębów górnych, z tą różnicą, że wierzchołek trójkąta jest skierowany w stronę wargową. Poszczególne guzki noszą nazwy analogiczne do zęba górnego, tylko że z dodatkiem końcówki „-id”: parakonid z przodu, metakonid z tyłu i protokonid po stronie wargowej.



**Ryc. 3.** Budowa trybosfenicznych zębów trzonowych na przykładzie dydelfa wirginijskiego (*Didelphis virginiana*) **A.** Górne zęby trzonowe po prawej stronie szczęki. **B.** Dolne zęby trzonowe po lewej stronie żuchwy. Ryc. (A, B) Phil Myers, Animal Diversity Web. ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

Akcesoryczne elementy również nazywa się analogicznie do tych występujących na zębach górnych, z dodatkiem końcówki „-id”. Cingulid jest na przykład odpowiednikiem cingulum. W dolnych zębach trybosfenicznych nie występuje jednak odpowiednik półki stylarnej i związanych z nią guzków.





**Ryc. 4.** Schemat okluzji (zgryzu) zębów trybosfenicznych. Schemat przedstawia zęby widziane z góry po lewej stronie szczęk. Górne zęby (niebieskie) są „przezroczyste”, aby widoczne były szczegóły okluzji. W czasie żucia, protokon górnych zębów wchodzi w zagłębienie na talonidzie zębów dolnych (czerwonych) odpowiadając za miażdżenie i rozcieranie pokarmu. Zielonymi liniami zaznaczono główne płaszczyzny wzdłuż których następuje cięcie. Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie (Domena Publiczna).

Do trygonidu doczepiony jest z tyłu talonid, w którego środku znajduje się zagłębienie utworzone przez obrzeżające guzki: hypokonid od strony wargowej i entokonid od strony językowej. Zagłębienie jest zamknięte z tyłu dodatkowym guzkiem – hypokonulidem. Dodatkowe guzki zębów dolnych, związane z samą koroną, a nie z cingulidem, otrzymują w nazwach końcówkę „-konulid” (a w zębach górnych „-konul”). Talonid jest wyraźnie niższy od trygonidu.

W czasie żucia (ryc. 4), trygonid zęba dolnego wchodzi dokładnie pomiędzy zęby górne, wywierając na pożywieniu siły ścinające. Jednocześnie, protokon zęba górnego wchodzi w zagłębienie na talonidzie zęba dolnego, tworząc układ przypominający tłuczek i młódkę (analogicznie, hypokonid wchodzi w zagłębienie pomiędzy guzkami głównymi zęba górnego). W ten sposób, trybosfeniczne zęby trzonowe żują na dwa sposoby – rozcinają pokarm na drobniejsze fragmenty, które następnie są miażdżone na talonidzie. Jest to świetne rozwiązanie dla wszystkożernego zwierzęcia, którego pożywienie może mieć zróżnicowaną twardość i wytrzymałość. Żując, opus odchyła żuchwę w bok, tak aby górne i dolne zęby po danej stronie szczęki znalazły się naprzeciwko siebie. Przy zamykaniu szczęk, ruchowi do góry towarzyszy ruch do przodu i do środka.

| Proponowany w mniejszym tekście odpowiednik polski | Oryginalne pojęcie w języku angielskim | Krótki opis                                                                                                                                                                                                                                                              |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| cingulid                                           | cingulid                               | Struktura w zębie dolnym analogiczna do cingulum w zębie górnym (patrz cingulum).                                                                                                                                                                                        |
| cingulum                                           | cingulum                               | Wałeczek lub półeczka ze szkliwa otaczająca u podstawy koronę zęba górnego (nie musi występować na całym obwodzie).                                                                                                                                                      |
| ektolof                                            | ectoloph                               | Podłużny lof (patrz lof) w zębach górnych, łączący ze sobą guzki po wargowej stronie korony (w tym również akcesoryczne style).                                                                                                                                          |
| entokonid                                          | entoconid                              | Jeden z głównych guzków dolnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie językowej na talonidzie.                                                                                                                                              |
| hypokon                                            | hypocone                               | Jeden z głównych guzków górnych zębów trzonowych; nie występował w pierwotnym uzębieniu ssaków - pojawił się w ewolucji później, prawdopodobnie niezależnie w różnych grupach. Występuje po stronie językowej, z tyłu.                                                   |
| hypokonid                                          | hypoconid                              | Jeden z głównych guzków dolnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie wargowej na talonidzie.                                                                                                                                               |
| językowa (strona, kierunek)                        | lingual                                | Przymiotnik określający położenie danej struktury na zębie po stronie zwróconej do wnętrza pyska, czyli w stronę języka; także analogiczny kierunek ruchu w czasie żucia.                                                                                                |
| konul (l. p.) / konule (l. m.)                     | conule (l. p.) / conuli (l. m.)        | Ogólne określenie mniejszych, akcesorycznych guzków zębów, które występują w obrębie właściwej korony, a nie na cingulum; nazwy konkretnych guzków zapożyczają początek od sąsiadujących guzków głównych z dodatkiem końcówki "-konul", np. parakonul (sąsiad parakonu). |
| konulid (l. p.) / konulidy (l. m.)                 | conulid (l. p.) / conulids (l. m.)     | Występujący na zębie dolnym odpowiednik konulu (patrz konul)                                                                                                                                                                                                             |
| krista                                             | crista                                 | Występujący na górze zęba górnego ostrokrawędzisty grzbiet. Jeden gózek może nosić wiele krist. Jeśli krista łączy ze sobą dwa lub więcej guzków, wówczas wraz z nimi nazywana jest już lofem.                                                                           |

**Tab. 1.** Najważniejsze pojęcia związane z topologią i morfologią zębów trzonowych ssaków.

| Proponowany w niniejszym tekście odpowiednik polski | Oryginalne pojęcie w języku angielskim | Krótki opis                                                                                                                                                         |
|-----------------------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| kristid                                             | cristid                                | Występujący na zębie dolnym odpowiednik kristy (patrz krista).                                                                                                      |
| lof                                                 | loph                                   | Ciągły grzbiet łączący ze sobą dwa lub więcej guzków zęba górnego. Nazwy konkretnych lofów biorą początek od głównych guzków, które łączą, np. protolof.            |
| lofid                                               | lophid                                 | Występujący na zębie dolnym odpowiednik lofu (patrz lof)                                                                                                            |
| metakon                                             | metacone                               | Jeden z głównych guzków górnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie wargowej, z tyłu.                                                |
| metakonid                                           | metaconid                              | Jeden z głównych guzków dolnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie językowej, z tyłu na trygonidzie.                                |
| metalof                                             | metaloph                               | Tylny lof (patrz lof) na górnym zębie bilofodontowym, łączący metakon z hypokonem.                                                                                  |
| parakon                                             | paracone                               | Jeden z głównych guzków górnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie wargowej, z przodu.                                              |
| parakonid                                           | paraconid                              | Jeden z głównych guzków dolnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie językowej, z przodu na trigonidzie.                              |
| protokon                                            | protocone                              | Jeden z głównych guzków górnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie językowej, samotnie lub z przodu, jeśli występuje hypokon.       |
| protokonid                                          | protoconid                             | Jeden z głównych guzków dolnych zębów trzonowych; w pierwotnym uzębieniu ssaków ułożony po stronie wargowej na trigonidzie (samotnie).                              |
| protolof                                            | protoloph                              | Przedni lof (patrz lof) na górnym zębie bilofodontowym, łączący protokon z parakodem.                                                                               |
| przednia (strona, kierunek)                         | mesial/anterior                        | Przymiotnik określający położenie danej struktury na zębie po stronie zwróconej w kierunku przedniego końca pyska; także analogiczny kierunek ruchu w czasie żucia. |

Tab. 1. cd. Najważniejsze pojęcia związane z topologią i morfologią zębów trzonowych ssaków.

| Proponowany w niniejszym tekście odpowiednik polski | Oryginalne pojęcie w języku angielskim | Krótki opis                                                                                                                                                                                                                                                                             |
|-----------------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| styl (l. p.) / style (l. m.)                        | style (l. p.) / styli (l. m.)          | Ogólne określenie mniejszych, akcesorycznych guzków zębów, które występują na cingulum zębów górnych, najczęściej na tzw. półce stylarnej; nazwy konkretnych guzków zapożyczają początek od sąsiadujących guzków głównych z dodatkiem końcówki "-styl", np. parastyl (sąsiad parakonu). |
| stylid (l. p.) / stylidy (l. m.)                    | stylid (l. p.) / stylids (l. m.)       | Występujący na zębie dolnym odpowiednik stylu (patrz styl)                                                                                                                                                                                                                              |
| talonid                                             | talonid                                | W pierwotnym uzębieniu ssaków tylna część dolnych zębów trzonowych, zbudowana z dwóch głównych guzków (hypokonidu i entokonikdu) obrzeżających środkowe zagłębienie.                                                                                                                    |
| trygonid                                            | trigonid                               | W pierwotnym uzębieniu ssaków przednia część dolnych zębów trzonowych, zbudowana z trzech guzków głównych (protokonidu, parakonidu i metakonidu) ułożonych w kształt trójkąta.                                                                                                          |
| tylna (strona, kierunek)                            | distal/posterior                       | Przymiotnik określający położenie danej struktury na zębie po stronie zwróconej w kierunku tylnego końca pyska; także analogiczny kierunek ruchu w czasie żucia.                                                                                                                        |
| wargowa (strona, kierunek)                          | labial/buccal                          | Przymiotnik określający położenie danej struktury na zębie po stronie zwróconej na zewnątrz pyska, czyli w stronę warg; także analogiczny kierunek ruchu w czasie żucia.                                                                                                                |
| zęby policzkowe                                     | cheek teeth                            | Ogólna nazwa dla wszystkich zębów położonych w szczękach z tyłu za kłami - obejmuje zęby przedtrzonowe oraz trzonowe.                                                                                                                                                                   |

**Tab. 1. cd.** Najważniejsze pojęcia związane z topologią i morfologią zębów trzonowych ssaków.

Żucie odbywa się zawsze tylko po jednej stronie szczęk w danym momencie – w tym sensie, że zęby po drugiej stronie nie wchodzi nigdy w kontakt ze sobą nawzajem. Różni się to od sytuacji występującej w ludzkich szczękach. W czasie spoczynku, nasze górne i dolne zęby znajdują się naprzeciwko siebie. U znacznej części ssaków dolna szczęka jest jednak węższa niż górna – zwierzęta muszą więc wybrać stronę żucia, odchylając w tym kierunku żuchwę. Dolne zęby po przeciwnej stronie znajdują się wówczas po stronie językowej swoich górnych odpowiedników i nigdy nie wchodzi z nimi w kontakt.

Ludzie nie są oczywiście jedynymi wyjątkami od tej reguły. Dzielimy tą cechę chociażby z naszymi kuzynami pośród naczelnych. Podobna sytuacja występuje u wielu gryzoni, a także u słoń.

Uważa się, że zęby trzonowe wszystkich współczesnych ssaków Theria wyewoluowały z trybosfenicznego pierwowzoru. Działo się to poprzez zmianę położenia, rozmiarów, czy zmianę wzajemnych proporcji guzków głównych. Do już istniejących były dodawane nowe guzki główne, a inne zanikały. Pojawiały się też różne zgrubienia, fałdki, czy ostrokrawędziste grzbiety (kristy) oraz guzki akcesoryczne.

#### 4. Formuła zębowa i skróty stosowane w publikacjach naukowych

W swojej ewolucji, zęby ssaków zmieniały nie tylko swój kształt, ale także liczbę – głównie poprzez redukcję. Liczbę poszczególnych zębów podaje się najczęściej w postaci tzw. formuły zębowej, która określa liczbę górnych i dolnych zębów po jednej stronie

szczęk. Formuła zębowa może być wyrażona np. tak:  $\frac{3, 1, 4, 3}{3, 1, 4, 3}$ . Formuła zębowa rozpoczyna się od przodu pyska (od siekaczy) i podąża ku tyłowi. Zapis ten oznacza zatem, że zwierzę posiada po jednej stronie szczęki trzy siekacze, jeden kieł, cztery przedtrzonowce oraz trzy zęby trzonowe. W tym przypadku, takie same ilości poszczególnych zębów występują również w pojedynczej gałęzi żuchwy. Tą samą informację można również wyrazić takim zapisem: 3/3, 1/1, 4/4, 3/3. Tak się składa, że podana formuła odpowiada pierwotnemu stanowi u ssaków łożyskowych. My, ludzie, mamy zredukowaną liczbę zębów, tak że nasza formuła zębowa wygląda następująco: 2/2, 1/1, 2/2, 3/3. Przy tym trzecie, ostatnie trzonowce (tzw. zęby mądrości) wyżynają się u nas późno, bo nawet w wieku ok. 20 lat, a czasami nie wyżynają się wcale. Ze względu na nasze bardzo krótkie szczęki, często też wyżynają się niepoprawnie (np. pod kątem) i wymagają wówczas usunięcia.

Z kolei pierwotna formuła zębowa torbaczy przedstawia się tak: 5/4, 1/1, 3/3, 4/4. Oposy do dzisiaj posiadają tą pierwotną formułę (ryc. 2). Jednocześnie, jedynie trzeci przedtrzonowiec ma u torbaczy swojego mlecznego prekursora. Pozostałe, tj. zęby

trzonowe, dwa pierwsze przedtrzonowce, siekacze i kły wyżynają się od razu jako zęby stałe. Brak wymiany większości zębów jest uważany za cechę zaawansowaną torbaczy.

W literaturze naukowej poszczególne zęby podaje się najczęściej w formie skróconej (tab. 2), za pomocą pierwszej litery ich anglojęzycznej nazwy oraz kolejnych cyfr, w zależności od pozycji w szczękach (licząc od przodu). W ten sposób, siekacze oznaczane są literą „I” (*incisors*, ang., l. m.), kły literą „C” (*canines*, ang., l. m.), przedtrzonowce literą „P” (*premolars*, ang., l. m.), a zęby trzonowe literą „M” (*molars*, ang., l. m.). Są dwie główne szkoły rozróżniania w zapisie skrótowym górnych i dolnych zębów (tab. 3). W jednym wariantcie używa się odpowiednio wielkich liter dla górnych zębów oraz małych liter dla dolnych zębów, np. M1 – oznacza pierwszy górny trzonowiec, zaś m1 – pierwszy dolny trzonowiec. Cyfry mogą być zapisywane w indeksie dolnym. W drugim wariantcie zawsze używa się jednego rozmiaru liter (najczęściej wielkich), a numer zęba zapisuje się w indeksie górnym dla górnych zębów lub w indeksie dolnym dla zębów dolnych – np. zapis C<sup>1</sup> oznacza kieł górny, zaś zapis C<sub>1</sub> – kieł dolny. Cyfr zapisanych normalnym tekstem używa się, gdy nie jest czynione rozróżnienie na zęby górne i dolne, np. P2. W dalszej części niniejszego tekstu będziemy wykorzystywać właśnie ten drugi wariant. Zęby mleczne najczęściej oznacza się dodając literkę „D” (*deciduous*, ang.), np. dP<sup>1</sup> oznacza pierwszy górny mleczny przedtrzonowiec. Numeracja zębów, o ile to tylko możliwe, odwołuje się zawsze do pierwotnej formuły zębowej. Jeśli jakieś zwierzę w drodze ewolucji utraciło dwa pierwsze przedtrzonowce, to pozostające w szczękach zęby będą ponumerowane odpowiednio P3 i P4, pomimo tego, że nie poprzedzają ich żadne inne zęby tego typu. Od tej reguły często się jednak odstępkuje, zwłaszcza jeśli nie wiadomo, które z zębów uległy zanikowi, a które pozostały w uzębieniu.

| skrót | nazwa angielska (l. m.) | nazwa polska (l. m.) |
|-------|-------------------------|----------------------|
| I     | incisors                | siekacze             |
| C     | canines                 | kły                  |
| P     | premolars               | zęby przedtrzonowe   |
| M     | molars                  | zęby trzonowe        |
| D     | deciduous teeth         | zęby mleczne         |

**Tab. 2.** Skróty dla poszczególnych typów zębów stosowane w publikacjach naukowych.

|                   | <b>ząb górny</b> | <b>ząb dolny</b> |
|-------------------|------------------|------------------|
| <b>Variant I</b>  | M1               | m1               |
| <b>Variant II</b> | M <sup>1</sup>   | M <sub>1</sub>   |

**Tab. 3.** Dwa warianty rozróżniania w zapisie skrótowym zębów górnych i dolnych, najczęściej spotykane w publikacjach naukowych.

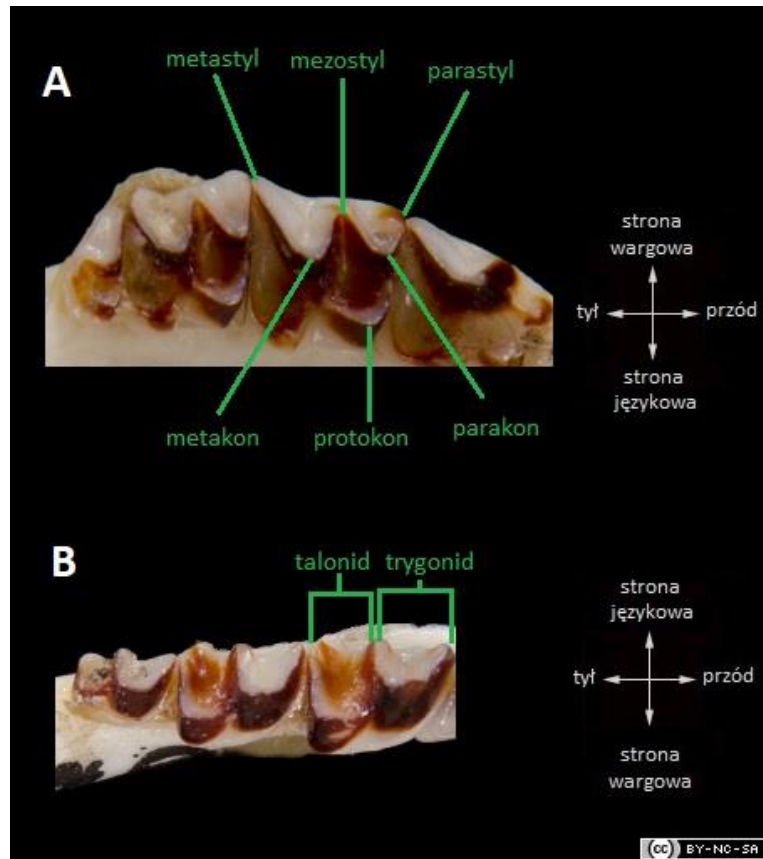
Warto zwrócić uwagę na pewne różnice w nazewnictwie pomiędzy różnymi dyscyplinami nauki, jeśli chodzi o nasz własny gatunek. Paleontologia, czy też biologia ewolucyjna oraz zoologia, odwołują się do pierwotnego uzębienia ssaków i obserwacji, że u łżyskowców zęby trzonowe zawsze pojawiają się od razu jako zęby stałe, podczas gdy (pierwotnie) cztery zęby przedtrzonowe mają swoich mlecznych prekursorów. W tym ujęciu, ludzie posiadają w mlecznym uzębieniu (po jednej stronie szczęki) dwa siekacze, jeden kieł oraz dwa przedtrzonowce. Tym niemniej, medycyna (stomatologia), zapewne ze względu na ich formę i funkcję, traktuje dwa mleczne przedtrzonowce, jako zęby trzonowe. Stąd w opisach odwołujących się do wiedzy medycznej można znaleźć informację, że u ludzi to zęby przedtrzonowe wyzynają się od razu jako zęby stałe, a zęby trzonowe mają mlecznych prekursorów (z wyjątkiem zębów mądrości), co niestety jest mylące i nieprawdziwe z ewolucyjnego punktu widzenia. Stomatologia używa również swojego własnego systemu numerowania zębów.

## 5. Zróźnicowanie zębów trzonowych ssaków

### 5.1. Zęby dilambdodontowe i zalambdodontowe

Jak wspomnieliśmy w rozdziale poświęconym zębom trybosfenicznym, wargowe guzki główne górnych trzonowców oraz skrajne style łączą się ostrokrawędzistymi kristami, tworząc razem ektolof. W tej pierwotnej konfiguracji, ektolof może być wcięty w stronę wargową pomiędzy parakonem i metakonem, ale nie dosięga do środkowego guzka akcesorycznego półki stylarnej – mezostylu.

U niektórych wszystko, a przede wszystkim owadożernych ssaków, zęby trybosfeniczne ewoluowały tak, że ektolof połączył się również z mezostylem, półka stylarna wyciągnęła się wszcz, a cała konstrukcja stała się jeszcze wyraźniej ostrokrawędzista. Patrząc na



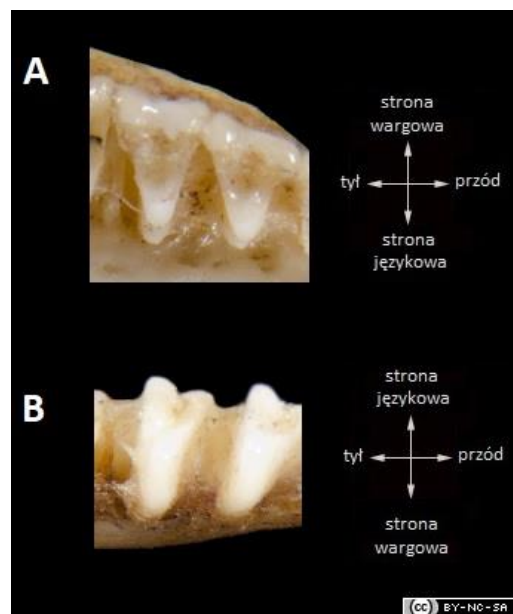
**Ryc. 5.** Budowa zębów dilambdodontowych na przykładzie ryjówki krótkoogonowej (*Blarina brevicauda*) **A.** Górne zęby trzonowe po prawej stronie szczęki. **B.** Dolne zęby trzonowe po prawej stronie żuchwy. Ryc. (A, B) Phil Myers, Animal Diversity Web. (CC BY-NC-SA 3.0). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie (CC BY-NC-SA 4.0).

takie trzonowce od strony ciernej, łatwo zauważyć wyraźnie „W-kształtny” ektolof. Takie zęby nazywa się dilambdodontowymi (ryc. 5). Twórcom nazwy kształt ektolofu skojarzył się bowiem z dwiema ustawionymi obok siebie greckimi literami lambda:  $\Lambda\Lambda$ . Pierwotną formę zębów dilambdodontowych można obserwować u niektórych oposów (Didelphidae), ale w swojej zaawansowanej formie występują u owadożernych ryjówkowatych (Soricidae), kretowatych (Talpidae) i części nietoperzy (Chiroptera). W stosunku do trybosfenicznego pierwowzoru, w zębach dilambdodontowych wyraźnemu wydłużeniu uległa sumaryczna długość ektolofu, zwiększając efektywność cięcia. Protokon, nie wchodzący w budowę ektolofu, może być obecny, ale może też ulegać redukcji. Talonid zębów dolnych ma rozmiary podobne do trygonidu.



Zęby dilambdodontowe wciąż mogą spełniać podwójną funkcję – tj. zarówno miażdżyć/rozcierać, jak i ciąć, jednak ten ostatni komponent wyraźnie dominuje. Ma to zapewne związek z rozdrabnianiem chitynowych pancerzy owadów.

W niektórych grupach ssaków doszło jednak do modyfikacji, która polega bądź na zaniku parakonu (w przypadku torbaczy), bądź też metakonu (wśród łżyskowców; możliwe, że ulega on zrośnięciu z parakonem). Efektem jest „V-kształtny” ektolof (jedna litera  $\Lambda$ ), a zęby takie nazywamy zalambdodontowymi (ryc. 6). Nie wchodzący w budowę ektolofu protokon jest najczęściej silnie zredukowany lub brak go zupełnie. Podobna prawidłowość dotyczy talonidu zęba dolnego.



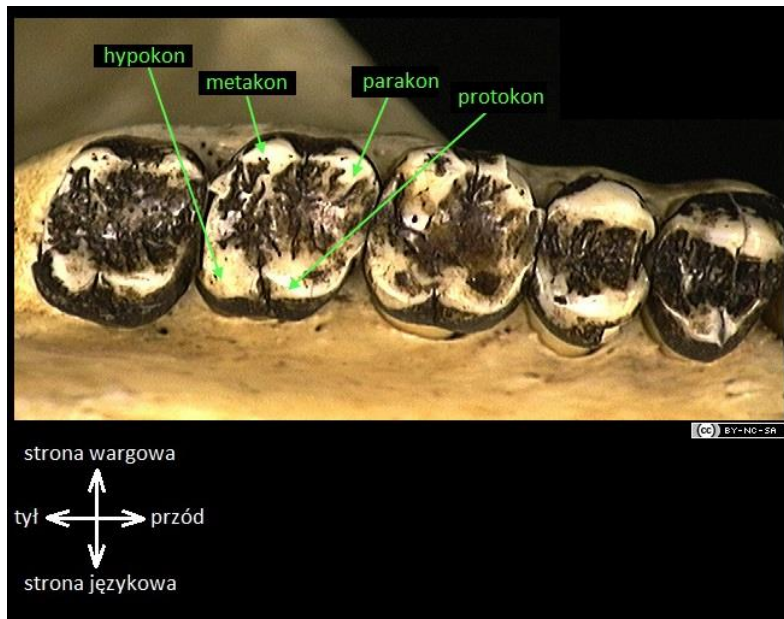
**Ryc. 6.** Budowa zębów zalambdodontowych na przykładzie żółtokreta górskiego (*Chlorotalpa sclateri*) **A.** Górne zęby trzonowe po prawej stronie szczęki. **B.** Dolne zęby trzonowe po prawej stronie żuchwy. Ryc. (A, B) Phil Myers, Animal Diversity Web. (CC BY-NC-SA 3.0). Zmieniono przez Michała Łoba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie (CC BY-NC-SA 4.0).

Badacze wciąż nie są pewni, jaką ewolucyjną korzyść mogło przynieść wykształcenie się zębów zalambdodontowych ich właścicielom. Usunięcie połowy „W” wyraźnie zmniejsza efektywność przeżuwania, oferując mniej „ostrzy” przypadających na dany ząb. Po części jest to rekompensowane znacznym poprzecznym wyciągnięciem powierzchni zębów. Mimo to, adaptacyjne znaczenie zębów zalambdodontowych wymyka się na razie naszemu zrozumieniu.

Zęby zalambdodontowe występują współcześnie m.in. u żółtokretowatych (Chrysochloridae) i almikowatych (Solenodontidae). Dieta tych zwierząt nie różni się zasadniczo od innych owadożerców, którzy posiadają zęby dilambdodontowe.

## 5.2. Zęby bunodontowe

Być może najważniejszą modyfikacją zębów trybosfenicznych, która prawdopodobnie pojawiła się niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych ssaków, było wykształcenie



**Ryc. 7.** Bunodontowe górne prawe zęby trzonowe szympansa (*Pan troglodytes*). Na ilustracji widać również dwuguzkowe zęby przedtrzonowe (dwa pierwsze z prawej). [Zdj.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web. ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

nowego, czwartego guzka na zębach górnych – hypokonu (ryc. 7). W ten sposób korona nabrała z grubsza kwadratowego zarysu, z parakonem z przodu po stronie wargowej, protokonem z przodu po stronie językowej, metakonem z tyłu po stronie wargowej i nowym hypokonem z tyłu po stronie językowej. Ze strony zębów dolnych, odpowiedzią na ten nowy układ jest często zanik parakonidu i re-aranżacja pozostałych guzków tak, że również przybierają z grubsza kwadratowy bądź prostokątny zarys. Hypokon pojawił się na zębach górnych najprawdopodobniej w związku ze zwiększającym się udziałem pokarmu roślinnego. Dodatkowy guzek dodawał bowiem nowe powierzchnie, które można wykorzystać zarówno do cięcia, jak i miażdżenia/rozcierania.

Podstawową formą takich kwadratowych zębów jest budowa bunodontowa (ryc. 7-10). Zęby bunodontowe cechują się relatywnie niskimi i tępymi guzkami, rozdzielonymi od siebie dolinami. Na guzkach mogą występować ostrokrawędziste kristy (ryc. 10), ale co do zasady, nie łączą one ze sobą guzków w ciągłe struktury, czyli lofy. W poszczególnych liniach ewolucyjnych, do głównych guzków były niekiedy dodawane różne guzki akcesoryczne, a w niektórych pojawiły się nawet nowe guzki główne. Na ich powierzchni mogły się też pojawiać liczne, wtórne zafałdowania. Tak wyglądają M2 i M3 współczesnych i wielu kopalnych świniowatych (ryc. 8).



**Ryc. 8.** Bunodontowe zęby trzonowe świni (*Sus scrofa*) z licznymi dodatkowymi zafałdowaniami oraz akcesorycznymi guzkami. [Zdj.](#) Metju12 (domena publiczna).



**Ryc. 9.** Bunodontowe górne prawe zęby trzonowe wydry morskiej (*Enhydra lutris*). [Zdj.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web. ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).



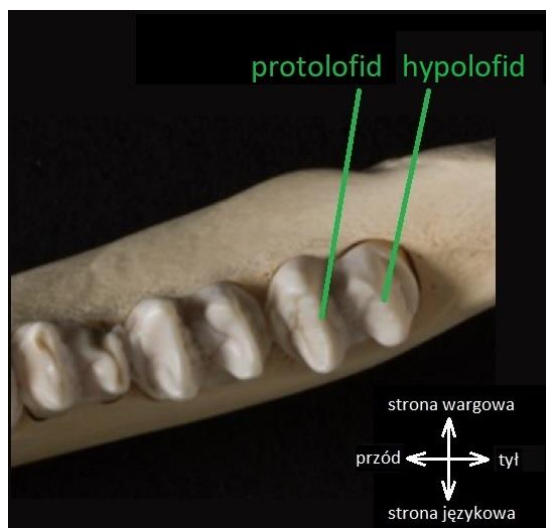
**Ryc. 10.** Bunodontowy prawy M<sup>2</sup> niedźwiedzia brunatnego (*Ursus arctos*). [Zdj.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web. ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

Zęby bunodontowe stanowią kompromis pomiędzy cięciem i miażdżeniem. W związku z tym, występują często w szczękach wszystkożerców, których pokarm może cechować się najrozmaitszymi właściwościami mechanicznymi. Trzonowce bunodontowe sprawdzają się też wśród owocożerców. Tego typu zęby mają wspomniane już świniowate (Suidae; ryc. 8), ale też niedźwiedziowate (Ursidae; ryc. 10), czy szopowate (Procyonidae). Występują też licznie wśród naczelnych (Primates). Bunodontowe zęby mają m.in. szympansy (ryc. 7), a także my, ludzie.

Bunodontowe zęby o płaskich guzkach występują też u durofagów, czyli zwierząt odżywiających się wyjątkowo twardym pokarmem. Dla przykładu, wydry morskie (ryc. 9) wykorzystują swoje trzonowce do rozprawiania się z muszlami mięczaków, którymi się żywią. Trzeba jednak zaznaczyć, że silnie zmodyfikowane zęby tego drapieżnika są oparte na trzyguzkowym wzorcu.

### 5.3. Zęby lofodontowe

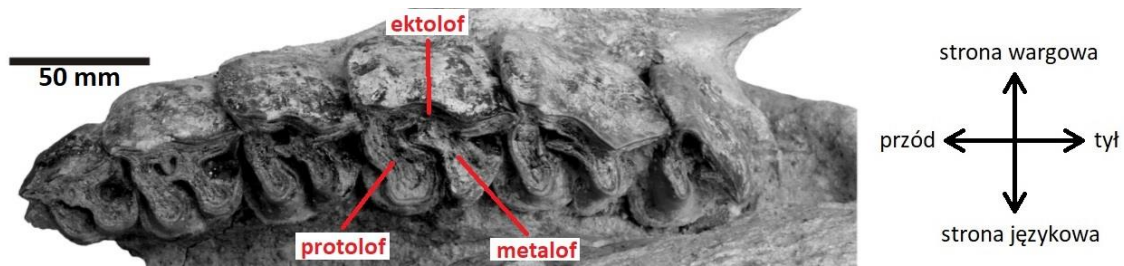
Włóknisty pokarm roślinny (np. liście i pędy) jest stosunkowo wytrzymały na miażdżenie oraz ścieranie. Najlepszym sposobem rozdrobnienia takiej żywności jest całkowite przerwanie jego ciągłości, czyli cięcie. W tym przypadku tnący komponent okluzji dwóch



**Ryc. 11.** Fragment żuchwy tapira amerykańskiego (*Tapirus terrestris*) z widocznymi bilofodontowymi zębami trzonowymi ( $M_1$ - $M_3$ ).

Ryc. Hohl i wsp., 2020 ([CC BY 4.0](#)). Zmieniono.

zębów nabiera więc większego znaczenia. Ssaki odżywiające się tego typu pokarmem często wykształcają lofodontową budowę zębów. Może się ona wywodzić z budowy bunodontowej poprzez pojawienie się poprzecznych i/lub podłużnych, ostrokrawędzistych grzbietów (krist w zębach górnych, kristidów w zębach dolnych) łączących poszczególne guzki w ciągłe struktury (lofy w zębach górnych, lofidy w zębach dolnych). Jeśli ta modyfikacja oparta jest na cztero-guzkowym zębie, mogą wówczas powstać dwa poprzeczne lofy (protolof z przodu i metalof z tyłu; odpowiednio w zębach dolnych: protolofid i hypolofid), a taki ząb nazywamy bilofodontowym (ryc. 11). Wiele naczelnych posiada taką budowę zębów. Bilofodontowe zęby dolne posiadają też tapiry (ryc. 11). Tapiry reprezentują zaawansowaną ewolucyjnie budowę lofów. U naczelnych i wielu innych ssaków często są one pierwotniejsze – stanowiąc raczej „mostki” pomiędzy wciąż wyróżnialnymi guzkami (ryc. 18). Jeśli zęby noszą jednocześnie lofy i guzki – czy to wciąż wyróżnialne w obrębie lofów, czy tym bardziej samodzielne – konstrukcję taką nazywamy bunolofodontową. Proste (prymitywne) bi- lub bunolofodontowe zęby mają niektóre pekari (*Tayassuidae*; inne są bunodontowe, tak jak ich kuzynki spośród świniowatych). Niektóre spośród kopalnych świniowatych również miały mniej lub bardziej lofodontowe zęby (podrodzina *Listriodontinae*).



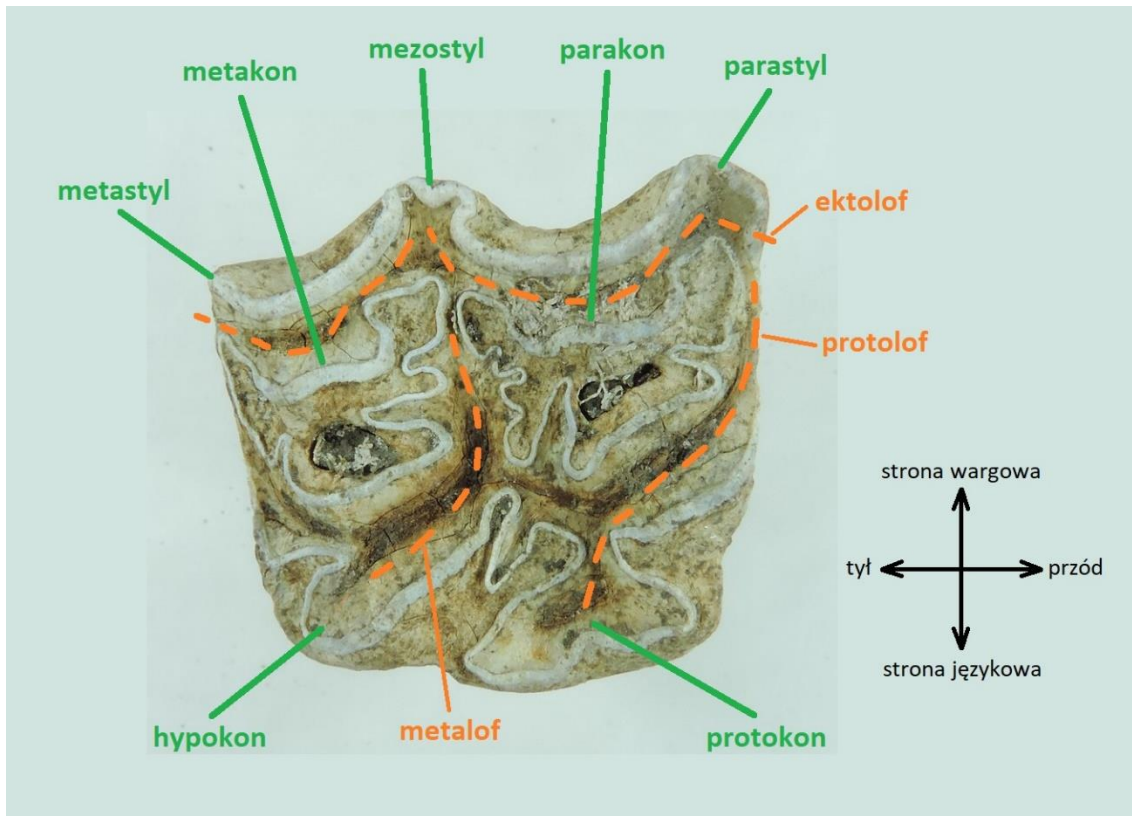
**Ryc. 12.** Trilofodontowe i ektolofodontowe górne lewe zęby trzonowe kopalnego nosorożca. Podłużny ektolof stanowi dominujący element tnący, ale protokon i hypokon, wieńczące po stronie językowej odpowiednio protolof i metalof, wciąż stanowią wyniesione struktury. Wymusza to dwufazowy sposób żucia, w trakcie którego żuchwa najpierw porusza się do góry i w stronę językową, a następnie do dołu i w stronę językową. [Zdj.](#) Antoine i wsp., 2012 ([CC BY 3.0](#)). Zmieniono.

Górne zęby tapirów oraz spokrewnionych z tapirami nosorożców (ryc. 12) i koni (ryc. 13) uległy jeszcze dalej idącym modyfikacjom, obejmującym dodatkowe kristy/kristidy zarówno o poprzecznym, jak i podłużnym przebiegu. Tworzą one skomplikowane wzory na powierzchni ciernej zębów. Główną „komplikacją” jest pojawienie się podłużnego ektolofu (ryc. 12), w budowę którego wchodzi guzki po wargowej stronie zęba (u tapirów ektolof jest wtórnie mocno zredukowany, tak że zęby są funkcjonalnie bilofodontowe). Cały ząb można nazywać trilofodontowym, ze względu na obecność trzech lofów.

Szczególnie gdy ektolof staje się dominującą strukturą, typ zęba, o którym pisaliśmy wyżej bywa też nazywany ektolofodontowym. Takie zęby trzonowe ma np. współczesny nosorożec czarny i wiele form kopalnych (ryc. 12). Charakterystyczne dla nich jest to, że o ile ektolof dominuje, to guzki po stronie językowej (protokon i hypokon) wciąż stanowią wyniesione struktury. W związku z tym, wzdłuż linii środkowej zęba powstaje podłużna dolina. Taka budowa wymusza dwufazowy tryb żucia (ryc. 14 A), gdzie w czasie okluzji żuchwa porusza się najpierw ku górze i w stronę językową, a następnie (kiedy dolne zęby natrafiają na wznoszące się protokon i hypokon) do dołu i dalej w stronę językową.

Z kolei u nosorożca białego, a w jeszcze większym stopniu u konia (ryc. 13), pierwotnie poprzeczne lofy (protolof i metalof) uległy podłużnemu wyciągnięciu, częściowo tracąc swoją indywidualność – łącząc się dodatkowymi, podłużnymi kristami i przybierając półksiężycowaty zarys (ryc. 13). Takie zęby bywają nazywane seleno-lofodontowymi,



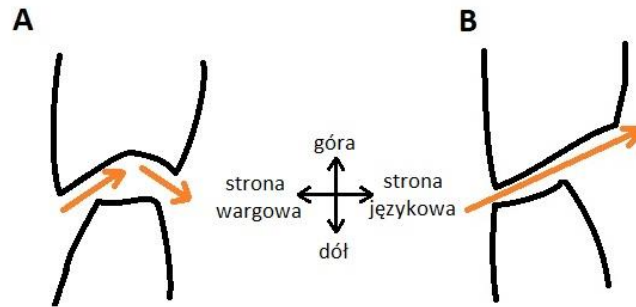


**Ryc. 13.** Seleno-lofodontowy i plagiolofodontowy górny prawy ząb trzonowy konia (*Equus ferus caballus*). Wiek nieznany (prawdopodobnie średniowiecze). Współczesny gatunek konia ma zęby o bardzo złożonej powierzchni cierniej. Na ilustracji zaznaczono kolorem zielonym – guzki, a kolorem pomarańczowym – lofy. Nie wyczerpuje to jednak ilości struktur wyróżnianych w tego typu zębach (obejmujących liczne załadowania, zamknięte bądź otwarte doliny itp.). W przeciwieństwie do ektolofodontowych zębów większości nosorożców (ryc. 12), zęby plagiolofodontowe mają raczej płaską powierzchnię cierną i w związku z tym, jednofazowy tryb żucia (ruch żuchwy do góry i w stronę językową). [Zdj.](#) Derby Museums Trust ([CC BY 2.0](#)). Zmieniono.

a gdy ich powierzchnia cierna jest wyraźnie płaska (jak u konia i nosorożca białego), stosuje się nazwę zębów plagiolofodontowych. Okluzja jest tu jednofazowa (ryc. 14 B).

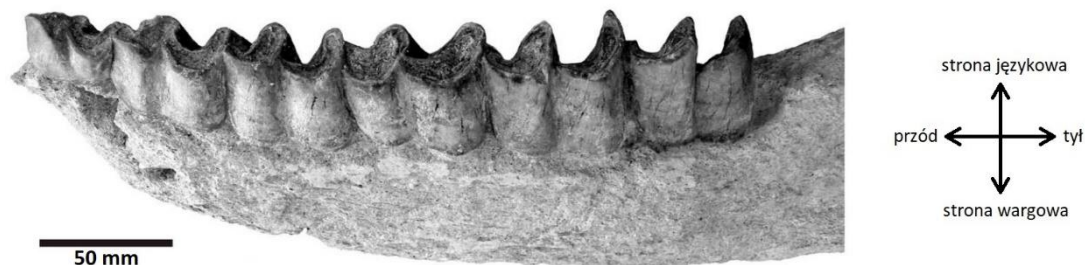
Za modyfikacjami zębów górnych podążają zęby dolne – tym niemniej, zmiany w ich budowie są zwykle dużo mniej zaawansowane i generalnie cechują się one prostszą budową niż zęby górne (ryc. 15).

Większość gryzoni i zajęczaków również posiada mniej lub bardziej lofodontowe uzębienie (ryc. 20). Zwierzęta te wyewoluowały je jednak niezależnie od nieparzystokopytnych, wobec czego w detalach budowy różnią się od tych, które zilustrowaliśmy w tym podrozdziale.



**Ryc. 14.** Schematyczny przekrój przez prawe górne i dolne zęby widziane od przodu: **A.** ektolofodontowe, w których językowe guzki wciąż stanowią wznoszące się struktury (większość współczesnych i kopalnych nosorożców oraz innych parzystokopytnych, w tym wiele kopalnych koni), **B.** plagiolofodontowe o płaskiej powierzchni ciernej (współczesny nosorożec biały, kopalny nosorożec włochaty, współczesny i część kopalnych koni). Pomarańczowymi strzałkami zaznaczono ruch dolnych zębów względem górnych w czasie okluzji. Ryc. Michał Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Na podstawie Fortelius, 1985.

Skrajnym przypadkiem zębów lofodontowych jest loksodontia (ryc. 16). Zęby loksodontowe są zbudowane z bardzo licznych, stosunkowo wąskich poprzecznych płyt zębowych. Zęby te działają jak tarki. Taką budową trzonowców cechują się współczesne słonie, jak i niektóre gryzonie. Głównym kierunkiem żucia (ruchu żuchwy w stosunku do czaszki) przy uzębieniu loksodontowym jest kierunek przód-tył.



**Ryc. 15.** Fragment lewej gałęzi żuchwy kopalnego nosorożca, uwidaczniający budowę zębów od P<sub>2</sub> do M<sub>3</sub>. [Zdj.](#) Antoine i wsp., 2012 ([CC BY 3.0](#)). Zmieniono.



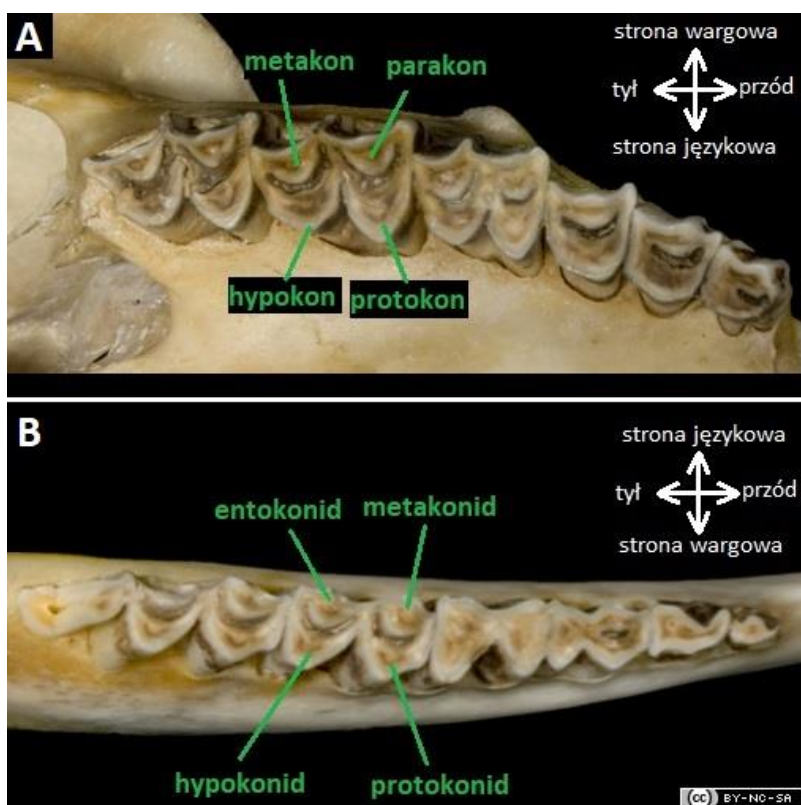
**Ryc. 16.** Ząb trzonowy mamuta włochatego (*Mammuthus primigenius*) z kolekcji PAN Muzeum Ziemi w Warszawie. Zęby mamutów, jak i współczesnych słoń, zbudowane są z bardzo licznych, poprzecznych płyt zębowych (wielu lofów). Takie zęby nazywamy loksodontowymi. Podobnie zbudowane zęby mają też niektóre gryzonie. Zdj. Loba Michał, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie.

#### 5.4. Zęby selenodontowe

Innym wariantem zębów przystosowanych do pożywiania się włóknistą roślinnością są zęby selenodontowe (ryc. 17), charakterystyczne dla ssaków parzystokopytnych (Artiodactyla) – wyjąwszy wszystkożerne świniokształtne (Suoidea = Suidae + Tayassuidae). Zęby selenodontowe cechują się podłużnym wyciągnięciem głównych guzków, które przybierają charakterystyczny półksiężycowaty zarys (stąd nazwa zębów). Guzki nie zlewają się jednak w lofy o takim charakterze, jak w zębach lofodontowych. Z czysto morfologicznej perspektywy, granica jest jednak dość płynna, a zasada działania obydwu typów zębów jest zbliżona. Dolne zęby selenodontowe przypominają zęby górne, ale są od nich węższe (ryc. 17B).

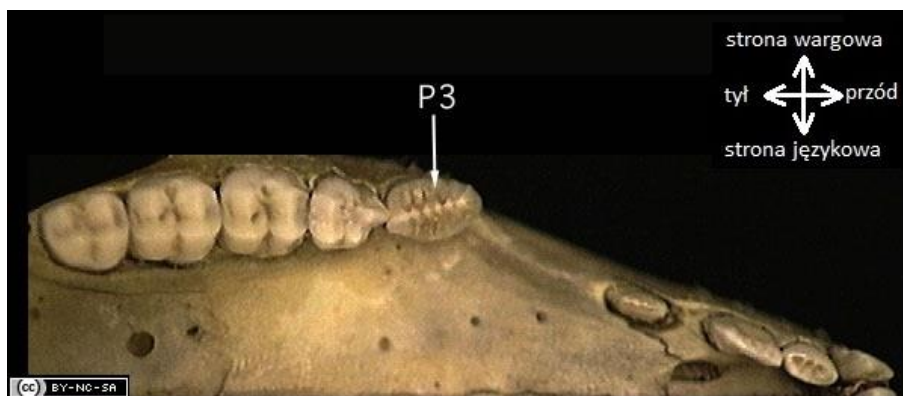
W zębach selenodontowych nie występują lofy poprzeczne, a głównym kierunkiem żucia jest kierunek wargowo-językowy (ruchy żuchwy na boki). Przynajmniej współcześnie, zęby selenodontowe występują jedynie u zwierząt, które cechują się posiadaniem wielokomorowych żołądków i zdolnością zwracania i ponownego przeżuwania pokarmu – są to przeżuwacze (Ruminantia) i wielbłądowate (Camelidae) – jedne i drugie należą do parzystokopytnych (Artiodactyla). Przedstawiciele obydwu grup, bezpośrednio po





**Ryc. 17.** Zęby selenodontowe na przykładzie kozy domowej (*Capra hircus*).  
**A.** Górne prawe zęby od P<sup>2</sup> do M<sup>3</sup>. **B.** Dolne prawe zęby od P<sub>2</sub> do M<sub>3</sub>.  
 Zdj. (A, B) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/)).

zebraniu, przeżuwają pokarm tylko pobieżnie, po czym trafia on do pierwszej komory żołądka (żwacza), w której zostaje poddany wstępnej fermentacji. Opisaaliśmy dokładnie ten proces w naszym [artykule poświęconym wołowatym](#). Dopiero kiedy zwierzęta napełnią żwacz, szukają spokojnego miejsca gdzie mogą odpocząć. Zwracają wówczas zbyt duże fragmenty pokarmu w postaci papkowatych kulek – w tym momencie treść pokarmowa jest już wstępnie przefermentowana i dobrze nawilżona. Żucie jest więc znacznie ułatwione. W związku z takim trybem odżywiania się, pomimo tego, że różne gatunki mają odmienne preferencje żywieniowe, ich zęby trzonowe nie różnią się od siebie zbyt mocno. Główną zmienną jest wysokość korony. Zróżnicowanie budowy korony jest o wiele większe pomiędzy różnymi gatunkami ssaków nieparzystokopytnych, które nie mają zdolności przeżuwaczy (oraz wielbłądów) i cechują się różnymi wariantami zębów lofodontowych opisanymi wcześniej.



**Ryc. 18.** Sekodontowy P<sup>3</sup> u roślinożernego torbacza – kanguroszczone (*Bettongia penicillata*). Na ilustracji widać też serię bilofodontowych trzonowców. [Zdj.](#) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmieniono przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

### 5.5. Zęby sekodontowe (=plagiaulakoidowe)

Zęby sekodontowe, to takie, które tworzą podłużnie zorientowane, pojedyncze ostrza. Wraz ze swoim odpowiednikiem w górnej, bądź dolnej szczęcie, działają jak nożyce. Tego typu zęby miewają niektórzy współcześni i kopalni roślinożercy (np. P<sup>3</sup> u niektórych torbaczy; ryc. 18).

Najbardziej sztandarowym przykładem zębów sekodontowych są jednak łamacze drapieżnych (Carnivora; ryc. 19). Na funkcjonalną parę łamaczy składają się M<sub>1</sub> i P<sup>4</sup>. Być może wbrew intuicji, ale znaczna część drapieżnych jest w istocie w dużym stopniu wszystkożerna i pozostałe zęby policzkowe mają u nich zwykle budowę zbliżoną do pierwotnej (ale nie identyczną). Zęby przedtrzonowe są podłużnie wyciągniętymi stożkami, a zęby trzonowe mają konstrukcję zbliżoną do trybosfeniczną.

W przypadku zadeklarowanych mięsożerców, jak np. współczesne kotowate, zęby policzkowe nie wchodzące w skład pary łamaczy ulegają zwykle daleko idącej redukcji lub zanikowi. Wynika to z potrzeby przeniesienia jak najwięcej z siły mięśni zamykających żuchwę na łamacze – im bliżej stawu żuchwy zęby się znajdują, tym lepiej – należy się więc pozbyć przeszkadzających z tyłu trzonowców. Z drugiej strony, ta sama potrzeba dotyczy również kłów, należy więc się pozbyć przeszkadzających przedtrzonowców. Mięso jest bardzo wydajnym energetycznie źródłem pokarmu i przy tym stosunkowo łatwostrawnym. Mięsożercy nie potrzebują więc żuć swojego pokarmu. Łamaczy używają do odcinania fragmentów mięsa wystarczająco małych, by mogli je połknąć w całości. Dokładniejsza obróbka pokarmu nie jest im potrzebna.



**Ryc. 19.** Czaszka (wyżej) i żuchwa (niżej) współczesnego szakala złocistego (*Canis aureus*). Czerwonymi okręgami zaznaczono łamacze. Zdj. (1, 2) Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmienione przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).

### 5.6. Inne typy zębów

Wymienione do tej pory typy zębów występują wśród ssaków najpowszechniej. Ten sam typ zębów pojawiał się często niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych, w wyniku dostosowywania się do podobnych mechanicznych właściwości pokarmu. Należy jednak zdawać sobie sprawę, że pomimo klasyfikacji w obrębie jednego typu, ze względu na swoją niezależną genezę, zęby poszczególnych zwierząt różnią się od siebie mniej lub bardziej. Dla przykładu, zarówno zęby bobra (ryc. 20), jak i nosorożca (ryc. 12) rozpoznaje się, jako zęby lofodontowe, ale jeśli się im przyjrzymy, staje się jasne, że wyglądają dość odmiennie.

Ewolucja okazynie doprowadzała do powstawania unikatowych rozwiązań, które nie są aż tak rozpowszechnione wśród ssaków. Przykładem mogą być ciosy słoni (ryc. 21),



**Ryc. 20.** Górne zęby trzonowe bobra kanadyjskiego (*Castor canadensis*). Strzałki wyznaczają odpowiednio przód i stronę wargową. Zdj. Phil Myers, Animal Diversity Web ([CC BY-NC-SA 3.0](#)). Zmienione przez Michała Loba, PAN Muzeum Ziemi w Warszawie ([CC BY-NC-SA 4.0](#)).



**Ryc. 21.** Czaszka współczesnego słonia afrykańskiego (*Loxodonta africana*). Ciosy słoni są zmodyfikowanymi I<sup>2</sup>.

Nazywanie ich kłami jest więc niepoprawne, chociaż kolokwialnie często się tak czyni.

[Zdj.](#) JimJones1971 ([CC BY-SA 3.0](#)).

które są przekształconymi siekaczami (I<sup>2</sup>). Wbrew kolokwialnemu określeniu, ciosy nie są więc kłami. Ciosy niektórych kopalnych słoni (które często miały też ich dolny odpowiednik w żuchwie) pełniły być może jakieś funkcje przy pobieraniu pokarmu. W przypadku gałęzi ewolucyjnej, która doprowadziła do powstania form współczesnych, ewolucja ciosów była najprawdopodobniej w jakiś sposób powiązana z doborem płciowym. Współczesne słonie wykorzystują ciosy również do rycia w ziemi, czy też jako punkt oparcia przy łamaniu gałęzi i drzew, ale są to najprawdopodobniej drugorzędne aplikacje tych zębów. Z drugiej strony, nie jest jasne, jak duże znaczenie ciosy wciąż odgrywają w doborze płciowym. Są one wykorzystywane w trakcie walk, ale nie wydaje się, aby ich rozmiar odgrywał jakąś istotną rolę, jeśli chodzi o wyłanianie zwycięzców. Samce w niektórych populacjach słoni azjatyckich (ale nie we wszystkich!) mają silnie zredukowane ciosy, jednak nie wydaje się, żeby to zasadniczo wpływało na ich sukces rozrodczy. Z jakiegokolwiek przyczyny ciosy by nie powstały, wydaje się, że obecnie nie odgrywa ona tak istotnego znaczenia, jak odgrywała niegdyś.

Innym przykładem bardzo specyficznych zębów, są siekacze gryzoni (ryc. 22). Zwierzęta te mają tylko po parze tych zębów w górnej i dolnej szczęce. Oznacza to, że w czasie gryzienia, nacisk rozłożony jest na stosunkowo małej powierzchni. Zwiększa to



**Ryc. 22.** Górne i dolne siekacze bobra kanadyjskiego (*Castor canadensis*). Siekacze gryzoni rosną przez całe ich życie, a górna i dolna para ostrzy się wzajemnie. [Zdj.](#) James St. John ([CC BY 2.0](#)).

efektywność cięcia, ale za cenę większego zużycia koron. Siekacze gryzoni są jednak bardzo długie. Większa część ich korony tkwi w noszącej je kości i w wielu przypadkach, rosną przez całe życie zwierząt. Górne i dolne zęby spotykają się w taki sposób, że nieustannie ostrzą się wzajemnie.

Zęby policzkowe gryzoni (ryc. 20) zazwyczaj można zaliczyć do jednego z wcześniej opisanych, głównych typów (najczęściej są lofodontowe, w tym loksodontowe), jednak częściowo podążają za tą samą filozofią, co siekacze.

Zęby przedtrzonowe gryzoni uległy redukcji i zanikowi (w różnym stopniu – często obecny jest zmolaryzowany P4, a niekiedy również P3), tak że siła nacisku mięśni obsługujących żuchwę skupia się na mniejszej sumarycznej powierzchni reprezentowanej przez pozostałe w uzębieniu zęby trzonowe. Więcej siły przypada więc na jednostkę powierzchni. Gryzonie rekompensują sobie stratę przedtrzonowców zwiększając liczbę lofów zębów trzonowych, a tym samym liczbę pracujących „ostrzy”. Ceną ponownie jest większe zużycie zębów, na co odpowiedzią jest mniej lub bardziej posunięty hypsodontyzm, o którym więcej w kolejnym rozdziale.

## 6. Zużywanie się zębów oraz zęby hypso- i brachydontowe

Należy zauważyć, że zęby roślinożerców (tak lofo-, jak i selenodontowe, a po części również bunodontowe) odżywiających się stosunkowo twardym i/lub wytrzymałym na ścieranie pokarmem, często podlegają daleko idącemu zużyciu w trakcie życia zwierzęcia. W przypadku ssaków odżywiających się bardziej miękkim pokarmem, guzki ich zębów mogą z czasem ulegać stępieniu, a profil powierzchni ciernej spłaszczaniu. Jednak w przypadku wielu roślinożerców odżywiających się twardszą roślinnością, guzki i kryzy ulegają na tyle intensywnemu ścieraniu, że odstonięciu ulega dentyna, normalnie ukryta pod szkliwem. Pomimo znacznej twardości szkliwa, zjawisko ścierania i zużywania się zębów jest nieuniknione. W przypadku wielu roślinożerców, ewolucja odpowiedziała





**Ryc. 23.** Przykład zużywania się zębów policzkowych (w sekwencji od góry do dołu) współczesnego nosorożca (zęby różnych osobników).  
[Zdj.](#) Taylor i wsp., 2013 ([CC BY 3.0](#)).  
 Zmieniono.

na ten problem niejako wkomponowując go w budowę zębów, tj. trzonowce takich zwierząt osiągają najwyższą wydajność przeżuwania dopiero po wstępnym starciu ich powierzchni! Tworzy to charakterystyczne wzory, w których naprzemiennie występują progi z twardszego szkliwa i doliny z miększej dentyny.

W takiej postaci zwykle możemy oglądać zęby roślinożerców (ryc. 12, 13, 15-17, 23). Jedynie w krótkim czasie po wyrznięciu zachowują one swoją pierwotną morfologię. Zużywanie się zębów postępuje jednak dalej, do końca życia. W tym czasie wzory ze szkliwa i dentyny na powierzchni ciernej podlegają pewnym zmianom (ryc. 23), ze względu na to, jak zmieniają się wzajemne proporcje i układ guzków/lofów w miarę zbliżania się do podstawy korony. Paleontolodzy, którzy na podstawie zębów oznaczają taksony, muszą brać poprawkę na takie modyfikacje.

Najintensywniejszemu ścieraniu podlegają zęby „trawożerców” (*grazers*, ang., l. m.), tj. zwierząt odżywiających się niskopienną roślinnością zielną, głównie trawami, które często skubią tuż przy ziemi. Nie dość, że trawa sama w sobie zawiera opalowe fitolity, to wraz z pokarmem zwierzęta pobierają też dużo pyłu i innych zanieczyszczeń mechanicznych zgromadzonych na liściach bądź na gruncie, które przyczyniają się do ścierania się ich zębów.

W związku z tak intensywną eksploatacją uzębienia, trzonowce wielu „trawożerców” są hypsodontowe – oznacza to, że posiadają bardzo wysokie korony w stosunku do ich długości i szerokości. Przez koronę rozumie się tu część zęba okrytą szkliwem,



**Ryc. 24.** Fragment żuchwy współczesnego konia (*Equus ferus caballus*) z wyciętą boczną powierzchnią, uwidoczniającą wysokość koron trzonowców, które w większości są schowane wewnątrz kości i wyrzynają się w miarę zużywania się powierzchni cierniej. [Zdj. Montanabw \(CC BY-SA 3.0\)](#).

która niekoniecznie musi w całości wystawać ponad powierzchnię dziąseł. Zęby tego typu mogą się stopniowo wyrzywać, w miarę jak ścierana jest powierzchnia cierna. W ten sposób mają szansę wystarczyć zwierzęciu na całe jego życie. Sztandarowym przykładem zębów hypsodontowych są trzonowce współczesnych koni (ryc. 24).

Zasadniczo wszyscy (lub niemal wszyscy) znani „trawożercy” posiadają mniej lub bardziej hypsodontowe zęby, ale nie wszyscy posiadacze takich zębów są „trawożercami”. Niektóre ssaki cechujące się „liściożernością” (*browsers*, ang., l. m. – bardziej selektywne odżywianie się częściami roślin drzewiastych o najwyższej dostępnej jakości) lub mieszanym sposobem pozyskiwania pożywienia również posiadają hypsodontowe zęby. Wskazuje to, że „trawożerność” nie jest jedynym możliwym bodźcem ewolucyjnym skutkującym hypsodontyzmem. Z pewną ostrożnością można jednak przyjąć, że większość ssaków „liściożernych” ma zęby brachydontowe (czyli o niskich koronach), które nie podlegają aż tak intensywnemu zużyciu. Nasze zęby również są brachydontowe.



## **7. Zęby a dieta**

Zęby ssaków ewoluowały oczywiście w silnym powiązaniu ze zmieniającą się dietą ich właścicieli. Zmiany w morfologii zębów były odpowiedzią na mechaniczne wymagania, jakie stawiał dany typ pokarmu. W związku z tym, analizując budowę zębów ssaków kopalnych można się pokusić o rekonstrukcję ich diety – szczególnie w powiązaniu z budową całego aparatu gębowego.

Jeśli u jakiegoś ssaka zaobserwujemy bunodontową budowę zębów, możemy domniemywać, że był on wszystkożerny lub odżywiał się stosunkowo twardym pokarmem, typu ziaren lub orzechów. Szczególnie w tym drugim przypadku, zęby takie będą zapewne nosiły ślady znacznego zużycia. W przeciwnym razie możemy założyć dietę bogatszą w owoce, zwłaszcza przy jednoczesnym dużym rozroście siekaczy. U zdeklarowanych roślinożerców, zjadających liście i pędy, możemy się spodziewać zębów lofo- bądź selenodontowych. Drapieżniki z kolei będą miały zwykle uproszczone uzębienie, często ze zredukowanymi trzonowcami i przedtrzonowcami, z wyjątkiem wyspecjalizowanych, tnących łamaczy.

Wysnuwając wnioski na temat preferowanej diety należy jednak zachować ostrożność. Dla przykładu, współczesne goryle mają dłuższe kristy/kristidy na swoich trzonowcach niż szympansy, co umożliwia im odżywanie się liśćmi i pędami. Tym niemniej, jeśli mają do nich dostęp, goryle zdecydowanie preferują owoce, podobnie jak bunodontowe szympansy. W przeciwieństwie jednak do goryli, szympansy nie odżywiają się bardziej włóknistymi częściami roślin, wówczas gdy zabraknie owoców. O ile więc przedłużone kristy/kristidy są potrzebne do sprawnego żucia liści i pędów, to sprawdzają się też całkiem dobrze w przypadku owoców. W ten sposób specjalizacja goryli w gruncie rzeczy poszerza ich dietę, ale nie czyni z nich zdeklarowanych „liściożerców”.

## **8. Podsumowanie**

Zęby ssaków wyewoluowały, aby zapewnić ich właścicielom precyzyjny zgryz, umożliwiający ich specjalizację i dokładne rozdrabnianie pobieranego pokarmu. Poszczególne typy zębów (siekacze, kły, przedtrzonowce i trzonowce) były odpowiedzialne za różne zadania związane ze zdobywaniem, pobieraniem i obróbką

pokarmu. Rozdrobniony pokarm podlega szybszemu trawieniu, co jest istotne ze względu na wysoki poziom metabolizmu związany ze stałocieplnością ssaków.

Najwcześniejsze ssaki Theria (torbacze, łożyskowce oraz ich najbliżsi kopalni krewni) były drobnymi wszystkożercami, a ich uzębienie odzwierciedlało ten fakt. Od tamtego czasu, zęby ssaków znacząco się zmieniały w różnych liniach ewolucyjnych. Zmiany te były podyktowane zajmowaniem nowych nisz ekologicznych i specjalizacją w pożywianiu się konkretnymi typami pokarmu. W największym stopniu zmianom poddawane były zęby policzkowe, zwłaszcza trzonowce, które u wczesnych form miały budowę trybosfeniczną, umożliwiającą zarówno cięcie, jak i miażdżenie pokarmu. Ewolucyjni protoplaści stekowców (dość odległe spokrewnieni z ssakami Theria) niezależnie wykształcili podobny typ zębów, ale współcześnie występujący przedstawiciele tej grupy są pozbawieni uzębienia w życiu dorosłym.

Uważa się, że wszystkie typy zębów trzonowych ssaków wyewoluowały z trybosfenicznego pierwowzoru. Wielu z wszystkożerców wykształciło dodatkowe, bądź zredukowało istniejące guzki, wykształcając bunodontowe uzębienie. Wiele włóknistych części roślin jest jednak dość odpornych na miażdżenie i rozcieranie, przez co najlepszym sposobem ich rozdrobnienia jest całkowite przerwanie ciągłości fragmentów pokarmu – cięcie. W związku z tym, u wielu roślinożerców pojawiły się zęby lofodontowe, w których poszczególne guzki zostały połączone ze sobą ostrokrawędzistymi grzbietami. Analogiem zębów lofodontowych, wyłącznym dla parzystokopytnych, są zęby selenodontowe.

Ponieważ mięso jest bardzo wydajnym energetycznie źródłem pokarmu, a przy tym dość łatwo się trawi, mięsożercy wykształcili uproszczone uzębienie policzkowe, w którym najistotniejszą rolę odgrywają nożycowato tnące łamacze. W ten sposób powstało całe spektrum różnych wzorów budowy zębów, które umożliwia paleontologom identyfikację kopalnych taksonów, jak również pozwala interpretować ich dietę. Odporne na rozkład zęby są bowiem często jedynymi skamieniałościami, jakie wymarłe ssaki po sobie pozostawiły. Stąd dla każdego badacza (zawodowca, czy amatora) zainteresowanego ewolucją ssaków, znajomość typów i charakterystyki budowy zębów jest nieodzowna.

Dr Michał Loba

Literatura źródłowa i ilustracje:

Strony internetowe:

[Animal Diversity Web](#)

[Creative Commons Search](#)

[Flickr](#)

[The diversity of Cheek Teeth. Animal Diversity Web \(ostatnio odwiedzono: 10.08.2021 r.\)](#)

[Wikipedia](#)

Literatura naukowa:

Anders U., von Koenigswald W., Ruf I. i Smith B. H., 2011. Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift*, nr 85, str. 321-339. [DOI: 10.1007/s12542-011-0098-9](https://doi.org/10.1007/s12542-011-0098-9)

Antoine P-O, Orliac M. J., Atici G., Ulusoy I., Sen E., Çubukçu H. E., Albayrak E., Oyal N., Aydar E. i Sen S., 2012. A Rhinocerotid skull Cooked-to-Death in a 9.2 Ma-Old Ignimbrite flow of Turkey. *PLoS ONE*, tom 7, nr 11, artykuł nr e49997 (12 stron). [DOI: 10.1371/journal.pone.0049997](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049997)

Asher R. J. i Sánchez-Villagra M. R., 2005. Locking Yourself Out: Diversity Among Dentally Zalambdodont Therian Mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, tom 12, nr 1-2, str. 265-282. [DOI: 10.1007/s10914-005-5725-3](https://doi.org/10.1007/s10914-005-5725-3)

Berkovitz B. i Shellis P., 2018. *The Teeth of Mammalian Vertebrates*. Academic Press, Elsevier Inc. ISBN: 978-0-802818-6. [link](#)

Blause B., 2014. Medical gallery of Blausen Medical 2014. *WikiJournal of Medicine*, tom 1, nr 2. [DOI:10.15347/wjm/2014.010](https://doi.org/10.15347/wjm/2014.010). ISSN 2002-4436.

Butler PM, 1996. Dilambodont Molars: a functional interpretation of their evolution. *Palaeo Vertebrata*, tom 25, nr 2-4, str. 205-213. [link](#)

Crompton A. W. i Hiiemae K., F.L.S., 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zoological Journal of the Linnean Society*, tom 49, nr 1, str. 21-47.

[DOI: 10.1111/j.1096-3642.1970.tb00728.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1970.tb00728.x)

Fortelius M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, nr 180, str. 1-76. [link](#)

Hohl C. J. M., Codron D., Kaiser T. M., Martin L. F., Müller D. W. H., Hatt J-M. i Clauss M., 2020. Chewing, dental morphology and wear in tapirs (*Tapirus* spp.) and a comparison of free-ranging and captive specimens. *PLoS ONE*, tom 15, nr 6, artykuł nr e0234826 (33 strony). [DOI: 10.1371/journal.pone.0234826](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234826)

Taylor L. A., Kaiser T. M., Schwitzer Ch., Müller D. W. H., Codron D., Clauss M. i Schulz E., 2013. Detecting Inter-Cusp and Inter-Tooth Wear Patterns in Rhinocerotids. *PLoS ONE*, tom 8, nr 12, artykuł nr e80921 (12 stron).

[DOI: 10.1371/journal.pone.0080921](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080921)

Ungar P. S., 2015. Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology* tom 1, nr 1, str. 25-41. [DOI: 10.1016/j.bsbt.2014.12.001](https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2014.12.001)

Von Koenigswal W., 2014. Mastication and wear in *Lophiodon* (Perissodactyla, Mammalia) compared with lophodont dentitions in some other mammals. *Annales Zoologici Fennici*, tom 51, nr 1-2, str. 162-176. [link](#)