

41 13432

Die  
Zahnentwicklung des *Ceratodus forsteri*.

Von

Richard Semon.

---

Mit Tafel XVIII—XX und 12 Figuren im Text.

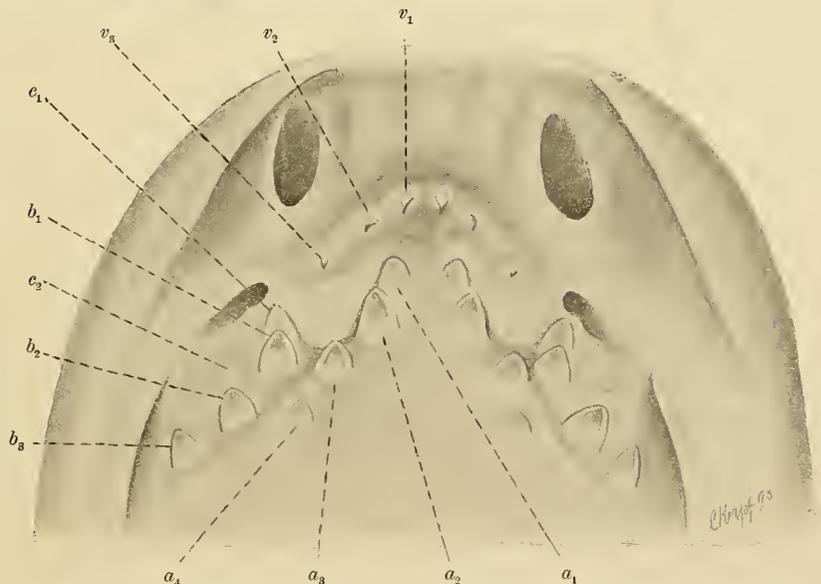
---



## Einleitung.

In meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus* (1893 B) habe ich für die Entwicklung der Zahnplatten des Oberkiefers schon die Angabe gemacht und dieselbe durch Abbildungen illustriert, dass jede Platte durch Verwachsung einer Anzahl getrennter Zahnanlagen entsteht. Diese Angabe, die von den Anhängern der Lehre von der Zahnconcrescenz bei Selachiern, Crossopterygiern, Stegocephalen, Ichthyosauriern und Säugethieren mehrfach zur Stütze ihrer Anschauungen verwerthet worden ist, bedarf um so mehr genauerer Begründung und Illustration, als bei jenen anderen Formen die behauptete Verwachsung einzelner Zahnindividuen zu den complicirten Gebilden, denen wir als Zahnplatten bei Rochen, als Faltenzähnen bei den echten Crossopterygiern, Stegocephalen und Ichthyosauriern, als mehrspitzigen Zähnen bei Haien und Säugethieren begegnen, sich bei schärferer Prüfung als auf irrthümlicher Deutung anatomischer und ontogenetischer Einzelbeobachtungen beruhend erwiesen hat. Wenn nun, wie ich in den folgenden Ausführungen zeigen werde, die Zahnplatten der Dipnoer in der That Aggregate sind, die durch Verwachsung einer grösseren Zahl von Einzelindividuen entstanden sind, so möchte ich gleich hier vorausschicken, dass aus dieser Thatsache Analogieschlüsse auf anders beschaffene Zahngebilde nicht gezogen werden dürfen. Ich komme darauf am Schlusse der Arbeit noch ausführlicher zurück.

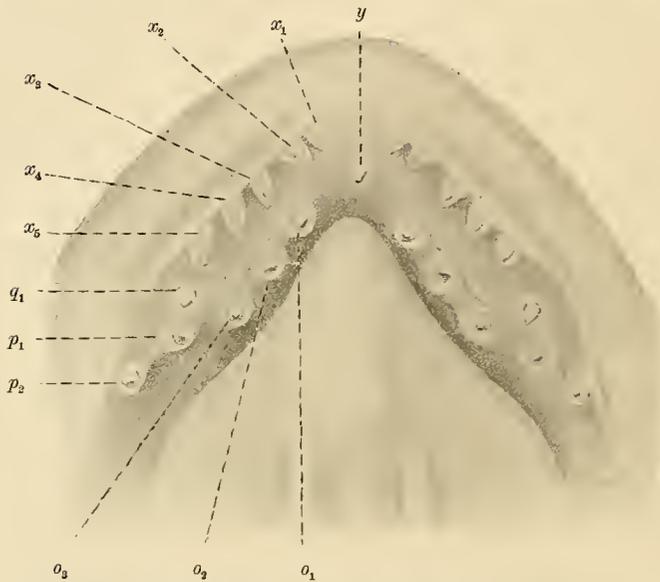
Die Zahnentwicklung des *Ceratodus* beginnt im Stadium 44. Mein embryologisches Material reicht bis Stadium 48<sup>1)</sup>. In letzterem Stadium sind die einzelnen Zahnanlagen schon zu den Vomerzähnen und Pterygopalatalplatten des Oberkiefers und den Zahnplatten des Unterkiefers verwachsen. Die Platten lassen sich aber trotzdem noch deutlich als Aggregate einzelner Individuen erkennen, und es empfiehlt sich, den Zahnindividuen auf diesem Stadium besondere Bezeichnungen zu geben. Die beiden Textfiguren A und B geben den



Figur A. Oberflächenansicht des Oberkiefers eines jungen *Ceratodus*, Stadium 48, von der Mundhöhle aus bei 63-facher Vergrösserung.

1) Vergl. SEMON, Ueber die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri* (1893 B).

Anblick der Mundhöhle von *Ceratodus* auf Stadium 48 bei äusserer Betrachtung wieder. Die Zeichnungen wurden mit der DRÜNER-BRAUS'schen stereoskopischen Lupe bei auffallendem Lichte angefertigt. Was sofort auffällt, ist im Oberkiefer sowohl als im Unterkiefer die Reihenstellung der Zähne. Im Oberkiefer sind mindestens drei Zahnreihen, im Unterkiefer mindestens zwei (in Wirklichkeit wohl auch drei) zu unterscheiden.



Figur B. Oberflächenansicht des Unterkiefers eines jungen *Ceratodus*, Stadium 48, von der Mundhöhle aus bei 63-facher Vergrößerung.

Im Oberkiefer sehen wir nun jederseits an der Stelle des späteren Vomerzahns drei getrennte Zahnspitzen hervorragen, die ich mit  $v_1, v_2, v_3$  bezeichnet habe. Da, wo beim ausgewachsenen die sogenannten Gaumenplatten des Oberkiefers (Pterygopalatinalplatten) sichtbar sind, ragen beim jungen Fische des Stadium 48 drei Zahnreihen hervor, die ich mit  $a_1-a_4, b_1-b_3, c_1-c_2$  bezeichne. Jede Pterygopalatinalplatte besteht also im Stadium 48 aus 9 an der Spitze freien, an der Basis, wie unten gezeigt werden soll, verwachsenen Zähnen.

Am Unterkiefer bemerken wir zwei deutlich ausgeprägte Zahnreihen, die ich mit  $x_1-x_5$  und  $o_1-o_3$  bezeichnet habe. Dazu kommen die Zähne  $p_1, p_2$  und  $q_1$ . Endlich ist noch der Zahn  $y$  hervorzuheben, der in der Mehr-

zahl der Fälle als unpaares Gebilde genau in der Medianlinie auftritt. In zwei Fällen habe ich ihn aber auch paarig angetroffen (Taf. XIX, Fig. 14), und nehme an, dass in diesen selteneren Fällen das ursprünglichere Verhältniss recapitulirt ist.

Stadium 48 habe ich hier nur vorgreifend behandelt, um die Bezeichnung der Einzelzähne von demjenigen der mir zu Gebote stehenden Stadien abzuleiten, in welchem sie die höchste Entfaltung zeigen. Ich kehre nun zu Stadium 44 zurück, in welchem, wie erwähnt, im Epithel und dem darunter liegenden Mesenchym der Mundhöhle die ersten Veränderungen erkennbar sind, die die Zahnbildung einleiten.

### Erste Anlage der Zahnindividuen.

Der Durchbruch der Mundbucht in die Kopfdarmhöhle erfolgt bei *Ceratodus* im Stadium 43. Wir sehen darauf das ektodermale, auf diesem Stadium schon so gut wie dotterfreie, Epithel der Mundbucht in das entodermale dotterreiche Epithel der Kopfdarmhöhle ziemlich allmählich übergehen, was derart zu Stande kommt, dass caudalwärts gegen die Berührungsstelle hin die ektodermalen Zellen der Mundbucht mehr cylindrische Form annehmen, während der Dottergehalt der Entodermzellen rostralwärts gegen die Berührungsstelle hin abnimmt. Wie ich schon in einer früheren Arbeit (1898) angegeben habe, ist „das Ektoderm von *Ceratodus* im Gastrulastadium und auch später, wenn der Embryo sich über den Dotter erhebt, und die Medullarrinne sich schliesst, einschichtig. Nach Schluss der Medullarrinne sondert sich, zuerst in den dorsalen Abschnitten, dann über den ganzen Körper hin, die ektodermale Körperdecke zu einem zweischichtigen Lager und bleibt so bis in die späteren Stadien des Larvenlebens (Stadium 48) hinein

an allen indifferenten Stellen der Körperoberfläche.“ Beide Schichten zeigen dabei an allen indifferenten Stellen der Körperoberfläche eine bedeutende Abflachung, die sich aber in den uns beschäftigenden Stadien noch nicht bis auf die ventrale Seite des Kopfes, besonders nicht bis auf die Mundbucht ausgedehnt hat. Dort bestehen vielmehr beide Schichten des Epithels aus cubischen Zellen (vergl. Fig. 1, 2, 3 auf Taf. XVIII); die Zellen der tieferen Schicht nehmen in der Tiefe der Mundhöhle gegen die Berührungsstelle mit den Entodermzellen zu mehr und mehr cylindrische Formen an. In der Mundbucht zeigt sich auch das Mesenchym, verglichen mit dem Mesenchym beliebiger anderer Körperabschnitte, stark verdichtet, und zwar sowohl am Boden wie am Dache der Mundhöhle. Die dem Epithel angrenzende Schicht dichtgedrängter Mesenchymzellen erinnert in ihrer Anordnung dabei selbst an ein Epithel (vergl. Fig. 1 und auch Fig. 2, die ein späteres Stadium darstellt).

Zu diesem späteren Stadium, das zwischen Stadium 44 und 45 etwa in der Mitte steht, wenden wir uns jetzt. Figur 2 auf Tafel XVIII ist einer Querschnittsserie durch den Kopf einer Larve dieses Stadiums entnommen und zeigt zwei ganz junge, symmetrisch gelegene Zahnanlagen im Längsschnitt. Wir bemerken zwei kleine Bindegewebspapillen, die sich gegen das Epithel vorwölben und von der tieferen Schicht desselben einen Ueberzug empfangen. Diese „Epithelscheide“ ist von dem übrigen, nicht vorgestülpten Theil der Epithelschicht durch etwas bedeutendere Höhe der Epithelzellen und ihrer Kerne, sowie durch engere Zusammendrängung der im Querdurchmesser fast ganz von ihren Kernen ausgefüllten Zellen ausgezeichnet.

Diese Form der ersten Anlage der Zähne ist bekanntlich bei niederen Wirbelthieren sehr verbreitet. Sie ist die typische für die ersten Zahnanlagen der Ganoiden, Teleostier, Urodelen und Crocodile und wird wegen ihrer Uebereinstimmung mit der Anlage der Placoidschuppen der Selachier, wie sie von O. HERTWIG (1874 A) beschrieben worden ist, passend als placoider Typus der Zahnanlagen bezeichnet.

Solcher placoider Zahnanlagen bemerkt man im allerersten Anfange der Zahnbildung bei *Ceratodus* nur wenige, zwei bis drei in jeder Ober- und Unterkieferhälfte. Aeusserst rasch aber vermehrt sich ihre Zahl, so dass bei einem kaum merklich älteren Thiere (Stadium 45) je vier Zahnpapillen in jeder Oberkieferhälfte und Unterkieferhälfte nachweisbar sind. Erst dann ist es möglich, aus der gegenseitigen Stellung der Anlagen dieselben mit Sicherheit auf die Zähne älterer Stadien zu beziehen. Es sind die Anlagen der Zähne  $v_2$ ,  $a_2$ ,  $a_3$ ,  $b_1$  im Oberkiefer,  $y$ ,  $o_1$ ,  $o_2$ ,  $p_1$  im Unterkiefer. Doch lässt sich eine absolut sichere Regel dafür nicht aufstellen, welche Zähne den übrigen in der Entwicklung voraneilen. Nicht selten legt sich z. B. Zahn  $o_1$  erst später an als  $o_2$ , gewöhnlich aber hat er einen Vorsprung vor ihm. Hier herrschen bedeutende Schwankungen.

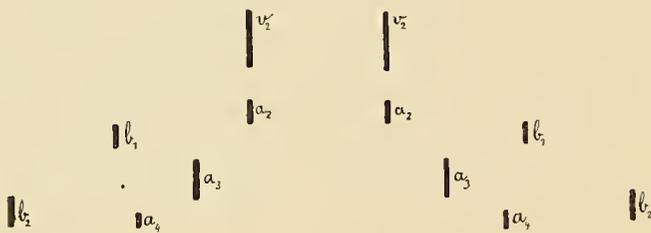
In einem noch etwas älteren Stadium ( $45\frac{1}{4}$ ) haben sich diese Anlagen auf je sechs im Ober- und Unterkiefer vermehrt. In ersterem ist die Anlage der Zähne  $a_4$  und  $b_2$ , in letzterem die Anlage der Zähne  $x_2$  und  $e_2$  hinzugekommen. Auf den Textfiguren der folgenden Seite sind Diagramme der gegenseitigen Stellung der Zahnanlagen des Stadiums  $45\frac{1}{4}$  nach einer Querschnittserie abgebildet. Ein Vergleich dieser Diagramme, in welchen die jüngeren, weniger entwickelten Anlagen durch kürzere Linien gekennzeichnet sind, als die älteren, weiter entwickelten, mit den Abbildungen der Bezahnung älterer Stadien (Stadium 48, Textfigur A und B) ist in verschiedener Beziehung lehrreich.

Das Diagramm der Oberkieferzähne auf Stadium  $45\frac{1}{4}$  zeigt, dass auch hier zunächst zwei Zahnreihen angelegt werden und dass die Reihe  $b$  ursprünglich in der unmittelbaren caudalen Verlängerung der Reihe  $v$  liegt. Die Reihe  $e$  der älteren Stadien ist etwas neu Hinzukommendes.

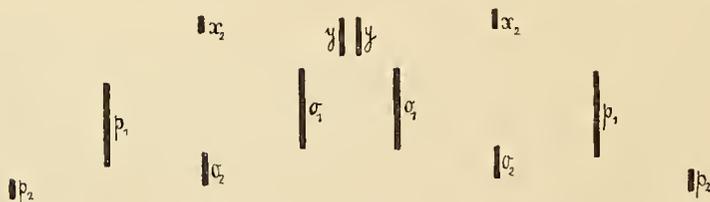
Im Unterkiefer ist besonders die Veränderung bemerkenswerth, die in der gegenseitigen Stellung der Zähne der Reihe  $x-p$  auftritt. Es beruht dies auf Wachsthumseigenthümlichkeiten, auf die ich später

zurückkommen werde. Die Anlage der Zähne  $x_3-x_5$  erfolgt regelmässig, die der Zähne  $o_3$  und  $q_1$  gewöhnlich später als die der übrigen Zähne. Doch sei nochmals betont, dass zuweilen auch andere Zähne, so der gewöhnlich früh entwickelte Zahn  $o_1$ , in Anlage und Ausbildung stark nachhinken können.

Nach Vorausschickung dieser topographischen und chronologischen Orientierung wenden wir uns zu näherer Betrachtung der Anlagen selbst. Wollen wir die Zahnanlagen auf Quer- und Längsschnitten studiren, so dürfen wir nicht ausser Acht lassen, dass, wenn wir zur Untersuchung Schnittserien verwenden, die in transversaler, horizontaler und sagittaler Richtung durch den Körper des jungen Fisches gelegt sind, wir bei Benutzung der Querschnittserien sehr vorsichtig sein müssen, weil sie die Zahnanlagen zum grössten Theil in schiefer Richtung treffen. Wie die Oberflächenbilder der Kiefer älterer Stadien zeigen (Textfigur A und B auf Seite 115 und 116), ragen die Zähne nicht senkrecht aus der Schleimhaut heraus, sondern sind schief theils nach vorn ( $a_1-a_4$ ,  $b_1-b_3$ ,  $c_1$  und  $c_2$ ), theils nach hinten ( $v_1-v_3$ ,  $x_1-x_5$ ,  $y$ ) gerichtet. Nur die Unterkieferzähne  $o_1-o_3$ ,  $p_1$  und  $p_2$  haben in späteren Stadien nahezu senkrechte Stellung, während die Spitze



Figur C. Diagramm der Zahnanlagen des Oberkiefers eines jungen *Ceratodus*, Stadium  $45\frac{1}{4}$ , nach einer Querschnittserie. Vergr. 150.



Figur D. Diagramm der Zahnanlagen des Unterkiefers eines jungen *Ceratodus*, Stadium  $45\frac{1}{4}$ , nach einer Querschnittserie. Vergr. 150.

von  $q_1$  meistens etwas nach hinten gewendet ist. Diese verschiedenartige Stellung wird nun von den Zähnen nicht etwa erst secundär erworben, sondern sehr bald, nachdem sich die Papillen in das Epithel eingesenkt haben, lässt sich das schief nach vorn oder nach hinten gerichtete Wachstum der gesammten Anlage an Sagittalschnitten erkennen (vergl.  $b_1$  auf Stadium 45, Taf. XVIII, Fig. 3). Auch die Unterkieferzähne  $o_1-o_3$ ,  $p_1$  und  $p_2$  sind Anfangs mehr schief nach vorn gerichtet, als sich dies auf älteren Stadien (Textfigur B) erkennen lässt. Hier findet aber eine leichte Verschiebung aus der ursprünglichen Stellung statt, wie überhaupt der gesammte Unterkiefer eine Stellungenänderung durchzumachen hat.

Anfangs (Stadium 45) liegt er nämlich noch nicht genau unter dem Oberkiefer, die Zahnanlagen des Oberkiefers und Unterkiefers werden auf Querschnitten, die genau senkrecht zur Körperachse gelegt sind, nicht gleichzeitig getroffen, sondern die Zahnanlagen des Oberkiefers liegen in so frühen Stadien ganz beträchtlich rostralwärts von denen des Unterkiefers. Erst später wächst der Unterkiefer rostralwärts so weit vor, dass die Zahnplatten mit den Zähnen  $o_1-o_3$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $q_1$  unter die Zahnplatten mit den Zähnen  $a_1-a_4$ ,  $b_1-b_3$ ,  $c_1$ ,  $c_2$  zu liegen kommen und beim Kauen correspondirend functioniren. Dieses Vorwachsen des Unterkiefers ist auch aus den Totalansichten der Unterseite der Stadien 45-48 (Tafel VII und VIII meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus*, 1893 B) zu ersehen.

Der schief theils nach vorn, theils nach hinten gerichtete Einsatz der Zähne in die Schleimhaut macht es überhaupt unmöglich, auf Querschnitten, auch wenn man ihnen eine etwas schiefe Richtung giebt, sämtliche Zähne genau längs zu treffen. Ich habe darauf verzichtet, durch Aenderung der Schnitttrichtung von Querschnitten einen Theil der Zähne längs zu treffen, habe vielmehr aus Rücksicht auf die anderweitige Ausnutzung der Präparate in der Regel Querschnitte verwendet, die die Körperaxe genau quer traf, des-

halb also Schiefschnitte der Zähne lieferten (Taf. XVIII, Fig. 4 und 5). Wenn man sich bewusst ist, dass man Schiefschnitte und keine reinen Längsschnitte der Zähne vor sich hat und wenn man die Bilder zur Controlle mit reinen Längsschnitten (Sagittalschnitten durch das ganze Thier) vergleicht (Fig. 3 und 7), ist keine Gefahr eines Irrthums vorhanden. Jene beiden Querschnitte durch Oberkiefer (Fig. 4) und Unterkiefer (Fig. 5) habe ich gegeben, um das Nebeneinanderstehen der Zahnanlagen auch auf queren Durchschnitten zu zeigen. Die beiden Schnitte entstammen der Serie, nach welcher ich die beiden Diagramme (Textfiguren C und D) entworfen habe. Ein Vergleich der Tafelfiguren mit den Diagrammen wird die Topographie der Schnitte verständlich machen. Zum Verständniss des Schnittes Figur 4 sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass sich an dieser Stelle die Schleimhaut des Oberkiefers kuppelförmig nach oben wölbt, so dass auf dem Querschnitt nicht nur die Zahnanlagen, sondern auch die Schleimhaut schief getroffen ist. Sie erscheint deshalb gegen die Mitte zu vielschichtig, während sie in Wirklichkeit auf diesem wie auch auf älteren Stadien im Grossen und Ganzen zweischichtig ist (Fig. 3 und 7).

Ein wesentlicher Umstand wird uns durch die Betrachtung der Längsschnitte junger Zahnanlagen sowohl im Stadium 45 (Fig. 3) als 45<sup>1/4</sup> (Fig. 4 und 5) sofort klar, und Untersuchung weiterer Stadien bestätigt dies: die einzelnen Zahnanlagen entstehen sämmtlich in vollkommener Unabhängigkeit von einander. Jede besitzt ihre eigene selbständige Papille, die mit der seiner vorderen, hinteren oder seitlichen Nachbarn keinerlei Zusammenhang zeigt. Die Zahnanlagen des jungen *Ceratodus* besitzen genau dieselbe Selbständigkeit, wie die ebenfalls nach placoidem Typus gebauten Zahnanlagen der Ganoiden, Teleostier und Urodelen, die diese Selbständigkeit dauernd bewahren, während sie bei *Ceratodus* später durch secundäre Verwachsungserscheinungen verloren geht.

Ueber der Papille bildet, wie die Figuren (vergl. besonders den reinen Längsschnitt Fig. 3) zeigen, die tiefere Schicht des Epithels der Mundhöhle einen Ueberzug, der als Schmelzepithel oder richtiger mit dem mehr indifferenten Namen Epithelscheide (*Eps*) bezeichnet werden kann. Von der Papille ist die Epithelscheide scharf abgesetzt. Eine eigentliche Basalmembran habe ich aber auf meinen Präparaten nicht nachweisen können. In keiner Weise zeichnet sich das Bild einer solchen Zahnanlage vor denen anderer Wirbelthierabtheilungen, deren Zähne nach placoidem Typus entstehen, aus. Eine detaillirtere Beschreibung erscheint daher überflüssig, zumal aus den Figuren 1—5, Tafel XVIII die kleinen Besonderheiten der jungen Zahnanlagen bei *Ceratodus* ohne Weiteres ersehen werden können.

Sehr bald wird von den Zellen, die den Mantel der Papillen bilden, Dentin abgeschieden (Fig. 4 und 5). Die Dentinbildung beginnt an der Spitze der Papille und schreitet gegen die Basis zu fort (vergl. die Figuren der Tafeln XIX und XX, z. B. die correspondirenden Zähne auf Fig. 8 und 11).

Was zunächst entsteht, ist somit bloss ein winziger Hohlkegel aus Dentin, der die Spitze der Papille kappenförmig deckt. Man kann sich die verkalkten Elemente für sich zur Anschauung bringen, indem man die Kiefer der Stadien 45—48 mit 3—5-procentiger Kalilauge behandelt. Ich verfuhr dabei so, dass ich den vorderen Abschnitt des Kopfes bis zur Augengegend durch einen Schnitt abtrennte und Ober- und Unterkiefer von einander löste. Darauf präparirte ich so sauber wie möglich die äussere Haut ab, weil ihr Pigment bei der Untersuchung stören kann, entfernte vom Oberkieferpräparat die anhaftenden Gehirntheile und die Augen und setzte die Präparate auf dem Objectträger in der feuchten Kammer der Einwirkung der verdünnten Kalilauge aus. 12—24 Stunden genügten meist, um die Weichtheile soweit aufzulösen, bezw. aufzuhellen, dass die verkalkten Zahnanlagen aus dem Präparat mit grösster Deutlichkeit hervortraten, wenn man enge Blenden anwendete. Man kann dann die Kalilauge wieder entfernen und das Präparat zur dauernden Aufbewahrung in Glycerin einschliessen.

Eine vollkommene Isolation der verkalkten Elemente erwies sich als unmöglich, weil eine Maceration durch schwach erwärmte Kalilauge oder durch Eau de Javelle, die energisch genug war, die knorpeligen Theile des Präparats aufzulösen, auch die Gestalt der Zahnanlagen gänzlich zerstörte, da sie ihre organische Grundsubstanz auflöste.

Uebrigens ist es sogar von Vortheil, die Zahnanlagen nicht völlig aus dem umgebenden Gewebe zu isoliren, weil so die Lagerungsverhältnisse der Theile besser bewahrt bleiben. Kleinere Lageverschiebungen isolirter Zahnanlagen treten freilich trotzdem ein, zumal wenn man ein Deckglas auflegt. So sind in Figur 8 und 9 die ersten Anlagen der Vomerzähne  $v_2$  nach vorn umgeklappt, während sie in Figur 10 und 11 in ihrer richtigen Lagerung geblieben sind. An den Unterkieferpräparaten sind durchweg die Zahnanlagen  $y$  und  $x$  aus ihrer ursprünglichen Lagerung (die Spitzen caudalwärts gerichtet) in entgegengesetzter Richtung herübergeklappt, wie ein Vergleich dieser Figuren mit Textfigur B lehrt. Ich habe darauf verzichtet, diese topographischen Verschiebungen innerhalb der Präparate in den Zeichnungen zu corrigiren, weil es mir aller Wahrscheinlichkeit nach doch nicht geglückt wäre, die ganz correcte Stellung wiederzugeben, weil mir andererseits daran lag, die Präparate, so wie sie sind, zu reproduciren, und weil nach dem Vorausgeschickten Jeder selbst in der Lage ist, die kleine Correctur mit dem geistigen Auge vorzunehmen.

Nicht ganz leicht war es immer, besonders bei den jüngeren Anlagen, die einzelnen Zahnindividuen zu identificiren, zumal die Schwankungen in der Zeit des Auftretens und in der Stellung der Einzelzähne nicht unbedeutende sind. Unter Berücksichtigung einer Reihe von Anhaltspunkten, die hier aufzuzählen sich der Mühe nicht verlohnt, und durch Vergleich von Schnittserien durch die Stadien 45, 46, 47 und 48, fühle ich mich aber sicher, in der Hauptsache die Individuen richtig identificirt zu haben, wenn sich auch in seltenen Einzelfällen die Feststellung nicht mit apodiktischer Bestimmtheit vornehmen liess. Ein solcher Einzelfall ist z. B. die Bestimmung des mit  $v_2$  bezeichneten Zahnes in Figur 8 und 9, Taf. XIX. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, aber auch nicht wahrscheinlich, dass dieser Zahn dem mit  $v_1$  bezeichneten Zahne der Stadien 47 und 48 entspricht. Doch kommt hierauf für die uns hier beschäftigenden Fragen sehr wenig an und genügt es, auf diesen Zweifel hingewiesen zu haben.

Figur 8 auf Tafel XIX entspricht ungefähr dem Alter des Stadiums nach dem Diagramm Textfigur C, Figur 11 der Textfigur A, Figur 14 der Textfigur B. Natürlich ist von solchen Zahnanlagen, die noch kein verkalktes Dentin besitzen, auf den Macerationspräparaten der Tafel XIX nichts zu entdecken, obwohl die Anlage selbst in den Kiefern, aus denen die Präparate genommen wurden, schon vorhanden war.

### **Verwachsung der Zahnindividuen. Homologien der durch diese Verwachsung entstandenen Complexe.**

Die Bilder auf den Tafeln XIX und XX zeigen sehr schön die Verwachsung der in ihren Papillen und ihren Zahnscherbchen ursprünglich völlig selbständigen Zahnanlagen zu complicirteren Bildungen. Diese Verwachsung erfolgt dadurch, dass spongiöses Knochengewebe in der Umgebung der Basis gewisser Zähne ( $a_3$  im Oberkiefer,  $o_2$  und  $p_1$  im Unterkiefer) gebildet wird, sich peripherisch ausbreitet und, die Dentinscherbchen ferner gelegener Zahnanlagen erreichend, ganze Gruppen zu einheitlichen Gebilden vereinigt. Den Modus dieses Auswachsens illustriren die Figuren 8—11 für den Oberkiefer, 12—14 für den Unterkiefer.

Zur ferneren Orientirung dienen die Schnitte 6 und 7 auf Tafel XVIII (Fig. 6 Horizontalschnitt, Fig. 7 Sagittalschnitt), auf die ich noch zurückkomme. Die Totalansichten der Hartgebilde der Zähne auf Tafel XIX und XX bedürfen wohl keiner weiteren Analyse. Nur auf einen Umstand sei besonders

hingewiesen: nie kommen die symmetrischen Gebilde der rechten und linken Seite mit einander zur Verschmelzung, wenn sie sich auch in der Mittellinie bis auf Bruchtheile von Millimetern nähern und später durch Sutura unter einander verbunden sind. Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Zähne *y* im Unterkiefer, deren Basalplatten quer über die Medianlinie verschmelzen (Fig. 14), falls nicht überhaupt gleich statt der paarigen Bildungen ein einziges median gelegenes Zähnchen angelegt wird. Das Endresultat bis zum Ende des Stadiums 48 ist, dass im Oberkiefer rechts und links je zwei Zahnplatten ausgebildet werden. Das vordere Paar ist durch Verwachsung der Einzelzähne  $v_1-v_3$  entstanden, das hintere Paar durch Verwachsung der Einzelzähne  $a_1-a_4$ ,  $b_1-b_3$ ,  $c_1$  und  $c_2$ . Im Unterkiefer kommt es zur Ausbildung dreier separater Bildungen. Erstens des entweder unpaaren, median gelegenen Einzelzahnes *y* oder, falls *y* paarig angelegt wurde, der kleinen median verschmolzenen Zahnplatte (Fig. 14). Zweitens der seitlich davon gelegenen paarigen Zahnplatten  $x_1-x_5$  und endlich der caudalwärts von *y*,  $x_1-x_5$  gelegenen, paarigen Platten  $o_1-o_3$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $q_1$ .

Das Stadium 48 ist das älteste, welches mir zur Verfügung steht. Obgleich der junge Fisch auf diesem Stadium (10 Wochen nach dem Ausschlüpfen) schon eine ziemlich hohe Ausbildung zeigt, ist es höchst wahrscheinlich, dass weiterhin noch neue Zähnchen angelegt werden, wie  $b_4$ ,  $b_5$ ,  $c_3$ ,  $c_4$ ,  $c_5$  etc. im Oberkiefer, wahrscheinlich auch noch neue Reihen, wie *d* und *e* etc., die zur Vergrößerung der Pterygopalatinalplatten des Oberkiefers beitragen. Ähnliches ist für die Unterkieferplatten zu erwarten. An der Configuration des Ganzen wird meiner Ansicht nach kaum etwas Wesentliches geändert werden.

Zunächst kann es keinem Zweifel unterliegen, dass aus  $v_1-v_3$  die Vomerzähne, aus  $a_1-a_4$ ,  $b_1-b_3$ ,  $c_1$ ,  $c_2$  die Pterygopalatinalzähne des Oberkiefers, aus  $o_1-o_3$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $q_1$  die Zahnplatten des Unterkiefers des ausgebildeten Thieres werden. Es sei bei dieser Gelegenheit daran erinnert, dass die Zahngebilde der Dipnoer nicht etwa Knochentheilen aufsitzen, sondern dass ihre aus Knochengewebe bestehende Basis den Knochentheil recht eigentlich bildet, ein Umstand, der auch von O. HERTWIG (1874 B) zur weiteren Stütze des Satzes, dass das knöcherne Skelet der Mundhöhle genetisch auf Zahnbildungen zurückzuführen ist, gebührend verwertet worden ist.

Die richtige Homologisirung der verschmolzenen Zahnbasen der Dipnoer mit den zahntragenden Knochen der Mundhöhle der Ganoiden und Amphibien ist schon durch HUXLEY (1871, 1876), sowie durch O. HERTWIG (1874 B) durchgeführt worden. Der knöcherne Theil des sogenannten Vomerzahns entspricht, wie HUXLEY zweifellos richtig ausführt, dem Vomer der anderen Wirbelthiere, nicht dem Intermaxillare, wie OWEN, WIEDERSHEIM und W. N. PARKER vermuthet haben. Die knöcherne Basis der mächtigen hinter den Vomerzähnen gelegenen Zahngebilde entspricht dem Pterygopalatinum, wobei erwähnt zu werden verdient, dass die knöcherne Basis besonders nach hinten eine viel weitere Ausdehnung besitzt als die aus Dentin bestehende Krone des Zahngebildes.

Dass die zahntragenden Platten des Unterkiefers aus den Complexen  $o_1-o_3$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $q_1$  hervorgehen, wird durch die Topographie dieser Gebilde im jugendlichen und im ausgebildeten Zustande, besonders auch durch die Lagebeziehung zum Knorpel mit Sicherheit erwiesen. Die knöchernen Basen jener Unterkieferplatten wurden von GÜNTHER als Dentale bezeichnet. Dem gegenüber haben HERTWIG (1874) und HUXLEY (1876) mit vollem Recht darauf hingewiesen, dass es sich um kein Dentale, sondern um ein Operculare (Spleniale) handelt.

Es erhebt sich aber nun für uns die Frage, wie die Complexe  $x_1-x_5$ , sowie *y* zu deuten, auf welche Theile des ausgebildeten Thieres sie zu beziehen sind. An eine nachträgliche Verschmelzung der Complexe  $x_1-x_5$  mit den Opercularplatten (Splenialeplatten) des Unterkiefers ist wohl sicher nicht zu denken.

Dagegen spricht vor allem die sehr scharfe, von mir auf allen Stadien beobachtete Scheidung dieser beiden Gebilde. Nun kennen wir aber im Unterkiefer von *Ceratodus* ausser den Opercularplatten keine anderen zahntragenden Skeletelemente. Wohl aber wissen wir durch HUXLEY (1876), dass beim ausgebildeten Fisch vor dem Operculare ein schwach entwickeltes, zahnloses Dentale liegt. HUXLEY beschreibt diese Verhältnisse mit folgenden Worten: „Dr. GÜNTHER does not mention a third ensheathing bone which is united by suture with the other two, and lies on each side of the symphysis on the ventral face of the mandible. It is a flat plate, of a „triangular“ form with a thick rugose inner edge for the attachment of the symphyseal ligament. Its posterior edge is thin and concave; its external edge is also thin and overlaps the bone termed „articular“ by Dr. GÜNTHER, uniting with it by a squamous suture. The outer half of its dorsal aspect is smooth and helps to support the ventral face of MECKEL's cartilage; the inner or symphyseal half presents a broad, rough, triangular surface, which extends on the inner side of the symphyseal end of MECKEL's cartilage, and unites with the corresponding surface furnished by the expanded symphyseal end of the bone termed „dentary“ by Dr. GÜNTHER. I cannot doubt, that this bone is the representative of the true „dentary“ element; nor is there any question in any mind, that Dr. GÜNTHER's „dentary“ is the true „splenial“ element while his „articular“ answers to the „angular“ piece of the vertebrate mandible. In the attachment of the tooth to the splenial and not to the dentary element, *Ceratodus* presents an interesting and important feature of resemblance to *Siren* and to larval Salamanders on the one hand and on the other to *Polypterus*.“

Die oben mitgetheilten ontogenetischen Thatsachen liefern, wie mir scheint, eine vollkommene Bestätigung der HUXLEY'schen Vergleichen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die knöchernen Basis des Zahncomplexes  $x_1-x_5$  zum „dentary“ HUXLEY's wird. Dieses Dentale, obwohl beim ausgebildeten Thiere ein blosser Knochen ohne Dentinkrone, trägt beim jugendlichen Individuum noch Zähne, und diese Zähne correspondiren in sehr augenfälliger Weise mit den Vomerzähnen des Oberkiefers, und zwar sowohl ihrer Lage im Kiefer, wie der Richtung ihrer Spitzen und ihrer ganzen Configuration nach (vgl. Textfigur A und B).

Der ontogenetische Befund führt uns zu dem Schlusse, dass die Vorfahren des *Ceratodus* in ihrem Unterkiefer Zahncomplex besessen haben, die mit den Vomerzähnen des Oberkiefers correspondirten, und deren verschmolzene Basen sich noch in dem zahnlosen, rudimentären Dentale des ausgebildeten Fisches wiederfinden, und dieser Schluss wird auch durch die Paläontologie bestätigt, wie unten weiter ausgeführt werden soll. Hier sei nur erwähnt, dass wir in den carbonischen Dipnoern *Uronemus* und *Phaneropleuron* Formen kennen, die ausser den eigentlichen Zahnplatten noch kleine conische Einzelzähnen an den Kiefernändern besessen haben, bei denen sich die Elemente des Complexes  $x_1-x_5$  also noch erhalten, und zwar in sehr primitiver, unverschmolzener Form. Eine Zurückbeziehung des unpaaren Zahnes resp. median verschmolzenen Zahncomplexes  $y$  auf ein Gebilde, das sich im Unterkiefer des ausgebildeten *Ceratodus* findet, erscheint mir dagegen nicht möglich, und zwar deshalb nicht, weil ich im Unterkieferskelet des Erwachsenen kein unpaares oder median verschmolzenes Element finden kann. Deshalb erscheint es mir auch unwahrscheinlich, dass  $y$  sich nachträglich noch mit anderen Skelettheilen (Dentalia oder Opercularia) verschmilzt; viel eher ist an gänzliche Rückbildung zu denken. Wohl aber lässt sich aus dem Vorhandensein des unpaaren Zahngebildes  $y$  beim jungen Fische schliessen, dass gewisse Vorfahren des *Ceratodus* einen unpaaren „Symphysenzahn“ im Unterkiefer besessen haben, analog — nicht homolog — gewissen fossilen Holocephalen (*Chimaeropsis*, *Myriacanthus*).

### Histologisches Verhalten der Hartgebilde.

Es bleibt mir noch übrig, über das histologische Verhalten der Hartgebilde, die wir auf Tafel XIX und XX die Zahncomplexe des jungen Fisches aufbauen sehen, etwas genauere Angaben zu machen. Die Odontoblastenschicht der Zahnpapille sehen wir schon in den fortgeschritteneren Zahnanlagen des Stadiums 45 Dentin ausscheiden. Dieses Dentin ist zunächst unverkalkt, was ich daraus schliesse, dass, wenn man von demselben Kiefer die eine Hälfte auf Schnitten, die andere nach Maceration mit Kalilauge untersucht, das letztere Präparat, das natürlich nur das verkalkte Dentin in Erscheinung treten lässt, scheinbar in der Entwicklung gegen die andere Hälfte zurücksteht, da diese das gesammte Dentin, das verkalkte sowohl wie das unverkalkte, zur Wahrnehmung bringt. Der quere Durchmesser der Dentinschicht, den man an optischen Schnitten der Macerationspräparate zu Gesicht bekommt, ist beträchtlich dünner als der quere Durchmesser der Dentinschicht an Schnittpräparaten, an denen das unverkalkte Dentin nicht wie bei ersteren durch die Kalilauge zum Verschwinden gebracht ist. Dentinscherbchen sehr junger Zahnanlagen, die man auf den gefärbten Schnittpräparaten als dünne Linien sieht, haben keine Repräsentanten auf dem Macerationspräparat der anderen Seite, waren also noch unverkalkt. Aehnliches gilt für das spongiöse Knochengewebe, welches bald darauf die Basis der einzelnen Zahnanlagen vereinigt.

Zur Färbung der Schnittpräparate bediente ich mich anfangs der Doppelfärbung Boraxcarmin-Bleu de Lyon, später aber einer Alaunhämatoxylinfärbung mit Nachbehandlung nach VAN GIESON. Ich benutzte dabei die von HANSEN<sup>1)</sup> vorgeschlagene Modification der VAN GIESON'schen Färbung, verfuhr aber so, dass ich die mit Hämatoxylin nicht zu stark vorgefärbten Schnitte nur auf einige Sekunden in die Pikrinsäure-Säurefuchsin-Mischung tauchte und sie so rasch wie möglich durch die verschiedenen Alkohole in Toluol überführte. Diese Methode ist leicht zu handhaben, sehr zuverlässig und liefert überhaupt für ältere Embryonen und Gewebe ausgebildeter Thiere nicht nur schöne, sondern selbst für den Geübten recht nützliche Präparate, weil die prachtvolle Differenzirung fast jeder Gewebsart durch besondere Farbentöne die Untersuchung thatsächlich erleichtert.

Sehr gut sieht man auf solchen Präparaten die Odontoblasten, besonders an den Spitzen der Papillen, ihre Ausläufer in das junge (zum Theil noch unverkalkte) Dentin entsenden und kann äusserst feine Dentinröhrchen in diesem eben erst gebildeten centralen Dentin wahrnehmen (Taf. XVIII, Fig. 7). Solche Dentinröhrchen vermochte ich dagegen selbst mit den stärksten Vergrösserungen nicht in den peripheren Schichten des Dentins nachzuweisen, in denen es wohl zu einer vollkommeneren Verkalkung gekommen ist, und die als „Vitrodentin“ bezeichnet werden können. Noch besser lassen sich diese beiden Schichten an Zähnen unterscheiden, deren Weichtheile durch Kalilaugebehandlung zerstört resp. bis zum Verschwinden aufgeheilt worden sind (Taf. XX, Fig. 15 *Vd* und *D*).

Die spongiösen Knochenmassen, die, etwas später auftretend als die Dentinkappen der zuerst angelegten Zahnindividuen (Taf. XIX, Fig. 8), bald die verschiedenen Zahngruppen zu bestimmten Complexen vereinigen, entstehen durch einfache Bindegewebsverknöcherung. Längere Zeit werden die Knochenbälkchen nur zwischen den einzelnen Bindegewebszellen ausgeschieden, ohne dass die Bildungszellen völlig von Knochensubstanz umschlossen würden. Auf Stadium 48 (Taf. XVIII, Fig. 6, 7) sieht man noch die überwiegende Mehrzahl jener Osteoblasten den Knochenbälkchen seitlich anliegen. Im Laufe des Stadiums 48

1) FR. C. C. HANSEN, Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung, Anat. Anzeiger, Bd. XV, 1898, No. 9.

werden aber mit dem Dickerwerden der Knochenbälkchen mehr und mehr Zellen von der Knochensubstanz allseitig umschlossen, wie dies schon bei einigen wenigen der Figuren 6 und 7 der Fall ist. Im ausgebildeten Zahn bestehen die entsprechenden Theile aus echtem, Knochenzellen führendem Knochen, der ein spongiöses Balkenwerk bildet, welches ein System von Markräumen umschliesst (Textfigur M auf Seite 127).

Die Knochenbasen der Zahncomplexe zeigen zunächst bis in das Stadium 46 hinein weder im Ober- noch im Unterkiefer Beziehungen zum Knorpelskelet. Die Anlagerung erfolgt in ausgeprägter Weise erst im Stadium 47 und 48 in Folge der Volumszunahme sowohl der Knorpel wie der Knochenplatten (vergl. Taf. XVIII, Fig. 7).

Auf keinem Stadium, das mir zur Untersuchung vorlag, habe ich die geringste Spur einer Schmelzbildung wahrnehmen können, weder an Schnittpräparaten, noch bei der Untersuchung der durch Kalilaugebehandlung aus dem umgebenden Gewebe frei herausgelösten verkalkten Zähnen. Ich habe solche Zähne sowohl mit starken Immersionssystemen als auch unter dem Polarisationsmikroskop untersucht, immer aber mit negativem Erfolg.

Auf den ersten Blick könnte man vielleicht geneigt sein, anzunehmen, die Schicht *Vd* (Taf. XX, Fig. 15), die sich ziemlich deutlich von dem darunterliegenden „Röhrenzahnbein“ *D* abgrenzt, sei eine Schmelzschicht. Dagegen ist aber zu bemerken, dass ihr die zwei wesentlichen Characteristica des Schmelzes: das Vermögen der starken Doppelbrechung und die Abgrenzung vom darunter liegenden Dentin durch eine scharfe Grenzlinie, durchaus fehlen, und wir sie deshalb ebenso für eine Vitrodentinschicht erklären müssen, wie dies heutzutage wohl allgemein (vergl. RÖSE, 1897) für die entsprechende Schicht der Haifischzähne geschieht.

Immerhin könnte man das Fehlen einer echten Schmelzschicht an meinen Präparaten auf die vorangegangene Conservirung schieben, die ich seiner Zeit in Australien nach verschiedenen Methoden (Sublimat, RABL'sches Gemisch etc.) vorgenommen habe. Dagegen spricht, dass dieselbe in der Mehrzahl der Fälle Dentin und Knochen wohl conservirt hat. Jedenfalls müsste, wie die Topographie meiner Schnittpräparate lehrt, eine etwa vorhanden gewesene Schmelzschicht von fast unmessbarer Dünne gewesen sein. Alles zusammengenommen, erscheint mir aber die Annahme, eine solche sehr dünne Schicht sei vorhanden gewesen, aber durch die Conservirung bei gleichzeitiger tadelloser Erhaltung des Dentins und Knochens zerstört worden, in höchstem Grade unwahrscheinlich. Da auf Stadium 48 die meisten Zähne schon mit ihrer Spitze die Schleimhaut zu durchbrechen und frei in die Mundhöhle vorzuragen beginnen (Taf. XVIII, Fig. 7), ist auch die Annahme, die richtige Schmelzbildung beginne erst auf späteren Stadien, ausgeschlossen<sup>1)</sup>.

1) Die Zahngebilde des erwachsenen *Ceratodus* entbehren, wie schon durch GÜNTHER's Untersuchung (1871) bekannt, eines Schmelzüberzuges vollständig. Dasselbe gilt für die fossilen paläozoischen wie mesozoischen Dipnoer. OWEN (1840—45) und GÜNTHER (1871) schreiben auch den *Protopterus*-Zähnen keinen Schmelz zu; nach ersterem Autor besitzt die Oberfläche der Zahnbildungen „an external sheath of very hard enamel-like dentine“. Wenn dem gegenüber PETERS (1845), W. N. PARKER (1892) und RÖSE (1892) schlechthin von Schmelz sprechen, so dürfen ihre Angaben meiner Ansicht nach erst dann angenommen werden, wenn sie näher begründet und wenigstens durch eine nicht schematisirte Abbildung illustriert sind. PETERS (1845, Taf. III, Fig. 4) und RÖSE (1892, Fig. 7) geben jeder eine rein schematische Abbildung der problematischen Schmelzschicht, während PARKER (1892, p. 133) erklärt: „I have not so far been successful in following out the relations of the enamel, and it is not therefore represented in Fig. 4. In decalcified sections it is not visible, and in ground sections of the hard teeth it becomes so easily broken away that the determination of its relations to the rest of the tooth is by no means an easy task.“ Die RÖSE'sche Abbildung des Schmelzes (1892, Fig. 7) ist nicht nur durchaus schematisch gehalten, sondern auch kaum verständlich, weil sie die Schmelzschicht als solche direct in die innere Zellenschicht der „Epithelschleide“ übergehen lässt, was natürlich undenkbar ist. Aus diesen Gründen sehe ich mich veranlasst, zu constatiren, dass der Nachweis eines Schmelzbelages an *Protopterus*-Zähnen in keiner Weise geführt ist, und vorläufig kein Grund zu der Annahme vorliegt, *Protopterus* sei in dieser Hinsicht eine Sonderstellung unter den Dipnoern einzuräumen.

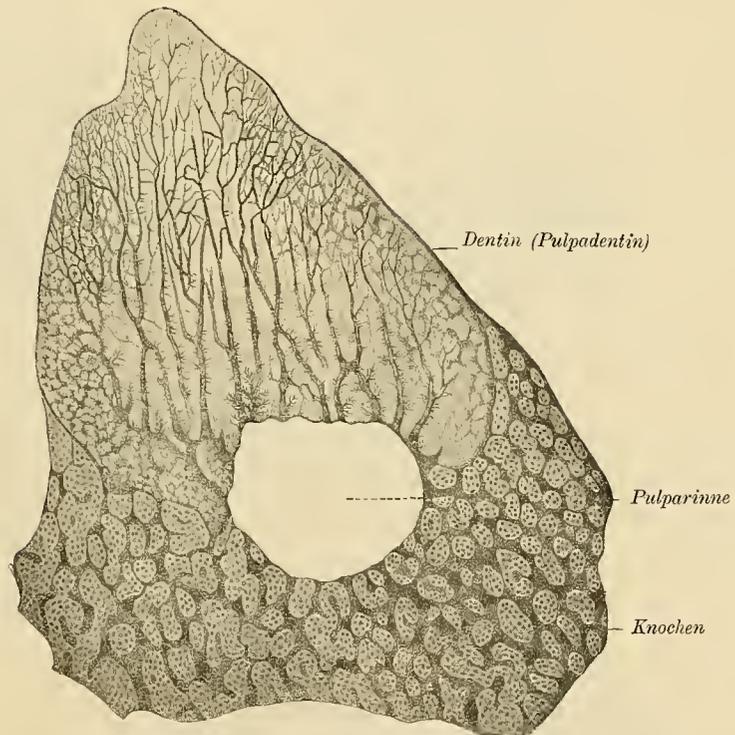
Am Ende des Stadiums 48 bestehen demnach meiner Ansicht nach die Zähne ausschliesslich aus Dentin, und zwar im Wesentlichen aus gewöhnlichem, Zahnbeinkanälchen führendem „Röhrenzahnbein“, dem eine dünne Schicht scheinbar völlig homogenes „Vitrodentin“ aufliegt (Taf. XX, Fig. 15 *D* und *Vd*). Sehr interessant ist nun der Befund, dass im Laufe des Stadiums 48 von der bis dahin glatten, einen Kegelmantel darstellenden Innenfläche des Dentinscherbchens Zahnbeinbälkchen in das Innere der Pulpahöhle in unregelmässiger Weise einwachsen (vergl. besonders die Zähne auf Fig. 11 und Fig. 14).

Auf Figur 15, Tafel XX, ist ein solcher gut entwickelter Fall bei starker Vergrösserung dargestellt. Die Entwicklung von unregelmässig gestalteten Dentinvorsprüngen (*Trd*) beginnt hier schon in beträchtlichem Maasse die bis dahin einheitliche Pulpahöhle zu modificiren.

Bekanntlich besitzen die Zähne der fossilen wie der noch lebenden Dipnoer kein gewöhnliches compactes Dentin, sondern ihr Zahnbein ist ganz durchsetzt von sogenannten Medullarkanälen, Ausläufern der Pulpahöhle (vergl. Textfigur E). Ein derartiges Zahnbein, das von OWEN (1840) noch mit unter dem Sammelbegriff des „Vasodentins“ classificirt wurde, wird jetzt oft nach RÖSE (1897) als Trabeculardentin bezeichnet, seit TOMES (1878) die Bezeichnung Vasodentin für ein Zahnbein reservirt hat, in welches Gefässcapillaren allein, nicht aber Ausläufer der gesamten Pulpa eindringen. An Stelle des Ausdrucks „Trabeculardentin“ gebrauche ich die mir charakteristischer erscheinende Bezeichnung „Pulpadentin“.

Aufschluss über die Entwicklung solcher Zähne und ihres Pulpadentins haben uns zuerst die Untersuchungen von TREUENFELS (1896) an den Zähnen von *Myliobatis aquila* gegeben. TREUEN-

FELS giebt an, dass die zunächst einheitliche Pulpahöhle durch Vorsprünge und Lamellen, die von der Innenfläche des ursprünglichen Dentinkegelmantels ihren Ausgang nehmen, gekammert und bald durch Zusammenfügung jener Vorsprünge und Lamellen zu Röhren in ein Kanalsystem verwandelt wird. Die erste Phase dieses Processes kann man auch an vielen *Ceratodus*-Zähnen des Stadiums 48 (Fig. 11, 14, 15) beobachten. Ob RÖSE (1897) Recht hat, wenn er auf Grund einer Durchsicht der TREUENFELS'schen Präparate behauptet, dass auch Dentinbalken frei im Inneren des Zahnbalkens ohne Zusammenhang mit dem umhüllenden Dentinkegelmantel entstünden, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich kann nur constatiren, dass bei *Ceratodus*, bei dem ich freilich nur den Beginn der Entwicklung des Pulpadentins beobachten konnte, alle Vorsprünge und Bälkchen im Inneren der Pulpahöhle von der inneren Fläche des Dentinkegelmantels ihren Ausgang nehmen.

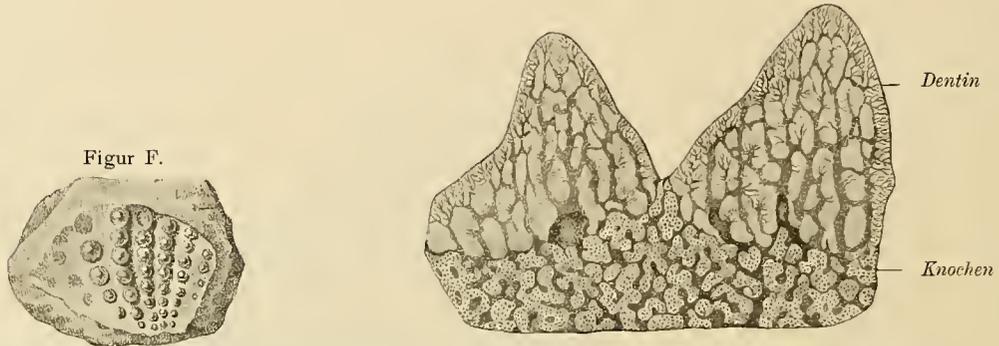


Figur E. Längsschliff durch eine einzelne Zahnschmelzspitze von *Dipterus verneuillii* nach PANDER. Stark vergrössert.

### Vergleichung der Zahngebilde des jungen und ausgebildeten *Ceratodus forsteri* mit den Zähnen der fossilen Dipnoer.

Die complexen Zahngebilde, deren Entwicklung wir bis hierher verfolgt haben, gleichen auf Stadium 48 noch ziemlich wenig den entsprechenden Gebilden des erwachsenen *Ceratodus forsteri*. Dagegen zeigen sie in den Grundzügen ihres Baues auf diesem Stadium eine fundamentale Uebereinstimmung mit den Zahnplatten der paläozoischen Dipnoer (vergl. die Textfigur E, *Dipterus verneuilli*, auf der vorigen Seite).

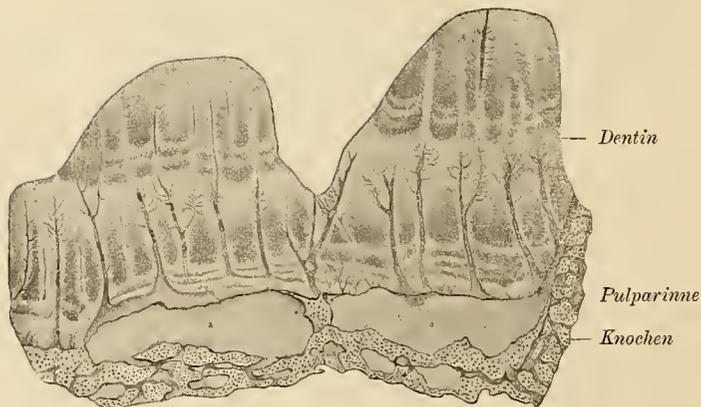
Figur G.

Figur F. Oberflächenansicht einer Zahnplatte von *Dipterus tuberculatus*,  $8\frac{1}{3}$ -fach vergrößert.Figur G. Längsschliff durch zwei nebeneinander stehende Zahnspitzen von *Dipterus tuberculatus*, stark vergrößert.

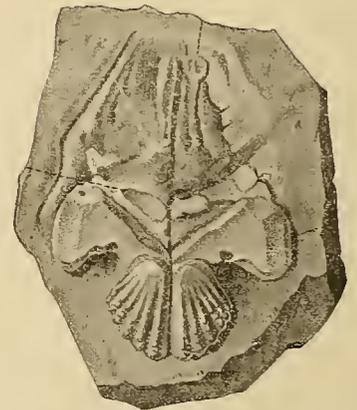
Beide Figuren nach PANDER.

Textfigur F zeigt uns die Oberflächenansicht einer Zahnplatte von *Dipterus tuberculatus* nach PANDER (1858), Textfigur G einen verticalen Schnitt durch zwei neben einander stehende Zähne derselben. Wie wir sehen, ist hier nur die knöcherne Basis der Einzelzähne verwachsen, der Dentintheil dagegen an den

Figur H.

Figur H. Längsschliff durch zwei nebeneinander stehende Zahnrippen einer rechten Gaumenplatte von *Dipterus keyserlingii*, stark vergrößert.

Figur J.

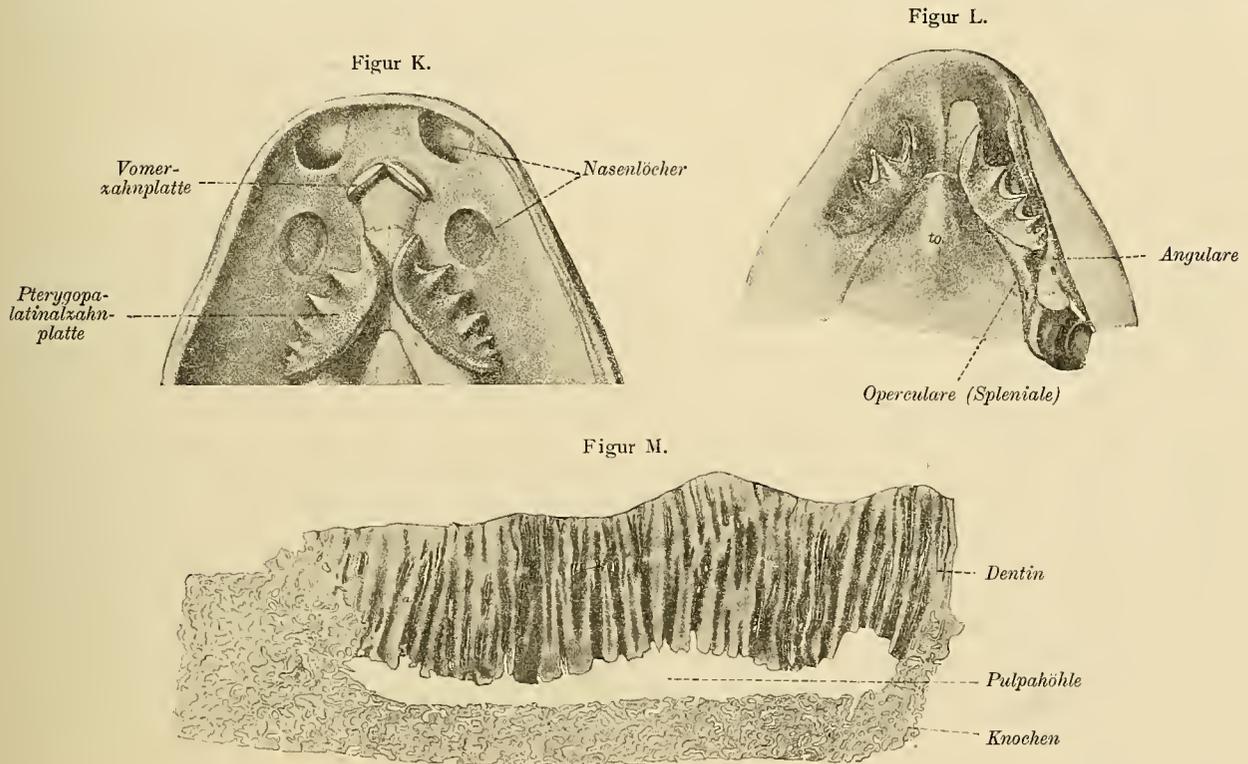
Figur J. Gaumenknochen mit Zahnplatten von *Dipterus murchisoni*, natürliche Grösse.

Beide Figuren nach PANDER.

einzelnen Zahnindividuen isolirt geblieben. Bei anderen *Dipterus*-Arten, so z. B. bei *Dipterus keyserlingii*, dessen Zahndurchschnitt in Textfigur H nach PANDER dargestellt ist, sind die basalen Abschnitte des Pulpadentins zwischen den einzelnen Zähnen schon in grosser Ausdehnung verwachsen, und von hier

aus ist der Schritt bis zu den Zuständen, die wir bei den jüngeren und noch lebenden Dipnoer-Formen beobachten, nur ein verhältnissmässig kleiner.

Schon bei den paläozoischen Formen beginnt nicht nur eine Verschmelzung der Dentinbasis der einzelnen Zähne (Textfigur H), sondern auch die Spitzen verschmelzen reihenweise zu kammartigen Erhabenheiten, wie dies Textfigur J sehr schön bei *Dipterus murchisoni* zeigt. Ein ähnliches Verschmelzen der einzelnen Zahnschmelzspitzen lässt sich bei gewissen Arten der paläozoischen Gattung *Ctenodus* beobachten, so bei *Ctenodus obliquus* HANC. und ATTHEY. Bei den mesozoischen Dipnoern hat der Process weitere Fortschritte



Figur K. Oberflächenansicht des Oberkiefers eines erwachsenen *Ceratodus forsteri*,  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Grösse.

Figur L. Oberflächenansicht des Unterkiefers eines erwachsenen *Ceratodus forsteri*,  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Grösse. Auf der Abbildung des Unterkiefers ist das schwach entwickelte Dentale nicht sichtbar.

Figur M. Längsschliff durch eine Zahnplatte des Unterkiefers eines erwachsenen *Ceratodus forsteri*, vergrössert.

Alle drei Figuren nach GÜNTHER.

gemacht und nur *Hemictenodus intermedius* JAEKEL aus dem unteren Muschelkalk zeigt noch rudimentäre Höcker auf der Aussenseite der Leisten. Dieselben werden bei den verschiedenen triassischen Arten des Genus *Ceratodus* (*C. serratus* AG., *C. runcinatus* PLIEN, *C. Sturi* TELLER, alle aus dem Keuper), sowie bei dem lebenden *Ceratodus forsteri*, bei *Protopterus* und *Lepidosiren* im ausgebildeten Zustande vermisst. Es finden bei ihnen sich bloss glatte Leisten oder Radialkämme, deren Zahl übrigens auch eine Reduction erkennen lässt, wenn man von den älteren zu den jüngeren Formen fortschreitet (vergl. JAEKEL, 1890). Die Ontogenie von *Ceratodus forsteri* hat uns gelehrt, dass auch in der individuellen Entwicklung jene Kämme durch reihenweise Verschmelzung von Einzelzähnen entstanden sind, und im jugendlichen Zustande die Zahnplatte einen Bau besitzt, die an diejenigen der Ctenodipterinen in hohem Grade erinnert (vergl. Textfiguren A und B).

Obwohl sich an den mir vorliegenden Stadien eine ganz sichere Entscheidung über das Detail der Bildung der Radialkämme noch nicht treffen lässt, ist es doch mehr als wahrscheinlich, dass die vorderste

Radialfalte der Oberkieferplatten durch Verschmelzung der Anlagen  $a_1-a_4$ , die folgende durch Verschmelzung von  $b_1$  und  $c_1$ , die dritte von  $b_2$  und  $c_2$ , während die vierte auf meinem ältesten Stadium erst durch den Einzelzahn  $c_3$  repräsentirt ist, während Repräsentanten der kleineren fünfte und sechste Radialfalte überhaupt noch nicht angelegt sind (vergl. die Textfiguren A und K). Ein Auftreten weiterer Zahnanlagen,  $b_4$  und  $b_5$ ,  $c_3$ ,  $c_4$  und  $c_5$ , wohl auch noch neuer Reihen  $d$ ,  $e$  etc., labialwärts von den bis zu Stadium 48 angelegten, ist deshalb fast mit Sicherheit zu erwarten. Dasselbe gilt mutatis mutandis für die Unterkieferplatten (vergl. Textfiguren B und L).

Es verdient hierbei hervorgehoben zu werden, dass bei der Verschmelzung der Einzelzähnen zu Radialfalten die verschmelzenden Radialreihen nicht den ursprünglichen primären Zahnreihen (vergl. Textfiguren C und D) entsprechen, sondern dass hier die Zahnindividuen zu neuen Combinationen verbunden werden, durch die in einer secundären, lediglich durch functionelle Einflüsse bedingten Weise Individuen einer Primärreihe ( $b_1$  und  $b_2$ ,  $c_1$  und  $c_2$ ) von einander getrennt werden, um sich mit denen anderer primärer Reihen ( $b_1$  mit  $c_1$ ,  $b_2$  mit  $c_2$ ) zu combinieren.

Es ist allerdings zu bedauern, dass zwischen meinem ältesten Stadium 48 (cf. Textfiguren A und B, sowie Taf. XVIII, Fig. 6, 7, Taf. XIX, Fig. 11, Taf. XX, Fig. 14 und 15) und den ausgebildeten Zahnbildungen des *Ceratodus* ein bedeutender Sprung liegt, doch wird zunächst Jeder geneigt sein, zuzugeben, dass blosse Weiterentwicklung in der einmal eingeschlagenen Bahn den jugendlichen Zustand ohne weiteres in den ausgebildeten überführen konnte.

Bei weiterem Nachdenken wird aber eine Schwierigkeit auffallen. Wie vermochten denn die Dentintheile der Zahnplatten, Fig. 11 auf Tafel XIX, Fig. 12 auf Tafel XX, überhaupt noch an Umfang zuzunehmen, da doch die Zahnpapillen an der Basis schon durch das spongiöse Knochengewebe sozusagen zugeschlossen waren? Hier bleibt keine andere Möglichkeit offen als die, dass das Knochengewebe, während es peripherisch sich weiter entwickelte, von den Papillen aus auf osteoklastischem Wege wieder successive und allmählich beseitigt und durch Pulpadentin ersetzt wurde. Nicht selten habe ich mitten im Dentin erwachsener *Ceratodus*-Zähne Inseln von echtem, zellenhaltigem Knochengewebe gefunden. Dieser Befund, der mit einem ähnlichen von RÖSE (1892) bei *Protopterus* übereinstimmt, harmonirt gut mit der oben vorgetragenen Auffassung von dem Wachsthum des Dentins in Regionen hinein, die zunächst von Cement eingenommen gewesen waren.

Direct beobachtet habe ich diesen Process nicht, überhaupt keine Osteoklasten gesehen; dazu waren meine Stadien wohl noch zu jung. In diesem Falle scheint mir aber einmal ein Exclusionsschluss gerechtfertigt zu sein, zumal er vollkommen in Einklang steht mit sehr zahlreichen und sicheren Thatsachen, die wir aus der Entwicklung des Knochensystems anderer Wirbelthiere kennen.

Die grosse gemeinsame Pulpahöhle der Zahnplatten des *Ceratodus* erweist sich unter diesem Gesichtspunkt als eine secundäre Bildung. Ursprünglich hatte jedes einzelne Zahnindividuum seine besondere Pulpahöhle (vergl. Taf. XIX und XX), die durch die Bildung des Pulpadentins nur eigenartig modificirt wird (Taf. XX, Fig. 15). Auch an den Zahnplatten der meisten paläozoischen Dipnoer flossen die Medullarkanäle an der Basis jedes Einzelzähnhens in eine kleine Pulpahöhle zusammen. Diese Pulpahöhlen vereinigten sich bei den Zähnen der zugehörigen Zahnreihe oder zahntragenden Rippe zu geschlossenen Hohlräumen, die ich vorschlage als „Pulparinnen“ zu bezeichnen<sup>1)</sup>. Jede zahntragende Rippe wird so in ihrer ganzen

1) PANDER bezeichnet diese Hohlräume als „Pulpakanäle“. Ich möchte diese Bezeichnung vermeiden, weil sie die Gefahr einer Verwechslung dieser grossen, die Basis der zahntragenden Rippen durchziehenden Hohlräume mit den „Medullarkanälen“, die baumförmig verästelt das Pulpadentin durchziehen, mit sich bringt. In der That gebrauchen neuere Autoren, wie JAEKEL, den Ausdruck Pulpakanal synonym mit Medullarkanal.

Länge von einer Pulparinne durchzogen, die an beiden Enden der Rippe blind endigt. Bei den Ctenodipterinen sind die Pulparinnen der einzelnen zahntragenden Rippen noch von einander geschieden, doch ist bei manchen Formen nur ein so dünnes Septum zwischen den Pulparinnen benachbarter Reihen (vergl. Textfigur H, *Dipterus keyserlingii*), dass der Schritt bis zu der einheitlichen und einzigen Pulpahöhle der *Ceratodus*-Zahnplatte als ein nur kleiner erscheint.

Bei manchen paläozoischen Formen (*Cheirodus*, *Holodus*) und mesozoischen *Ceratodus*-Arten finden sich überhaupt keine Pulpahöhlen, weder einzelne getrennte noch ein grosser, gemeinsamer Hohlraum. In diesem völligen Schwunde der ungetheilten Pulpahöhlen und ihrer völligen Ausfüllung durch von Medullarkanälen durchzogenes Pulpadentin ist natürlich ein secundärer Vorgang zu erblicken.

### Vermeintlicher Zahnwechsel bei Dipnoern.

(Schützender Hornüberzug der *Protopterus*-Zähne während des Trockenschlafes.)

Wir sind nun völlig in der Lage, den Bau eines Zahngbildes des ausgebildeten *Ceratodus forsteri* zu verstehen, wenn wir uns ein Wachstum und eine Weiterbildung der jungen Zahncomplexe des Stadiums 48 nach den eben entwickelten Principien unter gleichzeitiger ausgiebiger Abnützung der äusseren Oberfläche durch den Kauact vorstellen. Diese Abnützung öffnet bekanntlich einen Theil der Medullarkanäle nach aussen, so dass die äussere Oberfläche eines *Ceratodus*-Zahnes von minimalen punktförmigen Oeffnungen durchsetzt erscheint. Trotzdem muss der Zahn für das ganze Leben aushalten. Irgend etwas, was auf Zahnwechsel hindeutete, ist weder bei *Ceratodus* noch bei fossilen Dipnoern je beobachtet worden. RÖSE (1892) nimmt allerdings einen Zahnwechsel bei *Protopterus* an, dessen Ablauf er in die Schlafperiode des Fisches hineinverlegt. Eine wirkliche Begründung dieser Behauptung vermisse ich. Was er als „Pulpa der Ersatzzahnplatte“ auffasst, was als erste Spur vom Dentin derselben (1892, Fig. 10), hat sicher mit einer Ersatzzahnplatte nichts zu thun, und es liegt keinerlei Grund vor, seine, wie sie vorgelegt ist, unverständliche Figur 10 im Sinne einer Ersatzzahnbildung zu deuten. Viele Hunderte von eingekapselten *Protopterus* sind schon zu beliebigen Zeiten aus ihrem Trockenschlafe geweckt worden, alle besaßen ausgebildete, ihrer Körpergrösse entsprechende Zahnplatten, nie wurden Ersatzzähne in den Kiefern, nie abgeworfene Zahnplatten in den Cocons gefunden. Dagegen ist es durchaus wahrscheinlich, dass, wie W. N. PARKER (1892) vermuthet, der von ihm entdeckte epitheliale Hornüberzug der Zahnplatten während jeder Schlafperiode erneuert wird, da er sich in intactem Zustande nur bei eingekapselten oder eben aus den Cocons befreiten Exemplaren von *Protopterus* findet. Um diese Erneuerung zu erklären, bedarf es aber nur der Annahme einer Bedeckung der Zahnoberfläche durch eine Epithelwucherung während der Schlafperiode, nicht einer vollkommenen Erneuerung der Zähne.

Höchst wahrscheinlich handelt es sich um eine Schutzeinrichtung, die bestimmt ist, eine zu grosse Austrocknung der Zahnoberfläche während der Schlafperiode zu verhüten. Die Mundhöhle der Fische, einschliesslich der Dipnoer, entbehrt ja noch des Drüsenapparats, der ein Trockenwerden dieses Raumes und der ihn ausstattenden Organe bei den echten Luftathmern (Amphibien und Amnioten) verhindert. Während des activen Lebens bedarf *Protopterus* eines solchen Schutzes nicht, da sein gelegentliches Luftschlucken natürlich noch keine Austrocknung der Mundhöhle bewirkt. Wohl aber ist eine Bedeckung der Zähne während des Trockenschlafes nothwendig, während dessen eine Anfeuchtung der Mundhöhle von aussen ausgeschlossen ist.

Histogenetisch haben wir ein Analogon zu dieser Epithelialumhüllung der Zähne während des Trockenschlafes in der Ueberwallung des Eies der Placentallier durch die Wucherung des Uterusepithels (Reflexabbildung). Auch sind zahlreiche Analoga aus der pathologischen Anatomie bekannt.

Eine directe Untersuchung des interessanten Phänomens dürfte nicht schwer sein, da es bekanntlich stets gelingt, einen *Protopterus*, den man aus seinem Trockenschlaf durch Einlegen des Cocons in Wasser zu activem Leben erweckt hat, wieder zur Einkapselung zu bringen, und man so durch Abtöden des Thieres sofort und einige Tage nach der Einkapselung im Stande sein wird, alle Phasen des Processes der Ueberwachsung zu verfolgen.

Während eine genauere histogenetische Untersuchung der Zukunft überlassen bleiben muss, kann doch schon jetzt über das Wesen des ganzen Phänomens kein Zweifel obwalten, und ist der Versuch, ihn durch einen Zahnwechsel zu erklären, als unbegründet zurückzuweisen.

*Ceratodus* verfällt, wie ich schon früher (1893 A) nachgewiesen habe, überhaupt in keinen Trockenschlaf. Auch seine Zahnplatten werden während des Lebens des Individuums nicht gewechselt. Ebenso wenig wie bei *Protopterus* sind je bei ihm Ersatzzähne oder deren Anlagen beobachtet worden. Die starke Abnutzung der mächtigen Zahnplatten älterer Exemplare zeigt allein schon, dass dieselben viele Jahre lang in Thätigkeit gewesen sind; die Dicke und fabelhafte Härte der noch vorhandenen Dentinschicht lässt erkennen, dass sie noch viele, viele Jahre thätig sein können, ohne ihre Brauchbarkeit einzubüssen. Diese Härte des Dentins ist in der That ganz ausserordentlich und kann nur von dem ganz gewürdigt werden, der eigenhändig Lamellen eines *Ceratodus*-Zahnes abgesägt hat, um Schlitze anzufertigen. Das Durchsägen schmelzhaltiger Säugethierzähne ist ein Kinderspiel dagegen. Es fehlt also auch vom physiologischen Standpunkt aus jede Nöthigung, einen Ersatz der einmal gebildeten und noch lange in Breite und Dicke weiter wachsenden Zahnplatten anzunehmen, und bei der Abwesenheit jeder anatomischen oder embryologischen Thatsache, die in diesem Sinne zu verwerthen wäre, kann ohne Einschränkung die These aufgestellt werden, dass ein Zahnwechsel in der Klasse der Dipnoer nicht vorkommt.

### Schlussbetrachtung.

Die in der vorliegenden Untersuchung mitgetheilten Thatsachen haben gezeigt, dass die sämtlichen Zahngebilde, die sich in der Mundhöhle des erwachsenen *Ceratodus forsteri* finden, durch Verschmelzung einer Anzahl separat angelegter und eine Zeit lang separat bleibender Zahnindividuen gebildet werden.

Die Annahme, dass die merkwürdigen Zahnplatten der Dipnoer durch eine Verschmelzung einzelner Zahnindividuen entstanden seien, lag nach den Befunden bei den paläozoischen Ctenodipterinen sehr nahe, und ist vermuthungsweise auch schon von den älteren Anatomen und Paläontologen ausgesprochen worden. Als dann eine Zeit lang die sogenannte „Concrescenztheorie“ der Zähne die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich lenkte, und man begann, die vielspitzigen Zähne vieler Haie, die pflastersteinförmigen mancher Rochen, die Faltenzähne der echten Crossopterygier, Labyrinthodonten und Ichthyosaurier, die Backzähne der Säuger als durch Concrescenz mehrerer Zahnindividuen entstandene Gebilde aufzufassen, wurden natürlich auch die Zahnplatten der Dipnoer mit herangezogen. RÖSE (1892) versuchte diesen Gedanken näher auszuführen und nahm an, dass die Zahnplatten der Dipnoer aus so viel Einzelzähnen entstanden seien, als sie Medullarkanäle besitzen. Mit Recht hat JAEKEL (1894) hiergegen eingewendet, „dass die Zahnplatten der paläozoischen Dipnoer zahlreiche wohl geschiedene Höcker und Spitzen aufweisen, deren jeder eine ganze Anzahl solcher Medullarkanäle in sich vereinigt. Wenn hier ein Verschmelzungs-

process vorliegen soll, so könnte man nur jene einzelnen Höcker als die ursprünglich getrennten Individuen auffassen, niemals aber deren unter sich anastomirende Medullarkanäle.“

Dass die von JAEKEL vertretene Auffassung die richtige sei, und dass ein Verschmelzungsprocess überhaupt, von dem er nur in conditionaler Form spricht, thatsächlich vorkommt, ging auch aus meinen schon früher publicirten vorläufigen Mittheilungen über die Zahnentwicklung des *Ceratodus* (1893 B) hervor, die eine Concrescenz der Pterygopalatinplatten aus einer geringen Anzahl separater Anlagen (nach der RÖSE'schen Auffassung hätten es viele Hunderte sein müssen) nachwies. Daraufhin hat denn auch RÖSE (1895) seine ursprüngliche Auffassung fallen gelassen.

Die in der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Befunde ergeben das Bild einer, ich möchte fast sagen, ungewöhnlich vollständigen Uebereinstimmung der ontogenetischen mit den vergleichend-anatomischen, in diesem Falle grösstentheils paläontologischen Thatsachen. Ungewöhnlich, weil, während sonst in der Mehrzahl der Fälle das phylogenetische Bild in der individuellen Entwicklung durch Caenogenie getrübt und verdunkelt erscheint, wir in der Ontogenie der Bezahnung des *Ceratodus* die von den Vorfahren der paläozoischen Dipnoer (vergl. *Ceratodus*, Stadium 45) und von diesen selbst (vergl. *Ceratodus*, Stadium 48) durchlaufenen Zustände fast unverändert reproducirt sehen, so dass man z. B. den Zustand des Zahnsystems von *Ceratodus* auf Stadium 48 (Taf. XIX, Fig. 11, Taf. XX, Fig. 14, 15) geradezu als Ctenodipterinstadium bezeichnen könnte. Der einzige wesentlichere Unterschied, durch den sich die Zahnplatten auf diesem Stadium von denen der Ctenodipterinen unterscheiden, ist, abgesehen natürlich von dem viel geringeren Volumen des ganzen Gebildes und der schwächeren Entfaltung des Pulpadentins, der Umstand, dass die Pulpahöhlen der Zähne zusammengehöriger Radialkämme,  $a_1 - a_4$ ,  $b_1$  und  $c_1$ ,  $b_2$  und  $c_2$ , noch nicht zu gemeinsamen Pulparinnen zusammengeflossen sind. Dieses Stadium der *Ceratodus*-Entwicklung reproducirt also einen phylogenetisch etwas älteren Zustand, der von den Ctenodipteren bereits überschritten worden ist.

Die Ontogenie erweist aber noch einiges, was die paläontologischen Befunde, wenigstens wie sie gegenwärtig vorliegen, nur unbestimmt andeuten. So vor allem, dass auch die sogenannten Vomerzähne der lebenden Dipnoer Producte der Verschmelzung einer Anzahl von Einzelindividuen sind, und dass mit ihnen ursprünglich im Unterkiefer Zahncomplexe correspondirten, die vor den bekannten Zahnplatten des Unterkiefers gelegen haben. Bei den lebenden Dipnoern sind dieselben bekanntlich der Rückbildung verfallen. Auch bei den triassischen Dipnoern<sup>1)</sup> und den carbonischen Gattungen *Sagenodus* und *Ctenodus* ist bisher keine Spur solcher Zahngebilde nachgewiesen worden. Uebrigens sind auch Vomerzähne bei ihnen unbekannt, was aber wenig besagen will, da wir bisher von diesen Fischen fast nur einzelne Zähne oder Schädelfragmente kennen. Der einzige vollständigere Schädel ist von TELLER (1891) aus dem unteren Keuper der Alpen beschrieben worden; an diesem ist leider gerade der Vordertheil nicht erhalten. Bei der weitgehenden Uebereinstimmung, die der sonst wohlerhaltene Schädel dieses *Ceratodus sturii* benannten Dipnoers mit *Ceratodus forsteri* zeigt, ist, wie auch TELLER vermuthet, ein Vorhandensein von Vomerzähnen, ähnlich denen des recenten Fisches, in hohem Maasse wahrscheinlich, und hat man von dieser Form wohl auch, was die Bezahnung des vorderen Abschnitts des Unterkiefers anlangt, kaum auf überraschende Aufschlüsse zu hoffen.

Dagegen kennen wir in den devonischen und carbonischen Gattungen *Phaneropleuron* und *Uronemus* Formen, die ausser den Zahnplatten noch gewöhnliche conische Zähnchen an den Kiefferrändern besitzen, die ohne Zweifel den Zähnen  $v_1 - v_3$  im Oberkiefer und  $x_1 - x_4$  im Unterkiefer des jungen *Ceratodus* entsprechen. Bei den paläozoischen Formen waren diese Zähnchen noch unverschmolzen, später sind auch sie, wie die

1) Ich bin Herrn Professor O. JAEKEL für zahlreiche werthvolle Auskünfte und Hinweise auf paläontologischem Gebiete, die ich in den folgenden Ausführungen verwerthet habe, zu hohem Danke verpflichtet.

Ontogenie des *Ceratodus* lehrt, sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer zu Complexen vereinigt, von denen sich die Oberkiefercomplexe als sogenannte Vomerzähne erhalten haben, die Unterkieferzähne (Dentale-Zähne) aber bei den lebenden Dipnoern der Rückbildung verfallen sind. Der schlechte Erhaltungszustand der triassischen Dipnoer macht es unmöglich, die Zustände bei ihnen hier zur Vergleichung mit heranzuziehen.

Was den unpaaren medianen Zahn oder Zahncomplex *y* im Unterkiefer des jungen *Ceratodus* (vergl. Taf. XX, Fig. 12–14) anlangt, so ist klar, dass es sich phylogenetisch nicht um ein wirklich unpaares Gebilde handelt, obwohl ontogenetisch ein solches in der Regel angelegt wird, sondern um einen median verschmolzenen Zahncomplex, als welcher er sich auch ontogenetisch in Ausnahmefällen (vergl. z. B. Taf. XX, Fig. 14) präsentirt. Ein derartiger Zahn ist bei fossilen und lebenden ausgewachsenen Dipnoern unbekannt. Es verdient aber wenigstens erwähnt zu werden, dass ein ähnliches Gebilde bei gewissen fossilen Holocephalen vorkommt. Es ist dies der unpaare sogenannte Symphysenzahn der Myriacanthiden aus Lias und Jura (*Myriacanthus*, *Chimaeropsis*). Obwohl nun die Ordnung der Holocephalen in Bezahnung und manchen anderen Eigenthümlichkeiten ihres Baues gewisse Beziehungen zu den Dipnoern erkennen lässt, sind diese Beziehungen doch so entfernte, die Grundzüge des Baues der Holocephalen und Dipnoer so verschiedene, dass von einer wirklichen Homologie keine Rede sein kann, und es sich nur um eine interessante Analogie handelt, aus welcher aber sehr wahrscheinlich wird, dass auch der unpaare Symphysenzahn der Myriacanthiden durch mediane Verschmelzung ursprünglich paariger Zähne entstanden sei.

Zum Schlusse möchte ich noch einige Worte über die Frage der Zahnconcrescenz im allgemeinen hinzufügen.

Ausgehend von der Auffassung, dass die mehrspitzigen Zähne der Säuger durch Concrescenz einzelner Zahnindividuen entstanden seien (AMEGHINO, KÜKENTHAL, RÖSE), kam man dahin, alle complicirteren Zahngebilde, die mehrspitzigen oder mehrhöckerigen Zähne solcher Haie, wie *Heptanchus*, *Chlamydoselachus* etc., die mächtigen Pflasterzähne solcher Rochen, wie *Myliobatis* und *Rhinoptera*, die Faltenzähne der echten Crossopterygier, Labyrinthodonten und Ichthyosaurier für Producte einer Verschmelzung von Einzelzähnen zu halten. Vor einer schärferen Kritik, die besonders von paläontologischer Seite geübt worden ist, konnten diese Deductionen nicht Stand halten. In einzelnen Fällen wurden sie auch direct ontogenetisch widerlegt. JAEKEL (1894) zeigte, dass sich bei einzelnen jüngeren Arten der Gattung *Notidanus* (*Heptanchus*) die Zahl der Spitzen auf grossen Zähnen sehr erheblich vermehrt, ohne dass die Zahnformel sich ändert, d. h. die Zahl der grossen Zähne verringert, was durchaus dagegen spricht, dass jede Spitze oder jeder Höcker eines Selachier-Zahnes ursprünglich einem besonderen Zahnindividuum entsprochen hat. TREUFELS (1896) wies ontogenetisch nach, dass jede der breiten Platten bei *Myliobatis* aus je einem kleinen Einzelzahn durch blosse Verbreiterung entstünde, nicht durch Concrescenz mehrerer Zahnindividuen. Dass die Faltenzähne der echten Crossopterygier, Labyrinthodonten und Ichthyosaurier unmöglich als polysynthetisch, d. h. als Product der Verschmelzung der Pulpen einer vielzähligen Gruppe von Zahnanlagen entstanden aufgefasst werden können, sondern als einheitliche Zähne zu betrachten sind, deren Falten secundär entstanden sind, ist von JAEKEL (1894) durch eine völlig überzeugende Beweisführung, die sich vorwiegend auf paläontologische Thatsachen stützt, dabei aber auch, soweit dies möglich ist, den ontogenetischen Standpunkt berücksichtigt, dargethan worden.

Den mehrhöckerigen Säugethierbackzahn endlich, von dem die Concrescenztheorie ihren Ausgang genommen hat, betrachten heute nach den glänzenden Klarlegungen, die uns die Paläontologie besonders durch OSBORN (1893 A und B) in dieser Frage gegeben hat, wohl nur noch sehr wenige Morphologen, die sich mit dem Gegenstande eingehender beschäftigt haben, als Product der Verschmelzung mehrerer kegelförmiger Reptilienzähne.

Die Conrescenztheorie in ihrer Verallgemeinerung auf Selachier, echte Crossopterygier, Labyrinthodonten, Ichthyosaurier und Säugethiere wird deshalb wohl bald ausgelebt haben. Wie die Verallgemeinerung nach der positiven Seite hin auf einen Irrweg geführt hat, so würde aber nun auch eine Verallgemeinerung nach der negativen Seite hin über das Ziel hinausschiessen. In einigen wenigen Wirbelthiergruppen kommen thatsächlich Conrescenzen von Einzelzähnen zu complicirteren Zahngebilden vor. Bei den Teleostiern kann man im Falle der Scaroiden erst vom Beginn einer eigentlichen Conrescenz sprechen, da bei ihnen (OWEN, 1840—45, BOAS, 1879), noch die Individualität der Einzelzähne gewahrt bleibt, und es sich also bloss um eine „aggregated and anchylosed mass of teeth“, um ein Zusammenkitten der Zähne durch Cement, nicht um eine wirkliche Verwachsung des Dentinkörpers der Einzelzähne handelt. Zum vollen Verständniss der sehr interessanten Verhältnisse bei den Gymnodonten bedarf es noch näherer ontogenetischer Untersuchung. Was die Dipnoer<sup>1)</sup> anlangt, so handelt es sich bei den paläozoischen Formen auch zum Theil erst um eine Aufkittung zahlreicher Einzelzähne auf eine knöcherne Basis (vgl. *Dipterus verneuillii* und *D. tuberculatus*, Textfiguren E und G). Aber bei anderen Formen ist der Process schon weiter gediehen, die Dentinkörper der Einzelzähne sind in ausgiebigem Maasse verwachsen (vgl. *Dipterus keyserlingii*, Textfigur H), und bei den triassischen und recenten Dipnoern sind in den Vomerzähnen, Gaumen- und Unterkieferplatten völlig einheitliche Complexe entstanden, die im ausgebildeten Zustande weder in ihren Dentin- noch in ihren Cementtheilen eine Spur der Entstehung aus einst getrennten Anlagen erkennen lassen, die uns durch ihre Ontogenie so deutlich vor Augen geführt wird.

---

1) Die Holocephalen lasse ich hier vorläufig bei Seite, weil die Ontogenie ihres Zahnsystems noch ganz unbekannt ist. Die Annahme einer Conrescenz von Einzelzähnen, ähnlich der bei den Dipnoern nachgewiesenen, erscheint mir bei ihnen indessen aus verschiedenen Gründen recht wahrscheinlich. Es liegt nahe, den unpaaren Symphysenzahn im Unterkiefer von *Chimaeropsis* und Verwandten nach Analogie des ähnlichen Gebildes des jungen *Ceratodus* als einen durch mediane Verschmelzung entstandenen Zahncomplex zu erklären. Aber auch im übrigen Zahnsystem der Holocephalen haben höchst wahrscheinlich Conrescenzen von Einzelzähnen zu Zahncomplexen stattgefunden.

---

Verzeichniss der im Text citirten Literatur<sup>1)</sup>.

- BOAS, J. E. V., Die Zähne der Scaroiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXII, 1879.
- GÜNTHER, A., Description of *Ceratodus*. Philosoph. Transactions of the Royal Society, Vol. CLXI, 1871.
- HERTWIG, O., Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. VIII, N. F. Bd. I, 1874 A.
- Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XI, 1874 B.
- HUXLEY, Th. H., A manual of the anatomy of vertebrates animals. London 1871.
- On *Ceratodus forsteri*. Proc. Zool. Soc., London 1876.
- JAEKEL, O., *Phaneropleuron* und *Hemictenodus*. Sitzungsher. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1890.
- Die sog. Faltenzähne und complicirtere Zahnbildungen überhaupt. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1894.
- OSBORN, H. F., Recent researches upon the succession of the teeth in Mammals. American Naturalist, Vol. XXVII, 1893 A.
- The rise of the Mammalia in North America. Studies from the Biolog. Laborat. of Columbia College, Zoology, Vol. I, 1893 B.
- OWEN, R., Odontology or a treatise of the comparative anatomy of the teeth. London 1840—45.
- PANDER, C. H., Ueber die Ctenodopteren des devonischen Systems. St. Petersburg 1858.
- PARKER, W. N., On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transact. Royal Irish Academy, Vol. XXX, Part III, 1892.
- PETERS, W., Ueber einen dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch von Quellimane. MÜLLER's Archiv, Jahrg. 1845.
- RÖSE, C., Ueber verschiedene Veränderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz., Bd. XIV, No. 1, 1897.
- Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892.
- Das Zahnsystem der Wirbelthiere. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, herausgegeb. von MERKEL und BONNET, Bd. IV, 1894.
- SEMON, R., Verbreitung, Lebensweise und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. I, 1. Lief. (Jen. Denkschriften, Bd. IV), 1893 A.
- Die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri*. Ibidem, Bd. I, 1. Lief., 1893 B.
- Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus forsteri*. Ibidem, Bd. I, 2. Lief., 1898.
- TELLER, F., Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoers, *Ceratodus sturii* n. s., aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. Abhandlungen d. K. K. Geologischen Reichsanstalt, Bd. XV, Heft 3, Wien 1891.
- TOMES, CH., On the structure and development of vascular dentine. Philosoph. Transact., Vol. CLXIX, 1878.
- TREUFENFELS, P., Die Zähne von *Myliobatis aquila*. Inaug.-Diss., der Universität Basel vorgelegt, Breslau 1896.

1) Genannt sei hier noch der im Wesentlichen referirende Aufsatz von BRIQUEL, „Les dents de *Ceratodus*“, Bibliographie anatomique, Tome VI, 1898, der im Text keine Erwähnung gefunden hat.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	115—116
Erste Anlage der Zahnindividuen . . . . .	116—120
Placoider Typus der Anlagen. Räumliche Anordnung und zeitliche Aufeinanderfolge. Spätere Lageverschiebungen. Schiefer Einsatz der Zähne. Selbständigkeit der einzelnen Papillen. Epithelscheide. Erstes Auftreten des Dentins.	
Verwachsung der Zahnindividuen. Homologien der durch diese Verwachsung entstandenen Complexe . . . . .	120—122
Verschmelzung der einzelnen Zahnindividuen zu zwei Paar Complexen im Oberkiefer, zu zwei Paar und einem unpaaren Complex im Unterkiefer. Vomer. Pterygopalatinum. Operculare (Spleniale). Dentale. Letzteres wird später zahnlos. „Symphysenzahn“ <i>y</i> .	
Histologisches Verhalten der Hartgebilde. . . . .	123—125
Bildung von zunächst unverkalktem, dann von verkalktem Dentin. Untersuchungsmethoden. Vitrodentin und Röhrenzahnbein. Bildung des Knochengewebes. Keinerlei Schmelzbildung nachweisbar. Auftreten des Pulpadentins.	
Vergleichung der Zahngebilde des jungen und ausgewachsenen <i>Ceratodus forsteri</i> mit den Zähnen der fossilen Dipnoer . . . . .	126—129
Uebereinstimmung der Zeugnisse der Paläontologie mit den ontogenetischen Befunden bei <i>Ceratodus forsteri</i> . Phylogenetisches und ontogenetisches Verschmelzen der Einzelzähne (Zahnhöcker der Ctenodipterinen) zu den sogenannten Radialfalten. Wachstum der Zahncomplexe beim jungen <i>Ceratodus</i> . Einheitliche Pulpahöhle der Zahnplatten des <i>Ceratodus</i> ein secundär entstandenes Gebilde.	
Vermeintlicher Zahnwechsel bei Dipnoern. . . . .	129—130
Bei keinem fossilen oder lebenden Dipnoer bisher eine anatomische oder physiologische Thatsache beobachtet, die für einen Zahnwechsel spricht. Der verhornte Epithelüberzug der <i>Protopterus</i> -Zähne während des Trockenschlafes ist eine specielle Anpassung, die die Zahngebilde vor dem Eintrocknen schützt. Abnützung der Zahnplatten.	
Schlussbetrachtung . . . . .	130—133
Ontogenetische und vergleichend-anatomische paläontologische Befunde ergeben in Uebereinstimmung und gegenseitiger Ergänzung, dass die Zahngebilde der Dipnoer durch Conrescenz einer Anzahl von Einzelzähnen entstanden sind. Vomerzähne, Dentalezähne, Symphysenzahn der fossilen Formen. Conrescenztheorie der Zähne in ihrer Verallgemeinerung auf Selachier, echte Crossopterygier, Labyrinthodonten, Ichthyosaurier und Säugethiere nicht haltbar. Dies berechtigt nicht, die Entstehung complicirterer Zahngebilde durch Conrescenz überhaupt zu leugnen. Ganz klar liegen die Verhältnisse bei den Dipnoern. Die Zähne der Holocephalen sind wahrscheinlich ähnlich zu beurtheilen. Beginnende Conrescenz zeigen die Scaroiden.	
Verzeichniss der im Text citirten Literatur . . . . .	134

Tafel XVIII.

## Tafel XVIII.

*Blg* Blutgefäß.

*Os* Knochengewebe der Zahnbasis (gelber Ton)

*D* Dentin (orange Ton).

*Ep* Epithel der Mundhöhle (blauer Ton).

*Eps* „Epithelscheide“ der Zahnanlagen.

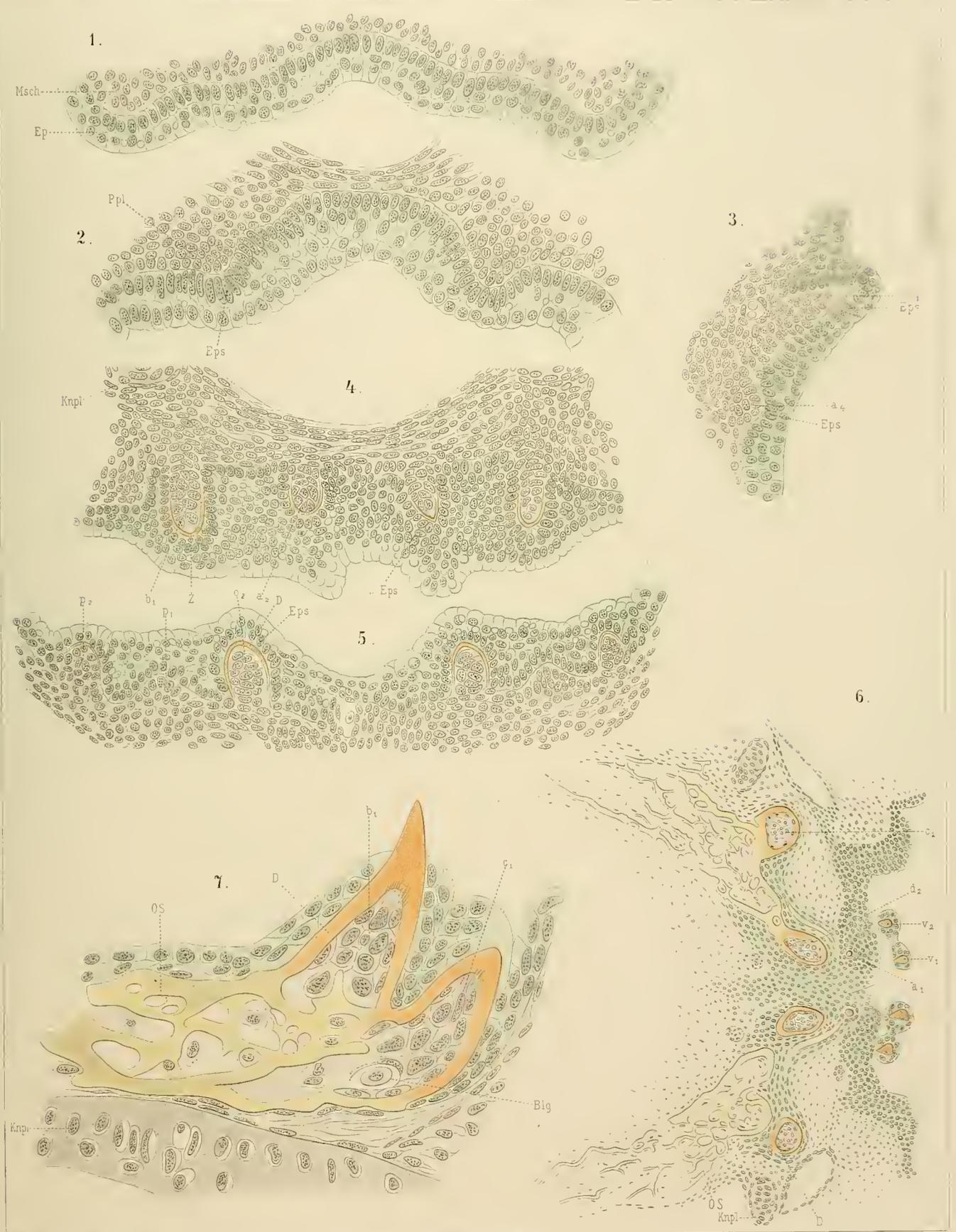
*Knpl* Knorpel.

*Msch* Mesenchym.

*Ppl* Zahnpapille.

Was die Bezeichnung der Zahnindividuen mit den Buchstaben  $a_1$ — $a_4$ ,  $b_1$ — $b_3$ ,  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $v_1$ — $v_3$ ,  $o_1$ — $o_3$ ,  $p_1$  und  $p_2$  etc. anlangt, so vergleiche man zum näheren Verständniss die Textfiguren A und C (Oberkiefer) und B und D (Unterkiefer), sowie den Text selbst.

- Fig. 1. Querschnitt durch den Oberkiefer eines jungen *Ceratodus*, Stadium 44, im Bereich des später zahntragenden Abschnitts. Vergr. 270.
- „ 2. Querschnitt durch den Oberkiefer eines jungen *Ceratodus*, Stadium 44<sup>1/2</sup>. Erstes Auftreten der Zahnpapillen. Vergr. 270.
- „ 3. Längsschnitt durch die rechte Oberkieferhälfte eines jungen *Ceratodus*, Stadium 45, im Bereich der Zahnanlagen  $b_1$  und  $a_4$ . Die Zahnanlagen genau im Längsschnitt getroffen. Vergr. 270.
- „ 4. Querschnitt durch den Oberkiefer eines jungen *Ceratodus*, Stadium 45<sup>1/4</sup>, im Bereich der Zahnanlagen  $a_2$  und  $c_1$  (vergl. auch Textfigur C). Aus topographischen Gründen ist auf diesem Schnitte die Schleimhaut nicht genau quer, die Zahnanlagen nicht genau längs getroffen, worüber im Text S. 118 Näheres nachzulesen. Vergr. 270.
- „ 5. Querschnitt durch den Unterkiefer desselben Exemplars im Bereich der Zahnanlagen  $o_2$ ,  $p_1$ ,  $p_2$  (vergl. auch Textfigur D). Vergr. 270.
- „ 6. Horizontalschnitt durch den Oberkiefer eines jungen *Ceratodus*, Stadium 48. Die Zahnanlagen etwas schief getroffen, so dass rostralwärts Querschnitte der Spitzen, caudalwärts Querschnitte der Dentinbasen, noch weiter caudalwärts Flächenschnitte der aus spongiösem Knochengewebe bestehenden Platten vorliegen, die die auf diesem Stadium in ihrem Dentintheil noch meistentheils unverschmolzenen Einzelzähne vereinigen. Vergr. 102.
- „ 7. Sagittalschnitt durch den Oberkiefer eines jungen *Ceratodus*, Stadium 48, auf der Höhe der Zähne  $b_1$ ,  $c_1$  rechterseits (vergl. Textfigur A). Beide Zähne sind genau im Längsschnitt getroffen, aber nur Zahn  $b_1$  durch die Spitze, Zahn  $c_1$  etwas seitlich von der Spitze, die auch bei diesem Zahn schon frei aus der Schleimhaut herausragt. Man sieht die Odontoblasten besonders an der Spitze der Papillen Fortsätze entsenden, die in die Dentinröhrchen ausstrahlen. Vergr. 480.
-





Tafel XIX.

## Tafel XIX.

Entwicklung der Bezahnung des Oberkiefers nach Präparaten, bei denen durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge die Weichtheile zerstört resp. bis zum Verschwinden aufgehellt und nur Dentin und Knochengewebe sichtbar geblieben ist. Dentin durch orange, Knochengewebe durch gelben Ton bezeichnet. Ueberall 102-fache Vergrößerung.

Fig. 8. Oberkieferzähne Stadium  $45\frac{1}{2}$ .

„ 9. Oberkieferzähne Stadium 46.

„ 10. Oberkieferzähne Stadium 47.

„ 11. Oberkieferzähne Stadium 48.





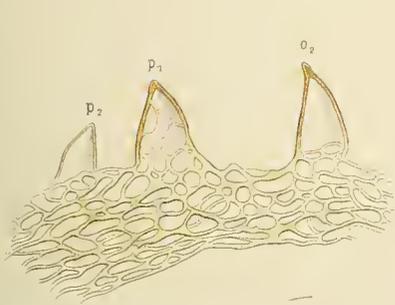


Tafel XX.

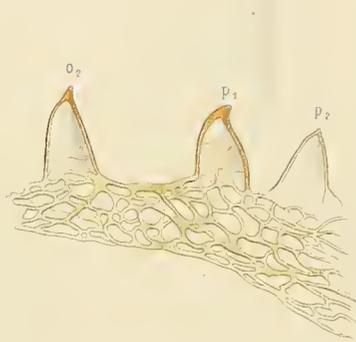
## Tafel XX.

Fig. 12—14. Entwicklung der Bezahnung des Unterkiefers. Die Präparate entsprechen den Oberkieferpräparaten der Tafel XIX. Fig. 12 Stadium 46, Fig. 13 Stadium 47, Fig. 14 Stadium 48. Ueberall 102-fache Vergrößerung.

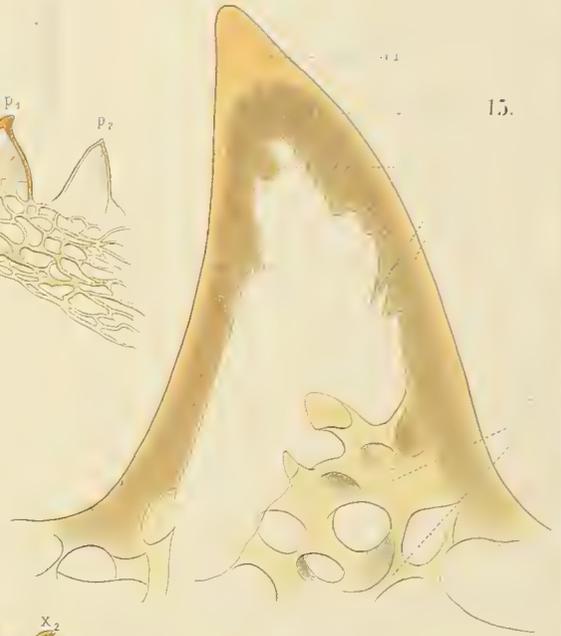
- „ 15. Optischer Längsschnitt eines einzelnen Unterkieferzahnes des Stadiums 48 ( $p_1$  der linken Unterkieferzahnplatte, Fig. 14) bei 624-facher Vergrößerung. *D* gewöhnliches Dentin („Röhrenzahnbein“), *Vd* Vitrodentin, *Pld* Pulpadentin, *Os* Knochen.



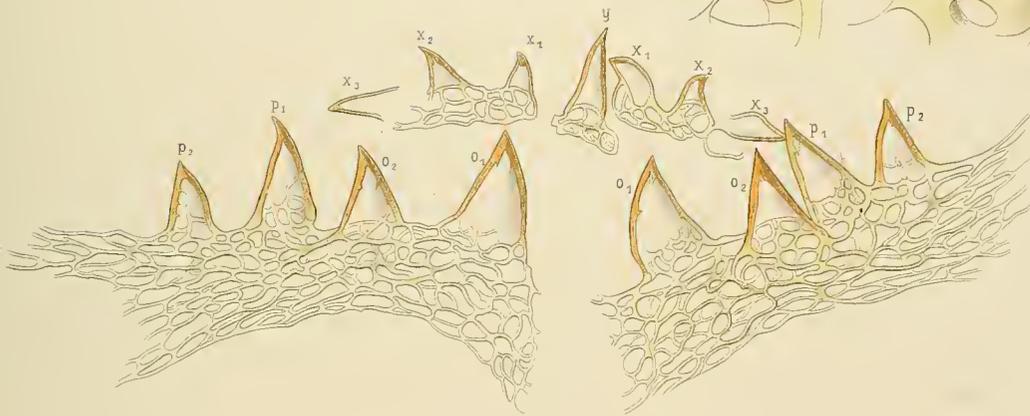
12.



13.



15.



14.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: [Die Zahnentwicklung des Ceratodus forsteri. 113-135](#)