

Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.

Von

Dr. **Oscar Hertwig.**

(Hierzu Tafel XII und XIII.)

Seit AGASSIZ ist schon öfters von verschiedenen Forschern die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Zähne der Selachier und die ihren Hautpanzer zusammensetzenden Placoidschuppen homologe Bildungen seien. Eine eingehendere Bearbeitung hat aber dieser für die Beurtheilung der Integumentbildungen so überaus wichtige Gegenstand bis jetzt von keiner Seite gefunden; ein wissenschaftlicher Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht ist noch nicht geführt worden. An derselben zu zweifeln könnte man aber um so mehr berechtigt sein, als unsere Kenntnisse von dem Baue und der Entwicklung sowohl der Placoidschuppen als auch der Haifischzähne äusserst gering sind. Die Anzahl der hierüber bis jetzt erschienenen Arbeiten steht in einem auffallenden Gegensatz zu der so äusserst umfangreichen und noch jährlich wachsenden Literatur über Säugethierzähne. Während man hier den geringfügigsten Strukturverhältnissen die eingehendsten Untersuchungen widmet und sich in endlosen Streitigkeiten über die verschiedensten Detail-Punkte ergeht, hat man die Zahnbildungen bei allen übrigen Thierclassen fast vollkommen vernachlässigt, so dass unsere Kenntnisse über sie fast noch dieselben wie zu OWEN's Zeiten geblieben sind.

Unter diesen Umständen folgte ich mit Freuden einem Vorschlage des Herrn Professor GEGENBAUR, die Placoidschuppen und Zähne der Selachier auf Bau und Entwicklung zu untersuchen, und beschäftigte mich mit diesem Gegenstande um so eifriger, als ich erwarten durfte, die so interessante Frage nach der Homologie der Mund- und Integumentgebilde durch eine genaue Detailuntersuchung endgültig zu lösen.

Aber noch ein weiterer Umstand liess mir eine genauere Kenntniss der Hartgebilde im Integument der Selachier, als wir sie zur Zeit besitzen, wünschenswerth erscheinen. Wie schon GEGENBAUR in seinem „Kopfskelet der Selachier“¹⁾ in einem besonderen Abschnitt in überzeugender Weise nachgewiesen hat, nehmen die Selachier im Stammbaum der Wirbelthiere eine niedrigere Stufe ein als die Ganoiden und Teleostier und zeigen uns zum Theil noch anatomische Verhältnisse auf einer mehr indifferenten Stufe der Entwicklung erhalten, so dass wir von ihnen nach verschiedenen Richtungen differenzirte Einrichtungen bei den übrigen Wirbelthieren, bei Ganoiden und Teleostiern einerseits, bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren andererseits ableiten können.

Von dieser Thatsache ausgehend, schien mir das Studium der Schuppen und Zähne der Selachier auch eine sichere Grundlage für vergleichend anatomische, auf die höheren Wirbelthierclassen sich erstreckende Betrachtungen zu bilden. Es liess sich erwarten, dass auf so manche dunkle Punkte in der Zahnbildung der Säugethiere, welche bisher das Interesse der Forscher fast ausschliesslich in Anspruch genommen hat, von hier aus einiges Licht geworfen werden könnte. Denn dass trotz sorgfältigster und häufig erneuerter Untersuchung auf diesem Gebiete so viele Verhältnisse uns noch unverständlich geblieben sind, dürfte zum grossen Theile auf die Vernachlässigung des Studiums der Zähne bei niederen Thierclassen zu schieben sein. Auch hier zeigt sich wieder, wie die genauesten anatomischen und embryologischen Untersuchungen allein zur vollkommenen Erkenntniss eines morphologischen Gebildes nicht ausreichen, und wie wir, um uns weitere Aufklärung zu verschaffen, einen dritten Weg, den der vergleichend anatomischen Untersuchung betreten müssen. Indem wir auf diesem Wege durch Untersuchung niederer und höherer Thierclassen eine Anschauung über die vielseitige Gestaltung eines und desselben Gebildes in der Thierreihe erhalten und dieselbe Bildung auf niederen und höheren Stufen der Entwicklung in den verschiedenen Thierclassen erblicken, gewinnen wir durch vergleichende Betrachtung und logisches Schliessen einen Einblick in die phylogenetische Entwicklung, die ein bei höher differenzirten Thieren höher ausgebildetes Organ durchlaufen hat; wir sind im Stande, uns niedere

1) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Heft III, 1872, Seite 10.

Zustände zu reconstruiren, auf denen dasselbe einstmals gestanden haben muss, und lernen dadurch manche Verhältnisse, die uns am hoch entwickelten Gebilde nicht verständlich sind, begreifen, weil wir den causalen Zusammenhang mit einfacheren Zuständen erkannt haben.

Nachdem ich hiermit über die Entstehung der Arbeit Rechen-schaft gegeben und ferner die Gesichtspunkte angedeutet habe, welche mich bei derselben geleitet haben, gehe ich zur Darstellung der während des vorigen Jahres angestellten Untersuchungen über.

Da wir im Laufe der Darstellung an die Beobachtungen früherer Forscher überall, wo es nöthig sein wird, anknüpfen werden, wurde von einer besonderen historischen Einleitung Abstand genommen. Bei erstere Abfassung hielt ich es für zweckmässig, die Beschreibung des Baues und der Entwicklung der Placoidschuppen von der der Zähne getrennt und zwar an erster Stelle zu behandeln, weil erstere die morphologisch niedriger entwickelten Bildungen sind. In zweiter Linie werden uns die Zähne der Selachier beschäftigen. In einem dritten allgemeinen Theil sollen aus den in den beiden ersten Abschnitten niedergelegten Detailuntersuchungen die allgemeinen Schlüsse gezogen und auf die höheren Thierclassen sich erstreckende vergleichende Betrachtungen angestellt werden.

Da die Placoidschuppen und die Zähne mit ihrem unteren Theile im Integumente ziemlich tief festsitzen und Elemente des letzteren, wie wir später zeigen werden, in ihre Zusammensetzung mit eingehen: so möge eine kurze Darstellung des Baues der Cutis hier Platz finden, zumal derselbe bis jetzt noch wenig anatomisch gewürdigt wurde.

Die Cutis der Selachier besteht, wie diejenige aller niedern Wirbelthiere von den Petromyzonten an, aus übereinanderliegenden Bindegewebslamellen (Tafel XII Fig. 2. 3. 7. 11. 14). Jede dieser Lamellen setzt sich aus einer einschichtigen Lage parallel geordneter Bindegewebsbündel zusammen, welche ihrerseits wieder in Bindegewebsfibrillen sich zerlegen lassen. Die Fibrillenbündel je zweier übereinanderliegender Lamellen haben einen verschiedenen Faserverlauf, die einen der Längsaxe des Thieres parallel, die andern senkrecht zu derselben, so dass sie von der Fläche betrachtet einander unter rechtem Winkel kreuzen. Man mag daher der Quer- oder der Sagittalebene des Thieres parallel schneiden, stets erhält man Lagen querdurchschnittener Bündel, welche mit den der Länge nach getroffenen in vollkommen regelmässiger Weise

abwechseln. Die grösste Dicke besitzen die tiefern Lamellen, während die nach der Epidermis zu gelegenen an Dicke allmählich abnehmen. In den Bau der Lederhaut gehen endlich noch in einer dritten Richtung isolirt verlaufende Bindegewebsbündel ein. Dieselben durchsetzen die eben beschriebenen sich kreuzenden Bindegewebslamellen, indem sie senkrecht vom subcutanen Gewebe bis zur Epidermis aufsteigen, in den höheren Schichten sich oft in mehrere getrennt verlaufende Bündelchen theilen und durch solche sich lostrennende Zweige mit in der Nähe aufsteigenden Bündeln zusammenhängen. MAX SCHULTZE macht es in seiner Arbeit über *Petromyzon*¹⁾ in hohem Grade wahrscheinlich, dass feinste Nervenfasern in diesen Bahnen zur Epidermis dringen und dort mit Sinneszellen in derselben in Verbindung stehen. Beobachtungen, die im Sommer 1872 eine Zeit lang auf Entscheidung dieser Frage gerichtet waren, liessen mir dieses gleichfalls sehr wahrscheinlich erscheinen; zur vollen Gewissheit bin ich indessen nicht gelangt, da Goldchloridpräparate herzustellen mir an diesem Gegenstande nicht gelingen wollte. Ich hoffe später die unterbrochenen Untersuchungen zur Lösung dieses Structurverhältnisses noch einmal aufzunehmen.

Zwischen den in horizontaler Richtung sich kreuzenden Bindegewebslamellen finden sich Zellen, welche man an Alcoholpräparaten ohne Anwendung von Reagentien leicht übersieht. Da sie den Bindegewebsbündeln langgestreckt anliegen, so ist in zwei übereinanderliegenden Lamellen ihre Verlaufsrichtung natürlich auch eine unter rechtem Winkel sich kreuzende, entsprechend der Richtung der Bündel, welchen sie folgen. Von diesem Verhältniss kann man sich sowohl auf Horizontalschnitten durch die Cutis, als auch dadurch überzeugen, dass man von einem Stückchen Haut dünne Lamellen zur mikroskopischen Betrachtung abzieht. Nach Quellung der Binde substanz in verdünnter Essigsäure treten die Zellen deutlicher hervor und man erkennt alsdann, dass die Zellen einer Schicht untereinander und mit denen benachbarter Lamellen durch Ausläufer, welche sich um die Bindegewebsbündel herumlegen, in Verbindung stehen.

In den obersten Lagen dieses Gewebes sitzen die Placoidschuppen in einer später näher zu beschreibenden Weise mit ihrer plattenartig verbreiterten Basis fest, ohne eine erhebliche Störung

1) MAX SCHULTZE, Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von *Petromyzon* und ihr Verhalten im polarisirten Lichte. MÜLLER's Archiv 1861.

in Verlauf und Lage der Bindegewebslamellen zu verursachen. Da beim erwachsenen Thiere die Platten ziemlich dicht zusammengedrängt sind, bleiben nur kleine Strecken Bindegewebes zwischen ihnen übrig.

Auf den so beschaffenen Theilen, dem geschichteten Bindegewebe und der oberen Fläche der in die äussersten Cutislamellen eingefügten Platten der Placoidschuppen, liegt noch eine geringe Lage ungeschichteten und zellenreicheren Bindegewebes. Die Bindegewebsfasern verlaufen in ihm unregelmässig und locker in den verschiedensten Richtungen durcheinander. Zwischen den Fasern sieht man mit Flüssigkeit gefüllte zartwandige grosse Zellen, welche zumeist zu mehreren zusammen namentlich auf der oberen Fläche der Placoidschuppenplatten aufliegen. Die Zellen sind entweder vollkommen rund oder, wo mehrere zusammenliegen, polyedrisch gestaltet. Um ihren grossen runden Kern nimmt man nur Spuren von Protoplasma oder, gar kein Protoplasma wahr. Da diese Zellen durch den Schnitt leicht zerstört und herausgerissen werden, so entsteht an Durchschnitten oft ein leerer Raum zwischen den untersten Zellen der Oberhaut und dem in der Cutis festsitzenden Theile der Placoidschuppe. In dieser oberflächlichen Gewebsschicht finden sich ferner noch Bindegewebszellen in grösserer Menge, sowie in der Rückenhaut, die im Gegensatz zur Bauchhaut stets dunkel gefärbt ist, grosse braunschwarze Pigmentzellen. Auf ihrer Oberfläche ist die lockere Bindegewebschicht von einer sehr derben Basalmembran bedeckt. Ueber das Verhalten derselben zu den Placoidschuppen, von deren freien Enden sie durchbohrt zu werden scheint, soll später ausführlicher gehandelt werden.

Auf der Basalmembran liegt eine Lage prismatischer Epithelzellen, auf welche noch mehrere Lagen polyedrischer nach der Oberfläche zu etwas abgeplatteter Epidermiszellen folgen (Taf. XII Fig. 3, 7 u. 10). In den oberen Zellenlagen finden sich häufig Schleimzellen. Sie sind fast rein kugelig, 0,03 Mm. hoch, 0,024 Mm. breit. Von ihrem Kern strahlt das Protoplasma in Fäden aus, die sich netzförmig vereinigen. Am besten überzeugt man sich von ihrer Gegenwart an älteren Embryonen, deren Epidermisüberzug noch ein vollständiger ist (Taf. XII Fig. 7 u. 10 ω). Mit der Entstehung von Schleimzellen sehen wir bei den Selachiern eine Differenzirung der Epidermiszellen auftreten, welche in der Haut der Teleostier so weit verbreitet und mehr entwickelt ist. Auf die phylogenetische Aufeinanderfolge der einzelnen Classen der

Fische gestützt, sind wir berechtigt, in den Schleimzellen der Teleostier eine von Selachiern ererbte Einrichtung zu erblicken. Wie schon LEYDIG ¹⁾ bemerkt, erstreckt sich der Epidermisüberzug bei erwachsenen Thieren nicht über die gesammte Oberfläche des Körpers, da er die Spitzen der Schuppen unbedeckt lässt und nur die Vertiefungen zwischen ihnen ausfüllt. —

Nachdem wir uns durch die gegebene Schilderung über den Bau des Integuments orientirt haben, gehe ich zur Beschreibung der Placoidschuppen über und werde zunächst ihre äussere Form und Anordnung zum Hautpanzer schildern, alsdann den histologischen Bau derselben behandeln.

Um Placoidschuppen vollkommen isolirt zu erhalten, wurden Stückchen Haut in dünne Natronlauge eingelegt und vorsichtig erwärmt, bis alle bindegewebigen und zelligen Bestandtheile sich aufgelöst hatten. Die Schuppen wurden getrocknet und in dickflüssigen Canadabalsam eingeschlossen.

Derart isolirte Schuppen sind auf Taf. XII Fig. 1, 6, 8 von verschiedenen Haifischarten dargestellt. Wie aus den Abbildungen leicht zu sehen, kann man an ihnen zwei Theile unterscheiden; eine dünne quadratische Platte (c) mit einer unteren porösen Oberfläche, und zweitens den Haupttheil der Schuppe, der mehr oder minder die Form eines Stachels oder eines Höckers zeigt, aus der Hautoberfläche frei vorsteht und eine glatte glänzende Oberfläche besitzt. Den einen Theil wollen wir fortan als Basalplatte der Schuppe, den andern als Schuppenstachel bezeichnen. Eine besondere Benennung für diese sich schon äusserlich unterscheidenden Gebilde ist um so mehr geboten, als beide, wie die weitere Untersuchung ergeben wird, sich sowohl in ihrem histologischen Bau als auch in ihrer Entstehungsweise von einander unterscheiden. Basalplatte und Schuppenstachel hängen untereinander entweder so zusammen, dass der Stachel mit seinem breitesten Theile von der Oberfläche der Platte entspringt und von ihr schräg aufsteigend sich verjüngt (Fig. 1, 2, 5), oder derart, dass der Stachelkörper an seiner Vereinigungsstelle eingeschnürt ist und dadurch vermittelt eines Halses der Platte aufsitzt (Fig. 6 und 3). Die Basalplatte ist stets grösser als die Basis des von ihr aufsteigenden Schuppenstachels, so dass sie mit ihren freien Rändern mehr oder minder weit über dieselbe hervorragt. Während die

1) LEYDIG, Beiträge zur mikroskop. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

Platte stets nahezu die gleiche Form bei allen Selachiern besitzt, variirt der Hautstachel beträchtlich sowohl hinsichtlich seiner Grösse als auch seiner Form bei verschiedenen Haifischarten, und in geringerem Grade auch nach den Körpergegenden ein und desselben Individuums. So ist bei *Scymnus Lichia* (Fig. 1) der zur Hautoberfläche schräg gestellte Stachel kegelförmig und läuft in eine scharfe nach dem Schwanze des Thieres hingerichtete Spitze aus. Auf seiner Rückenfläche springen mehrere Leisten hervor, die von der Basis beginnend nach der Spitze zu convergiren. Bei *Acanthias vulgaris* (Fig. 8) ist eine solche Leiste auf der Rückenfläche sehr mächtig entwickelt. Sie bildet dadurch einen helmkammartigen Anhang am eigentlichen Körper des Stachels. Bei *Mustelus laevis* (Fig. 6) ist der Körper des Schuppenstachels von oben nach unten flachgedrückt und dadurch von links nach rechts sehr verbreitert, so dass die Form einer Schuppe, die in eine stumpfe Spitze ausläuft, entsteht. Dieselbe hängt durch einen schmälern Halstheil mit der Basalplatte zusammen. Auf ihrer Oberfläche verlaufen wieder mehrere Leisten, die schärfer als bei *Scymnus Lichia* ausgeprägt sind. Zwischen diesen einzelnen als Beispiele angeführten Formen finden sich die mannigfachsten Abstufungen.

In der Haut liegen die Placoidschuppen mit der Spitze des Stachels dem Hinterende des Thieres zugewendet (Taf. XII Fig. 3) in einer vollkommen regelmässigen Anordnung dicht aneinander. Sie bilden Längs- und Querreihen. Die Schuppen einer Querreihe stehen aber nie direct hinter denen der vorhergehenden Reihe, sondern alterniren mit ihnen in ihrer Stellung, indem je eine Schuppe sich zur Hälfte zwischen zwei ihrer Vorgänger einfügt. Wenn wir die einzelnen Querreihen beziffern, um ihre Stellung zu bestimmen, so stehen einerseits die Schuppen aller ungerad benannten Querreihen (von 1, 3, 5, 7 u. s. w.), sowie anderseits die der gerad benannten (von 2, 4, 6, 8 u. s. w.) auf gleichen Längslinien. Auf Linien, welche zur Quer- und Längsaxe des Thieres diagonal verlaufen, zeigen sich die einzelnen Schuppen zu regelmässigen Reihen dicht aneinandergefügt. Durch diese Anordnung entsteht ein fester, aber allseitig biegsamer Stachelpanzer, der sich ziemlich glatt anfühlt, wenn man mit der Hand vom Kopfe nach dem Hinterende des Thieres zu streicht, rauh und stachelig dagegen, wenn dies in umgekehrter Richtung geschieht.

Von dem histologischen Bau der Placoidschuppen ist durch frühere Untersuchungen Folgendes bekannt geworden.

In einer ausführlichen und sorgfältigen Arbeit über die mikroskopische Struktur der Schuppen und Hautzähne einiger Ganoid- und Placoidfische ¹⁾ gibt WILLIAMSON nebst zwei Abbildungen (einem Horizontal und einem Vertical-Schnitt), eine kurze und die Hauptpunkte im Ganzen richtig darstellende Beschreibung vom Bau einer Placoidschuppe, für welche er den Namen Hautzahn (dermal teeth) neu eingeführt hat. Jeder Hautzahn enthält nach seiner Beschreibung eine Pulpahöhle, von der verschiedene grosse Kanäle ausstrahlen. Einer von diesen steigt vertical herab, die übrigen an Anzahl von 1 zu 4 variirend, verlaufen in horizontaler Richtung nach dem hinteren Theile des Zahns, wo sie mit den oberflächlichsten Lagen des Integuments, wenn nicht mit der äussern Oberfläche selbst zu communiciren scheinen. Von der Pulpahöhle werden ferner zahlreiche sich verästelnde Röhren abgegeben, die denen im Zahnbein der Haifischzähne gleichen. Der oberflächliche in die Cutis nicht eingebettete Theil der Placoidschuppe ist mit einer sehr dünnen Lage einer glänzenden Substanz bedeckt, die indess von dem Röhrchen enthaltenden Theile des Hautzahnes durch keine scharfe Trennungslinie geschieden ist. WILLIAMSON nennt diese Substanz Ganoin, sie als Schmelz zu bezeichnen hält er für unrichtig, weil sie in ihrem Charakter von den prismatischen Gebilden auf dem Dentin der Säugethierzähne verschieden ist, so dass der Gebrauch eines Wortes für beide zu Irrthümern führen würde. Eines besonderen Strukturverhältnisses gedenkt WILLIAMSON noch bei Beschreibung eines Hautzahns von *Raja clavata*, der nach ihm aus einer Aufeinanderfolge kegelförmiger über einander geschichteter Lamellen besteht.

HUXLEY gibt in seiner Arbeit über Organe des Integuments ²⁾ eine ähnliche Schilderung wie WILLIAMSON, namentlich bestätigt er das Vorhandensein einer oberflächlichen Lage von fast structurlosem dichtem Schmelz oder Ganoin, welchen Ausdruck er gleichfalls passender findet. Ferner hat er beobachtet, dass eine structurlose Membran den Stachel überzieht, die besser hervortritt, wenn durch verdünnte Salzsäure der Schmelz gelöst ist, diese Membran soll mit der Basalmembran in Verbindung stehen, welche Epidermis und Cutis trennt. — LEYDIG hebt in seinen Beiträgen zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie und

1) WILLIAMSON, On the microsc. structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fishes. Philosophical Transactions 1849.

2) TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. V (Supplementary Volume). S. 482 und 501.

in seinem Lehrbuch der Histologie wie die vorhergehenden hervor, dass die Substanz der Schuppen die Modification des Zahngewebes besitzt. Dagegen bestreitet er die Anwesenheit einer besonderen Schmelz oder Ganoinsschicht. Die freie Fläche der Schuppe soll zwar eine glatte, härtere, schmelzähnliche Beschaffenheit besitzen, indess soll die fragliche Schmelzlage mikroskopisch nichts anderes sein, als die nur von äusserst feinen Hohlräumen durchbrochene und deshalb mehr homogene oberste Lage der Schuppen und Stacheln. Die Erscheinung, dass der Rand der Schuppe aus einer besondern Substanz zu bestehen scheint, erklärt er nur für einen optischen Effekt, dadurch entstanden, dass der Rand wegen seiner Dünnhcit das Licht anders bricht als der dickere Theil der Schuppe. Ferner hat LEYDIG beobachtet, dass bei einzelnen Arten die freie Fläche der Schuppen eine zellige Zeichnung darbietet, über die er die Frage aufwirft, ob sie nicht den Oberhautzellen ihren Ursprung (durch Abdruck) verdankt. — In einer kleinen Schrift sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux — der neuesten über diesen Gegenstand erschienenen Arbeit — hebt HANNOVER wieder die Anwesenheit einer glasigen, harten, transparenten, leicht gestreiften und vom Dentin durch einen Saum deutlich getrennten Substanz auf der Oberfläche der Placoidschuppen hervor, ohne sich über die morphologische Bedeutung derselben näher auszusprechen.

An den hier mitgetheilten Untersuchungen früherer Beobachter¹⁾ wird man erkennen, wie unsicher unsere Kenntnisse über den Bau der Placoidschuppen zur Zeit noch sind, und wie in verschiedenen Puncten die Ansichten der Forscher auseinanderweichen. Ich erinnere an die widersprechenden Angaben, die über das Vorhandensein oder den Mangel einer besonderen oberflächlichen Schicht auf den Schuppen gemacht worden sind, sowie daran, dass auch diejenigen Forscher, welche wie WILLIAMSON und HUXLEY für die Anwesenheit der fraglichen Substanz eintreten, über die Natur und Beschaffenheit derselben und namentlich über ihre Beziehung zu ähnlichen Bildungen, wie z. B. zum Zahnschmelz, keineswegs im Klaren sind und ihr daher auch einen besonderen Namen „Ganoin“ geben. Die Anwesenheit einer besondern Membran auf der Schuppe ist nur von HUXLEY mit wenig Worten hervorgehoben worden. Ueber den Bau der Basalplatte endlich, über den Inhalt der

1) Die Arbeiten von AGASSIZ sur les poissons fossiles waren mir leider nicht zugänglich.

Pulpa, über die Eigenthümlichkeit der Zahnröhrchen und ihres Inhalts hat Niemand Angaben gemacht.

Der folgenden Schilderung liegen vorzüglich Placoidschuppen von *Scymnus Lichia*, die sich vor denen anderer Selachier durch ihre Grösse auszeichnen, zu Grunde. Ausserdem wurden noch Schuppen von *Mustelus laevis*, *Acanthias vulgaris* und *Carcharias glaucus* untersucht. Zur Erkennung der Structurverhältnisse wurden sowohl Schliffe als auch Schnitte durch in Chromsäure oder in verdünnter Salzsäure entkalkte Hautstückchen angefertigt.

Die Hauptmasse der Placoidschuppe besteht aus einer homogenen, durchscheinenden Grundsubstanz, welche von gröberen und feineren Röhrchen durchzogen wird (Taf. XII Fig. 2 u. 3 *D*). Dieselben entspringen von einer in der Mitte und an der Basis der Placoidschuppe gelegenen mit Bindegewebe und Zellen ausgefüllten kleinen Höhle (*P*) und zeigen durch Zahl, Verlauf und Verzweigung mehrere für die Substanz der Placoidschuppen charakteristische Eigenthümlichkeiten. Was zunächst die Zahl betrifft, so nehmen vom centralen Hohlraum nur ein oder einige wenige grössere Röhren und zwischen ihnen noch eine kleine Anzahl feinerer Röhrchen ihren Ursprung. Die grösste von diesen Röhren verläuft constant nach der Spitze der Schuppe und versorgt durch zahlreiche Seitenäste fast die ganze homogene Masse des Stachels mit feinen Kanälchen. Bei *Scymnus Lichia* beträgt ihr Durchmesser in der Nähe der Papille 0,013 Mm., bei *Mustelus laevis* 0,009 Mm., bei *Acanthias vulgaris* 0,007 Mm. Gewöhnlich entspringen noch einige stärkere Röhren ausser dieser von dem unteren Theile der centralen Höhle, verlaufen in horizontaler Richtung der Stachelspitze entgegengesetzt dicht über der Basalplatte und verbreiten sich mit ihren Endästchen in den nach vorne und seitlich gelegenen Theilen der Basis des Schuppenstachels.

Die Verzweigung der Röhren erfolgt in der Weise, dass von den grösseren zunächst stärkere Seitenäste abgehen. Indem diese sich häufig dichotomisch theilen und in immer feinere Zweigelchen nach der Peripherie zu auflösen, entsteht ein Bild einer exquisit baumförmigen Verästelung. In Folge dessen wird von je einem grösseren Aste ein ziemlich ausgedehnter Bezirk der Dentinrinde mit feinsten Röhrchen versorgt. Die Verlaufsrichtung der Kanälchen ist nicht immer eine direct nach der Peripherie gewendete und gestreckte, sondern zeigt meist starke Biegungen und Knickungen. Ihre Enden dringen nicht ganz bis zur Oberfläche der Placoidschuppe vor, wovon man sich durch Schliffe überzeugen kann,

sondern lassen einen schmalen Rindenstreifen frei. Unter diesem scheinen sie netzförmig untereinander zusammenzuhängen, wenigstens sieht man an Rückenschuppen, wo die Enden der Röhren mit Pigmentkörnern gefüllt sind, bei einer Flächenansicht die Körnchen in Reihen angeordnet und netzförmig verbunden (Taf. XII Fig. 1). Ausserdem kommen auch noch zahlreiche Anastomosen namentlich zwischen den feineren Kanälchen überall vor. Wie in die oberflächliche Schicht des Schuppenstachels, so dringen auch in den unteren Theil der Basalplatte die Endausläufer der Röhren nicht ein.

Die der Art von einem feinen dichten Netzwerk von Kanälchen durchzogene homogene Grundsubstanz des Schuppenstachels zeigt häufig noch als ein besonderes Structurverhältniss zweierlei Arten von Streifungen (Taf. XII Fig. 2. 3. u. 8). So bemerkt man hie und da an Sagittalschliffen oder Schnitten abwechselnd hellere und dunklere bogenförmige Streifen, die untereinander parallel die Contouren der Papille und der Schuppenoberfläche wiederholen. Auf Horizontalschnitten erscheinen dieselben als grössere und kleinere Ringe entweder um die Papille oder auch um die von ihr nach der Spitze des Schuppenstachels aufsteigende grosse Dentinröhre. Dieselbe Erscheinung beschreibt WILLIAMSON vom Hautstachel einer *Raja clavata*. Ausser diesen breiten und nur in geringer Anzahl um die centrale Höhle vorhandenen Streifen beobachtete ich noch besonders deutlich in der Spitze des Schuppenstachels ein zweites System abwechselnd heller und dunkler Linien. Dieselben stehen zu der Oberfläche der Placoidschuppe senkrecht und sind viel feiner und zahlreicher als die erstgenannten Streifen. Sie sind an allen von mir untersuchten Species vorhanden und meist mit Leichtigkeit zu erkennen. Beiderlei Arten von Streifen scheinen, da wir sie auf eine andere Ursache nicht zurückführen können, von einer Schichtung der Grundsubstanz herzurühren. Wir nennen sie daher Schichtungsstreifen. Stellt man sich das durch sie angedeutete Structurverhältniss körperlich vor, so besteht der Schuppenstachel in dem einen Falle, wenn wir nur die an erster Stelle beschriebenen Streifen berücksichtigen, aus einer Anzahl um eine centrale Höhle herumgelegter Schalen, in dem andern aus feinen aufeinandergeschichteten Plättchen, die nach der Spitze der Placoidschuppe zu continuirlich an Grösse abnehmen.

Bei manchen Schuppen finden sich in der sonst homogenen Grundsubstanz besonders an der Basis des Stachels noch kleine kugelige Räume. Sie sind durchschnittlich 0,007 Mm. gross und

führen einen von der übrigen Masse der Schuppe etwas verschiedenen, anscheinend weicheren und unverkalkten Inhalt. Mit den Röhrenchen stehen sie nicht in Zusammenhang.

Wenn wir an die Beurtheilung der Frage gehen, welchem der bei höheren Wirbelthieren vorhandenen Gewebe die hier geschilderte, röhrenchenführende Substanz entspricht, so können wir sie ohne Bedenken dem Zahnbein (Dentin) der Dentinzähne an die Seite stellen. Denn demselben gleicht sie von einigen Eigenthümlichkeiten in der Anordnung der Röhrenchen abgesehen in ihrem histologischen Verhalten völlig. Wir legen dieser Substanz der Placoid-Schuppen daher auch von hier ab den Namen Dentin bei und werden ferner die stärkeren Kanäle Dentinkanäle die feineren Dentinröhrenchen nennen. Die beschriebenen kleinen kugeligen Räume scheinen ähnliche Bildungen wie die im Zahnbein der höheren Thiere häufig auftretenden Interglobularräume zu sein.

Betrachten wir jetzt näher die Eigenschaften jener dünnen Rindenschicht auf der Placoidschuppe, in welche die Enden der feinen Röhrenchen des Dentins nicht eindringen (Taf. XII Fig. 1—4. 6. 8 S). Schon bei Untersuchung eines getrockneten Hautstückes und isolirter Schuppen, kann man sich von mehreren Eigenthümlichkeiten derselben überzeugen: von der sehr glatten, stark glänzenden und spiegelnden Beschaffenheit ihrer Oberfläche, sowie von ihrer grossen Härte. Mit einer Nadel lässt sich die Oberfläche der Rindensubstanz nicht anritzen. Die geschilderte Beschaffenheit zeigt indessen nur der frei aus dem Corium hervorragende Theil der Placoidschuppe, während der im Corium liegende etwas porös ist. Untersucht man eine Schuppe mit dem Mikroskop nach Isolirung durch Natronlauge und Einschluss in Canadabalsam, — der weiteren Beschreibung legen wir eine Placoidschuppe von *Scymnus Lichia* (Taf. XII Fig. 1 u. 2) zu Grunde, weil bei dieser die Rindenschichte relativ am mächtigsten entwickelt ist — so sieht man, dass die glänzende Rindenschichte an der Basis des Schuppenstachels mit einem gezackten Rande abschneidet und sich nicht auf die Oberfläche der Basalplatte fortsetzt, welche rau und porös erscheint.

Um den Schuppenstachel bildet die Rindenschichte einen vollkommen geschlossenen hyalinen, das Licht stark brechenden Mantel, dessen Dicke in der Nähe der Spitze (bei *Scymnus Lichia*) 0,015 Mm. beträgt. Hie und da findet man Placoidschuppen, an deren Spitze die hyaline Rindenschichte abgesprengt ist. Aus dem an der Spitze nun offenen Mantel schaut das nicht mit abgerissene

centrale Dentin als Kegel hervor (Taf. XII Fig. 1). Es spricht diese Art des Bruchs für eine Verschiedenheit und einen lockeren Zusammenhang zwischen beiden Substanzen.

Wie man sich an feinen Schliffen und an Schnitten durch entkalkte Schuppen überzeugen kann, besteht zwischen der Rindenschichte und dem Dentin eine Trennungslinie, die aber nicht glatt, sondern zackig erscheint dadurch, dass die Oberfläche des Dentins fein ausgefasert ist (Taf. XII Fig. 2. 3. 6. 8 λ). Die Trennungslinie tritt sehr scharf an Rückenschuppen hervor, weil hier die Endausläufer der Dentin-Röhrchen, die nur bis zu dieser Linie vordringen, mit Pigmentkörnchen gefüllt sind, wodurch in der Nähe des Schuppenrandes ein dunkler Pigmentsaum entsteht, von welchem sich die hyaline Rinde deutlich abhebt (Taf. XII Fig. 2 λ).

Prüfen wir jetzt näher das chemische Verhalten der Rindenschichte. Wenn man auf einen Schliff concentrirte Salzsäure einwirken lässt, so schmilzt dieselbe unter den Augen rasch hinweg und lässt nur einen ganz geringen Rückstand übrig, während das Dentin abgesehen von der Lösung der Kalksalze vollkommen erhalten bleibt und einen tief ausgezackten Saum zeigt. Anders verhält sich die Einwirkung einer verdünnten Salzsäure. Wird ein Stückchen Haut in solche eingelegt, so tritt nach einiger Zeit eine Veränderung im Aussehen der Placoidschuppe ein, indem die vorher glänzende und durchsichtige Oberfläche nach Lösung der Kalksalze nun undurchsichtig geworden ist und milchweiss aussieht. Dieser milchweisse Ueberzug reicht nur bis zur Basalplatte, auf welche er sich nicht fortsetzt. Die so veränderte Rindenschichte lässt sich mit der Nadel von der darunter liegenden Substanz leicht in Brocken abheben. Unter dem Mikroskop zeigt sie jetzt nicht mehr eine homogene, sondern eine stark körnige Beschaffenheit. Bei Zusatz von etwas stärkerer Salzsäure lösen sich die glänzenden Körnchen, indem sie wegschmelzen, und wird die Substanz vollkommen durchsichtig. Bei längerer Einwirkung oder bei Anwendung noch stärkerer Säure wird sie bis auf einen geringen Rückstand ganz aufgelöst. Hierdurch erklärt es sich, dass man an entkalkten Schuppen, wenn die Flüssigkeit zu stark angesäuert war oder zu lange eingewirkt hat, auf Schnitten die Rindenschichte vermisst oder nur Fetzen derselben antrifft. Derartig entkalkte Schuppen haben aber auch schon äusserlich nicht mehr den erwähnten bei vorsichtiger Entkalkung sichtbaren milchweissen Ueberzug, sondern sind vollkommen durchsichtig und homogen. Um die Auflösung der Rindenschichte zu vermeiden,

nimmt man die Entkalkung am besten der Art vor, dass man einige Tropfen Salzsäure zu Spiritus setzt. Die Kalksalze lösen sich dann langsamer und die organische Grundsubstanz der dünnen Aussenschichte bleibt ungelöst. Ein weiteres Merkmal, welches für die verschiedene chemische Beschaffenheit der beiden Substanzen spricht, ist das abweichende Verhalten der Carminfärbung gegenüber. An Schnitten durch vorsichtig entkalkte Schuppen imbibirt sich die innere Hauptmasse dunkelroth, die dünne Rindenschichte dagegen nimmt keinen Farbstoff auf. Zum Schluss dieses Abschnittes sei noch erwähnt, dass an einzelnen Schuppen, wie von *Mustelus laevis* und *Acanthias vulgaris* die glänzende physikalisch und chemisch eigenartig beschaffene Aussenschichte sehr dünn und stellenweise fast nur als membranartiger Ueberzug vorhanden ist (Taf. XII Fig. 3 S).

Die eben beschriebene Substanz wird auf ihrer Oberfläche von einer Membran überzogen, die von HUXLEY bis jetzt allein mit ein paar Worten beschrieben worden ist (Taf. XII Fig. 2. 3. 4 MO). Gegen Säuren zeigt sie mehr Widerstand als die Rindenschichte, so dass sie, während jene sich auflöst, erhalten bleibt. Am besten überzeugt man sich daher von ihrer Anwesenheit, wenn man feine Schliffe unter dem Mikroskop langsam entkalkt. Während hierbei die glänzende Rindenschicht der Schuppe sich allmählig löst, bleibt die resistenterere Haut auf grosse Strecken im Zusammenhang erhalten. Dieselbe hängt, wie man an günstigen Objecten auf Schnittpräparaten wahrnehmen kann und schon HUXLEY hervorgehoben hat, an der Basis des Schuppenstachels mit der derberen Basalmembran zusammen. An Schnitten durch entkalkte Haut findet man die Membran gewöhnlich stellenweise in Fetzen abgelöst, da sie durch die bei der Entkalkung sich entwickelnde Kohlensäure und eintretende Quellung zerrissen wird. Bei vielen Haien z. B. constant bei *Mustelus laevis*, *Carcharias glaucus* ist sie am Rücken der Schuppe entweder in ihrer ganzen Ausdehnung oder nur in der Nähe der Basis mit einer deutlichen, zelligen Zeichnung versehen (Taf. XII Fig. 3 u. 6). Die Felderchen der Zeichnung sind unregelmässig hexagonal, im Durchschnitt 0,022 Mm. lang, 0,014 Mm. breit. An vorsichtig entkalkten isolirten Schuppen kann man Fetzen zusammenhängender Felder mit der Nadel abzupfen. Dieselben erhält man auch isolirt, wenn man entkalkte Schuppen in Wasser unter ein Deckgläschen bringt und auf dasselbe klopft. Es wird dann die Oberfläche der Schuppe rissig und blättert sich nach einiger Zeit eine Membran in Fetzen ab. Die hexagonalen

Felder zeigen eine körnige Beschaffenheit und deutliche Begrenzung, doch ist von Kernen in ihnen keine Spur wahrzunehmen.

Aus den hier mitgetheilten Thatsachen geht mit Sicherheit hervor, dass die Oberfläche des Dentins von einer chemisch, physicalisch und histologisch von ihm differenten Substanz bekleidet ist, wie schon von WILLIAMSON, HUXLEY, HANNOVER richtig beschrieben, von anderer Seite mit Unrecht in Abrede gestellt worden ist; und dass ferner auf dieser Substanz ein resistenteres dünnes Häutchen sich befindet, welches HUXLEY zuerst entdeckt hat. WILLIAMSON hat für diese Rindenschicht den Namen Ganoin eingeführt und betrachtet sie als etwas vom Schmelz der Zähne Verschiedenes. Prüfen wir mit welchem Rechte, indem wir die Eigenschaften des sogenannten Ganoins mit den Eigenschaften des echten Schmelzes vergleichen. Wie die Substanz auf der Oberfläche der Placoidschuppen, ist der Zahnschmelz stark lichtbrechend, von grosser Härte und in concentrirter Salzsäure lösbar, indem er in kleine cubische Stückchen zerfällt, welche allmählig einschmelzen und nichts als ein zartes Gerüste übrig lassen. Entkalkt man Zähne in angesäuertem Spiritus, so nehmen sie die auch von den Schuppen geschilderte milchweisse Beschaffenheit der Oberfläche an. Beide Substanzen sind auf ihrer Oberfläche von einem gegen Reagentien resistenteren Häutchen in gleicher Weise überzogen. Beide liegen ein und derselben Gewebsform auf, das eine dem Zahnbein, das andere dem Schuppendentin und setzen sich von demselben mit einer deutlich wahrnehmbaren Linie ab. Der einzige Unterschied zwischen beiden Substanzen beruht darin, dass der Schmelz der Zähne in Schmelzprismen sich zerlegen lässt, während der Schmelz der Schuppen sich anscheinend homogen verhält und hierdurch morphologisch etwas abweichend gestaltet ist. Dies kann indessen für uns den angeführten übereinstimmenden Merkmalen gegenüber keinen Grund für eine Trennung abgeben, um so weniger als auch die Entwicklung des Schuppschmelzes, wie wir später sehen werden, der Entwicklung des Zahnschmelzes völlig gleicht. Die Prismenbildung betrachten wir nur als eine besondere Modification und, wenn man will, als eine höhere Entwicklungsstufe des Schmelzes. Wir tragen daher gestützt auf die hervorgehobene chemische, physicalische und z. Th. auch morphologische Uebereinstimmung der in Vergleich gezogenen Substanzen kein Bedenken, die oberflächliche Schichte auf den Placoidschuppen für Schmelz und das Häutchen auf ihm für ein Schmelzoberhäutchen zu erklären. Den Ausdruck Ganoin zur Be-

zeichnung dieser Substanz verwerfen wir daher, da wir die Gedanken WILLIAMSON's für unbegründet halten.

Anmerkung. In gleicher Weise wie bei den Placoidschuppen bestehen in der Literatur auch widersprechende Angaben über die Existenz einer Schmelzschichte bei den Schuppen der Ganoiden. So erklärt LEYDIG¹⁾: „Wenn man an die Untersuchung des Schmelzes geht, nachdem den Schuppen ihr Kalkgehalt durch Säure entzogen ist, so führt der in Rede stehende Theil seinen Namen mit Unrecht, wollte man daran die Annahme knüpfen, dass er im Bau mit dem Schmelz der Zähne der höheren Wirbelthiere übereinstimme. Denn er besteht keineswegs aus gesonderten, den Schmelzprismen vergleichbaren Elementen, sondern er ist nichts anderes, als die nur von äusserst feinen Hohlräumen durchbrochene und deshalb mehr homogene oberste Lage der Schuppen“. Demgegenüber hebt REISSNER²⁾ hervor, dass man an Schliffen den Schmelz sehr scharf und bestimmt von der Knochensubstanz abgegrenzt sieht. Auch schildert er das Verhalten desselben gegen Salzsäure, welches mit dem oben von Scymnus Lichia geschilderten übereinstimmt, in folgender Weise: „Setzt man zu einem feinen Schuppenschliff, der im Wasser liegt und an dem man sich durch das Mikroskop von der Gegenwart und dem normalen Verhalten des Schmelzes überzeugt hat, einen Tropfen concentrirter Salzsäure“, so sieht man „den Schmelz von freien Rande aus wie schmelzenden Schnee rasch dahin schwinden. Von ihm ist endlich nichts übrig geblieben.“

Bei einer Prüfung dieser Frage, welche ich bei Gelegenheit dieser Untersuchungen vornahm, habe ich an Schuppen von *Lepidosteus* die Angaben REISSNER's bestätigen können. An dünnen Schliffen überzeugt man sich leicht von der Anwesenheit einer ziemlich dicken durch eine scharfe Linie von der unterliegenden Schuppensubstanz getrennten Rindenschicht. Sie ist vollkommen homogen und bricht das Licht sehr stark. In Salzsäure löst sie sich bis auf einen geringen körnigen Rückstand auf. Wie man bei vorsichtiger Entkalkung eines dünnen Schliffes wahrnimmt, wird die Oberfläche dieser Rindenschicht gleichfalls von einer resistenteren Membran überzogen. Da die Rindenschicht der Ganoid- noch leichter als die der Placoidschuppen in Salzsäure sich löst, was vielleicht von einem Zurücktreten der organischen und Ueberwiegen der anorganischen Bestandtheile herrührt, so vermisst man auf Schnitten auch durch vorsichtig entkalkte Hautstücken die fragliche Substanz. Bemerkenswerth ist das stellenweise und vereinzelte Eintreten von feinen aus dem unterliegenden Schuppengewebe stammenden Röhrchen in diese oberflächliche Lage, was bereits auch schon von WILLIAMSON und REISSNER hervorgehoben worden ist. Aus denselben Gründen, welche wir für die Schmelznatur der Rindenschicht auf den Placoidschuppen geltend gemacht haben, erblicken wir auch bei den Ganoidschuppen in ihr nur eine Modification des Schmelzes und halten daher an dem schon von AGASSIZ eingeführten Namen fest.

Wenden wir uns jetzt zur Besprechung des die Basalplatte zusammensetzenden Gewebes. Eine getrennte Besprechung erfordert dasselbe, da es verschiedene vom Dentin es unterscheidende

1) LEYDIG, Histolog. Bemerkungen über den *Polypterus bichir*. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie v. SIEBOLD u. KÖLLIKER. Bd. V.

2) MÜLLER's Archiv 1859.

Eigenthümlichkeiten in seiner Structur besitzt (Taf. XII Fig. 1—3 6. 8 C). Zur Untersuchung eignen sich am besten in Chromsäure entkalkte Schuppen, weil bei dieser Art der Entkalkung das Bindegewebe nicht aufquillt.

Die Basalplatte besteht zum grossen Theil aus einer homogenen Grundsubstanz, die sich durch einen deutlichen feingezackten Rand von dem umgebenden Bindegewebe der Cutis absetzt (Taf. XII Fig. 2 C). Zwischen dieser homogenen Substanz und dem Dentin der Schuppe besteht keine Trennungslinie, sondern ein allmählicher Uebergang. Die Enden der Dentinröhrchen dringen indessen in sie gar nicht oder nicht weit ein. Zum andern Theile besteht das Gewebe der Basalplatte aus Bindegewebsfasern, welche aus dem umgebenden Corium herstammend in dasselbe mit eingehen. Unter ihnen springen auf Durchschnitten am meisten Bündel in die Augen, welche senkrecht aufsteigend in die Basalplatte an ihrer unteren Fläche als deutlich wahrnehmbare Stämme eintreten. Sie sind die Enden der bereits früher erwähnten, die horizontalen Lamellen der Cutis durchbohrenden Bindegewebsbündel. In der Basalplatte zerfallen sie in kleinere Zweige, die sich verflechten und an der Grenze gegen die röhrchenführende Dentinsubstanz verschwinden. Sie sind es besonders, welche die Schuppe im Integumente so äusserst festhalten. Auf einem Horizontalschnitt durch die Platte werden diese senkrecht aufsteigenden Bündel quer durchschnitten und erscheinen dann als Kreise von Pünktchen in der übrigen homogenen Substanz. An Stelle der Faserbündel bemerkt man auf Schuppenschliffen dicht aneinander mit Luft erfüllte kurze parallele Kanäle. Hieraus sowie aus dem Umstande, dass an vermittelst Natronlauge isolirten Placoidschuppen die Basalplatte an ihrer unteren Fläche von zahlreichen unregelmässigen kleinen Löchern durchbohrt ist, kann man schliessen, dass die vom Corium senkrecht eindringenden Bindegewebsbündel unverkalkt sind. Die auf Schliffen wahrgenommenen Kanäle entstehen dann durch Eintrocknung der in ihnen enthaltenen Fasern, die Löcher in isolirten Platten durch Auflösung der Fasern durch die Einwirkung der Natronlauge.

Ausser diesen aufsteigenden Bündeln sieht man im Basalplattengewebe noch horizontal verlaufende. Von diesen zieht ein Theil in paralleler Richtung zu einem Sagittal- resp. Querschnitt, ein anderer Theil aber in rechtwinklig entgegengesetzter Richtung, so dass man ihre Querschnitte erblickt. Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, ist das Basalplattengewebe verknöchertes Binde-

gewebe. Es ist daher, trotzdem zwischen ihm und dem Schuppentin keine Trennungslinie besteht, doch als eine von ihm verschiedene besondere Gewebsart zu betrachten. Aus Rücksicht auf seinen histologischen Charakter als verknöchertes Bindegewebe, sowie mit Rücksicht darauf, dass es die Verbindung zwischen dem Dentin und dem Corium herstellt und beide gewissermaassen verkittet, legen wir ihm den Namen Schuppencement bei. Dasselbe spielt eine gleiche Rolle, wie das Zahncement, welches gleichfalls als Bindemittel zwischen Zahnbein und unterliegendem Gewebe dient und verknöchertes Bindegewebe mit darin als Knochenkörperchen eingeschlossenen Zellen ist.

Es bleibt uns noch der aus Bindegewebe und Zellen bestehende Inhalt der im Inneren einer jeden Placoidschuppe befindlichen Höhle näher zu schildern (Taf. XII Fig. 2 u. 3 *P*), welchen wir Schuppenpulpa nennen werden. Ihre histologische Untersuchung wird durch das reichliche Vorkommen von Pigmentzellen etwas erschwert. Die Schuppenpulpa hängt entweder nur durch einen Fortsatz, der vertical durch die Basalplatte herabsteigt, mit dem Cutisgewebe zusammen — dies ist der Fall bei *Scymnus Lichia* — oder es gehen von ihr auch noch ein paar horizontal verlaufende Stränge durch die Vereinigungsstelle zwischen Schuppenstachel und Basalplatte in das über letzterer gelegene lockere Bindegewebe. Die Pulpa besteht aus einem sehr zellenreichen blutgefässführenden Bindegewebe. Ob auch Nerven in sie eindringen, wurde nicht untersucht. Ihre Oberfläche ist von einer epitheliumartig angeordneten Zellenlage überkleidet, die sich aber wenig als besondere Schichte markirt. Sie besteht aus nahezu plattenförmig gestalteten Zellen, die langgestreckt dem Dentinrand anliegen. Zum grossen Theil schicken sie in das Dentin keine Ausläufer entsprechend der geringen Anzahl der von der Papille entspringenden Dentinröhren und Röhrchen. Die der Einmündungsstelle des nach der Schuppenspitze verlaufenden Dentinrohrs zunächst gelegenen Zellen zeigen ein besonderes Verhalten. Sie sind mehr cylindrisch, besitzen einen grossen Kern und an ihrem peripheren Ende einen langen Ausläufer. Ohne eine distincte Zellschicht auf der Pulpa zu bilden liegen sie um die Einmündungsstelle des Dentinrohrs herum und schicken ihre Ausläufer zu einem Bündel vereint in dasselbe. Zuweilen sieht man auch noch eine dieser Zellen oder deren mehrere, kenntlich durch ihre Kerne, im Anfangstheil des Dentinrohrs isolirt zwischen den vorbeiziehenden Fasern der oben beschriebenen Zellengruppe liegen (Taf. XIII Fig. 10 *a*). Die in

das Rohr eingedrungenen Zellausläufer vertheilen sich auf die von ihm seitlich entspringenden Kanälchen. In Kanälchen mittlerer Grösse sieht man noch deutlich eine einzelne Faser verlaufen. Ferner wollte es mir scheinen, als ob auch bindegewebige Bestandtheile in das Dentinrohr eindringen. Als solche bezeichne ich im Gegensatz zu den Zellen mit grossem Kern und Ausläufern kleinere Kerne mit spärlicher Protoplasmaanhäufung, welche ich hie und da im Dentinrohr wahrnahm. —

Dass wir in den gestreckten Zellen mit langen Ausläufern Odontoblasten entsprechende Gebilde vor uns haben, unterliegt wohl keinem Zweifel. Indessen scheinen mir auch die plattenartig dem Dentin angeschmiegtten Zellen ohne Ausläufer zur Dentinbildung in Beziehung zu stehen und sind dann mit gleichem Rechte als Odontoblasten zu bezeichnen. Es lässt sich das hier vorliegende Verhältniss so beurtheilen, dass eine Differenzirung der das Zahnbein bildenden Zellen nach zwei Richtungen eingetreten ist: 1) in Zellen, die von der Oberfläche der Papille aus neue Lagen Grundsubstanz anbauen, ohne mit Ausläufern in dieselbe einzudringen und daher pflasterförmig nach Art von Osteoblasten dem Gewebe anliegen; 2) in Zellen, die mit ihren Ausläufern in Dentinröhrchen eindringen und dadurch mehr die Ernährung der fertigen Substanz namentlich der äussern Partien derselben übernehmen.

Die über den Bau der ausgebildeten Placoidschuppen aufgefundenen Thatsachen lassen sich zu folgendem Endergebniss zusammenfassen.

Die Placoidschuppe der Selachier besteht aus drei Geweben: 1) aus eigenthümlich modificirtem Dentin, 2) aus einer dünnen Schmelzschicht, die von einem resistenteren Häutchen, dem Schmelzoberhäutchen, überzogen wird, 3) aus einem verknöcherten Bindegewebe, dem Schuppencement. Im Inneren enthält die Placoidschuppe eine von der Schuppenpulpa ausgefüllte kleine Höhle. Auf der Oberfläche der Pulpa finden sich verschieden gestaltete Odontoblasten ohne eine vom unterliegenden Gewebe scharf gesonderte Lage zu bilden.

Die Entwicklung dieser verschiedenen Theile habe ich an vortrefflich erhaltenen Embryonen von *Acanthias vulgaris*, *Acanthias americanus*, *Mustelus laevis*, *Heptanchus cinereus* und *Carcharias glaucus*, welche mir vom Herrn Professor GEGENBAUR bereitwillig mit der grössten Liberalität zur Verfügung gestellt wur-

den, eingehend verfolgen können. Eine genaue Untersuchung der Schuppenentwicklung erschien mir um so gebotener als über dieselbe in der Literatur nur wenige vereinzelte Angaben bestehen.

Die genauesten Mittheilungen giebt uns in seiner Arbeit über Rochen und Haie LEYDIG¹⁾. Er beschreibt von einem *Acanthias*-embryo von 4 Zoll Länge, dass wenn man die Oberhaut als ein continuirliches Läppchen abzieht, sie an der nach unten gewendeten Seite Vertiefungen besitzt. In diese Aushöhlungen der Oberhaut passen warzenförmige Papillen hinein, welche sich in grosser Menge von der Lederhaut erheben. Auf ihnen scheiden sich die Schuppen aus und zwar in der Weise, dass eine scharf contourirte Kalkmasse in anfänglich sehr dünner homogener Lage die Papille kappenartig überzieht. Die Schuppen und Hautstacheln der Rochen und Haie betrachtet daher LEYDIG als ossificirte Papillen der Haut²⁾. HANNOVER bemerkt, dass die Entwicklung der Schuppen in genau derselben Weise wie die der Zähne erfolge, ohne indessen über die einzelnen Vorgänge bei beiden Näheres mitzutheilen³⁾.

Dieses sind die einzigen aus der Literatur über Entwicklung der Placoidschuppen bekannt gewordenen Angaben, deren aphoristische Kürze erneute Untersuchungen nöthig machte, wenn ein sicheres Verständniss für die einzelnen Schuppentheile gewonnen werden sollte. Der jüngste von mir untersuchte Embryo war ein *Acanthias vulgaris* von 8 Cm. Länge. Bei diesem liegt die Oberhaut als vollkommen glatter Ueberzug dem Corium, das keinerlei Papillenbildung zeigt, auf (Taf. XII Fig. 14). Auf die geschichteten dünnen Bindegewebslamellen, die nach der Oberfläche zu an Stärke continuirlich abnehmen, folgt eine dünne Lage nichtgeschichteten Bindegewebes, in welchem die früher beschriebenen blasigen Zellen noch nicht entwickelt sind und welches sich mit der Oberhaut von dem Körper leicht abziehen lässt. Bedeckt ist dieses Gewebe von einer deutlich erkennbaren Basal-Membran, welche eine scharfe Grenze zwischen Bindegewebe und Epidermis setzt. Letztere besteht aus 4—6 Zellenlagen, deren unterste durch regelmässig prismatische Zellen von 0,012 Höhe und 0,008 Breite gebildet wird. Schleimzellen finden sich an so jungen Thieren in der Oberhaut noch nicht vor. An der untern Seite liegen der Basal-Membran langgestreckte Zellen mit grossen

1) LEYDIG, Beiträge zur mikroskop. Anatomie der Rochen u. Haie 1852.

2) LEYDIG, Lehrbuch der Histologie.

3) Sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux.

Kernen in kleinen Abständen von einander unmittelbar angeschmiegt (Taf. XII Fig. 14 S). Hinsichtlich des Baues des Integumentes ist hier noch ein indifferenter Zustand gegeben, wie wir ihn dauernd bei Cyclostomen finden. Diesen noch indifferenten Zustand fand ich schon an einem 10 Cm. langen Acanthiasembryo und merkwürdiger Weise mehr in den Hautpartieen des Hinterendes des Thieres geändert, indem ich hier zwischen Epidermis und Corium in grösseren Abständen von einander liegende kleine Zellenanhäufungen wahrnahm (Taf. XII Fig. 12 u. 11). Stellenweise bildeten die jungen Zellen auch schon grössere Haufen, welche die unteren Epidermislagen kugelig in die Höhe und zugleich das Bindegewebe etwas nach unten drängten. Da die grosskernigen Zellen ohne eine wahrnehmbare Spur von bindegewebigen Bestandtheilen mit ihren Protoplasmaleibern unmittelbar an einanderliegen, so können wir das Gewebe des Zellenhaufens in dieser Beziehung als Epithelähnliches bezeichnen. Dasselbe wird auf seiner Oberfläche von einer auf senkrechten Schnitten deutlich wahrnehmbaren Membran überzogen, die seitlich in die Basalmembran übergeht und sich dadurch als ein durch die Zellenwucherung in die Höhe gewölbter Theil der letzteren zu erkennen giebt. Ueber den Zellenhaufen setzt sich die Oberhaut continuirlich weg. Die unterste prismatische Zellenlage derselben hat um ein sehr Geringes an Höhe der einzelnen Zellen über dem Hügel zugenommen und zeigt sonst in ihrer Beschaffenheit und ihrer Lage durchaus keine Veränderungen (Taf. XII Fig. 11 MS). Gegen das unterliegende ungeschichtete Bindegewebe setzt sich der Zellenhaufen auf senkrechten Schnitten in einer etwas nach unten gewölbten Linie ziemlich scharf ab. Grosse Pigmentzellen, wie sie am Rücken nahe unter der Basalmembran lagen, sind durch die Zellenwucherung von derselben hinweggedrängt worden. Besonders deutlich erkennt man dies am Rande des Hügels, wo man nicht selten Pigmentzellen trifft, die zur Hälfte der Basalmembran anliegen, zum andern Theil durch junge Zellen von ihr geschieden sind (Taf. XII Fig. 11 t).

Wie der weitere Verlauf der Veränderungen, welche bei älteren Embryonen an diesen zwischen Epidermis und Corium liegenden Zellenhaufen stattfinden, uns zeigen wird, haben wir hier die ersten Anlagen der Placoidschuppen vor uns. Eine Frage von principieller Bedeutung lässt sich hier aus den angeführten That-sachen mit Sicherheit entscheiden. Verdanken die zwischen Oberhaut und Corium liegenden Zellenhaufen ihre Entstehung den

untersten Lagen der Epidermis, stammen sie mithin aus dem oberen Keimblatt ab, oder entstehen sie aus den obersten Schichten des Coriunns, mithin aus dem mittleren Keimblatt? Die Frage entscheidet sich durch das Verhalten der Basalmembran. Da ein Theil derselben den Zellenhügel auf seiner Oberfläche überzieht und da ferner die Basalmembran schon vor der ersten Bildung des Zellenhügels deutlich nachweisbar eine Grenzlinie zwischen Oberhaut und Corium bildet, da endlich auch eine auffallende Zellvermehrung an den betreffenden Stellen in der Oberhaut nicht wahrzunehmen ist, so folgt aus diesen drei Thatsachen mit Gewissheit, dass nur von dem unter der Basalmembran gelegenen Gewebe die Zellenhaufen entstehen können. Wir haben jetzt noch weiter zu prüfen, von welchen Zellen hier die Wucherung ausgeht.

Wenn wir in Betracht ziehen, dass die Zellenhügel keine Bindegewebsfasern enthalten, und von dem unterliegenden Bindegewebe scharf getrennt sind, dass Pigmentzellen, welche dicht unter der Basalmembran lagen, durch die Zellwucherung von ihr abgedrängt worden sind, so können wir uns die fraglichen Zellenhügel nur durch eine stellenweise sehr lebhaft stattfindende Vermehrung der dicht unter der Basalmembran gelegenen Zellen entstanden denken. Wie wir schon früher hervorgehoben haben, liegen besonders in einem noch indifferenten Zustande des Integuments, aber auch später, unmittelbar unter der Basalmembran langgestreckte Zellen in kleinen Abständen von einander. Aus dem Umstande, dass aus ihnen durch Theilung die Zellenhügel hervorgehen, schliessen wir, dass sie eine Zone noch indifferenten Gewebes, gewissermaassen eine Art Keimschicht im Integument bilden.

An wenig älteren Embryonen vergrößert sich der Zellenhügel und nimmt die Form einer noch immer nur aus Zellen bestehenden Papille an (Taf. XII Fig. 7 u. 10). Diese wuchert mit ihrer Spitze dem Hinterende des Thieres zugekehrt schräg aufwärts in die Epidermis hinein, die unterdessen durch eine Vermehrung ihrer Zellenlagen auch an Höhe bedeutend gewonnen hat. Aus der schrägen Lage der Papille in der Oberhaut erklärt sich das Bild, welches ein zufällig nahe der Papillenspitze durch die Haut geführter Querschnitt liefert. In Taf. XII Fig. 13 ist ein solcher dargestellt. Man erblickt hier mitten in der Oberhaut einen Zellenring gebildet durch eine einfache Lage sehr langer Cylinderzellen, die mit ihrem inneren Ende einer Basalmembran aufsitzen. Die Mitte des Ringes ist dicht mit

Kernen angefüllt. Um die Cylinderzellen legt sich ein Mantel sehr plattgedrückter Epithelien, auf welche weiterhin normale Epidermiszellen folgen. Die Oberfläche der Papille zeigt in diesem Zustande eine den fertigen Schuppen entsprechende Form. Zur Bestätigung möge ein Querschnitt durch die höchst zierliche Schuppenpapille von *Heptanchus cinereus* dienen (Taf. XII Fig. 7). Mit einer schmalen Basis dringt dieselbe in die Epidermis und breitet sich in ihr nach beiden Seiten flach aus. Ihre obere Fläche ist mit drei Höckern, einem mittleren höheren und zwei niedrigeren seitlichen versehen, welche die Durchschnitte dreier auf dem Rücken der Schuppe verlaufender Leisten sind.

Während bei *Heptanchus* die Papille ganz frei auf der Oberfläche des Corium aufsitzt, ist sie bei einigen Haien, z. B. bei *Acanthias americanus* mit der sie bekleidenden Epithellage zur Hälfte in das unterliegende Bindegewebe eingesenkt.

An den zur Untersuchung dienenden Embryonen aus dem geschilderten Stadium (*Heptanchus* 13 Cm. *Acanthias* am. 17 Cm. Länge) bemerkt man auf der nahezu glatten Oberfläche der Epidermis noch keine den Papillen einigermaassen entsprechende Hervorragungen. Zum Theil rührt dies daher, dass die Dicke des Epidermisüberzuges durch Vermehrung seiner Zellenlagen zugenommen hat, zum Theil daher, dass diejenigen Epidermiszellen, welche der auf der Basalmembran unmittelbar aufliegenden Zellschicht folgen, zu dünnen Plättchen zusammengedrückt sind. Zieht man jetzt ein Stück Oberhaut, wie es schon LEYDIG that, von dem Corium ab, so bemerkt man an ihrer unteren Seite tiefe Gruben in welchen die Papillen gesteckt haben.

An den früher prismatischen der Papille aufliegenden untersten Zellen der Oberhaut sind gleichzeitig mit den beschriebenen Vorgängen bedeutende Veränderungen eingetreten sowohl was die Grösse der einzelnen Zellen, als auch was ihren Inhalt betrifft (Taf. XII Fig. 5 u. 7 MS). An Höhe haben die Zellen so beträchtlich zugenommen, dass sie die bedeutende Länge von 0,03—0,04 Mm. erreichen und die Höhe der untersten Epithelzellenlage, welche zwischen den Papillen unverändert geblieben ist, um das Dreifache übertreffen. In ihrer Gesamtheit bilden sie über der Papille ein herrliches Cylinderzellenepithel. Nach dem Grunde der Papille nehmen sie an Höhe continuirlich ab und gehen in die 0,013 hohe untere Epidermiszellenschicht unmittelbar über. Der 0,009—0,012 grosse Kern der Cylinderzellen liegt in dem peripheren Zellenende, worunter ich das von der Basalmembran abgewandte verstehe.

Eine auffallende Veränderung hat der Inhalt der Zellen erlitten. Ihre Basis und ihre Seitenwandungen besitzen eine homogene glasig glänzende Beschaffenheit und färben sich in Carmin geringer als der körnchenreichere mittlere und periphere Zellenleib. Meist besitzt die so veränderte Zellpartie die Form eines Keils, wie es Taf. XII Fig. 5 u. 9 *n* darstellt. Diese so eigenthümliche Zusammensetzung der Cylinderzellen aus zwei verschiedenen Substanzen tritt bei Anwendung mittlerer Vergrößerung schärfer als bei starker Vergrößerung hervor. Am deutlichsten habe ich sie an Schnitten durch die Haut eines 17 Cm. langen Embryo von *Acanthias americanus* gesehen. Fig. 9 auf Taf. XII stellt eine durch Zerzupfen isolirte, derartig veränderte Cylinderzelle sehr stark vergrößert dar. Bei Betrachtung der Zellschicht von ihrer unteren Fläche erscheint ein glänzendes Netzwerk, dessen runde kleine Maschenräume eine etwas körnige Beschaffenheit zeigen.

Nachdem die zur Schuppenanlage zusammentretenden zelligen Elemente den beschriebenen Grad der Ausbildung erlangt haben, beginnt die Bildung der festen Schuppentheile. Dieselbe beobachtete ich an Embryonen von *Heptanchus cinereus* von 13 Cm. und von *Acanthias americ.* von 17 Cm. Länge. Bei Letzterem war die Entwicklung schon ein wenig weiter vorgeschritten. Auf Schnitten durch nicht entkalkte Haut, die sich in dem Stadium noch leicht herstellen lassen, bemerkt man, wie eine membranartig dünne Kalkkruste die gesammte Oberfläche der Papille überzieht (Taf. XII Fig. 7 und 10 *N*). Ihre nach dem hohen über ihr liegenden Cylinderepithel zugewendete Seite ist vollkommen eben und glatt, die innere Seite dagegen zeigt kleine Vorsprünge. Am dicksten ist die Kalkmembran über der Spitze der Papille, wo die verkalkte Masse einen kleinen kegelförmigen Aufsatz bildet. Derselbe gleicht in seinem physikalischen, sowie in seinem chemischen Verhalten der als Schmelz auf der Oberfläche der Schuppen beschriebenen Rindensubstanz. Bei Behandlung eines Schnittes mit Natronlauge tritt die Kalkkruste schärfer hervor, nach der Schuppenbasis zu wird sie dünner und lässt sich von hier in die auf dem Corium liegende Basalmembran verfolgen, welche jetzt gleichfalls deutlicher erkannt wird. Lässt man Säuren auf einen Schnitt einwirken, so bleibt nach der Entkalkung ein die Papille überziehendes Häutchen zurück. An etwas weiter entwickelten Schuppenanlagen, liegt die Kalkkruste den obersten Zellen der Papille nicht unmittelbar auf, sondern zwischen beiden befindet sich noch eine dünne Lage einer homogenen in Carmin sich färbenden

Grundsubstanz (Taf. XII Fig. 7 *D* u. 10 *D*). Auch sie ist an der Spitze der Papille mächtiger entwickelt und kann man hier wahrnehmen, wie die ihr anliegenden Zellen mit feinen Spitzchen in sie hineinragen. Auf einer noch vorgerückteren Entwicklungsstufe (Taf. XII Fig. 5) hat diese Schicht an Dicke zugenommen und zeigt nun dieselbe Beschaffenheit wie das Dentin der fertigen Schuppe, enthält aber noch keine Kalksalze. Die sie überziehende Kalkkruste ist um Weniges stärker geworden. Wenn wir die Frage aufwerfen, welchem der an der ausgebildeten Schuppe beschriebenen Theile die Kalkkruste entspricht, so geht aus ihrer Lage so wie aus ihrer angeführten Beschaffenheit unzweifelhaft hervor, dass sie die erste Anlage des dünnen Schmelzüberzuges ist. Derselbe wird mithin von allen festen Schuppentheilen am frühesten gebildet. Ob die Kalkkruste auf ihrer Oberfläche noch von der vielleicht unverkalkt gebliebenen Basalmembran überzogen wird oder ob diese mit verkalkt ist, liess sich nicht entscheiden.

Veränderungen, welche zur Bildung der Basalplatte in Beziehung standen, haben zu dieser Zeit im Cutisgewebe noch nicht stattgefunden. Dagegen findet man in der Umgebung der Schuppenanlagen und dicht unter der Basalmembran jene oben erwähnten eigenthümlich umgestalteten Zellengruppen (Taf. XII Fig. 7, 10, 13 *e*), die am ausgewachsenen Thiere die Oberfläche der Basalplatten als lockeres Gewebe bedecken. Die Zellen sind hier 0,012 Mm. gross, besitzen eine deutlich doppelt contourirte Membran, einen runden Kern und einen ganz hellen flüssigen Inhalt. An der Entwicklung der Basalplatte haben sie keinen Antheil.

An älteren Embryonen (untersucht wurden ein *Acanthias vulg.* und ein *Carcharias glaucus* von 35 Cm. Länge) ragen die einzelnen Placoidschüppchen über die früher nahezu glatte Oberfläche des Integuments als Höcker hervor, sind aber noch in einen dicken Mantel von Epithelzellen eingehüllt, unter welchen sich auch Schleimzellen vorfinden. Das in jüngeren Stadien über den Schuppenanlagen gelegene hohe Cylinderepithel hat an Höhe bedeutend abgenommen. Dagegen kann man an den einzelnen Zellen immer noch den basalen homogenen glasig glänzenden Zellenabschnitt deutlich wahrnehmen (Taf. XII Fig. 4 *MS* u.). Bei dem *Carcharias*embryo fand ich an weit entwickelten Schuppen an Stelle des Cylinderepithels nur noch ein dünnes hexagonales Pflasterepithel auf ihrer Oberfläche vor. Die Zellen desselben, welche einen scharf umgrenzten Kern führen, sind im Durchschnitt 0,02 Mm. lang und 0,012 Mm. breit und stimmen hierin mit der Grösse

der zelligen Felder überein, die auf der Schuppenoberfläche ausgewachsener Thiere häufig beobachtet werden.

Die Placoidschuppen zeigen im Ganzen schon die Beschaffenheit wie beim ausgewachsenen Thiere. Die Pulpa dringt noch mit einem breiten schmal zulaufenden Fortsatz bis in die Spitze der Schuppe vor. In ihrer Mitte sind die früher unmittelbar zusammenliegenden Zellen durch neugebildete bindegewebige Zwischensubstanz getrennt und werden wahrscheinlich auch schon Blutgefässe in ihr anzutreffen sein. Die dicker gewordene Dentinrinde zeigt zahlreiche sich verästelnde Dentinröhrchen. Ihr innerer Rand ist auf einem Durchschnitt uneben und zeigt Einsprünge. Ihm liegen platte zum Theil langgestreckte Zellen, Osteoblasten vergleichbar, dicht angeschmiegt, von denen einige mit ihren Enden in die Einsprünge des Dentins hineinragen und mit feinen Fortsätzen in die Dentinröhrchen eindringen. Hie und da stehen sie mit tiefer gelegenen Zellen durch centrale Fortsätze in Verbindung. Eine von dem darunter liegenden Gewebe scharf gesonderte Lage bilden sie nicht. Da in der Haut stets jüngere und ältere Schuppen neben einander vorkommen, so findet man an denselben Embryonen bei Durchsicht von Schnitten auch Schuppen, wo die bis zur Spitze kegelförmig vordringende Pulpa durch eine Verdickung des Dentins in der Nähe der Basis in zwei Abschnitte getheilt ist, in einen unteren die Form der bleibenden Papille besitzenden Abschnitt und in einen oberen schmalen zipfelförmig zulaufenden. Derselbe entspricht in seiner Lage dem an der ausgebildeten Schuppe beschriebenen weiten Dentinrohr, welches von der Papille direct nach der Spitze des Schuppenstachels dringt, dessen Mitte es einnimmt. Bei Vergleichung einer grösseren Reihe von sagittalen Schuppendurchschnitten findet man, wie der obere Pulpazipfel immer schmaler wird, wie seine Zellen aus der Schuppen spitze sich weiter zurückziehen, wie die Einschnürung von dem unteren Pulpaabschnitt eine immer schärfere wird. Schliesslich sieht man an seiner Stelle von der gewölbten Papille eine weite Röhre entspringen, in deren Anfangstheil sich noch ein oder mehrere Odontoblasten vorfinden und von der seitlich in früher beschriebener Weise Dentinröhrchen abgehen. Halten wir diese entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen mit den über den Inhalt des Dentinrohrs gemachten Angaben zusammen, so ergibt sich aus beiden, dass das Dentinrohr eine Fortsetzung der Schuppenhöhle ist und sein Inhalt eine Verlängerung der Schuppenpulpa. Hierdurch unterscheidet es sich von einem echten nur Zahnbein-

fasern enthaltenden Dentinröhrchen. Die Oberfläche des Dentins ist bei den oben genannten Embryonen von einer Rindenschicht bedeckt, welche dieselbe Dicke wie beim ausgewachsenen Thiere besitzt und durch eine gezackte Linie von der unterliegenden Substanz getrennt ist (Taf. XII Fig. 4. 5). Von ihrer Anwesenheit kann man sich einestheils an isolirten Schüppchen überzeugen, welche man durch Abschaben von der Cutis oder durch Erwärmen eines Hautstückchens in dünner Natronlauge sich verschaffen kann; andernseits auch an Durchschnitten durch vorsichtig entkalkte Haut. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften dieser Substanz sind dieselben, welche für die Rindenschicht der ausgebildeten Schuppen gefunden wurden. Wenn man von den embryonalen Schuppen den Epidermisüberzug entfernt hat, so findet man auf der Oberfläche derselben bereits die hexagonale früher beschriebene Zeichnung. Auch lässt sich an entkalkten Schuppen auf Durchschnitten ein resistenteres Häutchen als Oberflächenbegrenzung der dünnen Rindenschicht wahrnehmen (Taf. XII Fig. 4 *MO*).

Aus diesen Thatsachen lassen sich 2 Schlüsse ziehen: 1) dass die zelligen Felder auf der Oberfläche alter Schuppen nicht die verhornten, erhalten gebliebenen Schmelzzellen selbst, sondern nur deren Abdrücke sind, da sie schon zu einer Zeit sich vorfinden, wo die Schuppe noch in einen dicken Zellenmantel gehüllt ist. 2) folgt hieraus, dass auch das Schmelzoberhäutchen nicht aus umgewandelten Zellen wie KÖLLIKER und WALDEYER für das Schmelzoberhäutchen der Zähne angeben, zusammengesetzt sein kann, sondern dass es die unter den Schmelzzellen liegende persistente Basalmembran ist.

An den zur Untersuchung verwendeten Embryonen von *Carcharias* und *Acanthias* war an den Schuppen bereits eine dünne Basalplatte angelegt, so dass die ersten zu ihrer Entstehung führenden Vorgänge im Corium nicht beobachtet wurden. Die Basalplatten lassen sich im Zusammenhang mit dem Schuppenstachel isoliren, sind aber sehr dünn und zerbrechlich. An durch Zerzupfen isolirten Platten ragen aus dem ausgebuchteten verkalkten Rande einzelne Bindegewebsfasern hervor. In den Ausbuchtungen des Plattenrandes liegen dicht aneinander Zellen, welche einen epitheliumartigen Beleg desselben bilden.

An Durchschnitten durch entkalkte Haut (Taf. XII Fig. 10) sieht man das Dentin unmittelbar in die horizontal in den obersten Coriumlamellen ausgebreitete dünne homogene Placoidschuppenplatte übergehen. Der unteren und der oberen Fläche der-

selben, sowie ihrem freien Rande liegen kleine Zellen langgestreckt an. Diese sind Abkömmlinge der zwischen den Cutislamellen befindlichen Bindegewebszellen. Auf der Oberfläche der Platte liegt das aus Bindegewebsfasern, Bindegewebszellen und grossblasigen Zellen gebildete lockere Gewebe von dem schon mehrfach gesprochen wurde.

Hiermit schliesse ich die Aufzählung der an Embryonen über die Placoidschuppenentwicklung angestellten Beobachtungen und füge ihr noch eine kurze Notiz über Neubildung von Schuppen bei älteren Thieren bei. Gelegentlich findet man auf Durchschnitten zwischen ausgebildeten Placoidschuppen theils nur aus Zellen bestehende und von der Epidermis überkleidete kleine Papillen, theils weiter vorgeschrittene Entwicklungsstufen derselben. Auch hier sind es wieder unmittelbar unter der Basalmembran gelegene Zellen, durch deren lebhafte Theilung die anfangs nur aus Zellen bestehenden Papillen gebildet werden. Die über die Papille hinwegziehende unterste Epidermiszellenschicht betheiligt sich wieder an der Schuppenanlage durch bedeutende Höhenzunahme ihrer einzelnen Zellen.

Bei der regelmässigen Lagerung der Placoidschuppen im Integument muss auch der Nachwuchs in regelmässiger Weise erfolgen. Hiervon überzeugte ich mich, als ich von einem älteren Embryo die Oberhaut abzog. Bei schwacher Vergrösserung sah ich meist je eine kleine Papille zwischen vier ziemlich entwickelten Schuppen. Junge Papillengenerationen entstehen daher, wenn durch allseitiges Wachsthum des Integuments die alten Schuppen weiter auseinander gerückt sind, in den grösser gewordenen Zwischenräumen derselben.

Welche Schlüsse lassen sich aus den angeführten Beobachtungen über die Entwicklung der Placoidschuppen ziehen? — Wie wir gesehen haben, betheiligt sich an der Schuppenanlage von Anfang an sowohl die unmittelbar unter der Basalmembran als auch die unmittelbar über ihr gelegene Gewebsschicht, erstere durch lebhafte Zelltheilung und Bildung einer rein zelligen Papille, letztere durch bedeutende Grössenzunahme ihrer einzelnen Zellen und durch eine auch histologisch wahrnehmbare Differenzirung des Zelleninhaltes. Directe Beobachtungen haben gezeigt, dass von der obersten Zellenschicht der Papille das Dentin der Schuppe gebildet wird. Der aus dem mittleren Keimblatt hervorgehenden Zellenwucherung kommt daher, indem wir an die in der Zahnliteratur gebräuchlichen Namen anknüpfen, Bedeutung und Name eines Dentinkeims

und speciell der obersten Zellschicht die Bedeutung einer Odontoblastenschicht oder Membrana eboris zu. Nicht in gleicher Weise lässt sich für die aus dem oberen Keimblatt stammende hohe Cylinderzellenlage der directe Nachweis liefern, dass sie an der Bildung der Schuppe theilhaftig ist. Eine Umwandlung der Zelle oder eine nähere Beziehung derselben zu irgend einem Schuppen-theil wurde ja nicht beobachtet.

Wenn wir trotzdem der Cylinderzellenschicht den Namen einer Schmelzmembran beilegen, so bestimmen uns hierzu folgende Gründe. Wie wir sahen, wird der Schuppenstachel aus zwei Substanzen gebildet, 1) aus dem eigentlichen Dentin und 2) aus einer chemisch und physikalisch von ihm verschiedenen Rindenschichte. Wir haben dieselbe Schmelz genannt, weil sie mit dieser Substanz in ihren Eigenschaften am meisten übereinstimmt. Für die Entstehung dieser Schichte sind nach ihrer Lage von vornherein zwei Fälle denkbar. Entweder sie entsteht von den Zellen der Papille, von welchen wir auch das Dentin haben gebildet werden sehen, oder sie entsteht von den der Epidermis entstammenden Cylinderzellen. Für die erstere Annahme spricht keine Thatsache, wohl aber der Umstand gegen sie, dass alsdann von denselben Zellen in rascher Aufeinanderfolge zwei ganz verschiedene Producte, erst Schmelz dann Dentin gebildet würden, sowie ferner die Thatsache, dass die Schmelzschichte an Ausdehnung noch zunimmt, wo bereits unter ihr schon Dentin abgelagert ist. Für die zweite Möglichkeit indessen, für die Bildung des Schmelzes durch die von uns so genannte Schmelzmembran lassen sich verschiedene Erscheinungen anführen, die ohne diese Annahme unverständlich sein würden. Als solche bezeichnen wir die auffällige Theilnahme, welche von Anfang an die Epithelschicht an der Schuppenanlage nimmt. Wie wir sahen, nehmen ihre Zellen an Höhe continuirlich bis zu dem Moment zu, wo die erste Ablagerung erdiger Theile beginnt, und nehmen von da an wieder an Höhe ab, je mehr die Schuppe ihrer vollkommenen Ausbildung entgegen geht. Ferner sahen wir, wie gleichzeitig eine Umwandlung im Zelleninhalt sich bemerkbar machte. Alle diese Veränderungen werden uns allein verständlich, wenn wir in ihnen mit der Schmelzbildung in Zusammenhang stehende Vorgänge erblicken. Wir tragen daher kein Bedenken, der die Papille überkleidenden Cylinderzellenmembran die Bedeutung einer Schmelzmembran zuzuerkennen. Indem wir so für die Rindenschichte auf den Schuppen eine gleiche Entstehungsweise wie für den Schmelz der Zähne an-

zunehmen gezwungen sind, erblicken wir hierin ein weiteres wichtiges Moment, welches uns bestimmt, an der Identität der beiden die Oberfläche von Zahn und Schuppe bedeckenden Substanzen festzuhalten.

Wir haben jetzt noch die Bedeutung eines dritten Structurelements in der gesammten Schuppenanlage auseinanderzusetzen. Dentinkeim und Schmelzmembran werden, wie wir gezeigt haben, durch ein feines Häutchen von einander geschieden. Nach Entwicklung und Zusammenhang erwies sich dasselbe als ein Theil der zwischen Oberhaut und Corium liegenden Basalmembran. Nach seiner Lagerung müssen wir dasselbe mit der von HUXLEY zuerst beobachteten, von anderen Forschern vielfach geläugneten Membrana praeformativa des Zahnkeims für identisch erklären. Wie aus dieser nach HUXLEY das Schmelzoberhäutchen der Zähne, so entsteht aus der in der Schuppenanlage beschriebenen Membran späterhin das Schmelzoberhäutchen der fertigen Schuppe. Den Namen Membrana praeformativa ziehen wir für das Gebilde nicht in Anwendung; demselben einen besonderen Namen beizulegen halten wir überhaupt für überflüssig, da dasselbe nichts als die Basalmembran der Schmelzzellen ist.

Nachdem wir so die Bedeutung der einzelnen in die Zusammensetzung der gesammten Zahnanlage eingehenden Theile näher gewürdigt haben, bleibt die Frage zu beantworten, in welcher Art und Weise die Schuppensubstanzen sich gebildet haben. Auf die in der Histologie noch immer strittigen Punkte ob das Dentin „aus chemisch und formell ungewandelten Odontoblasten“ entsteht (Umwandlungstheorie) oder durch einen Ausscheidungsprocess von einer als Matrix fungirenden Zellschicht (Secretionstheorie) unterlasse ich es näher einzugehen, weil eine gründliche Klarlegung dieser Frage, die unsere Anschauung über die Entstehung der Zwischensubstanzen überhaupt und in weiterer Linie die ganze Auffassung des Zellenlebens berührt, weder an einem einzelnen Objecte noch so nebenbei gegeben werden kann. Nur das sei kurz erwähnt, dass gegen die Ausscheidungstheorie sprechende Beobachtungen von mir an diesen Objecten nicht gemacht wurden, wohl aber solche, welche wie die Schichtungsstreifen im Dentin sich mit der Umwandlungstheorie schwer vereinbaren lassen. Dagegen bedürfen die über die Entstehung des Schmelzes angeführten Thatsachen einer näheren Beleuchtung. Wie bei der Dentinbildung so herrschen auch hier in Betreff des histologischen Processes zwei einander entgegengesetzte Ansichten. Nach der einen

entsteht der Schmelz durch Verirdung von Zellen, nach der andern ist er ein verkalkendes Ausscheidungsproduct von Zellen. Prüfen wir, welcher der beiden Theorien die hier vorliegenden That-sachen am meisten günstig sind.

Für eine directe Umwandlung der Zellen in Schmelz lassen sich verschiedene Erscheinungen anführen; so die Beobachtung, dass die Cylinderzellen mit beginnender Schmelzbildung an Höhe continuirlich abnehmen, ferner die eigenthümlichen Veränderungen, welche gleichzeitig der Zelleninhalt erleidet, endlich die Zellenzeichnung auf der Schmelzoberfläche ausgebildeter Schuppen. Bei genauerer Prüfung wird man indessen sich überzeugen, dass diese Erscheinungen in gleicher Weise auch vom entgegengesetzten Standpunkt aus ihre Erklärung finden, und dass sie mithin keine Beweiskraft besitzen. Denn die Höhenabnahme der Cylinderzellen lässt sich mit gleichem Rechte auf einen Verbrauch von Zellenmaterial bei der Schmelzausscheidung zurückführen. Die zweite Thatsache aber — die eigenthümliche Umwandlung im Inhalt der Schmelzzellen verliert dadurch ihre Beweiskraft, dass wir weder einen Uebergang der metamorphosirten Zellenabschnitte in Schmelz noch eine Kalkablagerung in ihnen stattfinden sahen, was doch zu erwarten gewesen wäre. Wenn wir den That-sachen keinen Zwang anthuen wollen, so können wir in dem unteren homogenen Theil der Schmelzzellen nur einen mit der Abscheidung des Schmelzes in innigem Zusammenhang stehenden metamorphosirten Zellenabschnitt erblicken; welcher Art aber dieser Zusammenhang ist, müssen wir nach den aufgefundenen Erscheinungen einstweilen dahingestellt sein lassen. Was endlich die dritte angeführte That-sache, die Zellenzeichnung auf der Oberfläche der Schuppen anbe-trifft, so darf dieselbe nicht als der Ausdruck einer zelligen Zu-sammensetzung des Schmelzes angesehen werden; vielmehr ist sie nur ein auf die Oberfläche beschränktes Sculpturverhältniss und als Abdruck von Zellen zu erklären. Mithin kann auch diese Er-scheinung nicht im obigen Sinne verwerthet werden. Gegen eine Entstehung des Schmelzes aus umgewandelten Zellen und für seine Entstehung durch Abscheidung lassen sich hingegen einige schwer-wiegende That-sachen geltend machen, so der Mangel jedweder zelligen Zusammensetzung des ausgebildeten Schmelzes, hauptsäch-lich aber die Anwesenheit eines resistenteren Häutchens zwischen Schmelz und Schmelzmembran. Wir haben dasselbe auf allen Stufen der Schuppenentwicklung angetroffen und nachgewiesen, dass es die Basalmembran der Schmelzzellen selbst ist und dass

es schliesslich in das Schmelzoberhäutchen der fertigen Schuppen sich umwandelt. Da nun unter ihm die Schmelzbildung stattfindet, so kann dieselbe durch keine Zellumwandlung, sondern einzig und allein durch Ausscheidung erklärt werden. Hierfür spricht auch die Thatsache, dass isolirte Schuppen auf allen Stufen ihrer Entwicklung eine vollkommen spiegelglatte Oberfläche besitzen.

Ueber die Rolle, welche die Basalmembran hierbei spielt, lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen und hängt dies hauptsächlich damit zusammen, dass unsere Kenntnisse von der Entwicklung und dem Bau der Basalmembranen so ungenügende sind. Indessen ist die Thatsache, dass die Schmelzablagerung unter einer Basalmembran erfolgt, nicht so befremdend, wenn wir bedenken, dass ja die Ernährung der Oberhaut auch durch sie hindurch stattfinden muss und dass die membrana propria der Drüsen für deren so regen Stoffwechsel auch kein Hinderniss abgiebt.

Die für die Entwicklung der Placoidschuppen aufgefundenen Thatsachen lassen sich jetzt zu folgendem Endergebniss zusammenfassen.

Die Placoidschuppen entstehen aus einer Anlage, die von 2 Gewebsarten gebildet wird: 1) von einem dem mittleren Keimblatt entstammenden eine Papille liefernden Keimgewebe (Dentinkeim) und 2) von einem dem oberen Keimblatt entstammenden Epithelialüberzug (der Schmelzmembran). Von den 3 festen Schuppensubstanzen entsteht zuerst der Schmelz als ein Ausscheidungsproduct der Schmelzmembran. Die Basalmembran der Schmelzzellen wird hierbei zum späteren Schmelzoberhäutchen. In zweiter Reihe entsteht das Dentin als Ausscheidungsproduct der die Oberfläche der Papille bedeckenden Zellen, welche zum Theil mit Ausläufern in die gebildete Substanz hineindringen (Odontoblasten). In einem dritten noch weiter zurückliegenden Stadium endlich wird das die Basalplatte zusammensetzende Cement durch eine Verknöcherung von Bindegewebslagen gebildet und hierdurch die Befestigung des Schuppenstachels im Integument herbeigeführt.

Zweiter Theil.

In gleicher Weise, wie wir den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen einer eingehenderen Untersuchung unterworfen haben, werden wir uns in dem zweiten Haupttheil der vorliegenden Arbeit mit dem Bau und der Entwicklung der Selachierzähne beschäftigen. Auch hier ist eine ausführlichere Darstellung erforderlich, da unser Gegenstand keine genauere Bearbeitung in den letzten Decennien gefunden hat und daher unsere jetzigen Kenntnisse fast ausschliesslich auf den Angaben OWEN's noch beruhen. Bei der Beschreibung der einzelnen Theile der Zähne und ihrer Entwicklung werden wir jedesmal durch eine kurze Vergleichung festzustellen suchen, in wie weit die Gewebe der Selachierzähne in Bau und Entwicklung mit den Geweben der Placoidschuppen und der Zähne der höheren Thiere übereinstimmen und in welcher Weise vorkommende Differenzen zu beurtheilen sind.

Wir beginnen mit dem Bau der Zähne und beschreiben zunächst deren Verbreitung in der Mundschleimhaut.

I. Bau der Zähne.

In der Mundschleimhaut der Selachier kommen nebeneinander zweierlei Arten von Zähnen vor. Die eine Art ist nicht auf einzelne Stellen der Mundhöhle beschränkt, sondern findet sich gleichmässig über die Schleimhaut bis zum Beginn des Oesophagus verbreitet vor. Die Zähnchen sind von sehr geringer Grösse. Sie gleichen in ihrer Form und auch in ihrem histologischen Bau vollkommen den im Integument beschriebenen Placoidschuppen mit dem Unterschiede vielleicht, dass ihre Schmelzschichte etwas stärker entwickelt ist. In der Schleimhaut sind sie ziemlich locker befestigt und stehen viel weiter von einander ab, als die eng aneinander gefügten Placoidschuppen.

Derartige Zähnchen beobachtete ich in der Mund- und Rachenhöhle, sowie auch auf der die Kiemenbogen überziehenden Schleimhaut von *Hexanchus* und *Acanthias*. In wie weit sie auch bei den übrigen Plagiostomen verbreitet sind, wurde von mir nicht untersucht. Nach LEYDIG¹⁾ kommen sie ausser bei *Hexanchus* auch noch bei *Raja clavata* vor, wurden dagegen bei *Scyllium* und

1) LEYDIG, Beiträge zur mikroskop. Anat. u. Entwicklung d. Rochen u. Haie.

Scymnus von ihm nicht angetroffen. Hier sollen sie durch warzen- oder auch fadenförmige unverkalkte Papillen ersetzt sein, welche dieselbe dreispitzige Gestalt wie die Zähne dieser Thiere besitzen und überhaupt vollkommene Zähne darstellen würden, wenn sie wie diese mit einer Kappe von Kalksalzen überzogen wären.

Die zweite Art Zähne ist auf den Ober- und Unterkiefer beschränkt und weicht von der erst genannten Art meist durch ihre viel bedeutendere Grösse und Formverschiedenheit nicht unerheblich ab. Die Zähne sind in zahlreichen Reihen hintereinander auf den Kieferbogen aufgepflanzt und bilden in ihrer Gesammtheit ein starkes und furchtbares Gebiss. Mit den verkalkten Knorpeln gehen sie bekanntlich keine Verbindung ein, sondern sind allein in der den Kieferbogen überziehenden Schleimhaut mit ihrer Basis befestigt. Ihre Abnutzung, welche in Folge dieser lockeren Befestigungsweise sehr rasch eintritt, wird durch eine sehr lebhaft und reichlich erfolgende Neubildung von Zähnen vollkommen wieder ausgeglichen. Durch Anpassung an verschiedene Lebensweise ist ihre Grösse und Form bei den verschiedenen Arten und oft an ein und demselben Thiere an Ober- und Unterkiefer eine äusserst mannigfaltige. Bald sind sie pflasterförmig und klein (*Mustelus*, *Rochen*), bald kegelförmig und zugespitzt, bald breit und schneidend. In OWEN'S *Odontography* sind diese Verschiedenheiten ausführlich zusammengestellt und verweisen wir auf die betreffenden Abschnitte.

Da die zuerst beschriebenen über die ganze Mundschleimhaut verbreiteten Zähnchen wie gesagt Placoidschuppen völlig gleichen, so werden wir uns im folgenden nur mit dem Bau und der Entwicklung der auf den Kieferbogen stehenden Zähne befassen.

Nach OWEN, welcher die gründlichsten und umfassendsten Untersuchungen angestellt hat, wird der Haifischzahn nur von einer der 3 Zahnsbstanzen der höheren Thiere (*Dentin*, *Schmelz*, *Cement*) und zwar nur von *Dentin* gebildet. In ihm unterscheidet er zwei Arten von Kanälen, grössere blutgefässführende (*canaux medullaires*) und kleinere, die eigentlichen Zahnbeinröhrchen (*canaux calcigères*), welche von erstern entspringen. Durch die Art der Vertheilung dieser Kanäle und durch die geringe oder grössere Härte der Grundsubstanz entstehen nach OWEN 3 Arten von Zahnbein, welche sich meistens bei demselben Zahn gleichzeitig vorfinden. Den inneren Theil des Zahnbeins, welcher die grösseren Blutgefässkanäle und von diesen ausstrahlende Dentinröhrchen enthält, nennt er *Vasodentin* oder *Vascular Dentin*. Auf dem-

selben liegt nach Aussen zu eine Schichte der zweiten Modification des Zahngewebes, das einfache Dentin, welches nur Zahnröhrchen (*tubes calcigères*) enthält, die meist einander parallel nach der Peripherie verlaufen. Die dritte Modification des Zahnbeins endlich, welche sich bei Haien noch findet und die oberflächlichste Schicht des Zahns bildet, ist das Vitrodentin. In ihm verlaufen äusserst feine Kanälchen nahe bei einander und ganz parallel. Zwischen ihm und dem einfachen Dentin befindet sich oft eine Lage zelliger Räume (*cellules calcigères*), von denen einerseits die feinen Dentinröhrchen der äussersten Lage entspringen und in welche andernseits zum Theil die Röhrchen des einfachen Dentins einmünden sollen. Das Vitrodentin bildet auf der Oberfläche des Zahnes einen sehr harten, durchscheinenden, schmelzartigen Ueberzug. OWEN hebt von ihm besonders hervor, dass man es nicht für wahren Schmelz noch für das Product eines besonderen Organs, wie dies früher fälschlicher Weise geschehen sei, betrachten dürfe. Das Vitrodentin weiche nur durch seinen grösseren Gehalt an erdigen Bestandtheilen und durch die feinere Vertheilung derselben in der organischen Grundlage, sowie durch den mehr parallelen Verlauf seiner Röhrchen vom gewöhnlichen Dentin ab. Aber es sei durch dieselbe Matrix entwickelt und das Resultat der Verkalkung der äusseren Lage derselben, mithin der zuerst gebildete Theil des Zahns.

Den Angaben OWEN's über Mangel einer Schmelzschichte an den Plagiostomenzähnen pflichten spätere Beobachter bei. So erklärt LEYDIG: Eine eigene Schmelzschichte existire nicht, obwohl der Rand des Zahnes, da er dünner sei, eine andere Lichtbrechung habe, als der dickere Theil und sich daher optisch so von ihm abgrenze, als ob eine eigene Schmelzschichte da wäre, allein diese peripherische Schichte sei von gleicher Beschaffenheit wie das übrige Zahnbein¹⁾. Auch KÖLLIKER findet bei Fischen anstatt echten Schmelzes eine dichtere Lage von Elfenbein, in der Kanälchen entweder nur undeutlich zu sehen seien oder überhaupt fehlen sollen²⁾.

Nach unseren Untersuchungen werden die Zähne der Plagiostomen in gleicher Weise wie die Placoidschuppen, aus verschiedenen Substanzen zusammengesetzt.

1) LEYDIG, Beiträge zur mikrosk. Anat. und Entwicklung der Rochen u. Haie.

2) KÖLLIKER, Mikrosk. Anat. II, 2 S. 113.

Den Haupttheil des Zahns bildet das Dentin oder Zahnbein. Bei den meisten Haien enthält dasselbe anstatt einer einfachen centralen Pulpa ein Gewebe, welches von OWEN als Vasodentin bezeichnet worden ist. In einer homogenen verkalkten Grundsubstanz verlaufen grosse Kanäle, die mehr oder minder netzförmig unter einander zusammenhängen, Bindegewebe, Blutgefässe und Odontoblasten enthalten und an der Zahnbasis an mehreren Stellen mit der Cutis in Verbindung stehen. In die Grundsubstanz strahlen von ihnen feine, sich verästelnde Dentinröhrchen aus. Nach Aussen geht das Vasodentin ohne bestimmte Grenzen in das gewöhnliche Dentin, welches die Rinde des Zahnes bildet, über. Die Röhrchen des letzteren entspringen an Stelle der Pulpa von den Blutgefässe führenden netzförmig verzweigten Kanälen des ersteren und verlaufen dicht nebeneinander und ziemlich parallel bis nahe zur Oberfläche. Bei *Scymnus Lichia* sind sie im Durchschnitt in der Nähe des Ursprungs 0,02 Mm. breit. Auf ihrem Wege verlieren sie wenig an Durchmesser, hängen oft durch starke Nebenäste und durch zahlreiche feinere Anastomosen unter einander zusammen und bilden hierdurch ein ziemlich dichtes Netzwerk.

Bei einer geringeren Anzahl von Haifischarten findet sich, wie bei den höheren Wirbelthieren, in der Mitte des Zahnes eine Pulpahöhle. Als Beispiel mögen die kleinen höckerartigen Zähne von *Mustelus laevis* dienen, welche sowohl in ihrer äusseren Form als auch entsprechend in ihrem inneren Bau am meisten mit manchen Formen von Hautstacheln übereinstimmen. Da sie unser hauptsächlichstes Untersuchungsobject gewesen sind, so geben wir von der Beschaffenheit ihres Zahnbeins eine besondere Schilderung (Taf. XII. Fig. 8).

Die Pulpahöhle des Zahnes von *Mustelus* besitzt eine etwas unregelmässige Gestalt, nach der Basis des Zahnes zu ist sie verschmälert und hängt hier nicht durch einen einfachen Fortsatz, sondern durch eine Anzahl kleinerer netzförmig sich verbindender Kanäle mit der Cutis zusammen. Von der Oberfläche der Pulpa entspringt eine grössere Anzahl starker durchschnittlich 0,02 Mm. breiter Zahnröhren, die sich baumförmig unter beständiger Abnahme ihres Kalibers nach der Peripherie zu verästeln. Durch stärkere und feinere Anastomosen hängen ihre Aeste besonders in den äusseren Theilen des Dentins, wo dieselben sehr dünn sind, unter einander zusammen. Die Grundsubstanz des Dentins ist nicht vollständig homogen, sondern zeigt auf Durchschnitten abwechselnd hellere und dunklere Streifen, welche die Contouren der

Papille ziemlich genau wiederholen und besonders deutlich hervortreten, wenn der Schnitt zuvor in Carmin gefärbt wurde. Alsdann erscheinen die Streifen abwechselnd hell- und dunkelroth (Taf. XIII Fig. 8 *h*). Am schärfsten sind sie unmittelbar in der Umgebung der Papille wahrzunehmen, wo sie am schmalsten sind; nach der Zahuperipherie zu werden sie verschwommener, indem sie an Breite bis zu 0,02 Mm. continuirlich zunehmen. In der Nähe der Oberfläche sind sie ganz verschwunden. So sehen wir hier ein Structurverhältniss sehr deutlich ausgeprägt, welches minder deutlich bei der Untersuchung der Placoidschuppen uns bereits entgegengetreten war. Aehnliche Streifungen, wie die beschriebenen, sind auch im Dentin höherer Thiere ¹⁾ beobachtet und Contourlinien benannt worden. Namentlich im Zahnbein der Schlangen zeichnet und beschreibt LEYDIG ²⁾ sehr deutlich zahlreiche „Schichtungsstreifen, welche als Wiederholungslinien des Umrisses der Papille eine Art dutenförmige Zusammensetzung des Zahns offenbaren.“ Existenz und Bedeutung dieses Structurverhältnisses ist in der Neuzeit ein Gegenstand der Controverse geworden. Da man nämlich bei den höheren Thieren im Zahnbein sehr häufig Linien, welche durch Biegungen im Laufe der Zahnröhrchen hervorgerufen werden, vorfindet, so hat man auf dieser Thatsache fussend von verschiedenen Seiten das Vorkommen von Schichtungsstreifen ganz in Abrede gestellt oder wenigstens behauptet, dass man aus solchen Streifen nicht auf einen lamellösen Bau des Dentins schliessen dürfe (WALDEYER ³⁾). Namentlich hat KOLLMANN ⁴⁾ in einer sehr umfassenden Arbeit den Nachweis zu liefern gesucht, dass Contourlinien nur durch Biegungen und Knickungen parallel verlaufender Zahnbeinröhrchen hervorgerufen würden und dass die Curven der Zahnbeinröhrchen aus Druckschwankungen im Wachsthum des Zahns zu erklären seien. Wenn im Zahnbein keine Röhrchen sich befänden, meint KOLLMANN, so würde wohl jede Veranlassung fehlen für eine schichtenweise Lagerung in die Schranken zu treten. Dem Angeführten gegenüber machen wir ausdrücklich darauf aufmerksam, dass im Zahnbein der Selachier von einer Verwechselung der von uns beschriebenen Streifen mit solchen, die durch Schlängelungen der Zahnbeinröhr-

1) KÖLLIKER, Lehrbuch der Histologie.

2) LEYDIG, Die Zähne einheimischer Schlangen u. s. w. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IX.

3) WALDEYER, STRICKER's Handbuch der Gewebe.

4) KOLLMANN, Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Band 23 Heft 3.

chen veranlasst sein könnten, bei der baumförmigen Verästelung der letzteren und bei dem sparsamen Auftreten derselben in den centralen Partien des Zahns, gar nicht die Rede sein kann. Ausserdem verweist noch die verschiedene Färbung der Streifen in Carmin, besonders auf feinere Differenzen in der Beschaffenheit des Zahnbeins. Es müssen demnach die von uns beschriebenen Contourlinien auf eine Stufe mit den geschichteten Höfen gestellt werden, welche sich so häufig um Knorpelzellen vorfinden und die man Knorpelkapseln genannt hat. Beide Bildungen sind in gleicher Weise der Ausdruck einer feineren Structur der Grundsubstanz und lassen sich nur aus der Art des Wachsthum's derselben erklären. Der einzige Unterschied zwischen beiden Bildungen beruht darin, dass in dem einen Falle nur eine einzelne Zelle allseitig um sich Grundsubstanz bildet, in dem anderen Falle eine Zellenlage gemeinsam auf ihrer Oberfläche, daher nur nach einer Richtung ein organisirtes Ausscheidungsproduct liefert. Für die hier beschriebenen mit dem Wachsthum der Grundsubstanz in directer Beziehung stehenden Streifen schlagen wir zur Unterscheidung von den durch Knickungen der Dentinröhrchen verursachten Linien, den auch von LEYDIG gebrauchten Namen Schichtungsstreifen vor. Mit demselben Namen könnte man gleichfalls die Kapseln oder Höfe um die Knorpelzellen belegen.

Im geschichtlichen Theil dieses Abschnittes ist bereits erwähnt worden, dass bei den Selachiern die oberflächliche Partie des Zahnbeins verschiedene Eigenthümlichkeiten zeigt und von OWEN daher als eine besondere Modification des Zahnbeins unter dem Namen Vitrodentin beschrieben worden ist (Taf. XIII Fig. 4. 5. 7. 8). Um zu einem sicheren Urtheil über die Natur dieses Gewebes zu gelangen, werden wir seine Eigenschaften in physikalischer, chemischer und morphologischer Beziehung einer eingehenderen Prüfung unterwerfen.

In seinen physikalischen Eigenschaften zeichnet sich das sogenannte Vitrodentin vor dem einfachen Dentin durch seine grössere Härte und Festigkeit, durch die vollkommen glatte und durchaus schmelzähnliche Beschaffenheit seiner Oberfläche aus. Es ist sehr spröde und springt daher leicht beim Schleifen von dem darunter liegenden Zahnbein ab. Das Licht bricht es weit stärker als letzteres, wie man namentlich auf Schliffen erkennt. Eine derartig charakterisirte besondere Rindenschichte besitzt nur der aus dem Integument frei hervorragende Theil des Zahns.

In chemischer Beziehung tritt eine grosse Verschiedenheit

zwischen Dentin und Vitrodentin in ihrem Verhalten gegen Säuren hervor. Namentlich ist die Einwirkung der Salzsäure in stärkeren und schwächeren Lösungen sehr lehrreich. Während das Dentin bei der Entkalkung nahezu unverändert bleibt, gehen im Vitrodentin eine Reihe von charakteristischen Veränderungen vor sich. In sehr schwach angesäuertem Wasser verliert es mit dem Auszug der Kalksalze vollkommen seine Transparenz, es wird milchweiss und lässt sich mit der Nadel in Brocken vom durchscheinenden Zahnbein abheben. Bei längerer Einwirkung auch von sehr schwach angesäuerter Flüssigkeit geht diese trübe Beschaffenheit bald wieder verloren; die milchweise Rindensubstanz hellt sich auf, und wird vollkommen durchsichtig. In einem dritten Stadium der Säureeinwirkung endlich löst sich allmählig die Rindensubstanz bis auf einen geringen Rückstand ganz auf, so dass nun das noch wohl erhaltene Zahnbein nackt zu Tage liegt. Die Auflösung des Vitrodentins erfolgt sehr rasch in stark mit Salzsäure versetztem Wasser. Einen Einblick in die Art und Weise wie diese Auflösung erfolgt, kann man dadurch gewinnen, dass man einen dünnen Schliff unter dem Mikroskop in sehr schwach angesäuertem Wasser langsam entkalkt. Die Rindenschichte zerfällt dann nach Entfernung der Kalksalze in lauter kleine cubische, fettig glänzende Stückchen, welche oft in Säulen zur Oberfläche angeordnet sind. Diese runden sich nach und nach ab; die so entstehenden Kügelchen werden kleiner und kleiner, indem von der Oberfläche aus ihre Substanz gleichsam wegschmilzt. Es bleibt schliesslich nur ein geringer Rest einer ganz durchsichtigen, feinkörnigen Substanz zurück und auch diese löst sich, wenn man noch concentrirtere Salzsäure einwirken lässt, fast ganz auf. Um bei der Entkalkung von Zähnen, die organischen Bestandtheile der Rindenschichte zu erhalten, ist es in gleicher Weise, wie wir dies für die Entkalkung der Placoidschuppen empfohlen haben, zweckmässig, die Salzsäure nicht mit Wasser, sondern mit verdünntem Spiritus zu versetzen. Die Einwirkung der Säure wird hierdurch ermässigt; sie wird fast völlig aufgehoben, wenn man an Stelle von verdünntem absoluten Alcohol nimmt. Ein ähnliches Verhalten zeigt die Rindenschichte gegen starke Chromsäurelösungen.

Ausser den angeführten physicalischen und chemischen Verschiedenheiten besitzt endlich das als Vitrodentin beschriebene Gewebe auch noch einige sehr charakteristische morphologische Unterschiede vom Dentin. Auf einem Schliffe erscheint es wie dieses homogen (Taf. XIII 4 u. 7); nach vorsichtiger in der ge-

schilderten Weise vorgenommener Entkalkung indessen zeigt es einen feinfaserigen Bau. Die Fasern lassen sich isolirt darstellen, wenn man von einem in Spiritus mit Salzsäure langsam entkalkten Zahne die milchweise Substanz auf der Oberfläche abstreift (Taf. XIII Fig. 2). Am besten nimmt man hierzu Unterkieferzähne von *Seymnus Lichia*, deren schneidender Rand mit kleinen nur aus Vitrodentin bestehenden und zur Untersuchung daher vorzüglich geeigneten Zäckchen besetzt ist. Dieselben zerfallen beim Zerpupfen oder Klopfen auf das Deckglas in einzelne, kleine, 0,004 Mm. breite Bündel. Diese bestehen wieder aus lauter feinen parallel angeordneten Nadeln oder Fasern, die sich zum Theil bei längerem Zerpupfen auch isolirt darstellen lassen. Die Enden der Nadeln sind zugespitzt und ragen aus den Bündeln vereinzelt hervor. Bei Zusatz von verdünnter Salzsäure zur Untersuchungsflüssigkeit unter dem Deckgläschen zerfallen die Bündel in fett glänzende Stückchen, die allmählig in der schon beschriebenen Weise wegschmelzen und nach ihrer Auflösung nur einen geringen feinkörnigen Rückstand übrig lassen. Auf Schnitten durch vorsichtig entkalkte Zähne sieht man die Fasern zur Oberfläche meist senkrecht stehen, zuweilen aber auch schräg geneigt verlaufen. An den Schnittpräparaten findet man auch Stellen, wo die Nadelbündel wahrscheinlich in Folge stärkerer Einwirkung der Salzsäure in unregelmässige durch die Spirituseinwirkung krümlig erscheinende Stückchen zerfallen sind. Diese liegen hintereinander aufgeschichtet und sind durch schmale hellere Zwischenräume von einander getrennt (Taf. XIII Fig. 1).

Nachdem wir in dem geschilderten faserigen Bau das hauptsächlichste morphologische Unterscheidungsmerkmal zwischen Dentin und Vitrodentin kennen gelernt haben, bleiben nur noch einige Strukturverhältnisse untergeordneterer Art von ihm zu erwähnen übrig. Auf seiner Oberfläche wird das sogenannte Vitrodentin von einer festen Membran (Taf. XIII Fig. 1. 5. 8) bedeckt, welche man an vorsichtig macerirten Zähnen mit der Nadel abziehen und isoliren kann. Sie zeichnet sich besonders durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen die verschiedensten Reagentien aus. So löst sie sich weder noch erleidet sie überhaupt eine beträchtlichere Veränderung in kalter wie in erwärmter Natronlauge und widersteht in gleicher Weise einer concentrirten Salzsäurelösung. Sie stimmt hierin mit dem Schmelzoberhäutchen der Säugethierzähne überein, von welchem KÖLLIKER in seiner Histologie gleiche Eigenschaften angiebt. Bei mikroskopischer Betrachtung konnte ich auf der

Oberfläche der Membran weder eine zellige Zeichnung noch auch Spuren von Kernen wahrnehmen. Auf Schnitten zeigt die Membran doppelte Contouren, doch findet man sie meist in Fetzen von der Zahnoberfläche abgehoben.

Die untere Begrenzung der Rindenschichte nach dem Dentin zu ist sowohl auf Schliften als auch besonders auf Schnitten deutlich zu erkennen und findet mithin keineswegs ein allmählicher Uebergang, wie OWEN beschreibt, zwischen beiden Substanzen statt. Die Trennungslinie beider ist nirgends glatt, sondern in hohem Grade unregelmässig (Taf. XIII Fig. 7. 8. 4. 5. 6 2). Die Oberfläche des Dentins ist nämlich mit lauter Zacken besetzt und diese sind wieder feiner ausgefasert. Am besten erkennt man diese Oberflächenbeschaffenheit des Dentins an in Carmin gefärbten Schnitten, an denen durch Einwirkung stärkerer Salzsäurelösung die Rindenschichte zum Theil oder ganz gelöst worden ist. Wenn die Ausfaserung sehr tief und fein ist, wie z. B. an den schneidenden Rändern oder an den Spitzen der Unterkieferzähne von *Scymnus Lichia*, so gibt die Grenzgegend ein ziemlich verworrenes und je nach der Richtung des Schnittes oder Schliffes etwas verschiedenartiges Bild, indem man Querschnitte von Zacken oder deren Fasern als vom übrigen Zahnbein anscheinend losgelöste Stückchen mitten in der Rindensubstanz antrifft.

Ein weiteres Structurelement der Rindenschichte bilden zahlreiche feine Röhrchen (Taf. XIII Fig. 4. 5. 7. 8). Sie sind sowohl an Schliften als dunkle mit Luft erfüllte Kanälchen, als auch mit gleicher Deutlichkeit an Schnitten durch entkalkte Zähne als feinste Röhrchen mit einer besonderen festeren Wandung wahrzunehmen. Sie sind die Fortsetzungen und die feinsten Endästchen der Zahnbeinröhrchen. Bei *Mustelus laevis* verlaufen sie parallel und dicht neben einander bis zur festen Grenzmembran der Oberfläche. Wie sie dort endigen, vermag ich nicht anzugeben. Bei *Scymnus Lichia* zeigt die verhältnissmässig mächtiger entwickelte Rindenschichte besonders an den zugeschärften und mit Zacken besetzten Seitenrändern der grossen Unterkieferzähne complicirtere Verhältnisse (Taf. XIII Fig. 7). Hier findet man nämlich an der Grenze von Zahnbein und Rindenschichte in letzterer ausser den Röhrchen noch dicht beieinander kleine Höhlräume, die von OWEN als *cellules calcigères* bereits beschrieben worden sind. Weiter nach Aussen kommen sie nur vereinzelt und seltner vor und fehlen ganz in den oberflächlichsten Lagen. Da die Höhlräume an getrockneten Zähnen Luft führen, so bilden sie an dickeren Schliften

einen dunklen Streifen zwischen Zahnbein und hellerer Rindenschichte. In ihrer Gestalt sind die Hohlräume sehr unregelmässig, oft langgestreckt, oft kuglig, oft tief ausgezackt (Taf. XIII Fig. 7 z); im Allgemeinen kann man sie, was ihre Form betrifft, mit Knochenkörperchen vergleichen. Untereinander hängen sie durch ein Netzwerk von gröberen und feineren Ausläufern zusammen. Die Zahnbeinröhren, welche bis zur Dentinegrenze eine ansehnliche Stärke beibehalten haben, treten mit ihrem Ende oder mit Seitenästen von unten in sie ein, zum Theil dringen sie aber auch mit feinsten Endröhrchen in grader Richtung direct bis zur Zahnoberfläche vor. Von dem peripheren Ende der knochenkörperartigen Hohlräume gehen gleichfalls Ausläufer aus, die ihre feinen Endzweige bis zur Oberfläche schicken. In den oberflächlichen Lagen der Rindenschichte sind die Röhrchen sehr fein und verlaufen alle einander mehr oder minder parallel und in ziemlich gleichen Abständen von einander. Hierdurch entsteht ein Bild, als bestände die oberflächlichste Schichte des Zahns aus aneinander gereihten Säulen oder Prismen. Was den Inhalt der vorhin erwähnten Hohlräume betrifft, so bemerkte ich an entkalkten und in Carmin gefärbten Schnitten nur eine feinkörnige Substanz in denselben, aber keine Zellkerne. Wahrscheinlich werden in ihnen die in den Zahnbeinkanälchen verlaufenden Ausläufer der Odontoblasten (Pseudopodien vergleichbar) zusammenfliessen und so Protoplasmaanhäufungen bilden, von denen dann weiter Fädchen in die Röhrchen der Rinde ausstrahlen.

Nachdem wir in den vorhergegangenen Blättern ein ziemlich vollständiges Bild von den Eigenschaften und dem Bau der Rindenschichte der Selachierzähne erhalten haben, drängt sich uns die Frage auf, welcher der Substanzen vom Zahn der höheren Thiere dieselbe entspricht? Bei Berücksichtigung aller angeführten That-sachen können wir nicht eine besondere Modification des Dentins, wie es OWEN that, in ihr erblicken, vielmehr geht aus Allem ihre Schmelznatur klar genug hervor. Zu den schon bei Beurtheilung der Rindenschichte auf den Placoidschuppen geltend gemachten Gründen, in welchen wir die physicalische und chemische Uebereinstimmung hervorgehoben haben, kommt hier noch als weiteres für die Schmelznatur der Rindenschichte sprechendes dem morphologischen Bau entlehntes Moment ihre Zusammensetzung aus deutlich wahrnehmbaren Fasern oder Schmelznadeln. Zwar können dieselben wegen ihrer grossen Feinheit nicht ohne Weiteres als den Schmelzprismen der Säugethierzähne entsprechende

Structurelemente aufgefasst werden; dagegen scheinen sie mir Theilen von Prismen, nämlich feinsten Fasern gleichwerthig zu sein, in welche auch die Prismen der Säugethierzähne bei geeigneter Behandlung sich zerspalten lassen, wie ich aus einigen in der Literatur vorgefundenen Angaben schliessen zu dürfen glaube. So erwähnt WENZEL in seinen Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz¹⁾, dass an jungen Schmelzprismen des Schweins sich ausser den Querstreifen auch feine zum Theil sehr deutliche Längsstreifen vorgefunden hätten und dass bei Isolationsversuchen die Prismen leicht in verschieden geformte, oft zugespitzte Fasern zersplittert wären. An einer andern Stelle beschreibt er, wie bei Isolation der Schmelzprismen von einem alten Pferde Zahn, der mehrere Tage in sehr verdünnter Salzsäure gelegen, er „ausser sehr schön quer gestreiften und sehr fein längsgestreiften Prismen auch sehr viele feine, beiderseits zugespitzte längere oder kürzere, gerade Nadeln von Schmelz gefunden hätte.“ Er vermuthet, dass die letzteren „durch den Zerfall der Prismen ihren Längsstreifen entsprechend entstanden sind.“ Nach diesen Beobachtungen und nach dem Verhalten des Schmelzes an den Selachierzähnen, glaube ich, wird die oben ausgesprochene Vermuthung von einer noch weiteren Spaltbarkeit der Schmelzprismen von Säugethierzähnen gerechtfertigt erscheinen und zu einer weiteren Prüfung dieses Gegenstandes auffordern. Wahrscheinlich wird sich dann auch die Uebereinstimmung, welche im chemischen und physicalischen Verhalten zwischen Schmelz und Vitrodentin herrscht, auf den histologischen Bau beider noch weiter ausdehnen lassen.

Ein Punkt bedarf jetzt noch einer näheren Erklärung, nämlich die Frage, ob das Vorkommen von Röhrchen in der Rindenschichte einen Grund gegen die Schmelznatur derselben abgeben kann. OWEN wenigstens scheint hauptsächlich hierdurch mit bestimmt worden zu sein, da er vorzugsweise nur Schiffe untersucht hat, in der Rindenschichte eine besondere Modification des Dentins zu erblicken. Für uns kann nun den anderweiten Thatsachen gegenüber diese Erscheinung nicht den geringsten Grund abgeben, irgendwie an der Schmelznatur der Rindenschichte zu zweifeln. Dies wird aber noch weniger der Fall sein, wenn wir sehen, dass das hier geschilderte Eindringen von Dentinröhrchen in den

1) WENZEL, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz. Archiv d. Hlkde 1868.

Schmelz als Schmelzröhrchen keine bei den Selachiern vereinzelt dastehende Erscheinung ist. So beschreibt TOMES¹⁾, dass bei den Beutelhieren im Schmelz der Zähne Kanälchen Fortsetzungen der Zahnbeinröhrchen in ebenso reicher Entwicklung als im Dentin selbst vorkommen. Wie bei *Scymnus Lichia*, so erweitern sich nach ihm die Zahnbeinröhrchen bei *Makropus giganteus*, wenn sie in den Schmelz eingetreten sind, sogar „in mehr oder weniger ovale oder konische Zellen, aus denen sie dann ihren Lauf weiternehmen und in zarten Schlingelungen dem Laufe der Schmelzprismen folgen“²⁾. Das Eindringen von Dentinröhrchen in den Schmelz auf eine kleine Strecke hat TOMES³⁾ weiter noch bei einzelnen Nagethieren, *Sciurus erythropus* bei *Jerboa Aegyptus*, fernerhin Spitzmäusen, Hyrax und gelegentlich auch beim Menschen beobachtet. Für den Menschen und manche Säugethiere bestätigt auch KÖLLIKER das Vorkommen von Schmelzröhrchen und zeichnet in einer Abbildung in seinem Handbuch der Gewebelehre auch ein Eindringen derselben in grössere Höhlungen⁴⁾.

Entsprechend der Beurtheilung der Rindenschichte des Zahns als Schmelzschichte werden wir auch das auf seiner Oberfläche nachgewiesene Häutchen als Schmelzoberhäutchen bezeichnen.

Ueber die histologische Beschaffenheit des in der Schleimhaut feststehenden unteren Theils des Zahnes können wir uns kurz zusammenfassen (Taf. XIII Fig. 8 C). Derselbe zeigt in gleicher Weise, wie wir dies für die Basalplatten der Placoidschuppen beschrieben haben, eine Verbindung einer homogenen Grundsubstanz mit bindegewebigen Elementen. Bei *Mustelus laevis* ist sogar auch die Basis des Zahnes plattenartig wie bei den Placoidschuppen verbreitert. In die homogene Grundsubstanz derselben dringen Bindegewebsbündel in horizontaler und verticaler Richtung ein und

1) TOMES, Philosophical Transactions of the royal society. Jahrg. 1849. Seite 404.

2) Nebenbei sei hier noch erwähnt, dass nach TOMES auch die Schmelzprismen in den Zähnen der meisten Beutelhie so innig vereint sind, dass ihre Individualität verloren gegangen ist und man daher die Durchmesser nicht bestimmen kann; wieder eine Thatsache, die auch im Schmelz der Selachierzähne angetroffen wurde.

3) TOMES, Philos. Trans. 1850. B. II.

4) WALDEYER und HERTZ läugnen zwar ein Eindringen der Zahnbeinröhrchen in den Schmelz; doch erscheinen die Gründe, aus welchen WALDEYER vermuthet, dass TOMES und KÖLLIKER durch Trugbilder sich hätten täuschen lassen, namentlich den Abbildungen TOMES gegenüber wenig gerechtfertigt.

kreuzen und durchflechten sich in derselben. Zellen kommen in diesem Gewebe selbst nicht vor, dagegen finden sich an der Unterseite der Platte zwischen den Bindegewebsbündeln sternförmige Zellen, welche mit kurzen Ausläufern eine Strecke weit in den Fuss des Zahns eindringen. Wir betrachten dieses Gewebe als ein Homologon des Zahncements der höheren Thiere, von welchem es allein durch die Abwesenheit von eingeschlossenen Zellen (Knochenkörperchen) unterschieden ist. Wie geringfügig dieser Unterschied ist, geht aus der weiten Verbreitung von Knochen ohne Knochenkörperchen bei niederen Thieren hervor. In dem Mangel von Zellen erklicken wir demgemäss nur eine niedrigere Entwicklungsstufe des Cements.

Die Weichtheile des Zahnes, den Inhalt der Pulpa und der Dentinröhrchen habe ich allein bei *Mustelus laevis* untersucht. Man erkennt hier zweierlei Arten von Zellen in der Pulpa. Die eine Art besitzt kleine runde oder unregelmässig gestaltete Kerne, die von etwas körnigem Protoplasma umgeben werden und deren durchschnittliche Grösse 0,004 Mm. beträgt. Die so beschaffenen Zellen liegen besonders in den mittleren Theilen der Pulpa haufenweise beisammen (Taf. XIII Fig. 8 und 11 *y*) und gehören dem Bindegewebe derselben an. Auf der Oberfläche der Papille schmiegen sie sich plattenartig ausgebreitet dem Zahnbein an und scheinen hier etwas grössere Kerne zu besitzen. Die zweite Art von Zellen zeichnet sich durch sehr grosse ovale Kerne von 0,016 Länge und 0,006 Breite aus (Taf. XII Fig. 8 und 11 *x* und Fig. 12). Sie finden sich nur in den oberflächlichen Theilen der Papille, wo sie locker neben und zu mehreren hintereinander liegen, gewöhnlich aber in Haufen um die Mündungen grösserer Dentinröhrchen gruppiert sind. Bindegewebszellen mit kleinen Kernen liegen mitten zwischen ihnen. Um den ovalen mit dem einen Pol der Zahnoberfläche zugerichteten Kern bemerkt man etwas Protoplasma, von dem man in günstigen Fällen einen sehr langen feinen peripheren Ausläufer entspringen und in ein Dentinrohr eindringen sieht. Auch centrale Fortsätze glaube ich an einigen bemerkt zu haben. Diese zweite Art Pulpazellen gleicht in ihrer Form und durch den Besitz langer in das Dentin eindringender Ausläufer vollkommen den Odontoblasten in den Zähnen höherer Thiere. Sie weichen von ihnen nur darin ab, dass sie entsprechend der besonderen Ursprungs- und Verlaufsweise der Dentinröhrchen zerstreut liegen und nicht nebeneinander stehend zu einer Art von Cylinderepithel angeordnet sind.

Die netzförmig verzweigten Mark oder Haversischen Kanäle (Taf. XII Fig. 8 *H*) der Zahnbasis sind wie die Pulpa mit beiderlei Zellenarten gefüllt und konnte ich hier öfters in Kanälen, die nur wenige Zellen enthielten, lange Fortsätze von einzelnen Odontoblasten schön isolirt auf weite Strecken verfolgen. Auf Taf. XIII Fig. 12 sind solche Zellen abgebildet. Als Inhalt der grösseren Dentinröhren kann man Protoplasmafäden und vereinzelte zellige Bestandtheile unterscheiden. In ein einzelnes Rohr dringt von der Papillenoberfläche von den daselbst gruppenweise beisammenliegenden Odontoblasten ein ganzes Bündel von Protoplasmafäden ein und verleihen ihm ein deutlich gestreiftes Aussehen. Nachdem sie gemeinschaftlich eine Strecke in demselben zurückgelegt haben, vertheilen sie sich auf die einzelnen von ihm entspringenden Nebenästchen. Ausser diesen Protoplasmafäden und zwischen ihnen findet man in den grösseren Dentinröhren noch beide Arten von Zellen vor, welche wir schon als Bestandtheile der Pulpa beschrieben haben (Taf. XIII Fig. 8 u. 11 α Fig. 10 α). Odontoblasten liegen nur hie und da sehr vereinzelt in dem weiten Anfangstheil eines Dentinrohrs neben den vorbeiziehenden Ausläufern der an der Mündung liegenden Odontoblastengruppe. Weiter verbreitet ist die andere Art der kleinkernigen Bindegewebszellen (Taf. XIII Fig. 8. 9. 11 u. 13 β). Diese finden sich auch noch in den grösseren Seitenästen der von der Pulpa entspringenden Dentinröhren. Sie bilden Protoplasmaanhäufungen mit einer Anzahl sehr kleiner 0,003 Mm. grosser Kerne. Entweder folgen sie dem Verlaufe der Zahnbeinfasern, oder sie bilden eine membranartige Bekleidung der Röhrenwand auf kurze Strecken. Besonders häufig bemerkt man sie an der Gabelungsstelle eines sich theilenden Rohres. Durch diese zelligen Bestandtheile charakterisiren sich die von der Pulpa entspringenden Röhren und ihre stärkeren Nebenäste als Theile und Fortsätze der Pulpahöhle. Erst die von diesen sich abzweigenden feineren Röhren, welche nur Fasern enthalten, sind eigentliche Dentinröhren und den im Zahnbein höherer Thiere sich vorfindenden Kanälchen homolog.

Wenn wir das über den Bau der Selachierzähne Gesagte kurz zusammenfassen, so gelangen wir zu einem Endergebniss, welches im Grossen und Ganzen mit dem bei der Untersuchung der Placoidschuppen erhaltenen völlig übereinstimmt. Wie die Placoidschuppe, so besteht auch der feste Theil des Zahns aus 3 Geweben: aus Dentin, Schmelz und Cement. In seinem Inneren enthält er entweder eine einfache mit der Pulpa

erfüllte Höhle, oder an Stelle derselben ein Blutgefässe und Zellen führendes Kanalnetz. Sowohl die festen als auch die weichen Zahngewebe zeigen in ähnlicher Weise wie die Placoidschuppen, eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, welche sie von den gleichen Theilen der höheren Thiere in mancher Beziehung unterscheiden und sie als besondere Modificationen und niedrigere Entwicklungsstufen derselben erscheinen lassen. So unterscheidet sich das Dentin der Selachierzähne von dem der Säugethiere durch die Vertheilung und baumförmige Verästelung und durch die auffallenden Grössendifferenzen seiner Röhren und Röhrchen, sowie ferner meist auch durch den Mangel einer besonderen Pulpahöhle und durch den dieselben ersetzenden Besitz blutgefässführender Kanäle. Der Schmelz der Selachierzähne charakterisirt sich als eine besondere Modification des Zahnschmelzes durch den Mangel deutlich unterscheidbarer Prismen und durch das Auftreten zahlreicher bei den Säugethieren in geringerem Maasse entwickelter Schmelzröhrchen in ihm. Das Cement endlich erscheint als eine niedrigere Entwicklungsform des Cements am Zahn der Säugethiere dadurch, dass es keine Knochenkörperchen enthält. Die Pulpa, wo sie vorkömmt, unterscheidet sich durch den Mangel einer epithelartigen Anordnung der Odontoblasten, einer Elfenbeinmembran (*Membrana eboris*).

II. Entwicklung der Zähne.

Indem wir uns jetzt zur Entwicklung der genannten Zahngewebe wenden, lassen wir der Mittheilung unserer Beobachtungen wieder ein kurzes Resumé von den Untersuchungen älterer Beobachter vorausgehen. Die ausführlichsten Angaben verdanken wir auch hier den Arbeiten OWEN's. Dieser beschreibt, wie bei jungen Haifischembryonen beim ersten Anblick die Kiefer zahnlos erscheinen, an der inneren Seite des Ober- und Unterkiefers aber dem Rande derselben parallel eine tiefe Furche sich zeigt. Dieselbe soll sich zwischen der den Kieferknorpel überziehenden dünnen und glatten Membran und einer ihr aufliegenden Schleimhautfalte befinden. Wenn man letztere zurückschlägt, soll man sehen, wie ihre vordere Lamelle an der Basis des Kiefers mit der den Knorpel bekleidenden Membran zusammenhängt. Auf dieser sollen in der so gebildeten ziemlich tiefen Rinne die Zähne aus freien Papillen in mehreren Reihen hintereinander entstehen; die Spitzen der Zähne sollen nach rückwärts nach dem Grund der Grube zu gerichtet sein und in kleinen Aushöhlungen oder Futteralen der

ihnen aufliegenden Schleimhautfalte stecken. Aus den Futteralen sieht man die Zahnsplätzchen beim Zurückschlagen der Falte, welche OWEN dieser Verrichtung wegen Deckmembran nennt, herauschlüpfen. Die ältesten Zahnanlagen liegen nach OWEN dem Kieferrand am nächsten, die jüngsten dagegen im Grunde der Rinne. Bei starker Vergrößerung untersucht, sollen die noch nicht ossifizirten Papillen aus Zellen in einem klaren Cytoblastem bestehen und von einer häutigen durchsichtigen Membran bedeckt sein. Mit einer Ablagerung erdiger Theile in dieser Membran soll die Bildung des Zahnbeins beginnen und zwar soll aus ihrer Umwandlung das schmelzartig glänzende und sehr feste Vitrodentin entstehen. Wie OWEN, so giebt auch LEYDIG und KÖLLIKER an, dass sich die Zähne bei den Plagiostomen in Furchen der Kieferränder auf freien Papillen entwickeln, ohne je in Zahnsäckchen eingeschlossen zu werden. Aus dieser Thatsache erklären sie den Mangel von Schmelz auf den Haifischzähnen.

Nach der gegebenen Darlegung der Angaben anderer, wende ich mich zu meinen eigenen Beobachtungen, welche in den meisten Punkten zu ganz abweichenden Ergebnissen geführt haben.

Um die Entwicklung der Zähne von Anfang an zu verfolgen muss man zu noch jüngeren Embryonen greifen als zur Beobachtung der Schuppenbildung erforderlich waren. Der jüngste zur Untersuchung dienende Embryo war ein 8 Cm. langer *Acanthias vulgaris*, der noch äussere Kiemen besass. Bei der Betrachtung eines losgelösten Kiefers bei schwacher Vergrößerung sieht man nahe seinem Aussenrande zwei Furchen einander parallel verlaufen. Die äussere und tiefere Furche liegt an der Aussenseite des Kieferknorpels und trennt ihn von der Lippe, einer weit vorspringenden Hautfalte. Die innere Furche dagegen ist sehr flach und liegt an der Innenseite des Kiefers. Wir werden sie in Uebereinstimmung mit der in der Säugethierzahnliteratur gebräuchlichen Terminologie Zahnfurche nennen. Zähnchen oder deren Anlagen sind in derselben nicht wahrzunehmen. Durch Anfertigung senkrechter Durchschnitte durch den Kiefer erhalten wir weitere Aufschlüsse. Wie auf Taf. XIII Fig. 16 dargestellt ist, dringt von dem Boden der flachen Zahnfurche eine Epithelwucherung in das den Kieferknorpel überziehende embryonale Bindegewebe. Zu ihrer Aufnahme ist der Kieferknorpel in seinem oberen Theile tief ausgekehlt und stark verdünnt. Die Epithelwucherung besitzt auf einem senkrechten Durchschnittsbild die Form eines leicht gekrümmten Zapfens oder Kolbens. Auf einer Reihe von Durchschnitten erhalten

wir stets dasselbe Bild. Es folgt hieraus, dass, wenn wir uns die Form der Epithelwucherung körperlich vorstellen, nicht gesonderte Zapfen, sondern eine zusammenhängende Epithelleiste an der Innenseite des Kiefers von dem Boden der Zahnfurche in die Tiefe dringt. Durch Anfertigung horizontaler Schnitte durch den Kiefer kann man sich noch weiterhin leicht von dieser Form der Epithelwucherung direct überzeugen. Die der Schleimhaut zunächst liegenden Zellen der Leiste sind prismatisch und bilden eine einschichtige zusammenhängende Lage, welche die directe Fortsetzung der untersten prismatischen Zellschicht des Schleimhautepithels ist. Wie dieses werden sie auch durch eine Basalmembran von dem unterliegenden Bindegewebe getrennt. Das Innere der Leiste wird von dünnen und platten Epithelzellen ausgefüllt. An der Aussenseite dieser Leiste, also mitten im Schleimhautgewebe und nicht in einer Rinne als freie Papillen entstehen bei etwas älteren Embryonen die Zahnanlagen (Taf. XIII Fig. 14). Die gegebene Beschreibung weicht von den mitgetheilten Untersuchungen von OWEN, LEYDIG und KÖLLIKER ab, welche an Stelle der von uns beobachteten Epithelleiste an der Innenseite des Kieferknorpels eine tiefe Furche und eine hohe Schleimhautfalte als Deckmembran auf den jüngsten Zahnanlagen beschrieben haben. Die genannten Schriftsteller haben ein Kunstprodukt bei der Untersuchung geschaffen und beschrieben, indem sie die Epithelleiste in zwei Hälften zerrissen haben, wahrscheinlich um die jungen Zähne zu erblicken. Wie nahe war OWEN in der Erkennung des wirklichen Sachverhaltes, als er beschrieb, wie er die Falte vom Kiefer weggezogen und die Zähne aus Gruben und Futteralen derselben habe herausschlüpfen sehen. Es ist in der Erkenntniss der Entwicklung der Selachierzähne wie mit der Entwicklung der Säugethierzähne zugegangen. Auch hier sollten zunächst freie Papillen in einer tiefen Schleimhautfurche nach GOODSIR entstehen, bis zuerst KÖLLIKER die wahren Verhältnisse aufdeckte.

Ueber die Entstehung der einzelnen Zahnanlagen an der Aussenseite der Epithelleiste (Taf. XIII Fig. 14) und über die Bildung der verschiedenen Zahngewebe können wir uns ziemlich kurz fassen, weil von hier ab die Entwicklung der Zähne jener der Placoidschuppen vollkommen gleicht. Nur bei den Stadien, die uns hier für die Beurtheilung der Entstehung der Zahngewebe überzeugendere Bilder geliefert haben, werden wir etwas länger verweilen.

Wie die Placoidschuppenanlage, so entsteht die Anlage der

Zähne gleich von Anfang an unter Betheiligung zweier Zellenarten, von denen die eine epithelialer Natur ist und dem oberen Keimblatt entstammt, während die andere dem mittleren Keimblatt angehört. An der Aussenseite der Epithelleiste bildet sich zunächst durch Wucherung unter der Basalmembran liegender Zellen ein kleiner Hügel. Derselbe setzt sich gegen das embryonale Schleimhautgewebe, weil dieses sehr zellenreich ist, nicht so scharf ab, wie wir dies für die Schuppenanlage beschrieben haben. Gleichzeitig hat die über den Hügel ziehende Epithelzellenschicht etwas an Höhe zugenommen. Die beiden Theile der Zahnanlage belegen wir mit denselben Namen, welche wir bereits für gleiche Theile der Schuppenanlage eingeführt haben. Den Zellenhügel werden wir daher fortan Dentinkeim, die ihn überziehende Epithellage Schmelzmembran nennen. Der unter der Schmelzmembran liegenden dünnen structurlosen Haut den Namen *membrana praeformativa* zu geben, wie es die für die Entwicklung der Säugethierzähne gebräuchliche Terminologie erfordern würde, unterlassen wir und halten an dem Namen Basalmembran fest. Denn einestheils drückt derselbe am besten die Beziehungen, Wesen und Herkunft des Häutchens aus, andernteils vermeiden wir dadurch einen schlecht gewählten Ausdruck, der schon zu manchen Streitigkeiten unter den Histologen geführt hat. Die Basalmembran ist hier meist nicht mit der Deutlichkeit, wie an einer Schuppenanlage wahrzunehmen; von ihrer Anwesenheit kann man sich indessen durch Behandlung eines Schnittes mit Natronlauge vollkommen sicher überzeugen, indem hierbei die Membran schärfer hervortritt. Besonders anzuempfehlen ist es den Concentrationsgrad der Natronlauge während der Anwendung durch Wasserzusatz mehrfach zu verändern.

Bei der Weiterentwicklung wuchert der Dentinkeim in Form einer Papille in die Epithelleiste hinein. Dabei ist seine Spitze nach der Basis des Kieferknorpels hin gerichtet. Ueber einer völlig entwickelten Papille bildet die Schmelzmembran ein prächtiges Cylinderzellenepithel von 0,03 Mm. Höhe mit sehr grossen im peripheren Ende der Zellen gelegenen Kernen. Unter peripherem Ende der Schmelzzelle verstehe ich hierbei den von der Basalmembran abgewandten und dem Inneren der Epithelleiste zugekehrten Abschnitt, unter Basis der Schmelzzelle aber den der Basalmembran aufsitzenden Theil. Ich muss dies erwähnen, weil man in der Säugethierzahnliteratur die Bezeichnungen umgetauscht hat. Hand in Hand mit der Grössenzunahme der Schmelzzellen ist auch

in ihrem Inhalt jene schon bei der Schuppenanlage beschriebene Differenzirung in einen basalen homogenen in Carmin sich nicht färbenden, und in einen peripheren protoplasmareicheren Abschnitt eingetreten. Die glasig glänzende Beschaffenheit des ersteren tritt indessen hier weniger hervor.

Anmerkung. Die Veränderungen, welche wir im Inhalt der Schmelzzellen sowohl der Schuppen als auch der Zahnanlage von Haifischen beschrieben haben, sind von einer Anzahl Beobachter auch an den Schmelzzellen der Zahnanlage von Säugethieren beobachtet, aber verschieden gedeutet worden. Um das von uns Gesehene mit anderweit bekannt, Gewordenem in Beziehung zu setzen, stelle ich die bezüglichlichen Angaben hier kurz zusammen. So beschreibt HERTZ¹⁾, dass man an Chromsäurepräparaten sehr oft zwischen den Schmelzprismen und Zellen eine mehr homogene helle schmale Zone antrifft. Diese helle Zone, welche die Schmelzzelle von dem Prisma zu trennen scheint, glaubt er als einen von dem übrigen stark körnigem Inhalt chemisch differenten Theil der Schmelzzellen auffassen zu müssen, als eine Vorbereitungsstufe des dem ausgebildeten Schmelz zunächst gelegenen Theiles des Zellenprotoplasma für den späteren Verkeidungsprocess. Die praeformirte Schicht soll in die einzeln nebeneinander liegenden Zellen verschieden tief herabgreifen. Aehnliche differente Abschnitte schildert WENZEL²⁾: „Das Schmelzende der Zellen ist blasser und homogener geworden: oft hängen an diesem Ende Stückchen von Schmelz oder ein anders das Licht brechender, kurzer Aufsatz. In Chromsäure aufbewahrt, zeigen die Zellen am Schmelzende deutlicher die anders das Licht brechende Zone (wenn sie vorhanden ist) und diese setzt sich bald ohne, bald mit ziemlich scharfer Grenze gegen den übrigen Zellkörper ab. Mitunter sieht man auch einen hellen, wie Schmelz glänzenden Streif an der Seitenfläche der Schmelzzellen eine kurze Strecke abwärts gehen. Bisweilen gelingt es, an ganz frischen Schmelzorganen auf der Mosaik der Cylinderzellen ein das Licht stärker brechendes, homogenes Netzwerk zu erhalten, dessen Fäden den Grenzen der Schmelzzellen entsprechen.“

KOLLMANN³⁾ beschreibt den differenzirten Abschnitt als Membran. Nach ihm besitzen die Zellen sehr dicke Seitenmembranen. Auch an ihrem freien, d. h. dem Dentin zugekehrten Ende sollen sie eine Membran besitzen, die an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lässt und die er Deckel der Schmelzzellen nennt. Die Deckel sollen mit dem Schmelz sehr fest verklebt sein. Auch KÖLLIKER bestätigt, dass vom Schmelz abgehobene Zellen an ihrem freien Ende ein verschiedenes Verhalten zeigen und zwar häufig grössere oder kleinere helle Auflagerungen von derselben Breite wie die Zellen besitzen. Er hält sie für Kunsterzeugnisse, d. h. für zufällig losgerissene Theile noch un- ausgebildeter Schmelzfasern.

Alle Beobachter, scheint es, haben dasselbe Structurverhältniss vor Augen gehabt, welches von uns (besonders deutlich an den Schmelzzellen der Schuppen-

1) VIRCHOW's Archiv Bd. 37 S. 294.

2) Untersuchungen über Schmelzorgan und Schmelz. Inaugural-Diss. Leipzig 1867. S. 7. Archiv d. Ilkdc. 1868.

3) KOLLMANN, Sitzungsberichte d. Münch. Acad. 1869. Ueber das Schmelzoberhäutchen oder die Membr. praeformativa.

anlage der Haifische) auf Schnitten beobachtet worden ist. In ihren Deutungen weichen sie aber sehr von einander ab. Die Auffassung von HERTZ stimmt am meisten mit der von uns bereits früher vorgetragenen überein, insofern er nämlich auch einen behufs der Schmelzbildung chemisch different gewordenen Zellenabschnitt in den veränderten Theilen erblickt. Dagegen weichen wir von ihm darin ab, dass wir keine Umwandlung der Zellen in den Schmelz, sondern eine Ausscheidung desselben durch die formative Thätigkeit der Zellen annehmen. Vielleicht tragen die mitgetheilten Thatsachen und die beigelegten Bilder zur Klärung dieses in der Zahnentwicklung der Säugethiere noch streitigen Punktes bei.

Wenn wir uns jetzt zu älteren Embryonen wenden, so kann man an ein und demselben Individuum alle Stufen der Zahnentwicklung von Anfang an verfolgen. Denn man trifft hier an der inneren Kieferseite in der Epithelleiste eine ganze Reihe hintereinanderliegender, in ihrer Entwicklung verschieden alter Papillen an (Taf. XIII Fig. 14). Dieselben treten, wenn man die Epithelleiste durch Zug an der von OWEN Deckmembran genannten Bindegewebslamelle gewaltsam in 2 Hälften reißt, vollkommen frei zu Tage und ragen über das Niveau der ihnen Ursprung gebenden Schleimhaut hervor. Wir gedenken dieses Umstandes, um deutlich zu zeigen, dass wenn wir von der leistenartigen Wucherung des Epithels in das unterliegende Bindegewebe absehen, Bildung und Lage der Zahnpapillen auf der Innenseite des Kieferknorpels der Papillenbildung der Schuppenanlagen auf der freien Hautoberfläche vollkommen gleich ist. Von den so freigelegten Papillen stehen die am weitesten ausgebildeten in der Nähe des Kiefferrandes, von da nach dem Grunde des künstlich geschaffenen Grabens werden sie immer kleiner; im Grunde selbst findet man die allerjüngsten Zellenhügel. Die Verschiedenaltigkeit der hintereinanderfolgenden Zahnpapillen kömmt sehr zu Statten, wenn man die Entstehung der Zahngewebe beobachten will, weil sich die an älteren Anlagen eingetretenen Veränderungen direct mit den Befunden an wenig jüngeren vergleichen lassen. Ich untersuchte in der Weise die Entwicklung der Zahngewebe an einem 17 Cm. langen Embryo von *Acanthias americanus* an drei auf einander folgenden Papillen, deren genauere Beschreibung ich hier gebe, weil sie die Art und Weise und die Reihenfolge, in welcher Schmelz, Dentin und Cement sich bilden, gut illustriren. Um zugleich über die Ablagerung der Kalksalze Aufschluss zu erlangen, machte ich Schnitte durch unentkalkte Kiefer, was hier noch in genügender Feinheit möglich ist.

An der jüngsten der drei untersuchten Papillen ist noch in

keinem Theile eine Ablagerung von Kalksalzen wahrzunehmen, dagegen befindet sich an ihrer Spitze unter der Schmelzmembran auf dem Dentinkeim eine dünne Lage einer feinkörnigen Substanz. Dieselbe färbt sich nur sehr wenig in Carmin und lässt keine Eintheilung in zellige Abschnitte erkennen. Im Dentinkeim liegen die Zellen noch ohne wahrnehmbare Spuren einer Zwischensubstanz dicht zusammengedrängt. Die Zellen der Schmelzmembran haben den höchsten Grad ihrer Entwicklung mit der stattlichen Höhe von 0,028 Mm. erreicht.

Auf dem nächst folgenden älteren Stadium ist die gesammte Oberfläche des Dentinkeims von einer sehr dünnen Kalkkruste bedeckt. Dieselbe bildet über der Spitze der Papille ein ziemlich dickes Kalkhäubchen, welches vollkommen homogen ist und eine schmelzähnliche Beschaffenheit zeigt. Die Oberfläche der Kalkkruste sowohl als auch des Kalkhäubchens ist vollkommen glatt. Die ihnen aufsitzende Schmelzmembran hat an der Spitze der Papille an Höhe bedeutend abgenommen und misst daselbst nur noch 0,015 Mm. An Stellen, wo sie durch den Schnitt von der unterliegenden Kalkmembran abgehoben worden ist, zeigt sie eine glatte regelmässige Grenzlinie. Unter der Kalkkruste und dem Häubchen bemerkt man noch einen 0,006 Mm. breiten Streifen einer homogenen Substanz, welcher den Zellen des Dentinkeims aufliegt. Der Streifen färbt sich in Carmin intensiv roth. Bei Zusatz von Salzsäure zur Untersuchungsflüssigkeit unter dem Deckglas schmilzt nach der Entkalkung die den Kalksalzen zur Grundlage dienende organische Substanz des Häubchens rasch weg und hinterlässt auf ihrer Oberfläche ein feines Häutchen. Der in Carmin sich roth färbende homogene Streifen bleibt dagegen vollkommen erhalten. Auf das Ergebniss der Salzsäureeinwirkung uns stützend erblicken wir in dem Kalkhäubchen und der Kalkkruste die erste Schmelzablagerung, in der darunterliegenden homogenen Substanz demnach die erste noch unverkalkte Ausscheidung des Dentins. Die Zellen in der Mitte der Papille sind um diese Zeit durch Ausscheidung einer Zwischensubstanz weiter auseinandergerückt.

Auf dem dritten Stadium finden wir alle Zahngewebe, wenn auch in geringer Mächtigkeit, so doch schon in charakteristischer Weise ausgebildet (Taf. XIII Fig. 15). Die Papille ist von einer nach der Basis zu sich etwas verdünnenden Lage von Dentin bedeckt, welches verkalkt ist, in Carmin sich daher nicht färbt und zahlreiche Dentinröhrchen enthält. Seiner Oberfläche liegt eine dünne Kalkkruste auf, die durch den Schnitt stellenweise in Kalk-

plättchen zerfallen und als ein gesonderter Theil deutlich zu unterscheiden ist. Die Spitze des Zahnes wird wieder von einem Kalkkämpchen gebildet, das durch eine stärkere Lichtbrechung und durch eine geringe Farbenverschiedenheit ausgezeichnet ist und sich durch eine deutlich wahrnehmbare Linie vom Dentin abgrenzt. Die Höhe der Schmelzmembran hat auf diesem Stadium durchgängig abgenommen und beträgt nur noch 0,015 Mm. im Durchschnitt. An der Basis des Zahnes dringt die Verkalkung eine kleine Strecke weit in das unterliegende Bindegewebe ein und breitet sich hier horizontal aus. In ihrer Umgebung hat eine Vermehrung der Bindegewebszellen stattgefunden. Somit hat auch die Anlage der Basalplatte oder des Zahncements auf diesem dritten Stadium gleichfalls begonnen. Einige Structurverhältnisse treten mit grösserer Klarheit hervor, wenn wir auf den unentkalkten Schnitt mit sehr wenig Salzsäure versetztes Wasser einwirken lassen. Es lösen sich dann nur die Kalksalze des Zahnbeins, während der Schmelz nicht entkalkt wird. Man überzeugt sich daher jetzt sicher von der Anwesenheit eines gesonderten Kalkkämpchens und einer gesonderten Kalkkruste auf dem Dentin. Es entspricht die hier beobachtete verschiedene Löslichkeit der Salze des Dentins und des Schmelzes vollkommen den Resultaten, die man bei Entkalkung von Säugethierzähnen erhält und schon beschrieben hat. Auch hier findet in schwach angesäuertem Wasser die Entkalkung des Schmelzes erst dann statt, wenn bereits die Kalksalze des Dentins gelöst sind. Das Verhalten der organischen Bestandtheile des Schmelzes bei diesen Zähnen gegen stärkere und schwächere Salzsäurelösungen gleicht vollkommen dem von älteren Zähnen ausführlich beschriebenen.

Aus der mitgetheilten Untersuchungsreihe ergibt sich folgender Entwicklungsgang für die Bildung der drei Zahngewebe. Zuerst entsteht durch Ausscheidung von der Schmelzmembran aus, die hierbei an Höhe verliert, besonders an der Spitze der Papille, die organische Grundsubstanz des Schmelzes. Nachdem diese Kalksalze aufgenommen hat, scheidet die oberflächliche Zellschicht des Dentinkeim die organische Substanz des Zahnbeins aus, welche gleichfalls erst auf einem etwas späteren Stadium verkalkt. Sowie die Ablagerung des Dentins bis zur Basis der Papille herabgedrungen ist, wird durch dasselbe auch im angrenzenden Bindegewebe der Anstoss zu einer veränderten Gewebekonstruktion gegeben und es erfolgt jetzt unter Betheiligung der Bindegewebs-

zellen durch eine Metamorphose von Bindegewebsbündeln die Bildung des Zahncements.

Die folgenden Veränderungen an noch weiter entwickelten Zähnen bestehen hauptsächlich in einer Grössenzunahme der drei Gewebe, namentlich des Dentins. Die Grenzlinie zwischen ihm und dem Schmelz wird hierbei immer unregelmässiger und tiefer ausgezackt (Taf. XIII Fig. 3). Ein Eindringen von Röhrchen in den Schmelz habe ich bei Embryonen nicht beobachtet, doch mag dies hauptsächlich mit daher rühren, dass ich dem Punkte wenig Aufmerksamkeit geschenkt habe.

An die Schilderung der embryonalen Entstehung der Zähne schliessen wir eine kurze Notiz über die Art und Weise wie der Ersatz der alten Zähne bei den ausgewachsenen Selachiern stattfindet. Bekanntlich ist der Zahnwechsel bei den Haien wie bei allen niederen Wirbelthieren ein sehr lebhafter und erfolgt eine Neubildung von Zähnen zu allen Zeiten des Lebens. Die jungen Anlagen liegen hinter den in Function stehenden Zähnen wie beim Embryo in der Tiefe der Schleimhaut an der äusseren Seite einer Epithelleiste. Hier entwickeln sie sich vor äusseren Insulten geschützt, bis sie die volle Grösse erlangt haben. Auf verschiedenen Stufen der Entwicklung stehend sind sie in zahlreichen Reihen hinter einander aufgefanzt. Die jüngsten sind noch unverkalkte Papillen und liegen vom Kiefferrand am weitesten entfernt. Die in Function befindlichen Zähne stehen entweder in einer oder in mehreren Reihen auf dem Kiefferrand. Wenn nun die vordersten abgenützt sind, was nach nicht allzulanger Zeit des Gebrauchs einzutreten scheint, so rückt die nächst folgende mittlere vollkommen ausgebildete jüngere Generation an ihre Stelle. So findet eine ständige Fortbewegung der zahntragenden Schleimhaut nach vorn statt, wobei sie über den Kiefer wie über eine Walze hin gleitet (OWEN). In demselben Maasse als die jüngeren Zähne vorrücken, wuchern die Zellen an dem Ende der Epithelleiste und es entstehen daselbst fortwährend neue Anlagen.

Wenn wir jetzt an eine Beurtheilung der über die Entwicklung der Haifischzähne aufgefundenen Thatsachen gehen, so kommen wir zu dem Resultate, dass dieselben in wesentlichen Punkten von den bei der Entwicklung der Placoidschuppen aufgefundenen nicht abweichen. Denn es entwickeln sich bei beiden die drei Schuppen- und Zahnschubstanzen in genau der gleichen Weise, das Schuppen- und Zahndentin durch Ausscheidung von Zellen des mittleren Keimblatts, der Schuppen- und Zahnschmelz durch Aus-

scheidung von Zellen einer Schmelzmembran, die ihrerseits vom oberen Keimblatt abstammt, der Schuppen- und Zahncement durch eine Umwandlung von Bindegewebstheilen des Integuments und der Schleimhaut! Das Einzige was Schuppen und Zähne in ihrer Entwicklung unterscheidet, ist der Umstand, dass die Anlagen der ersteren auf der freien Oberfläche der Haut, die Anlagen der letzteren in der Tiefe der Schleimhaut entstehen an der Aussenseite einer Epithelleiste, welche von der Oberfläche her in die Tiefe hineingewuchert ist. Daher drängt sich uns hier die Frage auf, welche Bedeutung die Einsenkung der Zahnanlagen und die Bildung einer Epithelleiste bei der Entwicklung der Zähne spielen!

Wie bekannt, erfolgt auch die Entwicklung der Säugethierzähne nicht auf der freien Fläche, sondern in der Tiefe der Mundschleimhaut. Man hat diesen Entwicklungsmodus mit der Schmelzbildung in Zusammenhang gebracht, indem man annahm, dass durch die Einsenkung der Zahnanlage in die Schleimhaut ein besonderes schmelzbildendes Organ entstände. Den hierher bezüglichen Bildungen wurden daher auch die Namen Schmelzkeim und Schmelzorgan beigelegt. Man wurde zu dieser Auffassung hauptsächlich dadurch bewogen, dass man bei niederen Thieren, deren Zähne auf freien Papillen entstehen sollten, den Schmelz zu vermissen glaubte. Als ein Hauptbeispiel galten in dieser Richtung, freilich irrthümlicher Weise, die Zähne der Selachier. Namentlich war es OWEN, welcher gestützt auf seine umfangreichen Untersuchungen, den Satz aufstellte, dass nur in Kapseln eingeschlossene Zahnanlagen einen Schmelzüberzug erhielten und dass dieser von einem besonderen Organe, der Schmelzpulpa, entwickelt würde, wie das Dentin von der Zahnpulpa. Auch LEYDIG gelangte durch seine vergleichenden Untersuchungen zu dem Schlusse, dass Schmelz und Cement den Zähnen der niederen Wirbelthiere fehle und dass beide sich zum Zahnbein erst dann gesellen, wenn die Zahnpapillen in Säckchen eingeschlossen werden, was nur bei einigen Sauriern und bei den Säugern geschehen soll¹⁾. Nach GEGENBAUR²⁾ tritt bei den Säugethieren „durch die Abschnürung eines in das Zahnsäckchen eingehenden Theiles des Kieferepithels ein neues Organ auf, welches über dem von der Zahnpapille abgesonderten die Grundlage des Zahns darstellendem Zahnbein

1) LEYDIG, Lehrbuch der Histologie.

2) GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. S. 783.

eine besondere Schichte, die Emailssubstanz abscheidet“. MILNE EDWARDS¹⁾ hält die Einsenkung der Anlagen für die Entwicklung der Zähne für so wichtig, dass er sie als Eintheilungsprincip benutzt und nach ihr die Zähne in 2 Gruppen sondert. Dieselben sollen vollkommen 2 anderen Gruppen entsprechen, in welche man die Zähne von Verschiedenheiten ihres Baues ausgehend theilen kann. Die eine Gruppe nennt er *dents phanerogenètes*. Hier sollen die Zähne oberflächlich und frei auf der Schleimhaut, aus freien Papillen entstehen. Dem Baue nach bezeichnet er diese Classe auch als *dents gymnosomes*, weil bei diesen Zähnen das Zahnbein entblösst sein soll. Wie OWEN, giebt auch M. EDWARDS an, dass wenn man bei ihnen eine Art Firniss bemerke, dieser nicht von der Gegenwart von Schmelz herrührt, sondern nur eine festere Rindenschichte des Dentins, nämlich Vitrodentin sei. Die zweite Gruppe nennt MILNE EDWARDS nach ihrer Entwicklung *dents cystigenètes*, nach ihrem Baue *dents steganosomes*. In dieser Abtheilung sollen die Zahnpapillen in das unterliegende Gewebe wie in Säckchen eingeschlossen werden. Dem entsprechend soll das Zahnbein von Schmelz oder Cement oder von beiden zusammen bedeckt werden.

Wir erkennen aus den angeführten Aussprüchen, wie alt und wie eingebürgert die Auffassung ist, dass die Einsenkung der Zahnanlagen für die Entwicklung der Zahngewebe speciell des Schmelzes von so wesentlicher Bedeutung sein soll. Prüfen wir, in wie weit sich diese Auffassung in unserem Falle als stichhaltig erweist. Wie wir gesehen haben, entwickeln sich Zähne und Placoidschuppen auf vollkommen gleiche Weise von dem einen Umstand abgesehen, dass erstere in der Tiefe der Schleimhaut, letztere auf der freien Hautfläche entstehen. Durch einen Vergleich von Placoidschuppe und Zahn werden wir daher am ehesten bestimmen können, welche Bedeutung die Einsenkung in die Schleimhaut für die Zahnbildung hat. Bei einer Vergleichung zeigt sich nun, dass Zahn und Placoidschuppe aus genau denselben Bestandtheilen zusammengesetzt sind und müssen wir hieraus schliessen, dass durch die Einkapselung dem Zahne als Ganzem nichts Neues hinzugefügt wird. Die Ansicht, nach welcher die Schmelzbildung durch sie herbeiführt werden soll, erweist sich hier als unbegründet. Denn die Placoidschuppen, welche auf freien Papillen ent-

1) MILNE EDWARDS, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comp.* Bd. 6. S. 135.

stehen, enthalten in gleicher Weise eine Schmelzbedeckung wie die Zähne. Durch diese Ueberlegung und durch einen Vergleich der Art, wie der Schmelz der Schuppen und derjenige der Zähne entsteht, gelangen wir zu dem Satz: Schmelzbildendes Organ ist nur die Schmelzmembran, eine eigenthümlich umgewandelte, einschichtige Epithellage. Ob diese eine freie oder eine in das Gewebe eingesenkte Papille überzieht, ist für die Schmelzbildung als solche vollkommen nebensächlich. Eine untergeordnete Bedeutung für die Schmelzbildung wollen wir indessen hierbei der Einsenkung der Zahnanlagen nicht absprechen. Wie wir ja gesehen haben, besitzen die Zähne besonders diejenigen höherer Thiere einen weit dickeren Schmelzüberzug als die Placoidschuppen. Dass diese höhere Ausbildung des Schmelzes von der Entwicklung der Zähne in der Tiefe der Mundschleimhaut abhängen mag, ist in hohem Grade wahrscheinlich, wenn wir berücksichtigen, wie hierdurch die Ernährung und in Folge dessen die Leistungsfähigkeit der Schmelzmembran erhöht werden muss. Wir erblicken indessen in diesem Momente nur eine Nebenleistung untergeordneter Art. Die Hauptbedeutung der Bildung einer Epithelleiste und der von ihr abhängigen Entstehung der Zahnanlagen haben wir in einer ganz anderen Richtung zu suchen. Auch hier führt uns eine Vergleichung zwischen Placoidschuppe und Zahn am sichersten zu einem befriedigenden Resultate. Wir finden, dass Schuppe und Zahn sich durch den verschiedenen Verbrauch, dem sie ausgesetzt sind, und durch den hierdurch bedingten verschieden lebhaften Ersatz von einander unterscheiden. Während erstere sich gar nicht oder doch nur höchst selten erneuern und während überhaupt bei alten Thieren eine Neubildung von Schuppen vorzugsweise nur dann stattfindet, wenn die alten durch das Wachsthum des Integuments weiter auseinandergerückt und Lücken zwischen ihnen entstanden sind, so werden dagegen die Zähne beständig gewechselt; hinter einer im Gebrauch stehenden Phalanx von Zähnen finden sich zu jeder Zeit des Lebens sehr zahlreiche Reihen von jungen Anlagen auf den verschiedensten Stufen der Entwicklung vor. In der lebhafteren und besonderen Art des Ersatzes weichen also Placoidschuppen und Zähne, während sie in Bau und Entwicklung der einzelnen Bestandtheile sich völlig gleich verhalten, allein von einander ab. In diesem Moment, glaube ich, haben wir die Bedeutung der Epi-

thelleiste zu suchen. Sie ist eine dem stärkeren Ersatz der Zähne angepasste Bildung.

Dass durch einen stärkeren Ersatz der Zähne die jungen Anlagen nothwendiger Weise in die Tiefe der Schleimhaut gedrängt werden müssen, ergibt sich aus zwei verschiedenen Umständen. Erstlich befindet sich der unmittelbar hinter den Zähnen liegende Abschnitt der Schleimhaut wegen der beständigen Bildung neuer Zahnanlagen in einer sehr lebhaften Wucherung. Wie es nun eine im thierischen Körper allgemein verbreitete Erscheinung ist, dass in rascherer Vermehrung begriffene Epithelzellen in das unterliegende Gewebe hineinwuchern (Entstehung und Wachsthum der Drüsen, Wachsthum epithelialer Neubildungen), so dringt in gleicher Weise auch die Epithelwucherung am Kiefferrand um sich Platz zu schaffen, in die Tiefe und nimmt hierbei der reihenförmigen Anordnung der Zähne entsprechend die Form einer Leiste an. Zweitens erscheint aber diese Lage der Ersatzzähne noch in einer anderen Beziehung als durchaus nothwendig. Denn lägen die jungen Ersatzpapillen auf der freien Oberfläche hinter den alten Zähnen, so würden sie beim Nahrungserwerb den gleichen Unbilden wie diese ausgesetzt sein und noch vor ihrer Ausbildung leicht wieder zerstört werden. Die natürliche Zuchtwahl wird daher wie sie den lebhafteren Ersatz der Zähne gezüchtet, so auch hier ihre Wirksamkeit entfaltet und in der Tiefe der Schleimhaut den jungen Anlagen eine günstigere Localität zu ihrer Entwicklung angewiesen haben.

Nach dieser Darlegung werden wir die Frage nach der Bedeutung, welche die Einsenkung der Zahnanlagen und die Bildung einer Epithelleiste bei der Entwicklung der Zähne spielt, dahin beantworten: Mit der geweblichen Ausbildung der Zähne, speciell mit der Schmelzbildung, steht die Einsenkung der Zahnanlagen in keiner directen Beziehung. Dieselbe ist eine Einrichtung, welche durch den sehr lebhaften Ersatz der Zähne herbeigeführt worden ist. Die hinter der functionirenden Zahnreihe befindliche Epithelleiste mit dem sie umgebenden Bindegewebe können wir gewissermaassen als ein Organ betrachten, welches neue Zahngenerationen erzeugt und werden wir dasselbe, weil es eine Leiste bildet, durch welche Zähne zum Ersatz entstehen, Ersatzleiste nennen. Weiterhin kann dieses Organ noch eine Nebenfunction mit über-

nehmen, indem es auch auf die höhere Ausbildung des Schmelzes von Einfluss wird.

Eine andere Reihe von Betrachtungen lässt sich noch an die vorliegende Bildung anknüpfen. Die Entwicklung der Säugethierzähne findet nämlich, wie wir seit einer Reihe von Jahren durch die Untersuchung KÖLLIKER'S wissen, in einer der Entwicklung der Selachierzähne sehr ähnlichen Weise statt. Wie dort, so findet sich auch hier am Innenrande der Kiefer, ehe die einzelnen Zahnanlagen sich bilden, eine aus Epithelzellen bestehende Leiste vor. (Schmelzkeim KÖLLIKER'S). Wie dort entwickeln sich an der Aussenseite dieser Leiste die einzelnen Anlagen; zunächst die des Milchzahns, später median von ihr und tiefer in die Schleimhaut eingesenkt die des bleibenden Zahnes. Den Theil der Epithelleiste, an welchem der Milchzahn entsteht, und den Theil an welchem der bleibende Zahn entsteht, hat man mit verschiedenen Namen belegt und ersteren primären, letzteren secundären Schmelzkeim benannt. Nach der üblichen Schilderung entsteht der secundäre Schmelzkeim aus dem primären und zwar an der Stelle, wo der Hals des primären Schmelzorgans noch mit seinem Schmelzkeim zusammenhängt. Wie aus Abbildung und Beschreibung hervorgeht, ist aber der secundäre Schmelzkeim die directe Fortsetzung des primären, höchstens tritt vielleicht in der Richtung des ersteren eine leichte Krümmung ein, hervorgerufen durch die Grössendimensionen des sich entwickelnden Milchzahns. Beide zusammen bilden also eine continuirliche Epithellamelle, an deren äusserer Seite die Zahnanlagen entstehen. Nach dieser Auseinandersetzung können wir die vereinigten primären und secundären Schmelzkeime auf die Ersatzleiste der Selachier reduciren und müssen wir beide Bildungen für homolog erklären, da alle Wirbelthierdentinzähne, wie wir später zeigen werden, einen monophyletischen Ursprung besitzen. Wir werden daher auch die Epithellamelle, welche man in zwei Stücken als primären und secundären Schmelzkeim bei den Säugethieren beschrieben hat, nicht mit zwei Namen, sondern, da sie eine einheitliche Bildung darstellt, mit einem Namen belegen. Wir schlagen auch hier den Namen Ersatzleiste vor, weil dieser am einfachsten die ursprüngliche Bedeutung der Epithelwucherung als eines in das Bindegewebe eingesenkten und Zahngenerationen bildenden Organes bezeichnet.

Die weiterhin in der Entwicklung der Säugethierzähne eintretenden Abweichungen von der geschilderten Entwicklung der

Selachierzähne betrachten wir als später erworbene Zustände. So entstehen hier an der Ersatzleiste überhaupt nur zwei Zahnanlagen, welche aber eine relativ mächtigere Entwicklung erlangen. Ferner findet eine Lageveränderung der Zahnanlagen in der Weise statt, dass dieselben noch tiefer in das unterliegende Bindegewebe eingesenkt werden und sich dadurch immer weiter von der Epithelleiste ihrer Ursprungsstätte entfernen. Ein Theil der Epithelzellen der Leiste geht hierbei eine besondere Bildung ein, die man Schmelzorgan benannt hat. Eine Zeit lang hängt dieses durch einen Fortsatz (Hals des Schmelzorgans) mit der Epithelleiste (Schmelzkeim) noch zusammen, soll aber später vollkommen abgeschnürt werden, so dass nun die Zahnanlage allseitig im Bindegewebe eingeschlossen liegt. Eine dritte Abweichung endlich von den Verhältnissen bei den Selachiern besteht darin, dass die Epithelleiste bei den Säugethieren nicht wie dort zu allen Zeiten des Lebens besteht und beständig neue Zahngenerationen hervorbringt, sondern nur als embryonales Organ in Function ist und später sich rückbildet entsprechend dem nur einmal stattfindenden Zahnwechsel. Diese Abweichungen von den Verhältnissen bei den Selachiern erklären sich zum Theil aus einer höheren Entwicklung, welche die einzelnen Zahnanlagen erlangen und welche zu einer beträchtlicheren Grösse, vervollkommeneten Befestigung und stärkeren Schmelzbekleidung des einzelnen Zahnes führt. Zum anderen Theil bestehen die Abweichungen in Rückbildungsprocessen, welche mit den erstgenannten Vorgängen in einem causalen Zusammenhang stehen. Mit der zunehmenden Qualität nimmt die Quantität der Zahnanlagen ab. Der Zahnwechsel der diphyodonten Säugethiere ist also von einem bei niederen Wirbelthieren verbreiteten polyphyodonten während des ganzen Lebens stattfindenden Zahnwechsel direct abzuleiten. Am weitesten ist der Rückbildungsprocess bei den Monophyodonten Cetaceen und Edentaten und bei einer Anzahl zahnloser Wirbelthiere gediehen.

Indem wir so den Zahnwechsel der Säugethiere als einen durch die höhere Ausbildung des Einzelzahns herbeigeführten Rückbildungsprocess auffassen, erklären sich uns auf die einfachste Weise eine Anzahl gelegentlich zur Beobachtung kommender Varietäten und Monstrositäten des menschlichen Gebisses, welche als Hyperdentition und dentes accessorii bezeichnet worden sind. Es sind in der Literatur Fälle bekannt, wo in einem Kiefer zwei, ja sogar drei Reihen von Schneidezähnen hintereinander standen. Ferner wurde beobachtet, wie ein und dieselbe Zahn-

alveole sich durch einen dritten und vierten Zahnwechsel wieder füllte¹⁾. Alle diese Beispiele von vermehrter Zahnbildung müssen wir als einen Rückschlag in einen Zustand reicherer unter Umständen unbeschränkter Production von Ersatzzähnen betrachten, welcher bei den Urahnen des Menschen einst bestanden hat.

Nachdem wir durch diese längere Betrachtung die Bedeutung der Zahnleiste der Selachier und ihre Homologie mit gleichen Bildungen höherer Thiere klargelegt zu haben glauben, berühren wir noch kurz einige die Entwicklung der Zahngewebe betreffende Fragen. Diese sind bekanntlich schon seit langer Zeit ein Gegenstand lebhafter Debatten, welche freilich immer nur gestützt auf Untersuchungen über die Gewebsentwicklung von Säugethierzähnen geführt worden sind. An den Ansichten, welche wir am Ende der über Entwicklung der Placoidschuppen handelnden Theiles ausgesprochen haben, halten wir auch hier fest und glauben wir noch einige neue Thatsachen, welche für die Ausscheidung des Schmelzes sprechen, hier beigebracht zu haben. Ueber das Häutchen, welches Schmelz und Schmelzmembran trennt, über die sogenannte *membrana praeformativa* hat in letzter Zeit KOLLMANN²⁾ sehr eingehende Untersuchungen an Säugethieren angestellt. In denselben bestätigt er die Anwesenheit einer besondern Membran auf dem Dentinkeim, doch ist er zu einer ganz besonderen Auffassungsweise über den feineren Bau derselben gelangt. Es soll nämlich nach ihm die *membrana praeformativa* von den untereinander zusammenhängenden Basal- oder, wie er sie nennt, Deckelmembranen der Schmelzzellen gebildet werden. Durch den Deckel der Cylinderzellen hindurch soll die Ausscheidung des Schmelzes stattfinden. Das Endergebniss, zu welchem der genannte Forscher gelangt, stimmt mit den von uns erhaltenen Resultaten überein bezüglich der vielfach geläugneten Existenz einer besondern Membran und der Bildung des Schmelzes. Ueber die Frage nach dem Bau der *membrana praeformativa* können wir kein Urtheil fällen, da unsere Untersuchungen auf diesen Punkt aus Mangel an frischem Material nicht mit gerichtet waren. Dagegen heben wir noch einmal besonders hervor, dass die zwischen Schmelz und Schmelzmembran liegende Haut die Basalmembran

1) KOLLMANN, SIEBOLD u. KÖLLIKER, Zeitschr. f. wissensch. Zool. B. XX. HYRTL, topograph. Anat.

2) KOLLMANN, Ueber das Schmelzoberhäutchen und die Membr. praeform. Sitzungsbericht der Münch. Akad. 1869.

der letzteren ist und die Frage nach ihrem Bau daher mit der Frage nach dem Bau der Basalmembranen überhaupt zusammenhängt.

Zum Schluss dieses Abschnittes fassen wir die über die Entwicklung der Haifischzähne aufgefundenen Thatsachen kurz zusammen:

Die Entwicklung der Haifischzähne beginnt mit der Bildung einer Zahnleiste am Innenrande der Kiefer. Diese ist der als Schmelzkeim bezeichneten Epithelleiste der Säugethiere homolog und durch Anpassung an den Zahnwechsel entstanden. An der Aussenseite der Leiste entstehen die Zahnanlagen in gleicher Weise wie die Placoidschuppen auf der freien Hautoberfläche. Die Entwicklung der Säugethierzähne von den Schmelzkeimen ist im Ganzen dieselbe und weicht nur in untergeordneten Umständen ab. Die Entwicklung der Zahngewebe ist bei den Selachiern dieselbe wie bei den Säugethieren und stimmt vollkommen mit der Entwicklung, welche wir für die gleichen Gewebe der Placoidschuppe aufgestellt haben, überein.

III. Allgemeiner Theil.

Aus den im ersten und zweiten Theil dieser Arbeit mitgetheilten Resultaten unserer Untersuchung ergeben sich zwei für das Verständniss der Integumentgebilde wichtige allgemeine Sätze. Den einen derselben erhalten wir durch eine Vergleichung der Placoidschuppen mit den Zähnen der Selachier. Da diese wie wir im Vorhergehenden gesehen haben, im Bau vollkommen mit einander übereinstimmen und sich auch in derselben Weise entwickeln, so werden wir nothwendiger Weise zu dem Schluss geleitet: dass die Placoidschuppen und Zähne der Selachier homologe Bildungen sind, d. h. dass sie aus einer ursprünglich vollkommen gleichen Uranlage durch Differenzirung entstanden sind. Dieses Ergebniss kann uns in keiner Weise befremden, sowie wir uns daran erinnern, dass ja die Mund- und Schlundhöhle nicht dem Darmtractus, sondern noch dem äusseren Integumente angehört. Wie die Entwicklungsgeschichte der höheren Wirbelthiere lehrt, buchtet sich dieses an der Stelle des späteren Mundes ein, wuchert als Blindsack dem geschlossenen Kopfe des Darms entgegen und öffnet sich schliesslich in dasselbe. Wenn wir daher Zähne und Placoidschuppen homologisiren, so sprechen wir hiermit ein Resultat aus, für wel-

ches uns schon die Entwicklungsgeschichte der Mundhöhle manche Anhaltspunkte liefert: dass nämlich die Mundschleimhaut ihrer Abstammung entsprechend auch Bildungen des äusseren Integuments trägt.

Es liegt nun auf der Hand, dass die Zähne der Selachier uns nicht mehr die ursprünglichen Verhältnisse repräsentiren. Vielmehr müssen wir, indem wir eine Homologie der Zähne mit Theilen des Integuments annehmen, einen früheren indifferenten Zustand voraussetzen, in dem die beiderlei Bildungen von vollkommen gleicher Beschaffenheit und Grösse waren und noch keine Ersatz-einrichtung für die Zähne bestand. Bei dieser Urform war die gesammte Körperoberfläche und die Mund- und Schlundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus mit einem gleichartigen Panzer von placoidschuppenähnlichen Knochenstückchen bedeckt. Es waren mithin die Theile, welche sich später zu Zähnen entwickelt haben, noch integrirende Theile eines über das ganze Integument somit auch über die Auskleidung der Mundhöhle verbreiteten Schutzorgans.

Die Ursachen, welche im Laufe von Generationen gleichartige Theile in ungleichartige verwandelt haben, scheinen uns hier in klarer Weise hervortreten und werden wir daher kurz bei ihnen verweilen. Indem die in Zähne später abgeänderten Placoidschuppen am Eingang der Mundhöhle liegen, indem sie hier festere Skeletstücke zur Unterlage und Stütze haben, indem sie endlich an beweglichen Armen, den Kieferbogen angebracht sind, stehen sie unter ganz anderen Bedingungen als die übrigen Theile des Hautpanzers. Auf Grund dieser besonderen anatomischen Verhältnisse nun verrichten sie noch besondere physiologische Nebenleistungen; so dienen sie einestheils als Vertheidigungswaffen gemäss ihrer Lage an den mit kräftigen Muskeln versehenen Kieferstücken, andernteils spielen sie eine wichtige Rolle für die Ernährung bei der Ergreifung und Verarbeitung der Beute. Mit der Uebernahme einer besonderen Leistung ist aber für die Gebilde der Mundhöhle das ursächliche Moment zu einer abweichenden Entwicklungsrichtung von den Theilen der äusseren Haut gegeben. Vermöge ihres stärkeren Gebrauches und ihrer exponirten Lage wird die auf den Kiefern gelegene Mundschleimhaut auch rascher abgenutzt werden und ihre einzelnen Theile beständig einer stärkeren Reizung ausgesetzt sein; der Blutzufluss nach diesen wird in Folge dessen ein vermehrter, wie das bei allen in Gebrauch befindlichen Organen der Fall ist, eine

erhöhte Bildungsthätigkeit, ein regerer Stoffwechsel, eine lebhaftere Zellenvermehrung wird Platz greifen. Diese mechanischen Processe führen nun zu zwei morphologischen Abänderungen, einmal zu einem rascheren Ersatz der einzelnen Zähne, und zweitens zu einer höheren Ausbildung des einzelnen Zahnes. Wie wir die Ersatzleiste aus der Hypertrophie eines beschränkten Abschnittes der Mundschleimhaut bereits früher zu erklären versucht haben, so müssen wir auch die stärkere Ausbildung des Zahnes auf ähnliche Momente zurückführen, auf den vermehrten Blutzufluss und auf die Entwicklung der Zahnanlage in der Tiefe der Mundschleimhaut, wo die Ernährungsbedingungen günstigere sein werden. Mit den hier angeführten eine Weiterentwicklung der Zähne bedingenden Momenten verbindet sich als weiteres umgestaltendes Moment der Einfluss, welchen die natürliche Zuchtwahl auf Theile, die in Abänderung begriffen sind, ausübt. Ihr Einfluss wird ein um so mächtigerer sein, als die Zähne eine wichtige Funktion bei der Ernährung übernehmen und daher für die Erhaltung des Individuums von der grössten Bedeutung sind. Wie die natürliche Zuchtwahl einen dem Verbrauch entsprechenden Ersatz und eine kräftigere Bildung der Zähne herbeiführen wird, indem sie Formen mit einer stärkeren Bewaffnung des Mundes im Nahrungserwerbe begünstigt, so wird sie auch die Formen der Zähne der Lebensweise der einzelnen Thiere anpassen. In Anpassung an eine räuberische Lebensweise werden die noch wenig differenzirten auf den Kiefferrändern liegenden Theile des Integuments bei der einen Art zu scharfen, schneidenden Zähnen, bei einer anderen in Anpassung an eine mehr pflanzliche Nahrung zu breiten höckerartigen Mahlzähnen.

Wir haben im Vorhergehenden versucht in kurzen Zügen ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung der Zähne zu entwerfen und angedeutet, in welcher Art und Weise unter Wirkung von in der organischen Natur allgemein thätigen Gesetzen die Differenzirung der Zähne aus einem indifferenten Zustand erfolgt sein mag. Durch diese Betrachtungsweise glauben wir den an die Spitze des allgemeinen Theiles gestellten Satz noch weiterhin befestigt zu haben.

Die von uns durch eine eingehende Detailuntersuchung begründete Auffassung, dass die Zähne und Placoidschuppen der Selachier homologe Gebilde sind, ist keineswegs neu in der Wissenschaft, sondern schon von einer grösseren Anzahl Forscher mehr oder minder bestimmt ausgesprochen worden. Da es nicht ohne Inter-

esse ist zu verfolgen, wie eine Erkenntniss sich allmählich Bahn bricht und immer bestimmtere Formen findet, so stellen wir im Folgenden die hierauf bezüglichen Aussprüche früherer Beobachter theils im Auszug theils wörtlich zusammen, so weit wir solche in der einschlägigen und uns zugängigen Literatur aufgefunden haben.

Zuerst hat AGASSIZ ¹⁾ bei seinen umfangreichen Untersuchungen über Fischschuppen „auf die nahe und auffallende Aehnlichkeit zwischen einigen von diesen Bildungen und den Zähnen der Fische“ in seinen *Poissons fossiles* aufmerksam gemacht. Wie dieser Forscher durch die Betrachtung der Fischschuppen, so wurde OWEN später durch sein Studium der Zahnbildungen niederer und höherer Wirbelthiere zu einem gleichen Resultate geführt und zu einem Vergleiche aufgefordert, der in einer Anmerkung in seiner *Odontography* S. 14 Platz gefunden hat: „Eine sehr nahe Analogie besteht zwischen den knöchernen Höckern und Stacheln der Haut der Knochenfische und ihren Zähnen. Die Schmelzschuppen der Ganoiden (nach AGASSIZ) zeigen eine ähnliche Organisation wie die Zähne.“ Anknüpfend an AGASSIZ und OWEN nennt WILLIAMSON ²⁾ in seinen Untersuchungen über Schuppen die Hautstacheln der Selachier um ihre Aehnlichkeit mit wirklichen Zähnen zu bezeichnen, geradezu Hautzähne (*dermal teeth*), eine Bezeichnung, die seitdem häufiger Anwendung gefunden hat. Mit grosser Bestimmtheit spricht sich LEYDIG, der den von WILLIAMSON gegebenen Namen Hautzahn beibehält, in seinem Lehrbuch der Histologie und in seiner Arbeit über Rochen und Haie über die Verwandtschaft der Mundhöhlen- und Integumentgebilde aus; so unter anderen in folgenden Worten: „die Schuppen der Haie und die Hautstacheln der Rochen haben und dieses möchte ich als Resultat besonders hervorheben, in ihrer Structur eine völlige Identität mit den Zähnen des Gebisses. Es sind daher die Schuppen der Knochenfische, die Stacheln der Rochen und die Schuppen der Haie für Zahnbildungen zu erklären“ ³⁾. In ähnlicher Weise äussert sich HUXLEY in seiner Bearbeitung der Organe des Integuments in *Todd's Cyclopaedia*: „Man kann als sicher annehmen, denke ich, dass die Schuppen, Platten und Stacheln aller Fische homo-

1) Nach WILLIAMSON, *Philos. Transactions of the Royal society* 1849, da AGASSIZ *poissons fossiles* nicht zugänglich waren.

2) WILLIAMSON l. c.

3) LEYDIG, Beiträge zur mikroskop. Anat. und Entwicklung der Rochen und Haie.

loge Organe sind, desgleichen, dass die Hautstacheln der Plagiostomen ihren Zähnen und dadurch den Zähnen aller Wirbelthiere homolog sind“¹⁾). Die Aehnlichkeit in Bau und Entwicklung zwischen Placoidschuppen und Zähnen hebt HANNOVER in einer kleinen Schrift: *Sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux*, hervor. Am eingehendsten hat sich GEGENBAUR in seiner Arbeit über das Kopfskelet der Selachier mit dem Nachweis der Homologie zwischen Zähnen und Schuppen beschäftigt und geben wir aus den daselbst Seite 11—13 angestellten Betrachtungen den Hauptpassus hier wörtlich wieder:

„Die völlige Uebereinstimmung im Wesentlichen des Baues der Placoidschüppchen und der Zähne der Kiefer lehrt, dass beiderlei Gebilde, Hautzähne und Kieferzähne, zusammengehören. Da die Kieferzähne die differenzirteren, höher entwickelten Gebilde, die Hautzähnnchen dagegen die indifferenten sind, müssen erstere von letzteren abgeleitet werden. Die Kieferzähne erscheinen als Differenzirungen eines vom äusseren Integumente her sich in die Mundhöhle fortsetzenden ursprünglich gleichartigen Zahnbesatzes, wie denn viele Haie die ganze Schlundhöhle oder doch grosse Strecken derselben mit denselben Zähnnchen besetzt zeigen, welche das Integument trägt, und bei manchen die Kieferzähne sich auch in der Form den Hautzähnen gleich verhalten, zuweilen selbst im Volum sich wenig davon unterscheiden. Zwischen den Kieferzähnen junger Haie und den Hautzähnnchen erwachsener besteht häufig gar keine andere Verschiedenheit, als die der Oertlichkeit des Vorkommens. Wenn diese Verhältnisse wie gebührend in näheren Betracht gezogen werden, so wird man bei den Haien einen Zustand statuiren müssen, der die erste Genese der Kieferzähne noch in ihrem ursprünglichen Zusammenhange mit Hautgebilden zeigt, und damit die Herkunft aller davon ableitbaren Zahnbildungen erkennen lässt“²⁾).

Nach diesem geschichtlichen Ueberblick wenden wir uns zur Besprechung des zweiten allgemeinen Satzes, der sich aus den im speciellen Theil niedergelegten Untersuchungen ziehen lässt. Wie wir daselbst gesehen haben, stimmen die Zähne der Selachier mit denen der Säugethiere in Bau und Entwicklung bis auf ganz

1) HUXLEY, *Todd's Cyclopaedia*. Band V. Supplement. S. 480.

2) GEGENBAUR, *Untersuch. z. vergl. Anat. d. Wirbelth.* Heft III. S. 11.
Ferner vergl. GEGENBAUR, *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*.

untergeordnete Differenzen vollkommen überein. Die bestehenden Abweichungen bei den letzteren, die prismatische Structur des Schmelzes, das Auftreten von Knochenkörpern im Cement, die Anordnung der Odontoblasten zu einer besonderen Membran ergeben sich als weitere Differenzirungen. Aus diesen Thatsachen schliessen wir, dass die Zähne der Selachier den aus Dentin, Cement und Schmelz bestehenden Zähnen aller übrigen Wirbelthiere homolog sind. Denn die Annahme, dass eine so eigenartige Combination dreier so charakteristischer Gewebsformen, wie sie den Zahn bilden und ein so charakteristischer Entwicklungsmodus derselben zu wiederholten Malen in verschiedenen Thierordnungen entstanden sei, erscheint im höchsten Grade unwahrscheinlich und muss daher verworfen werden.

Als Einwand gegen die hier aufgestellte Behauptung könnte man die Resultate anführen, zu welchen LEYDIG in drei Arbeiten über die Zähne der Salamander, Saurier und Schlangen gelangt ist. Nach diesem Forscher sollen nämlich die Dentinzähne der genannten Wirbelthierklassen allein epitheliale Bildungen sein und ohne Betheiligung des mittleren Keimblattes entstehen. Das die Spitze einer Zahnpapille überziehende Epithel soll sich in 2 Blätter sondern. Von der untersten Epithellage soll das Zahnbein nach Art einer Cuticularbildung abgeschieden werden und daher anfänglich überall von Hornblattzellen umschlossen werden. Bei seinem Wachsthum soll das Dentin später die Verbindung der Epithellagen an der Basis der Papille durchschneiden und so das Epithel der Papille von dem die Zahnoberfläche überziehenden Epithel scheiden. Bei einer Untersuchung dieser Zahnbildungen, welche ich im Herbst und Winter dieses Jahres vorgenommen habe, bin ich indessen zu entgegengesetzten Resultaten gelangt, welche in vieler Hinsicht mit denen von SANTI SIRENA ¹⁾ übereinstimmen. Ich beobachte, dass die Zähne der Amphibien und Reptilien aus den gleichen 3 Substanzen wie die Zähne der Haie zusammengesetzt sind und sich auf dieselbe Weise entwickeln, das Dentin aus dem mittleren, der Schmelz aus dem oberen Keimblatt. In einer zweiten Arbeit über die Zahnverhältnisse niederer Wirbelthiere hoffe ich bald die näheren Details, auf welche ich meine Ansicht stütze, mittheilen zu können. Der obige Einwand gegen die ausgesprochene Homologie fällt hiermit hinweg.

1) SANTI SIRENA, Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verhandl. der physic.-medic. Gesellsch. in Würzburg. 1871.

Nicht alle als Zähne im Thierreich bezeichneten Bildungen bestehen indessen aus Dentin, Schmelz und Cement; so finden wir aus verhornten Zellen gebildete Zähne im Munde der Petromyzonten und Myxinoïden, Chitinzähne bei Mollusken, Würmern und Arthropoden sowohl im Munde als auch im Magen vor. In welchem Verhältniss stehen diese Bildungen zu der erstgenannten Kategorie von Zähnen? Von verschiedenen Seiten hat man den Versuch gemacht, alle Zahngebilde unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten. So erklärt MILNE EDWARDS, welcher die Zähne im Thierreich in Odontoides (einfache Epithelialproductionen) und in wirkliche Zähne mit Dentin eintheilt, dass zwischen beiden Arten keine scharfe Grenzlinie gezogen werden kann und ihr Studium nicht getrennt werden darf. Einestheils geschehe der Uebergang zwischen den Odontoides und den eigentlichen Zähnen allmählich durch das Zwischenglied des unvollständigen Zahnsystems einiger Wirbelthiere wie Ornithorhynchus, andererseits böten die Dentinzähne untereinander in ihrer Form wie in ihrer Structur noch grössere Verschiedenheiten dar.

Ebenso versucht LEYDIG die Hornzahnbildungen niederer Thiere auf eine gleiche Stufe mit den Zähnen der Wirbelthiere zu stellen. „Ich fühlte immer“, schreibt derselbe in seiner Arbeit über die Zähne der Schlangen, „die höchst unbequeme Scheidungslinie, welche man zwischen den Zähnen im Mund und Rachen der Wirbelthiere einerseits und den kalkigen Zähnen der Wirbellosen z. B. aus dem Kaumagen der Krebse andererseits nothgedrungen ziehen müsste. Denn die Zähne der Wirbellosen erwiesen sich als verdickte und verkalkte Cuticularbildungen. Es war daher für mich eine erfreuliche Beobachtung als ich gelegentlich faunistischer Studien über unsere Molche bemerkte, dass ja bei diesen Wirbelthieren das Zahnbein ebenfalls nach seiner Entwicklung den Cuticularbildungen zugerechnet werden müsse.“

Gegen diese Versuche alle Zahnbildungen morphologisch unter einem Gesichtspunkt zu betrachten, müssen wir Einspruch erheben. Die genannten Forscher haben dem Begriff Zahn eine morphologische Bedeutung gegeben, welche er in keiner Weise besitzt. Wenn wir untersuchen, was den unter ihm zusammengefassten Bildungen gemeinsam ist, so finden wir, dass er hauptsächlich in physiologischer Bedeutung gebraucht wird. Man begreift unter ihm Höckerbildungen auf der Oberfläche des Darmtractus und der Mundhöhle, welche zur Ergreifung und zur Zerkleinerung der Nahrung dienen. Aehnliche Höckerbildungen auf anderen Theilen des Körpers pflegt

man wegen der Verschiedenheit ihrer Funktionen nicht als Zähne zu bezeichnen. Wir haben es daher consequenter Weise auch vermieden, den Begriff Zahn auf Theile des Integuments wie z. B. auf die Placoidschuppen auszudehnen, obwohl wir deren Homologie mit Zähnen erwiesen haben und sind wir hierin nicht dem Beispiel von WILLIAMSON gefolgt. Eine morphologische Gleichartigkeit der unter ihm zusammengefassten Gegenstände drückt der Begriff Zahn nicht aus. Wie dieselben physiologischen Funktionen (Athmung, Ausscheidung u. s. w.) oft von morphologisch ganz ungleichwerthigen Organen vollzogen werden, so verrichten auch ganz heterogene Bildungen die Funktion der Nahrungszerkleinerung.

Da uns hiermit die Aufgabe zufällt, die als homolog erwiesenen, aus Schmelz ¹⁾, Dentin und Cement bestehenden Zähne, welche wir schlechthin Dentinzähne (WALDEYER) nennen wollen, von den übrigen abzugrenzen, so wollen wir die hauptsächlich hier maassgebenden Gesichtspunkte aufstellen. Wie wir gezeigt haben, müssen die Dentinzähne von einer ursprünglich über das ganze Integument verbreiteten placoidschuppenähnlichen Bildung abgeleitet werden. Zähne, welche einen andern Ursprung besitzen, sind unserer Gruppe nicht homolog. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus die Wirbelthiere überblicken, so können wir nicht erwarten, bei den Acrania und Cyclostomen Dentinzähne vorzufinden, da das Integument dieser Thiere dauernd auf jener phylogenetisch älteren Entwicklungsstufe stehen bleibt, welche wir als ein sehr frühes embryonales Stadium an Haifischembryonen beschrieben haben. Auf einem geschichtetem Corium liegt unmittelbar glatt der Epidermisüberzug auf. Papillenbildung und eine placoidschuppenähnliche Hautverknöcherung fehlt sowohl vollständig, als auch lässt es sich nicht annehmen, dass jemals derartige Differenzirungen in dieser Thiergruppe bestanden haben, aber bei den jetzt lebenden Formen rückgebildet sind, wie dies mit dem Schuppenkleid bei manchen Fischen der Fall ist.

Es sind demnach die Selachier die ältesten uns bekannten Wirbelthiere, welche Dentinzähne besitzen, und können wir daher nur bei den Descendenten derselben homologe Zahnbildungen antreffen. Als ihre Descendenten müssen wir aber nach den über-

1) Nach eigenen Untersuchungen und aus ziemlich zahlreichen in der Literatur zerstreuten Angaben Anderer, müssen wir annehmen, dass alle aus Dentin bestehenden Zähne auch eine Schmelzbedeckung besitzen, was von vielen Seiten in Abrede gestellt wird.

zeugenden Ausführungen GEGENBAUR'S die Ganoiden, Teleostier, Amphibien, Reptilien, Vögel¹⁾ und Säugethiere betrachten.

Weiterhin ist bei der Frage nach der Homologie der Zahnbildungen in Betracht zu ziehen, dass alle im eigentlichen Darmtractus zur Beobachtung kommenden Zähne mit unserer Gruppe nicht vereint werden können. Denn gemäss unserer Ableitung sind die Dentinzähne Theile von Integumentgebilden, welche sich im Darmtractus nicht vorfinden, sondern nur dem oberen Keimblatt mit seinem Hautfaserblatte angehören²⁾. Wenn daher bei dem Schlangengenuss Deirodonzähne, mit welchen diese Schlangen die Schalen der ihnen zur Nahrung dienenden Eier zermalmten, im Oesophagus beschrieben werden, so werden dieselben einen anderen Ursprung haben müssen und Dentinzähnen nicht homolog sein. Eine genauere Untersuchung bestätigt dies. Denn wie OWEN³⁾ beschreibt, sind es die unteren Dornfortsätze der sieben oder acht hinteren Halswirbel, welche an ihrem Ende von einer Lage harten Cements bedeckt sind und mit ihren Spitzen die hintere Wand des Oesophagus durchbohrt haben.

Nach diesen Erörterungen ist es selbstverständlich, dass die Zähne niederer Thiere wie Würmer, Mollusken, Arthropoden morphologisch mit den Dentinzähnen gar nichts gemein haben.

Nachdem wir so die Gruppe der homologen Zahnbildungen näher umgrenzt haben, können wir jetzt das Hauptresultat der ganzen Untersuchung in folgenden Sätzen zusammenfassen: Alle Dentinzähne, bestehend aus Schmelz, Dentin, Cement sind einander homolog und von einer ursprünglich über das gesammte Integument verbreiteten placoidschuppenähnlichen Hautverknöcherung abzuleiten. Als später differenzirte Theile eines Hautpanzers

1) Der Mangel der Dentinzähne bei Vögeln, Schildkröten und anderen erscheint als ein Rückbildungsprocess. Unter den Schildkröten sind bei Trionyx während des Embryonallebens Zähne beobachtet worden. (Vergl. GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie. Aufl. 2).

2) Aus dem Satz, dass Dentinzähne nur dem oberen Keimblatt angehören und aus ihrer Verbreitung in der Mund- und Schlundhöhle bei niederen Wirbelthieren, lässt sich bestimmen, wie tief die Einstülpung des Integuments zur Bildung der Mundschlundhöhle herabreichen muss. So beweist das Vorkommen von Zähnen auf den Kiemenbogen und den ossa pharyngea bei Fischen, dass ihre Athemhöhle noch dem oberen Keimblatt angehört und dass erst mit der Mündung des Oesophagus der eigentliche Darmtractus oder das untere Keimblatt beginnt. Vergl. GEGENBAUR, Grundzüge d. vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. S. 785.

3) OWEN, Odontography.

gehören sie nur dem oberen Keimblatte mit seinem Hautfaserblatte an. Die ältesten noch jetzt lebenden Thiere mit Dentinzähnen sind die Selachier, welche uns in ihrer Placoidschuppenbekleidung einen primitiven, wenig abgeänderten Zustand des Integuments überliefert haben. Der Mangel von Dentinzähnen, wo solcher bei höheren Wirbelthieren vorkömmt, ist als ein Rückbildungsprocess aufzufassen.

Zum Schlusse dieser Arbeit erfülle ich die angenehme Pflicht, dem Herrn Prof. GEGENBAUR für den freundlichen Rath, durch welchen er mich in meiner Arbeit unterstützt und für die Liberalität, mit welcher er mir sein reichliches Material an Haifischembryonen zur Benutzung überlassen hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XII.

- Fig. 1. Placoidschuppe von *Scymnus Lichia* bei schwacher Vergrößerung.
 Fig. 2. Sagittalschnitt durch eine Placoidschuppe von *Scymnus Lichia* bei 120facher Vergrößerung. Die Umrisse der Placoidschuppe sind in kleinerem Maassstabe gezeichnet.
 Fig. 3. Sagittalschnitt durch ein Stück Haut von *Mustelus laevis* bei schwacher Vergrößerung.
 Fig. 4. Stück eines Sagittalschnittes durch eine Placoidschuppe eines Embryo von *Acanthias vulgaris*.
 Fig. 5. Spitze einer Placoidschuppenanlage von einem 17 Cm. langen Embryo von *Acanthias americanus*. Gezeichnet bei 500facher Vergrößerung.
 Fig. 6. Placoidschuppe von *Mustelus laevis* bei schwacher Vergrößerung.
 Fig. 7. Transversalschnitt durch eine Placoidschuppenanlage von einem 13 Cm. langen Embryo von *Heptanchus cinereus* bei Vergröss. 500.
 Fig. 8. Placoidschuppe von *Acanthias vulgaris* bei schwacher Vergrößerung.
 Fig. 9. Schmelzzelle isolirt von einem Embryo von 17 Cm. Länge (*Acanthias americanus*). Bei 950facher Vergr. gezeichnet.
 Fig. 10. Sagittalschnitt durch eine Placoidschuppenanlage von einem 13 Cm. langen Embryo von *Heptanchus cinereus*. Bei 120facher Vergrößerung gezeichnet.
 Fig. 11. Schuppenanlage von einem 10 Cm. langen Embryo von *Acanthias vulgaris*. Bei 500facher Vergr. gezeichnet.
 Fig. 12. Schuppenanlage von einem 8 Cm. langen Embryo von *Acanthias vulgaris*. Bei 500facher Vergr. gezeichnet.
 Fig. 13. Transversalschnitt durch eine Schuppenanlage von *Heptanchus cinereus* (Embryo von 13 Cm. Länge). Die Anlage ist nahe der Spitze durchschnitten. Bei 120facher Vergröss. gezeichnet.
 Fig. 14. Schnitt durch die Haut eines 8 Cm. langen Embryo von *Acanthias vulgaris*.

Taf. XIII.

- Fig. 1. Schmelz von einem Oberkieferzahn von *Scymnus Lichia* nach Entkalkung in mit Salzsäure schwach angesäuertem Brennspritus. Bei 500facher Vergröss. gezeichnet.
 Fig. 2. Zerzupfte Schmelznadeln von einem Unterkieferzahn von *Scymnus Lichia* nach Entkalkung in mit Salzsäure schwach angesäuertem Brennspritus. Bei 500facher Vergröss. gezeichnet.
 Fig. 3. Stück eines Schnittes durch einen jungen noch vom Zahnleistenepithel bedeckten Zahnes von einem 23 Cm. langen Embryo von *Acanthias vulgaris*. Bei 500facher Vergröss. gezeichnet.
 Fig. 4. Stück eines Zahnschliffes von *Mustelus laevis*. (Vergröss. 500).
 Fig. 5. Stück eines Zahnschnittes von *Mustelus laevis*. Der Zahn in sehr schwach angesäuertem Wasser entkalkt. Vergröss. 500.
 Fig. 6. Ausgefäserte Grenzschichte des Dentins nach dem Schmelz zu von einem Schnitt durch den Unterkieferzahn eines *Scymn. Lichia*. Vergr. 500.
 Fig. 7. Zahnschliff von einem Unterkieferzahn von *Scymn. Lichia*. Vergr. 500.
 Fig. 8. Schnitt durch einen entkalkten Zahn von *Mustelus laevis*. Vergr. 120.
 Fig. 9. Zahnbeinrohr aus dem Zahn von *Mustelus laevis*. Vergr. 500.
 Fig. 10. Schnitt durch eine junge Placoidschuppe von einem Embryo von *Acanthias vulgaris*. Vergr. 500.
 Fig. 11. Ein Theil der Pulpahöhle der Fig. 8 bei 500facher Vergr.

Fig. 12. Einzelne isolirte Odontoblasten aus dem Zahn von *Mustelus laevis*. Vergr. 500.

Fig. 13. Einzelne Zahnbeinröhren der Fig. 8 bei 500facher Vergr.

Fig. 14. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer eines 10 Cm. langen *Acanthias*embryo. Vergr. 120.

Fig. 15. Durchschnitt durch die Spitze eines jungen noch in der Epithelleiste vergrabenen Zahns von einem 17 Cm. langen *Acanthias americanus*. Vergr. 500.

Fig. 16. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer eines 8 Cm. langen *Acanthias vulgaris*. Vergr. 120.

Erklärung der Buchstabenbezeichnung.

- C* = Cement (Basalplatte).
- D* = Dentin.
- H* = Haversischer Kanal.
- K* = Dentinkeim.
- L* = Lippe.
- Mb* = Basalmembran.
- MS* = Schmelzmembran.
- MO* = Schmelzoberhäutchen.
- N* = Kalkkruste. (Erste Schmelzausscheidung.)
- P* = Pulpa.
- R¹* = Zahnröhre.
- R²* = Zahnröhrchen.
- S* = Schmelz.
- Z* = Zahnleiste.

- a* = Querdurchschnittene Bindegewebsbündel.
- b* = Zum Schnitt parallel verlaufende Bindegewebsbündel.
- c* = Senkrecht aufsteigende Bindegewebsbündel.
- d* = Nicht geschichtetes Bindegewebe der Cutis.
- e* = Blasige Zellen mit flüssigem Inhalt.
- f* = Nach der Spitze verlaufendes Dentinrohr.
- g* = Horizontal verlaufende Dentinröhre.
- h* = Schichtungsstreifen im Dentin.
- i* = Kuglige Räume im Dentin mit anders beschaffener Grundsubstanz.
- m* = Feinere zur Schuppenoberfläche senkrecht gestellte Streifen.
- n* = Schmelzgrenze gegen die Basalplatte.
- o* = Polygonale durch Zellenabdruck entstandene Zeichnung.
- p* = Verbindung der Pulpa mit dem Cutisgewebe.
- q* = Haversische Kanäle in der Basalplatte.
- s* = Langgestreckte Zellen unter der Basalmembran. (Keimschicht.)
- t* = Pigmentzellen.
- u* = Secretorischer Zellenabschnitt.
- w* = Schleinzellen.
- x* = Odontoblasten.
- y* = Bindegewebszellen der Pulpa.
- z* = Gezackte Körper im Schmelz.

- a* = Vereinzelte in Dentinröhren liegende Odontoblasten.
- β* = Bindegewebskerne in Dentinröhren.
- γ* = Zahnfurche.
- δ* = Ausgehöhlttes zahntragendes Stück des Kieferknorpels.
- ε* = Lippenknorpel.
- ζ* = Kante der Zahnleiste.
- λ* = Gezackter Rand zwischen Dentin und Schmelz.
- μ* = Mit Pigment gefüllte Enden der Dentinröhrchen.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [NF_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Oscar [Wilhelm Aug.]

Artikel/Article: [Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Schlachier. 331-404](#)