Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse.

Von

Willy Kükenthal, Jena.

Mit Tafel III und IV.

Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen des Gebisses der Säugetiere, welche ich in den letzten Jahren ausgeführt habe, hatten mich zur Aufstellung der Ansicht geführt, daß das vielzahnige Gebiß mancher Ordnungen, so der Zahn- und Bartenwale, eine sekundäre Erscheinung sei, und ich hatte die Vielzahnigkeit aus der Teilung ursprünglich mehrhöckeriger Backzähne erklärt. In dem vor kurzem erschienenen zweiten Teile meiner „Vergl.-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen an Waltieren“ [1]) hatte ich dieselbe Entstehungsart auch für das vielzahnige Gebiß mancher Edentaten wahrscheinlich gemacht, und die Anlage sogenannter „überzähliger Zähne“ im Robbengebiß als den ersten Beginn desselben Prozesses hingestellt. In letzterem Falle bildete der Mangel entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen eine wesentliche Lücke, und dieser Gesichtspunkt war es, welcher mich bei Abfassung vorliegender Arbeit in erster Linie leitete.

Im Laufe der Untersuchung ergaben sich noch andere Fragen, besonders in Bezug auf Homologisierung der Zähne, welche der Beantwortung harrten, und deren Lösung ich ebenfalls versucht habe.

---

1) Denkschriften der Med.-nat. Gesellschaft in Jena, Bd. III, 1893.

Das embryologische Material, welches mir zur Verfügung stand, war freilich ziemlich dürftig, da indes keinerlei Aussicht war, in absehbarer Zeit einen Zuwachs zu erhalten, und da für die Lösung vieler Fragen das vorhandene Material ausreichte, habe ich mich entschlossen, die erlangten Resultate in vorliegender Arbeit zu geben.

1. Zur Entwickelungsgeschichte der Bezahnung des Walrosses (Trichechus rosmarus).

Unter den Pinnipediern nimmt das Walroß eine ganz isolierte Stellung ein, die es nicht zum wenigsten seinem merkwürdig umgeformten Gebisse verdankt. Vor allem auffällig sind die beiden mächtigen Hauer des Oberkiefers, denen gegenüber die anderen Zähne fast verschwinden. Diese beiden Hauer werden von Alters her und mit Recht als umgeformte Eckzähne angesehen. Auf dem zwischen beiden Eckzähnen liegenden Kieferrand werden keine weiteren Zähne sichtbar, und erst nach innen und hinten von ihnen treten einige stark abgenutzte Zahngebilde auf. Die allgemeine Form dieser Oberkieferzähne ist eine rundliche, ihre abgeschlossene Krone ragt wenig über das Niveau der umgebenden Gaumenknochen. Sie liegen zum größten Teil auf der Innenseite der Hauer, und ihre Zahl ist gewöhnlich 4. Betrachten wir zunächst diese 4 gewöhnlich vorkommenden Zähne, so sehen wir, daß der erste vollkommen im Zwischenkiefer liegt, so daß wir ihn also seiner Lage nach als Schneidezahn auffassen müssen; die darauf folgenden Zähne sind Backzähne.

Die Bezahnung des Unterkiefers entbehrt der vorderen Zähne vollkommen, da nur 4 den oberen Zähnen entsprechende Gebilde vorhanden sind, deren Kronen ebenfalls, wenn auch nicht in dem Maße abgeschliffen sind, wie die der Oberkieferzähne. Der Grund des Abschleifens liegt darin, daß die entsprechenden Zähne aufeinander stoßen, während sie sonst bei den Pinnipediern alternierend eingreifen.

Es fragt sich nun, ob es Anhaltspunkte giebt, welche gestatten, das stark reduzierte Walroßgebiß mit dem anderer Pinnipedier zu homologisieren. Bei der Annahme einer Reduktion der Zahnzahl aus einem ursprünglich reicher bezahnten Gebisse läßt sich erwarten, daß noch gelegentlich Variabilitäten in der Walroßbezahnung eintreten werden, derart, daß vor oder hinter den 4 beschriebenen Zähnen andere Zähne erscheinen. Das ist in der

That der Fall, und zwar kann sowohl im Oberkiefer wie im Unterkiefer ein gewöhnlich viel kleinerer verkalkter Zahn sowohl vor als hinter den vier beschriebenen Zähnen vorkommen. Ferner ist es von Interesse, entwickelungsgeschichtlich zu untersuchen, in welcher Weise die Anlage der Zähne erfolgt, und in welchem Verhältnis sie zu erster und zweiter Dentition stehen. Zunächst wollen wir die Litteratur berücksichtigen, welche über diesen Gegenstand existiert.

Halten wir uns, unter Vernachlässigung der rein systematischen Arbeiten, nur an die Angaben, welche uns von einer größeren Anzahl von Zähnen, sowie vom Zahnwechsel berichten, so müssen wir mit Schreber[1]) beginnen, der zuerst die Schneidezähne des Walrosses entdeckt hat, und zwar als zwei kleine Gebilde, welche im Zwischenkiefer eines ganz jungen Individuums eingepflanzt waren. Diese Beobachtung wurde durch P. Camper bestätigt[2]). Rudolphi[3]) stellte folgende Zahnformel auf: $\frac{0-0}{0}, \frac{1-1}{0}, \frac{5-5}{5-5}$, hat aber bereits Zweifel, ob nicht der erste bleibende Unterkieferzahn, den er als Backzahn rechnet, vielleicht der Eckzahn sei. G. Cuvier[4]) dagegen nimmt bereits die auch von ihm aufgefundenen Reste der Schneidezähne mit in die Zahnformel auf: $\frac{2-2}{0}, \frac{1-1}{0}, \frac{4-4}{4-4}$, was auch von F. Cuvier[5]) angenommen wird. In Bezug auf die Zahl der Backzähne wurde von Kersten[6]) die Beobachtung gemacht, daß bei jungen Walrossen im Oberkiefer jederseits 5 Backzähne vorhanden sind.

Die erste Untersuchung, welche an einem Embryo ausgeführt wurde, stammt von Rapp[7]). Er fand an einem fast reifen Walroßfötus im Zwischenkiefer 6 Vorderzähne, im Unterkiefer auf einer Seite 3, auf der anderen 2, doch glaubt Rapp, daß hier ein Zahn bereits verloren gegangen ist, so daß die Zahl auch hier insgesamt

---

1) „Säugetiere", 1775, Bd. II, p. 260.
2) Kleinere Schriften, 1786, Bd. III, p. 21.
3) Anat.-physiol. Abhandlungen, Berlin 1802, p. 145—147.
4) G. Cuvier, Règne Animal, 1817, Vol. I, p. 167—186.
5) F. Cuvier, Des dents des mammifères, 1825, p. 234.
6) Kersten, Capitis Trichechi Rosmari descriptio osteologica, Berolini 1821.
7) Rapp, Über das Zahnsystem des Walrosses. Naturgeschichtliche Abhandlungen, herausgegeben von einer Gesellschaft in Württemberg, Bd. II, 1828, p. 107.

6 beträgt. Die beiden inneren Schneidezähne des Zwischenkiefers verschwinden nach ihm frühzeitig, ohne daß Ersatzzähne erscheinen, dagegen treten solche auf für die beiden anderen Paare der Milchschneidezähne. Den Milchschneidezähnen des Unterkiefers sollen die Ersatzzähne vollkommen fehlen. Den ersten bleibenden Zahn des Unterkiefers, den man bis dahin für den ersten Backenzahn gehalten hatte, faßt Rapp mit Recht als Eckzahn auf und begründet diese Auffassung damit, daß er von den übrigen Backzähnen durch einen größeren Zwischenraum getrennt ist, größere Dicke und Länge besitzt, dicht an dem frühzeitig verschwindenden dritten unteren Schneidezahn steht und auf den äußeren oberen Schneidezahn stößt. Auch soll ihm die flache Vertiefung, welche man an der inneren Seite der Krone der Backenzähne findet, fehlen. Für das erwachsene Tier stellt Rapp zuerst die richtige Zahnformel auf: $\frac{1-1}{0}$, $\frac{1-1}{1-1}$, $\frac{3-3}{3-3}$.

In Bezug auf die Zahl der Backzähne mehrten sich die Angaben, daß 5 im Oberkiefer vorhanden seien, so von de Fremerij [1]), dann Wiegmann [2]) und später Stannius [3]). Letzterer fand an seinem jungen Exemplare vorn im Unterkiefer jederseits 3 zum Teil ausgefüllte Alveolen und pflichtet Rapp auch in der Deutung des ersten bleibenden Unterkieferzahnes als Eckzahn bei.

Die nächstfolgenden Untersuchungen über das Walroßgebiß stammen von Owen [4]) [5]), von dem besonders die letztcitierte unser Interesse erregt, weil sie an einem sehr jungen Tiere angestellt worden ist. Für das Milchgebiß stellte Owen die Formel auf: $\frac{2-2}{2-2}$, $\frac{1-1}{0-0}$, $\frac{2-2}{2-2}$, für das permanente: $\frac{2-2}{2-2}$, $\frac{1-1}{0-0}$, $\frac{3-3}{3-3}$, $\frac{1-1}{1-1}$.

---

1) N. C. de Fremerij, Bijdragen tot de natuurlijke geschiedenis van den Walrus en de kennis der verscheidenheden welke onder deze dieren vorkomen, in Bijdragen tot de naturk. Wetensch., VI, 1831, p. 360.

2) Wiegmann, Über das Gebiß des Walrosses. Wiegmann's Arch. f. Naturgeschichte, IV. Jahrg., 1838, p. 113.

3) Stannius, Über Gebiß und Schädel des Walrosses, unter Berücksichtigung der Frage, ob die Verschiedenheiten im Baue des Schädels zur Unterscheidung mehrerer Arten der Gattung Trichechus berechtigen. Müller's Arch. f. Anat. und Physiol., Bd. IX, 1842, p. 390.

4) Owen, Odontography, 1840—45, I, p. 510.

5) Owen, On the anatomy of the Walrus. Proc. Zool. Soc., London 1853, p. 105.

Owen betrachtet demnach den von Rapp und anderen Autoren als Eckzahn aufgefaßten ersten bleibenden Zahn des Unterkiefers als einen Schneidezahn, ohne dafür Gründe anzugeben. Auch in anderer Hinsicht, so der Zahl der Schneidezähne und Backzähne, bleiben Owen's Angaben hinter denen früherer Autoren, welche er nicht anführt, zurück.

Eine neuere, wichtige Arbeit über diesen Gegenstand lieferte Malmgren [1]), der an einem reifen Walroßembryo die Anlage der Milch- wie Ersatzzähne studierte. Die Zähne der zweiten Dentition, welche in folgender Formel auftreten, $\frac{1-1}{0}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3} = 18$, sind bei dem ungeborenen Jungen schon bedeutend größer als die Milchzähne. Sämtliche Backzähne und die äußeren Schneidezähne des Oberkiefers haben eine einspitzige konische, mit Schmelz versehene Krone. Im Gegensatze zu Owen und in Übereinstimmung mit Rapp und anderen faßt auch Malmgren den ersten bleibenden Unterkieferzahn als Eckzahn und nicht als Backzahn auf. Die Milchbezahnung weist ein sehr viel reicheres Gebiß auf, so fanden sich im Ober- wie Unterkiefer 6 Schneidezähne, von denen die unteren sowie die inneren oberen bereits resorbiert waren und ihr ehemaliges Vorhandensein nur durch die Alveolen anzeigten. Bei dem Rapp zur Verfügung stehenden etwas jüngeren Embryo waren dagegen alle Schneidezähne bis auf einen vorhanden, ihr Verschwinden fällt also größtenteils in die Zeit kurz vor der Geburt. Die mittleren Schneidezähne des Unterkiefers zeigten an Malmgren's Exemplare bereits Spuren der Zerstörung, während die entsprechenden Zahnanlagen des Oberkiefers viel länger, bis zum dritten Jahre, erhalten bleiben, ebenso wie die dritten Schneidezähne des Unterkiefers, während die des Oberkiefers kurz nach der Geburt verschwinden.

Zur Zeit der Geburt verschwindet auch der Eckzahn der ersten Dentition, und zwar im Oberkiefer zeitiger als im Unterkiefer. Gleichzeitig geht der erste Milchprämolar des Unterkiefers verloren, und auch die beiden darauf folgenden Zähne dieser Dentition waren bereits stark von der Resorption angegriffen. Der erste Milchprämolar des Oberkiefers war an Malmgren's Exemplare bereits geschwunden, während dessen Ersatzzahn am stärksten von

---

1) Malmgren, Om tandbygnaden hos Hoalrossen (Odobaenus rosmarus L.) og tandombytet hos hans ufödda unge. Ofversigt K. Akad. Förhandl., 1863, p. 505.

allen entwickelt ist. Der zweite Milchprämolar dagegen ist fast vollkommen erhalten und scheint am längsten konserviert zu werden, während der dritte zum größten Teile resorbiert ist. Auf diese drei Zähne folgt nun ein Backzahn, den MALMGREN für zugehörig zur ersten Dentition hält, nicht nur auf Grund seiner Form, sondern auch weil er keinen Nachfolger hat. Bei ausgewachsenen Tieren soll man diesen Backzahn nicht mehr vorfinden. Nach MALMGREN ist also die Formel für die Milchbezahnung: $\frac{3-3}{3-3}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{4-4}{4-4} = 32$. Nun war aber von WIEGMANN darauf aufmerksam gemacht worden, daß fünf Molaren im Oberkiefer des Walrosses angenommen werden müssen, und diese Angabe ging in eine größere Zahl von Lehrbüchern [1]) etc. über. MALMGREN bekämpft diese Ansicht auf das entschiedenste. WIEGMANN mache die Ausnahme zur Regel, indem er eine ganz zufällige Vermehrung der Backzähne durch Einschieben eines accessorischen Zahnes zwischen dritten und vierten Backzahn als etwas Normales ansehe. „Die Ungereimtheit eines solchen Vorganges sieht glücklicherweise jeder Zoologe ein, und deswegen muß auch WIEGMANN's Formel für die Bezahnung fallen“ [2]).

Auf Grund der anscheinend verschiedenartigen Milchbezahnung konstruiert MALMGREN eine tiefe Kluft zwischen den Phociden und dem Walrosse. Bei ersteren sind im Unterkiefer nur zwei Schneidezähne der ersten Dentition vorhanden, bei letzterem drei, das Walroß soll sich dadurch von den Phociden entfernen und den Mustelinen, und zwar besonders Lutra und Enhydris, nähern, wie schon vorher von STEENSTRUP und TUNDEVALL [3]) auf Grund des Skeletts behauptet worden ist.

MALMGREN [4]) fährt dann fort: „Eine noch größere Abweichung im Milchgebiß des Walrosses, deren volle Bedeutung ich bis jetzt noch nicht beurteilen kann, ist die, daß die Milchbackzähne zahlreicher sind als die permanenten, während sie dagegen bei Phoca, Halichoerus und Otaria an Zahl geringer sind. Bei Phoca und Halichoerus

---

1) Siehe GIEBEL, Odontographie, 1855, p. 82. v. D. HOEVEN, Lehrbuch der Zoologie, Säugetiere, p. 738. BLASIUS, Die Säugetiere Deutschlands, 1857, p. 261, 762.

2) Citate aus schwedischen oder dänischen Arbeiten werde ich stets in möglichst wortgetreuer Übersetzung bringen.

3) Öfvers. K. Vet. Akad. Förh., 1859, p. 441.

4) l. c. p. 521.

finden sich im Milchgebiß $\frac{3-3}{3-3}$ Backzähne, im permanenten $\frac{5-5}{5-5}$, während beim Walroß $\frac{4-4}{4-4}$ Milchbackzähne vorhanden sind, permanente dagegen nur $\frac{3-3}{3-3}$. Dieses Verhalten entfernt das Walroß noch mehr von der Gruppe der Phocaceen." Es sei mir schon hier gestattet, darauf hinzuweisen, daß diese Differenz nicht existiert. Auch bei den Phociden finden sich, wie beim Walrosse, 4 Milchprämolaren vor.

Gegen Malmgren's Behauptung, daß den Walrossen nur 4 Backzähne im Oberkiefer zukommen, wendet sich eine Arbeit von Peters [1]), der an dem Gebiß eines jungen Tieres konstatieren konnte, daß ein fünfter Backzahn im Oberkiefer auftritt, der eine ganz regelmäßige Stellung einnimmt und nicht etwa, wie Malmgren meint, zwischen dritten und vierten Backzahn eingeschoben ist. Peters hält also die Wiegmann'sche Formel für richtig.

Für das Gebiß seines $1^1/_2$-jährigen Tieres giebt Peters folgendes an: $\frac{3\ 1\ 1-1\ 1\ 3}{1\ 1\ \ 0\ \ 1\ 3}$, zu welcher Bezahnung noch im Unterkiefer die beiden äußeren Milchschneidezähne, im Oberkiefer 4. und 5. Backzahn kommen. „Die Kenntnis des Milchgebisses dieser Säugetiergattung ist deshalb so wichtig, weil sich allein daraus die im Gebiß des ausgewachsenen Tieres vorkommenden überzähligen Zähne erklären lassen, die als regelwidrig sehr spät sich entwickelnde Milchzähne zu deuten sind."

Von späteren Untersuchungen ist die Flower's [2]) zu erwähnen, welcher von einem etwa 8 Monate alten Walroß angiebt, daß kein einziger Milchzahn vorhanden war, wenn man darunter Zähne versteht, die als Vorgänger zu betrachten sind. Dagegen fanden sich rudimentäre Zähne vorn und hinten vor, welche vordem als Milchzähne aufgefaßt worden sind, nach Flower aber zum zweiten Satze gehören.

Eine gleiche Ansicht betreffs des 4. und 5. Backzahns hatte

---

1) W. Peters, Über das Milchgebiß des Walrosses, Odobaenus Rosmarus L. Monatsberichte der K. Akad. der Wissensch. Berlin, 1864, p. 685.

2) Flower, Remarks on the homologies and notation of the teeth of the mammalia. Journal of Anat. and Physiol., III, 1869, p. 262.

vordem schon Reinhardt [1]) geäußert. Er faßt sie als der zweiten Dentition zugehörige Backzähne auf, deren Entwickelung schnell abschließt, so daß sie nicht zu eigentlicher Funktion kommen. Dieser Auffassung schließt sich auch Tauber [2]) vollkommen an.

Weitere Arbeiten über das Walroß enthalten nichts Neues für unseren speziellen Zweck und können daher übergangen werden.

Ueberblickt man die von mir gegebene Litteraturübersicht, so wird man mit mir zu der Auffassung gelangen, daß erstens einmal die Homologien der Walroßzähne durchaus noch nicht mit wünschenswerter Klarheit durchgeführt sind, und daß zweitens das Verhältnis der ersten Dentition zur zweiten besonders für die hinteren Backzähne erst noch festzustellen ist. Erscheint schon von diesen Gesichtspunkten aus eine Neubearbeitung lohnend, so wird sie es noch mehr bei Berücksichtigung allgemeinerer Fragen, und besonders vom Standpunkte der Entwickelungsgeschichte aus. Keine der bis dahin angestellten Untersuchungen hat sich mit der Frage der Zahnanlage beschäftigt, indem sie alle an älteren Stadien ausgeführt sind.

Bevor ich an die Darlegung der entwickelungsgeschichtlichen Resultate gehe, welche ich erhalten habe, möchte ich kurz noch ein paar Gebißvarietäten beschreiben, welche ich an Schädeln in Spitzbergen erbeuteter Tiere gefunden habe. Bei jüngeren Tieren ist die Form der Zähne viel besser erhalten als bei älteren, wo durch das Abschleifen die Krone meist fast völlig verschwunden ist. An dem Unterkiefer eines solchen jüngeren Exemplares sehe ich nun das erste konische Zahnpaar von etwa der doppelten Höhe wie die darauf folgenden, von ihnen durch einen größeren Zwischenraum getrennt und mit dem dritten oberen Schneidezahnpaar korrespondierend. Mit Rapp betrachte ich daher auch diesen Zahn als den Eckzahn des Unterkiefers. Das Vorkommen von 5 Backzähnen habe ich nur einmal beobachten können, und zwar war hier der kleine 4. Backzahn mit dem noch kleineren 5. durch eine dünne Brücke verschmolzen. Dieser Befund zeigt deutlich an, auf welche Weise der 5. Backzahn allmählich verschwindet. Auf der anderen Oberkieferseite waren zwar 4. und 5. Backzahn

---

1) J. Reinhardt, Om Klapmydsens ufödte Unge og dens Melketandsaet. Videnskab. Meddelelser fra den Naturk. Forening Kjöbenhavn 1864—65, p. 261.

2) P. Tauber, Om tanddannelse og tandskifte hos Hvirveldyrene. Naturhist. Tidsskrift, Kjöbenhavn 1875, p. 506.

bereits ausgefallen, ihre Alveolen aber zeigten an, daß hier ganz dieselbe Verschmelzung stattgefunden hatte.

Zu meinen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen übergehend, möchte ich zunächst bemerken, daß mein Material in einem auf meiner letzten arktischen Reise erworbenen Walroßembryo besteht, der eine direkte Länge von 12 cm hat. Da bei der großen Seltenheit solcher Embryonen die Erwerbung weiteren Materiales höchst fraglich ist, und meine Resultate, verglichen mit den in der Litteratur bereits vorliegenden Angaben, die Lösung mancher Fragen herbeiführen, so habe ich geglaubt diese Veröffentlichung nicht länger hinausschieben zu sollen.

Auf Grund früherer Erfahrungen habe ich es für das Zweckmäßigste gehalten, den gesamten Kopf des Tieres in eine Serie von Frontalschnitten zu zerlegen, und ich beginne mit einer Schilderung der Zahnanlagen des Oberkiefers.

Da bereits bei diesem verhältnismäßig jungen Embryo die Oberlippe stark ausgebildet ist, so liegt der Beginn der Zahnleiste ziemlich weit hinten in der Mundhöhle. Wir sehen zuerst eine breite Einsenkung des äußeren Mundhöhlenepithels, welche sich in zwei divergierende Zipfel auszieht. Diese beiden Epithellamellen stellen die ersten Anlagen der Lippenfurchen dar. An der Basis jeder als solide Epitheleinsenkung erscheinenden Lippenfurche zweigt sich nach innen eine zweite, viel dünnere Epithellamelle ungefähr senkrecht zu ihr ab: die Zahnleiste (Fig. 1). Gleich am Anfange der Zahnleiste liegt die erste Zahnanlage, freilich in einem sehr wenig entwickelten Zustande; sie zeigt sich als eine starke Verbreiterung des Zahnleistenendes, welches etwas eingebogen ist und mit seiner welligen Einbuchtung eine flache Zahnpapille umfaßt, in der eine gewisse Zellvermehrung wahrzunehmen ist.

Auf nicht viel höherer Stufe steht die darauf folgende zweite Zahnanlage, auch sie besteht im wesentlichen aus einer stark kolbigen Anschwellung, die an ihrem freien Ende eine leichte Einbuchtung besitzt, in welcher das darunter liegende dichtere Bindegewebe der Zahnpapille liegt. Deutlich läßt sich aber hier bemerken, daß die Zahnanlage nicht am Ende der Zahnleiste entsproßt, sondern seitlich nach außen von ihr, und daß das freie Zahnleistenende sich kolbig abrundet. Wir erkennen daraus, daß die oben beschriebene Zahnanlage zur ersten Dentition gehört.

Während die beiden bis jetzt beschriebenen Zahnanlagen durchaus klein und unansehnlich sind, ist die nun folgende dritte von mehrfacher Größe. Die wohlausgebildete, kegelförmige, ziemlich

breite Zahnpapille wird umfaßt von einem Schmelzorgan, welches in seinem Innern, besonders in den seitlichen Teilen, bereits Schmelzpulpa entwickelt hat, und endigt abgerundet. Auch diese Zahnanlage ist also der ersten Dentition zugehörig.

Die drei Zahnanlagen liegen sämtlich im Zwischenkiefer und sind daher als Anlagen von Schneidezähnen aufzufassen.

Das Walroß hat also im Fötalzustande drei der ersten Dentition angehörige Schneidezahnanlagen aufzuweisen, von denen zuerst die erste und dann die zweite verschwindet, ohne einen Nachfolger zu bekommen, während die dritte Zahnanlage einen solchen erhält, der beim erwachsenen Tier den ersten, noch im Zwischenkiefer liegenden, sonst den Backzähnen gleichenden Zahn liefert.

Wir kommen nunmehr zur Anlage des Eckzahnes, der sich später zum Hauer ausbildet. Wie ein Blick auf Fig. 2 zeigt, sind in diesem Stadium zwei wohlausgebildete Zahnanlagen vorhanden, die im Verhältnis von erster und zweiter Dentition zu einander stehen. Die Zahnanlage der ersten Dentition ist von ganz bedeutender Größe. Die Papille hat eine cylindrische Form mit abgestumpftem Scheitel, auf welchen allein sich Dentin abgelagert hat. Genauere Untersuchung des Dentinscherbchens zeigt, daß es an seiner der Papille aufgelagerten Seite eine sehr unregelmäßig gezackte Grenzlinie aufzuweisen hat. In den Ausbuchtungen liegen Gruppen von Odontoblasten, deren in die Dentinkanäle gehende Ausläufer sich deutlich verfolgen lassen. Außerdem sieht man hier und da Hohlräume im Dentin auftreten, die sich in die Zahnpapille öffnen, und in diesen Höhlungen größere Zellen von anderer Gestalt als die Odontoblasten. Besonders auffällig erscheint ihr Kern, der das als Färbemittel benutzte Karmin viel intensiver aufgenommen hat als die Odontoblastenkerne, und ein paarmal ließ sich das Vorkommen von zwei und drei Kernen in einer Zelle beobachten. Diese Zellen sind als Ostoklasten, die Aushöhlungen als Howship'sche Grübchen anzusehen, und wir haben also schon in unserem jungen Stadium den Beginn eines Zerstörungsprozesses des Zahnes vor uns. Beweisend für diese Annahme scheint mir die Thatsache zu sein, daß Owen bei seinem ganz jungen Tiere bemerkt: „the milk-canine was buried in the gum outside the protruded point of the permanent canine; so that this tooth is extricated and cuts the gum before the tooth of which it is the successor makes its appearance, that tooth being probably removed by absorption". Der der ersten Dentition zugehörige Eckzahn

kommt demnach überhaupt nicht zum Durchbruch. Was den sonstigen Aufbau der Zahnanlage anbetrifft, so ist die hohe Entwickelung des Schmelzorganes zu bemerken, welches besonders an den Seitenwänden der cylindrischen Papille stark ausgebildet ist und eine wohlentwickelte Schmelzpulpa aufzuweisen hat, während sie dem Scheitel des Schmelzorganes fehlt.

Seitlich nach innen von der Zahnanlage verläuft die Zahnleiste, welche mit ihr durch eine breite Brücke im Zusammenhange steht. Nur vereinzelt treten an der Zahnleiste kleine Seitensprossen auf; an ihrem Ende ist eine zweite Zahnanlage entstanden, die zwar beträchtlich kleiner ist, als die der ersten Dentition zugehörige, aber doch schon ungefähr dieselbe Größe erlangt hat, wie die vor ihr liegende Schneidezahnanlage. Das Schmelzorgan steht auf dem kappenförmigen Stadium, unter reichlicher Entwickelung von Schmelzpulpa im Inneren. Auf dem breiten Gipfel der Zahnpapille beginnen sich die Odontoblasten anzuordnen, doch ist von Dentinabscheidung noch nichts zu sehen.

Daß diese Zahnanlage den Nachfolger des Eckzahnes der ersten Dentition bildet, erscheint, wenn man das Verhältnis beider zur Zahnleiste berücksichtigt, außer Frage. Während der der ersten Dentition zugehörige Zahn frühzeitig resorbiert wird, wird sein Nachfolger zu dem späteren Hauer. Seine Pulpa bleibt zeitlebens offen, und sein Wachstum dauert ebenfalls das ganze Leben des Tieres hindurch fort.

Wir haben also hier ein Beispiel vor uns, daß ein immerwachsender Zahn einen der ersten Dentition angehörigen Vorgänger besitzt und also der zweiten Dentition zugehört. Die Vorstellung der Umwandlung eines Zahnes in einen immerwachsenden Zahn begegnet keinen Schwierigkeiten, wenn man bedenkt, daß dazu nur nötig ist, daß der unterste Teil des Schmelzorganes, die Epithelscheide, persistiert, um während des Lebens des Individuums die Entstehung neuer Zahnsubstanz anzuregen. Des weiteren folgt daraus, daß der immerwachsende Zahn nicht, wie manche Forscher (z. B. Baume) wollen, einen ursprünglichen Zustand darstellt, wir müssen diese Eigenschaft vielmehr als eine sekundäre Erwerbung auffassen.

Auf die Eckzahnanlagen folgt ein Zahngebilde, welches einen durchaus zurückgebliebenen Eindruck macht, es liegt dicht unter der Mundschleimhaut als ein kleines, kompaktes Schmelzorgan nebst davon umfaßter Papille und zeigt keinerlei weitere Differenzierungen. Es liegt nicht mehr über dem Zwischenkiefer,

sondern oberhalb des Oberkiefers, und wir müssen es daher als die Anlage des ersten Prämolaren auffassen, der sehr spät zur Entwickelung kommt.

Wohl ausgebildet und von mehrfacher Größe ist dagegen die Anlage des Prämolaren 2. Die Zahnleiste ist noch wenig von dem nach außen von ihr liegenden Schmelzorgan abgesondert, zeigt aber doch bereits ein kurzes, abgerundetes, freies Ende.

Deutlicher ist dieses der Fall bei Prämolar 3, dessen Anlage eine Zahnpapille zeigt, die nicht einfach konisch ist, sondern in zwei seitlichen Zipfeln ausläuft. Die Entwickelung der Schmelzpulpa ist sehr beträchtlich, das freie abgerundete Zahnleistenende bedeutend größer.

Verfolgen wir die Zahnleiste vom dritten Prämolaren an weiter nach hinten, so sehen wir, daß sie viel kompakter wird und zum größten Teil parallel der darüber liegenden Oberfläche der Mundschleimhaut verläuft, ihr nach innen liegendes Ende ist hakenförmig nach unten gebogen. Nur von der unteren Seite der Zahnleiste gehen einzelne Sprossen ab, die aber sämtlich sehr kurz sind. Die Anlage des vierten Backzahnes ist genau dieselbe wie die der vorhergehenden. Seitlich nach außen von der Zahnleiste, deren freies Ende beträchtliche Ausdehnung besitzt, sproßt das Schmelzorgan der Zahnanlage ab. Die Entwickelung von Schmelzpulpa ist ziemlich weit vorangeschritten, es hat auch bereits die Anlage einer Zahnpapille stattgefunden. In nichts unterscheidet sich also die Anlage des vierten Backzahnes von der der vorhergehenden Prämolaren.

Die Gestalt und Lage der Zahnleiste verändert sich in den darauf folgenden Schnitten nicht, nur kann man eine geringe Abnahme in der Längsausdehnung bemerken (Fig. 4). Es folgt nunmehr die Anlage des fünften und letzten Backzahnes, zwar klein, aber deutlich (Fig. 5), und in voller Breite setzt sich das Schmelzorgan mit der Zahnleiste in Verbindung, die dadurch zur Innenwand des Schmelzorganes wird. Im Inneren des letzteren hat sich Schmelzpulpa ausgebildet. Die Zahnpapille ist ebenfalls distinkt angelegt. Das untere freie Ende der Zahnleiste setzt sich seitlich nach innen an das Schmelzorgan an und hängt dadurch mit diesem zusammen. Auch bei dieser Zahnanlage läßt sich also erkennen, daß sie seitlich nach außen von der Zahnleiste entsproßt, und daß letztere ihre Innenwand bildet. Nur noch eine kurze Strecke setzt sich die Zahnleiste weiter nach hinten zu fort, um dann völlig zu verschwinden.

Wir haben also im Oberkiefer des vorliegenden Embryos die Anlagen von fünf Backzähnen gefunden. Es bleibt uns nun zunächst übrig, zu sehen, was aus diesen Anlagen wird, und es sind in dieser Hinsicht die Angaben, welche wir in der Litteratur über die Bezahnung ganz junger Exemplare finden, von hohem Werte.

Zunächst erhellt, daß die Annahme Malmgren's, es schiebe sich nur ganz gelegentlich ein accessorischer fünfter Backzahn zwischen den dritten und vierten ein, nicht richtig ist, wir sehen die Anlagen der fünf hintereinander liegenden Backzähne in ganz gleichmäßigen Abständen und vom zweiten Backzahn an gleichmäßig an Größe und Ausbildung ihrer Anlagen abnehmend. Ferner liegt aber gar kein Grund vor, die beiden letzten Backzähne als regelwidrig sehr spät sich entwickelnde Milchzähne zu deuten, wie Peters will. Sie unterscheiden sich vielmehr durchaus nicht von der Anlage der hinteren Backzähne anderer Säugetiere, und von einer Regelwidrigkeit ist nichts zu bemerken. Auf das Verhältnis dieser beiden Zahnanlagen zu erster und zweiter Dentition will ich später eingehen und nur betonen, daß sie weder Vorgänger noch Nachfolger haben, also nur einmal auftreten. Die Zahnformel für den Oberkiefer des Embryos würde also lauten: I. 3—3, C. 1—1, P. und M. 5—5.

Jetzt vermögen wir auch jenen bereits erwähnten Befund an meinem Walroßschädel zu erklären, wo wir als die letzten Zähne der Oberkieferreihe zwei miteinander zusammenhängende, verkalkte Zähne fanden. Nach der Untersuchung des Embryos steht fest, daß 4. und 5. Backzahn zur Anlage kommen. Während aber der erstere noch etwas weiter sich entwickelt, verkalkt der zweite zwar auch, bleibt aber klein. Ferner scheint der Oberkiefer an der Stelle zwischen beiden Zahnanlagen durchaus nicht weiter zu wachsen, so daß also beide ursprünglich getrennt angelegten Zahnanlagen bald miteinander verschmelzen. Weshalb das Oberkieferwachstum des Walrosses geringer ist als z. B. das anderer Pinnipedier, dafür läßt sich eine biologische Erklärung geben, wenn wir die Nahrung berücksichtigen. Während die meisten Pinnipedier Fischfresser sind, und ihr Gebiß mehr und mehr die Funktion des Kauens aufgiebt und nur die des Festhaltens, eventuell Zerbeißens der Beute behält, ist beim Walroß, welches sich fast ausschließlich von gewissen Muscheln nährt, für die Backzähne nur die Funktion des Zermalmens der Nahrung erforderlich. Zu letzterer Arbeitsleistung wäre aber ein in einer längeren Schnauze sitzendes Gebiß durchaus ungeeignet, die größte Kraftentfaltung

kann vielmehr nur bei kurzen Hebelarmen geschehen, während bei den anderen Pinnipediern wiederum eine längere Schnauze zur Erbeutung der glatten Nahrung nützlicher sein wird. Das scheint mir der Hauptgrund zu sein, weshalb die Kiefer des Walrosses so kurz bleiben und besonders in ihrem hinteren Teile, wo die Backzähne liegen, so wenig wachsen, während bei den fischfressenden Pinnipediern das Umgekehrte geschieht.

So sehen wir hier beim Walrosse den Fall eintreten, daß infolge des geringen Wachstums des hinteren Teiles des Oberkiefers zwei Zahnanlagen, welche ursprünglich, wie sich entwickelungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch nachweisen läßt, vollkommen getrennt waren, miteinander verschmelzen.

Zahnanlagen des Unterkiefers. Die Zahnserie beginnt auf den Querschnitten durch den Embryo mit der wohlentwickelten Anlage des vordersten Schneidezahnes. Die Zahnleiste liegt sehr nahe an der parallel laufenden der anderen Seite und verläuft als eine ansehnliche Epithellamelle in die Tiefe, um mit einfacher abgerundeter Kante zu endigen. Ihre Breite ist nicht unbeträchtlich; die äußeren Wandungen werden von einem Epithel von cylindrischen Zellen gebildet, während sich im Inneren regelloser gelagerte Epithelzellen befinden.

Seitlich nach außen von der Zahnleiste entspringt die erste Schneidezahnanlage (Fig. 6). Die Verbindung mit ihrem Schmelzorgan ist eine ziemlich breite. Das die Wandung der Zahnleiste bildende Epithel setzt sich in das Schmelzepithel der Zahnanlage fort, und die innere Epithelmasse der Zahnleiste geht über in das Stratum intermedium des Schmelzorganes, welches in seinem mittleren Teile etwas gelockerten Bau erhält und so die Anlage der Schmelzpulpa vorbereitet. In seinem unteren Teile ist das Schmelzorgan bereits nicht unbeträchtlich eingebuchtet und umfaßt die Zahnpapille, an der außer lebhafter Zellwucherung und beginnender Vaskularisierung noch keine weiteren Differenzierungen wahrzunehmen sind. Der Unterschied zwischen äußerem und innerem Schmelzepithel ist sehr geringfügig, die Zellen des letzteren sind nur ein wenig höher.

Die Sprossen, welche von der Zahnleiste ausgehen, liegen ausnahmslos nach der Lippenseite zu und sind sehr unansehnlich, mit Ausnahme eines einzigen, welcher sich dicht vor der Zahnanlage

hinzieht. Die Bildung eines Zahnsäckchens ist in ihrer ersten Entstehung zu bemerken, indem das Bindegewebe, auf welchem die Zahnpapille auflagert, sich concentrisch um die gesamte Zahnanlage herumzieht.

Weder Dentin noch Schmelz ist in diesem Stadium zur Ablagerung gekommen.

In derselben Weise entwickeln sich nun an der als breite Lamelle nach hinten verlaufenden Zahnleiste zwei weitere Schneidezähne. Bei allen drei Anlagen ist das freie Ende der Zahnleiste deutlich vorhanden, und wenn auch noch keine Spur einer eigentlichen Ersatzzahnanlage vorhanden ist, so dokumentieren sich doch damit die Zahnanlagen als zur ersten Dentition gehörig.

Die nun folgende Zahnanlage ist bedeutend größer (Fig. 7), und es findet sich innen von ihr nicht nur ein freies unteres Zahnleistenende vor, sondern es hat sich auch vor ihr ein kurzer, kräftiger Epithelstrang von der Zahnleiste abgezweigt, dessen Existenz auch bei anderen Zahnanlagen angezeigt wurde, und welcher, wie wir später sehen werden, als der letzte Rest einer der ersten Dentition vorausgegangenen Zahnserie aufzufassen ist.

Als was ist nun die eben beschriebene große Zahnanlage zu deuten? Da ihr die Anlagen der drei Schneidezähne vorausgehen, so kann es nur der erste bleibende Zahn des Unterkiefers sein. Es liegt nun kein Grund vor, diesen Zahn nicht als den Eckzahn, sondern den ersten Prämolaren aufzufassen, wie dies von Owen geschehen ist. Wäre der Eckzahn im Unterkiefer geschwunden, so müßten sich doch noch embryonale Spuren seiner Anlage nachweisen lassen, davon ist aber nichts zu sehen. Andererseits sprechen die von Rapp und Malmgren angeführten Gründe, denen ich mich auf Grund eigener Anschauung nur anschließen kann, dafür, daß wir in diesem Zahne den wirklichen Eckzahn des Unterkiefers vor uns haben, der sich ursprünglich viel stärker entwickelt als die anderen Zähne, später aber demselben Abschleifungsprozesse unterworfen ist und bei älteren Tieren keinen Unterschied gegenüber den Backzähnen mehr aufweist.

Von der Anlage des nun folgenden ersten Prämolaren ist noch nicht viel zu sehen. Die kurze Zahnleiste schwillt an ihrem Ende kolbenförmig an und besitzt an ihrem unteren Rande eine leichte Einbuchtung, in welcher das darunterliegende Bindegewebe etwas zu wuchern anfängt und so die erste Anlage einer Zahnpapille darstellt.

Viel größer ist dagegen die Anlage des darauf folgenden zweiten Prämolaren. Außer dem freien nach innen verlaufenden Zahnleistenende findet sich auch hier ein zweiter, nach außen von ihr sich abzweigender kurzer Epithelsproß. An der cylindrischen, oben etwas abgestumpften Zahnpapille lassen sich keinerlei Andeutungen der Anlagen einzelner Höcker erkennen.

Auf der nun folgenden Strecke ist der Zusammenhang der Zahnleiste mit dem äußeren Mundhöhlenepithel zum Teil noch gewahrt. Der nun auftretende dritte Backzahn ist in mancher Hinsicht weiter entwickelt, als der vorhergehende, indem es vor allem zur Ablagerung von Dentin gekommen ist. Die Zahnpapille zeigt eine sehr merkwürdige Form. Anstatt einer konischen Spitze besitzt sie an ihrem oberen Ende eine Einsenkung, und demgemäß ist auch das Dentinscherbchen schüsselartig eingebuchtet, wodurch die Papille auf Querschnitten als in zwei seitliche Zipfel ausgezogen erscheint. Auf die Außenseite der Papille erstreckt sich die Dentinbildung nicht, sie wird an den Rändern der Einbuchtung sehr dünn und hört hier endlich gänzlich auf, während sie in der Mitte am dicksten ist (Fig. 8). Das Schmelzorgan ist auf diesem Stadium ebenfalls eigentümlich ausgezogen, indem es in der Mitte eine tiefe Einkerbung zeigt, während über jedem der beiden Zipfel der Zahnpapille die Schmelzpulpa stark entwickelt ist.

Diese eigentümliche Form des Zahnes ist nicht ohne Interesse. Man könnte zunächst daran denken, daß die betreffende embryonale Zahnanlage einen Backzahn darstelle, dessen Höcker nicht mehr deutlich voneinander geschieden seien. Dagegen spricht aber die Art, wie das Dentin zur Ablagerung gekommen ist. Es ist eine Thatsache, daß bei mehrhöckerigen Backenzähnen die Dentinbildung in der Weise erfolgt, daß die Dentinscherbchen sich zuerst auf der Spitze eines jeden Höckers ablagern und dann miteinander verschmelzen. Davon ist aber in unserem Falle nichts zu sehen, die Dentinabscheidung erfolgt vielmehr von einer Stelle aus, und zwar von der tiefsten Stelle der Mitte her, wo sie am stärksten ist (Fig. 8). Wir müssen vielmehr annehmen, daß unsere Zahnanlage eine Form wiederholt, wie sie der fertige Zahn (erster Dentition), infolge sekundärer Einwirkungen, erhalten hat. Es liegt also hier der Fall vor, daß eine durch Verkümmerung entstandene Zahnform schon embryonal in derselben Weise zur Anlage kommt, während die ursprüngliche Form der Zähne eine ganz andere, konische war. An einen bereits in der Zahnanlage sich geltend machenden Reduktionsprozeß ist dabei nicht zu denken,

es bietet sich durchaus kein Anzeichen irgend welcher Rückbildung.

Von dieser Zahnanlage ist noch zu bemerken, daß das freie untere Ende der Zahnleiste, welches nach innen von ihr verläuft, eine leichte Anschwellung aufweist, und von konzentrisch gelagertem Bindegewebe umgeben ist. Ferner findet sich auch der nach außen von der Zahnanlage sich abzweigende Epithelsproß hier vor.

Die vierte und letzte Backzahnanlage hat einen etwas geringeren Entwickelungsgrad erreicht, indem es noch nicht zur Abscheidung von Dentin gekommen ist und der Papillengipfel sich zwar abgeflacht, aber noch nicht eingebuchtet hat. Die Schmelzpulpa ist an der Seitenwand der Papille in vollster Ausbildung. Auch bei diesem Zahne findet sich ein vollkommen freies unteres Zahnleistenende vor, ganz ähnlich, wie wir es auf Fig. 8 finden. Es ist also in diesem Punkte nicht der geringste Unterschied zwischen diesem Zahne und dem davor liegenden Prämolar 3 zu bemerken. Während aber letzterem ein Ersatzzahn zukommt, fehlt er diesem und bildet sich nach den Angaben der Litteratur auch später nicht aus, so daß wir ihn daher als einen echten Molaren aufzufassen haben.

Nach dieser vierten Backzahnanlage setzt sich die Zahnleiste noch ein Stück weiter nach hinten fort, als eine kompakte Epithellamelle, welche der Oberfläche des Mundhöhlenepithels parallel läuft und endlich verschwindet.

Die Zahnformel für den embryonalen Unterkiefer würde demnach lauten: J. 2—2, C. 1—1, P. 3—3, M. 1—1.

Von Unterschieden in der Anlage der Zähne gegenüber denen des Oberkiefers ist besonders zu bemerken, daß die Unterkieferschneidezähne einen viel höheren Grad der Entwickelung erreicht haben als die des Oberkiefers. Sehr auffällig ist ferner das außerordentliche Zurückbleiben der Anlage des ersten Prämolaren gegenüber denen der anderen Zähne. Wie wir aus den Litteraturangaben ersehen, kommt dieser Prämolar doch zur vollkommenen Entfaltung, doch giebt Malmgren an, daß er im Ober- wie im Unterkiefer sehr frühzeitig verschwindet, um seinem wohl ausgebildeten Ersatzzahne Platz zu machen. Es scheint also in diesem Falle die späte Entwickelung des Milchprämolaren mit seinem frühzeitigen Ausfallen Hand in Hand zu gehen.

Für die echten Molaren beider Kiefer stellen wir fest, daß sie sich genau so wie die Prämolaren als Abkömmlinge der ersten Dentition entwickeln, und daß die Möglichkeit der Ausbildung der

zweiten Dentition zwar dadurch gegeben ist, daß sich ein inneres freies Zahnleistenende wenigstens in der ersten Anlage findet, daß aber die Ausbildung von Ersatzzähnen selbst unterbleibt. Bei der Anlage des letzten Molaren des Oberkiefers ist die Differenzierung eines freien Zahnleistenendes vom Schmelzorgan der ersten Dentition nicht weit gediehen, der größte Teil der Zahnleiste ist mit in die Bildung des Schmelzorganes einbezogen und liefert dessen innere Wand. Wenn also in späteren Stadien nicht noch eine vollkommenere Abschnürung der Zahnleiste vom Schmelzorgan erfolgt, ist man berechtigt, zu sagen, daß in diesem Falle das Schmelzorgan der ersten Dentition mit dem unteren Teil der Zahnleiste, welche in potentia die zweite Dentition enthält, auf einer frühzeitigen Stufe der Entwickelung miteinander verschmolzen sind.

Der Unterschied zwischen Prämolaren und Molaren ist also hier kein schroffer. Der dritte, der ersten Dentition angehörige Prämolar wird noch durch einen Zahn zweiter Dentition ersetzt, der erste Molar gehört ebenfalls der ersten Dentition an, sein nach innen von ihm verlaufendes freies Zahnleistenende bringt es aber nicht mehr zur Ausbildung eines neuen Zahnes, und beim zweiten Molaren gelangt dieses freie Zahnleistenende kaum noch zur Ausbildung, sondern ist in die innere Wand der Zahnanlage mit einbezogen, so daß dieser Molar im wesentlichen auch zur ersten Dentition gehört, in der inneren Wand seines Schmelzorganes aber das Material verbraucht hat, welches bei den vorausgehenden Zähnen die Anlage der zweiten Dentition lieferte.

Wie wir später bei Betrachtung des Gebisses der Phociden sehen werden, läßt sich das Gebiß des Walrosses vortrefflich damit homologisieren. Auch bei den Phociden ist die Anlage des ersten Prämolaren sehr klein, dagegen findet sich an Stelle des ersten Molaren des Walrosses bei ihnen ein 4. Prämolar. Ich stehe nun nicht an, die beiden Zähne ohne weiteres zu homologisieren. Wir sehen ja, wie der erste Molar des Walrosses sich entwickelungsgeschichtlich genau so anlegt wie jeder Prämolar, und der einzige Unterschied ist der, daß es im Walroßgebiß nicht zu der Entwickelung eines Ersatzzahnes kommt (möglicherweise läßt sich das doch noch gelegentlich nachweisen), während der 4. Prämolar der Phociden gewechselt wird. In dem einen Falle wird also die zweite Dentition unterdrückt, im zweiten kommt sie zur Entwickelung. Es kann also, wie wir hier gesehen haben, der vierte Prämolar zum ersten Molaren werden, indem seine Ersatzzahnanlage sich nicht ausbildet.

Für die Auffassung des Walroßgebisses ergiebt sich folgendes: Wie bei den übrigen Pinnipediern, so tritt auch beim Walrosse der Zahnwechsel sehr frühzeitig ein, teils vor, teils kurz nach der Geburt. Was das Walroßgebiß von dem der Phociden unterscheidet, ist einmal das Vorhandensein von drei Schneidezähnen im Unterkiefer, während die letzteren nur zwei besitzen, und ferner der Schwund des fünften und letzten Backzahnes im Unterkiefer.

Die erste Dentition des Walrosses ist, wenn wir die ersten Molaren vorläufig beiseite lassen, in folgender Formel auszudrücken: J. $\frac{3}{3}$, C. $\frac{1}{1}$, Pr. $\frac{3}{3}$.

Da die Schneidezähne keinerlei Funktion mehr auszuüben haben, so gehen sie größtenteils verloren, ohne daß sich ihre Ersatzzähne ausbilden, nur der dritte Schneidezahn oben (Rapp, Malmgren), wie unten (Owen), nach Rapp auch der zweite obere treten auch in der zweiten Dentition in Erscheinung. Die Eckzähne werden sowohl im Ober- wie im Unterkiefer gewechselt, in ersterem etwas früher als in letzterem. Gleichzeitig verschwinden auch die ersten Prämolaren, um stark ausgebildeten Ersatzzähnen Platz zu machen, zweiter und dritter Prämolar folgen etwas später.

Die eigentlichen Backzähne, zwei im Oberkiefer, einer im Unterkiefer, gelangen nicht mehr zu vollkommener Entwickelung, sie bleiben klein und fallen frühzeitig aus. Ihre Anlage erfolgt sehr frühzeitig und ist im wesentlichen dieselbe wie die der Prämolaren erster Dentition. Nur dadurch lassen sie sich als echte Molaren bezeichnen, daß sie keine Nachfolger haben.

Die regressive Metamorphose, welcher das Gebiß des Walrosses unterworfen ist, macht sich also sowohl von vorn wie von hinten her geltend, sowohl Schneidezähne wie Molaren werden rudimentär, und nur Eckzähne wie Prämolaren bleiben bestehen, indem sie sich einem Funktionswechsel unterzogen haben.

Die Eckzähne des Oberkiefers haben sich zu mächtigen, immerwachsenden Hauern umgebildet, die des Unterkiefers nehmen im Laufe des Lebens des Individuums dieselbe Funktion an, welche die Prämolaren auszuüben haben, indem sie breite Kronen erhalten, um die als Nahrung dienenden Muscheln durch Druck zu zerbrechen. Der mechanische Grund für die Entstehung der stumpfen, breiten Zahnkronen liegt in dem gegenseitigen Abschleifen der Zähne. Während sich bei den übrigen Pinnipediern das zur Erbeutung von Fischen dienende Gebiß so verhält, daß sich die

Zähne der beiden Kiefer alternierend ineinander einfügen, stoßen die Zähne des Walrosses aufeinander und schleifen sich dadurch ab. Diese Abänderung läßt sich aus einem anderen mechanischen Grunde erklären, nämlich der Abnahme des Kieferwachstums. Bei vielen Pinnipediern ist, wie ich bereits früher ausgeführt habe ein Prozeß des Kieferwachstums im Entstehen, welcher zur Bildung einer längeren Schnauze führt. Es ist das derselbe Prozeß, welcher bei anderen, im Wasser lebenden fischfressenden Säugetieren, den Zahnwalen, bereits die Bildung einer langen Schnauze bewirkt hat. Der Nutzen einer derartigen verlängerten Schnauze beim Erbeuten der glatten Fischnahrung leuchtet ohne weiteres ein, besonders wenn man bedenkt, daß bei derartiger Nahrungsaufnahme die Funktion des Zermalmens und Kauens vollkommen wegfällt. Beim Walrosse hat nun gerade der entgegengesetzte Prozeß stattgefunden, es ist eine Verkürzung der Kiefer eingetreten, welche die Entwickelung der hinteren Molaren beträchtlich störte. Daß das Wachstum des Kiefers besonders in seinem hinteren Teile stark zurückbleibt, dafür haben wir einen ganz sicheren Beweis. Betrachten wir an unserem Embryo die Backzahnanlagen 4 und 5 des Oberkiefers, so sehen wir sie durch einen Zwischenraum voneinander getrennt, welcher ebenso groß ist, wie der zwischen den anderen Zähnen. Bei größeren Tieren wächst aber diese Entfernung nicht in dem Maße weiter, während die Ausbildung der Zähne ihren Fortgang nimmt, und so kann es kommen, daß endlich die beiden Zahnanlagen aneinanderstoßen und miteinander verschmelzen, wie ich das bereits beschrieben habe. Der Grund für dieses verminderte Kieferwachstum ist in der Veränderung der Nahrungsaufnahme zu suchen, indem das Walroß sich fast ausschließlich von Muscheln ernährt und seine Zähne nur dazu benutzt, sie zu zerbrechen. Es ist nun leicht einzusehen, daß die größte Kraftentfaltung in kurzen Kiefern und nahe der Drehungsachse des als Hebel wirkenden Unterkiefers stattfindet. Von diesem Gesichtspunkte aus werden uns die Abänderungen, welche das Walroßgebiß erlitten hat, verständlich.

Gehen wir schließlich noch kurz auf den phylogenetischen Standpunkt ein, so müssen wir zunächst Owen's Ansicht als nicht richtig zurückweisen, wenn er schreibt [1]): „In the walrus the phocal incisive formula is transitorily represented in the very young animal, which has three teeth in each intermaxillary bone and two in each

1) Odontography, 1840—45, I, p. 510.

side of the forepart of the lower jaw." Da wir nun wissen, daß auch im Unterkiefer 3 Schneidezähne vorkommen, läßt sich diese Ansicht nicht mehr halten. Noch weniger kann ich aber Malmgren's Ansicht teilen, welcher das Walroß wegen der 3 Schneidezähne des Unterkiefers weiter von den Phociden entfernt und den Mustelinen, besonders Lutra und Enhydris annähert. Ganz hinfällig ist seine Begründung des großen Unterschiedes zwischen Walroß und Phociden, daß bei letzteren weniger Milchbackzähne vorhanden sein sollen als permanente, beim Walroß dagegen mehr. Gerade dieser Punkt soll das Walroß noch mehr von der Gruppe der Phocaceen entfernen. Zu seiner Anschauung gelangt Malmgren, indem er die echten Backzähne vom Walroß als Milchprämolaren ansieht und der Meinung ist, daß sie mit den echten Backzähnen der Pinnipedier nicht zu homologisieren seien. Daß diese Auffassung ganz falsch ist, wird ohne weiteres aus meinen Ausführungen ersichtlich.

Aus der Bezahnung läßt sich für die Stammesgeschichte des Walrosses meines Erachtens nach nur eines folgern, daß nämlich seine Abzweigung vom Pinnipedierstamme bereits zu einer Zeit erfolgte, als diese im Unterkiefer noch 3 Schneidezähne besaßen.

Während sich in dieser Gruppe die Zahl der Unterkieferzähne aus irgend welchem ganz bestimmten physiologischen Grunde auf zwei verminderte, fehlte die gleiche Ursache bei dem Walrosse, dessen Schneidezähne keine oder nur ganz geringe Funktionen zu erfüllen haben, und es kommen nach wie vor alle drei Schneidezähne zur Anlage wie zu einer gewissen Ausbildung. Es ist hier wieder einmal ein lehrreiches Beispiel für die Erscheinung gegeben, daß Organe, welche rudimentär werden, ohne daß irgend eine neue Inanspruchnahme zu anderer Funktion an sie herantritt, sich immer wieder embryonal anlegen. Einen ganz ähnlichen Fall kennt man in dem Auftreten der fötalen Bartenwalzähne, welche stets aufs neue wieder embryonal erscheinen, ohne daß es zur Ausübung der geringsten Funktion käme.

Es würde eine große Lücke in vorliegender Arbeit bilden, wenn ich nicht zur Vergleichung die Entwickelungsgeschichte der Bezahnung irgend eines anderen fischfressenden Pinnipediers heranzöge, und ich habe dazu das embryonale Gebiß der Phoca groenlandica gewählt.

2. Zur Entwickelungsgeschichte des Gebisses der Phociden.

Während über den Zahnwechsel der Otariiden schon seit langer Zeit Angaben in der Litteratur existieren, erhielt man von dem der Phociden erst genauere Kunde durch die Arbeit von STEENSTRUP [1]). Nur OWEN [2]) hatte vordem ganz allgemein angegeben, daß bei manchen Robben 3 Milchbackzähne vorkämen, und LILLJEBORG [3]) hatte ein neugeborenes Junges von Halichoerus grypus untersucht, welches aber die erste Dentition verloren hatte. Aber erst durch STEENSTRUP wurde die Frage nach dem Zahnwechsel von Phoca barbata, Phoca groenlandica und Phoca hispida entschieden. Gemeinsam ist allen diesen Tieren, daß der Zahnwechsel sehr frühzeitig vor sich geht, und daß ein paar Wochen nach der Geburt bereits die zweite Dentition vollkommen durchgebrochen ist. Die Zähne der ersten Dentition bleiben sehr klein und werden zur Zeit der Geburt resorbiert.

Die Zahnformel für das Milchgebiß lautet: $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3}$,

während für die zweite Dentition folgende gilt: $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{5-5}{5-5}$.

Auf den eigentümlichen Befund STEENSTRUP's an dem Schädel einer neugeborenen Barterobbe komme ich später zurück und will hier nur betonen, daß bei allen drei untersuchten Arten die Prämolaren der ersten Dentition P_2, P_3 und P_4 sind, daß also der erste Prämolar sowie der letzte Molar nur in einem Zahnsatze vorkommen sollen. Für Phoca barbata vermag ich das Vorkommen der 3 Milchbackzähne, wie ich vorausgreifend bemerken will, an einem kurz vor der Geburt stehenden Embryo ebenfalls zu bestätigen. Ungefähr gleichzeitig mit STEENSTRUP veröffentlichte

---

1) J. STEENSTRUP, Maelketandsaettet hos Remmesaelen, Svartsiden og Fjordsaelen (Phoca barbata O. FABR., Ph. groenlandica O. FABR. og Ph. hispida SCHREB.) og i Anledning deraf nogle Bemaerkninger om Tandsystemet hos to fossile Slaegter (Hyaenodon og Pterodon) Vidensk. Meddelelser fra den Naturh. Forening, Kjöbenhavn 1860, p. 251.

2) OWEN, Odontography, I, p. 506.

3) LILLJEBORG, Bidrag till kännedomen om tandömsningen hos Otaria och Halichoerus. Årskrift Kgl. Vetenskaps Societeten, Upsala, Årgången, 1860, p. 300.

v. Nordmann[1]) Untersuchungen über den Zahnwechsel von Halichoerus grypus, in denen er zu den gleichen Resultaten kam. Auch bei Halichoerus finden sich also nur 3 Milchprämolaren in jeder Kieferhälfte, und zwar für den zweiten, dritten und vierten Prämolar, während der erste und der fünfte Backzahn nur einmal auftreten. Ganz das Gleiche fand Reinhardt[2]) bei Cystophora cristata, so daß also für die Genera Phoca, Halichoerus und Cystophora als sicher folgende Formel für das Milchgebiß gilt: $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3}$, wobei zu bemerken ist, daß die drei Milchprämolaren den drei mittleren Backzähnen entsprechen. Weitere Bestätigungen kamen für das Milchgebiß von Phoca vitulina von de Gavere[3]), für Macrorhinus leoninus von Flower[4]), für das von Otaria pusilla und Phoca vitulina von P. J. van Beneden[5]), der im Oberkiefer 3, 1, 3 Milchzähne, im Unterkiefer 3, 0, 3 auffand, es aber unentschieden läßt, ob nicht der letzte Incisivus des Unterkiefers vielmehr der Caninus ist.

Von großem Interesse ist Tauber's[6]) Untersuchung an einem größeren Embryo von Phoca barbata. Tauber fand ein Milchgebiß, welches durch folgende Formel ausgedrückt wird: $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{4-4}{4-4}$. Es waren also hier nicht drei, sondern vier Prämolaren der ersten Dentition vorhanden, und zwar war in diesem Falle auch der erste Prämolar vertreten, dessen Milchzahnanlage zwar sehr rudimentär, doch aber deutlich vorhanden war. Hinter den vier Milchprämolaren befanden sich die Anlagen von zwei

---

1) A. v. Nordmann, Das Gebiß von Halichoerus grypus und Phoca anellata, Paläontologie Südrußlands, Helsingfors 1860, p. 306—308.

2) J. Reinhardt, Om Klapmydsens ufödte Unge og dens Melketandsaet, Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn, 1864—65, p. 248.

3) de Gavere, Het gebit der vinfoetige Zoogdieren", Akademisk. Pröveskrift, Groningen 1864 (citiert nach Sahlertz l. c. p. 279).

4) Flower, Remarks on the homologies and notation of the teeth of the mammalia, Journ. of Anat. and Physiol. III, 1869, p. 262.

5) P. J. van Beneden, Sur les dents de lait de l'Otaria pusilla, Bull. Ac. Royal Belgique, 2. Sér., Tom. XXXI, 1871, p. 64.

6) P. Tauber, Om Tanddannelse og Tandskifte hos Hvirveldyrene: Iagttagelser og Bemaerkninger, Naturhist. Tidskrift, Kjöbenhavn 1875, p. 510.

echten Molaren, von denen der erste bedeutend stärker entwickelt war als die Anlagen der Prämolaren zweiter Dentition. Die Anlage des sechsten Backzahnes, welche sich sowohl im Ober- wie im Unterkiefer jederseits vorfand, war sehr klein, von der Anlage des fünften Zahnes nicht durch eine verkalkte Alveolarwand getrennt und hatte ein kleines Dentinscherbchen entwickelt. TAUBER schließt daraus, daß die Zahnformel nicht nur für Phoca groenlandica, sondern überhaupt für die echten Phocaceen lauten muß: $\frac{3-3}{1-1'}\ \frac{1-1}{1-1'}\ \frac{4-4}{4-4'}\ \frac{2-2}{2-2'}$.

Gegen diese Auffassung wendet sich in einer ein paar Jahre darauf erschienenen Arbeit SAHLERTZ [1]), welcher TAUBER die Berechtigung abspricht, aus dem einen Befunde so weittragende Schlüsse abzuleiten. „Wenn TAUBER's Art Schlüsse daraus zu ziehen erlaubt ist, so glaube ich, daß es notwendig sein wird, die normale Zahnformel für eine Menge verschiedener Arten aus verschiedenen Gruppen zu verändern; denn Anomalien mit überzähligen Backzähnen kommen natürlich auch außerhalb der Ordnung der Seehunde vor, und außerdem finden sich überzählige Backzähne an vielen anderen Stellen des Kiefers als gerade hinten, sowohl bei Seehunden, wie diese Beobachtungen zeigen, als auch bei anderen Tieren.“ Auf die von SAHLERTZ beschriebenen Gebißanomalien, welche er bei verschiedenen Seehunden aufgefunden hat, werde ich später noch zurückkommen, ebenso auf die in gleicher Richtung angestellten Untersuchungen von BATESON [2]) und von mir [3]).

Aus der von mir mitgeteilten Litteraturübersicht ergiebt sich zunächst, daß eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Seehundsbezahnung bis jetzt aussteht, und ferner, daß sehr wichtige Fragen der Homologisierung noch der Lösung harren. Als Hauptobjekt meiner eigenen Studien wählte ich drei verschieden große Embryonalstadien von Phoca groenlandica; den Kopf des kleinsten Embryos zerlegte ich in eine Serie von Frontalschnitten, von den beiden größeren Stadien stand mir je ein Unterkiefer zur

---

1) J. SAHLERTZ, Om nogle Anomalier i Saelernes Tandsaet, Vidensk. Meddelels. Naturh. Forening Kjöbenhavn, 1877—78, p. 291.

2) BATESON, On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of homology, Proc. Zool. Soc. London, 1892, P. I.

3) l. c. Denkschriften der Med.-anat. Ges. Jena, III. Bd., 1893.

Verfügung, die ebenfalls in Querschnitte zerlegt wurden. Ich beginne mit der Beschreibung der Schnittserie durch den Kopf des jüngsten Embryos. An dessen Oberkieferspitze findet sich vorn eine mittlere sehr breite Epitheleinsenkung, welche sich jederseits am Kiefer entlang als eine Epithellamelle nach hinten fortzieht; wir haben hierin die solide Anlage der Lippenfurche vor uns. Von derselben Basis entspringend, wie die Lippenfurche, aber schräg nach innen ziehend, findet sich eine zweite Epithellamelle jederseits: die Zahnleiste. Die erste Zahnanlage entsteht seitlich nach außen von der Zahnleiste als ein Schmelzorgan, welches bereits das kappenförmige Stadium erreicht hat und anfängt Schmelzpulpa im Innern auszubilden. Das freie, nach innen verlaufende Zahnleistenende ist deutlich vorhanden. Die kleine Zahnpapille ist noch dentinfrei, und ebenso fehlt noch die Schmelzablagerung. In gleicher Weise legen sich zweiter und dritter Schneidezahn an, letzterer weist die größte Anlage auf.

Die Anlage des Eckzahnes unterscheidet sich von den vorhergehenden besonders durch die erheblichere Länge der Zahnpapille. Die Zahnleiste erscheint auf den Querschnitten als ein ziemlich starker Strang, welcher, von der Lippenfurche entspringend, um die Zahnanlage herum und mit ihr in Verbindung stehend, sich nach innen von letzterer begiebt und mit abgerundeter Kante endigt. Verästelungen sind so gut wie keine wahrzunehmen. In dem darauf folgenden Zwischenraum zwischen Eckzahn und erstem Prämolar verkürzt sich die Zahnleiste ganz beträchtlich und liegt dicht unter der Oberfläche des Mundschleimepithels als ein im Querschnitt rundlicher Strang.

Merkwürdig zurückgeblieben ist die Anlage des ersten Prämolaren, die noch auf dem kolbenförmigen Stadium steht und sich als eine kugelige Auftreibung der Zahnleiste darstellt, noch ohne jede Spur der Anlage einer Zahnpapille. Hinter der Anlage behält die Zahnleiste noch eine Strecke weit ihre Lage und geringe Dicke bei und liefert dann die etwas größere Anlage des zweiten Prämolaren, an dessen Schmelzorgan sich bereits eine Einbuchtung und darunter liegend eine flache Zahnpapille zeigt. Von einem freien Zahnleistenende ist weder bei dieser noch bei der ersten Prämolaranlage etwas zu sehen. Wohl aber zeigt es sich bei dem darauf folgenden dritten Prämolaren, dessen Schmelzorgan etwas weiter entwickelt ist, wie auch die Papille an Größe zugenommen hat.

Von jetzt an gewinnt die Zahnleiste wieder etwas an Aus-

dehnung, und seitlich nach außen von ihr setzt sich die Anlage des vierten Prämolaren an, etwa in der gleichen Größe wie die Anlage von Prämolar 3. Irgend welche Differenzierung des unteren Zahnleistenendes von der Zahnanlage ist in diesem Stadium nicht zu bemerken, die Zahnleiste bildet noch die innere Wand des Schmelzorganes. Außer der Anlage des vierten Backzahnes findet sich noch keine weitere Zahnanlage vor, die Zahnleiste läuft ein kurzes Stück weiter nach hinten, einen kompakten Strang bildend, und verschwindet darauf.

Die Untersuchung der Zahnanlagen des Unterkiefers in diesem Stadium ergab die gleiche Entwickelungsstufe. Vorn an der Spitze senkt sich eine breite Epithellamelle in die Tiefe, die sich nur sehr unvollkommen in eine erste Anlage der Lippenfurche und in die Zahnleiste differenziert hat. Die beiden Schneidezahnanlagen stehen auf dem kappenförmigen Stadium, eine Differenzierung des freien Zahnleistenendes ist noch nicht eingetreten. Größer ist die Eckzahnanlage, hier findet sich die Zahnleiste etwas isolierter vor (siehe Fig. 9), sie behält auch in der Zahnanlage ihr freies Ende. Der Prämolar ist im ersten Entwickelungsstadium, er stellt nur eine kolbige Verdickung der im Querschnitt jetzt rundlichen Zahnleiste dar. Der nun folgende Prämolar 2 ist größer, im kappenförmigen Stadium und mit flacher Zahnpapille versehen. Die Zahnleiste bildet noch durchweg die innere Wandung des Schmelzorganes.

Bei Prämolar 3 dagegen ist schon die schwache Andeutung einer Isolierung der Zahnleiste von dem Schmelzorgan angedeutet, und ein ganz ähnliches Bild zeigt die Anlage des Prämolaren 4, der die letzte Zahnanlage darstellt (Fig. 10). Kurz darauf verschwindet die Zahnleiste.

Wir gehen nunmehr zur Betrachtung der Zahnanlagen eines älteren Stadiums von 13 cm Länge über. Eine durch den Unterkiefer gelegte Querschnittsserie beginnt mit den beiden Schneidezahnanlagen, welche bereits eine deutliche Dentinkappe besitzen. Seitlich nach innen von jeder Anlage verläuft die Zahnleiste als kompakter Strang. Zwischen den einzelnen Zahnanlagen ist die Zahnleiste bedeutende Veränderungen eingegangen, indem sie sich in ein zusammenhängendes Netzwerk dünner Epithelstränge aufgelöst hat. Mit der Eckzahnanlage ist insofern eine Veränderung eingetreten, als sich die Zahnleiste, welche in dem jüngeren Stadium (siehe Fig. 9) noch fast vollkommen mit dem Schmelzorgan der Zahnanlage verschmolzen war, hier völlig isoliert hat und

nur an einer Stelle durch eine dünne Epithelbrücke mit dem Schmelzorgan verbunden ist (Fig. 11). Am Ende der Zahnleiste findet sich das Schmelzorgan des Ersatzzahnes, welches auf dem kappenförmigen Stadium steht und eine bereits ganz ansehnliche Zahnpapille umfaßt. Die Anlage des Eckzahnes erster Dentition ist schon weit vorangeschritten. Am Schmelzorgan hat sich besonders das innere Schmelzepithel stark ausgebildet. Es besteht aus sehr langen cylindrischen Zellen, in deren äußerem Ende der ovale Kern liegt. Die Abscheidung von Schmelz hat bereits begonnen (Fig. 12). Von den übrigen Schichten des Schmelzorganes ist nicht mehr viel zu sehen, nur an der Stelle, wo sich das Schmelzorgan mit der Zahnleiste in Verbindung setzt, findet sich etwas Schmelzpulpa vor. Das äußere Schmelzepithel ist fast durchweg rudimentär geworden, und die umgebenden Bindegewebszellen treten vielfach direkt an das von ein paar Zelllagen des Stratum intermedium überdeckte innere Schmelzepithel heran.

Das auf den Eckzahn folgende Stück Zahnleiste liegt ziemlich dicht unter der Mundhöhlenoberfläche und ist von geringer Ausdehnung. Die Anlage des ersten Prämolaren ist auch hier noch sehr weit zurück und repräsentiert sich nur als eine rundliche kompakte Anschwellung der Zahnleiste, noch ohne Andeutung einer Einstülpung. Die Anlage des zweiten Prämolaren ist dagegen sehr viel größer, besitzt ein mächtig entwickeltes Schmelzorgan mit ausgedehnter Schmelzpulpa und weist nach innen zu ein Stück kompakter Zahnleiste auf, welches weit nach unten verläuft (Fig. 13). Ganz ähnlich, nur noch größer zeigt sich die Anlage des dritten Prämolaren. Die Zahnleiste stellt eine schräg nach innen verlaufende Lamelle dar, von der hier und da ganz kurze Sprossen abgehen.

In keiner Weise unterscheidet sich von den früheren Anlagen die des vierten Prämolaren. Ebenso wie bei den vorhergehenden Prämolaren verläuft auch bei ihm, seitlich nach innen von der Zahnanlage die Zahnleiste in die Tiefe und bildet im Querschnitt einen starken, unten abgerundeten Strang, dessen oberer Teil mit dem Schmelzorgan der außen liegenden Zahnanlage in Verbindung tritt. Bei der letzten Zahnanlage, der des ersten Molaren, welche hier zum erstenmale auftritt, ist die Zahnleiste noch in innigerer Verbindung mit dem Schmelzorgan, doch beginnt sie auch hier sich zu differenzieren und zeigt bereits ein ganz kurzes freies Ende. Die Anlage dieses letzten Backzahnes ist beträchtlich

kleiner als die der vorhergehenden, auch fehlt die Schmelz- und Dentinbildung noch vollkommen (Fig. 14).

Die Weiterentwickelung des Gebisses studierte ich an Querschnitten durch den Unterkiefer eines größeren Embryos von 25 cm Länge, der zwar unbestimmt war, aber höchst wahrscheinlich derselben Art angehörte.

Der erste Schneidezahn, mit dessen Anlage wir wiederum beginnen wollen, zeigt eine starke Dentinentwickelung, und ebenso ist die Bildung des Schmelzes weit vorangeschritten. Das Schmelzorgan hat die Schmelzpulpa verloren und besteht nur noch aus dem inneren Schmelzepithel und einigen Reihen Zellen des Stratum intermedium. Eine sehr auffällige Veränderung zeigt die Zahnleiste, welche durch äußerst zahlreiche Sprossen ein netzförmiges Aussehen erlangt hat. An ihrem unteren freien Ende hat sich die erste Anlage des Ersatzzahnes ausgebildet, freilich noch auf einer niederen Stufe der Entwickelung stehend. Es ist nichts anderes als eine mächtige, kompakte Epithelmasse, ohne Spur von innerer Differenzierung, an deren unterem Rande eine leichte Einbuchtung bemerklich ist (Fig. 15). Ganz ähnlich verhält sich die Anlage des zweiten Schneidezahnes, auch hier findet sich nach innen von ihm am Ende der Zahnleiste eine aus kompakter Epithelmasse gebildete Ersatzzahnanlage vor.

Der Eckzahn ist mächtig entwickelt, sein Schmelzorgan stark reduziert. Die Zahnleiste, welche nur noch durch einen dünnen seitlichen Strang mit dem Schmelzorgan in Verbindung steht, setzt sich in netzförmiger Auflösung in die Tiefe fort, wird weiter unten kompakter und endigt in dem Schmelzorgan des weit vorgeschrittenen Ersatzzahnes. Letzterer ist, wie Fig. 16 zeigt, bereits sehr vollkommen entwickelt, an der Spitze seiner langen Zahnpapille hat sich bereits ein Dentinscherbchen abgelagert. Das Schmelzorgan enthält die Schmelzpulpa in starker Ausbildung. Was in vorliegendem Falle von besonderem Interesse ist, ist das Verhältnis der Zahnleiste zu dieser Ersatzzahnanlage. Letztere befindet sich nämlich nicht am Ende der Zahnleiste, sondern seitlich nach außen davon, und die Zahnleiste setzt sich noch ein Stück nach unten fort.

In dieser Anlage sehen wir die Möglichkeit der Entwickelung einer dritten Dentition.

Auf der dem Eckzahn folgenden Strecke zieht sich die Zahnleiste mehr unter das Mundhöhlenepithel zurück und stellt hier ein Gewirr netzförmig verbundener Epithelsprossen dar (Fig. 17).

Die Anlage des ersten Prämolaren ist zwar klein, steht aber doch schon auf einer höheren Stufe der Entwickelung. Auf der Spitze der Papille hat sich ein Dentinscherbchen ausgebildet, während das Schmelzorgan noch in vollster Entfaltung steht und besonders eine voluminöse Schmelzpulpa aufzuweisen hat. Die Zahnleiste bildet die innere Wand des Schmelzorganes, besitzt aber bereits ein unteres freies Ende (Fig. 18). Noch ist zu bemerken, daß sich nach außen von der Zahnanlage ein starker Strang von der Zahnleiste abzweigt, der in einer Anschwellung endigt. Die Kleinheit und das verzögerte Wachstum des ersten Prämolaren bei den Pinnipediern ist wohl darauf zurückzuführen, daß bei ihren carnivorenartigen landlebenden Vorfahren der Eckzahn noch viel stärker entwickelt war, und dadurch die Funktion des dahinter liegenden ersten Backzahnes bedeutend herabgemindert wurde, ein Verhalten, welches wir ja bei den jetzt lebenden Carnivoren ebenfalls beobachten können.

Bedeutend größer ist die Anlage des zweiten Prämolaren, bei dem auch bereits die Abscheidung von Schmelz begonnen hat. Das Schmelzorgan ist im wesentlichen auf das sehr hohe innere Schmelzepithel reduziert, über dem nur einzelne Zellen des Stratum intermedium lagern. Die Verbindung mit der Zahnleiste ist sehr undeutlich geworden, letztere läuft an der Innenseite der Zahnanlage entlang und endigt mit starker kolbenförmiger Anschwellung, die an ihrer unteren Seite zwei wellenförmige Einbuchtungen zeigt. Wir haben hier den Ersatzzahn zu Prämolar 2 vor uns. An dieser Zahnanlage des Prämolaren 2 tritt nun eine eigentümliche Erscheinung auf, die nur als eine jener „Anomalien“ gedeutet werden kann, wie sie in Robbengebissen so häufig sind. Nachdem die Zahnanlage der ersten Dentition dieses Prämolaren fast aus den Bildern verschwunden ist, tritt von neuem eine Zahnanlage auf, mit ersterer derart in Kontinuität, daß die Dentinkappen beider zusammenhängen. Diese accessorische Zahnanlage erreicht eine noch bedeutendere Entwickelung als die vor ihr liegende. Das gesamte, aus beiden verschmolzenen Zahngebilden bestehende Produkt erreicht die doppelte Längenausdehnung des darauf folgenden dritten Prämolaren. Sehr eigentümlich verhält sich hier die Zahnleiste. Nachdem sie den bereits erwähnten Ersatzzahn zum zweiten Prämolaren geliefert hat, kehrt sie zu ihrem früheren Umfang zurück, um dann seitwärts von der accessorischen Zahnanlage nochmals anzuschwellen und eine weitere Ersatzzahn-

anlage auszubilden, die ebenfalls an ihrem unteren Rande bereits eingebuchtet ist und eine kleine Zahnpapille umfaßt.

Wir haben also statt eines einheitlichen zweiten Prämolaren ein Gebilde vor uns, welches in der ersten Dentition aus zwei miteinander durch eine schmale Brücke verbundenen Zahnanlagen besteht, die aber verschmolzen sind, während ihre deutlich ausgebildeten Ersatzzahnanlagen vollkommen und durch einen weiten Zwischenraum voneinander getrennt sind. Vergegenwärtigen wir uns die Befunde, welche ich in einer früheren Arbeit [1]) über die ziemlich häufig vorkommende Vermehrung der Zahnzahl niedergelegt habe, so kann es uns nicht zweifelhaft sein, daß auch hier eine solche Vermehrung im Entstehen begriffen ist. In der ersten Dentition sind beide Zahngebilde miteinander verschmolzen, in der zweiten vollkommen voneinander getrennt, und es ist jetzt embryologisch verständlich, daß, wenn die zweite Dentition zum Durchbruch kommt, leichtlich der Fall eintreten kann, daß die beiden Ersatzzähne, die ich P'_2a und P'_2b nennen will, in ihrer Entwickelung auch später getrennt bleiben, und daß also an Stelle eines einheitlichen Zahngebildes deren zwei auftreten.

Ich werde später noch einmal darauf zurückzukommen haben.

Während sich an dem Doppelzahne Prämolar 2 eine Differenzierung der Zahnkrone in einzelne Höcker noch nicht deutlich nachweisen ließ, ist dies der Fall beim Prämolar 3. An der Anlage dieses Backzahnes kann man deutlich einen größeren Mittelhöcker und je einen davor und dahinter liegenden kleineren Höcker unterscheiden. Die Zahnleiste hängt mit dem teilweise rückgebildeten Schmelzorgan nur an einer Seite durch eine dünne Brücke zusammen, an ihrem freien Ende bildet sie den auf dem kolbenförmigen Stadium stehenden Ersatzzahn.

Wir kommen nunmehr zur Anlage des vierten Prämolaren, von dem uns Fig. 19 ein Querschnittsbild liefert. Hier sehen wir die große Zahnanlage, welche an ihrer Spitze eine ansehnliche Dentinkappe abgelagert hat, umgeben von dem noch intakten Schmelzorgan, welches zu beiden Seiten der Zahnspitze noch Schmelzpulpa enthält.

Auch die Ablagerung von Schmelz hat bereits begonnen. In Zusammenhang mit der Zahnleiste steht das Schmelzorgan nur

---

1) Vergl. anat. und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren, 2. Teil, Kap. VI, p. 444. Denkschriften der Med.-naturw. Gesellschaft in Jena, III. Bd.

durch einen dünnen Strang, welcher beide miteinander verbindet. Die Zahnleiste selbst ist eine durchaus kompakte Lamelle, die an der Innenseite der Zahnanlage entlang in die Tiefe verläuft und seitlich und etwas nach hinten zu von ihr eine ganz mächtige Anschwellung zeigt, die als nichts anderes als die Ersatzzahnanlage zum Prämolaren 4 aufgefaßt werden kann.

Recht interessant ist die Anlage des ersten Molaren. Hier nimmt das Schmelzorgan der etwas kleineren Zahnanlage zwar teilweise die Zahnleiste als innere Wandung auf, die letztere hat aber bereits einen ganz ansehnlichen freien unteren Teil, der im hinteren Teil der Zahnanlage von ihr getrennt und parallel mit ihr in die Tiefe verläuft (Fig. 20). Wenn es auch nicht zur Anlage eines Ersatzzahnes kommt, so ist doch auch hier wie bei den vorhergehenden Prämolaren die Zahnanlage im wesentlichen der ersten Dentition zuzurechnen.

Ob sich hier die Zahnleiste noch weiter von dem Schmelzorgan differenziert, oder ob sie auf diesem teilweise verschmolzenen Zustande verharrt und in ihrem freien Ende zu Grunde geht, vermag ich auf Grund meines Materiales nicht zu entscheiden, halte es aber für unwesentlich gegenüber der Feststellung der Thatsache, daß der erste echte Molar ebenfalls zu derselben Serie gehört, wie die vorhergehenden Anlagen, nämlich zur ersten Dentition, und sich morphologisch nur dadurch von ihnen unterscheidet, daß in der inneren Wandung seines Schmelzorganes ein Teil des Materiales mitenthalten ist, welches bei den Prämolaren den Ersatzzahn liefert.

Auf Fig. 20 sieht man übrigens einen starken, kolbigen Ast auch nach außen von der Zahnanlage abgehen. Wir haben schon öfter im Laufe dieser Untersuchung Gelegenheit gehabt, derartige vor der Anlage der ersten Dentition verlaufende Sprossen zu beschreiben, und ich glaube, daß man auch hier daran denken kann, diese Epithelsprossen als rudimentäre Anlagen einer ursprünglich vor der ersten Dentition vorhandenen Zahnserie aufzufassen.

Der hinter der Anlage des ersten Molaren gelegene Rest der Zahnleiste verschwindet bald, nicht ohne vorher noch eine kleine Anschwellung geliefert zu haben, die man als die rudimentäre Anlage eines vierten Molaren aufzufassen hat. Daß wir hier eine rudimentäre Anlage vor uns haben, läßt sich an dem auftretenden Degenerationsprodukt, einer großen Epithelperle, erkennen. Vergegenwärtigen wir uns, daß, wie bereits von früheren Forschern hervorgehoben ist, eine Variabilität in der Zahnzahl bei Robben

dadurch eintreten kann, daß sich ein sechster Backzahn am hinteren Ende der Zahnreihe entwickelt, so können wir verstehen, daß dieser letzte Backzahn sich noch embryonal anlegt, hier gewöhnlich aber nicht zur Ausbildung kommt, sondern sehr frühzeitig rudimentär wird. Es ist natürlich noch nicht bewiesen, daß sich die mehr oder weniger rudimentäre Anlage eines solchen sechsten Backzahnes konstant in allen Seehundsgebissen findet, sondern vielmehr bis jetzt nur in dem einen vorliegenden Falle, sowie bei einem Embryo von Phoca barbata von Tauber konstatiert.

Späteren Untersuchungen muß es vorbehalten bleiben, festzustellen, ob sich die Anlage des sechsten Backzahnes konstant im Seehundsgebisse vorfindet. Ich halte es deshalb nicht für unwahrscheinlich, weil an den beiden einzigen größeren Embryonen, welche daraufhin jetzt untersucht worden sind, diese Anlagen nachgewiesen werden konnten.

Fassen wir die Resultate unserer entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen an diesen 3 verschieden großen Embryonalstadien mit den in der Litteratur enthaltenen Angaben zusammen, so ergiebt sich folgendes: Was zunächst die Form der Zähne anbetrifft, so zeigt die Entwickelungsgeschichte, daß die Ausbildung der seitlichen Höcker, welche wir an den Backzähnen des erwachsenen Tieres treffen, erst in eine spätere Embryonalzeit fällt. Die beiden jüngsten Stadien zeigen noch keine Spur davon, und erst im dritten Stadium treten sie auf.

Ferner tritt bei den Pinnipediern die eigentümliche Erscheinung ein, daß die erste Dentition schon sehr frühzeitig — fast stets intrauterin — verschwindet. Leche[1]) hat bereits ausgeführt, daß bei den Formen, welche durch eine stärkere Vereinfachung ihrer Backenzähne sich dem homodonten Typus am meisten nähern (Halichoerus, Cystophora und Macrorhinus) die erste Dentition viel schwächer ist als bei Phoca, daß also Homodontie und Monophyodontismus Hand in Hand gehen. Doch kann ich ihm nicht vollkommen beipflichten, wenn er schreibt: „Falls nämlich die eine Zahngeneration oder das Zahnsystem überhaupt überflüssig oder von untergeordneter Bedeutung geworden ist, können wir uns keine Ursache — außer Funktionswechsel und gänzlich verschiedener Nahrungsart beim jungen und alten Tiere — denken, welche das Auftreten der anderen Zahnreihe erfordern könnte. Vielmehr beobachten wir, wie das eine Gebiß in demselben Maße

1) l. c. p. 541.

rudimentär wird und schwindet, als das persistierende Gebiß der regressiven Entwickelung anheimfällt.“ Der Grund, weshalb Homodontie und Monophyodontismus gleichzeitig auftreten, scheint mir vielmehr für die Zahnwale und Pinnipedier in erster Linie darin zu liegen, daß ein Zahnwechsel die Fähigkeit, ihre Nahrung zu erbeuten, in hohem Maße einschränken müßte. Bei beiden Ordnungen fischfressender Säugetiere ist durch das Auftreten der Homodontie zwar bekundet, daß den einzelnen Zähnen keine Spezialfunktionen mehr zukommen, es ist damit aber nicht gesagt, daß das Gebiß rudimentär zu werden braucht. An Stelle der Spezialfunktionen tritt für alle Zähne eines derartigen Gebisses eine neue gleichartige Funktion, nämlich die glatte Beute zu ergreifen und festzuhalten, und in Uebereinstimmung mit dieser einheitlichen Funktion gewinnen auch die einzelnen Zähne einheitliche Gestalt. Die Bedeutung eines solchen Gebisses beruht also jetzt auf der vollkommenen Gleichartigkeit seiner Komponenten. Ein eintretender Zahnwechsel würde diese Gleichartigkeit im empfindlichsten Maße stören und damit das gesamte Gebiß für einige Zeit fast funktionslos machen. Ich betrachte daher die Erscheinung, daß ein Zahnwechsel unterbleibt, als direkt mit der Funktion des homodonten Gebisses zusammenhängend.

Andererseits will ich nicht bestreiten, daß eine Rückbildung des Gebisses leichter von einem homodonten als von einem heterodonten Gebisse seinen Ausgang nehmen kann, da im ersten Falle nur eine einzige Funktion der Bezahnung in Betracht kommt und diese leichter von anderen Teilen der Mundhöhle, z. B. den Kieferrändern, übernommen werden kann.

Es entsteht nun die weitere sehr wichtige Frage, weshalb in dem einen Falle, bei den Zahnwalen, die erste Dentition, im anderen, bei den Pinnipediern, die zweite Dentition zur vollen Entfaltung kommt. Zur Entscheidung ist der phylogenetische Gesichtspunkt maßgebend. Bei den älteren Säugetieren hat die erste Dentition das Uebergewicht über die zweite und kann ganz oder teilweise persistieren, bei den höheren Formen beginnt die zweite Dentition zu dominieren, und die erste hat nur eine kurze Funktionsdauer. Da nun die uns unbekannten Vorfahren der Zahnwale auf jeden Fall sehr primitive Säugetiere gewesen sind, so ist es erklärlich, wenn bei den Odontoceten die erste Dentition persistiert, die Pinnipedier dagegen haben sich in viel späterer Zeit von höher organisierten carnivorenähnlichen Vorfahren abgezweigt und haben wie diese eine stärker ausgebildete zweite

Dentition. Ein Umstand, welcher den Zahnwechsel bei letzteren noch im embryonalen Leben begünstigt, ist die lange Dauer der Tragzeit und die enorme Größe der Jungen, welche bei Halichoerus grypus z. B. bei der Geburt über die Hälfte der Größe der Mutter erreichen. Die kurze, höchstens 3—4 Wochen dauernde Säugeperiode fällt demnach gerade in die Zeit, in welcher die erste Dentition bereits verschwunden, die zweite im Durchbrechen begriffen ist.

Wie bei allen anderen Säugetieren erfolgt auch bei den Pinnipediern die Anlage der ersten Dentition seitlich nach außen von der Zahnleiste, welche zuerst eine kompakte, senkrecht zur Anlage der Lippenfurche stehende Epithellamelle darstellt, später durch starke Wucherungen in ein Netz verschlungener Epithelstränge sich auflöst. Die Anlage des ersten Molaren verzögert sich etwas gegenüber der der vorhergehenden Zähne, in älteren Stadien legt sich (ob allgemein?) ein zweiter Molar an, der gelegentlich zum Durchbruch kommt, meist aber resorbiert wird. Sehr stark verzögert erscheint die Anlage des ersten Prämolaren, der in den beiden ersten Stadien noch auf dem kolbenförmigen Stadium steht, während die anderen Zähne bereits einen viel höheren Ausbildungsgrad erreicht haben. Der häufigen Angabe gegenüber, daß der erste Prämolar nur in der zweiten Dentition vorkomme, ist daraufhin zu verweisen, daß seine wohlausgebildete Anlage, welche sich in meinem größten Stadium vorfindet, der ersten Dentition zugehört, was unwiderleglich daraus hervorgeht, daß seitlich nach innen von ihr sich die freie Zahnleiste ein Stück fortsetzt. Daß es auch zum Zahnwechsel beim ersten Prämolaren kommt, scheint mir aus Tauber's Angaben an einem älteren Embryo von Phoca groenlandica hervorzugehen, wo im Inneren einer über dem Prämolar 1 zweiter Dentition liegenden Alveole ein kleines, quarzähnliches Konkrement sich fand, welches mit Zellen des Schmelzorganes bedeckt war. Das scheint demnach der Rest des Prämolaren 1 erster Dentition zu sein, welcher in meinem Stadium III noch vollkommen entwickelt ist (Fig. 18). Der Zahnwechsel erfolgt demnach intrauterin. Wir haben also bei den Phociden nicht, wie fast durchweg angegeben, drei Prämolaren erster Dentition, sondern vier. Die Zahnformel für das Milchgebiß ist: $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{4-4}{4-4}$.

Eine weitere wichtige Frage ist die: Gehören die echten Molaren der ersten oder der zweiten Dentition an? Bekanntlich

gehen die Ansichten darüber sehr auseinander, und die vielen Widersprüche, welchen wir in der Litteratur begegnet sind, sind auf die große Unsicherheit der Grundanschauungen zurückzuführen. Die vorliegenden Präparate von Phoca groenlandica zeigen unwiderleglich, daß einmal die echten Molaren nimmermehr der zweiten Dentition angehören, wie von vielen Seiten angenommen, daß ferner die Annahme einer dritten Dentition (Wortman) ganz überflüssig ist, sondern daß sie vielmehr auf dieselbe Weise entstehen wie die vorausgehenden Prämolaren erster Dentition, mit dem einzigen Unterschiede, daß es nicht zur Bildung eines eigenen Ersatzzahnes kommt. Die echten Molaren gehören also im wesentlichen zur ersten Dentition.

Der erste Molar bildet einen Uebergang von den Prämolaren zu dem zweiten Molaren. Während bei dem zweiten Molaren das freie Ende der Zahnleiste, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, sich kaum noch von der Schmelzorgananlage differenziert, vielmehr dessen innere Wandung bildet, ist beim ersten Molaren diese Differenzierung des freien Zahnleistenendes (Fig. 20) viel deutlicher, wenn auch nicht so weitgehend wie bei den vorausgehenden Prämolaren. Mit der beim ersten Molaren vorhandenen Anlage eines freien Zahnleistenendes ist die Möglichkeit der Ausbildung eines Ersatzzahnes gegeben, in welchem Falle also aus dem echten Molaren ein Prämolar würde. Einen scharfen morphologischen Unterschied zwischen Prämolaren und Molaren können wir daher nicht aufstellen, indem der erste Molar zwischen beiden einen Uebergang bildet. Es läßt sich nur ganz allgemein sagen, daß das Material, welches beim Prämolaren zur Bildung des Schmelzorganes des Ersatzzahnes verwandt wird, sich beim echten Molaren nur unvollkommen oder gar nicht von der Zahnanlage differenziert, sondern zur Innenwand des Schmelzorganes wird. Es besteht also die nach innen gelegene Wand des der ersten Dentition angehörigen Schmelzorganes eines echten Molaren aus dem Material — der unteren Zahnleistenstrecke — aus welchem bei den Prämolaren die Ersatzzahnanlage gebildet wird.

Wenn wir von dem von mir in früheren Arbeiten entwickelten, durchaus berechtigten Gedanken ausgehen, daß das Gebiß der Säugetiere zu homologisieren ist mit dem in mehreren Dentitionen aufeinander folgenden Gebisse von reptilienähnlichen Vorfahren, so werden wir für die echten Molaren zu dem Schlusse kommen, daß hier nur eine Dentition zur vollkommenen Anlage kommt, und die anderen unterdrückt worden sind, indem das Material, aus

dem sie sich hätten bilden können, mit zur Bildung der einmaligen Zahnanlage verwandt worden ist. Es ist also eine Verschmelzung der Anlage der ersten Dentition mit dem Keime, welcher die folgende Dentition enthielt, eingetreten, und es läßt sich daher auch sagen, daß die echten Molaren ein Verschmelzungsprodukt der Anlagen erster Dentition mit dem Materiale, aus dem sonst die zweite Dentition entsteht, darstellen.

Eines erhellt mit Sicherheit aus vorliegenden Untersuchungen, daß es nämlich ganz falsch ist, die echten Molaren, wie allgemein angenommen, der zweiten Dentition zuzurechnen, daß sie vielmehr im wesentlichen der ersten Dentition angehören, und es liefern diese Studien am embryonalen Robbengebiß eine willkommene Unterstützung zu demselben schon früher von mir am Beuteltiergebisse [1]) gewonnenen Resultate, welches Röse und Leche bei einer größeren Anzahl von Säugetieren ebenfalls gefunden haben.

Andererseits möchte ich aber betonen, daß ein Teil des Schmelzorganes des Molaren, und zwar seine Innenwand, aus dem unteren Ende der Zahnleiste, also aus dem Material gebildet wird, welches in potentia die Anlage der zweiten Dentition enthält, und von diesem Gesichtspunkte aus habe ich in einer unlängst erschienenen Arbeit [2]) die Behauptung aufgestellt, daß der Hauptunterschied zwischen Molaren und Prämolaren darin beruht, daß bei letzteren beide Dentitionen getrennt bleiben, bei ersteren verschmelzen, wenn auch die Verschmelzung meist auf sehr frühe Stadien der Entwickelung zurückverlegt wird. Daß diese Verschmelzung gelegentlich auch später erfolgen kann, ja daß es bis zur Bildung einer kleinen Ersatzzahnanlage seitlich nach innen von der Hauptzahnanlage kommen kann, die erst später miteinander verschmelzen, dafür habe ich bei Phocaena communis [3]) den Beweis gefunden.

Ein ferneres Resultat unserer Untersuchung der Entwickelung des Robbengebisses ist folgendes: Im Laufe der Entwickelung des Gebisses treten nicht nur die beiden, mit erster und zweiter Dentition anderer Säugetiere

1) Kükenthal, Das Gebiß von Didelphys, ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Beuteltiergebisses. Anat. Anz. 1891, p. 665.

2) Kükenthal, Vergl.-anatom. und entwickelungsgeschichtl. Untersuchungen an Waltieren. Denkschriften der Med.-nat. Ges., Jena 1893, Bd. III, p. 448.

3) Denkschriften der Med.-nat. Gesellsch., Jena 1893, Bd. III, p. 409.

zu homologisierenden Dentitionen auf, sondern es können in der ersten Anlage vier aufeinander folgende Dentitionen vorhanden sein. Eine von den beiden accessorischen Dentitionen dokumentiert sich als ein starker Epithelsproß, welcher nach außen von der Milchbezahnung abgeht und ein kolbenförmiges Ende besitzt. Ganz ähnliche Bildungen fand Leche gelegentlich bei Erinaceus und Didelphys, und von mir wurde ihr konstantes Vorkommen innerhalb der Entwickelung der Bartenwale beobachtet [1]), wo sie einen höheren Grad der Entwickelung erreichen können.

Sind so die vor der ersten Dentition liegenden Epithelsprossen die letzten Reste einer ehemaligen, bei den Säugetieren geschwundenen Zahnreihe, so sind auch andererseits Andeutungen einer vierten Dentition vorhanden, und zwar habe ich dieses Vorkommnis beschrieben vom Eckzahn des Unterkiefers des größten Stadiums. Die wohl ausgebildete Eckzahnanlage (Fig. 16) liegt hier nicht am Ende der Zahnleiste, sondern seitlich nach außen von ihr, so daß es also zur Ausbildung eines freien, nach innen von der zweiten Dentition verlaufenden Endes der Zahnleiste kommt. Damit ist die Möglichkeit der Ausbildung einer neuen Dentition gewährleistet.

Einen ganz ähnlichen Befund erwähnt Leche [2]) von Prämolar 3 und 4 des Igels. „Wir finden somit, daß auch bei Ersatzzähnen sich der Schmelzkeim, wenn er das glockenförmige Stadium erreicht hat, sich von dem Schmelzleistenende emancipieren kann. Hieraus ergiebt sich die Möglichkeit einer dritten Dentition.“ Eine glänzende Bestätigung seiner Annahme erhielt Leche durch Auffindung eines ausgebildeten Zahnes, welcher bei einem Erinaceus medialwärts vom oberen Prämolar 4 (zweiter Dentition) sich ausgebildet hatte.

Schließlich möchte ich noch auf eine im Robbengebiß sehr häufige Erscheinung, nämlich die der sekundären Zahnvermehrung zurückkommen, nachdem ich diese Frage in einer letzthin erschienenen Arbeit [3]) bereits insoweit behandelt habe, als es mir zur Zurückweisung der darauf gestützten Bateson'schen Anschauungen nützlich erschien.

---

1) l. c. p. 427.

2) Leche, Studien zur Entwickelung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. 1893, p. 517.

3) Denkschriften der Med.-nat. Ges., 1893, Bd. III.

Wir müssen dabei scharf unterscheiden zwischen einer sekundären Zahnvermehrung, welche dadurch auftritt, daß sich zwischen die Backzähne ein überzähliger einschiebt, und zwischen einer anscheinenden Zahnvermehrung, die ihre Ursache im Erscheinen eines zweiten Molaren hat. Betrachten wir letzteres Vorkommnis zuerst, so ergeben sich aus der Litteratur eine nicht geringe Menge von Fällen, in denen das Auftreten eines solchen Backzahnes beschrieben wird. Zum Gegenstande eigener Untersuchungen wurden diese „Anomalien" gemacht von SAHLERTZ [1]), der sie an einer großen Anzahl verschiedener Robbenschädel untersucht, und vor ihm von NEHRING [2]) bei Halichoerus grypus, welcher den 6. Backenzahn im Oberkiefer so häufig auffand, daß er die Zahnformel aufstellt: $\frac{3}{2}$, $\frac{1}{1}$, $\frac{5}{5}$ oder $\frac{6}{5}$.

Von seiten um die Existenz exakter Zahnformeln besorgter Forscher wurde diese Zahnvermehrung am Ende der Zahnreihe sehr stiefmütterlich behandelt, sie erschien ebenso unwillkommen wie die sekundäre Zahnvermehrung durch Einschiebung eines accessorischen Zahnes, welche beide Erscheinungen früher nicht voneinander geschieden wurden. So kämpft REINHARDT gegen STEENSTRUP und später SAHLERTZ gegen TAUBER, der allerdings etwas kühn auf seinen einen Befund an einem Embryo von Phoca barbata hin die Zahnformel veränderte, und stets wird dabei von „überzähligen Zähnen" als ganz gelegentlich auftretenden Mißbildungen gesprochen.

Bleiben wir zunächst bei dem Auftreten eines zweiten Molaren, so haben wir zu konstatieren, daß bei den beiden einzigen Embryonen, welche von geeigneter Größe waren und daraufhin untersucht worden sind, sowohl von TAUBER wie von mir seine Anlage konstatiert worden ist. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle kommt der zweite Molar nicht zum Durchbruch, es existiert aber andererseits eine nicht geringe Anzahl von Fällen, in denen sein Erscheinen beobachtet worden ist. Liegt es da nicht nahe, daran zu denken, daß wie bei den Otariiden so auch bei den Phociden der zweite Molar sich wohl anlegt, aber nicht wie bei ersteren stets, sondern nur gelegentlich zum Durchbruch

1) J. SAHLERTZ, Om nogle Anomalier i Saelernes Tandsaet. Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn, 1878, p. 275.

2) NEHRING, Ueber Gebiß und Skelett von Halichoerus grypus. Zool. Anzeiger, 1873, p. 610.

3) l. c. Denkschriften, Bd. III, p. 446.

kommt? Hatte ich in meiner letzthin veröffentlichten Arbeit geschrieben, daß dieser gelegentlich auftretende zweite Molar eine neue Acquisition sei, so möchte ich diesen Satz jetzt auf Grund der vorliegenden entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen dahin abgeändert wissen, daß ich den gelegentlich noch erscheinenden 6. Backzahn der Phociden für homolog dem 6. Backenzahn der Otariiden halte, und daß dieser Backenzahn bei den Phociden im Verschwinden begriffen ist.

Auch den Grund für das allmähliche Verschwinden dieses Zahnes glaube ich angeben zu können. Wie bekannt hat sich das Gebiß der Robben einem teilweisen Funktionswechsel unterzogen. Die Backzähne haben das Geschäft des Zermalmens und Kauens der Speise aufgegeben und dienen wie die vorderen Zähne nur mehr dem Ergreifen der glatten Beute. Für diese Funktion kommen aber besonders die vorderen Zähne in Betracht, während die hintersten sich wenig oder gar nicht daran beteiligen können. Das Schwergewicht der Funktion des Gebisses wird damit nach vorn gelegt, und das ist meines Erachtens der Grund, weshalb bei der ältesten Gruppe der Pinnipedier, den Phociden, der letzte Backzahn im allmählichen Verschwinden begriffen ist.

Ganz der gleiche Grund, welcher das Schwinden des letzten Backzahnes bewirkt, ruft auch das Erscheinen überzähliger Zähne zwischen den Backzähnen hervor. Wie ich schon in meinen früheren Bemerkungen über das Robbengebiß [1]) hervorgehoben habe, müssen wir bei diesen Tieren den Beginn eines Prozesses annehmen, der bei anderen fischfressenden Säugetieren, den Zahnwalen, zur Bildung einer langen Schnauze geführt hat, nämlich der Prozeß einer sekundären Verlängerung der Kiefer. Es ist ja von vornherein leicht einzusehen, daß bei Fische erhaschenden Tieren eine lange Schnauze zweckdienlicher ist, als eine kurze. Bei den Zahnwalen konnte ich den embryologischen Nachweis liefern, daß diese Kieferverlängerung erst im Laufe der Entwickelung eintritt, also eine sekundäre, spät erworbene Eigenschaft ist; bei den Phociden ist dieser Prozeß erst in seinem Beginne, ein solcher embryologischer Nachweis daher kaum möglich. Was mir aber für die Existenz dieses Prozesses auch bei den Seehunden spricht, basiert auf folgendem. Ueberblickt man die ganz bedeutende Anzahl von Fällen wahrer sekundärer Zahnvermehrung,

1) l. c. Denkschriften, p. 446.

wie wir sie besonders durch die Untersuchungen von Steenstrup, Tauber, Sahlertz, Bateson und mir kennen gelernt haben, so werden wir sehr viele finden, in denen der accessorische Zahn ganz nahe an einen anderen gerückt ist, ja, es kommen Fälle vor, wo, wie bei Ommatophoca Rossii[1]) der accessorische Zahn mit seinem Nachbar teilweise verschmolzen erscheint. Schon früher habe ich mich dahin ausgesprochen, daß wir hier den Beginn eines Prozesses vor uns haben, den ich bei den Bartenwalen in seinen einzelnen Phasen verfolgen konnte, nämlich der Teilung von Backzähnen. Die vorliegende embryologische Untersuchung gewährt eine gewichtige Stütze für diese Ansicht. Bei der Beschreibung der Zahnanlagen im Unterkiefer des größten Stadiums von Phoca groenlandica hatte ich bereits angeführt, daß der Prämolar 2 ein Doppelzahn von doppelter Länge ist, welcher aus zwei Einzelzahnanlagen besteht, die nur durch eine schwache Dentinbrücke miteinander verbunden sind. Wohl gemerkt, gilt dies nur für den Prämolar 2 der ersten Dentition! Die Entstehung dieses Doppelzahnes, wie aller derartigen Bildungen überhaupt, denke ich mir nun so, daß gerade an der Stelle, wo sich die ursprünglich einfache Zahnanlage anzulegen im Begriffe stand, ein besonderes starkes Wachstum des Kiefers erfolgte, und daß dadurch der Anstoß zu einer Verlängerung und teilweisen Teilung der Zahnpapille gegeben wurde. Nehmen wir nun an, daß das stärkere Längenwachstum des Kiefers an dieser Stelle auch noch später eine Zeitlang fortdauerte, so können wir verstehen, daß die beiden Teile der ursprünglich einheitlichen Zahnpapille weiter auseinandergedrängt wurden, und eine Gesamtzahnanlage zustande kam, wie sie uns der eben erwähnte Milchprämolar 2 des Unterkiefers von Phoca groenlandica veranschaulicht. Immerhin ist die Zahnanlage aber noch einheitlich, während wir in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle den accessorischen Zahn vollkommen getrennt von seinen Nachbarn und häufig auch in gleich weiter Entfernung von beiden erblicken. Wie ist diese Erscheinung zu erklären? Auch dafür giebt unser entwickelungsgeschichtlicher Befund die Lösung. Bekanntlich erscheint die zweite Dentition — und um diese handelt es sich im Gebiß der untersuchten Schädel ausschließlich — bedeutend später als die erste, und so ist in unserem Falle beim Prämolar 2 der embryonalen Phoca groenlandica die Thatsache zu verzeichnen, daß zwar die beiden Teile des

1) l. c. Denkschriften, Bd. III, p. 444.

Doppelzahnes erster Dentition noch zusammenhängen, daß aber statt einer Ersatzzahnanlage sich zwei gebildet haben, je eine nach innen von jedem Teilstücke. Diese beiden Anlagen sind aber von vornherein isoliert und werden sich auch isoliert weiter entwickeln, so daß also an Stelle eines noch einheitlichen Doppelzahnes erster Dentition zwei vollkommen getrennte Zähne zweiter Dentition sich anlegen. Je nach der Stärke des Kieferwachstums zwischen beiden Zahnanlagen werden dieselben später näher oder weiter voneinander liegen, und so können wir uns jetzt das Vorkommen derartiger „accessorischer" Zähne leichtlich erklären. Kurz wiederholt: die Entstehung der so häufigen überzähligen Backzähne bei Pinnipediern beruht in erster Linie auf stärkerem Kieferwachstum, Doppelbildung der ursprünglich einheitlichen Zahnanlage erster Dentition und getrennter Anlage zweier Ersatzzahnanlagen für den entstandenen Doppelzahn.

Bereits in einer früheren Arbeit [1]) hatte ich mich gegen die von Bateson [2]) aufgestellte Ansicht gewandt, daß im Falle numerischer Variation eine Homologisierung überhaupt nicht mehr möglich wäre. Ich schrieb damals: „Ich glaube daher, daß wir, anstatt uns mit Bateson's Annahme zu beruhigen, daß die Entstehung neuer multipler Teile auf der noch unbekannten Gesetzen folgenden Variabilität beruht, besser daran thun, diese Variabilität zu studieren und die Wege ihrer Entstehung aufzudecken. Alsdann werden wir in der Lage sein, die von Bateson so entschieden negierte Homologisierung auf einwandsfreier Basis durchzuführen." Hatte ich damals nur die vergleichende Anatomie, so habe ich jetzt auch die Entwickelungsgeschichte herangezogen, und ich hoffe durch meine Ausführungen gezeigt zu haben, welcher Wert der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung zur Lösung der Frage nach der Homologie der Zähne zukommt.

Jena, 5. Juli 1893.

---

1) l. c. Denkschriften der Jen. Ges., Bd. III, 1893, p. 446.
2) Bateson, l. c.

Tafelerklärung.

Tafel III und IV.

Tafel III. Querschnitte durch die Zahnanlagen eines Embryos von 12 cm Länge von Trichechus Rosmarus. Sämtliche Abbildungen sind angefertigt mit Cam. lucida. Zeiß Obj. A, Oc. 2, und auf $^2/_3$ verkleinert.

Fig. 1. Querschnitt durch den vordersten Teil der Zahnleiste im Oberkiefer. *l* = Anlage der Lippenfurche, *z* = Zahnleiste.

Fig. 2. Eckzahnanlage erster und zweiter Dentition des Oberkiefers.

me = Mundhöhlenepithel,
zl = Zahnleiste,
zp. ez$_1$ = Zahnpapille der Eckzahnanlage erster Dentition,
ez$_2$ = Schmelzorgan der Eckzahnanlage zweiter Dentition,
schp = Schmelzpulpa,
isch = Inneres Schmelzepithel,
d = Dentin,
o = Odontoblastenschicht.

Fig. 3. Anlagen des vierten Oberkieferbackzahns.

fzl = freies Zahnleistenende,
za = Zahnanlage.

Fig. 4. Zahnleistenquerschnitt zwischen viertem und fünftem Backzahne des Oberkiefers.

Fig. 5. Anlage des fünften Backzahnes des Oberkiefers.

Fig. 6. Anlage des ersten Schneidezahnes des Unterkiefers.

rvz = Rudiment einer vorausgegangenen Zahnanlage.

Fig. 7. Eckzahnanlage des Unterkiefers.

Fig. 8. Anlage des dritten Backzahnes im Unterkiefer.

Tafel IV. Querschnitte durch die Zahnanlagen dreier Embryonalstadien von Phoca groenlandica.

Fig. 9 u. 10. Vom Stadium I.
Fig. 11—14. Vom Stadium II.
Fig. 15—20. Vom Stadium III.

Gezeichnet mit Cam. luc. Zeiß Obj. A, Oc. 2. Auf $^2/_3$ verkleinert. Fig 12 gezeichnet mit Obj. D, Oc. 2, auf $^2/_3$ verkleinert.

Fig. 9. Eckzahnanlage des Unterkiefers vom Stadium I.

Fig. 10. Vierter Backzahn des Unterkiefers vom Stadium I.

Fig. 11. Eckzahnanlage des Unterkiefers, Stadium II.

Fig. 12. Stück aus der Eckzahnanlage des Unterkiefers. Obj. D, Oc. 2.

zp = Zahnpapille,
o = Odontoblastenschicht,
d = Dentin,
sch = Schmelz,
isch = inneres Schmelzepithel,
äusch = Reste des Stratum intermedium und des äußeren Schmelzepithels,
b = Bindegewebe.

Fig. 13. Zweiter Backzahn des Unterkiefers, Stad. II.

Fig. 14. Fünfter Backzahn des Unterkiefers, Stad. II.

Fig. 15. Ersatzzahnanlage zum ersten Schneidezahn. Unterkiefer des Stad. III.

Fig. 16. Ersatzzahn zum Eckzahn des Unterkiefers, mit freiem Zahnleistenende (fzl_3). Stad. III.

Fig. 17. Netzförmig aufgelöste Zahnleiste zwischen Eckzahn und erstem Prämolar. Unterkiefer des Stad. III.

Fig. 18. Erster Backzahn des Unterkiefers des Stad. III.

Fig. 19. Vierter Backzahn des Unterkiefers des Stad. III.

Fig. 20. Querschnitt aus dem hinteren Teile des fünften Backzahnes vom Unterkiefer des Stad. III.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1126

Fig. 1.

Fig. 2

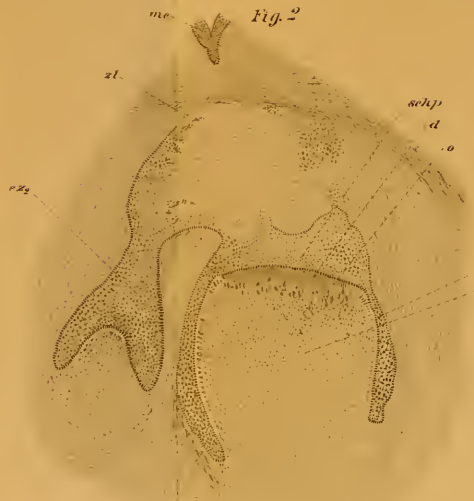


Fig. 3.

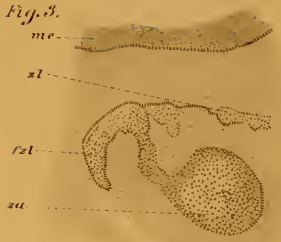


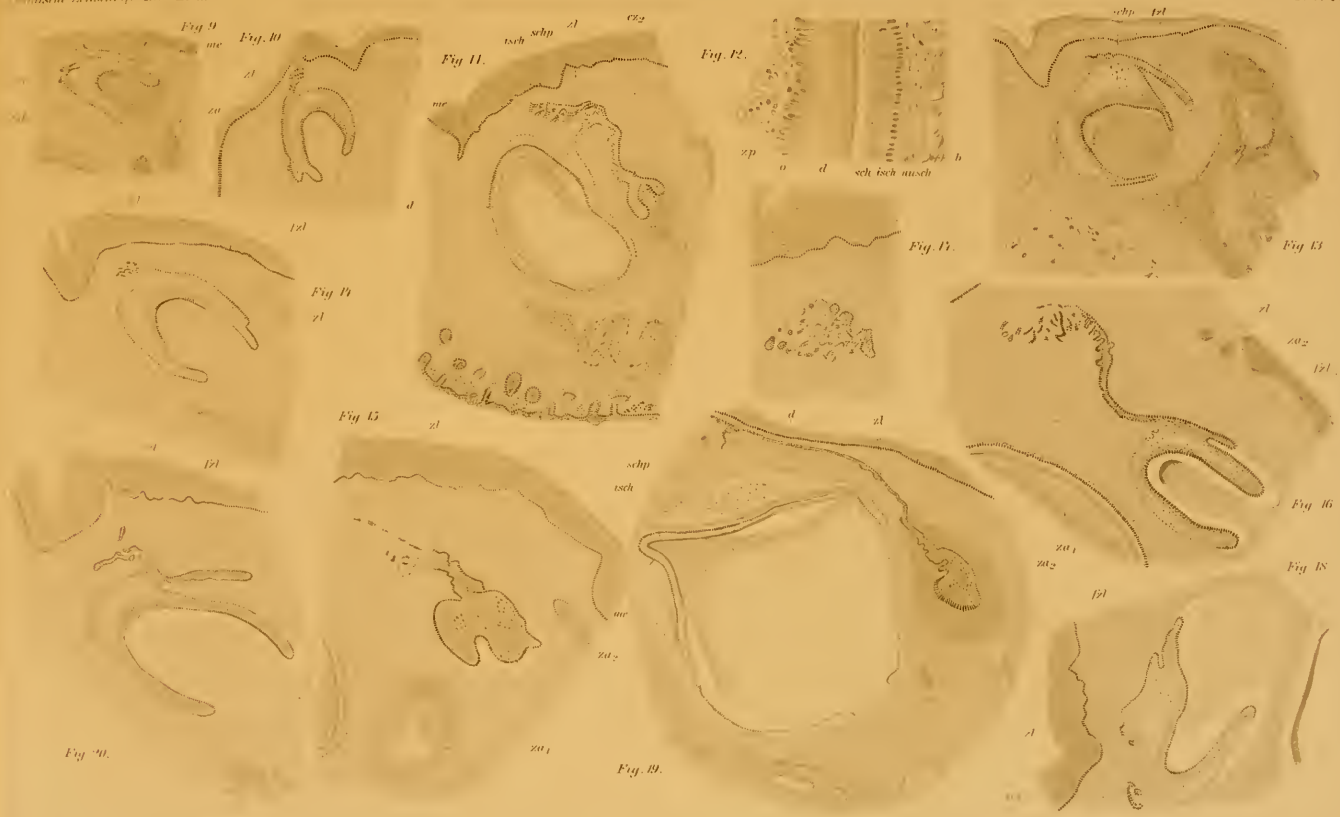
Fig. 4.

Fig. 8.

Fig. 5

Fig. 6.

Fig. 7.



Gustav Fischer

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: NF_21

Autor(en)/Author(s): Kükenthal Wilhelm

Artikel/Article: Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse. 76-118