

# Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetier-Gattung Galeopithecus Pall.

Von

**Theodor Dependorf.**

Hierzu Tafel XXIX—XXXII und 6 Figuren im Text.

---

In den letzten Jahren ist die embryologische Untersuchung der Zahnsysteme der Säugetiere eine reiche Fundgrube für die Forschung auf diesem Gebiete geworden, und besonders die älteren Säugetiergattungen haben wertvolle Aufschlüsse allgemeiner Art gegeben. Es sind aber noch viele Lücken vorhanden, und eine derselben auszufüllen, ist der Zweck vorliegender Arbeit. Die nächste Veranlassung dazu ergab sich aus der Überweisung von Material von Galeopithecus, welches Herr Prof. KÜKENTHAL von seiner letzten Reise in die Molukken heimgebracht hatte. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser seltenen und interessanten Säugetiergruppe stand bis jetzt noch aus. Herr Prof. KÜKENTHAL hatte die Liebenswürdigkeit, mir einen kleinen Embryo sowie jüngere und ältere Exemplare zur Verfügung zu stellen. Ich halte es für eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer hierfür wie für seine gütige Unterstützung während meiner Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Eine willkommene Erweiterung meines Materiales erhielt ich, indem mir der Direktor des naturhistorischen Museums zu Hamburg einen weiteren, etwas größeren Embryo zur Untersuchung überließ. Ich gestatte mir an dieser Stelle Herrn Prof. KRÄPELIN für diese bereitwillige Überlassung meinen herzlichen Dank zu sagen.

Es waren also folgende Altersstufen, die ich einer eingehenden Untersuchung unterziehen konnte.

Stadium A. Embryo I. Gesamtlänge, gemessen von der Schnauzenspitze über den Rücken bis zum After . . . . .	11,5 cm
„ B „ II. Desgleichen . . . . .	14,0 „
„ C. Neugeborenes Männchen . . . . .	19 „
„ D. Halb erwachsenes Männchen . . . . .	25,3 „
„ E. Erwachsenes Weibchen . . . . .	43,5 „

Die Länge des Kopfes, gemessen von der Schnauzenspitze über die Orbitalregion bis zur Protuberantia occipitalis externa, beträgt für

A. Embryo 11,5 cm . . . . .	4,0 cm
B. Embryo 14 cm . . . . .	4,5 „
C. Neugeborenes Männchen 19 cm . . . . .	5,3 „
D. Halb erwachsenes Männchen 25,3 cm. . . . .	6,5 „
E. Erwachsenes Weibchen 43,5 cm . . . . .	9,0 „

Von sämtlichen Exemplaren fertigte ich lückenlose Schnittserien durch Unter- und Oberkiefer an, die frontal gelegt wurden. Die Behandlungsweise war für die einzelnen Altersstufen eine verschiedene. Ich erzielte sowohl mit der wässrigen als auch mit der alkoholhaltigen Entkalkungsflüssigkeit gute Resultate und erhielt mit der ROESE'schen Doppelfärbung bei den Embryonen gute Präparate. Die älteren Exemplare färbte ich in alkoholischer Karminlösung.

Bei einer vorübergehenden Anwesenheit in Hamburg hatte ich Gelegenheit, im dortigen Museum die Bezahnung zweier Galeopitheci Philippinenses WATERH., eines Weibchens von 39 cm und eines Männchens von 30,7 cm äußerlich zu durchmustern. Ich habe sie unter den Zeichen F und G rubriziert.

Die merkwürdige Form des jüngsten Embryos hat mich veranlaßt, sie durch eine Zeichnung wiederzugeben. Fig. 1 giebt eine Ansicht seiner Gestalt und Größe. Der Embryo liegt in seiner Flughaut versteckt, die zum Teil über den Kopf gezogen ist. Bei *a* befindet sich der Kopf, bei *b* der Schwanz und die hinteren Extremitäten, bei *c* die vordere, linke Hand. Fig. 2 und 3 zeigen die Kopfform in einfacher und doppelter Größe.

---

WATERHOUSE<sup>1)</sup> trennt Galeopithecus Pall. in zwei Arten und bezeichnet die gemeine Art, welche auf Java, Borneo, Sumatra lebt, als Galeopithecus Temminckii WATERH. und die zweite Art,

1) WATERHOUSE, On the genus Galeopithecus. Transact. Zool. Soc. London, Bd. II, 1841.

welche auf den Philippinen vorkommt, als *Galeopithecus Philippinensis* WATERII. Beide Arten lagen mir zur Beobachtung vor.

Das eigenartige Gebiß dieser Tiere hat von jeher das Interesse der Beobachter auf sich gezogen. In der äußeren Gestaltung und Form seiner Zähne ist es daher bereits vielfach beschrieben worden. OWEN<sup>1)</sup>, BLAINVILLE<sup>2)</sup>, GIEBEL<sup>3)</sup>, GRUBE<sup>4)</sup> geben davon Beschreibungen. Eine allgemein anerkannte Zahnformel für die Bezeichnung des *Galeopithecus* gab es lange Zeit ebensowenig, als eine Einigkeit in der Ansicht über seine Stammeszugehörigkeit. LECHE hat das Verdienst, zuerst hierin Klarheit geschafft zu haben. Wir verdanken ihm eine vergleichend-anatomische Untersuchung: „Über die Säugetiergattung *Galeopithecus*“. Er giebt der Gattung der Pelzflatterer eine Specialstellung, welche sie als „ein Versuchsgenus“ den heutigen Insektivoren speciell *Menotyphla* am nächsten und ebenfalls den Chiropteren nahe bringt, während sie sich von den Prosimiern am weitesten entfernt. *Galeopithecus* ist eine sehr alte Tierform, „welche als ein wenig modifizierter Nachkomme des Urstammes der Chiropteren zu betrachten ist“<sup>5)</sup>. „Er ist ein mit Patagium ausgerüsteter Herbivore.“ Auch das Zahnsystem berührt LECHE in seiner Abhandlung. Besonders das Verhalten beider Dentitionen zu einander ist von ihm als ein wichtiges Moment zum Verständnis der Bezeichnung des *Galeopithecus* klargelegt worden. Wie LECHE erwähnt, haben BLAINVILLE und OWEN bereits vor ihm kurze Beschreibungen und Abbildungen über das Milchgebiß gegeben. Diese Angaben decken sich nicht trotz Untersuchungen an gleichalterigen Exemplaren und trotz vollkommen übereinstimmender Abbildungen. Die Verschiedenheit der Auffassung, besonders was den Unterkiefer betrifft, ist durch den ungleichmäßigen Zahnwechsel des *Galeopithecus* bedingt, wie LECHE nachgewiesen hat. Ein anderer Autor, GRUBE, äußert sich in eigenartiger Weise und nimmt auf Grund einer Untersuchung am Schädel eines erwachsenen Tieres an, daß nach Analogie mit den Verhältnissen an den Schädeln der Lemuriden und *Pteropus* der Zwischenkiefer der *Galeopithecii* gänzlich zahlos sei. Er stellt daher die Zahnformel  $\frac{0}{2}:\frac{1}{1}:\frac{2}{2}:\frac{5}{5}$  auf.

1) OWEN, *Odontography*, 1840—1845, p. 435, Pl. 114.

2) BLAINVILLE, *Ostéograpy*, 1839—64. Artikel *Lemur* S. 44.

3) GIEBEL, Säugetiere in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, Abt. 5.

4) GRUBE, *Galeopithecus volans* L. 48. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur, 1871, S. 65.

5) LECHE, Über die Säugetiergattung *Galeopithecus*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXI, No. 11, S. 77.

Der Irrtum beruht darauf, daß an dem ihm zur Hand liegenden Schädel von Galeopithecus die Sutura intermaxillaris verwachsen war. Die rein systematischen Arbeiten, welche die verschiedenartigsten Zahnformeln bringen, übergehe ich und bemerke nur, daß folgende Zahnformeln für Galeopithecus aufgestellt worden sind:

CARUS	$\frac{1 \cdot 1 \cdot 6}{2 \cdot 1 \cdot 6}$
CLAUS	$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 4}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 4}$
CUVIER	$\frac{1 \cdot 1 \cdot 6}{3 \cdot 1 \cdot 5}$
GIEBEL	$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$
GRUBE	$\frac{0 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 5}{2 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 5}$
VON DER HOEVEN	$\frac{2 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 4}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 4}$
LECHE	$\frac{2 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 3 \cdot 3}$
LINNÉ	$\frac{2 \cdot 1 \cdot 5}{3 \cdot 1 \cdot 5}$
OWEN	$\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$

Die wichtigen Angaben von LECHE will ich in kurzen Zügen wiedergeben:

Der Zahnwechsel findet auffallend spät statt. „Alle Molaren (vielleicht mit Ausnahme des oberen  $M_3$ ) und des unteren  $I_3$  funktionieren eine Zeit lang zusammen mit den Zähnen der ersten Dentition<sup>1)</sup>.“ „Die Annahme, daß die sogenannten echten Backzähne (Molaren) morphologisch zu derselben Dentition wie die sogenannten Milchzähne, also zum ersten sogenannten Milchgebiß zu zählen sind, wird einem hier besonders nahe gelegt, wo die ‚Milchzähne‘ mit den permanenten Molaren eine kontinuierliche Reihe bilden, und erstere nur wenig mehr entwickelt sind als letztere.“ Die Formel für die permanenten Zähne ist:  $I \frac{2}{3} Pm \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$ .

„Die Prämolaren des Unterkiefers sind Differenzierungsprodukte der Molaren; die vordere Hälfte verlängert und verschmälert sich zu einer Schneide, und zwar successive, indem dieser Umwandlungsprozeß bei  $Pm_3$  nur angedeutet, bei  $Pm_2$  deutlicher hervortritt, während bei  $Pm_1$  auch die hintere Hälfte dieselbe Umwandlung erfährt.“ Ähnlich verhält es sich im Oberkiefer. Der 3. untere Id wird sehr früh ersetzt; er ist einfach stiftförmig und fällt weit früher aus als seine Altersgenossen.  $I_3$  funktioniert daher als erster Ersatzzahn im Kiefer zusammen mit dem Milchgebiß. Auf diesem Vorkommnis beruhen die Irrtümer in den bisher gemachten Angaben des Zahnersatzes. „Die für Galeopithecus eigentümliche Ausbildung des Zahnsystems ist in beiden Dentitionen gleich stark ausgeprägt; der obere  $Md_2$  hat sich — abweichend von der sonst

1) LECHE, Über die Säugetiergattung Galeop. Kongl. S. Vet. Akadem. Handlingar, Bd. XXI, No. 11, S. 56—60.

giltigen Regel — sogar noch weiter vom Molartypus entfernt als sein Nachfolger in der zweiten Dentition.“

„Die für Galeopithecus charakteristische Zahnform ist eine phylogenetisch sehr alte Bildung, welche schon seit lange so vollkommen der Lebensweise sich angepaßt und eine solche Konstanz erworben hat, daß die charakteristischen Merkmale in beiden Dentitionen etwa gleich stark ausgeprägt sind.“

„Der untere Galeopithecus-Schneidezahn ist durch allmähliche Verbreiterung und wiederholte Zackenbildung eines Zahnes, welcher zunächst mit dem Schneidezahn bei Tupaia resp. Indrisinae übereinstimmte, entstanden.“

„Der obere  $I_2$  und der obere  $Pm_1$  sind zweiwurzellig. Der erste Prämolare ist der Eckzahn. Diese Beschaffenheit ist nicht etwas für Galeopithecus Eigentümliches, sondern vielmehr ein für eine große und phylogenetisch alte Gruppe gemeinsames, primitives Anfangsstadium.“

Ich habe diese Angaben zum größten Teil mit den eigenen Worten des Verfassers wiedergegeben. Im wesentlichen konnte ich auf Grund meiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung das bestätigt finden, was LECHNE als Befund seiner Untersuchungen an zwei jungen Exemplaren (junges Männchen: Länge von der Schnauzenspitze bis zum After 0,163 m, und neugeborenes Tier: Länge von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Beckenrand 0,100 m) angegeben hat. In mancher Hinsicht glaube ich aber auf Grund meines reichlicheren und teilweise jüngeren Materiales weiter gekommen zu sein.

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über. Als Zahnformel stelle ich für das persistierende Gebiß auf:

$$\frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} \text{ oder } \frac{I_1 \ I_2 \ C \ (\text{fehlt}) \ Pr_{1-3} \ M_{1-3}}{I_2 \ I_3 \ C \ Pr_{1-3} \ M_{1-3}}$$

Mit I werden die Schneidezähne, mit C die Eckzähne, mit Pr die Prämolaren und mit M die Molaren bezeichnet. Zur Charakterisierung der Zähne der ersten Dentition wird dem Buchstaben I, C, Pr oder M jedesmal ein kleines d angefügt, wie das bisher geschehen ist. So ist z. B.  $Id_2$  der zweite Schneidezahn der ersten Dentition. Die Abkürzungen O und U betreffen Ober- und Unterkiefer.  $M_1O$  erster Molar im Oberkiefer.

Zunächst möchte ich Einiges über die Formverschiedenheit einzelner Zähne beider Galeopithecus-Arten hervorheben. OWEN

hat in seiner Odontography bereits auf einzelne derartige Unterschiede hingewiesen. Der erste Schneidezahn im Oberkiefer weicht sowohl in der ersten als in der zweiten Dentition und auch bei beiden Arten von einander ab. Er ist in der ersten Dentition bei beiden Arten kleiner und unansehnlicher als in der zweiten, bei *Galeopithecus Temminckii* WATERH. in beiden Dentitionen größer und kräftiger als bei *Galeopithecus Philippinensis* WATERH. Während er bei der letzteren Art in seiner ersten Dentition ein kleines Stiftchen vorstellt, welches von einem doppelkonischen Zahne ersetzt wird, ist er bei der ersteren Art bereits in seiner ersten Dentition doppelt konisch und erhält einen Nachfolger, der meist aus 3 oder 4 Zacken besteht, von denen die mittlere die größte ist. In beiden Fällen ist der erste Schneidezahn einwurzelig. Das stiftförmige Zähnchen der ersten Dentition habe ich bei beiden philippinischen Arten vorgefunden, es gleicht dem unteren Cd. Abbildung 4 veranschaulicht es. Die unteren vorderen Schneidezähne stehen als schaufelförmige Kammzähne fast horizontal im Kiefer. Ihre Form ist schon genügend beschrieben worden. Fig. 6b giebt ihre Form und Lage wieder. Die Anzahl der Zinken schwankt bei beiden Arten. Gal. Temm. hat am  $Id_1$  durchschnittlich 7—9, am  $Id_2$  8—10, am  $I_1$  7—8 und am  $I_2$  8—12 Zinken. Dagegen hat Gal. Philipp. nach meinen Befunden am  $Id_1$  12. 15, am  $Id_2$  10. 12 Zinken. Darnach ist die Anzahl der Zinken beider Incisivi bei beiden Arten eine andere und zwar umgekehrte. Bei Gal. Philipp. ist der erste I reicher an Zinken als der zweite, bei Gal. Temm. der zweite reicher als der erste. Trotzdem aber bleibt bei beiden Arten der Unterschied in der Größe beider Schneidezähne derselbe. Der erste Schneidezahn ist stets schmaler als der zweite. Je größer die Anzahl der Zinken ist, die eine Kammform zusammenstellen, desto schmaler sind ihre Glieder.

Die von vorn nach hinten zunehmende Umbildung der Prämolaren zum Molartypus tritt im Oberkiefer und in der ersten Dentition am deutlichsten zu Tage. Die zweite Dentition zeigt das nicht so. Innerhalb dieser hat sich z. B. der 2. Prämolare des Oberkiefers des erwachsenen Weibchens in einer eigenartigen Weise modifiziert. Er ist nach innen lingualwärts eingeknickt, so daß der proximale Teil in die Längsachse des Kiefers, der distale aber fast senkrecht zu dieser zu liegen kommt (Fig. 5). An jugendlichen Schädeln tritt diese Form und Lage des zweiten Prämolaren nicht auf. Sämtliche Molaren sowie der letzte Prämolare des Oberkiefers sind scharf nach innen gedrängt, sie stehen schräg im

Kiefer, so daß die Mittellinie der hinteren oberen Zahnreihe über dem inneren Rand des Kiefers steht. Infolge dieser Lageveränderung ist die buccale Seite der Backzähne verlängert, die linguale verkürzt und die buccale Fläche ragt schräg in die Mundhöhle hinein. Jedenfalls ist die Artikulation die Ursache dieser Verschiebung und der Grund der eigenartigen Formentwicklung des  $Pr_2$ . Eine sekundäre Verlängerung des Unterkiefers hat durch die hiernach eingetretene veränderte Artikulation diesen Einfluß gehabt. Der ausgebildete Unterkiefer ist gestreckter als der Oberkiefer. Letzterer ist in der mittleren Wangengegend stark nach außen gebogen und erstreckt sich in der Gegend der zweiten Prämolaren in einem Winkel gerade nach vorn, um sich im Zwischenkiefer mit seiner anderen Seite im spitzen Winkel zu vereinigen. Bei derartiger gegenseitiger Knochenlagerung des Unter- und Oberkiefers zu einander würde bei regelrechtem Stande der oberen Backzähne ein guter Biß ausbleiben. Es hat sich daher die Stellung der oberen Zähne der sekundären Streckung des Unterkiefers durch eine Schrägstellung angepaßt.

OWEN weist bereits auf die starke Abnutzung der Kronen der Backzähne bei erwachsenen Individuen hin. Er führt dieses auf die vegetabilische Nahrung des Galeopithecus zurück. Mir ist diese starke Abnutzung auch aufgefallen. Um dieselbe zu verdeutlichen, habe ich von einem jüngeren und von einem ausgewachsenen Exemplare bildliche Darstellungen (s. Fig. 6—9) gegeben. Vergleichen wir beide, so sehen wir, wie aus dem Insectivoren-ähnlichen Gebiß ein ganz anderes, ein Herbivoren-ähnliches entstanden ist. Die auf den jungen Stadien so außerordentlich hervortretenden 4 Spitzen der hinteren Backzähne mit ihren meist distal-lingualwärts gelegenen Nebenzacken sind nicht mehr zu finden. Nur im Oberkiefer buccal und im Unterkiefer lingual sind Andeutungen davon vorhanden. Kleine Rinne zwischen buccalen und lingualen Teilen der Zähne weisen auf eine frühere reichere Bezackung hin. Es sind zwei Leisten entstanden, die linguobuccal gelegen, einander parallel gerichtet sind und zwischen sich eine flache Furche lassen, die im Oberkiefer tiefer erscheint. Diese sekundär entstandene Form der Zähne spricht entschieden für eine herbivore Kost, abgesehen davon, daß die ganze Zahnreihe einen dunkelbraunen Überzug erhalten hat, wie er nur am Gebiß von Pflanzenfressern zu finden ist. Wir können schon jetzt feststellen, daß wir eine Bezahnung vor uns haben, die ohne jede Frage einer veränderten Lebensweise, veränderter Nahrungsauf-

nahme sich hat anpassen müssen und zum Teil sekundär erst in ihrer jetzigen Eigenart entstanden ist. An der Hand beifolgender Tabelle mit Angaben der jederseitigen Zahnzahl im Unter- wie Oberkiefer läßt sich das ganze Zahnsystem verständlicher machen. Ein vollkommenes Ersatzgebiß hat bei meinen Exemplaren nur das erwachsene Weibchen. Hier bestand jederseits die obere Zahnreihe aus 8, die untere aus 9 Zähnen. Alle übrigen Exemplare zeigen ein gemischtes Gebiß, in dem nur ein oder zwei Zähne ersetzt sind.

Gebißarten mit Angabe der jederseitigen Zahnzahl im

Angabe der einzelnen Exemplare		Oberkiefer	Unterkiefer
Gal. Temm. Weibchen 43,5 cm	Permanentes Gebiß (Ersatz- gebiß zweiter Dentition)  gemischtes Gebiß aus Elementen der ersten und zweiten Dentition	8 funktionierende Zähne	9 funktionierende Zähne.
Gal. Phil. Weibchen 38 cm		7 funktionierende Zähne, nur der erste Zahn im Wechsel.	8 funktionierende Zähne, der 9. Zahn im Durch- bruch, d. 3. Zahn ersetzt.
Gal. Phil. Männchen 30,7 cm		6 funktionierende Zähne, 7. Zahn im Durchbruch, kein Zahn im Wechsel.	7 funktionierende Zähne, der 8. Zahn im Durch- bruch, nur der 3. Zahn ersetzt.
Gal. Temm. Männchen 25,3 cm		7 funktionierende Zähne, 8. Zahn im Durchbruch, kein Zahn im Wechsel.	8 funktionierende Zähne, nur der 3. Zahn ersetzt.
Gal. Temm. Männchen 19 cm (neugeb.)		Kein Zahn ist wirklich durchgebrochen.	

Schon aus dieser Tabelle geht hervor, daß der Ersatz der Zähne sehr spät auftritt. Das Weibchen von Galeopithecus Phil. hat noch nicht ein permanentes Gebiß, obwohl es eine Gesamtlänge von 38 cm besitzt, die der Länge eines ausgewachsenen Tieres um wenige cm zurücksteht. Das Männchen von 25,3 cm zeigt noch nicht alle Zähne durchgebrochen, es fehlen die dritten Molaren, von denen der des Oberkiefers sich im Durchbruch befindet. Der frühzeitige Durchbruch der übrigen Molaren hingegen ist auffällig. Daß der Durchbruch aller Molaren Schwankungen unterworfen ist, zeigt das Männchen von 25,3 cm; für gewöhnlich, wie LECHÉ in Übereinstimmung mit OWEN, BLAINVILLE angiebt, bricht  $M_3 U$  vor  $M_3 O$  durch.

Festzuhalten ist jetzt schon, daß die Molaren gleichzeitig mit der ersten Dentition auftreten und funktionieren, daß nur ein Zahn, Cd U, frühzeitig ersetzt wird, daß aber im übrigen der Ersatz sehr spät eintritt. Das sind alles Thatsachen, für die auch ontogenetische Gründe sich finden werden.

Im Oberkiefer von Galeopithecus befinden sich zwei Schneidezähne, drei Prämolaren und drei Molaren, von denen die fünf ersten ersetzt werden, im Unterkiefer zwei Schneidezähne, ein Eckzahn, drei Prämolaren und drei Molaren, von denen die sechs ersten Nachfolger erhalten. Sämtliche Antemolaren sind seitlich zusammengedrückt und stellen die verschiedensten Typen zusammengesetzter konischer Zähne vor. Der erste obere I ist zweibis vierzackig, er hat entweder zwei gleichmäßige Coni oder eine Haupt- und 2—3 Nebenzacken. Der zweite I besitzt eine Hauptzacke und eine vordere und zwei hintere Einkerbungen; er ist zweiwurzelig. Der erste Prämolare gleicht dem zweiten I und ist gleichfalls zweiwurzelig. Die übrigen Prämolaren im Ober- wie Unterkiefer besitzen Schneiden, die besonders distal in mehrere Zacken auslaufen, deren längste und anschnlichste bei den beiden ersten etwas vor der Mitte liegt. Die beiden unteren vorderen Schneidezähne sind kammförmig, der Caninus besteht gewöhnlich aus 5 Zacken, die gleichmäßig hoch sind. „Die Molaren sind annähernd kubisch oder von außen nach innen quer gezogen und zeigen auf ihrer Querfläche eine ziemlich breite und tiefe Rinne, die durch einen inneren und äußeren Wall und an jeder Ecke hervorspringende scharfe Zacken begrenzt wird.“ Die Backzähne stehen sämtlich so, daß die des Oberkiefers zwischen die des Unterkiefers greifen.

---

Ich gehe nunmehr zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung an den drei jüngsten Stadien über und beginne mit einer Schilderung der Zahnanlagen des Embryo I von 11,5 cm Gesamtlänge.

#### Unterkiefer.

Unter- wie Oberkiefer sämtlicher Tiere wurden in eine Serie von Frontalschnitten zerlegt. Gleich im Beginn der Schmittserie erregen eigenartige epitheliale Gebilde unsere Aufmerksamkeit. Weit vorn an der höchsten Stelle des flach vorgestreckten, oberen Kieffrandes liegen jederseits der Verwachsungslinie der beiden

unteren Kieferäste zwei im Querschnitt ovale, von Cylinderepithel umgebene Zellenhäufchen. Ihre Grenzen sind gegen das umliegende Bindegewebe scharf abgehoben. Ein jedes Zellenhäufchen stellt einen kompakten Körper von geringem Umfange vor, einen Rest der eingewucherten Zahnleiste, der von Bindegewebsfasern in dichter Anordnung umgeben ist. Das Ganze gleicht einer größeren Epithelperle (Fig. 10—12). Eine Verbindung mit der Zahnleiste besteht nicht mehr. Geringe Ausläufer an ihrer labialen Seite lassen auf einen ehemaligen Zusammenhang mit der Zahnleiste schließen. Die späteren Stadien geben uns weiteren Aufschluß über dieses Gebilde. Sie zeigen, daß es sich weiter entwickelt, ohne seine Grundform zu verändern. Noch vor dem Verschwinden dieser Epithelperle tritt die Zahnleiste am Grunde der Zahnfurche deutlich auf. — Im Gebiete des vorderen Teiles des Unterkiefers ist zum Verständnis der Lagebeziehungen der Zahnanlagen zu einander auf die eigenartige Form dieses Kieferteiles Rücksicht zu nehmen. Er hat in Anpassung an die sekundäre Form der Schneidezähne eine Veränderung darin erfahren, daß sich der äußere Kiefferrand zum inneren horizontal gestellt hat. Beide Kiefferränder liegen in fast wagerechter Ebene, über die sich der äußere nur wenig erhebt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß auch hier die Zahnanlagen typisch liegen, und was auf den Schnittserien oben oder unten erscheint, in der That labial oder lingual der Zahnleiste gelegen ist. — Zuerst in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel durchzieht die Zahnleiste fast horizontal den Kiefer (Fig. 11—13, 17). Sie ist sehr gut entwickelt, zeigt zwei Schichten Cylinderepithel und an ihrem Ende als ein konstantes Gebilde eine kolbenförmige Verdickung, die mit dem knospenförmigen Stadium der allgemeinen Zahnentwicklung übereinstimmt (Fig. 17, 18). Im Querschnitt kreisrund, mit einem äußeren Ringe von Cylinderepithel und einer inneren Ausfüllung unregelmäßiger Epithelzellen hängt dieses Epithelkugelchen eng mit der Zahnleiste zusammen. Eine Einstülpung ist nirgends wahrzunehmen, ebensowenig eine stärkere Ansammlung von Bindegewebszellen an irgend einer Stelle. Letztere lagern sich nur wenig vermehrt konzentrisch um die knospenförmige Anschwellung an. Zu einer Weiterentwicklung kommt es nicht; schon beim Stadium B ist von dieser Zahnleistenverdickung nur wenig noch zu sehen. Wohl aber treten dort andere Veränderungen auf, die zur Bildung zahlreicher Epithelperlen um diesen Teil der Zahnleiste geführt haben, so daß die Annahme berechtigt erscheint,

dieser Zahnleistenteil stelle mit seiner beginnenden Differenzierung den Rest der ersten Schneidezahnanlage vor. Hierdurch erhält auch die lingual von der Zahnleiste gelegene große Epithelperle ihre Erklärung. Beide Teile sind voneinander abhängig gewesen und sind die rudimentären Überbleibsel des  $I_1$  beider Dentitionen. Wir verfolgen die Schnittserie weiter und können uns von dem Vorhandensein der Zahnleiste immer noch überzeugen. Labial von ihr nimmt das Bindegewebe eine sehr lockere Verteilung an, es ist das erste Anzeichen einer in der Ausbildung vorgeschrittenen Zahnanlage. Aber ehe wir diese treffen, sehen wir eine Verzweigung der Zahnleiste. Labial schnürt sich im rechten Winkel ein langer Ast ab, welcher aus zwei Schichten cylindrischer und dazwischen liegender rundlicher Zellen besteht und an seinem Ende eine Anschwellung zeigt, die der soeben beschriebenen gleich kommt (Fig. 17, 19—21). Dieser Nebenast ist mit seiner knospenförmigen Verdickung schnittweise zu verfolgen, mitunter ohne, dann wieder in Verbindung mit der Zahnleiste. Es ist also ein konstantes Gebilde. Fig. 17 giebt ein Bild davon. Mit dem Verschwinden dieses Seitenastes tritt die Anlage des zweiten Schneidezahnes der ersten Dentition auf, mit seinem Auftreten auch eine Veränderung der Zahnleiste. Kurz zuvor undeutlich und verwischt, tritt neben einer anfänglichen Verbindung der Zahnleiste mit dem Epithel der Mundhöhle die linguale Seite scharf durch ihre eng aneinander liegenden Cylinderzellen hervor. Es hat sich hier kaum ein kappenförmiges Stadium differenziert (Fig. 23, 24). Die labiale Anlage des  $Id_2$  steht durch eine schwache Brücke mit dieser Ersatzanlage in Verbindung.  $Id_2$  ist weiter entwickelt. Seine Anlage ist in der proximo-distalen Richtung stark verbreitert, labio-lingual verflacht. Schmelz und Dentin sind an ihrer Spitze in feinen Schichten abgelagert (Fig. 28). Das mittlere Schmelzepithel ist zur Schmelzpulpa geworden. Die Odontoblasten liegen einschichtig als große, funktionsfähige Zellen dem inneren Dentin an. Die vielfach geteilte Krone ist sichtbar und die Teilung bereits beendet. Da diese Schneidezähne fast horizontal durchbrechen, so hat jeder Frontalschnitt die einzelnen Zinken fast senkrecht zu ihrer Längsachse getroffen. Wir finden somit auf den Bildern in jedem Zahnsäckchenringe, der sämtliche Zinken umschließt, in der Anzahl wechselnde Querschnitte der einzelnen Zinken, die gleichfalls gefaltete Ringe darstellen. Ein jeder dieser Einzelringe besitzt seine eigene Pulpa, seine eigene Dentin- und Schmelzschicht, liegt durch die mittlere Schmelzschicht oder die Schmelz-

pulpa von seinem Nachbar getrennt und reiht sich distal an seinen proximal befindlichen Nachbarn an. Nur in der Gegend des Zahnhalses laufen sämtliche Teile zu einem breit gedrückten Ringe zusammen, wie ihn Fig. 29 von einem älteren Stadium wiedergibt. Nach und nach treten im Laufe der Serie acht Einzelringe auf, von denen der proximale (1.) der breiteste, der distale (8.) breiter als die mittleren ist (Fig. 28). Je näher wir uns der Zahnkrone befinden, desto stärkere Kalkablagerungen finden wir und desto geringer erscheint die Formverschiedenheit der einzelnen Zinken. In der Nähe des Zahnhalses und in ihm selbst sind keine Hartgebilde vorhanden. Die Pulpa ragt weit in die Spitzen der Zinken hinein und verschmilzt an der Basis. Der dritte Schneidezahn der ersten Dentition zeigt das gleiche Verhalten. Seine Zahnleiste ist schwach mit dem Mundhöhlenepithel verbunden und erscheint überhaupt anfangs zerrissen. Labial von ihr entspringt gleichfalls ein Seitenast und bringt an seinem Ende die beschriebene Verdickung. Auch dieses Gebilde ist konstant, ja es zeigt sogar einen Zusammenhang mit der labialen Fläche des Zahnsäckchens, beziehungsweise des äußeren Schmelzepithels der Anlage des  $Id_3$ . Der linguale Teil dieses Seitenastes tritt in teilweise Verbindung mit der Anlage. Es ist dieser Befund für die Auffassung der ganzen Lagebeziehungen von Wichtigkeit. Hierdurch steht fest, daß der Seitenast zum Bereiche des  $Id_3$  gehört, ebenso wie wir rückschließend den ersten labialen Seitenast zum Bereiche des  $Id_2$  rechnen dürfen. Ferner ist es aber auch zur Gewißheit geworden, daß diese epithelialen Reste labial der Anlagen der ersten Dentition gelegen sind. Sie sind Ausläufer der Zahnleiste, also epithelialen Ursprungs, und zeigen Ausbildungsstufen, die als frühe Stadien der Entwicklung von Zahnanlagen angesprochen werden müssen, Anlagen, die aber nicht weiter zur Entwicklung kommen. Das zeigt einmal Embryo II, wo überhaupt keine Seitenäste mehr vorhanden sind, sondern nur noch Reste der knospenförmigen Verdickungen (Fig. 21), zweitens aber auch ihr ganzes Aussehen; sie verschwinden in den späteren Stadien. Da sie labial von der ersten Dentition liegen, so stehe ich nicht an, diese epithelialen Reste für Rudimente einer prälaktealen Dentition zu halten. Diese Annahme hat meiner Meinung nach durchaus nichts Auffälliges. Bedenken wir, daß durch LECHE und KÜKENTHAL bereits bei einer Reihe niederer Säugetiere — Cetaceen, Didelphyiden, Erinaceiden — derartige Reste einer vererbten und zu Grunde gehenden Zahngeneration aufgefunden sind, daß ferner Galeopithecus auch

ein alter Placentalier und mit Insektivoren verwandt ist, so glaube ich meiner Annahme einen höheren Grad der Wahrscheinlichkeit zugestehen zu dürfen.

Die Anlage von  $Id_3$  befindet sich ungefähr auf gleicher Stufe wie die von  $Id_2$ . Ihre Lage, Ausbildung, Ausdehnung und Verkalkung zeigt keine bedeutenden Unterschiede von  $Id_2$ . Nur zähle ich hier 9 Zinken und finde dieselben weniger mit Hartgebilden versehen. Die Anlage ist lingual mit der Zahnleiste im Zusammenhang; letztere hat sich in der Mitte von  $Id_3$  zu einem Fortsatz emanzipiert mit einer Differenzierung zum knospenförmigen Stadium. Im Vergleiche zu  $Id_2$  ist  $Id_3$  also ein wenig, zumal in Bezug auf die Ersatzzahnbildung, in der Entwicklung zurück. Beide Anlagen der Schneidezähne sind von Ersatzzahnanlagen begleitet, und gehören daher der ersten Dentition zu.

Schon während des Auftretens der ersten Schneidezahnanlagen erscheint dicht unterhalb des Mundhöhlenepithels eine weitere Zahnanlage. Eingeleitet wird diese Erscheinung durch das deutliche Hervortreten der Zahnleiste, dem bald eine höhere Differenzierung dieses Organes bis zum kappenförmigen Stadium folgt. Labial vom Schmelzorgan liegt ein ausgebildeter Zahn, so daß wir zwei Anlagen nebeneinander vor uns haben, die beide auf durchaus verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung stehen. Der ausgebildete labial gelegene Zahn ist stiftförmig und von geringer Größe. Er ist verkalkt, besitzt eine eingeengte Pulpa, keine Wurzel und keine Schmelzpulpa (Fig. 30). Letztere ist vollkommen reduziert, und ein Mantel von äußeren und inneren Schmelzepithel-Zellen umgibt, zumal an der Basis, das kleine Zähnchen. Der lingual gelegene Schmelzkeim hat die Kappenform. Der Beginn des charakteristischen Umwachsens der Pulpa durch das innere Schmelzepithel zeigt den Übergang zum glockenförmigen Stadium (Fig. 30). Der Hals dieses Schmelzorgans erstreckt sich nach oben labial in die Nähe des fast ausgebildeten Zahnes und verschwindet dort allmählich in das umliegende Gewebe. Beide Anlagen sind Geschwister, die auf gleicher Höhe der Zahnleiste liegen. Die weit auseinander stehenden Entwicklungsstufen beider, die dichte Aneinanderlagerung, die Art der Lage des Schmelzkeimhalses sprechen sehr dafür. Selbst ohne einen besonderen Nachweis einstmaliger Verbindung, wie ihn in der That das Stadium B giebt, sind beide Anlagen als dem unteren Eckzahn angehörig zu betrachten. Denn wir wissen aus den Untersuchungen von LECHE, daß der dritte Zahn des Unterkiefers (bei LECHE  $I_3$ ) in seiner ersten Dentition

ein kleiner Stifzahn ist, frühzeitig ausfällt und als erster in der Zahnreihe ersetzt wird. Dieser Befund aber stimmt vollkommen mit den embryonalen Ergebnissen überein.

Die nächstfolgende Zahnanlage ist die des ersten Prämolaren<sup>1)</sup>. Sie ist ein großes, proximo-distal verlängertes Gebilde, welches erst einzackig mit stärkerer Ablagerung von Hartgebilden beginnt, um sich distal zu einer breiteren Kronenfläche zu erweitern, die nicht stark verkalkt ist. Demnach erscheint ihre Pulpa anfangs in Kegelform mit zugespitztem Scheitel, nachher in cylindrischer Form mit abgestumpftem Scheitel, auf dem allein sich Dentin und Schmelz abgelagert hat. Schmelzpulpa, Schmelzepithel, Odontoblasten, Zahnsäckchen sind weit entwickelt. An der Basis der Pulpa legt sich die Epithelscheide nach außen zu um, so daß eine Umbiegung des inneren Schmelzepithels stattfindet, welches nach außen allmählich in das äußere übergeht und zwischen sich das mittlere Schmelzepithel aufnimmt. Ungefähr in der Mitte der Zahnanlage tritt lingual das freie Ende der Zahnleiste auf, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, aber das sich vollkommen von der Anlage losgelöst hat. Das freie Ende ist weder kolbig verdickt, noch sonst differenziert, sondern besteht aus einem Strange doppelt zusammengesetzter Cylinderepithelschichten, die sich der Länge nach in das Mesoderm eingesenkt haben. Um den Strang befindet sich Bindegewebe in dichteren Haufen. Mit dem Auftreten dieses freien Zahnleistenendes ist die Möglichkeit der Ausbildung eines Ersatzzahnes gegeben.

Die nächste Anlage ist die sechste in der fortlaufenden Zahnserie oder die des zweiten Prämolaren. In ihrem Bau verhält sie sich ähnlich der vorhergehenden, nur in der Ablagerung von Hartgebilden ist sie vorangeeilt. Gleichzeitig finden wir auch lingual von ihr das freie Zahnleistenende mit geringer kolbiger Verdickung (Fig. 33). Sein Erscheinen deutet auch hier auf einen Ersatz hin. Die labiale Anlage erhält distal eine breitere Krone als die des ersten Prämolaren mit zwei Zacken, die aber noch ungleich hoch sind. Die linguale Zacke ist größer und stärker als die labiale. In ihrem vorderen Teile herrscht auch hier die eine Zacke vor.

Nach dem Verschwinden dieser Zahnanlage durchzieht die Zahnleiste in ihren Resten den Unterkiefer. Sie erscheint dicht unter dem Epithel der Mundhöhle bis in die Nähe der nun fol-

---

1) Ich behalte die Bezeichnung Prämolär anstatt Milchmolar auch in der ersten Dentition bei.

genden 7. Anlage. Diese beansprucht wegen ihrer Längenausdehnung ein größeres Stück des Kiefers als alle vorherigen. In ihrer allgemeinen Ausbildung gleicht sie ihren Altersgenossen. Nichts deutet hierin auf einen Unterschied. Bemerkenswert ist nur die zunehmende Umbildung des Prämolaren zum Molartypus. Wie schon in den vorhergehenden Anlagen die allmähliche Zunahme einer breiteren Krone distal mit Ausbildung linguale und labialer Zacken erwähnt wurde, so zeigt sich bei  $\text{Prd}_3$  bereits ein vollständiger Übergang zum Molaren. Der hintere Teil der Anlage hat schon ziemlich sich gleichende Zacken, während der vordere Teil auf dem Wege ist, zweizackig zu werden. Es zeigt sich lingual eine neue Erhebung, während sich labial zugleich eine Zacke nach der Außenseite des Kiefers hin weit hinüberlegt. Die Verkalkung ist im vorderen Teile in den Spitzen viel weiter gediehen, als in dem zweiten Abschnitt der Anlage; hier ist sie nur schwach angedeutet. Die Zahnleiste, welche auch während der Anlage konstant dicht unter dem Epithel der Mundhöhle erscheint, geht eine Zeitlang lingual derselben eine Veränderung ein, senkt sich tiefer in das Mesoderm und schwillt an einer Stelle schwach kolbenförmig an. Es ist wieder das freie Zahnleistenende, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, das aber nicht mehr mit der labialen Anlage in Verbindung steht. Auch nach dem Aufhören dieser siebenten Zahnanlage läßt sich die Zahnleiste weiter im Kiefer als ein schwaches, oft zerrissenes Bändchen verfolgen.

**Zusammenfassung:** Sämtliche Prämolaren stehen auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe;  $\text{Prd}_2$  höher als  $\text{Prd}_3$ , letzterer höher als  $\text{Prd}_1$ . Bei allen ist Schmelz und Dentin in feinen Lagen vorhanden. Die mehr oder weniger differenzierten linguale freien Zahnleistenenden zeigen die Möglichkeit eines Ersatzes.

Wir kommen nunmehr zu den eigentlichen Molaren, die sich durch ihre typische vierzackige Form vor den übrigen Zähnen des Unterkiefers auszeichnen. Eine jede Zacke nimmt die Ecke eines Würfels ein. Als Verbindungsbrücken treten zwischen den einzelnen Zacken leistenförmige Erhebungen auf, die als ein Cingulum den ganzen Zahn umgeben.

Des durchlaufenden Erscheinens der Zahnleiste war bereits gedacht worden. Während des Auftretens der im Beginn der Verkalkung stehenden Anlage des ersten Molaren konnte ich das Gleiche feststellen. Ungefähr in der Mitte der Anlage tritt eine deutliche Differenzierung der Zahnleiste zum freien Zahnleisten-

ende auf. Diese Differenzierung ist nicht so weitgehend wie bei den Prämolaren, trotzdem aber hat das schwache Bändchen der Zahnleiste eine Verlängerung lingual der Anlage nach unten zu erfahren und ist an seinem freien Ende abgerundet. Die Cylinderzellen treten scharf hervor (Fig. 34). Eine Verbindung zwischen Zahnleiste und Anlage ist nicht mehr vorhanden. Zottige Auswucherungen an der labialen Seite der Zahnleiste und der lingualen oberen Fläche der Anlage sprechen für den ehemaligen Zusammenhang beider Teile. Beim zweiten Molaren ist die Anlage noch mit der Zahnleiste in Verbindung, das freie Zahnleistenende geht lingual oberhalb der Anlage nach der Tiefe zu ab (Fig. 36). Das Auftreten der freien Zahnleistenenden ohne Differenzierung zu einem vorgeschrittenen Stadium, aber auch ohne einen Hinweis auf Reduktion schließt die Möglichkeit eines Ersatzes nicht aus.

Die labiale Anlage des  $M_1$  steht mit den bisher beschriebenen auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe. Die Verkalkung beginnt allein auf den Zacken, niemals habe ich auf diesem Stadium das Gewebe zwischen den Zacken verkalkt gesehen (Fig. 35). Das Zahnsäckchen umschließt, wie es der Frontalschnitt zeigt, proximal wie distal zwei nebeneinander liegende Zacken von wechselnder Größe. In der Mitte der Anlage ist das Schmelzorgan mit der von ihm eingeschlossenen Pulpa ein labio-lingual in die Breite gezogenes, unverkalktes Gebilde. Von den Zacken erscheinen die linguale vordere und linguale hintere stets am stärksten, unter diesen die distale wiederum mehr verbreitert als alle übrigen und in zwei Spitzen ausgezogen. Die labialen Zacken sind schmaler und ungeteilt. Ihre Verkalkung ist im Gegensatz zu den lingualen Zacken im Rückschritt. Warum verkalkt die Anlage so ungleichmäßig? Physiologisch liegt kein Grund vor: die Ernährungsverhältnisse sind für beide Teile die gleichen. Auch die Formverhältnisse geben keine Erklärung, denn hiernach müßten die schmälere labialen früher als die breitere lingualen Zacken verkalkt sein. Möglicherweise hängt diese Differenz allein von der Art des Durchbruchs ab; die lingualen Zacken brechen eher durch als die labialen und eilen daher in der Verkalkung voraus.

Der zweite Molar ist schwach verkalkt; die ersten Schichten von Schmelz und Dentin beginnen sich an den Spitzen abzulagern. Das weist auf eine langsamere Entwicklung hin. Auch die Nebenzacken treten noch nicht scharf hervor, sie zeigen sich erst mit vorschreitender Ablagerung der Hartschichten deutlich. Die vier

Hauptzacken sind in ihrer Anlage wohl zu erkennen.  $M_2$  ist noch, wie ich bereits kurz erwähnte, mit der Zahnleiste in Verbindung, welche fortgesetzt als ein schmales Bändchen lingual von  $M_2$  unterhalb des Mundhöhlenepithels durch den Kiefer zieht. Wiederum ist in der Mitte der Anlage das Ende der Zahnleiste lingual eingesenkt und tritt deutlich hervor. Diese Erscheinung stimmt mit der des  $M_1$  überein, zeigt aber bei  $M_2$  den wichtigen Unterschied, daß die Verbindung zwischen Zahnleiste und Zahnanlage noch vorhanden ist, was lediglich mit der geringeren Entwicklung der ganzen Anlage des  $M_2$  zusammenhängt.

Auf das Auftreten freier Zahnleistenenden lingual von Molaren ist bei Galeopithecus um so mehr Wert zu legen, als es mit anderen bereits von KÜKENTHAL bei Pinnipediern, von LECHE bei Erinaceus, Didelphyiden gemachten Befunden übereinstimmt. Auch hierin gleicht Galeopithecus den Insectivoren. }

Über dem hinteren Teile des  $M_2$  besteht keine Verbindung der Anlage mit der Zahnleiste mehr. Noch im Bereiche von  $M_2$  wird die Zahnleiste deutlicher und senkt sich tiefer ein, bis sie schließlich zu einem knospenförmigen Schmelzkeime anschwillt (Fig. 37), der ohne Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle bleibt. Es ist die beginnende Anlage des  $M_3$ . Seine Lage über  $M_2$  erkläre ich, wie LECHE bei Erinaceus, durch die Kürze des Kiefers bedingt.

Da auch die Molaren 1 und 2 freie Zahnleistenenden lingual besitzen, und da sie sich von derselben Zahnleiste ungefähr gleichzeitig —  $M_3$  entwickelt sich aus besonderen Gründen später — differenzieren, so sind diese Anlagen augenscheinlich der ersten Dentition zuzurechnen. Aber es ist die Möglichkeit zu erwägen, daß wir in den freien Enden der Zahnleiste den Rest einer dritten Dentition vor uns haben, daß die Molaren demnach sowohl zur ersten wie zur zweiten Dentition gehören.

(Siehe Zusammenstellung folg. Seite.)

Cd ist also am weitesten entwickelt, alsdann folgen in geringen Abstufungen  $Id_2$ ,  $Id_3$ ,  $Prd_2$ ,  $M_1$ . Die übrigen stehen bis auf  $M_3$  auf gleicher Höhe ihrer Ausbildung.  $M_3$  liegt über dem hinteren Ende der Anlage von  $M_2$  als knospenförmiger Schmelzkeim.  $I_1$  ist in rudimentären Resten vorhanden. Auffällig ist bei allen Anlagen die geringe Entwicklung der Ersatzzahnanlagen im Vergleich zu den vorgeschrittenen Stadien der Anlagen der ersten Dentition. Der Grund liegt in der guten Ausbildung der

## Zusammenstellung der im Unterkiefer des Stadiums A gefundenen Zahnanlagen.

Embryo I. Stadium A. Ges. Länge 11,5 cm	Erste Dentitionsreihe	Zweite Dentitionsreihe
I <sub>1</sub>	Reduziertes knospenförmiges Stadium.	Zu einer Epithelperle reduziertes Schmelzorgan.
I <sub>2</sub>	Krone vollständig verkalkt.	Kappenförmiger Schmelzkeim, ohne Kalkablagerung, ohne Schmelzpulpa.
I <sub>3</sub>	Krone zum Teil verkalkt.	Knospenförmiger Schmelzkeim.
C	Ganz verkalkt.	Beginn des glockenförmigen Schmelzkeimes.
Pr <sub>1</sub>	Schwache Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende.
Pr <sub>2</sub>	Stärkere Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende mit knospenförmiger Verdickung.
Pr <sub>3</sub>	Schwache Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende mit schwacher knospenförmiger Verdickung.
M <sub>1</sub>	Stärkere Verkalkung der Zacken.	} Freies Zahnleistenende.
M <sub>2</sub>	Beginnende Verkalkung.	
M <sub>3</sub>	Knospenförmiger Schmelzkeim.	

ganzen ersten Zahnserie und in ihrem längeren Bestehen. Die labial der Anlagen Id<sub>1</sub> und Id<sub>2</sub> auftretenden Seitenreste der Zahnleiste mit ihren knospenförmigen Verdickungen sind prä-lacteale Zahnanlagen. Sämtliche Zahnanlagen (außer M<sub>3</sub>) haben Anfänge von Ersatzzahnanlagen. Die allmähliche Entwicklung aller Anlagen ist eine typische gewesen. Die Verkalkung des Kiefers ist bereits eingetreten, und dadurch sind für die einzelnen Zahnanlagen besondere abgegrenzte Räume geschaffen, die sich zu den späteren Alveolen herausbilden. Die Kürze des Kiefers und die immerhin große Anzahl der großen Zahnanlagen bedingen ein gedrängtes Zusammentreten der letzteren. Schien es doch häufig so, als sollte die eine Anlage der Ersatz der anderen sein, oder als sollte das enge Aneinandertreten ein Verschmelzen zweier Anlagen von vornherein begünstigen. Die Verkalkung der Zähne findet überall in gleicher Weise statt, es werden immer die Spitzen oder Zacken

von ihr zuerst ergriffen, erst dann erstreckt sich dieser Vorgang allmählich in die unteren Teile.

Hand in Hand mit der zunehmenden Verkalkung geht das Verschwinden der Schmelzpulpa, das Vorrücken der ganzen Anlage bis in die Gegend des Mundhöhlenepithels. Eine Wurzel ist auf keinem Stadium der Entwicklung angelegt worden. Allen Zahnanlagen gleich aber ist das Umwachsen der Pulpa durch die HERTWIG'sche Epithelscheide. Letztere umgreift beiderseits die Anlagen und tritt nur an den Stellen zwischen den späteren zwei Wurzeln zur gegenseitigen Verbindung zusammen.

Über sämtliche Anlagen läßt sich in histologischer und histogenetischer Beziehung Gemeinsames berichten. Die inneren Schmelzzellen haben sich zu langen stäbchenförmigen Zellen ausgebildet; ihre in dieser Art am meisten ausgebildete Form zeigen die Zellen an den oberen Teilen der Zahnanlagen. Die Kerne dieser Schmelzzellen sind in dieser Gegend den ganzen Zellen angepaßt: lang-oval legen sie sich mit ihrer langen Seite der Längswandung der Zellen eng an und ziehen sich distal in das Innere derselben, der Pulpa entfernt, zurück. In den mehr tiefer gelegenen Teilen der Cylinderzellenschicht behalten die Kerne mehr und mehr ihre ursprüngliche, rundlich-ovale Form. Am unteren Teile biegen die inneren Schmelzzellen zu den äußeren um, derart, daß an der Umbiegungsstelle noch die langen, cylindrischen Zellen vorherrschen, während bald darauf die kleineren rundlichen Zellen des äußeren Schmelzepithels meist in 2—3 Schichten folgen, so daß sich die Cylinderzellen allmählich in kubische Zellen umsetzen. An der äußeren Seite der inneren Schmelzzellen haben sich gleichfalls ähnliche Zellen in mehreren Lagen angesammelt, während zwischen inneren und äußeren der Raum mit unausgebildeten Schmelzpulpazellen ausgefüllt wird (Fig. 45). Die unteren inneren Schmelzzellen besitzen meist mehrere Kerne. Die bedeutende Verlängerung der inneren Schmelzzellen zeigt den beginnenden Prozeß der Schmelzablagerung an. Die Schmelzzellen verlängern sich sehr stark, ihre Kerne ziehen sich weit zurück, die kalkige Substanz wird ausgeschieden und abgestoßen. Hinter dieser ziehen sich die Zellen zurück.

Die Pulpa ist gleichmäßig im Innern der Anlagen verteilt. Es herrschen weniger weit verzweigte Blutgefäße vor als besonders dicht gelagerte Bindegewebszellen. Die Odontoblasten liegen reihenweise an den äußeren Grenzen der Pulpa; wo Dentin ge-

bildet ist, liegen sie diesem einschichtig im Innern an und senden ihren Hauptfortsatz in dasselbe hinein.

Die Zellen der Schmelzpulpa sind weniger sternförmig als in einzelnen Fasern ausgezogen, die unter sich zusammenhängen.

Das Zahnsäckchen ist noch schwach angelegt. Es besteht aus einer dünnen Lage von bindegewebigen Fasern, legt sich dicht an die äußeren Schmelzzellen und verliert sich an der Basis der Zahnanlage zum Teil in die Pulpa, zum Teil in das angrenzende Bindegewebe (Fig. 45).

#### Stadium B. Embryo von 14 cm.

Die bereits beim jüngeren Embryo geschilderten Lageverhältnisse im vorderen Teile des Unterkiefers sind auch hier dieselben. Die beschriebene Epithelperle ist gewachsen, ohne ihre Grundform geändert zu haben (Fig. 13, 14). Kalk findet sich nicht vor. Ihre frühere Verbindung mit der Zahnleiste, die hier ein rudimentäres Aussehen hat, ist teilweise nachzuweisen. Es finden sich labial der Perle Züge von Epithelresten, die bis in die Nähe der Leiste verlaufen und für verkümmerte Reste eines ursprünglichen Verbindungsstranges zu halten sind. Die Zahnleiste ist gespalten und vielfach geschlängelt. Sie ist auf den Schnitten ein unregelmäßig gebauter Strang mit vielen zerrissenen Ausläufern. Das Auftreten mannigfacher, äußerst kleiner Epithelperlen in ihrer Umgebung zeigt an, daß dieser Teil der Zahnleiste in starker Rückbildung begriffen ist. „Die Epithelperlen sind Degenerationsprodukte der Zahnleiste selbst.“ Es sind sehr kleine Gebilde, die zerstreut ohne irgend eine Anordnung, meist lingual der Zahnleiste liegen.

Vergleichen wir damit das Stadium A, so sehen wir, wie hier also die wahrscheinlich ursprüngliche Verbindung der Epithelperle mit der Zahnleiste und zweitens die beginnende Auflösung der Zahnleiste in ihrer vorderen Partie vorhanden ist. Die kolbige Anschwellung der letzteren ist zum Teil erhalten geblieben (Fig. 13). Es ist diese der Rest der früheren Anlage des  $Id_1$ , welcher in Verbindung mit der lingualen Epithelperle die Rudimente des ersten Schneidezahnes des Unterkiefers beider Dentitionen vorstellt.

Die Reste der prälaetealen Dentition treten in Form von Epithelperlen labial der beiden Schneidezähne der ersten Den-

tition auf (Fig. 21). Die Verbindungsstränge sind geschwunden, die Epithelperlen unverändert geblieben. Letztere gehen im Laufe der weiteren Entwicklung vollständig zu Grunde, ältere Stadien zeigen keine Spur mehr.

Alle übrigen Zahnanlagen weichen nur durch die größere Aufnahme von Kalksalzen von den bereits beschriebenen des Stadiums A ab. Während sich aber die erste Zahngeneration schnell ihrer Vollkommenheit nähert, schreitet die Ausbildung ihrer Ersatzzahnanlagen langsamer voran.  $Id_2$  besteht aus sieben an der Krone getrennten Zinken,  $Id_3$  aus acht. An der Basis vereinigen sich auch hier die Zinken zu einem einheitlichen Zahnhalse. Ihre Ersatzzahnanlagen entsprechen denen vom Stadium A. Die Ersatzanlage von  $Id_3$  beginnt sich einzustülpen. Die beiden Anlagen des Caninus, die ich oben als Geschwister bezeichnete, bestätigen die bereits gemachte Annahme, daß beide zu einander gehören. Die Anlage der ersten Dentition hängt noch mit der Zahnleiste zusammen, von der auch der von ihr lingual gelegene Schmelzkeim entsprungen ist (Fig. 32). Der stiftförmige Zahn ist also Cd und der linguale Schmelzkeim sein Ersatz. Dieser befindet sich auf dem glockenförmigen Stadium ohne Kalkablagerung, aber mit entstehender Schmelzpulpa (Fig. 31).

Die Form der Prämolaren ist in ihren Grundeigenschaften unverändert geblieben; auffallend ist auch hier der allmähliche Übergang zum Molartypus, der sich beim  $Prd_3$  am meisten zeigt. Ihre Ersatzzahnanlagen haben sich wenig verändert; die Epithelzellen gehen die hohe cylindrische Form lingual und am Ende der Zahnleiste ein (Fig. 34).

$M_1$  ist noch zum Teil mit seiner Zahnleiste in Verbindung; dünne Zellenfäden stellen eine schwache Brücke zwischen der labialen Seite der Zahnleiste und der lingualen Oberfläche der Anlage her. Lingual nach unten erstreckt sich von diesem Kreuzpunkte das freie Zahnleistenende. Auf den Bildern erscheint diese gegenseitige Lagerung der Äste als eine dichotomische Verzweigung.  $M_2$  steht in seiner zweiten Hälfte mit der Zahnleiste im Zusammenhang, die sich lingual der Mitte von  $M_2$  zum freien Zahnleistenende emanzipiert hat. Aber hier ist dieses freie Ende stark verändert. Statt einer, wenn auch geringen, Weiterentwicklung, tritt ein unverkennbarer Reduktionsvorgang ein. Die Zellschichten bilden nicht mehr einen glatten Strang, der mit wohlgeordneten Cylinder-Epithelzellen in das Bindegewebe hincinragt, sondern sind unregelmäßige, bald hier, bald dort auswuchernde Lagen ver-

änderter Cylinderzellen. Ich sehe hierin die beginnende Rückentwicklung, die ihren Ursprung oberhalb des freien Zahnleistenendes nimmt, um von da aus allmählich die unteren Teile zu ergreifen. Die Veränderung der Zellen zeigt sich in ihrer unregelmäßigen Lagerung und in ihrem geringeren Vermögen, Farbstoffe aufzunehmen (Fig. 38).

$M_3$  ist ein Schmelzkeim in Kappenform. Die Zahnleiste ist stark kolbig verdickt, zeigt hohe cylindrische, dunkel gefärbte Zellen und beginnt sich an labialer unterer Seite einzustülpfen. Der Schmelzkeimhals ist nicht mehr mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung; die Anlage liegt im Bereiche von  $M_2$  (Fig. 39).

**Zusammenfassung.** Histologisch verhalten sich sämtliche Anlagen wie die des jüngeren Embryos. Die Zahnleiste weist in ihrem vordersten Teile in Verbindung mit der lingual gelegenen Epithelperle Rudimente des ersten Schneidezahnes auf. Der Eckzahn der ersten Dentition ist stark verkalkt, seine Ersatzzahnanlage befindet sich auf einem vorgeschrittenen Stadium. Die übrigen acht Anlagen weisen gegenüber dem Stadium A nichts Besonderes auf. Die Zahnleiste geht kontinuierlich, meist netzartig durchbrochen unterhalb des Mundhöhlenepithels durch den Kiefer durch. Die Ersatzzahnanlagen sind überall bis auf  $M_3$  vorhanden.  $M_2$  zeigt ein in Reduktion begriffenes freies Zahnleistenende.  $M_3$  steht auf dem kappenförmigen Stadium.

### Stadium C.

Neugeborenes Männchen. Gesamtlänge 19 cm.

Der erste rudimentäre Schneidezahn hat sich mit seiner labial gelegenen Zahnleiste auch hier noch erhalten (Fig. 15). Die Zahnleiste ist weit mehr rückgebildet als beim Stadium B (Fig. 16). Im Gegensatz hierzu ist das linguale Rudiment gewachsen. Es lassen sich sehr genau der äußere Epithelring und die eingeschlossenen, unregelmäßig gelegenen Epithelzellen auf den Schnitten unterscheiden. Noch deutlicher aber treten Teile von ehemaligen Verbindungssträngen auf, wodurch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit wiederum bestätigt wird. Zugleich mit diesen Resten tritt die Krone des im Durchbruch begriffenen zweiten Id auf. Dieser Zahn ist vollkommen verkalkt, besitzt keine Schmelzpulpa mehr und hat keine Wurzel angelegt. Lingual verläuft die auch

hier noch sichtbare Zahnleiste in ihren Überresten. Id<sub>3</sub> steht dem zweiten in der Entwicklung nach. Sein Durchbruch ist noch nicht zu erwarten. Ihre Ersatzzahnanlagen sind auf dem glockenförmigen Stadium ohne Kalkablagerung (Fig. 26, 27). Cd zeigt einen neuen Befund. Seine Ersatzzahnanlage, die sich auf dem vorgeschrittenen glockenförmigen Stadium befindet, besitzt an ihrer lingualen Seite ein freies Zahnleistenende, welches noch vollkommen mit der Anlage in Verbindung steht. Dasselbe ist nicht bis zu einem höher entwickelten Stadium differenziert, sondern tritt nur als das freie Ende der Zahnleiste auf, aus dem sich ein Ersatzzahn bilden kann (Fig. 40). Als was ist dieser neue Fortsatz aufzufassen? Ist er die mögliche Anlage zu einer dritten Dentition, oder stellt er die zweite vor, so daß der labiale stiftförmige Zahn zur prälactealen Dentition zu rechnen ist? Eine weitere Entwicklung dieses freien Zahnleistenendes findet nicht statt. Das folgende Stadium D, Männchen von 25,3 cm Gesamtlänge, weist weder ein Rudiment noch eine Weiterentwicklung auf. Cd muß auf Grund seiner gleichzeitig mit den übrigen Anlagen der ersten Dentition beginnenden Entwicklung und in Bezug auf seine Lage zu der Zahnleiste der ersten Dentition zugerechnet werden. Sein allgemeiner Entwicklungsgrad ist im Gegensatz zu den übrigen Zahnanlagen nicht viel höher stehend. Der bestehende Unterschied erklärt sich aus der rudimentären Form von Cd. In dem Grade, wie der Vorgänger sich schneller entwickelte, hat sich auch der Ersatzzahn rascher entfaltet, und so sehen wir C nur deshalb schon teilweise verkalkt.

Die rudimentäre Form von Cd erklärt sich daraus, daß dieser Zahn infolge des mächtigen Wachstums der Nachbarzähne aus der Reihe derselben verdrängt wurde und sich wegen fortgesetzten Platzmangels nicht zu einer funktionsfähigen Form entwickeln konnte. Erst sein Nachfolger C erhielt durch sekundäre Verlängerung des vorderen Unterkiefertheiles den für seine größere Entfaltung notwendigen Raum. C ersetzt frühzeitig seinen Vorgänger und funktioniert fast während des ganzen Lebens des Galeopithecus. Er legt sich aber wie ein jeder Zahn der zweiten Dentition an, indem sich sein Schmelzkeim lingual seitwärts des freien Zahnleistenendes entwickelt (Fig. 31). Den Charakter der Zugehörigkeit zur zweiten Dentition wird er aber mit zunehmender Reduktion seines Vorgängers mehr und mehr verlieren, ja schließlich mit dem Verschwinden von Cd sich gleichzeitig mit der ersten Dentition anlegen. Die Zahnleiste aber verbraucht ihr ganzes

Material nicht zum Aufbau zweier Zähne, von denen der erste hinfällig ist. Wir sehen, wie lingual von C bereits das freie Zahnleistenende auftritt. Hiermit aber ist die Möglichkeit einer dritten Dentition gegeben, die sich in unserem Falle als ein Zurückkehren zu älteren Zuständen schon dadurch kundgibt, als sie sehr spät, erst bei dem vorgeschrittenen glockenförmigen Stadium von C, erscheint und wieder frühzeitig verschwindet. Angesichts der frühzeitigen Reduktion des freien Zahnleistenendes halte ich seine spätere Entwicklung zu einer dritten Dentition für ausgeschlossen. C wird sich auf Kosten der ersten Dentition so ausbilden, daß ein Ersatz unnötig wird. Das freie Zahnleistenende lingual von C wird vollständig rudimentär werden, und C wird das Verschmelzungsprodukt zweier Dentitionen darstellen, der zweiten Dentition aber vorzugsweise zuzurechnen sein. Bis zu diesem Stadium ist bei C die Differenzierung noch nicht vorgedrungen. Augenblicklich teilen sich in das Material der einen Dentition sowohl die rudimentäre Anlage der ersten wie der dritten Dentition. In Übereinstimmung mit den Befunden an *Erinaceus* aber wird C allein späterhin persistieren. Auch bei *Erinaceus* treten Antemolaren auf, die nicht ersetzt werden. LECHE hat nachgewiesen, daß es hier die zweite Dentition ist, welche sich so hoch entwickelt. So zeigt uns *Galeopithecus* den Weg, auf dem solche Zustände entstehen.

Das weitere Eingehen auf die sämtlichen Zahnanlagen des Unterkiefers würde Beschriebenes größtenteils wiederholen. Ich beschränke mich deshalb darauf, den Status aller Zahnanlagen im allgemeinen darzulegen. Von den Zähnen sind  $Id_2$ ,  $Cd$ ,  $Prd_2$  am weitesten entwickelt, sie stehen sämtlich, zumal  $Id_2$   $Cd$ , dicht vor ihrem Durchbruch durch den Kiefer. Die Alveolen aller Zähne sind ausgebildet, doch liegen wegen Kürze der Kiefer häufig zwei Zahnanlagen nebeneinander. Die Hartgebilde sind bis auf die Basis vorgedrungen, ohne eine Wurzel gebildet zu haben. Überall umgreift die HERTWIG'sche Epithelscheide die in die Kiefer hinein ragenden Dentinflächen (Fig. 46). Das Zahnsäckchen schützt im Verein mit dem äußeren Schmelzepithel und der Schmelzpulpa die aufwärts drängenden Zähne. Die meisten liegen nahe unter dem Epithel der Mundhöhle. Die gebildeten Zacken gleichen in ihrer Zahl und Größe den bereits beim Stadium A beschriebenen. Die Pulpa reicht bis hoch in die Krone, eine Erscheinung, wie wir sie auch bei den Amphibienzähnen sahen. Die Schmelz- und Dentinschichten sind infolgedessen nur schmal angelegt. Die anlagernden Odontoblasten sind produktionsfähig. Gefäße durch-

ziehen netzartig die Pulpa, sie treten mannigfach durch die Öffnungen an der Basis ins Innere. An den Stellen, wo sich später die Wurzeln entwickeln, bleibt die Basis geöffnet, die Teile zwischen den späteren Wurzeln sind bereits vollständig geschlossen. Hier zeigen sich Dentin und Schmelz. Von Wichtigkeit sind die einzelnen Ausbildungsstufen der Ersatzzahnanlagen. Mit Ausnahme der zwei Schneidezähne und des Eckzahnes sind die übrigen Schmelzkeime der Ersatzzähne fast auf ihrer bisherigen Entwicklungsstufe stehen geblieben. Wie zu vermuten war, beginnt bei C die Verkalkung zuerst; Schmelz und Dentin sind an seiner Krone abgeschieden. Bei  $I_2$  treffen wir das vorgeschrittene Glockenstadium mit mehrfacher Einschnürung des inneren Schmelzepithels ohne Ablagerung von Hartgebilden an (Fig. 26).  $I_3$  zeigt die Glockenform mit beginnender mehrmaliger Einstülpung (Fig. 27). Die Schmelzkeime der Ersatzanlagen der Prämolaren 1 und 3 sind kolbig verdickt, der des  $Prd_2$  auf dem beginnenden kappenförmigen Stadium. Um alle Keime legt sich Bindegewebe in konzentrischen Lagen ab. Das freie Zahnleitenende lingual von den Molaren ist noch mehr als bisher rückgebildet worden. Reste der Zahnleiste sind hier durchgängig vorhanden, stellenweise Reste der dichotomischen Gabelung (Fig. 41, 42). Keine Anlage steht mehr in Verbindung mit der Zahnleiste.  $M_3$  ist bedeutend weiter entwickelt als beim Stadium B. Noch im Bereiche von  $M_2$  erscheint nahe dem Mundhöhlenepithel seine gut entwickelte Anlage. Es ist ein vollkommen glockenförmiges Stadium entstanden. Die vier typischen Backzahnzacken legen sich mit wohlentwickelter Pulpa an, von der Schmelzpulpa und dem Zahnsäckchen eingeschlossen. Die Anlage reicht noch über  $M_2$  hinaus, besitzt aber keine Alveole, da sie vollkommen frei im Bindegewebe nahe der Mundhöhlenschleimhaut liegt. Ein freies Zahnleitenende habe ich neben  $M_3$  nicht gefunden.

**Zusammenfassung.** Der Ausbildungsgrad der einzelnen Zähne ist folgender: Cd ist am meisten entwickelt,  $Id_2$  und  $Id_3$  folgen alsdann, auf diese  $Prd_2$  und  $Prd_3$ .  $M_3$  ist am weitesten zurück, zwischen diesen liegen  $M_1$ ,  $Prd_1$ ,  $M_2$ . Die Ersatzzahnanlagen stehen auf verschiedenen Entwicklungsstufen, unter denen die der zwei Schneidezähne und des Eckzahnes am höchsten stehen. Im allgemeinen aber ist ihre Weiterentwicklung eine langsame gewesen. Die Zähne werden also ungefähr folgendermaßen der Reihe nach durchbrechen:

Cd,  $Id_2$ ,  $Id_3$ ,  $Prd_2$ ,  $Prd_3$ ,  $M_1$ ,  $Prd_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ .

Ziehen wir aus den einzelnen Befunden der bis jetzt beschriebenen Altersstufen den Schluß, so erhalten wir folgendes: Das im Embryonalleben zur Ausbildung gelangende Gebiß gehört der ersten Dentition an. Reste dieser Dentition vorausgehender Zahnanlagen weisen auf das einmalige Bestehen einer älteren Zahngeneration hin. Andererseits finden sich lingual der zuerst ausgebildeten Zahnserie Anlagen zweiter Dentition als thatsächlicher Ersatz. Das Auftreten des freien Zahleitenendes lingual von C giebt die Möglichkeit einer dritten Dentition. Es legen sich frühzeitig im Unterkiefer jederseits zehn Zähne an. Von diesen ist der erste Schneidezahn schon in seiner Anlage rudimentär, der vierte ein kleiner Stiftzahn und alle übrigen bis auf  $M_3$  auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe.

Nach den vergleichenden Untersuchungen der embryologischen Befunde der Zahnanlagen bzw. der Ersatzzahnanlagen der unteren Schneidezähne geht die Entwicklung derselben folgendermaßen vor sich. Die erste Anlage dieser Kammzähne gleicht der eines jeden anderen Zahnes (Fig. 22, 23). Bei der Anlage zur beginnenden Kappenform tritt die erste Abänderung auf, wie dieses die Ersatzzahnanlagen zeigen (Fig. 24). Der Schmelzkeim zieht sich proximo-distal stark aus, so daß er, in der Mitte frontal getroffen, einem breiten Epithelstreifen gleicht. Das Ganze umlagert dichtes Bindegewebe. Auf dem Stadium der Kappenform beginnt in der Mitte der Anlage eine mehrfache Einstülpung. Die hierdurch entstehenden Einbuchtungen markieren sich stärker durch Herabwachsen der Mittellamellen bei zunehmender Vergrößerung des ganzen Schmelzkeimes. Die Seitenflächen folgen den Lamellen, stülpen sich zusammen mit diesen ein und bilden so, indem sie bis zu einer bestimmten Grenze vordringen, die Zinken. Die Kappen- wie Glockenformen sind zu diesem Zwecke ebenfalls labio-lingual abgeflacht (Fig. 25—27). Die Einbuchtungen treten nicht alle gleichzeitig auf, sie erfolgen zuerst in der Mitte, proximal und distal legen sich die übrigen an, so daß immer an diesen Grenzen der größte Raum für sich neu entwickelnde Zinken vorhanden ist. Hierdurch erklärt sich auch die breitere Fläche der proximalen und distalen Zinken am ausgebildeten Kammzahn. Bei beginnender Verkalkung tritt keine Teilung mehr ein. Beifolgende Textfiguren veranschaulichen den Entwicklungsgang. Natürlich folgt das Schmelzepithel stets den Einstülpungen, woraus die spätere Schmelzablagerung an den Zinken hervorgeht. Wird eine solche Anlage im Querschnitt ge-

troffen, so erscheinen Bilder, wie sie Fig. 27, 28 wiedergeben. Je nach der Anzahl der ausgebildeten Zinken, sowie nach der Schnittfläche erscheinen mehr oder weniger ringartige, vom Schmelz-epithel umschlossene Gebilde in der Schmelz-pulpa eingebettet. Wird der Zahn-  
hals getroffen, so erscheint ein einfacher plattgedrückter Ring (Fig. 29).

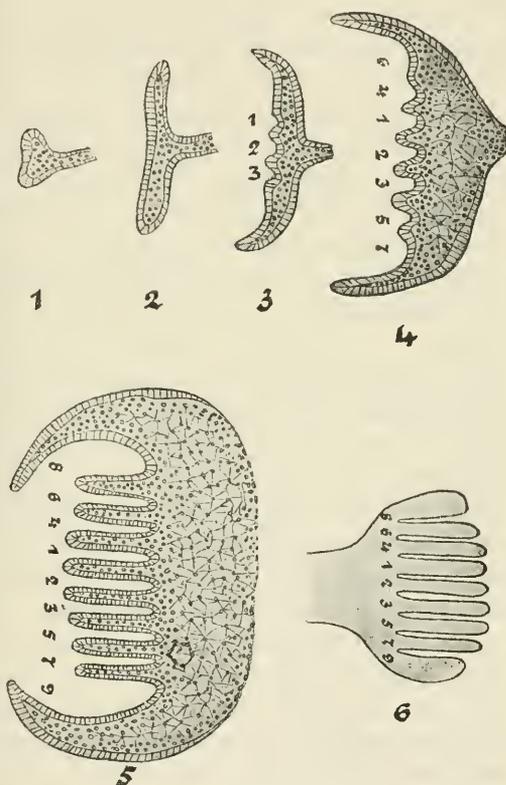
Es lassen sich diese Kammformen aus Formen herleiten, wie sie C im Unterkiefer und  $I_1$ ,  $I_2$  im Oberkiefer zeigen. Die seitlichen Einkerbungen sowie die zahlreiche Zackenbildung macht besonders C zum Übergangstypus.

### Oberkiefer.

Bei Beschreibung der Befunde im Oberkiefer kann ich mich kürzer fassen, da die Vorgänge bei der Zahnbildung und die Beziehungen der einzelnen Zahnanlagen zu einander keine wesentlichen Abweichungen vom Unterkiefer zeigen. Es erscheint mir auch im Interesse der Einfachheit angebracht, sämtliche Stadien, die ich vorher einzeln darlegte, in der Gesamtheit zu behandeln.

Spuren einer prä-lactealen Dentition oder einer dritten Zahn-generation habe ich im Oberkiefer nicht gefunden.

Da die erwachsenen Exemplare im Vorderteil des Zwischenkiefers keine Zähne besitzen, so war es von großem Interesse, nach Resten einstiger Anlagen zu forschen, um so die ursprüngliche Zahl der Schneidezähne festzustellen. Ich habe aber auf den



Stufenweise Entwicklung der unteren Incisivi im Verlauf von 6 Stadien. DEPENDORF.

Schnittserien keines der Embryonen auch nur Rudimente von einer Zahnleiste oder eines Schmelzkeimes angetroffen. Die Kiefer sind schon stark verkalkt. Das Epithel der Mundhöhle ist an dieser Stelle stärker verdickt und papillenreich.

Der erste Schneidezahn der ersten Dentition ist anders gebaut als der erste der zweiten Dentition. Bei beiden Galeopithecus-Arten ist der erstere kleiner, unansehnlicher und hinfalliger als der zweite, bei Galeopithecus philippinensis WATERH. ist er sogar nur ein kleiner Stift (Fig. 4). Es ist klar, daß seine geringe Größe Veranlassung zu einer schnelleren Entwicklung und zu einem frühzeitigeren Ersatz als bei den übrigen Zähnen der gleichen Dentition führen wird. Indessen wird der Ersatz nicht so frühzeitig wie bei Cd des Unterkiefers eingeleitet. Auf dem ersten Stadium A zeigt die erste Schneidezahnanlage die vollkommene Glockenform ohne Ablagerung von Kalksalzen; seine Ersatzanlage steht auf dem knospenförmigen Stadium. Es fällt auf, daß die Anlage von sehr geringen Dimensionen ist. Beim Stadium B ist sie bereits stark verkalkt. Da der Embryo II nicht sehr viel älter als der Embryo I ist, so erscheint diese schnelle Verkalkung als etwas Eigenartiges. Beim Stadium C ist Id<sub>1</sub> noch weiter verkalkt. Die zugehörige Ersatzanlage ist bei B kolbig verdickt mit Bindegewebsvermehrung und bei C glockenförmig. Dieses schnelle Wachstum sowohl der Anlage der ersten wie der zweiten Dentition findet nur bei I<sub>1</sub> statt und hängt mit seiner Größe zusammen. Alle übrigen Stadien entwickeln sich entsprechend den Stadien im Unterkiefer, es findet also normales Wachstum der Anlagen erster Dentition und einhaltende Entfaltung der Ersatzkeime statt. So finden wir Id<sub>2</sub> bei A nicht verkalkt in Glockenform mit seinem freien Zahnleistenende vor, welches kolbig verdickt ist, und sehen bei B die erste Anlage sich verkalken, bei C sich immer mehr vergrößern und verkalken, können aber bei der Ersatzzahnanlage nur sehr schwache Veränderungen konstatieren, denn sie ist beim Stadium C noch knospenförmig mit dichter Umlagerung konzentrischer Bindegewebsschichten.

Die drei Prämolaren sind ihren korrespondierenden Antagonisten im Unterkiefer ähnlich und verhalten sich in Bezug auf Ausbildung beider Dentitionen wie diese. Der allmähliche Übergang vom Prämolaren- zum Molartypus ist unverkennbar. Proximal einzackig, erhält distal jede Anlage zwei Zacken, die bei der ersten als zwei Spitzen, eine linguale Neben- und eine labiale Hauptspitze auftreten, bei der zweiten an Größe zunehmen und bei der

dritten das Bild eines im Querschnitt getroffenen echten Molaren wiedergeben (Fig. 35). Die Ersatzzahnanlage des dritten Prämolaren ist am meisten differenziert, sie erreicht beim Stadium C die Kappenform. Die beiden übrigen verhalten sich untereinander gleich.  $M_1$  ist am meisten,  $M_3$  am wenigsten entwickelt, zwischen beiden steht  $M_2$ . Die Verkalkung der einzelnen Zacken verläuft ziemlich gleichartig, beim Stadium A lagert sich jedoch lingual früher Kalk ab als labial. Proximal findet sich zwischen beiden Zacken auf den Frontalschnitten eine kleine Zacke als Erhebung. Der ganze labiale Teil der Molaren ist nach der Gaumenseite zu stark verlängert und in der Höhengausdehnung zusammengedrückt, eine Folge der Artikulation. Das freie Zahnleistenende ist bei  $M_1$  und  $M_2$  verkümmert. Die gabelige Verzweigung ist noch vorhanden (Fig. 43). Die Schmelzzellen sind vollkommen rudimentär, ihre Anordnung verändert, der vielfach zerrissene Strang von Bindegewebe durchsetzt. Die Anlagen aller Zähne waren auf keinem Stadium mit der Zahnleiste mehr in Verbindung. Die Zahnleiste selbst zog sich häufiger unterbrochen durch den Kiefer.  $M_3$  ist beim Embryo I noch nicht angelegt; es läßt sich nur die Zahnleiste im hintersten Teile des Oberkiefers nachweisen. Die erste Differenzierung erfolgt beim Stadium B noch im Bereiche von  $M_2$ , das Stadium C zeigt die Glockenform mit geringer Kalkablagerung.  $M_3$  bleibt ohne Ersatzanlage.

Auf dem Stadium A befand sich hinter der Anlage des  $Id_2$  eine Partie im Kiefer, welche, stark verkalkt, weder Reste einer Zahnanlage noch Reste der Zahnleiste aufwies. Dieser freie Raum ist im Gegensatz zu der sonst überaus gedrängten Lage der übrigen Zahnanlagen sehr auffällig und kann vielleicht auf den Ausfall einer früheren Zahnanlage zurückgeführt werden. Auf den älteren Stadien wird dieser Raum von den sich stark entwickelnden Anlagen des  $Id_2$ , aber mehr noch des  $Prd_1$  ausgefüllt.

Die Durchbruchzeiten für die einzelnen Zähne stimmen ungefähr mit denen im Unterkiefer überein. Es treten die Zähne folgendermaßen in Funktion:  $Id_1$ ,  $Prd_3$ ,  $Prd_2$ ,  $Id_2$ ,  $M_1$ ,  $Prd_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ .

#### Stadium D.

Das junge Männchen von 25,3 cm Gesamtlänge besaß im Oberkiefer 7, im Unterkiefer 8 durchgebrochene Zähne. Auf den Schnitten finden sich oben 5 und unten gleichfalls 5 Ersatzzähne.

Der untere Eckzahn war bereits ersetzt worden. Der rudimentäre erste I war vollständig verschwunden. Im Ober- wie im Unterkiefer waren die letzten Molaren ziemlich ausgebildet, wurzellos und standen dicht vor ihrem Durchbruch.  $M_3$  des Oberkiefers trat mit seinen Zacken durch die Kieferdecke hindurch. Die Ersatzzahnanlagen waren noch nicht vollkommen entwickelt, alle standen auf dem glockenförmigen Stadium mit Ablagerung von Hartgebilden. Im Bereiche des unteren C habe ich keine Reste einer zweiten Ersatzanlage gefunden. Der Kiefer war hier vollständig verkalkt, so daß die Schmelzkeimreste längst resorbiert waren. Von der Zahnleiste war nirgends eine Spur vorhanden, sie ist ebenfalls der Verknöcherung der Kiefer gewichen.

Die Wurzeln der durchgebrochenen Zähne haben sich überall angelegt und waren nur zum Teil ausgebildet, an ihrer Basis war noch die HERRWIG'sche Epithelscheide vorhanden. Der Pulpen- eingang war breit und geräumig, das Blutkapillarnetz gut entwickelt. Die Odontoblasten lagen in einer dichten Schicht dem inneren Zahnbein an.

Die Molaren des Oberkiefers haben eine andere Form als die des Unterkiefers gewonnen. Bei ersteren hat sich ein buccaler Wulst gebildet, welcher die proximalen und distalen Zacken miteinander verbindet und so ein Cingulum vorstellt. Außerdem sind sie bucco-lingual breiter und proximo-distal schmaler als die Molaren des Unterkiefers, die ihrerseits quadratisch geblieben sind. Die Molaren des Oberkiefers schrägen sich lingual ab, während ihre labiale Fläche breiter bleibt. Sie erscheinen dadurch ein wenig keilförmig. Histologisch bieten sämtliche Zahngewebe recht einfache Verhältnisse. OWEN<sup>1)</sup> hat die Verlaufsrichtung der die Dentinfasern umgebenden Kalkröhrchen beschrieben, wie er sie bei den unteren Kammzähnen gefunden hat. Der Verlauf der Dentinröhrchen ist bei den übrigen Zähnen ein einfacherer. Mit Ausnahme der Kronenteile findet keine dichotomische Verbreitung statt, die Röhrchen durchsetzen meist in kleineren und größeren Kurven, den sogenannten „primären Krümmungen“, das Dentin und enden vor dem Schmelz mehr oder weniger verästelt. An vielen Stellen, zumal an der Wurzel, ist ihr Weg der einer verlängerten Spirale, also eine sekundäre Krümmung.

Das Dentin zeigt Gefäßkanäle und Interglobularräume. Der Schmelz ist einfach streifig und besteht aus quergestellten Prismen,

1) OWEN, *Odontography*, 1840—45, p. 437.

die der Schmelzzusammensetzung des Lamantin (*Manatus*) entsprechen. Er zeigt eine sehr einfache Struktur. Das Cement ist fein lamelliert, vaskulär und sitzt in einer dünnen Schicht dem Dentin auf.

#### Stadium E.

Das Weibchen von 43,5 cm Gesamtlänge war das einzige, vollkommen erwachsene Tier. Es besaß das persistierende Gebiß, im Oberkiefer 8, im Unterkiefer 9 Zähne. Ein besonderer Größenunterschied der Zähne der ersten und zweiten Dentition ist bis auf  $I_1$  im Oberkiefer und C im Unterkiefer nicht vorhanden. Die Ersatzzähne erscheinen ein wenig kräftiger. Die Schnittserien zeigen nirgends Reste noch möglicherweise zur Funktion gelangender Nachfolger einer dritten Dentition. Die Naht zwischen Ober- und Zwischenkiefer war verwachsen.

Hervorzuheben ist die starke Abnutzung der Backzähne, auf die ich schon oben aufmerksam gemacht habe. Die Prämolaren des Oberkiefers zeigen nicht durchgängig die ihren Vorgängern so eigenartige Spezialisierung des Übergangstypus zum Molaren. Sie sind weniger secodont. Die Wurzeln sind nicht überall ausgebildet.

Im übrigen bietet dieses Stadium nichts Neues mehr.

#### Stadium F und G.

Diese beiden Stadien, ein Weibchen von 39 cm und ein Männchen von 30,7 cm Länge, gehörten der philippinischen Art an. Ich fand bei F im Oberkiefer 6, im Unterkiefer 7 durchgebrochene Zähne. Der erste Zahn des Oberkiefers war dicht vor seinem Wechsel, der 7. im Beginn des Durchbruchs, der 8. des Unterkiefers gleichfalls im Durchbruch. Bei G waren im Oberkiefer 7 Zähne durchgebrochen, wovon der erste seinen Vorgänger bereits zur Seite gedrängt hatte. Im Unterkiefer funktionierten 8 Zähne, der 9. war im Durchbruch begriffen. Bei beiden Exemplaren waren die ersten Id des Oberkiefers klein und stiftförmig. Der untere C war bereits gewechselt, während die übrigen Zähne nicht ersetzt worden waren. Die Verwachsungnaht von Zwischen- und Oberkiefer war bei beiden Exemplaren deutlich sichtbar. Jedesmal lagen die beiden ersten Zähne im Zwischenkiefer, sie sind also die wirklichen Schneidezähne.

Die Molaren brechen im Gegensatz zu *Galeopithecus Temminckii* WATERH. später durch, sie sind größer als die der anderen Art. Überhaupt ist das ganze Gebiß kräftig entwickelt. Die Zahl

der Zinken an den unteren Kammzähnen betrug für den ersten Kammzahn 12 und 15, für den zweiten 10 und 12 Zinken.

### Zusammenstellung und Schlußfolgerung.

Aus meinen bisherigen Darlegungen geht zunächst hervor, daß sich während des Embryonallebens im Unterkiefer zehn und im Oberkiefer acht Zahnanlagen an der Zahnleiste ungefähr gleichzeitig differenzieren. Von diesen ist die Anlage des ersten  $I_1U$  reduziert, die von Cd eilt den übrigen in seiner Ausbildung voraus und  $M_3$  entfaltet sich im Ober- wie im Unterkiefer wegen Raumbeengung später, seine Entwicklung verläuft aber ziemlich schnell. Das junge Tier besitzt ein Gebiß, welches alle Zähne enthält, die überhaupt zur Anlage kommen, und die frühzeitig mit Ausnahme von  $M_3$  (bei *Galeopithecus philippinensis* WATERH. auch mit Ausnahme von  $M_2$ ) als erste Zahngeneration funktionieren. Die fehlenden Molaren erscheinen noch vor dem Auftreten des vollständigen Ersatzes. Somit treten die echten Backzähne mit der ersten Dentition auf und bleiben während des ganzen Lebens ohne Ersatz. Als Ersatzzahnanlagen finden wir im Unterkiefer sieben und im Oberkiefer fünf verschieden differenzierte Schmelzkeime. Der Schmelzkeim des unteren  $I_1$  ist reduziert. Die übrigen entwickeln sich langsam und ersetzen ihre Vorgänger erst sehr spät. Das Tempo der Entwicklung wird aus den nachfolgenden Tabellen ersichtlich. Sehr auffällig ist die träge Entfaltung, die mit dem späten Ersatz im Einklang steht. Ein Vergleich der einzelnen Stadien auf den Tabellen zeigt das deutlich. Am weitesten ist die Ersatzzahnanlage vom unteren Cd entwickelt, was wiederum mit seinem frühen Ausfall übereinstimmt. Wegen des frühen Ersatzes von Cd besitzt *Galeopithecus* eine Zeit lang, und zwar ziemlich frühzeitig beginnend, ein Gebiß, welches aus Zähnen der ersten und zweiten Dentition zusammengesetzt ist. Nach vollendetem Ersatz erhalten wir für das permanente Gebiß folgende Zahnserien:

Oberkiefer jederseits:  $I_1, I_2, Pr_{1-3}, M_{1-3}$ ,

Unterkiefer „  $I_2, I_3, C, Pr_{1-3}, M_{1-3}$ ,

während das Gebiß der ersten Dentition sich so zusammenstellt:

Oberkiefer jederseits:  $Id_1, Id_2, Prd_{1-3}, M_{1-3}$ ,

Unterkiefer „  $Id_2, Id_3, Cd, Prd_{1-3}, M_{1-3}$ .

Sowohl das Gebiß der ersten wie der zweiten Dentition hat die gleiche Anzahl von Zähnen. Zu denselben Ergebnissen ist auch LECHÉ gekommen, während, wie wir uns erinnern wollen, die früheren Autoren zum Teil andere Ansichten vertreten haben.

Unterkiefer.

Übersicht der Anlagen der zweiten Dentition bei den Stadien A—E.

	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	C	Pr <sub>1</sub>	Pr <sub>2</sub>	Pr <sub>3</sub>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	
A. Embryo I. Schnauzenspitze Steiß 11,5 cm	rudimentäre Epitheperle	kappenförm. Stadium	Beginn der Kappenform	Beginn der Glockenform	nicht differenz.	knospenförmig	schwachenknospenförmig	schwachenknospenförmig	ohne Differenzierung	
B. Embryo II 14 cm		Beginn der Glockenform	Kappenform	Glockenform	schwachknospenf.	kolbig verdickt	knospenförmig	schwachenknospenf.	rudimentärer Zahnteil	
C. Neugeborenes Männchen 19 cm		Glockenform ohne Kalkabl. 3malige Einschnürung	Glockenform	Beginn der Verkalkung, Schmelzpulpa	kolbig verdickt	Beginn kappenf. verdickt	kolbig	Beginn kappenf. verdickt	knospenf.	Zahnteil
D. Junges Tier 25,3 cm		Glockenförmige Stadien mit Ablagerung von Hartgebilden in verschiedener Form und Stärke.								
E. Erwachsenes Tier 43,5 cm		Alle Ersatzanlagen von I <sub>2</sub> —Pr <sub>3</sub> sind in Funktion. Wurzelbildung nahezu vollendet.								

Oberkiefer.

Übersicht der Anlagen der zweiten Dentition bei den Stadien A—E.

	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	Pr <sub>1</sub>	Pr <sub>2</sub>	Pr <sub>3</sub>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	
A. Embryo I. Schnauzenspitze Steiß 11,5 cm	Beginn knospenf.	schwachkolbig	nicht differenz.	nicht differenziert	schwachknospenf.	rudimentärer Zahnteil	rudimentärer Zahnteil	ohne Zahnteil	
B. Embryo II 14 cm	kolbig	kolbig	schwachkolbig	schwachknospenf.	knospenförmig	rudimentärer Zahnteil	Zahnteil	ohne Zahnteil	
C. Neugeborenes Männchen 19 cm	Beginn glockenförmig	kolbig verdickt	kolbig verdickt	kolbig verdickt	Beginn kappenf.	schwache Reste der Zahnteile			
D. Junges Tier 25,3 cm	Glockenförmige Stadien mit Ablagerung von Hartgebilden in verschiedener Form.								
E. Erwachsenes Tier 43,5 cm	Alle Ersatzanlagen von I <sub>1</sub> —Pr <sub>3</sub> sind in Funktion. Die Wurzelbildung ist nahezu vollendet.								

Embryologisch habe ich alsdann die reduzierten Reste des ersten Schneidezahnes im Unterkiefer in seiner ersten wie zweiten Dentition nachweisen können. Darnach ist also der folgende Schneidezahn nicht  $I_1$ , sondern  $I_2$ . Dieser Befund deutet auf eine ursprünglich reichere Bezahnung des vorderen Unterkiefers hin. Das Verschwinden des ersten I hängt mit der Eigenart der Kammzähne, ihrer Größenzunahme unter erhöhter Spezialisierung zusammen. Der Prozeß der Verdrängung erhellt auch aus der merkwürdigen Lage der verkümmerten Reste dicht unterhalb des Mundhöhlenepithels in der vordersten Spitze des Unterkiefers. Diese ganze Erscheinung ist am besten mit den LECHE'schen Befunden am Erinaceus zu vergleichen. Es ist von betreffendem Autor auch bei Erinaceus das einstmalige Vorhandensein eines ersten unteren Schneidezahnes durch Auffinden seiner verkümmerten Reste nachgewiesen worden. Eine andere Ähnlichkeit besteht zwischen dem von LECHE bei Erinaceus beschriebenen oberen Cd mit seinem Ersatzzahn und dem unteren Cd bei Galeopithecus. Der Cd des Erinaceus ist ein winziger, stiftförmiger Eckzahn, der sich ungemein rasch entwickelt und früh ersetzt wird. LECHE hält ihn für rudimentär; ich habe dieselbe Ansicht über den unteren Cd bei Galeopithecus bereits ausgesprochen.

Der vordere Teil des Zwischenkiefers ist zahnlos. Ich konnte embryologisch weder die Zahl der ausgefallenen Zähne noch Reste der Zahnleiste feststellen. Es sind hier wenigstens einer, wenn nicht zwei Schneidezähne zu Grunde gegangen. Der jetzige obere  $Id_1$  ist rudimentär,  $I_1$  erscheint weniger rückgebildet. Allerdings schwankt seine Größe. Er zeigt gleich C im Unterkiefer einen sehr primitiven Zahntypus.

Wenn die Zähne nach der Geburt durchbrechen, sind es noch sehr zarte Gebilde mit dünnen Schmelz- und Dentinwänden. Die Thätigkeit der Odontoblasten dauert auch während des Gebrauchs der Zähne fort. Sie wird erst durch die vollkommene Wurzelbildung eingeschränkt, welche sehr spät zur Vollendung gelangt. Die Bildung der Wurzeln tritt bei Galeopithecus im allgemeinen später auf, als es bei den höheren Säugetierformen beobachtet wurde. Noch bei dem halberwachsenen Männchen D, bei dem die erste Dentition in Funktion stand, ist die Wurzelbildung dieser Zahnserien nicht vollendet. Das neugeborene Tier, Stadium C, zeigt überhaupt noch keine Anfänge zur Wurzelbildung. Ich halte diese Erscheinung für eine den alten Säugetierformen zukommende Eigenschaft, so besitzt z. B. Dromatherium unvoll-

kommene Wurzeln. — Während im Ober- wie im Unterkiefer die Lage sämtlicher Zahnanlagen eine sehr gedrängte ist, während überall der Raum so weit wie möglich schon auf dem jüngsten Stadium A für die Entwicklung von Zähnen herangezogen wird, trifft dieses an einer Stelle im Oberkiefer nicht zu. Hier befindet sich, wie ich das schon auseinandergesetzt habe, zwischen  $Id_2$  und  $Prd_1$  eine erst als Bindegewebe auftretende zahnlose Lücke — das ist die Verschmelzungsnah von Zwischen- und Oberkiefer — die alsdann distal vollständig verkalkt erscheint. Bei den älteren Exemplaren verschwindet diese zahnlose Lücke allmählich. Die benachbarten Anlagen, besonders die sich weit ausdehnende Anlage von  $Prd_1$ , erobern diesen Raum, aber es kommt niemals so weit, daß  $Id_2$  und  $Prd_1$  nebeneinander bzw. übereinander auftreten, was ich bei den übrigen Zahnanlagen so häufig beobachten konnte. Ich halte diese Lücke für den Raum, in welchem der ursprüngliche Caninus saß. Zwar konnte ich embryologisch sein früheres Bestehen nicht nachweisen, da die Lücke verknöchert war und etwaige Reste der Anlage gleichwie im Vorderteil des Zwischenkiefers resorbiert waren. Die Lücke erscheint mir aber so auffällig, daß ich trotz des Mangels dieses tatsächlichen Beweises meine Annahme für wahrscheinlich halte. Vielleicht läßt sich bei jüngeren Embryonen eine reduzierte Anlage des Caninus nachweisen. Gestützt wird meine Ansicht durch die Befunde am Insectivorengebiß — Verdrängung des oberen Cd bei *Erinaceus* — sowie durch die Lage und Entwicklung des unteren Cd bei *Galeopithecus*. Dieser Zahn, welchen LECHE mit  $Id_3$  bezeichnet, ist nach meiner Ansicht der Caninus des Unterkiefers; er besitzt, wie das OWEN schon ausgesprochen hat, große Ähnlichkeit mit dem Caninus der Lemuriden, und erklärt uns, wie der obere Caninus zu Grunde ging. Er ist durch die zunehmende Vergrößerung seiner Nachbarn aus der Zahnreihe herausgedrängt worden und bleibt während seiner ersten Dentition rudimentär. Erst sein Ersatzzahn erhält durch die sekundäre Verlängerung, besonders des Vorderteiles des Unterkiefers für seine Entwicklung genügend Platz. Diese sekundäre Verlängerung erfolgte in Anpassung an die Funktion der vorderen Schneidezähne. Der Kiefer wurde in Übereinstimmung mit dieser sekundär veränderten Funktion schaufelförmig und streckte sich nach vorn. C erhielt dadurch Raum, wurde aber auch zugleich in den Bereich der Schneidezähne gezogen und differenzierte sich zu seiner jetzigen Form. Die Eckzähne der Insectivoren ragen auch sehr selten über die Pr und I vor und sind häufig nicht mit

Sicherheit von denselben zu unterscheiden. Das ist für das Gebiß der Insectivoren etwas ganz Charakteristisches.

Aber das Gebiß hat außerdem noch andere besondere Eigenarten! LECHE schließt seine Abhandlung über das Zahnsystem des Galeopithecus mit den Worten: „Mit dem heutigen Standpunkt unseres Wissens kann kein Zahnsystem nachgewiesen werden, von welchem das Galeopithecusgebiß als Ganzes direkt abzuleiten wäre.“ Bis jetzt sind uns weder fossil noch lebend Vertreter irgend einer Gattung bekannt, die uns über eine direkte Ableitung des Gebisses von einer verwandten Form ohne weiteres Aufschluß zu geben vermöchten, aber zu erklären ist es doch zum Teil, wie sich diese Eigenarten entwickelt haben. Es giebt kaum ein zweites Organ, welches in phylogenetischer Hinsicht solche Veränderungen erfahren hat und noch erfährt wie das Gebiß. Meiner Ansicht nach läßt sich das Galeopithecusgebiß trotz seiner starken Abänderung auf eine durchaus alte und primitive Form zurückführen. Die unteren Schneidezähne und der untere Eckzahn sind sicherlich sekundären Veränderungen unterworfen gewesen. Ihnen ähnlich sind die Prämolaren der fossilen Arten: *Plagiaulax Becclesii* FALC., *Dipriodon lunatus* MARSH., *Neoplagiaulax eocaenus* LEMOINE, die nach ZITTEL alle zur Familie der Plagiaulaciden gerechnet werden, und die Prämolaren des Hypsiprymniden *Bettongia Grayi* GOULD. Vielleicht gehören bis zu einem gewissen Grade auch die Backzähne von *Elephas* hierher. Bei dieser Gattung ist paläontologisch wie vergleichend-anatomisch die Art und Weise des Zerfalles des einzelnen Backzahnes in viele Teile nachweisbar, mit dem Unterschiede gegenüber den I des Galeopithecus, daß bei *Elephas* die Trennung in einzelne Lamellen vollständiger wurde, und diese wieder sekundär durch Zwischenlagerung von Cementmassen zu einem großen Gebilde verschmolzen <sup>1)</sup>. Bei Galeopithecus tritt die Trennung nicht bis zur Vollendung auf, der Zahnhalbs vereinigt die einzelnen Teile. Ontogenetisch habe ich die Entwicklung des Kammzahnes beschrieben, und phylogenetisch läßt sich seine Entstehung folgendermaßen denken. Der Schneidezahn ist ursprünglich ein einfacher triconodonter Zahn gewesen, wie das die erste Anlage von drei Zacken ontogenetisch beweist. Aus dieser Form

---

1) Ein dem Schmelzkeim der unteren Incisivi von Galeopithecus durchaus ähnlicher Keim eines Elefantenzahnes findet sich bei CUVIER abgebildet. Vergl. „Vorlesungen über vergleichende Anatomie“ von CUVIER, übersetzt von J. F. MECKEL, 3. Teil, 14. Tafel, Fig. 21.

hat sich durch fortgesetzte Teilung unter zunehmender Verbreiterung eine größere Anzahl von Zacken im Laufe der phylogenetischen Entwicklung herausgebildet. Dieser sekundäre Zerfall der drei ersten Coni begann durch wiederholte Spaltungen von der Mitte des Zahnes aus. So züchtete die Natur diese Form heran, die noch heute in der Anzahl ihrer Zinken keine Konstanz erlangt hat. Das hat LECHE bereits vergleichend-anatomisch festgestellt, indem er sagt: „daß der Galeopithecus-Schneidezahn durch allmähliche Verbreiterung und wiederholte Zackenbildung eines Zahnes entstanden sei, welcher zunächst mit dem Schneidezahn bei Tupaia resp. Indrisinae übereinstimmte.“ Diese Säugetiere aber zeigen durch das Auftreten von zwei Längsrinnen an den vorderen Schneidezähnen die erste Andeutung des Zerfalles des triconodonten Zahnes. OWEN vergleicht die Zacken des Galeopithecus-Schneidezahnes mit den drei Zacken der Schneidezähne des neugeborenen Menschen. Er sagt: „This singular form of tooth is produced by the deeper extension of the marginal notches on the crown, analogous to those on the edge of the new-formed human incisor.“

Wodurch aber konnte diese Form entstehen? Meiner Meinung nach hängt sie mit der Art der Nahrung zusammen. Der von Insectivoren ähnlichen Vorfahren abstammende Galeopithecus ist Herbivore geworden. Er lebt vorzugsweise von Früchten, die er mit Hilfe seiner unteren Schneidezähne schält. Daneben mag auch das Putzen seines Felles, wie OWEN es angiebt, eine Funktion dieser Zähne sein. Das Bestreben aber, Formen zu bilden, wie sie die schaufelförmigen Kammzähne darstellen, finden wir bei vielen Herbivoren. Besonders die herbivoren Lemuren zeigen durch ein enges Zusammentreten ihrer langen spitzen unteren Schneidezähne etwas Ähnliches. Weiterhin finden wir die Schaufelform bei den meisten Ruminantien, bei den Macropodiden, und sehen auch hier nicht selten gelappte Schneidezähne. Bei allen diesen sind diese Formen Anpassungen an die Nahrungsaufnahme. Ja, noch mehr! die Schrägstellung der unteren Schneidezähne, die bei Macropus geradezu horizontal ist, und der Mangel der oberen Schneidezähne ist für das Herbivorengebiß etwas durchaus Charakteristisches. Die Ruminantien bieten das am deutlichsten, weniger deutlich die herbivoren Lemuren, bei denen jedoch das Rudimentärwerden der oberen Schneidezähne den Übergang darstellt. Dasselbe sehen wir beim Galeopithecus. Sein Gebiß ist daher in jeder Beziehung, zu der auch der Übergang des secodonten Typus

der Prämolaren zu einem mehr bunodonten, sowie die starke Abnutzung der echten Molaren gehören, mit dem Gebisse der herbivoren Säuger zu vergleichen. Hieraus ergeben sich leicht die bestehenden Abänderungen seines Gebisses.

Abgesehen von dieser sekundären Umformung ist das Galeopithecusgebiß ein altes Insectivorengebiß. Das erhellt sowohl aus der Form der einzelnen Zähne als auch besonders aus dem frühzeitigen Auftreten sämtlicher Zähne und der vollkommenen Gleichberechtigung beider Dentitionen. Die Kieferverkürzung ist bei Galeopithecus noch nicht so zum Ausdruck gekommen wie bei den jüngeren Säugetierformen. Galeopithecus hat eine lange Schnauze und steht hierin den alten Säugetieren näher als den jüngeren. Es treten daher embryonal noch alle Zahnanlagen gleichzeitig auf, was bei den jüngeren Säugern nicht mehr der Fall ist. Bei diesen hat die Kieferverkürzung die Zahl beschränkt. Die vollkommene Entwicklung der ersten Dentition, ihr langes Bestehen ist ein alter Zustand, der an die Beutler wie an die ältesten Placentalier erinnert. Die erste Dentition ist noch der zweiten gleichberechtigt, bei den jüngeren Säugetieren aber ist die erste Dentition verkümmert. Man kann den frühen Ersatz des unteren Cd und das spätere Auftreten des  $M_3$  bei Galeopithecus als den Beginn einer im Entstehen begriffenen Kieferverkürzung ansehen. In Übereinstimmung aber mit der Annahme, daß Galeopithecus den älteren Säugern näher steht als den jüngeren, ist auch der insectivoren-ähnliche Charakter des Gebisses als der ursprüngliche zu betrachten. Die Molaren haben denselben noch bewahrt, weniger die Prämolaren. Der erste Prämolare ist secodont und hat sich ebenso erhalten wie der secodonte Pr alter herbivorer Säuger, der Diprotodontier. Die beiden anderen Pr sind durch Entwicklung eines breiteren, gezackten distalen Talons weniger secodont. Eine eigentliche Molarform haben sie nie besessen. Die distale Verbreiterung des Talons ist nur ein weiterer Ausdruck für die Anpassung an die herbivore Lebensweise und die beginnende Kieferverkürzung. Die Prd der höheren Säuger haben Molarform. Sie erlangten diese aber erst dadurch, daß die echten Molaren wegen Kürze der Kiefer nicht zum frühzeitigen Durchbruch kamen, und die sogenannten Milchmolaren frühzeitig dieselbe Funktion erhielten wie die echten Molaren. Diese Bedingung fällt bei Galeopithecus fort.

Außer diesen mehr äußerlich sichtbaren Eigenarten bestätigen direkte embryologische Befunde bei Galeopithecus die An-

nahme eines an die niederen Säugetiere erinnernden Zahnsystems. Und zwar gehören hierher:

- 1) Das Auftreten von Resten einer sogenannten prä-lactealen, d. h. vor der ersten Dentition erscheinenden Zahngeneration, welche als eine Vererbung von den nächsten Vorfahren aufzufassen ist, deren Dentitionszahl eine höhere war.
- 2) Das Auftreten einer dritten Dentition, die meiner Ansicht nach gleichfalls der Rest eines einstmalig reicheren Zahnwechsels der Vorfahren ist.
- 3) Die Thatsache, daß neben den Molaren lingual ein freies Zahnleistenende existiert.

Eine prä-lacteale Dentition ist in neuester Zeit mehrfach bei niederen Säugern beschrieben worden, so von KÜKENTHAL und LECHE. Das Gleiche gilt von den Befunden, nach denen eine dritte Dentition im Zahnsystem niederer Säugetiergattungen vorkommt. Beide Erscheinungen treten auch bei Galeopithecus auf und beweisen, daß seine Vorfahren einst mehr als zwei Zahngenerationen hatten. Beide Thatsachen lassen aber auch zugleich im Verein mit den Ergebnissen der oben genannten Forscher darauf schließen, daß die nächsten Vorfahren der Säugetiere in frühesten Zeiten überhaupt mehr als zwei, vielleicht vier oder mehr Dentitionen besessen haben. Die Zahl der Zahngenerationen nahm mit der Vervollkommnung der Zähne ab, je größer aber die Zahl war, desto unregelmäßiger verlief der Ersatz, so daß wir bei polyphyodonten Tieren von eigentlich regelmäßig verlaufenden Dentitionen nicht mehr reden können. Ich halte sowohl die prä-lacteale als auch die dritte Dentition bei den Säugetieren für reduziert. Sie sind bisher nur bei den niederen Säugern beobachtet worden und stellen, wenn sie auftreten, meist verkümmerte Reste oder nicht zur Entwicklung gelangende Anfänge eines erbten Oligophyodontismus vor. Werden diese Anfänge in der That zu funktionsfähigen Zähnen ausgebildet, was nur ein einziges Mal LECHE bei den Prämolaren von Erinaceus festgestellt hat, so ist dieser Fall durchaus atavistischer Natur, ein gelegentliches Zurückkehren zu alten Zuständen. Die Gründe dafür liegen aber in der schwachen Entwicklung der Vorgänger. Auch bei Galeopithecus ist die Anlage der dritten Dentition in Form des freien Zahnleistenendes lingual von C atavistisch und durch den schnellen Ausfall und die reduzierte Form von Cd bedingt. Ich kann mich ebensowenig wie KÜKENTHAL, der neuerdings<sup>1)</sup> „die gelegentlich

1) KÜKENTHAL, Zur Dentitionenfrage. Anatomischer Anzeiger, Bd. X, No. 20, S. 653—659.

auftretenden, meist kümmerlichen Reste von lingualen Zahnanlagen hinter der zweiten Dentition für ganz sporadisch auftretende Rudimente einer bei den oligophyodonten Vorfahren der Säugetiere entwickelteren Dentition“ erklärt, der LECHE'Schen Ansicht in Bezug auf diesen Punkt anschließen. LECHE<sup>1)</sup> erklärt nicht allein die dritte Dentition (das Ersatzgebiß der Säugetiere) für einen Neuerwerb in der Säugetierklasse, sondern betrachtet auch „die noch in ihrer ersten Ausbildung begriffene Dentition IV gewissermaßen als ein Zukunftsgebiß“. LECHE spricht von „einem progressiven Entwicklungsprozeß, d. h. einem Fall von Erwerbung neuer Organteile“. Mit dieser Erklärung verläßt LECHE den bisher anerkannten und durch viele Beweise gewonnenen Standpunkt, nach dem die beiden Dentitionen der Säugetiere und ihr Zahnwechsel von den Wirbeltiervorfahren als ererbt zu betrachten sind. Ich weise in dieser Beziehung auf die Auseinandersetzungen von KÜKENTHAL<sup>2)</sup> hin. Der Verlauf „der Reduktion der Zahl der Dentitionen mit zunehmender Spezialisierung der einzelnen Zähne innerhalb der Wirbeltierklasse“ ist den von KÜKENTHAL aufgestellten Gesetzen entsprechend in folgender Weise vor sich gegangen. Die Amphibien sind polyphyodont, sie sind ohne eine Beschränkung im Zahnwechsel. Die Reptilien sind oligophyodont, sie besitzen zuerst einen beschränkten Zahnwechsel. In dem langen Zeitabschnitt des allmählichen Überganges der ältesten Reptilien zu den Säugetieren hat es eine Zeit gegeben, wo die Übergangsformen vier Dentitionen besaßen. Diese Anzahl begründet sich durch das Auffinden der prälaetealen wie dritten Dentition bei den niederen Säugern. Bei diesen Formen sind alle vier Dentitionen zum Durchbruch und zum Gebrauch gekommen. Die Einzelzähne des Gebisses waren noch wenig spezialisiert. Die Nachkommen dieser Übergangsformen strebten aus besonderen Gründen eine Modifizierung der Zahnformen, eine Spezialisierung des Gebisses an. Die zunehmende Spezialisierung hatte eine Reduktion der Dentitionen zur Folge. Zuerst fiel diesem Gesetze die ererbte erste Dentition. Sie wurde im Laufe der zunehmenden Heterodontie der ihr folgenden Zahnserien als die zuerst ererbte und

---

1) Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. *Bibliotheca zoologica*, herausgegeben von LEUCKART u. CHUN, Heft 17, 1895, S. 151, 148.

2) KÜKENTHAL. Zur Dentitionenfrage. *Anatom. Anzeiger*, Bd. X, No. 20, S. 653.

zuerst funktionierende, welche den Reptilientypus am meisten bewahrte, unfähig für den Gebrauch und ging schließlich während der Embryonalzeit zu Grunde. Auf ihre Kosten aber hatte sich die zweite Dentition höher spezialisiert. Sie vermochte daher länger als eine ihr vorhergehende den physiologischen Ansprüchen zu genügen, sie war die erste thatsächlich heterodonte Serie, zu einer Zeit entstanden, wo die ersten wirklichen Säuger sich entwickelten hatten. Infolgedessen blieb diese Dentition länger im Gebrauch als die vor ihr und wurde auch später ersetzt. Die ihr folgende Dentition war gleichfalls heterodont. Die außerdem ererbte vierte wurde demnach auch überflüssig und gab ihr Material zum Aufbau der dritten. So haben wir schon seit langer Zeit zwei Zahnserien in der Säugetierklasse, die anfangs einander vollkommen gleichberechtigt waren. Heute finden wir, daß die einst mehr vorherrschende zweite Dentition (entsprechend dem sogen. „Milchgebiß“) ihrem Verfall entgegengeht, die dritte Dentition (entsprechend dem sogen. „Ersatzgebiß“) tritt frühzeitiger an ihre Stelle, als es vordem geschah. Säugetiere mit hochspezialisiertem Gebiß verlieren die erste Zahnserie schon während des embryonalen Lebens, ja selbst die alleinige Entfaltung einer einzigen Dentition ist nachgewiesen worden. LECHE<sup>1)</sup> rechnet diese Zahnserie bei *Sorex* und *Crossopus* dem sogen. „Ersatzgebiß“ zu. Als „Zukunftsgebiß“ wird also die dritte ererbte Dentition (entsprechend dem „Ersatzgebiß“) in ihrer höchsten Spezialisierung allein auftreten! Diese Spezialisierung finden wir bei den Molaren der Säugetiere bereits erfüllt, was bei *Galeopithecus* um so mehr hervortritt, da hier die Molaren von Anfang an im Gebiß funktionieren. Hier ist „das Bestreben, aus der großen Masse gleichartiger, niedriger organischer Gebilde wenige, aber vollkommen ausgebildete Werkzeuge herauszubilden“, gut ersichtlich. Die hohe Differenzierung der Molaren geht auch hier Hand in Hand mit der verringerten Zahl der Dentitionen. Das Nichtersetztwerden der Molaren beweist die Zugehörigkeit derselben zu mehr als einer Dentition. Das Auftreten des freien Zahnleistenendes spricht scheinbar für die von LECHE<sup>2)</sup> mehrfach ausgesprochene Ansicht

---

1) LECHE, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. *Bibl. zoologic.*, Heft 17, 1895, S. 49.

2) LECHE, 1) Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. *Bibl. zoologic.*, Heft 17, 1895, S. 146. — 2) Zur Säugetiergattung *Galeopithecus*. *Zahnsystem*, S. 56.

von der Zugehörigkeit dieser Zähne zur ausschließlich ersten Dentition, ebensowohl als ihr Zusammenwirken mit der ersten Dentition auf diese Annahme hinweisen soll. Dieses freie Zahnleistenende repräsentiert an sich durchaus noch keine neue Dentition, es giebt nur die Möglichkeit eines Ersatzes an und wiederholt ontogenetisch phylogenetische Zustände, insofern als hierdurch der einstmals reichere Zahnwechsel der Vorfahren in Erscheinung tritt. Das Rudimentärwerden dieses Zahnleistenendes bei niederen Säugetierformen und sein vollständiges Verschwinden bei höheren sprechen dafür, daß der Ersatz schon vor sehr langer Zeit im Laufe der Entwicklung unnötig wurde. Wir haben also eine abgefertigte Zahngeneration vor uns, die nur bei den Vorfahren zur Geltung kam. Ich stelle sie der „dritten“ resp. vierten Dentition gleich, die auch bei anderen Zähnen sporadisch lingual der „Ersatzzähne“ auftritt. Die Molaren selbst aber gehören der ersten wie zweiten Dentition, dem „Milch-“ wie dem „Ersatzgebiß“ zu, das beweist außer ihrer embryonalen Anlage ihre Funktionsfähigkeit während zweier Dentitionen. Die echten Backzähne haben ursprünglich die Periode des Zahnwechsels überdauert, wie wir das heute noch bei Galeopithecus sehen. Die Zahnleiste lieferte aus dem gesamten Materiale, aus dem sonst zwei oder mehr aufeinander folgende Zähne entstanden, nur einen Zahn. Bei den höheren Säugern tritt das freie Zahnleistenende lingual der Molaren nicht mehr auf, auch ist bei ihnen der Charakter der Zugehörigkeit derselben zu zwei Dentitionen durch ihr spätes Erscheinen gestört. Aber trotzdem sind sie auch hier phylogenetisch gesprochen Verschmelzungsprodukte zweier Dentitionen. Das Fehlen des freien Zahnleistenendes bei diesen Formen spricht an und für sich schon dafür, daß dieses freie Ende bei den niederen Formen ein alter, ererbter Zustand ist. Außerdem aber ist seine Lage und seine Art der Abschnürung, die lingual ganz oberhalb der labialen Zahnanlage vor sich geht, den Zuständen der ältesten Säuger näherstehend als den jüngeren. LECHE sieht in dieser Lage nichts „prinzipiell Bedeutungsvolles“ und sucht die Begründung dafür allein „in der bedeutenden Größe, welche die Molaren, verglichen mit den vorstehenden Milchzähnen, erlangen“. Ich sehe in der Lage des Zahnleistenendes zur labialen Anlage und die Art seiner Abschnürung oberhalb der Anlage primitivere Zustände, die an die Abschnürung der freien Zahnleistenenden bei den Reptilien erinnern. Diese Lage ist bisher nur bei niederen Säugetierformen beobachtet. Ich bemerkte sie bei Galeopithecus

nicht nur lingual der echten Molaren, wo die Zahnleiste sich ganz oberhalb der Zahnanlage abgeschnürt hatte, sondern auch bei den übrigen Zähnen, bei denen das freie Zahnleistenende sich stets in der Höhe der Mitte lingual der labialen Anlage befand. Bei den höheren Säugern hat sich das Verhalten von Zahnleiste und Zahnanlage zu einander etwas geändert. Bei diesen schnürt sich das freie Zahnleistenende lingual unten von der labialen Zahnanlage ab, so daß es scheint, als entstände von und am älteren Schmelzkeim ein neuer Zahn. Damit nähern sich zwei Dentitionen in ihrer Zusammengehörigkeit und werden mehr voneinander in gewissem Sinne abhängig, als es bei den niederen Säugern der Fall ist. Zugleich aber wird durch diese engere Aneinanderlagerung beider Teile eine Verschmelzung derselben begünstigt; das freie Zahnleistenende braucht nur ganz in den Bereich der labialen Zahnanlage gezogen zu werden, um die Verschmelzung herbeizuführen. Bei den echten Molaren sehen wir diesen Prozeß bereits frühzeitig, schon bei niederen Säugern eintreten, die linguale Wand der Anlage entspricht zum größten Teil dem freien Zahnleistenende, aus dem sich später die ganze linguale Fläche entwickelt. Somit verschmilzt das freie Zahnleistenende hier mit der labialen Anlage; die echten Molaren sind Verschmelzungsprodukte zweier Säugetier-Dentitionen. Das freie Zahnleistenende lingual oberhalb der Molaren ist nicht die zweite Dentition, sondern schon vermöge ihrer Verkümmernng und eigenartigen, an Verhältnisse bei den Reptilien erinnernden Lage eine ältere, dritte Dentition, die nicht mehr zur Entwicklung kommt. Ihr Auftreten gleicht dem der prä-lactealen Dentition vollständig; diese beiden Dentitionen haben sich hier noch in kümmerlichen Resten erhalten und verschwinden bei den höheren Formen. KÜKENTHAL hat mehrfach auf diese Art der Anlage der echten Molaren aufmerksam gemacht, ebenso wie er die Ansicht von HERTWIG hervorhebt, der in seinem Lehrbuch der „Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Säugetiere“ sagt: „Außerdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (die Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, somit überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten.“ KÜKENTHAL<sup>1)</sup> fügt hinzu: „Diese beiden Epithel-

1) KÜKENTHAL, Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. Biolog. Centralblatt, Bd. XII, No. 13, 1892, S. 405, Anmerk. 2.

leisten sind aber nichts anderes als die ersten Anlagen der Schmelzorgane der ersten und zweiten Dentition, die bei den Prämolaren gesondert bleiben.“

Ob sich Ersatzzahnanlagen nicht allein zeigen, sondern auch bis zur Funktion entwickeln, hängt für gewöhnlich von der Größe der Vorgänger ab. Sind diese klein und rudimentär, so bleibt naturgemäß ein beträchtliches Material für einen Ersatz vorhanden. So können sich daher manchmal dritte Dentitionen stärker entwickeln, weil die vorhergehenden in Reduktion begriffen sind.

Vergleichen wir einmal kurz die Beziehungen zwischen Zahnleiste und Zahnkeim in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere. Die Amphibien zeigen zuerst eine in das Mesoderm hineinwuchernde Zahnleiste. Dieselbe entspringt dem Ektoderm ebensowohl wie die der Reptilien oder Säugetiere. Sie ist zeitlebens produktionsfähig und giebt einer unbeschränkten Zahl von Generationen Material zum Aufbau. Kaum hat sich ein Schmelzkeim abgeschnürt, so wächst die Zahnleiste weiter, um einem neuen Keime das Entstehen zu geben. Ihr freies Ende ist also stets vorhanden und liegt immer lingual oberhalb des letzten Keimes. Die Zahnleiste wächst weiter, ohne ein mehr vorgeschrittenes Stadium des zuletzt abgeschnürten Keimes abzuwarten. Ähnliches haben sich die Reptilien bewahrt und ähnliches kommt bei den Säugetieren nur vor, wenn die vorhergehende Zahnanlage rudimentär ist<sup>1)</sup>. Hierin liegt schon ein Unterschied in der Wertigkeit der einzelnen Zähne der verschiedenen Wirbeltierklassen. Es kennzeichnet den jedesmaligen Verbrauch des Materials, das die Zahnleiste zu liefern imstande ist. Je größer der Anspruch an das Material wird, desto mehr wird die Funktionsfähigkeit, die Leistung der Zahnleiste für häufigeren Ersatz beeinträchtigt. Bei den Reptilien hat die Größe der einzelnen Zähne der Zahl der Dentitionen bereits eine Grenze gesetzt, bei den Säugetieren ist dieses in noch viel höherem Grade eingetreten. Darin aber liegt gerade ein großer Unterschied in der Anlage der einzelnen Zähne verschiedener Dentitionen zwischen den Wirbeltierklassen, daß bei den niederen Wirbeltieren dieselbe Zahnleiste vielen Zähnen Material giebt und sich deshalb gleich wieder abschnürt, während bei den höheren die Anzahl der Zähne eine sehr beschränkte ist und die Abschnürung viel später erfolgt. Je differenzierter die Zähne

---

1) LECHE, Zur Entwicklungsgeschichte des Säugetiergebisses. *Biblioth. zoologica*, 17. Heft, S. 133.

werden, desto länger verbleibt die Zahnleiste in der Nähe der ersten Anlage, desto später schnürt sie sich ab, um schließlich in ihr aufzugehen, wie es die echten Molaren zeigen. Ist jedoch bei den Säugern die erste Anlage rudimentär, so tritt die Abschnürung eher auf und die Anlage der folgenden Dentition entwickelt sich in dem Grade kräftiger, als die vorhergehende rudimentär wird, und schließlich ganz verschwindet. Alsdann besteht nur eine Dentition in hochspezialisierter Form, und diese Dentition wird in Zukunft das jetzige „Ersatzgebiß“ sein. Das aber ist eine Erscheinung, wie sie uns heute ähnlich bei Pinnipediern und Chiropteren entgegentritt!

---

Eine Vergleichung des Galeopithecusgebisses mit dem der Insectivoren, speciell mit Erinaceus, ergibt viele Ähnlichkeiten. Die echten Molaren sind bei Galeopithecus in ihrer ersten Form die einfachsten insectivoren Backzähne; die Prämolaren sind durch sekundäre Anpassung an die neue Nahrung vom Insectivorentypus etwas abgewichen. Gleichwohl aber ist ihr einstmaliger Charakter gut zu erkennen. Die Veränderung der übrigen Antemolaren ist zum Teil in noch stärkerer Weise als bei den Prämolaren vor sich gegangen. Ihr gleichmäßiger Typus sowohl wie die Reduktion der Canini ist ähnlich wie bei Erinaceus. Reste einer prälactealen wie dritten Dentition, Reste eines verloren gegangenen unteren  $I_1$ , die Reduktion des Caninus sind außerdem für beide Arten charakteristisch. Derartige Erscheinungen müssen einen Vergleich nahe legen und geben der Verwandtschaftsbeziehung in gewissen Grenzen Ausdruck. Galeopithecus ist in Bezug auf sein Zahnsystem keiner anderen Tierordnung so nahe zu bringen als den Insectivoren. Durch seine eigenartige Lebensweise hat er sich allerdings vom Insectivorenstamm beträchtlich entfernt. Ferner ist das Verhalten beider Dentitionen zu einander ein gewichtiger Punkt. Die Gleichwertigkeit derselben beruht nicht auf eine sekundäre Neuerwerbung, sondern ist ein altes Merkmal.

---

Für einige Fragen in der Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems des Galeopithecus Pall. würde ein jüngeres Stadium als das meines Embryo I ausschlaggebend sein. Besonders wird sich die Frage über den Ausfall des oberen Caninus an noch jüngerem Material eventuell entscheiden lassen.

Die erlangten Resultate fasse ich in folgenden Punkten zusammen:

- 1) Das Gebiß des Galeopithecus Pall. ist diphyodont.
  - 2) Das Zahnsystem des Galeopithecus zeigt alte Zustände.
  - 3) Die beiden Dentitionen sind einander in Form und Funktion gleichwertig.
  - 4) Der Zahnwechsel findet sehr spät statt: eine primitive, nicht sekundäre Erscheinung. Nur Cd im Unterkiefer wird zeitig ersetzt.
  - 5) Reste prälactealer und dritter Dentition sind rudimentäre Gebilde, sie sind Erbstücke der direkten nächsten Vorfahren.
  - 6) Der Typus der Prämolaren der 1. Dentition ist nicht durch den Milchmolartypus hindurchgegangen.
  - 7) Die unteren vorderen Zähne sind im Zusammenhang mit der oberen Lücke im Zwischenkiefer, der unteren Horizontalstellung des Kiefers sowie Abnutzung der Molaren nur Produkte des Nahrungserwerbes und -verarbeitung.
  - 8) Die echten Molaren gehören zur ersten und zweiten Dentition. Sie funktionieren bereits mit dem Gebiß der ersten Dentition zusammen.
  - 9) Die freien Zahnleistenenden lingual der Molaren sind Reste einer dritten Dentition.
  - 10) Das Gebiß des Galeopithecus stellt ein primitives Insectivorengebiß vor, welches durch eine veränderte Lebensweise Abänderungen erlitt.
-

## Erklärung der Figuren.

### Tafel XXIX—XXXII.

Fig. 1. Embryo I, 11,5 cm Gesamtlänge von *Galeopithecus Temminckii* WATERH. in natürlicher Größe von der linken Seite gesehen. *a* Kopf, *b* Schwanz, *c* vordere Extremität.

Fig. 2 u. 3. Kopf desselben Embryos von der linken Seite in natürlicher und doppelter Größe.

Fig. 4. Oberer  $Id_1$  des *Galeopithecus philippinensis* WATERH. 4a vom jüngeren, 30,7 cm Gesamtlänge, 4b vom älteren Stadium, 39 cm Gesamtlänge (viermal vergrößert).

Fig. 5. Oberer vierter Zahn ( $Pr_2$ ) des ausgewachsenen Weibchens von *Galeopithecus* Temm. Stadium E, 43,5 cm Gesamtlänge (viermal vergrößert).

Fig. 6 u. 7. Unter- und Oberkiefer des halberwachsenen Männchens von *Galeopithecus* Temm. WAT., 25,3 cm Gesamtlänge (doppelte Größe). 6a Unterkiefer der rechten Seite von innen gesehen. 6b zweiter Schneidezahn des Unterkiefers (viermal vergrößert). 6c vorletzter durchgebrochener Backzahn des Unterkiefers (viermal vergrößert).

Fig. 7. 7a Oberkiefer der rechten Seite von innen gesehen. 7b vorletzter durchgebrochener Backzahn des Oberkiefers von oben gesehen (viermal vergrößert). 7c zweiter Schneidezahn des Oberkiefers labial gesehen (viermal vergrößert).

Fig. 8 u. 9. Teile des Unter- und Oberkiefers der rechten Seite vom erwachsenen Weibchen *Galeop.* Temm. WAT., 43,5 cm Gesamtlänge, zur Darstellung der Backzähne.

Fig. 9a. *Galeopithecus* Pall. Gebiß mit Ersatzgebiß. Seitenansicht von der linken Seite (nach OWEN).

Bei allen übrigen Figuren bedeutet:

<i>me</i> = Mundhöhlenepithel	<i>sch</i> = Schmelz
<i>zl</i> = Zahnleiste	<i>b</i> = Bindegewebe
<i>fzl</i> = freies Zahnleistenende	<i>schp</i> = Schmelzpulpa
<i>za</i> = Zahnanlage	<i>isch</i> = inneres } Schmelz-
<i>d</i> = Dentin	<i>asch</i> = äußeres } epithel.
<i>o</i> = Odontoblastenschicht	<i>msch</i> = mittleres }
<i>p</i> = Pulpa	

Fig. 10—46. Frontalschnitte durch Unter- und Oberkiefer der rechten Seite der Stadien A—D von *Galeopithecus Temminckii* WATERH. — Die Abbildungen sind größtenteils mit *Cam. lucida* Zeiß, Obj. A, Ok. 2, angefertigt. Ausnahmen hiervon sind besonders angegeben. Alle Frontalschnitte sind so orientiert, daß die rechte Seite vom Leser der labialen, die linke der lingualen Fläche entspricht.

Fig. 10—18. Anlagen des reduzierten unteren  $I_1$  erster und zweiter Dentition von den Stadien A—C.

Fig. 10—12, 17, 18. Anlagen des unteren  $I_1$  vom Stadium A, Embryo von 11,5 cm Gesamtlänge. Fig. 10, 11 schwach vergrößert, Fig. 12 stark vergrößert, Kompens.-Okul. 4, Apochrom.

Fig. 17. Reduzierte Anlage von  $I_1$  auf dem Stadium A, Zahnleiste mit kolbenförmiger Verdickung und den Resten der ersten prä-lactealen Dentition. *rza* = rudimentäre Zahnanlage, *zf* = Zahnfurche, *rvz* = rudimentäre vorausgegangene Zahnanlage (prä-lacteale Dentition), *klb.V* = kolbenförmige Verdickung der Zahnleiste.

Fig. 18. Die kolbenförmige Verdickung der Zahnleiste von Fig. 17 vergrößert. Ok. 2, Apochrom., *Cam. luc.* Zeiß.

Fig. 13, 14. Anlage des unteren reduzierten  $I_1$  auf dem Stadium B, Embryo 14 cm Gesamtlänge. Fig. 13 wenig, Fig. 14 stark vergrößert. Okul. 2, Apochrom., *Cam. luc.*

Fig. 15, 16. Anlage des unteren  $I_1$  auf dem Stadium C, neugeborenes Männchen, 19 cm Gesamtlänge. *rzl* Reste der Zahnleiste.

Fig. 19—21. Reste der vorausgegangenen prä-lactealen Dentition im Unterkiefer. Fig. 19 labial vom unteren  $Id_2$ , Fig. 20 labial vom unteren  $Id_3$ , Fig. 21 das auf dem Stadium B zu einer Epithelperle degenerierte distale Ende der prä-lactealen Anlage labial vom unteren  $Id_2$ .

Fig. 22—27. Verschiedene Entwicklungsstufen der Ersatzzahnanlagen der unteren Incisivi 2 und 3.

Fig. 23, 24. Unterer  $I_2$  vom Stadium A an verschiedenen Stellen frontal getroffen. Fig. 23 stark vergrößert (Komp.-Okul. 8, Apochrom., *Cam. luc.*).

Fig. 22. Unterer  $I_3$  vom Stadium B, in der vorderen Hälfte frontal getroffen.

Fig. 25. Unterer  $I_2$  vom Stadium B, frontal getroffen.

Fig. 26. Unterer  $I_3$  vom Stadium C, sagittal getroffen.

Fig. 27. Unterer  $I_2$  vom Stadium C, halb frontal, halb sagittal getroffen.

Fig. 28. Frontaler Schnitt des unteren  $Id_2$  vom Stadium B mit 6 quer getroffenen Zinken. Cam. luc. Zeiß, Okul. 4, Obj. A.

Fig. 29. Frontaler Schnitt durch den Zahnhalss vom unteren  $Id_3$  des Galeopithecus, Männchen, 19 cm Gesamtlänge.

Fig. 30—32. Anlagen des unteren vierten Incisivus erster und zweiter Dentition. Fig. 30 vom Stadium A, Fig. 31, 32 vom Stadium B.

Fig. 31. Zweite Dentition (Ersatzanlage) vom unteren  $Id_4$ .

Fig. 32. Verbindung der Anlage der ersten Dentition von  $Id_4$  mit der lingual gelegenen Zahnleiste. *za 1* Zahnanlage erster Dentition, *za 2* Zahnanlage zweiter Dentition.

Fig. 33. Freies Zahnleistenende lingual des unteren  $Prd_2$  vom Stadium A.

Fig. 34. Freies Zahnleistenende lingual des unteren  $M_1$  vom Stadium B.

Fig. 35. Distaler, frontal geschnittener Teil des oberen  $Prd_2$  des Stadiums B.

Fig. 36. Freies Zahnleistenende lingual des unteren  $M_2$  vom Stadium A in Verbindung mit der labialen Anlage.

Fig. 37. Erste Anlage des unteren  $M_3$  des Stadiums A.

Fig. 38. Freies Zahnleistenende des unteren  $M_2$  vom Stadium B in Verbindung mit der labialen Anlage von  $M_2$ . *vbdSt* Verbindungsstrang.

Fig. 39. Anlage des unteren  $M_3$  des Stadiums B. *za*  $M_2$  Zahnanlage von  $M_2$ .

Fig. 40. Freies Zahnleistenende lingual der Ersatzanlage (Anl. 2. Dentition) des unteren vierten I vom Stadium C, 19 cm Gesamtlänge.

Fig. 41. Freies Zahnleistenende (verkümmert) lingual des unteren  $M_1$  vom Stadium C.

Fig. 42. Freies Zahnleistenende lingual des unteren  $M_2$  vom Stadium C.

Fig. 43. Reste des freien Zahnleistenendes des oberen  $M_1$  vom Stadium B (14 cm Gesamtlänge).

Fig. 44. Zwei nebeneinander liegende Zahnanlagen im Oberkiefer vom Stadium B ( $Prd_2$  und  $Prd_3$ ).

Fig. 45. Unteres Ende der HERTWIG'schen Epithelscheide an der Umbiegungsstelle eines  $Prd$  des Stadiums B. *Ubg* Umbiegungsstelle.

Fig. 46. Unteres Ende der HERTWIG'schen Epithelscheide eines  $Prd$  vom Stadium C.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 3.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 9. a



b



c



b



c



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 13.



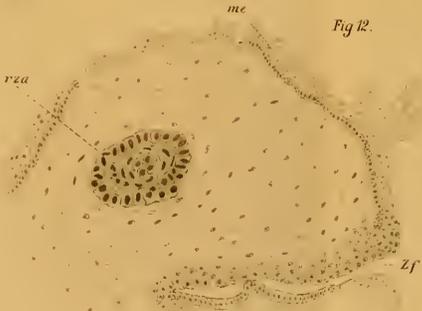
Fig. 14.



Fig. 11.



Fig. 12.



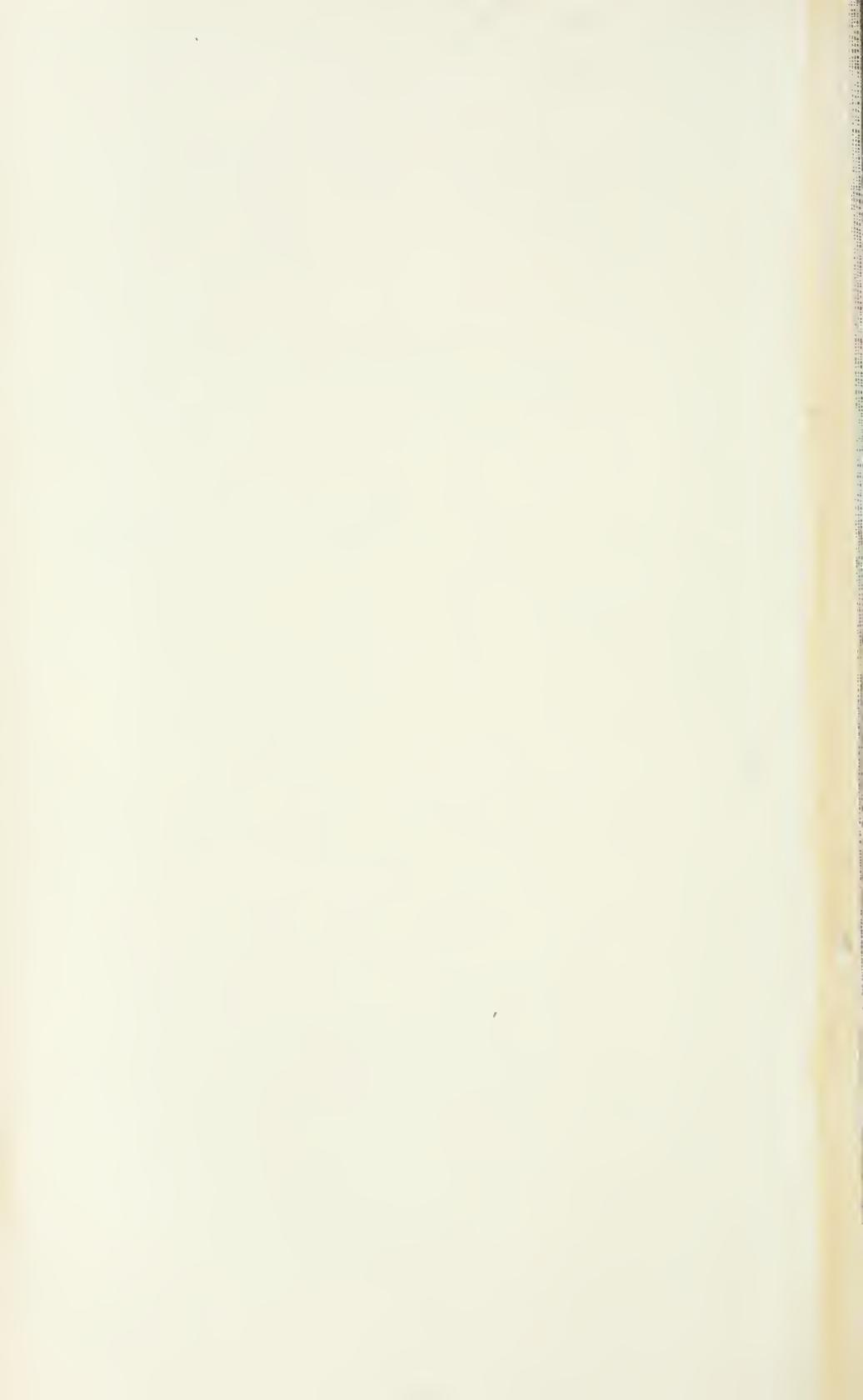






Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 23.

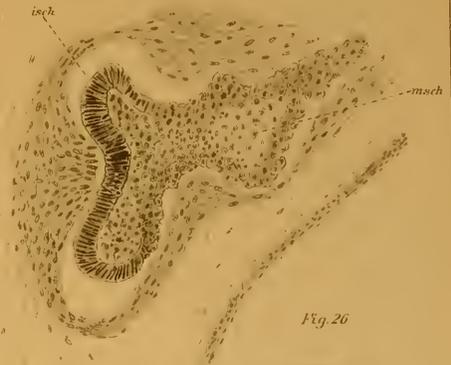


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 21.



Fig. 26.



Fig. 17.



Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 27.



Fig. 20.









Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.

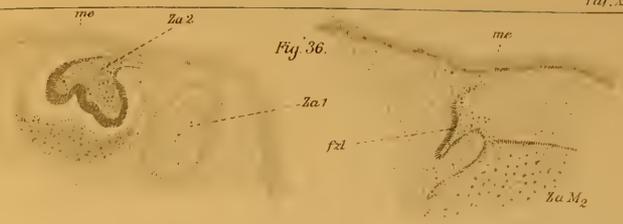


Fig. 31.



Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 37.



Fig. 32.

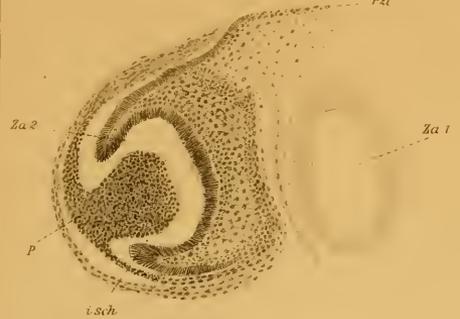


Fig. 35.

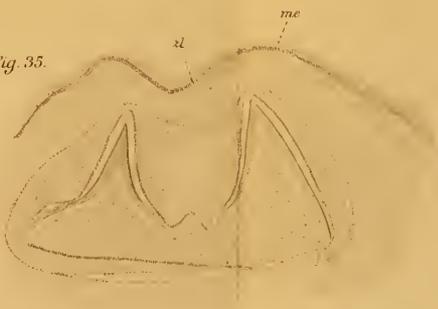


Fig. 36.

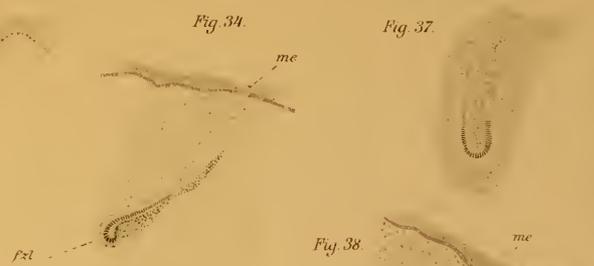


Fig. 38.

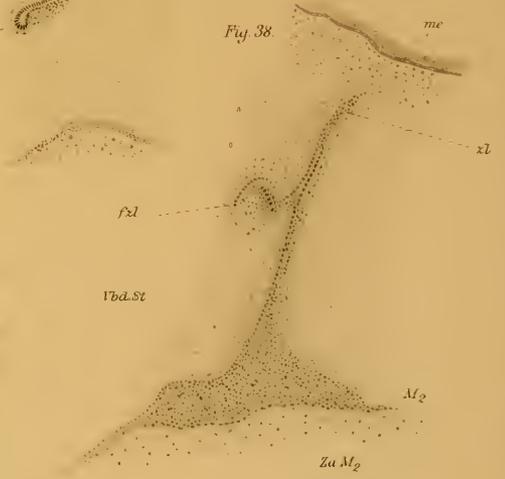
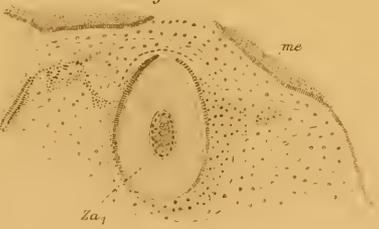


Fig. 39.







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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [NF\\_23](#)

Autor(en)/Author(s): Dependorf Theodor

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetier-Gattung Galeopithecus Pall. 623-672](#)