

# Die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen der Selachier.

Von

Dr. phil. Paul Laaser, Zahnarzt.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XXVIII und 13 Figuren im Text.

Im Jahre 1874 veröffentlichte OSCAR HERTWIG seine Schrift „Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier“, welche für die Morphologie des Zahnsystems der Wirbeltiere von grundlegender Bedeutung ist und die ersten genauen Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Zähne und der Placoidschuppen der Selachier enthält; die Untersuchungen von OSCAR HERTWIG beziehen sich auf Embryonen von *Acanthias*, und ich werde bei dem Bericht über meine Befunde bei *Acanthias* auf diese Angaben zurückkommen, dieselben in den wichtigsten Punkten bestätigen und in mancher Hinsicht vervollständigen. Seit der genannten Schrift von OSCAR HERTWIG sind nur wenige Publikationen über die Entwicklung der Selachierzähne erschienen. Im Jahre 1896 behandelte TREUFELS in seiner Dissertation<sup>1)</sup> die Bezahnung von *Myliobatis aquila* in vergleichend-anatomischer Hinsicht und machte auch einige embryologische Angaben, welche sich auf *Myliobatis* und auf *Torpedo* beziehen. Dann besprach JENTSCH (1897) ebenfalls in einer Dissertation seine Befunde bei *Mustelus*- und *Acanthias*-Embryonen, auf welche ich später zurückkomme. Beinahe gleichzeitig erschien die wichtige Publikation von ROESE (No. 19 des Litteraturverzeichnisses), welche die Histogenie des Selachierzahnes betrifft.

Auf den gütigen Rat von Herrn Professor Dr. KÜKENTHAL habe ich im zoologischen Institut zu Jena eine erneute Untersuchung der Entstehung der Bezahnung der Selachier begonnen und ebenda unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER

1) Die Titel dieser und der weiterhin genannten Publikationen sind im Litteraturverzeichnis genauer angegeben (p. 576).

durchgeführt. Von Herrn Professor Dr. HAECKEL wurden mir aus den Vorräten des zoologischen Instituts sehr schöne Embryonen von *Spinax niger* zur Verfügung gestellt, welche Herr Dr. MAY auf einer Reise in Norwegen gesammelt hatte. Ferner erhielt ich zum Vergleich verschiedene Embryonen von *Mustelus laevis* und *Acanthias vulgaris*, welche in der zoologischen Station in Neapel konserviert worden waren. Ich habe meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Bildung der Zahnleiste und die erste Entstehung der Zähne gerichtet. Ich kann also von den ersten Stadien eine genauere Beschreibung als die früheren Autoren geben. — Beiläufig habe ich auch die Entstehung der Hautzähne in den Kreis der Untersuchung gezogen.

Das Material war teils in Solutio Perenyi, teils in Sublimat konserviert; die Embryonen wurden in Alkohol mit Salzsäure entkalkt und schließlich mit Boraxkarmin gefärbt; bei den größeren Embryonen von *Spinax niger* wurde die Doppelfärbung mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon angewandt.

Der größte Teil der Untersuchungsobjekte wurde sagittal geschnitten, jedoch einige auch transversal; ferner standen mir einige Querschnittserien aus dem zoologischen Institut zur Verfügung. — Es folgt nun ein Verzeichnis der von mir untersuchten Embryonen (die Länge von der Kopfspitze bis zur Schwanzspitze gemessen):

<i>Spinax niger</i>	3,5 cm	<i>Mustelus laevis</i>	4,7 cm
„ „	3,8 „	„ „	5 „
„ „	4,4 „	„ „	5,2 „
„ „	4,5 „	<i>Acanthias vulgaris</i>	4,5 „
„ „	4,9 „	„ „	5,5 „
„ „	8 „		
„ „	10 „		
„ „	12 „		

Eine vorläufige Mitteilung über meine Resultate habe ich im Anatomischen Anzeiger veröffentlicht (Bd. 17, 1900, p. 479—489).

### I. *Spinax niger* BONAP.

Zuerst beschreibe ich die Zahnentwicklung bei *Spinax niger*.

Bei einem Embryo von 3,5 cm Länge ist noch keine Zahnleiste vorhanden. Nur eine schwache Verdickung des Epithels zeigt sich in der Gegend, wo die Zahnleiste entstehen wird. Die Mesenchymzellen liegen unter dem Epithel nicht so locker wie

sonst, sondern ein wenig dichter. Die Kieferknorpel sind in diesem Stadium als eine dichte Masse von Mesenchymzellen angelegt, welche nicht scharf abgegrenzt ist und allmählich in das umgebende lockere Mesenchym übergeht; zwischen der Kieferanlage und dem Epithel liegen die Mesenchymzellen auch ziemlich dicht; es zieht sich die Verdichtung von der Anlage des Kieferknorpels allmählich gegen das Epithel hin. Das darüber liegende Epithel (welches später die Zahnleiste erzeugt) ist ein wenig verdickt, indem die untere Zellenlage desselben nicht wie sonst aus runden, sondern aus länglichen Zellen besteht; das Bild des Epithels ist an beiden Kiefern ein ähnliches, wie ich es von dem folgenden Stadium zeichne (Tafelfig. 1), und wie man es noch bei einem späteren Stadium am Oberkiefer in den distalen Teilen der Zahnleistenanlage, d. h. am Mundwinkel findet (Textfig. 3).

Bei einem Embryo von 3,8 cm Länge hat sich nicht viel verändert. An beiden Kiefern ist in der Gegend der Zahnleiste das Epithel verdickt (Tafelfig. 1). Im Oberkiefer ist noch keine Zahnleiste vorhanden, aber im Unterkiefer beginnt das Epithel in die Tiefe zu dringen, um die Zahnleiste zu bilden. An beiden Kiefern ist die Verdichtung des Mesenchyms in der Gegend der Zahnleiste sehr deutlich (Tafelfig. 1). Die Anlagen der Kieferknorpel (Palatoquadratum und Mandibel) sind nun besser von dem umgebenden Mesenchym abgegrenzt und durch die dichte Lagerung der Zellen von dem lockeren Mesenchym unterschieden. Die Mesenchymmasse, welche sich unter der Gegend der entstehenden Zahnleiste befindet, hängt nur in schmaler Verbindung mit der Mesenchymmasse des Kieferknorpels zusammen (Tafelfig. 1 bei \*).

Die nächstfolgenden Embryonen, welche mir zur Verfügung standen, hatten eine Länge von 4,4 und 4,5 cm. Dieses Stadium ist von besonderem Interesse, weil nun die Zahnleiste erschienen und eine Anzahl von Zahnanlagen vorhanden ist. Textfig. 1 ist ein durch den Oberkiefer und durch die Spitze des Unterkiefers gehender Querschnitt und zeigt die Zahnleiste des Oberkiefers auf beiden Seiten; man bemerkt 2 einspringende Falten der Mundschleimhaut, die nachher zu besprechenden inneren Mundfalten, darunter bemerkt man an dem einspringenden Winkel eine Verdickung des Epithels, welche die Anlage der Zahnleiste ist. — Auf dem Sagittalschnitt Textfig. 2 sieht man die Zahnleiste an beiden Kiefern. Am Oberkiefer bildet die Zahnleiste eine kurze einspringende Falte, am Unterkiefer bildet sie eine tiefe Falte, an deren Ursprung eine Zahnanlage ( $\alpha$ ) getroffen ist. Längs der Linie

in welcher sich die Zahnleiste bildet, entsteht an der Oberfläche eine Furche, die Zahnfurche (Textfig. 1 *zf*).

Fig. 1.

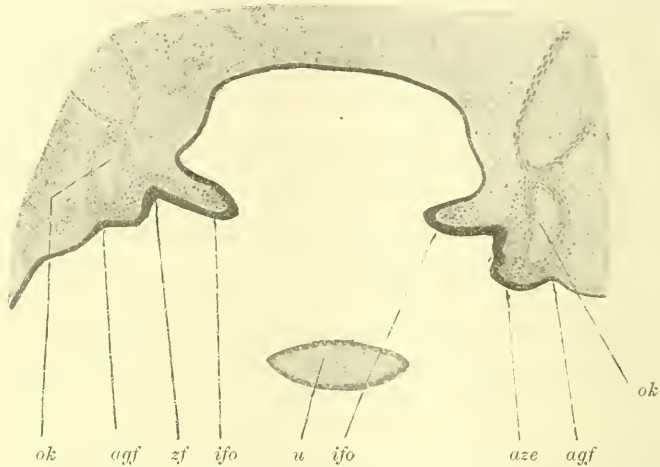


Fig. 1. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Querschnitt durch beide Oberkiefer. Das Epithel der Mundhöhle ist durch dunklen Ton bezeichnet. Die Zahnleiste ist als Verdickung des Epithels bemerklich. Vergr. 24. *agf* äußere Grenzfurche (des äußeren Zahnepithels), *aze* äußeres Zahnepithel (mit einer Zahnanlage), *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ok* Oberkieferknorpel, *u* Spitze des Unterkiefers, *zf* Zahnfurche.

Fig. 2.

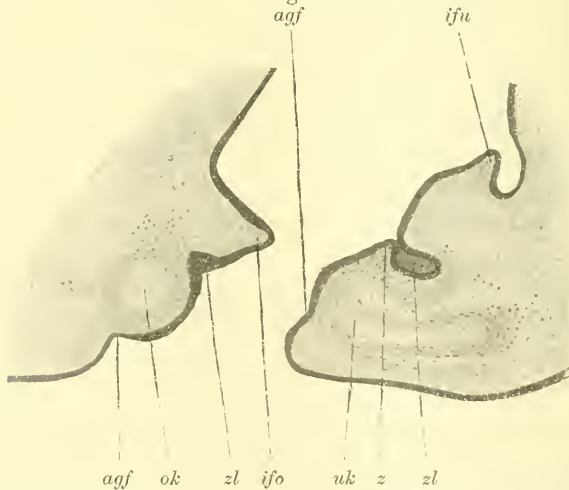


Fig. 2. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch Ober- und Unterkiefer nahe der Mitte. Das Epithel ist durch dunklen Ton bezeichnet. Vergr. 32. *agf* äußere Grenzfurche (des äußeren Zahnepithels), *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ifu* innere Mundfalte des Unterkiefers, *ok* Oberkieferknorpel, *uk* Unterkieferknorpel, *z* Zahnanlage, *zl* Zahnleiste. Man vergleiche Textfig. 7.

Betrachten wir die Serie von Sagittalschnitten durch einen Embryo von 4,4 oder 4,5 cm, indem wir von der Seite her gegen die Mitte hingehen, so können wir am Oberkiefer sehr schön die Bildung der Zahnleiste verfolgen. In der Nähe des Mundwinkels besteht nur eine schwache Verdickung des Epithels (s. Textfig. 3); medianwärts gehend, trifft man dann eine Einfaltung des Epithels,

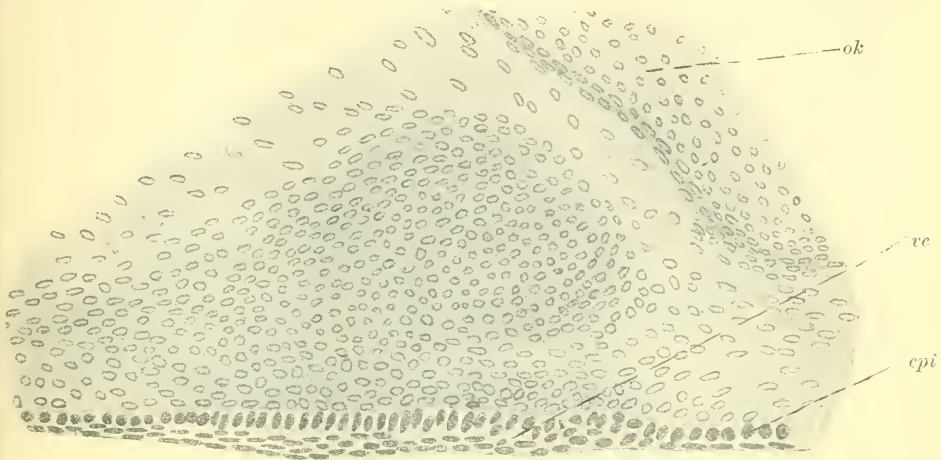


Fig. 3. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Oberkiefer, nicht weit vom Mundwinkel. Vergr. 204. *epi* Mundepithel innen an der Zahnleiste, *ok* Oberkieferknorpel, *ve* verdicktes Epithel, welches die Zahnleiste bilden wird.

also die Bildung der Zahnleiste. Gleichzeitig erscheint auch an der Oberfläche des Epithels des Oberkiefers die Zahnfurche (s. Textfig. 1, 2 u. 4). An der Zahnleiste zeigen sich Zahnanlagen, welche meist an der Außenseite der Zahnleiste an der Stelle liegen, wo das Epithel in die Zahnleiste umbiegt (Textfig. 4 *zp*). Das Epithel, welches auswärts von der Zahnleiste liegt, ist auch noch zur Bildung von Zähnen bestimmt; auf Schnitten, welche nicht sehr von der Medianebene entfernt sind, bemerkt man außerhalb des Kiefers eine Furche (Textfig. 1 u. 2); ich nenne diese Furche äußere Grenzfurche<sup>1)</sup>. Das Epithel, welches zwischen der Zahnleiste und zwischen dieser Furche liegt, muß mit einem

1) Ich muß zwischen der äußeren Grenzfurche und der Lippenfurche unterscheiden; die beiden Furchen haben verschiedene Bildungsursachen; die Entstehung der äußeren Grenzfurche hängt offenbar mit der Differenzierung des äußeren Zahnepithels zusammen.

besonderen Namen belegt werden, da es späterhin die äußeren Zähne des Gebisses bildet; ich bezeichne dasselbe als äußeres Zahnepithel, um dasselbe von dem Zahnepithel der Zahnleiste zu unterscheiden. Die ersten Zähne liegen also meist am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste<sup>1)</sup>. Nur wenige Zahnanlagen und gewöhnlich kleinere befinden sich in der Zahnleiste selbst. Was die Zahl der Zähne betrifft, so habe ich bei den 4,4 und 4,5 cm langen Embryonen im Oberkiefer 7 resp. 12 Zähne gefunden.

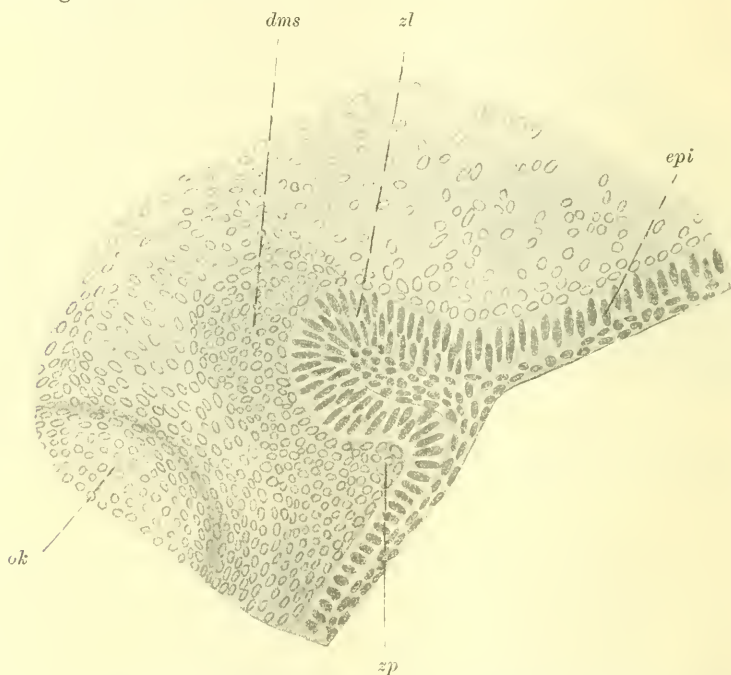


Fig. 4. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Oberkiefer nahe der Mitte. Vergr. 204. *dms* verdichtetes Mesenchym an der Zahnleiste, *epi* Mundepithel innen an der Zahnleiste, *ok* Oberkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille.

Betrachten wir nun den Unterkiefer desselben Stadiums, so sehen wir die Zahnleiste schon am Kieferwinkel beginnen; sie

1) TREUENFELS hat auch bei einem 3 cm langen Embryo von *Torpedo marmorata* die Zahnleiste gesehen und bei einem etwas älteren Embryo die Bildung des ersten Zahnkeims beobachtet; man erkennt aus der beigegebenen Figur, daß die erste Zahnanlage an der Zahnleiste nahe an dem Uebergang vom äußeren Epithel zur Zahnleiste gelegen ist.

geht sofort ziemlich weit in Tiefe, wie Textfig. 5 zeigt, welche nahe am Kieferwinkel liegt. Die Sagittalschnitte, welche im Oberkiefer nur erst eine Verdickung des Epithels erkennen lassen, zeigen im Unterkiefer schon die wohlausgebildete Zahnleiste, wie der Vergleich der Textfig. 3 und 5 zeigt, welche demselben

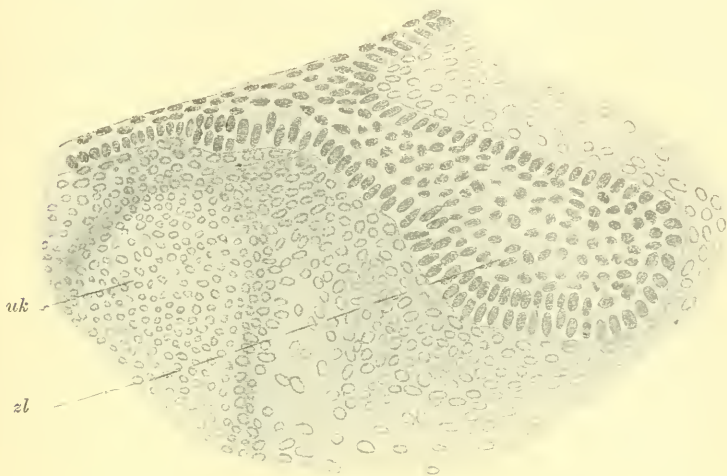


Fig. 5. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer, nicht weit vom Mundwinkel (derselbe Schnitt wie Textfig. 3). Vergr. 204. *uk* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste.

Schnitte angehören. Auch das äußere Zahnepithel ist im Unterkiefer auf solchen seitlichen Schnitten wohl zu erkennen, da es durch eine äußere Grenzfurche abgesetzt ist, wie sie im Oberkiefer erst mehr medianwärts gefunden wird (an Textfig. 2 sieht man die äußere Grenzfurche unten und oben). Da, wo das Epithel zur Bildung der Zahnleiste sich einfaltet, entsteht die Zahnfurche; dieselbe ist im Unterkiefer in der Nähe des Mundwinkels ganz flach, zeigt sich aber auf den mehr medianwärts gelegenen Schnitten sehr deutlich (Textfig. 2 und 6 *zf*).

Was die Zähne im Unterkiefer des vorliegenden Stadiums betrifft, so fand ich bei den 4,4 und 4,5 cm langen Embryonen 14 resp. 16 Zähne; dieselben liegen teils an dem Uebergang zwischen dem äußeren Zahnepithel und der Zahnleiste, teils an der Zahnleiste selbst; diejenigen Zähne, welche an ersterer Stelle liegen, sind am besten ausgebildet und besitzen hohe Papillen (s. Textfig. 2 *z*), während bei den anderen nur erst flachere Papillen bemerkbar sind (vergl. Textfig. 6 *zp*).

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß bei den Embryonen von *Spinax niger* die Zahnleiste im Unterkiefer etwas früher sich ausbildet als im Oberkiefer; dementsprechend war in dem vorliegenden Stadium auch im Unterkiefer eine etwas größere Zahl von Zähnen vorhanden als im Oberkiefer, wie dies die genannten Zahlen zeigen.

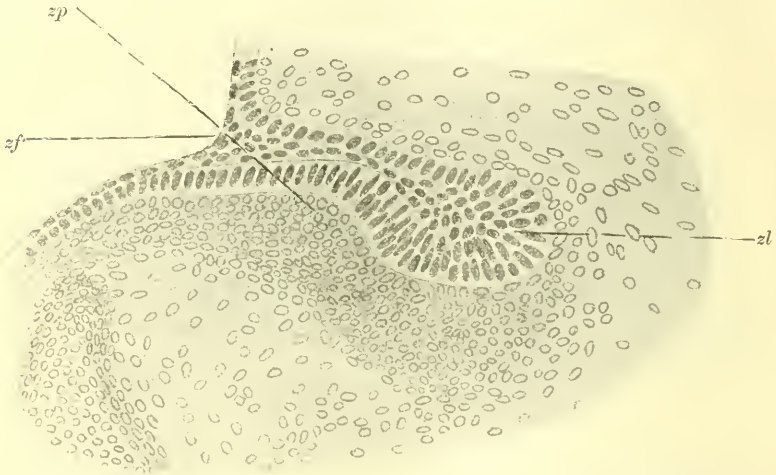


Fig. 6. Embryo von *Spinax niger*, 4,5 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer nahe der Mitte. Links sieht man die Spitze des Unterkieferknorpels. Das Bild ist nach demselben Sagittalschnitt gezeichnet wie Textfig. 4. Vergr. 204. *zf* Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille.

Wie gesagt wurde, ist an den seitlichen d. h. den in der Nähe des Mundwinkels gelegenen Schnitten im Oberkiefer nur eine schwache Verdickung des Epithels vorhanden, aber unter dem Epithel befindet sich schon eine kräftige Verdichtung des Mesenchyms; von den beiden Vorgängen, welche die Bildung der Zahnleiste vorbereiten, nämlich der Mesenchymwucherung und der Epithelverdickung, scheint also die Mesenchymwucherung das Frühere zu sein oder wenigstens früher bemerkbar zu werden. Man konnte auch schon bei den anfangs erwähnten jungen Stadien bemerken, daß bei einer schwachen oder selbst kaum bemerkbaren Verdickung des Epithels schon eine beträchtliche Verdichtung des Mesenchyms vorhanden war.

Hinter der Zahnleiste bemerkt man an diesem Stadium schon die Bildung einer vorspringenden Falte im Unter- und Oberkiefer



(Textfig. 1 und 2); diese Falten sind einwärts gerichtet und nehmen späterhin an Größe zu. Ich nenne dieselben die inneren Mundfalten, da sie den inneren Rand der Mundhöhle umsäumen. Die obere der beiden inneren Mundfalten ist schon von außen zu sehen, wie Tafelfig. 2 zeigt, welche einen 4,4 cm langen Embryo von *Spinax niger* von unten gesehen darstellt.

Bei einem Embryo von 4,9 cm Länge finden wir nahezu dieselben Verhältnisse. Die Zahnleiste ist im Ober- und Unterkiefer etwas weiter ausgebildet. Jedoch ist die Bildung der Zahnleiste am Oberkiefer noch nicht bis zum Kieferwinkel vorgeschritten, sondern in der Nähe des Kieferwinkels immer noch lediglich durch eine schwache Verdickung des Epithels vorbereitet, über welcher eine deutliche Verdichtung des Mesoderms sich befindet. Zahnanlagen fand ich im Oberkiefer 8, im Unterkiefer 19. Manchmal stehen im Unterkiefer zwei Zahnanlagen hintereinander, indem die eine am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste, die andere an der Zahnleiste selbst weiter hinten sich befindet; jedoch kann diese Stellung in diesem Stadium noch nicht als etwas Regelmäßiges oder Gesetzmäßiges gelten.

Ein sehr interessantes und klares Bild in betreff der Entwicklung der Zahnleiste und Zahnanlagen lieferte mir ein Embryo von 8 cm Größe. Dieses Stadium entspricht hinsichtlich der Zahnleiste und Zahnentwicklung der Zeichnung, welche O. HERTWIG von *Acanthias vulgaris* 10 cm gegeben hat (l. c. p. 379 und Taf. XIII, Fig. 14). Im Ober- wie im Unterkiefer finden wir eine stark entwickelte Zahnleiste, welche auf dem Sagittalschnitt mehrere Zahnanlagen hintereinander zeigt (Textfig. 7, 8 und Tafelfig. 3). Diejenigen Zähne, welche am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste liegen, sind am weitesten ausgebildet; es ist dies begreiflich, da wir an den früheren Stadien gesehen haben, daß sie zuerst angelegt wurden. Diese Zähne besitzen schon eine ziemlich dicke, stark färbare Dentinschicht. Diejenigen Zähne, welche im äußeren Zahnepithel liegen, und diejenigen, welche an der Zahnleiste liegen, sind nicht so weit entwickelt, besitzen also eine dünnere Dentinschicht oder entbehren derselben noch völlig. Je weiter nach innen an der Zahnleiste die Zähne gelegen sind, auf um so primitiverer Entwicklungsstufe befinden sie sich; denn während die Zahnleiste tiefer in das Mesenchym hineinwuchert, werden hinter den bestehenden Zahnanlagen neue Anlagen gebildet (Textfig. 7, 8 und Tafelfig. 3). Wir finden also

auf nahezu jedem Schnitt durch die Zahnleiste die verschiedenen Stufen der Ausbildung der Zähne: zuerst eine Erhebung des Epithels über einer dicht mit Mesenchymzellen erfüllten Papille; später eine stark sich färbende Dentinschicht und im Innern des Zahnes längliche oder sternförmige Zellen, welche man als Odontoblasten ansehen muß.

Im Unterkiefer wächst die Zahnleiste nicht allein in der Richtung nach hinten, sondern auch ein wenig lateralwärts. Infolgedessen erscheint auf Sagittalschnitten das äußere Ende der



Fig. 7. Embryo von *Spinax niger*, 8 cm Länge. Sagittalschnitt durch Ober- und Unterkiefer nahe der Mitte. Uebersichtsbild der Lage der Zahnleiste in beiden Kiefern. Das Epithel ist durch dunklen Ton bezeichnet, das Mesenchym durch grauen Ton. Vergr. 55. *agf* äußere Grenzfurche, *aze* äußeres Zahnepithel, *ifö* innere Mundfalte am Oberkiefer, *ifu* innere Mundfalte am Unterkiefer, *ok* Oberkieferknorpel, *uk* Unterkieferknorpel, *zf* Zahnfurche, *zl* Zahnleiste.

Zahnleiste vom äußeren Epithel getrennt (Tafelfig. 4). Der Befund erinnert daher an die Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren, bei welchen die Zahnleiste an ihren seitlichen Enden selbständig weiterwächst<sup>1)</sup>).

Was die äußere Grenzfurche betrifft, so ist dieselbe am Unterkiefer deutlich vorhanden, aber am Oberkiefer ist sie nur an den seitlichen Teilen des Mundes zu erkennen und am vorderen Mundrand abgeflacht und beinahe verschwunden.

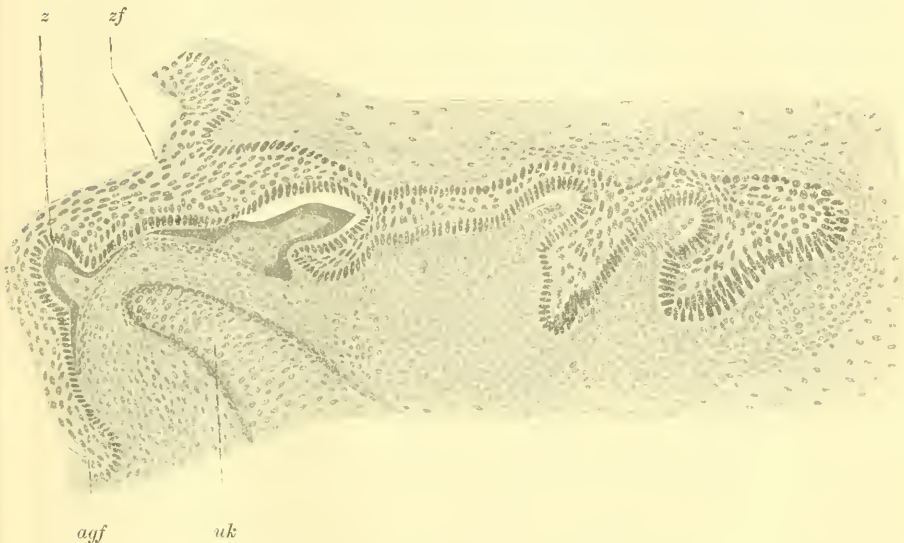


Fig. 8. Embryo von *Spinax niger*, 8 cm Länge. Längsschnitt durch den Unterkiefer nahe der Mitte; Detailbild zu Fig. 7. Vergr. 100. *agf* äußere Grenzfurche, *uk* Unterkieferknorpel, *z* Zahn im äußeren Zahnepithel, *zf* Zahnfurche. — Der Hohlraum zwischen dem Dentin und dem Epithel ist künstlich entstanden.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir dann bei einem Embryo von 10 cm Länge. Ich will daher auf die Beschreibung der Zahnleiste und der Zahnanlagen nicht eingehen, da sie nichts Neues bieten. — Wohl aber habe ich von einem Embryo von 12 cm Länge ein halbschematisches Bild eines Sagittalschnittes gegeben (Textfig. 9). Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß in diesem Stadium die Unterlippe und Oberlippe sehr wohl aus-

1) Vergl. die Schrift von ROESE, Ueber die Zahnentwicklung beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII.

gebildet sind<sup>1)</sup>. Die Falte, welche innen an der Lippe dieselbe von der Kiefergegend abtrennt, kann man die Lippenrinne nennen; dieselbe fällt mit der äußeren Grenzfurche (mit der Grenze des äußeren Zahnepithels) nicht genau zusammen. — Nach innen von der Zahnleiste sehen wir (oben und unten) die innere Mundfalte, von welcher schon früher die Rede war; hinter derselben befindet sich jetzt eine tiefe Furche, durch welche der Kiefer (mit den zum Mundrand gehörigen Organen) von dem übrigen Kopfe sich absetzt (Textfig. 9 *izg*); man kann diese Furche im Unterkiefer Zungenrinne nennen, da sie die Zunge vom Kiefer trennt (Zungenfurche nach JENTSCH), im Oberkiefer Gaumenrinne, da sie die vordere Grenze des Gaumens bildet (Textfig. 9 *gr*).

Hinter der Unterlippe sieht man in Textfig. 9 einen Hautzahn, welcher nach vorn gerichtet ist, während die weiter hinten

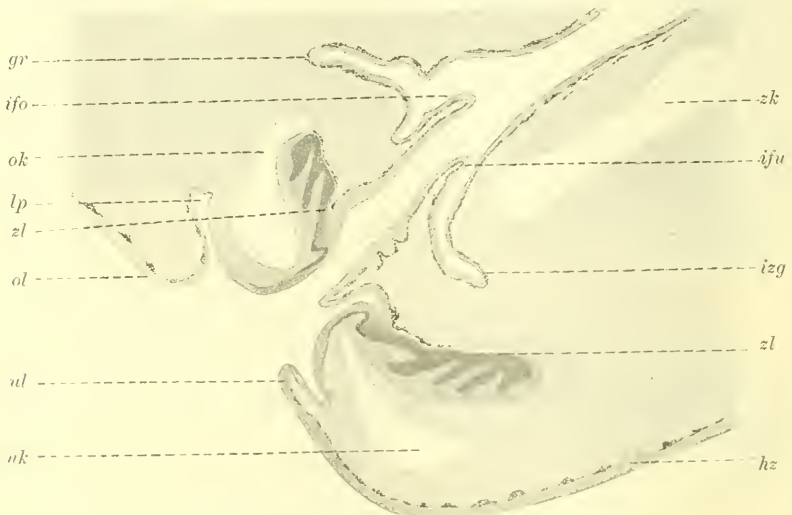


Fig. 9. Sagittalschnitt durch Unterkiefer und Oberkiefer bei einem Spinax-Embryo von 12 cm Länge, nahe der Mitte. *gr* Gaumenrinne, *ifo* innere Mundfalte im Oberkiefer, *ifu* innere Mundfalte im Unterkiefer, *izg* Zungenrinne, *hz* Hautzahn, *lp* Lippenrinne, *ok* Oberkiefer, *uk* Unterkiefer, *ol* Oberlippe, *ul* Unterlippe, *zl* Zahnleiste, *zk* Zungenknorpel. — Unter der Haut und unter dem Epithel der Mundhöhle sieht man die schwarzen Pigmentzellen.

1) Ich kann JENTSCH nicht zustimmen, wenn er das Vorkommen einer Unterlippe bei den Selachiern in Abrede stellt: „Eine Lippenfurche tritt am Unterkiefer der Selachier ebensowenig auf, wie eine eigentliche Unterlippe“ (JENTSCH, l. c., p. 10).

gelegenen Hautzähne nach hinten gerichtet sind; es zeigt sich bei Betrachtung eines etwas älteren Embryo, daß die Hautzähne an der Bauchseite im allgemeinen nach hinten gerichtet, aber hinter der Unterlippe in dem mittleren Teil des Kopfes nach vorn gerichtet sind, folglich eine Stellung haben, welche der Stellung der Kieferzähne entspricht.

Bei den Embryonen von 10 und 12 cm Länge kann man auch sehr gut das Auftreten des Dentins beobachten; man findet in der Zahnleiste die jungen und die älteren Stadien der Zahnbildung nebeneinander. In jungen Stadien ist der ganze Innenraum, welcher von der Cylinderzellenschicht des Epithels umschlossen wird, dicht mit Mesenchymzellen erfüllt, und die Kerne desselben reichen überall ganz nahe an das Epithel heran (Tafelfig. 5). Später bemerkt man an der Spitze des Zahnes einen kleinen hellen Raum (Tafelfig. 6 rechts), in welchem sich keine Mesenchymzellen mehr befinden und in welchem manchmal eine feine Längsstreifung zu sehen ist. Ich fasse diese helle Masse an der Spitze der Zahnanlage als das erste Dentin auf. Bei etwas älteren Zähnen findet man eine dünne Dentinschicht, welche sich dunkel färbt; sie ist an der Spitze des Zahnes am dicksten und reicht von hier über die ganze Papille herab, nach unten hin immer dünner werdend (Textfig. 8 z und Tafelfig. 3 z). Oben auf dem dunklen Dentin befindet sich gewöhnlich eine helle Spitze; dies ist die helle Masse, von welcher soeben die Rede war; vielleicht darf man dieselbe als Vitrodentin bezeichnen. Auch JENTSCH giebt an, daß bei *Mustelus*-Embryonen zuerst eine dünne Schicht von Vitrodentin und dann das Dentin gebildet wird.

Von dem Schmelz (Email) habe ich in diesen jungen Stadien noch nichts erkennen können. Man muß sich hüten, den hellen Zwischenraum, welcher als Kunstbildung oft zwischen dem Epithel und dem Dentin erscheint, für den Schmelz zu halten (Textfig. 8 und Tafelfig. 3). Die Frage, ob die Selachierzähne Schmelz besitzen, ist von den Autoren in verschiedener Weise beantwortet worden. OWEN leugnete den Schmelz bei Haifischen und bezeichnete die röhrenarme Außenschicht vieler Haifiszähne als Vitrodentin. O. HERTWIG faßte diese Schicht als Schmelz auf, ebenso manche spätere Autoren<sup>1)</sup>. JENTSCH be-

1) So spricht auch RITTER in seiner Arbeit über die Stacheln von *Trygon* und *Acanthias* von einer entsprechenden Schicht, welche er als Schmelz ansieht. (P. RITTER, Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von *Trygon* und *Acanthias*. Diss. Rostock, 1900.)

zeichnete diese Schicht wieder als Vitrodentin; er betrachtet als Schmelz einen „festen, gegen Salzsäure reaktionslos, glänzenden Ueberzug, der sich ohne optisch nachweisbare Grenzlinie an das darunter liegende Vitrodentin anlegt“. Auch nach ROESE ist bei den Haifischzähnen nur ein sehr dünnes „Schmelzoberhäutchen“ vorhanden; ROESE fand dasselbe bei *Mustelus* und *Myliobatis* in bedeutend älteren Stadien, als sie mir vorlagen. Ich muß daher auf seine Publikation verweisen (*Anat. Anz.*, Bd. XIV, 1898)<sup>1)</sup>.

Ich will noch mit einigen Worten die Entwicklung der Hautzähne (Placoidschuppen) berühren, welche man an den Stadien von 10 und 12 cm Länge beobachten kann. Tafelfig. 7 zeigt die junge Anlage eines Hautzahnes (welcher an der Unterseite des Kopfes in der Nähe des Unterkiefers gelegen war). Man sieht die hügelartige Erhebung des Epithels und darunter eine Masse von Mesenchymzellen, welche die Papille bilden<sup>2)</sup>. Bemerkenswert ist, daß man an dieser jungen Anlage in der Cylinderzellenschicht des Epithels drei Wucherungsstellen beobachten kann, und zwar zwei an den Seiten jeweils an der Stelle, wo die Epithelleiste umbiegt, und die dritte an der Spitze. Man bemerkt bei Tafelfig. 7 an der Spitze des Cylinderepithels keilförmige Zellen zwischen den anderen eingelagert, welche sich vor kurzem geteilt haben. Die Entstehung der spitzen Form des Zahnes beruht vermutlich darauf, daß an dieser Stelle an der Spitze im Epithel häufige Zellteilungen stattfinden. — In der Bindegewebspapille liegen die Kerne sehr dicht und haben in der Tafelfig. 7 auch zwei Kernteilungsfiguren aufzuweisen, die eine in der Nähe der Spitze der Papille, die andere an der Seite. — In der Oberhaut sieht man große Schleimzellen, welche im Präparat hell erscheinen, und unter der Oberhaut liegen schwarze Pigmentzellen.

Bei einem älteren Stadium finden wir schon eine sehr aus-

1) Die von OWEN und neuerdings wieder von ROESE als Vitrodentin bezeichnete Schicht wird in einer kürzlich erschienenen Publikation von C. S. TOMES mit der Bezeichnung Schmelz belegt; allein da TOMES zugiebt, daß Züge von Zahnbeingrundsubstanz durch diese Schicht hindurchgehen, und daß sich Hohlräume darin finden, welche mit den Dentinkanälchen anastomosieren, so wird man wohl besser dabei bleiben, dieselbe dem Dentin zuzurechnen.

2) Ein ähnliches Entwicklungsstadium eines Hautzahnes von einem *Acanthias* von 10 cm Länge ist von O. HERTWIG abgebildet worden (l. c., Taf. XII, Fig. 11).

geprägte Form des Hautzahnes (Tafelfig. 8). Es ist auch schon eine dünne Dentinschicht vorhanden. Wie unter der ganzen Haut zerstreute Pigmentzellen liegen, so finden wir auch Pigmentzellen in dem Hautzahn; das Pigment ist da in dünner Schicht unter dem Epithel ausgebreitet. Die dichte Masse der Mesenchymzellen, welche die Pulpahöhle erfüllt, tritt unten aus der epithelialen Scheide heraus, um die Basalplatte zu bilden (Tafelfig. 8).

## II. *Acanthias vulgaris* Risso.

Bei den *Acanthias*-Embryonen stimmt die Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen sehr gut mit den Embryonen von *Spinax niger* überein. Auch bei den ersteren Embryonen entwickelt sich die Zahnleiste früher im Unterkiefer als im Oberkiefer, ebenso wie wir es bei den *Spinax*-Embryonen beobachtet haben. Die Beobachtungen an *Acanthias vulgaris* haben auch dadurch ein besonderes Interesse, da sich die Untersuchung von O. HERTWIG auf diese Species bezieht. HERTWIG hat Embryonen von 8, 10 und 17 cm Länge untersucht. Bei dem Embryo von 8 cm Länge sagt er in seiner Arbeit p. 378: „Zähnen oder deren Anlagen sind in der Zahnleiste nicht wahrzunehmen.“ Er hat also bei diesem Stadium nur eine Zahnleiste gefunden, aber keine Zahnanlagen; erst bei einem Embryo von 10 cm Länge beschreibt er die Entwicklung der Zahnanlagen (l. c. p. 379). Aehnlich sagt JENTSCH in seiner Arbeit über die Entwicklung und Struktur der Selachierzähne: „Die Erhebung der Zahnanlagen tritt bei den Selachiern im allgemeinen sehr frühzeitig auf; während bei dem 8 cm großen *Acanthias* nur die kaum verdickte Epithelleiste zu sehen war, finden wir bei einem 10 cm bis 12 cm großen Embryo bereits eine Menge von Zahnanlagen, die in die Zellenmasse der Epithelleiste hineinragen, zunächst allerdings nur klein sind, zum Teil aber doch schon beginnen, eine feste Zahnschubstanz an ihrer Spitze auszuscheiden.“

In Bezug auf die Zeit des Auftretens der Zahnanlagen stimme ich mit den Angaben von O. HERTWIG und JENTSCH nicht überein, denn ich habe schon bei viel jüngeren Stadien die Zahnleiste und zahlreiche Zahnanlagen gefunden, welche ich weiter unten näher beschreiben werde. Meine Untersuchungen haben sich nur auf jüngere Stadien erstreckt, auf Embryonen von 4,5 cm und 5,5 cm Länge.

Bei einem Embryo von 4,5 cm Länge ist die Zahnleiste im Oberkiefer von Mundwinkel zu Mundwinkel wohl ausgebildet. Die äußere Grenzfurche ist bei diesem Stadium im Oberkiefer am Rande undeutlich, in der Mitte sehr deutlich. Dasselbe findet man bei den entsprechenden Embryonen von *Spinax niger* von 4,5 und 4,9 cm Länge. — Betrachten wir die Serie von Sagittalschnitten, so finden wir im Mundwinkel die Zahnleiste durch eine schwache Verdickung angedeutet, weiter medianwärts gehend trifft man dann eine Einfaltung, also die Bildung der Zahnleiste (Tafelfig. 9). Zugleich mit dieser erscheint auch an der Oberfläche des Epithels die Zahnfurche (Tafelfig. 9). Die Zahnleiste geht in der Mitte durch, ist aber in der Mitte nicht so tief eingedrungen wie in den Seitenteilen. An der Zahnleiste zeigen sich Zahnanlagen, welche meist (wie bei den *Spinax*-Embryonen) an der Stelle liegen, wo das Epithel in die Zahnleiste umbiegt, also an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Diese Zahnanlagen besitzen kegelförmige Papillen, während diejenigen Zahnanlagen, welche an der Zahnleiste selbst liegen, flacher sind, wie Tafelfig. 10 zeigt. Ich zählte im Oberkiefer 7 Zahnanlagen.

Betrachten wir nun den Unterkiefer desselben Stadiums. Die äußere Grenzfurche erscheint am Rande ziemlich deutlich, während sie in der Mitte fehlt. Die Zahnleiste geht am Kieferwinkel sofort weit in die Tiefe. Die Sagittalschnitte, welche im Oberkiefer zuerst nur eine Verdickung des Epithels erkennen lassen, zeigen im Unterkiefer die weit ins Mesoderm eindringende und wohl ausgebildete Zahnleiste. Zugleich mit ihr erscheint an der Oberfläche des Epithels sehr deutlich die Zahnfurche. Auf den weiter der Mitte zu gelegenen Schnitten zeigen sich Zahnanlagen, sowohl in der Mitte der Zahnleiste als auch an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Sie zeichnen sich durch relativ hohe Papillen aus (Tafelfig. 11 *zp*). Das seitliche Ende der Zahnleiste des Unterkiefers dringt nicht allein in die Tiefe, sondern auch lateralwärts vor, ebenso wie es schon bei *Spinax*-Embryonen beschrieben wurde (p. 560 u. 561). — Ich fand im Unterkiefer dieses Stadiums 14 Zahnanlagen, also eine bedeutend größere Anzahl als im Oberkiefer.

Der nächste Embryo, den ich eingehend untersucht habe, war ein *Acanthias* von 5,5 cm Länge, und zwar eine Querschnittserie. Bei diesem Stadium treten wohl dieselben Verhältnisse auf, jedoch finden wir die Zahnleiste in der Entwicklung noch bedeutend weiter vorgeschritten. Tafelfig. 12 zeigt einen Querschnitt des



Unterkiefers (links etwas vor dem Mundwinkel, rechts am Mundwinkel getroffen). Man sieht die Zahnleiste von beiden Seiten her tief eindringen, und ist auf jeder Seite eine Zahnpapille getroffen (Tafelfig. 12 *zp*).

Aus diesen beiden Stadien in Verbindung mit den entsprechenden Stadien von *Spinax* und den (weiter unten beschriebenen) *Mustelus*-Embryonen läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen bei den Selachiern viel früher auftreten, als HERTWIG und JENTSCH angeben.

### III. *Mustelus laevis* RISSO.

Nach der Beschreibung der einzelnen Stadien von *Spinax* und *Acanthias* will ich nun zu *Mustelus laevis* übergehen. Wir haben bei den *Spinax*- und *Acanthias*-Embryonen gesehen, daß die Zahnleiste im Unterkiefer sich rascher entwickelt als im Oberkiefer, um so bemerkenswerter ist, daß wir bei den *Mustelus*-Embryonen den umgekehrten Fall haben: nämlich bei diesen Embryonen ist die Zahnleiste im Oberkiefer sowohl bedeutend länger als auch besser ausgebildet als im Unterkiefer. Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen Stadien über.

Von *Mustelus laevis* liegt mir zunächst eine Schnittserie von einem 4,7 cm langen Embryo vor. Man findet hier die Zahnleiste im Unter- und Oberkiefer, nur ist sie im letzteren bedeutend größer. Sie ist dem Aussehen nach ähnlich wie bei dem folgenden Stadium, aber es sind Zahnanlagen noch nicht deutlich zu erkennen.

Bei dem nächsten *Mustelus*-Embryo, welcher 5 cm lang war, treten die ersten deutlichen Zahnanlagen auf; es ist jederseits im Oberkiefer und Unterkiefer eine Zahnanlage mit deutlicher Papille vorhanden (Tafelfig. 14 und 16). Außerdem sind im Oberkiefer noch einige weniger deutliche Zahnanlagen erkennbar. Ich habe die Zahnleiste in die schematische Textfig. 10 eingetragen; man sieht, daß die Zahnleiste im Oberkiefer länger ist als im Unterkiefer. Die beiden seitlichen Hälften der Zahnleiste hängen in beiden Kiefern in der Mitte noch nicht miteinander zusammen. Die Zahnleiste im Oberkiefer bildet eine einspringende Falte (Tafelfig. 14); am äußeren Rande dieser Leiste erscheinen die Zahnpapillen und drängen gegen die Zahnleiste vor (Tafelfig. 14). Die Zahnleiste ist an ihren Enden nur durch eine Verdickung des Epithels repräsentiert (Tafelfig. 13).

Im Unterkiefer bildet die Zahnleiste eine flache Leiste (Tafelfig. 16); an ihren Enden ist sie nur durch eine schwache Verdickung des Epithels dargestellt (Tafelfig. 15).

An der schematischen Textfig. 10 ist auch angegeben, daß in diesem Stadium bereits oben und unten die inneren Mundfalten aufgetreten sind, wie man auch an den Sagittalschnitten sieht (Tafelfig. 13 und 15 *ifo* und *ifu*). Ferner ist im Oberkiefer die äußere Grenzfurche eingezeichnet, welche man auch an dem Sagittalschnitte (Tafelfig. 13) erkennt. Am Unterkiefer ist eine äußere Grenzfurche noch nicht wahrzunehmen. Die Zahnfurche ist im

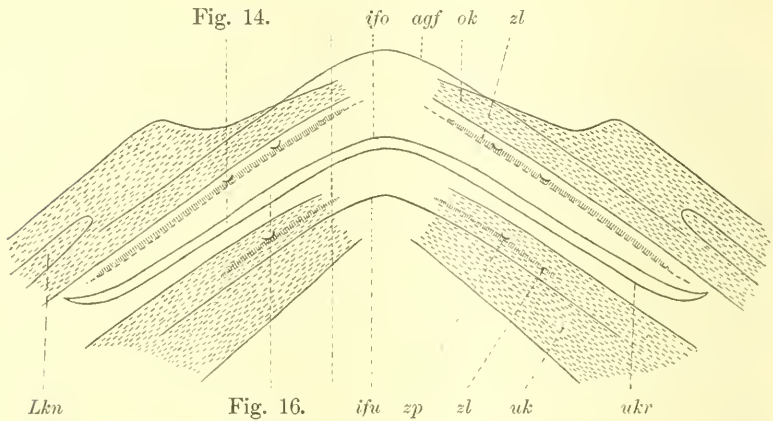


Fig. 10. Schematische Darstellung (Grundriß) der Lage der Zahnfurche und Zahnleiste bei einem *Mustelus*-Embryo von 5 cm Länge. Die Zahnfurche ist durch eine punktierte Linie dargestellt, die Zahnleiste (*zl*) durch Querstrichelung. Die Kieferknorpel (*ok* und *uk*) sind durch kleine Längsstriche bezeichnet. *agf* äußere Grenzfurche des Oberkiefers, *Lkn* Labialknorpel, *ukr* Rand des Unterkiefers, *zp* Zahnpapille. Die Konturen der oberen und unteren inneren Mundfalte (*ifu* und *ifo*) sind auch eingezeichnet. Vgl. die Schnittbilder Tafelfig. 13—16, sowie die Schnittbilder des etwas älteren Stadiums Textfig. 11 und 12.

Oberkiefer und Unterkiefer nur als eine sehr seichte Einsenkung vorhanden (Tafelfig. 14). In dem Schema sind die Kieferknorpel nicht bis zur Mitte eingezeichnet, da in der Mitte noch kein Knorpel ausgebildet ist, sondern nur eine vorknorpelige Verbindung besteht d. h. eine dichte Masse von Mesenchymzellen die Anlage des Knorpels darstellt.

Der nächstfolgende Embryo hat eine Länge von 5,2 cm. Bei diesem Stadium hat sich die Zahnleiste in beiden Kiefern verlängert und besser ausgebildet. Dieses Stadium entspricht dem Entwicklungsgrade nach den *Spinax*-Embryonen von 4,5 cm und

4,9 cm und dem Acanthias-Embryo von 4,5 cm. Man sieht schon unmittelbar in der Nähe des Mundwinkels im Oberkiefer eine Verdickung des Epithels, die Zahnleiste. Dann nimmt dieselbe auf den medianwärts gelegenen Schnitten immer mehr zu, sie dringt ziemlich tief in das Mesoderm ein (Textfig. 11). Sehr deutlich

Fig. 11.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Oberkiefer und den Unterkiefer eines 5,2 cm langen Embryo von *Mustelus laevis*. Der Schnitt geht seitlich und trifft die äußersten (am meisten lateral gelegenen) Zahnanlagen. *agf* äußere Grenzfurche, *ifu* innere Mundfalte des Unterkiefers, *ifo* innere Mundfalte des Oberkiefers, *ok* Oberkiefer-, *uk* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zf* Zahnfurche, *zp* Zahnpapille.

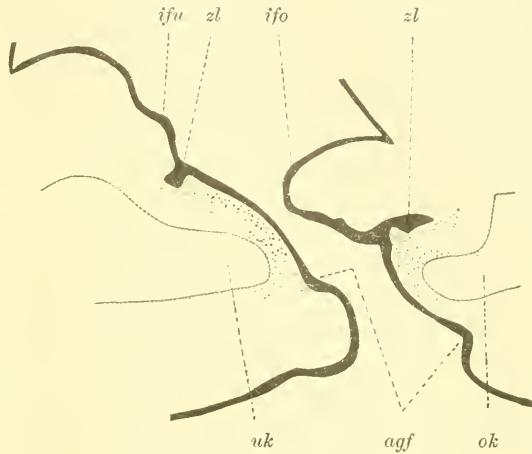
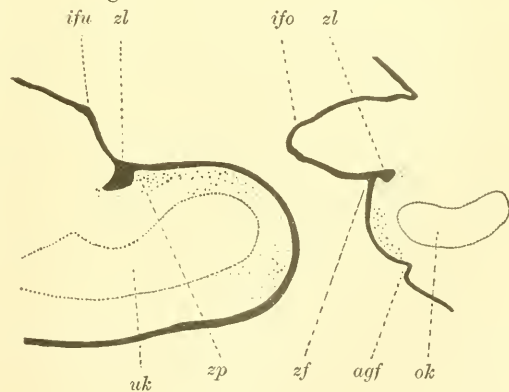


Fig. 12.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch den Oberkiefer und den Unterkiefer desselben Embryo wie Textfig. 11. Der Schnitt geht nahe an der Medianebene. Bezeichnungen wie bei Textfig. 11.



erscheint auch an der Oberfläche des Epithels im Oberkiefer die Zahnfurche; fast ebenso deutlich wie die Zahnfurche bemerken wir die äußere Grenzfurche. An der Zahnleiste finden wir von der Seite her nach der Mitte zu gehend zahlreiche Zahnanlagen, die als hohe Papillen auf manchen Schnitten sehr tief in die Zahnleiste eindringen, angefüllt mit zahlreichen Mesenchymzellen. Die Zahn-

anlagen liegen auch hier zum größten Teil (wie bei den anderen Stadien) an der Stelle, wo die Zahnleiste umbiegt, also an der Grenze des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste; an der Zahnleiste selbst treten die Zahnanlagen nur als flache Papillen auf. Auch bei den *Mustelus*-Embryonen sind also diejenigen Zähne, welche am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste liegen, am weitesten ausgebildet und entwickelt, während die an der Zahnleiste gelegenen Zähne in der Bildung noch weiter zurück sind, ebenso wie wir es bei den *Spinax*-Embryonen gefunden haben. Ich zählte im Oberkiefer 15 Zahnanlagen. Textfig. 12 zeigt eine nahe der Mitte des Kiefers gelegene Zahnanlage. In der Medianebene weist die Zahnleiste in diesem Stadium noch keine Zahnanlagen auf.

Bei diesem Stadium tritt auch im Unterkiefer die Zahnleiste schon in der Nähe des Kieferwinkels als schwache Epithelverdickung auf, und es zeigt sich darunter eine sehr deutliche Mesenchymverdichtung. Die Zahnleiste greift erst ganz allmählich in die Tiefe, während im Oberkiefer desselben Stadiums die Zahnleiste schon weit ins Mesoderm hineinwuchert. Auf der Textfig. 11 sehen wir die äußerste d. h. vom Rande her die erste Zahnanlage. Sie ragt hier schon mit ziemlich hoher Papille in die Zahnleiste hinein. Auf diesen Schnitten ist die Zahnfurche deutlich erkennbar, die äußere Grenzfurche nur schwach angedeutet. Dann nimmt die Zahnleiste auf den medianwärts gelegenen Schnitten immer mehr an Ausdehnung zu, nur die äußere Grenzfurche fängt an allmählich zu schwinden. In der Textfig. 12 sehen wir einen Schnitt, welcher eine näher der Mitte gelegene Zahnanlage getroffen hat. Die äußere Grenzfurche ist auf diesem Bilde vollständig geschwunden. In der Mitte ist die Zahnleiste ebenfalls vorhanden, aber beträchtlich schmaler. Wie bei allen andern Stadien, so liegen auch hier die Zahnanlagen vorwiegend am Uebergang des äußeren Zahnepithels zur Zahnleiste. Diejenigen Zähne, welche ich an der Zahnleiste selbst gefunden habe, sind auch hier nur durch flache Papillen erkennbar. — Im ganzen zählte ich bei dem Unterkiefer dieses Stadiums 15 Zahnanlagen.

Beiläufig will ich noch bemerken, daß ältere Stadien der Zahnentwicklung bei *Mustelus* schon von früheren Forschern beobachtet wurden; JENTSCH hat verschiedene Stufen der Zahnentwicklung bei einem 15 cm langen Embryo von *Mustelus* beschrieben, und bei ROESE (*Anat. Anz.*, Bd. XIV, p. 65) ist eine Darstellung der Zähne eines 38 cm langen *Mustelus* zu finden.

#### IV. Vergleichender Teil.

Um die Zahnentwicklung der Selachier mit derjenigen anderer Wirbeltiere zu vergleichen, wollen wir die Unterscheidung der drei Grundtypen der Zahnentwicklung zu Grunde legen, welche ROESE (1894) in seiner Arbeit über die Zahnentwicklung der Fische aufgestellt hat. ROESE unterscheidet folgende Stufen:

a) Wenn die Zahnanlage sich in der Epidermis selbst entwickelt, so nennt er diese Anlage das placoides Stadium der Zahnentwicklung oder das Stadium der Papille. Es ist dabei gleichgiltig, ob die Spitze des Zahnes schon über die Oberfläche hervorragt oder nicht.

b) Wenn Teile der Epidermis in die Tiefe wachsen und hier ungestört die Zahnanlage ausbilden, so ist zu unterscheiden:

1) das Zapfenstadium, in welchem die ganze Kieferschleimhaut die Fähigkeit bewahrt, Zähne zu bilden, und für jede Zahnanlage ein gesonderter Epithelzapfen gebildet wird.

2) Das Zahnleistenstadium, bei welchem ein zusammenhängender Streifen des Epithels entlang des Kieferrandes als Zahnleiste in die Tiefe wächst und hier allein die Verrichtung der Zahnbildung übernimmt.

Von diesen drei Bildungsweisen der Fischzähne kommen bei den Selachiern der erste und dritte Modus vor. Wir haben gefunden, daß nach dem placoiden Typus nicht allein die Hautzähne entstehen, sondern auch diejenigen echten Zähne, welche sich außerhalb der Zahnleiste an dem äußeren Zahnepithel bilden. Bei den übrigen Zähnen haben wir gesehen, daß dieselben an der Zahnleiste entstehen, also dem Zahnleistentypus angehören.

Vergleichen wir nun die Zahnentwicklung bei den anderen Fischen sowie bei den Amphibien und Reptilien.

Bei den Teleostiern hat schon HEINCKE (1873) bemerkt, daß die Anlage eines Zahnes eingeleitet wird durch eine Wucherung eines Epithelzapfens der untersten Schicht des in der Nähe des alten Zahnes befindlichen Schleimhautepithels in das unterliegende Bindegewebe. Das untere Ende des Zapfens ist kolbenförmig verdickt, und in dieses drängt sich eine Papille des unterliegenden Bindegewebes so ein, daß sie von der eingestülpten Epithelzellenmasse umfaßt wird. ROESE (1894) hat bei den Teleostiern

gefunden, daß die Zahnanlagen der ersten Reihe sämtlich placoider Natur sind, d. h. sie entstehen im Bereiche der Kieferschleimhaut. Die Ersatzzähne dagegen bilden sich nicht mehr nach der placoiden Grundform aus. Sie entstehen wohl auch unmittelbar aus dem Kieferepithel, allein die Zahnanlagen liegen nicht mehr oberflächlich. Ein rundlicher Epithelzapfen ähnlich einer Haaranlage dringt in die Tiefe und umwächst erst dort die bindegewebige Papille. Es entstehen also die Anlagen der neuen Zähne nicht an einer Ersatzleiste, sondern einzeln an zapfenartig in die Tiefe wuchernden Verlängerungen der Epidermis zwischen den meist hechelartig angeordneten älteren Zähnen. Wir haben also hier den Entwicklungsvorgang nach Art des Zapfenstadiums, welches doch nur als eine Modifikation des reinen placoiden Stadiums aufzufassen ist. ROESE sagt ferner, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die Ersatzzähne der meisten Knochenfische nach dieser Grundregel angelegt werden. Bei den Salmoniden sinken die ersten Zahnanlagen bei weiterem Wachstum mehr und mehr ins Bindegewebe ein, und es entstehen somit Uebergangsformen zwischen dem placoiden und dem Zapfenstadium.

Bei den Ganoiden erfolgen nach ROESE's Angaben (1894) die ersten Anlagen der Kieferzähne in ganz ähnlicher Weise wie die Bildung der Placoidschuppen bei den Haifischen. Wir haben also hier mit rein placoiden Zahnanlagen zu thun. Schon vor der Bildung der Zahnanlagen ist das Epithel der Kieferschleimhaut etwas verdickt, und darunter haben sich bindegewebige Rundzellen angesammelt. An gewissen Stellen schreitet die Epithelwucherung rascher fort und gleichzeitig wird im Mittelpunkt die darunter entstehende Bindegewebspapille umwachsen. An der Spitze der Zahnpapillen trifft man selten Kernteilungsfiguren an, wohl aber im Grunde derselben und im darunterliegenden Bindegewebe.

Die Anlagen von Ersatzzähnen bei Ganoiden hat ROESE nicht beobachtet, jedoch glaubt er, daß sie sich ähnlich wie bei den Knochenfischen nach Art des Zapfenstadiums entwickeln.

Bei den Amphibien, besonders bei den Salamandrinen, zeigt uns O. HERTWIG (1874), daß die Epithelwucherung als eine kontinuierliche Lamelle sich hinerstreckt, und daß also die Zahnbildung nach dem dritten Typus (Zahnleistentypus) erfolgt. Da an dieser Lamelle junge Ersatzzähnen entstehen, so bezeichnet er dieselbe als Ersatzleiste. An dieser liegen die Zahnanlagen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung. Die jüngsten befinden sich an der Kante der Epithelleiste. Die jüngsten Zahnanlagen

bestehen aus einem Knötchen von Zellen, einer kleinen Papille, welche an der Kante der Epithelleiste in diese hineingewuchert ist. In der Spitze der Papille liegen die Zellen dichtgedrängt aneinander.

Auch bei den Fröschen vollziehen sich nach O. HERTWIG die ersten Vorgänge bei der Anlage der Ersatzzähne genau in derselben Weise wie bei den Salamandrinen. Auch hier dringt hinter der in Funktion befindlichen Zahnreihe eine Epithelleiste, an deren Außenseite die Zahnanlagen entstehen, in das Schleimhautgewebe ein.

ROESE (1895) dagegen giebt an, daß die ersten embryonalen Zahnanlagen der Amphibien gerade wie die Placoidschuppen der Selachier frei über die Schleimhautoberfläche hervorragende Papillen darstellen. Die verhältnismäßig großen Zahnanlagen liegen vollständig in dieses dicke Epithel eingebettet und ragen sogar noch kuppelförmig über die Oberfläche in die Mundhöhle hinein. Der Zahnbeinkeim wird umgeben von einer Lage von Epithelzellen. Bei weiterem Wachstum vermehren sich die Epithelzellen und umwuchern als Epithelscheide den Zahnbeinkeim von allen Seiten. Bei den ersten Zahnanlagen haben wir es also mit dem placoiden Typus zu thun.

Bei der späteren Zahnentwicklung hat ROESE beobachtet, daß nach innen von der Zahnanlage eine kurze Zahnleiste oder Ersatzleiste aus dem Epithel hervorgewuchert ist, welche mit der Zahnanlage zusammenhängt. Diese Zahnleiste läuft bei Amphiuma in nahezu gleicher Höhe, je hinter der Zahnreihe des Unterkiefers, Oberkiefers und des Gaumenbogens entlang. Die hintersten jüngsten Zahnanlagen werden teils von der Zahnleiste, teils unmittelbar vom Kieferepithel umgrenzt und stellen Mittelstufen dar zwischen der Anlage eines placoiden und derjenigen eines Zahnleistenzahnes.

Bei erwachsenen Tieren liegen gewöhnlich hinter der thätigen Zahnreihe mehrere Reihen von Ersatzzähnen in verschiedenen Entwicklungsstufen. Sie alle werden von der epithelialen Ersatzleiste oder Zahnleiste gebildet. — Die Ersatzzähne der sphenoidalen Zahnplatten entwickeln sich an einer ausgeprägten Zahnleiste, welche nach vorn, hinten und außen die Zahnplatten umgiebt. Bei den noch später entwickelten Zähnen ist immer das Zahnleistenstadium das vorwiegende.

Unter den Reptilien hebe ich zunächst den fossilen *Iguanodon* hervor, weil seine Bezahnung im Unterkiefer eine

große Aehnlichkeit mit der Selachierbezahnung hat (Textfig. 13). Der Unterkiefer trägt an seiner Innenseite zahlreiche Zähne in mehreren Reihen; die vordersten traten in Funktion, die anderen dienten zum Ersatz<sup>1)</sup>.

Ferner erwähne ich die Krokodile, weil bei ihnen die Zahnentwicklung ebenso wie bei den Selachiern sowohl nach dem placoiden Typus als auch nach dem Zahnleistentypus erfolgt. Die ersten Anlagen zeigen sich nach ROESE (1892) in Form von frei über die Oberfläche der Mundschleimhaut hervorragenden Papillen. Zwischen je zwei benachbarten Papillen ist das Mundhöhlenepithel leistenartig verdickt. Die erste Zahnreihe wird schon während des Eilebens resorbiert. An der Innenseite

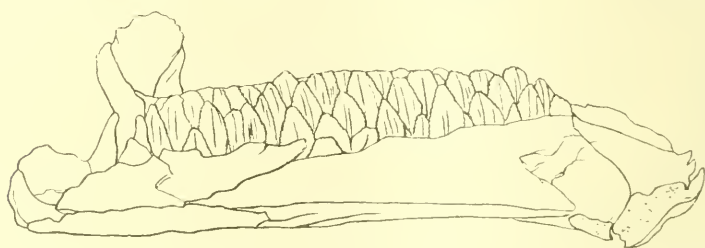


Fig. 13. Linker Unterkiefer von Iguanodon, von der Innenseite gesehen (nach DUPONT). Wirkliche Länge 80 cm.

der primären Zahnreihe entsteht die subepitheliale Zahnleiste, die HERTWIG'sche Ersatzleiste. Das Epithel derselben bildet eine Reihe von Zahnpapillen. Aus jeder Papille geht ein Zahnsäckchen hervor mit äußerem Epithel, innerem Epithel und Schmelzpulpa. Die Zahnleiste bleibt zeitlebens bei den Krokodilen funktionsfähig. Die neuen Zähne wachsen von der Seite in die Pulpa des Vorgängers hinein und bringen denselben zum Absterben, wobei der Zahn durch Granulationen teilweise resorbiert und zum Ausfallen gebracht wird.

Die Zähne der zweiten Dentition (also die zweite Reihe der an der Zahnleiste entstehenden Zähne) sind größer und bilden im Gegensatz zu den Zähnen der ersten Dentition eine Wurzel, welche in einer Alveole steckt.

Bei den Krokodilen haben wir also sowohl die placoiden Bildungsweise als auch die Bildung an der Zahnleiste,

1) Die obenstehende Abbildung ist entnommen aus: Guide dans les collections du Musée d'histoire naturelle de Belgique, Bruxelles 1897.



während bei den andern Reptilien, wie Schlangen, Eidechsen und Blindschleichen, die Entwicklung der Zahnanlagen nur an der Zahnleiste vor sich geht.

### Zusammenfassung der Resultate.

Wenn ich nun meine Ergebnisse noch einmal kurz zusammenfasse, so will ich hauptsächlich die Punkte hervorheben, welche in meiner Arbeit neu erscheinen:

1) Die Zahnleiste tritt bei *Spinax*, *Acanthias* und *Mustelus* schon bei Embryonen von 3—4 cm Länge auf. Man kann sehr gut verfolgen, wie die Zahnleiste durch eine schwache Verdickung des Epithels mit darunter befindlicher Mesenchymverdichtung angelegt wird. Die ersten Zahnanlagen erscheinen bei Embryonen von 4—4,5 cm Länge, also beträchtlich früher, als die Autoren angeben.

2) Die Zahnleiste tritt bei den *Spinax*- und *Acanthias*-Embryonen früher im Unterkiefer auf als im Oberkiefer, während bei den *Mustelus*-Embryonen die Zahnleiste früher im Oberkiefer als im Unterkiefer erscheint.

3) Die Zähne entstehen nicht nur an der Zahnleiste, sondern das äußere Zahnepithel dient auch zur Bildung von Zähnen, was die früheren Autoren nicht genügend beachtet haben. Die Zähne in dem äußeren Zahnepithel bilden sich nach dem placoiden Typus wie die Hautzähne. An der Grenze des äußeren Zahnepithels ist eine Rinne vorhanden (die äußere Grenzfurche), welche nicht mit der Lippenfurche verwechselt werden darf.

4) Die ersten Zahnanlagen liegen am Uebergang vom äußeren Zahnepithel zur Zahnleiste; diese Zähne werden früher ausgebildet als die am äußeren Zahnepithel und die an der Zahnleiste gelegenen Zähne.

5) Die zuerst abgelagerte Hartsubstanz ist das Dentin; von einer Schmelzabscheidung ist in frühen Stadien noch nichts zu bemerken.

6) Schon früh zeigt sich innen von der Zahnleiste oben und unten eine einspringende Falte der Mundschleimbaut, die innere Mundfalte; sie bildet später den inneren Rand der Mundhöhle.

---

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Ich spreche Herrn Professor HAECKEL für die Ueberlassung des Materials und Herrn Professor H. E. ZIEGLER für seine freundliche Anleitung und Unterstützung bei dieser Arbeit meinen verbindlichsten Dank aus.

---

## Litteraturverzeichnis.

- 1) BENDA, C., Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
- 2) CARLSSON, A., Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. VIII, 1894.
- 3) HEINCKE, Ueber die Zähne der niederen Wirbeltiere. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. XXIII, 1873.
- 4) HERTWIG, O., Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
- 5) — Das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, Suppl., 1874.
- 6) JAEKEL, Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. Abh. z. geol. Spezialkarte von Els.-Loth., Bd. III, 1889.
- 7) — Die eocänen Selachier von Monte Bolia, 1894.
- 8) JENTSCH, B., Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne. Inaug.-Diss. Leipzig, 1897.
- 9) LAASER, P., Die Entwicklung der Zahnleiste bei den Selachiern. Vorl. Mitt. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, p. 479—489.
- 10) LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- 11) OWEN, R., Odontographie, London 1840—1845.
- 12) ROESE, C., Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz., Bd. IX, 1894.
- 13) — Beiträge zur Zahnentwicklung der Schwanzmolche. Morph. Arbeiten, hrsg. v. SCHWALBE, Bd. IV, 1895.
- 14) — Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatschrift f. Zahnheilk., Jahrg. X, Heft, 4, 1892.
- 15) — Ueber die Zahnentwicklung von Chlamydoselachus anguineus GARM. Morph. Arbeiten, Bd. IV, 1895.
- 16) — Ueber die Zahnentwicklung von Chamaeleon. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893, No. 17.
- 17) ROESE, C., Ueber die Zahnentwicklung der Krokodile. Sitz-Ber. der Anat. Gesellschaft Wien, 1892.
- 18) — Ueber die Entwicklung der Zähne der Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.
- 19) — Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1897.
- 20) — Ueber die Zahnentwicklung der Kreuzotter (*Vipera berus* L.). Anat. Anz., Bd. IX, Jena 1894.
- 21) SCHWALBE, G., Ueber Theorien der Dentition. Sitz.-Ber. der Anat. Gesellschaft, Straßburg 1894.
- 22) TOMES, Struktur und Entwicklung des Schmelzes bei den Elasmobranchiern. Philos. Transact. B 1898 (Korresp.-Bl. f. Zahnärzte, Heft 1, 1899).
- 23) TREUENFELS, Die Zähne von *Myliobatis aquila*. Inaug.-Diss. Basel, 1896.

## Erklärung der Figuren.

### Abkürzungen.

<i>agf</i> äußere Grenzfurche.	<i>lp</i> Lippenrinne.
<i>aze</i> äußeres Zahnepithel.	<i>n</i> Nase.
<i>dg</i> Dottergang.	<i>ok</i> Oberkieferknorpel.
<i>dms</i> verdichtetes Mesenchym an der Zahnleiste.	<i>ol</i> Oberlippe.
<i>dt</i> Dentin.	<i>pg</i> Pigmentzellen.
<i>epl</i> Mundepithel innen an der Zahnleiste.	<i>s</i> Sinnesorgan.
<i>ext</i> vordere Extremität.	<i>sl</i> Schleimzelle.
<i>g</i> Blutgefäß.	<i>u</i> Spitze des Unterkiefers.
<i>gr</i> Gaumenrinne.	<i>uk</i> Unterkieferknorpel.
<i>hz</i> Hautzahn.	<i>ukr</i> Rand des Unterkiefers.
<i>ifo</i> innere Mundfalte am Oberkiefer.	<i>ul</i> Unterlippe.
<i>ifu</i> innere Mundfalte am Unterkiefer.	<i>ve</i> verdicktes Epithel, welches die Zahnleiste bilden wird.
<i>izg</i> Zungenrinne.	<i>z</i> Zahnanlage.
<i>kf</i> Kiemenfäden.	<i>zf</i> Zahnfurche.
<i>Lkn</i> Labialknorpel.	<i>zk</i> Zungenknorpel.
	<i>zl</i> Zahnleiste.
	<i>zp</i> Zahnpapille.

### Tafel XXVIII.

Fig. 1. Aus einer Querschnittserie eines 3,8 cm langen Embryo von *Spinax niger*. Das Bild zeigt den seitlichen Rand der Mundhöhle unter der Anlage des Oberkieferknorpels (*Palatoquadratum*). Man beachte das verdickte Epithel und die darüberliegende Mesenchymmasse. Vergr. 153.

Fig. 2. *Spinax*-Embryo von 4,4 cm Länge, von unten.

Fig. 3. *Spinax*-Embryo von 8 cm. Längsschnitt durch die Zahnleiste des Oberkiefers. Detailbild zu Fig. 7 (p. 560). Vergr. 100.

Fig. 4. Teil eines Sagittalschnittes von einem *Spinax*-Embryo von 8 cm Länge. Seitliches Ende der Zahnleiste des Unterkiefers. Dasselbe steht mit dem Epithel nicht in Verbindung.

Fig. 5. Junge Zahnanlage auf der Zahnleiste des Unterkiefers eines *Spinax*-Embryo von 12 cm Länge. — Detailbild der Spitze einer Zahnanlage. Vergr. 266.

Fig. 6. Zwei Zahnanlagen im Unterkiefer eines *Spinax*-Embryo von 10 cm Länge. — Detailbild der Spitze. Vergr. 266.

Fig. 7. Bild eines jungen Hautzahns eines Spinax-Embryo von 12 cm Länge. Vergr. 240.

Fig. 8. Hautzahn eines Spinax-Embryo von 10 cm Länge. Vergr. 240.

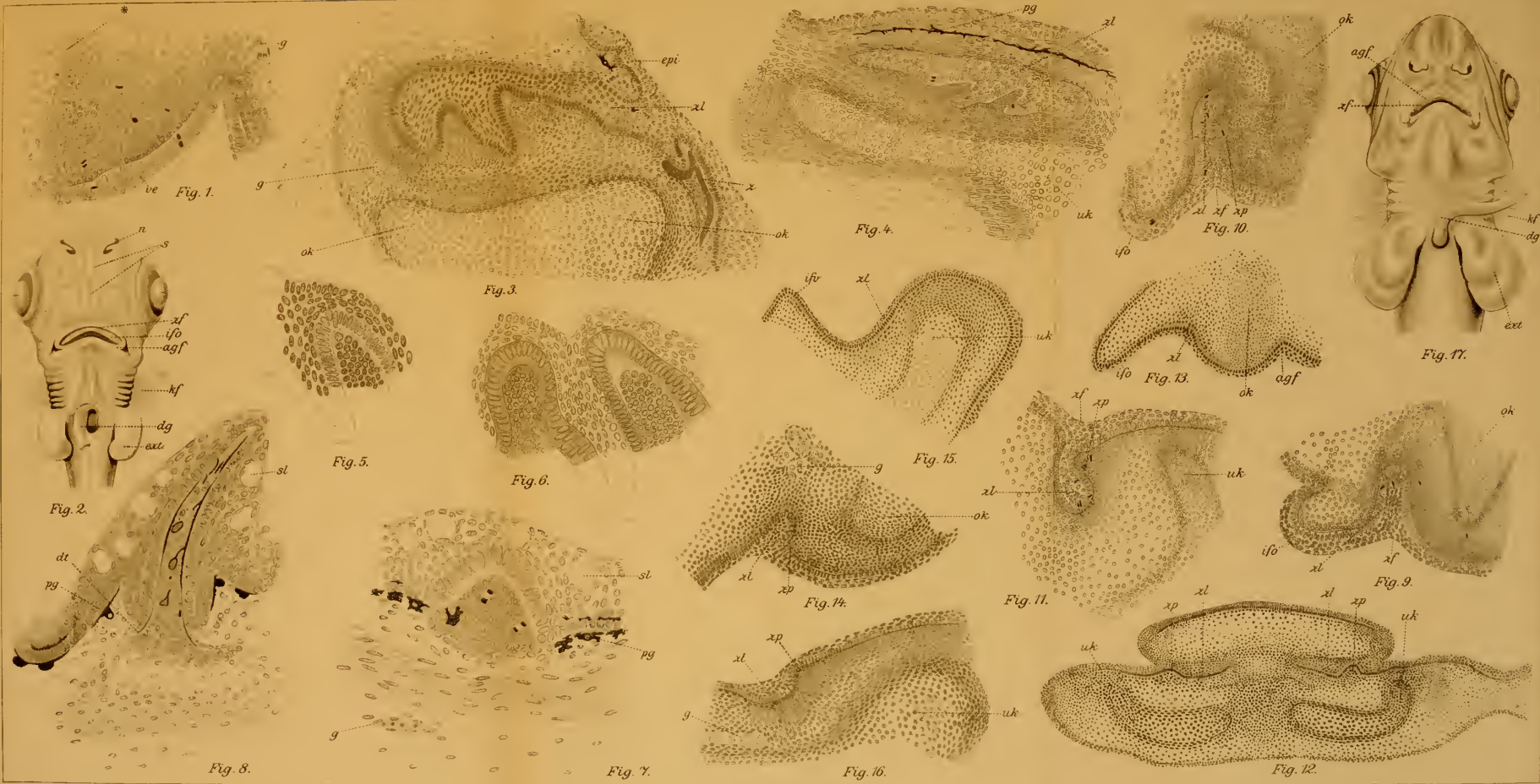
Fig. 9 u. 10. Zahnleiste des Oberkiefers eines Acanthias-Embryo von 4,5 cm Länge. Fig. 9 aus einem Sagittalschnitt nahe der Mitte, Fig. 10 aus einem mehr lateralwärts gelegenen Schnitte, wobei eine Zahnpapille getroffen ist. Vergr. 153.

Fig. 11. Zahnleiste im Unterkiefer desselben Embryo. Aus demselben Sagittalschnitt wie Fig. 9. — Es ist eine Zahnpapille getroffen. Vergr. 153.

Fig. 12. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Acanthias-Embryo von 5,5 cm Länge. — Auf jeder Seite ist an der Zahnleiste eine Zahnanlage getroffen.

Fig. 13—16. Aus Sagittalschnitten eines Mustelus-Embryo von 5 cm Länge. Die Lage der Schnitte ist aus dem Schema Textfig. 10 ersichtlich. Fig. 13 aus dem Anfang der Zahnleiste des Oberkiefers, Fig. 14 durch die erste Zahnanlage des Oberkiefers, Fig. 15 aus dem Anfang der Zahnleiste des Unterkiefers und Fig. 16 durch die erste Zahnanlage des Unterkiefers.

Fig. 17. *Mustelus laevis*, ein Embryo, 5,2 cm lang, von unten gesehen.



*Spinax niger* Fig. 1-8. *Acanthias vulgaris* Fig. 9-12. *Mustelus laevis* Fig. 13-17.

# 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: 1903

Band/Volume: [NF\\_30](#)

Autor(en)/Author(s): Laaser Paul

Artikel/Article: [Die Zahnleiste und die ersten Zahnanlagen der Selachier. 551-578](#)