

# Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren.

Von

Dr. Reinhard Oeder.

Hierzu Tafel XXIV u. XXV und 14 Figuren im Text.

---

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen war die Frage, ob bei Kröten, die keine Zähne haben, zu irgend einer Zeit Anlagen der Zähne oder Zahnleiste sich nachweisen lassen. Man hat bei Reptilien und Säugetieren so oft an zahnlosen Formen in embryonalen Stadien Zahnanlagen oder Reste der Zahnleiste gefunden, daß es nicht aussichtslos schien, auch bei den zahnlosen Batrachiern, die ja offenbar von zahortragenden Formen abstammen, nach rudimentären Zahnanlagen zu suchen. Ich wählte als Untersuchungsobjekt die gemeine Kröte (*Bufo vulgaris*). Zum Vergleich mußte ich die Entstehung der Zähne bei den Fröschen verfolgen, um genau zu wissen, in welcher Form und zu welcher Zeit das Auftreten der Zahnleiste und der Zahnanlagen zu erwarten ist. Auf diesem Wege gelang es mir, bei der Kröte die Reste der Zahnleiste aufzufinden; ebenso konnte ich beim Frosch einige Beobachtungen machen, welche die Untersuchungen früherer Autoren ergänzen.

Sodann ergaben sich auf den Schnitten sehr klare Bilder der Entstehung der Drüsen der Mundhöhle. Ich gebe deshalb eine Beschreibung der Bildung der Intermaxillardrüse und der Rachen-drüse. Letztere setzt sich in die Choane fort. Folglich mußte ich auch der Umbildung der Choane während der Metamorphose einige Aufmerksamkeit schenken, was auch zu neuen Beobachtungen führte.

**Material und Methode.** Aus dem Laich der Kröte (*Bufo vulgaris*) und des Frosches (*Rana fusca*) züchtete ich im Aquarium die verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Entwicklung dieser Tiere nimmt in der freien Natur einen auffallend rascheren Verlauf als in der Gefangenschaft, weshalb ich, um eine Kontrolle für die Richtigkeit meiner Beobachtungen zu haben, die wichtigsten Stadien auch freilebend einfig. Die Objekte wurden teils in Sublimat-Alkohol, teils in 10 Proz. Formollösung oder in FLEMMINGSchen

Gemisch fixiert. Zur Entkalkung der Tiere, die in 10 Proz. Formol oder in Sublimat fixiert waren, verwandte ich bei den jugendlichen Exemplaren salzsauren Alkohol, bei ausgebildeten Tieren schweflige Säure. Das Material wurde durch die Alkoholreihe in aufsteigender Konzentration geführt und in Paraffin eingebettet. Die Schnitt-richtung war für die Untersuchung der Embryologie der Drüsen sagittal, wodurch die Orientierung sehr erleichtert wird. Für die Untersuchung über die Zähne wurden von allen Stadien Quer- und Längsschnitte angefertigt, da letztere in den medialen Teilen die Querschnittbilder der lateralen Partien der Kiefer ergänzen. Zur Färbung in toto nahm ich Boraxkarmin, meist jedoch wurde Schnittfärbung angewandt mit Hämatoxylin als Kern- und Eosin als Plasmafärbstoff. Durch die Färbung mit Ammoniumrubi-pikrat gelang es auch, die ersten Spuren der Differenzierung in den Zahnanlagen nachzuweisen: die Zahnbeingrundsubstanz zeigte eine hochrote Färbung im Gegensatz zu dem Bindegewebe, welches blaurot gefärbt wurde.

Ich gehe zuerst auf die Entwicklung der Drüsen ein und gebe im zweiten Teil meine Befunde über die Entstehung der Zahnleiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch, sowie die Beschreibung der Zahnleiste bei der Kröte <sup>1)</sup>.

## Intermaxillardrüse.

### Historisches über die Intermaxillardrüse.

Ueber die Zwischenkieferdrüse (*Glandula intermaxillaris*) der Anuren liegen zahlreiche Berichte vor. Zuerst erwähnt LEYDIG (1853) dieselbe beim Frosch. Er sagt darüber: „Wie ich sehe, besitzen auch die Batrachier eine entwickelte Drüse, die in diese Kategorie gehört, und von niemandem bisher beobachtet zu sein scheint. Ich kenne sie beim Frosch und Landsalamander als unpaaren gelblichen oder weißlichen Körper, der an der Schnauzenspitze in der Vertiefung zwischen den Nasenhöhlen unmittelbar unter der Haut liegt. Bei weiteren Untersuchungen sieht man, daß sie aus längeren Drüsenschläuchen besteht, die gewunden und innen von einem Cylinderepithel überzogen sind. Die Zellen des Epithels messen bis 0,0120'' in der Länge, haben außer ihrem rundlichen Kern einen sehr feinkörnigen blassen Inhalt und sind so zart, daß sie auf Wasserzusatz zu Grunde gehen und nur der

1) Ueber einen Teil meiner Ergebnisse habe ich im Zoologischen Anzeiger, Bd. XXIX, 1905, zwei Mitteilungen veröffentlicht: Die Zahnleiste der Kröte, p. 536; Die Intermaxillardrüse der Kröte, p. 538.

Kern sich erhält. Die Drüse mündet mit zahlreichen Gängen, die, wie ich einmal gesehen zu haben glaube, flimmern, vor den Gaumenzähnen in die Mundhöhle.“ Eine genaue Beschreibung der Drüse verdanken wir WIEDERSHEIM (1876), der in seiner Arbeit „Die Kopfdrüsen der Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren“ letztere bei *Rana esculenta* untersucht hat. — Eine Schilderung der Lage der Intermaxillardrüse gibt REICHEL (1882) in seinem „Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere“ in Anlehnung an WIEDERSHEIM folgendermaßen: „Die Drüse breitet sich wesentlich vor der vorderen knorpeligen Nasenhöhlenwand aus, da, wo deren obere Wand mit nach vorn gerichteter Konvexität in die untere übergeht, und nimmt hier die ganze Schnauzengegend mit ihren Schläuchen ein. Dieselben liegen dicht unter der Haut, von den zahlreichen Hautdrüsen durch eine dichte Bindegewebsschicht geschieden. Hinter der vorderen Nasenhöhlenwand teilt sich die Drüse in 3 Lappen. Die beiden seitlichen Partien ziehen unter dem Oberkieferknochen eine Strecke weit nach hinten und schicken durch lange, feine dicht unter der unteren knorpeligen Nasenhöhlenwand liegende, medianwärts verlaufende Gänge ihr Sekret dem mittleren Hauptlappen zu, der in der rinnenartigen Aushöhlung des Septum narium unmittelbar über die Gaumenschleimhaut rückwärts läuft und mit einer Anzahl von Ausführungsgängen in einer nach hinten konvexen Linie ein Stück vor den Choanen ausmündet.“

Ueber die Intermaxillardrüse der Kröten, besonders der von mir untersuchten *Bufo vulgaris* finde ich außer bei WIEDERSHEIM und BORN keine Aufzeichnungen. WIEDERSHEIM gibt in seiner oben erwähnten Arbeit als passende Ergänzung seiner Beschreibung der Zwischenkieferdrüse beim Frosch eine Abbildung dieser Drüse bei *Bufo viridis*, ohne derselben weiter seine Aufmerksamkeit geschenkt zu haben. So scheint ihm die Anordnung der Ausführungsgänge bei *Bufo* entgangen zu sein. Auch BORN (1876) ergänzt nur WIEDERSHEIMS Beobachtungen über die Lage und Ausbreitung der Drüse.

Die Embryologie der Intermaxillardrüse scheint überhaupt vernachlässigt zu sein; wenigstens konnte ich in der Literatur keine Beschreibung der Entstehung der Drüse finden. Im Folgenden will ich daher die Befunde über die Entwicklung der Intermaxillardrüse, die ich bei *Rana fusca* und *Bufo vulgaris* verfolgt habe, mitteilen. Da die Drüse bei den gewählten Objekten Unterschiede zeigt, soll die Beschreibung getrennt geschehen.

## Die Entwicklung der Intermaxillardrüse.

*Bufo vulgaris*, Kröte.

Die erste deutliche Anlage der Intermaxillardrüse bei *Bufo* zeigt sich bei einer Larve mit gut entwickelten hinteren Extremitäten und langem Schwanz; die Vorderbeine sind noch nicht sichtbar; auch hat die Umbildung der Larvenorgane noch nicht begonnen. Die ersten Anzeichen für die Entstehung der Drüse sehe ich in einer begrenzten, gleichmäßigen Verdickung des Epithels der Schleimhaut des Munddaches. Ebenda läßt sich eine Anhäufung von Bindegewebelementen erkennen. Die Epithelverdickung läßt sich als querer Streifen von geringer Breite von Choane zu Choane verfolgen und ist in der Mitte eine kurze Strecke unterbrochen. Zur genaueren Orientierung über die Lage des Ursprungs der Drüse erwähne ich, daß dicht hinter der Stelle, wo die vordere aufsteigende Wand der Mundhöhle in das Dach derselben umbiegt, eine vorspringende Schleimhautfalte sich zeigt, die in der Medianebene am größten ist, nach den Seiten hin allmählich verstreicht und in der Gegend der Choane verschwindet. Hinter dieser Falte entwickelt sich die Intermaxillardrüse. An dem vorderen Ende der eben beschriebenen verdickten Schleimhautstelle zeigen die Zellen eine erhöhte Zunahme, die auf den Sagittalschnitten die Gestalt eines soliden Zapfens hat, der in der Richtung nach vorn und oben vordringt. Diese zapfenartige Verdickung läßt sich auf den Schnitten jederseits der Mitte bis zur Choane verfolgen, so daß sie besser den Namen einer Leiste verdient. Man sieht in diesem Stadium deutlich, daß die Drüsenanlage paarig erfolgt, denn die Sagittalschnitte, die durch die Mitte geführt sind, zeigen keine Anlage (Taf. XXIV, Fig. 1). Gleichzeitig buchtet sich die benachbarte Mundschleimhaut in derselben Richtung rinnenartig ein, so daß sich der solide Zapfen über der tiefsten Stelle der Einsenkung befindet. Geht man in der Sagittalschnittserie von der Medianebene lateralwärts, so beginnt die Einbuchtung zu beiden Seiten der Mitte flach und nimmt an Tiefe und Ausdehnung bis zum Anfang der Choane zu, wo sie verschwindet (Taf. XXIV, Fig. 3).

Ein wenig älteres Stadium gibt dieselben Bilder, wie das soeben beschriebene; nur ist die Drüsenanlage etwas weiter entwickelt. Die Epithelleiste, die sich jederseits der Mitte auf den Schnitten als solider Zapfen zeigt, hat sich bedeutend vergrößert und läßt an zwei Stellen ein stärkeres Wachstum erkennen, näm-

lich an ihrem medialen und lateralen Teile. Der eine medial gelegene Epithelzapfen hat seine Wachstumsrichtung wesentlich nach vorn und medial. Von ihm stammen die ersten Drüsenfollikel ab, die der Schnitt nahe der Medianebene zeigt (Taf. XXIV, Fig. 2). Die zweite Epitheleinsenkung, die man vor dem medialen Rande der Choanenspalte am lateralen Ende der Leiste bemerkt, läßt sich auf weiter seitlich gelegenen Schnitten verfolgen und endet in Drüsenläppchen, die in apikaler und seitlicher Richtung das Bindegewebe durchsetzen (Taf. XXIV, Fig. 4). Fast gleichzeitig mit diesen beiden Einsenkungen, die späteren Drüsenlappen und ihren Ausführungsgängen entsprechen, läßt sich an der Leiste zwischen beiden eine dritte Erhebung, die Anlage eines dritten Lappens und Ausführungsganges der Intermaxillardrüse wahrnehmen. Ueber die Wachstumsrichtung dieser letzten Einsenkung geben erst spätere Entwicklungsstadien Aufklärung. Dieselbe nimmt einen genau sagittalen Verlauf.

In einem Stadium, wo die vorderen Extremitäten schon durchgebrochen, die Larvenorgane größtenteils geschwunden und nur noch die dicke Larvengestalt und ein langer Schwanz vorhanden sind, finden wir die Drüse am Abschluß ihrer embryonalen Entwicklung. Da dieselbe in diesem Stadium ein übersichtlicheres und einfacheres Bild als beim erwachsenen Tier gewährt, so möchte ich darauf etwas näher eingehen. Die Drüse zeigt jederseits 3 Ausführungsgänge, an die sich die kleinen Drüsenfollikel anschließen.

Wenn man in diesem Stadium auf der Sagittalschnittserie von der Mitte her (die sich durch die knorpelige Nasenscheidewand kennzeichnet) seitwärts geht, so bemerkt man in der Medianebene selbst zahlreiche Follikel vor dem vorderen Rande der Nasenscheidewand. Diese Follikel gehören der beiderseitigen Drüsenanlage an und vermischen sich von beiden Seiten her, was schon daraus hervorgeht, daß die Follikel auf den nächsten Schnitten an Zahl bedeutend geringer sind.

Auf der Sagittalserie seitlich fortschreitend, sehen wir die Follikel von der vorderen auf die untere Seite der knorpeligen Nasenkapsel übertreten, wo sie sich schließlich zum Ausführungsgang vereinigen, welcher dem vorhin erwähnten medialen Epithelzapfen entspricht. Auf den seitlich folgenden Schnitten treffen wir auf den zuletzt angelegten und daher noch wenig entwickelten mittleren Lappen, dessen Ausführungsgang auf den Sagittalschnitten in seiner ganzen Länge getroffen wird, da er sich, wie

schon oben erwähnt wurde, parallel der Medianebene hinzieht. Seine Verzweigung ist noch gering. Er dringt im Bogen um die konvexe Nasenkapsel bis zur vorderen Seite derselben vor, so daß seine Endschläuche den Drüsenläppchen der beiden anderen Anlagen aufliegen, vor allem den Follikeln, die vom dritten lateralen Lappen abstammen, dessen Ausführungsgang dicht neben den mittleren mündet und dessen Verlauf und Verzweigung wesentlich seitlich gerichtet ist, wie schon oben gesagt wurde. Die als Leiste beschriebene Epithelverdickung, von der die Drüsenlappen ihren Ursprung nehmen, ist noch deutlich zwischen den noch soliden 3 Ausführungsgängen zu sehen. Dagegen ist die früher erwähnte rinnenartige Einbuchtung der Schleimhaut (Taf. XXIV, Fig. 3) jetzt scheinbar verschwunden.

Zu bemerken ist noch, daß das Epithel der Mundschleimhaut in diesem Stadium noch keine Flimmerung erkennen läßt. Dieselbe tritt erst im letzten Stadium der Metamorphose auf, in dem der Kopf die endgültige Gestalt annimmt und der Schwanz bis auf einen kurzen Stumpf geschwunden ist. In diesem letztgenannten Stadium hat auch die Drüse ihre Tätigkeit begonnen. Die leistenartige Epithelverdickung ist vollständig verschwunden. An ihrer Stelle finden wir eine quere Bucht, die durch Dehiscenz entstanden ist und in welche die Ausführungsgänge einmünden.

Bei der jungen Kröte, die soeben die Metamorphose beendet hat, besteht jederseits medianwärts von der Choane eine kleine Öffnung, die in eine größere, quere Einbuchtung hineinführt, welche mit Mundhöhlenepithel ausgekleidet und wie letztere mit Flimmerzellen ausgerüstet ist. In diese quergestellte Bucht münden die Ausführungsgänge der Drüse aus, aber nicht direkt, sondern durch Vermittelung von 3 flimmernden Röhren, welche offenbar ebenfalls vom Mundepithel abstammen. Die Anordnung der Ausführungsgänge ist noch dieselbe. Die Zahl derselben hat sich zwar vermehrt — so lassen sich am medialen Lappen in diesem Stadium 4 Ausführungsgänge zählen — doch münden sie sämtlich in die diesem Drüsenlappen zugehörige flimmernde Röhre. Infolge der Volumenzunahme sind besonders der mittlere und seitliche Hauptausführungsgang sehr nahe aneinander gerückt, so daß sie oft gemeinsam münden. Hierdurch kann man leicht dazu geführt werden, sie für Ausführungsgänge eines Lappens zu halten. Daß man es mit 2 Hauptausführungsgängen zu tun hat, wird an der Flimmerung der Endstücke der Gänge erkannt. Auf einem Sagittalschnitt, der durch die Mitte der Mündung der Bucht geht,

erhält man ein Bild, wie es Taf. XXV, Fig. 15 darstellt. Man sieht die Oeffnung in die Mundhöhle, die Einsenkung, die hier im Sagittalschnitt quer getroffen ist und die flimmernde Röhre, welche in den drüsigen Teil des mittleren Ausführungsganges übergeht. Beim weiteren Wachstum der Kröte erweitert sich die runde Oeffnung der Bucht zu einer kurzen, queren Rinne. So findet sich bei älteren Kröten medianwärts von der

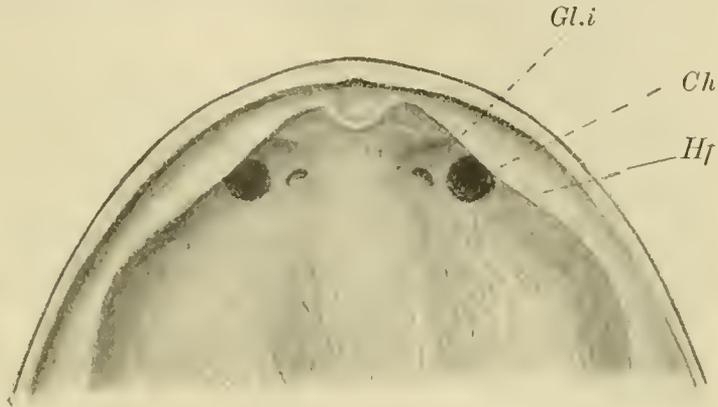


Fig. 1. *Bufo vulgaris*, einjähriges Tier. Am Dach der Mundhöhle liegen medianwärts von den Choanen (*Ch*) die anfangs rundlichen, später seitlich und nach hinten rinnenartig erweiterten Oeffnungen der Mündungsbuchten der 3 Ausführungsgänge der Glandula intermaxillaris (*Gl.i*). *Hf* vorspringende Hautfalte.

Choane jederseits eine kurze rinnenähnliche Vertiefung, in welche die flimmernden 3 Hauptausführungsgänge der bilateralen Intermaxillardrüse dicht nebeneinander münden (Textfig. 1).

#### *Rana fusca*, Frosch.

Beim Frosch finde ich die ersten Anlagen der Intermaxillardrüse bei einer Larve, die ebenfalls noch einen langen Schwanz und kleine Hinterbeine hat. Die Drüsenanlage erscheint hier als eine einheitliche, quer über das Munddach ziehende Verdickung des Mundhöhlenepithels, welche von der Choane der einen Seite zur Choane der anderen Seite ununterbrochen hinzieht. Im Gegensatz zur Anlage der Drüse bei der Kröte ist diese Verdickung in der Medianebene nicht unterbrochen, sondern zeigt im Gegenteil in der Mitte, besonders aber in unmittelbarer Nähe derselben, die stärkste Entwicklung. Nach den Seiten zu nimmt dieselbe an Mächtigkeit schnell ab, läßt sich aber als flacher Epithelstreifen bis vor die Mitte der Choane verfolgen. Bei der Kröte hatten wir festgestellt, daß die Leiste am medialen Rand der Choane mit dem Schwund der Schleimhauteinbuchtung endet. Auch diese Einbuchtung, die, wie wir gesehen haben, bei *Bufo* neben der Medianebene flach begann und nach den Seiten bis zur Choane zunahm, ist beim Frosch in der Mitte am größten. Zu bemerken

ist dazu, daß die Einbuchtung bei *Rana* überhaupt viel weniger auffällig ist, als man sie bei *Bufo* sieht. Dagegen ist die vor der Drüsenanlage sichtbare, quere Schleimhautfalte ausgedehnter als bei *Bufo*.

Schon in diesem frühen Stadium zeigt die Epithelleiste die Neigung in zahlreiche zapfenartige Fortsätze auszuwachsen (die Anlagen der einzelnen Drüsenlappen und ihrer Ausführungsgänge), und zwar ist dies in den lateralen Endabschnitten weniger der Fall als in der Mitte, wo man die Zapfen dicht gedrängt findet. Während in der Mitte selbst nur ein Epithelzapfen auftritt (Taf. XXIV, Fig. 7), zeigen die Schnittbilder neben der Mitte mehrere Drüsenanlagen an der Leiste. Es macht den Eindruck, als ob die Drüsenlappen hintereinander entstünden oder einige sich schon in der Anlage gabeln (Textfig. 2). Ein weiterer Unterschied

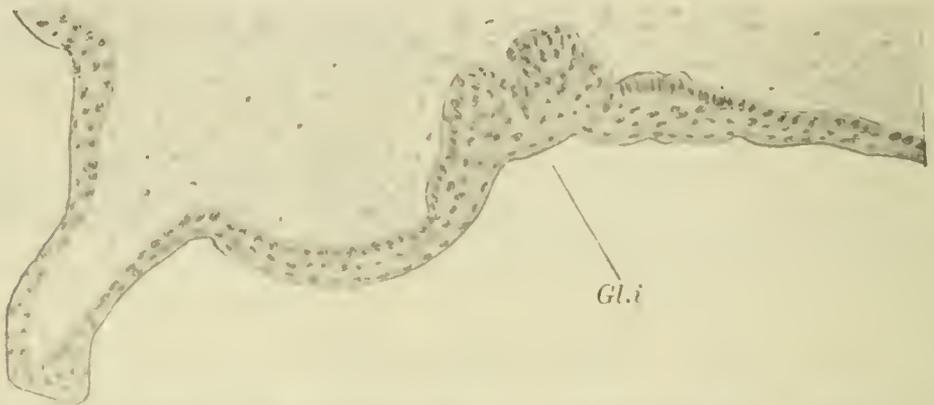


Fig. 2. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine (dasselbe Stadium wie Taf. XXIV, Fig. 7). Sagittalschnitt dicht neben der Medianebene zeigt hinter der Gaumenquerfalte die doppelte Anlage der Drüsenlappen der Glandula intermaxillaris. 167 : 1.

zeigt sich in der Zahl der Ausführungsgänge und Drüsenlappen, die bei *Rana* an Zahl überwiegen. Bei *Bufo* hat die bilateral angelegte Drüse 3 Ausführungsgänge und Lappen jederseits, von denen die beiden ersten an den Enden der Leiste, der dritte zwischen ihnen auftreten. Bei den Froschlarven finden sich an dem Ende der ausgedehnten leistenartigen Epithelverdickung keine Zapfen; dieselben liegen vielmehr in den mittleren Teilen zusammengedrängt in einer Reihe, wenig vor der Verbindungslinie beider Choanen. Ihre Zahl beträgt bereits im embryonalen Stadium 12—16.

Wie die Anlage in den früheren Stadien erwarten läßt, fehlen auch beim erwachsenen Frosch die Ausführungsgänge in der Mitte nicht, wenn sie auch nach den Seiten hin etwas zahlreicher folgen.

Die letzten lateralen Ausmündungen liegen noch eine kleine Strecke von dem medialen Rande der Choane entfernt. Die Befunde an einem  $\frac{3}{4}$  Jahre alten Frosch entsprechen schon nahezu der Schilderung, welche WIEDERSHEIM von der Intermaxillardrüse gegeben hat. Er sagt von der Drüse: „Die Glandula intermaxillaris wird durch eine große Zahl einzelner, aus vielfach gewundenen Schläuchen bestehenden Drüsen zusammengesetzt. Mit 20—25 Ausführungsgängen münden die Schläuche am Dach der Mundhöhle aus“. (Vergl. ECKER und WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches, 3. Aufl.)

Ueber das Bild, welches uns die Mündungsstelle der Intermaxillardrüse beim Frosch gewährt (und das von der beiderseitigen dicht an der Choane sich öffnenden kurzen Mündungsbucht der Drüse bei Bufo erheblich abweicht), gibt derselbe Autor folgenden, eingehenden Bericht in seiner früher bereits erwähnten Arbeit (1876): „Der zwischen der Intermaxillarhöhle und dem Gaumengewölbe klaffende Spaltraum wird von einem derben Bindegewebsstratum und der Mundschleimhaut abgesperrt, welche beide zusammen eine wallartige Duplikatur des freien Kieferrandes zustande bringen und zu beiden Seiten eine hügelartige Prominenz erzeugen. Hinter diesem dicken Saume gelangt man in eine tiefe Furche und von da in das Niveau des Gaumengewölbes und bemerkt im vordersten Winkel desselben eine die Schleimhaut durchsetzende und mit ihrer Konvexität nach rückwärts schauende halbmondförmige Spalte: das Resultat von 20—25 dicht aneinander liegenden rundlichen Oeffnungen. Zwischen denselben fehlt so gut wie jedes Zwischengewebe; das Ganze macht einen perlschnurartigen Eindruck. Diese Oeffnungen sind nichts anderes als die Mündungen der teils in gerader, teils in schräger Richtung verlaufenden Ausführungsgänge der Glandula intermaxillaris.“

## Rachendrüse.

### Historisches über die Rachendrüse.

Als Rachendrüse beschreibt zuerst BORN (1876) einen Komplex von Drüsen bei Rana und Bufo mit folgenden Worten: „Die 4. Drüse, welche ich Rachendrüse nenne, bildet ein queres Band, das dicht hinter den Choanen liegt und beim Frosch den Zahnteil des Vomer umwuchert; eine Anzahl Schläuche ziehen sich an der

Außenwand in die Choane hinein und münden dort aus. Die übrigen öffnen sich an zwei symmetrischen Stellen — die ganze Drüse ist ursprünglich paarig — in die Rachenhöhle.“

In seinen „Anatomischen Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere“ versucht GAUPP (1888) auf Grund seiner Befunde über die Innervation der Rachendrüse eine Einteilung derselben in mehrere Gruppen zu geben. Er beschreibt die Rachendrüse als „eine Anzahl einzelner, mit separaten Ausführungsgängen versehener Drüschchen, die halbmondförmig um den hinteren Umfang der Choane angeordnet sind, in die sich zum Teil ihre Ausführungsgänge öffnen. Sie liegen zum Teil im Gebiet des Vomer, teils in dem des Palatinus und erhalten Nerven vom Stamm des N. palatinus selbst — — dies sind wesentlich die medialen der Vomerschleimhaut eingelagerten — teils solche von einem dem N. palatinus mit dem Ramus maxillaris sup. verbindenden R. communicans. Letzteres betrifft wesentlich die lateralen Drüschchen; wahrscheinlich besteht dadurch kein wesentlicher Unterschied in beiden Gruppen. Doch ist ein Nachweis, daß auch die lateralen Drüschchen Fasern vom N. palatinus erhalten, die nur in der Bahn von Trigemini-zweigen verlaufen, nur experimentell zu führen. Aber auch, wenn die Gleichheit der Innervation der Rachendrüsen durch den Facialis nachgewiesen würde, so dürfte doch dem oben erwähnten differenten Verhalten, zusammen mit gleichzeitiger Berücksichtigung der Natur des die Schleimhautunterlage bildenden Knochens — einiger Wert für die morphologische Betrachtung und Einteilung der ‚Gaumendrüsen‘, deren erste Repräsentanten neben der Glandula maxillaris die Rachendrüschchen sind, nicht abzusprechen sein.“

GAUPP unterscheidet hiernach zwei Arten von Rachendrüsen. Er sagt darüber weiter: „Die lateralen Rachendrüschchen der Anuren kann man auf eine Stufe stellen mit den lateralen Gaumendrüschchen der Saurier. Die medialen Gaumendrüschchen letzterer, die ausschließlich in das Gebiet des N. palatinus fallen, finden in den vomeralen Rachendrüschchen ihre Homologa.“

Ueber die Entstehung der Rachendrüse finde ich nur bei HINSBERG (1901) eine Aufzeichnung. Er erwähnt, daß zu Beginn der Metamorphose dicht an der hinteren Choanenumrandung ein Drüsenkonglomerat sich bildet, welches mit mehreren Ausführungsgängen in die Mundhöhle mündet und der Rachendrüse BORN'S entspricht.

Um die Lage der embryonalen Rachendrüse beschreiben zu können, muß ich auf die Nasenhöhle der Larven zuvor etwas genauer eingehen und das in derselben befindliche Segel der Larven beschreiben.

### Das Segel in der Nasenhöhle.

In der Nasenhöhle der Batrachierlarven findet man eine eigenartige Hautfalte, welche ich Segel (Velum) nenne. Ich beschreibe es zunächst von der Kröte.

#### *Bufo vulgaris*, Kröte.

Betrachtet man die Nasenhöhle der Krötenlarven auf einem Längsschnitt (Sagittalschnitt des Kopfes), der sowohl die Choane wie auch die äußere Nasenöffnung trifft, so fällt ein großes Segel auf, welches von der Mitte der hinteren Wand in die Nasenhöhle hineinragt (Taf. XXIV, Fig. 5). Dieses Segel ist auf allen Schnitten zu sehen, welche die Choane treffen. Lateralwärts endigt es in der Weise, daß es sich mit seinem freien Ende mit dem Gewebe der Nasenhöhlenwand verbindet (Taf. XXIV, Fig. 6), um schließlich in der hinteren Wand aufzugehen. Nach der Mitte zu läßt sich das Segel kontinuierlich als hintere Begrenzung der Choanenöffnung verfolgen. Seine Ansatzstelle steigt medianwärts allmählich an der hinteren Wand der Nasenhöhle herab, so daß das Segel auf den medialen Schnitten (Taf. XXIV, Fig. 4) als eine Schleimhautfalte erscheint, die dicht hinter dem Sinnesepithel der vorderen Choanenwand vom Dach der Mundhöhle entspringt. Am medialen Ende dieses Sinnesepithels verschmilzt die Hautfalte in ihrer ganzen Länge mit demselben.

Die Choane der Larven wird durch dieses Segel in zwei Räume geschieden. Der Zugang zum vorderen Raume, d. h. der eigentlichen Nasenhöhle, kann durch die vorspringende Hautfalte, wie man aus Taf. XXIV, Fig. 5 erkennen kann, leicht geschlossen werden. Der hinter dem Segel befindliche Raum, der lateralwärts blind endigt, flacht sich medianwärts in dem Maße ab, wie das Segel an der Wand der Nasenhöhle herabsteigt. Dieser Raum ist als ein Divertikel der Mundhöhle aufzufassen. Der Teil des Munddaches, der auf Taf. XXIV, Fig. 4 zwischen dem Segel und der dahinter liegenden quergetroffenen Schleimhautpapille (NZ) liegt — demnach hier an der Begrenzung des Mundhöhlenepithels teilnimmt —

biegt auf den lateralen Schnitten in die Nasenhöhle ein, wo er während des Larvenlebens die hintere Wand des ventralen Teils der Nase bildet (Taf. XXIV, Fig. 5). Die eben erwähnte Querfalte am Gaumen nähert sich dadurch der Choane und man findet sie in Taf. XXIV, Fig. 5 an der Umbiegestelle der hinteren Nasenhöhlenwand in die Mundhöhle; nur ist sie bedeutend niedriger geworden.

Im Laufe der Metamorphose treten Verschiebungen in diesem Teil der Nase ein. So bemerkt man, daß die Schleimhautpartie hinter dem Segel, von der eben die Rede war, allmählich auch bis zum lateralen Ende der Choane fast vollständig in das Munddach übergeht — das Divertikel schwindet in demselben Maße — und die Ansatzstelle des Segels befindet sich jetzt auch lateralwärts am hinteren, unteren Choanenrand. Das Segel erhält sich bei der Kröte bis zum Schluß der Metamorphose. In den Fig. 11, 12, 13, Taf. XXV, welche Sagittalschnitte durch die Nase einer Kröte wiedergeben, die bis auf einen kurzen Schwanzstumpf fertig umgebildet ist, erblickt man den letzten Rest des Segels auf allen Schnitten am hinteren, unteren Rande der Choane.

#### *Rana fusca*, Frosch.

Im Gegensatz zur Kröte ist das Segel beim Frosch, wo die Schnitte durch die Choane im wesentlichen dieselben Bilder geben, weniger auffallend. Das Divertikel der Mundhöhle ist geringer an Ausdehnung und die Ansatzstelle des zarten Segels befindet sich nie so hoch an der hinteren Nasenhöhlenwand als bei *Bufo*. In der Literatur finde ich nur bei HINSBERG (1901) die Beschreibung einer Hautfalte, die wahrscheinlich dem von mir beschriebenen Segel entspricht. HINSBERG sagt darüber von einer 31 mm langen Froschlarve folgendes: „Die Choane stellt einen langen, schmalen, quergestellten Spalt dar. Seine Tiefe beträgt ungefähr  $\frac{1}{3}$  von der des Nasenlumens in den unteren Partien. Diese Einengung ist hauptsächlich bedingt durch eine Falte, die vom lateralen Choanenrand quer herüber zum hinteren Ende eines Wulstes zieht, der durch eine Vorbuchtung der Gaumenhaut seitens des unteren Endes der Sinnesepithelplatte bedingt ist.“ — Mit dem Beginn der Metamorphose schwindet das Segel beim Frosche schnell. In einem Stadium, wo die 4 Beine und ein noch langer Schwanz vorhanden sind, finde ich keine Spur mehr von der Falte (Taf. XXV, Fig. 17). HINSBERG sagt von einem Frosch mit einem Schwanzstumpf von

der Länge der hinteren Extremitäten: „Die Choane hat ihr Aussehen sehr geändert. Die wulstige Umrandung derselben, sowie die scharfe Falte, die im vorigen Stadium die hintere Umgrenzung der Choane bildeten, sind geschwunden.“

Die Lage dieser als Segel beschriebenen Hautfalte bei den von mir untersuchten Larven der Batrachier, ihr verschieden langes Bestehen bei den beiden Objekten (vergl. Taf. XXV, Fig. 16 u. 17) läßt darauf schließen, daß dieselbe eine biologische Bedeutung hat. Das Segel steht in Beziehung zu den inneren Kiemen und soll wahrscheinlich verhindern, daß das durch den Mund aufgenommene Atemwasser, welches sich vor den Kiemen aufstaut, beim Schließen und Zusammenpressen des Mundes, anstatt nach hinten durch die Kiemen zu strömen, nach vorn durch die Choanenöffnung entweicht. — HINSBERG erwähnt diese von mir als Segel bezeichnete Schleimhautfalte erst bei einer Froschlarve von 31 mm Länge. Dem muß ich entgegen, daß ich sowohl beim Frosch, wie auch bei der Kröte das Segel bereits in einem Larvenstadium finde, wo die äußeren Kiemen soeben abgestoßen sind und die Ausbildung der Hornzähnen beginnt. Das Segel gibt hier schon dieselben Bilder, wie die oben beschriebenen älteren Stadien. — Es entsteht zu gleicher Zeit mit dem Durchbruch der Choanen, der bereits bei Larven erfolgt, welche die äußeren Kiemen noch besitzen.

In diesem jungen Stadium zeigt sich, daß von der Nasenhöhle ein röhrenförmiger Fortsatz medianwärts gegen die Mundhöhle hinzieht, um nach derselben durchzubrechen. Dieses Rohr besitzt ein hohes Sinnesepithel an seiner oberen und vorderen Wand. Hinter der Stelle, wo dasselbe die Mundhöhle erreicht, bildet sich eine schmale Einbuchtung der Mundschleimhaut. Zwischen dieser Einbuchtung und dem genannten Rohr bleibt eine dünne Wand bestehen, und diese Hautfalte wird zum Segel (Taf. XXV, Fig. 13).

Aus der Literatur ist eine Beobachtung von F. E. SCHULZE (1870) an erwachsenen Pelobateslarven sehr beachtenswert. F. E. SCHULZE deutet bei Pelobates zwei platte Papillen, die die Choane umranden, als Choanenklappen. Da es wohl von Interesse ist, die Verhältnisse zu vergleichen, so lasse ich seine Beschreibung von der Choane der erwachsenen Pelobateslarven hier folgen. In seiner Arbeit „Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven“ (1888) sagt F. E. SCHULZE p. 10: „Jede der beiden schräg von außen und vorn nach innen und hinten gerichteten 1 mm langen, schmalen Choanenspalten ist an ihrer vorderen, wie an ihrer

hinteren Längsseite von einem hervorragenden Lippensaume eingefast, welcher sich in je eine platte Papille von nahezu 1 mm Höhe erhebt. Während aber die ca.  $\frac{1}{2}$  mm lange Basis der vorderen, d. h. vor der Choanenöffnung gelegenen Papille den äußeren Teil der vorderen Choanenlippe einnimmt und von dort allmählich verschmälert schwach vorn abwärts in die Papille fortsetzt, nimmt die ebenso lange Basis der hinter der Choanenspalte gelegenen platten Papille die innere Hälfte der hinteren Choanenlippe ein und ragt von da aus, sich etwas über den inneren Teil der Choanenspalte legend, in die Mundhöhle herab. Diese beiden Hautfalten habe ich bereits im Jahre 1870, l. c. p. 410 als vordere und hintere Choanenklappe bezeichnet.“ — An dieser Stelle (F. E. SCHULZE „Die Geschmacksorgane der Froschlarven“) sagt F. E. SCHULZE: „Die zur unmittelbaren Begrenzung der Choanenspalte selbst dienende Schleimhaut wulstet sich zu zwei parallelen Falten auf, deren dünne freie Ränder sich ähnlich wie ein paar Stimmbänder gegenüber stehen. Ebendort beschreibt er eine dritte hohe Papille von ähnlicher Form in einiger Entfernung hinter der Mitte jeder Choanenspalte als „Nebenzotte“.“

Vergleicht man die vorangegangene Schilderung mit den Befunden F. E. SCHULZES, so kann man annehmen, daß die „hintere Choanenklappe“ dem „Segel“ gleichzustellen ist, wie auch die „Nebenzotte“ der von mir erwähnten Gaumenquerfalte entspricht, während eine Bildung, die der „vorderen Choanenklappe“ entsprechen würde, bei *Bufo* und *Rana* fehlt.

## Die Entwicklung der Rachendrüse.

### *Bufo vulgaris*, Kröte.

Die ersten Anlagen der Rachendrüse zeigen sich bei *Bufo* ungefähr in demselben Entwicklungsstadium, in dem wir die Intermaxillardrüse auftreten sahen, bei einer Larve mit langem Schwanz und gut entwickelten Hinterbeinen, einem Stadium, in dem wir die oben beschriebenen Verhältnisse an der Choane vorfinden. Als Ort der Entstehung der Drüse ist kurz die Schleimhautpartie hinter dem Segel zu bezeichnen, die, wie wir gesehen hatten, von dem Segel und der dahinter liegenden Schleimhautfalte (Nebenzotte nach F. E. SCHULZE) begrenzt wird. Wir hatten festgestellt, daß diese Schleimhautpartie, die sich am medialen Ende der Choanenspalte am Dach der Mundhöhle beteiligt, während des

Larvenlebens in den seitlichen Teilen in die Nasenhöhle einbezogen wird. Dementsprechend finden wir auch die embryonalen Rachen- drüsen am medialen Teile der Schleimhautpartie in der Mund- höhle und lateralwärts an der hinteren Wand der Nasenhöhle. Von dieser Lage der Drüse geben uns Sagittalschnitte durch die Choane einer Larve des oben erwähnten Alters deutliche Bilder. Taf. XXIV, Fig. 6 stellt einen Schnitt lateral von der Choanenöffnung dar. Wir sehen eine der letzten, lateralen Anlagen der Drüse unter dem Segel, das erst auf dem nächsten abgebildeten Schnitte (Taf. XXIV, Fig. 5), der durch die äußere Nasenöffnung und die Choane ge- führt ist, als solches deutlich zu erkennen ist. Taf. XXIV, Fig. 4 zeigt schließlich einen Drüsenfollikel am Dach der Mundhöhle.

Die embryonale Rachendrüse mündet stets unter- halb des Segels und ist durch diese Lagebeziehung leicht von der unteren Nasendrüse zu unterscheiden.

An der Stelle, wo die Rachendrüse bei der Kröte sich anlegt, kann man keine so ausgesprochene, etwa einheitliche Verdickung des Epithels wahrnehmen wie bei der Intermaxillardrüse, sondern man bemerkt anfangs auf jeder Seite zwei getrennte Anlagen: die eine am Dache der Mundhöhle, die andere an der hinteren Wand der Nasenhöhle, unterhalb des Segels. Zuerst entsteht die letztere. Die lateralen Anlagen treten selbständig meist gruppen- weise auf. Ich fand bei den verschiedenen Larven, die ich darauf- hin untersuchte, stets das Uebereinstimmende, daß die ersten Follikel in der Nase ungefähr in der Mitte der ganzen Schleim- hautpartie sich anlegen. Das Epithel zeigt hier zuerst eine kleine rundliche Erhebung mit einer umgebenden Anhäufung von Bindegewebe. Aus dieser Anlage differenzieren sich nacheinander zwei Drüsenschläuche. Auf etwas älteren Stadien konnte ich die- selben als die am weitesten entwickelten Follikel vor den anderen neu hinzugetretenen wieder erkennen und fand die Drüsenlappen der beiden ersten Anlagen in entgegengesetzter Richtung in das Gewebe eingesenkt. Der laterale Schlauch zieht seitwärts; der mediale ist auf den Schnittbildern nach der Mitte hin verfolgbar. Ein wenig später als diese Gruppe treten am lateralen Ende des Schleimhautfeldes kurz vor der Stelle, wo das Segel in die hintere Wand der Nasenhöhle übergeht, zwei Einzelanlagen auf. Die Schläuche dieser beiden Drüsen wachsen in lateraler Richtung.

In diesem Stadium bemerkt man auch die Anlagen der am Gaumen entstehenden Drüsen und zwar zeigt sich hier im Gegensatz zu dem eben mitgeteilten, daß die medial gelegenen Drüsen ihren

Ursprung von einer kurzen Epithelwucherung nehmen, die hinter dem medialen Ende der Choane hinzieht — deutlich abgesetzt von den lateralen Drüsenkomplexen. Die Leiste ist noch klein und zeigt nur an ihrem lateralen Ende follikuläre Anlagen. Sie endigt in diesem Stadium mit dem Schluß der Choane und wächst erst später weiter nach der Mitte zu über die Choanenspalte hinaus. Die Zahl der Mündungen beträgt in diesem Stadium 4—6, dieselben gehören den lateralen Drüsen an, da die medialen erst nach Schluß der Metamorphose Lumina zeigen, wo man 2—4 Drüsen unterscheiden kann. Bald aber übertreffen diese am Gaumen entspringenden Drüsen die lateralwärts gelegenen an Größe. Sie lassen sich als ansehnliche Drüsenmasse nach der Mitte zu verfolgen. Ihre Mündungen ziehen sich medianwärts über die Choane hinaus; doch finden sich dieselben stets lateral von der jederseitigen Mündungsbucht der Intermaxillardrüse. — Im Laufe der Metamorphose treten die oben beschriebenen Veränderungen an der Choane auf. Wie uns die Bilder am besten veranschaulichen, sehen wir den lateralen Teil des Schleimhautfeldes vollständig zum Dach der Mundhöhle werden und infolgedessen münden die lateralen Drüsen jetzt ebenfalls in die Mundhöhle. Auf einer Reihe von Schnittbildern, die von einer Kröte stammen, welche die Metamorphose fast beendet hat, finden wir das Segel stets am hinteren Rande der Choane und hinter demselben die lateralen Rachendrüsen (Taf. XXV, Fig. 11—13). Vergleicht man die Schnittbilder (Taf. XXIV, Fig. 5, Taf. XXV, Fig. 10 u. 11), welche verschiedenen Stadien angehören und Schnitte in ähnlicher Lage darstellen, so kann man den Entwicklungsgang am deutlichsten verfolgen. Auf Taf. XXIV, Fig. 5, wo die ganze Schleimhautpartie bis zur Gaumenquerfalte, die sich am hinteren Choanenrande befindet, den unteren Teil der hinteren Nasenhöhlenwand ausmacht, zeigt sich die Drüse in der Mitte der hinteren Wand unter dem Segel. Auf dem nächst älteren Stadium (Taf. XXV, Fig. 10) einer Kröte, die soeben den Larvenmund abwirft, ist die Schleimhautpartie schon ein wenig der Mundhöhle zugekehrt. Vollendet ist die Umbildung auf einem Stadium, das nur noch einen kurzen Schwanzstumpf hat. Hier findet sich die Schleimhautpartie in ihrer ganzen Ausdehnung am Dach der Mundhöhle. Der Rest des Segels, hinter dem die Drüsen münden, erscheint auf allen Schnitten, wie bereits oben erwähnt, am hinteren, unteren Choanenrand (Taf. XXV, Fig. 11). Bei der Ausdehnung der Rachendrüse in seitlicher Richtung ist eine Verwechslung mit der

unteren Nasendrüse nicht ausgeschlossen, da diese Drüse am Ende der Metamorphose von ihrer ursprünglich seitlichen Lage um die hintere Wand des lateralen Nasenblindsackes herumgewachsen ist und die Schläuche beider Drüsen aufeinander stoßen. So lange das Segel besteht, unter dem stets die Mündung der Rachendrüse liegt, ist eine Trennung leicht; nach dem völligen Schwund des Velums ist dies um so schwieriger, als die Zellen beider Drüsen dieselben Bilder geben. Beim erwachsenen Tier kann uns nur der Befund, daß der Ausführungsgang der Drüse am Dach der Mundhöhle mündet, darüber Aufschluß geben, daß wir es mit einem Rachendrüschen zu tun haben. Taf. XXV, Fig. 13 zeigt uns bei einer Kröte am Schluß der Metamorphose ein Follikel eines Rachendrüschens. Neben ihm finden wir Follikel und einen Ausführungsgang der unteren Nasendrüse, der vor dem Rest des Segels mündet.

#### *Rana fusca*, Frosch.

Bei den Larven des Frosches finden wir wie bei der Kröte die Mündungen der embryonalen Rachendrüschen hinter dem Segel. Vergleichen wir die Entstehung der Drüse beim Frosch mit den Befunden bei *Bufo*, so ergeben sich einige Unterschiede. Wenn wir bei *Bufo* ein zeitlich verschiedenes Erscheinen der einzelnen Drüsengruppen feststellen konnten und die ganze Anlage sich in zwei Hauptabteilungen sondern ließ, so zeigt sich beim Frosch eine völlig einheitliche Anlage, die begründet ist in einer deutlichen Leiste, an welcher die Drüsenfollikel entspringen. Die Leiste zieht sich als gleichmäßig breite Epithelverdickung über das Schleimhautfeld unter dem Segel hin und zeigt an ihrem oberen Ende die Drüsenanlagen (Taf. XXIV, Fig. 8). Trotz mehrfachen Bemühens ist es mir nicht gelungen festzustellen, ob und wo die Drüsenfollikel zuerst entstehen, so daß ich annehmen muß, daß die Anlagen ziemlich gleichzeitig an der Epithelleiste erfolgen, wie denn auch die einzelnen Follikel sich nicht sehr in der Größe unterscheiden. Infolgedessen finden wir bereits in den ersten Stadien eine kontinuierliche Reihe von Drüsen mit 5—6 Ausführungsgängen. Ihre Zahl nimmt während der Metamorphose zu; am Ende derselben konnte ich 10—15 Mündungen jederseits zählen.

Wie bereits oben vom Segel gesagt wurde, schwindet dasselbe beim Frosch sehr schnell und ist am Ende der Metamorphose nicht mehr vorhanden. Hierdurch ist eine Trennung von der unteren Nasendrüse sehr erschwert. Dazu kommt noch, daß

die Schleimhautpartie, die die hintere, untere Wand der Nasenhöhle bildet, nicht in ganzer Ausdehnung in das Mundhöhlendach übergeht, wie dies bei *Bufo* der Fall ist, sondern nur teilweise diese Lageveränderung durchmacht und so auch auf späteren Stadien in den seitlichen Partien in der Nase zu finden ist. Die Folge ist, daß auch der seitliche Teil der Rachendrüse seine ursprüngliche Lage beibehalten hat und wir finden hier die Befunde BORN'S u. a. bestätigt, daß die Rachendrüse zum Teil in die Mundhöhle, zum Teil in die Choane mündet.

Beim erwachsenen, jungen Frosch, welcher die ersten Vomerzähne besitzt, die schon verkalkt, aber noch in der Tiefe der Schleimhaut eingebettet sind, finden wir den medialen Teil der Rachendrüse hinter und über den Zahnanlagen des Vomer. Diese vomeralen Drüsen zeichnen sich vor den nasalen Rachendrüsen nicht nur durch ihre Größe, sondern auch, was ich besonders hervorheben möchte, durch einen kurzen, flimmernden Ausführungsgang aus, wie dies Taf. XXIV, Fig. 9 erkennen läßt.

Fassen wir die Befunde über die Entwicklung der Rachendrüse bei *Rana* und *Bufo* zusammen, so haben wir gesehen, daß die Drüsenfollikel bei der Kröte sich einzeln oder in Gruppen anlegen, und zwar lassen sich als zwei Hauptgruppen unterscheiden, die in der Choane liegenden Drüsen und die etwas später auftretenden, voluminöseren Drüsen am Gaumen. Beim Frosch zeigt die Drüse eine einheitliche Anlage. Die Follikel nehmen ihren Ursprung von einer leistenartigen Verdickung der Schleimhaut. Beim erwachsenen Frosch aber zeichnen sich die am Gaumen ausmündenden Drüsen vor den Choanendrüsen sowohl durch ihre Größe als auch durch einen flimmernden Ausführungsgang aus, der auf eine sekundär erfolgte Einstülpung des flimmernden Mundepithels zurückzuführen ist.

Will man in diesen Befunden die Anzeichen einer Zweiteilung der Rachendrüse BORN'S in eine Gaumen- und eine Choanendrüse erkennen, so würde hierdurch die Annahme GAUPP'S eine gewisse Bestätigung erfahren (cf. p. 514); ebenso wie die Beobachtungen, welche REICHEL bei *Bombinator igneus* machte, denselben Gedanken aufkommen ließen, wodurch die Annahme GAUPP'S auch in der Morphologie der Drüsen ihren Ausdruck findet und somit eine Bestätigung und Ergänzung erhält. REICHEL äußert sich darüber folgendermaßen: „An der Gaumenschleimhaut von *Bombinator igneus* macht sich eine Eigentümlichkeit geltend, indem an

der Schleimhautduplicatur am hinteren Rande des zahntragenden Teiles des os intermaxillare das Epithel sich vielfach kryptenartig einsenkt; vielleicht haben wir hierin die erste Andeutung einer Art seitlicher Gaumendrüsen, wie wir sie bei den Sauriern kennen lernen werden, zu sehen.“

Aus allen diesen Befunden können wir den Schluß ziehen, daß sich bei den Anuren eine Teilung der Rachendrüse BORN'S in eine Gaumen- und eine Choanendrüse anbahnt.

## Zahnleiste und Zähne bei den anuren Amphibien.

### Ueber die Bezahnung der Amphibien.

Das Zahnsystem der Amphibien ist in vergleichend-anatomischer und embryologischer Hinsicht von umso größerem Interesse, als die Klasse der Amphibien von den Fischen zu den höheren Wirbeltieren überleitet. Wir finden deshalb auch im Zahnsystem der Amphibien sowohl Anklänge an die Verhältnisse der niedriger stehenden Klassen als auch Uebergänge zu den Reptilien und Säugetieren. Ueber die Entwicklung der Zähne der Amphibien liegt eine beträchtliche Literatur vor, aus welcher ich die Schriften von O. HERTWIG (1874) und ROESE (1895) als besonders wichtig hervorhebe.

Werfen wir einen Blick auf die Bezahnung in den einzelnen Familien und Gattungen der Amphibienklasse, so fällt die Mannigfaltigkeit in der Bezahnung der einzelnen Mundhöhlenknochen auf. O. HERTWIG äußert sich darüber also: „Es finden sich Arten, bei denen jeder Knochen der Mundhöhle Zähne trägt, sowie andererseits vollkommen zahnlose Arten. Zwischen beiden stehen Formen, deren Knochen in verschiedener Kombination mit einem Zahnbesatz ausgerüstet sind. Die reichste Bezahnung besitzen im ganzen genommen die älteren Amphibienordnungen: die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, die geringste dagegen die Batrachier.“ Bis auf wenige Ausnahmen findet man bei den drei erstgenannten Ordnungen Zähne auf dem Intermaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum im Oberkiefer und auf dem Dentale und Operculare im Unterkiefer. Mit dem Fehlen des Knochens fehlen die Zähne: bei Proteus und Menobranthus die Oberkieferzähne bei dem Mangel des Maxillare, bei Salamandra die Zähne mitsamt dem sie tragenden Operculare. Bei Siren lacertina sind

Intermaxillare, Maxillare und Dentale an Stelle der Zähne mit Hornscheiden versehen. Unter den Salamandrinen zeigt dagegen *Plethodon glutinosus* reiche Bezahnung des Parasphenoids. Weniger gleichmäßig ist die Bezahnung der Batrachier. Hier kommen neben zahntragenden Formen wie *Hemiphractus*, völlig zahnlöse Gattungen vor. Bis auf *Hemiphractus*, dessen Intermaxillare, Maxillare, Vomer, Palatinum und Dentale bezahnt sind, tragen in dieser Klasse im allgemeinen Intermaxillare, Maxillare und Vomer Zähne: so bei den Oxydactyla, wo *Rana* und *Pelobates* zu nennen sind, bei den Discodactyla mit *Hyla* und *Hylodes*. Bei *Ceratophrys* finden sich nur auf dem Zwischen- und Oberkiefer Zähne. Bekannt ist, daß *Bufo* keine Zähne besitzt, ebenso ist *Pipa* zahlos.

Außer diesen Verschiedenheiten in der Bezahnung der Mundhöhlenknochen treten uns Unterschiede in der Anordnung der Zähne auf diesen Knochen entgegen, die sich in die vielreihige, zwei- und einreihige Stellung trennen lassen. Die mehrreihige Zahnstellung findet sich bei den älteren Amphibienordnungen, so bei Siren auf dem Vomer und Palatinum. Unter den Salamandrinen zeigt, wie schon erwähnt, *Plethodon* das Parasphenoid völlig mit Zähnchen besetzt. Eine zweireihige Anordnung zeigen die Zähne von *Siredon pisciformis* auf dem Vomer, Palatinum und Operculare. Die einreihige Stellung der Zähne ist am weitesten verbreitet und findet sich bei den jüngeren Ordnungen auf allen Zähne tragenden Knochen.

Auch die Form der Zähne wechselt in der Amphibienklasse. Der Einzelzahn (der wie die meisten Wirbeltierzähne aus Schmelz, Dentin und Cement besteht) zeigt bei den Batrachiern und Salamandrinen eine andere Gestalt als z. B. bei *Siredon*. Beim Axolotl hat derselbe eine gerade kegelförmige Form, während Triton und die bezahnten Batrachier einen zweispitzigen, gekrümmten Zahn besitzen.

Diese zahlreichen Befunde hat zuerst O. HERTWIG (1874) in seinem bekannten Werke „Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle“ entwicklungsgeschichtlich zu deuten versucht. O. HERTWIG denkt sich den Stamm der Amphibien monophyletisch entstanden und kommt zu dem Schlusse, daß die Verschiedenheiten in der Bezahnung der Knochen durch Rückbildung zu erklären sind, daß also die mehrreihige Anordnung der Zähne der ältere Typus ist, aus dem sich sowohl die zwei- und einreihige Anordnung als auch der völlige Verlust der Zähne ableiten lassen. Er beweist ferner,

daß die Form des Zahnes ursprünglich eine gerade kegelförmige gewesen ist, wie sie heute noch bei Siredon auftritt und daß sich daraus erst der zweispitzige, gekrümmte Zahn entwickelt hat. Mit der Differenzierung des Einzelzahnes ist gleichzeitig eine Verminderung der Zahl der Zähne auf den einzelnen Knochen Hand in Hand gegangen. Diese Vorgänge in der Phylogenie läßt die Ontogenie von Triton noch erkennen. Im Larvenstadium haben wir vorübergehend gerade kegelförmige Zähne in zwei Reihen angeordnet, während das erwachsene Tier den zweispitzigen Zahn in einreihiger Anordnung besitzt.

Weiter ist zu sagen, daß die Larven aller Batrachier, die eine Metamorphose durchmachen, sich durch den Mangel echter Zähne auszeichnen. Sie besitzen vielmehr Hornzähne und Hornkiefer<sup>1)</sup>.

Das späte Auftreten der Zähne bei den Anuren findet seine Erklärung darin, daß durch die veränderte Lebensweise der ursprüngliche Entwicklungsgang eine Abänderung erfahren hat. Während bei den Urodelen die phylogenetischen Stufen ziemlich unverfälscht in der Ontogenie wiederkehren, sind bei den Batrachierlarven, die von den Vorfahren ererbten Zähne unterdrückt und durch die für das Larvenleben passenderen Hornzähne und Hornkiefer ersetzt worden. Erst am Schluß der Metamorphose erscheinen bei *Rana*, *Hyla* u. s. w. die ersten Zähne und zwar sind dies sogleich die zweispitzigen, wie sie die erwachsenen Salamandrinen in ähnlicher Form besitzen. *Bufo* und *Pipa* zeigen überhaupt keine Zähne mehr. Bei diesen Gattungen ist auch kein sekundärer Ersatz durch Hornscheiden wie bei Siren eingetreten. Ebenso fehlen bei fast sämtlichen Anuren die Zähne des Unterkiefers<sup>2)</sup>.

Man darf wohl annehmen, daß das Fehlen der Zähne im Unterkiefer mit der eigenartigen Entwicklung der Zunge in Beziehung steht. Die Zunge der Anuren ist meistens groß und zum Fangen

1) Ueber die Hornzähne und den Hornschnabel der Batrachierlarven verweise ich auf folgende Literatur: F. E. SCHULZE, Die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Abhandlung d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1888; HÉRON-ROYER, La vestibule de la bouche des têtards des Batraciens anoures, Arch. de Biologie, T. IX, 1889; BOULENGER, Synopsis of the Tadpoles of the European Batrachians, Proceedings of the zool. Soc. London 1891; ERNST GUTZEIT, Die Hornzähne der Batrachierlarven, Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XLIX, 1890.

2) Zähne im Unterkiefer der Anuren sind meines Wissens nur bei *Hemiphractus* gefunden worden.

der Beute geeignet. Der Unterkiefer dient daher nicht mehr zum Fassen der Beute und braucht infolgedessen nicht bezahnt zu sein; eine Bezahnung wäre vielleicht sogar hinderlich für die Bewegung der Zunge. Wenn man das Rudimentärwerden von Organen daraus erklärt, daß benachbarte Organe eine höhere Ausbildung erreichen und durch Korrelation auf das betreffende Organ einwirken, so kann man die Ausbildung der großen und speziellen Zwecken angepaßten Zunge als die Ursache des Zahnverlustes im Unterkiefer betrachten.

Man könnte sich fragen aus welcher Ursache die Zähne im Oberkiefer der Kröten im Laufe der phylogenetischen Entwicklung geschwunden sind. Aus dem Nichtgebrauch kann die Reduktion der Zähne nicht erklärt werden; denn die Kröte würde die Zähne ebenso gut gebrauchen können, wie ein Frosch oder Salamander. Es ist wahrscheinlich die eigenartige Umwandlung des Epithels der Mundschleimhaut, mit welcher der Schwund der Zähne zusammenhängt. Das Epithel ist nämlich erheblich dicker als beim Frosch und liegt sehr nahe am Knochen, so daß die Beute offenbar zwischen die Zunge und diesen harten Kieferrand gefaßt wird.

### Ueber die Zahnleiste bei den Amphibien.

Nach den Vorausgeschickten ist zweifellos anzunehmen, daß die zahnlosen Arten einst ebenfalls Zähne besessen haben, wie ihre nächsten Verwandten heute noch Zähne besitzen. Es liegt daher die Frage nahe, ob in der Embryonalentwicklung noch Zahnanlagen oder wenigstens eine Zahnleiste auftreten. Um dafür irgend welche Beweise erbringen zu können, muß erst festgestellt werden, zu welcher Zeit und in welcher Form Reste einer Zahnleiste oder etwaige Zahnanlagen zu erwarten sind. Um hierüber Aufschluß zu erhalten, ist es nötig die Entstehung der Zähne im Stamme der Amphibien im allgemeinen und die des Frosches, als eines der Nächstverwandten der zu untersuchenden Kröte, im besonderen zu verfolgen.

Aus den Untersuchungen O. HERTWIGS (1874) geht hervor, daß die Zähne sämtlicher Amphibien an einer Zahnleiste entstehen (entsprechend dem dritten Typus ROESES). Gegenüber den verschiedenen Befunden früherer Autoren, wie SANTI SIRENA (1871) und HEINECKE (1873), welche die Zähne der Tritonen und beim Frosch in einzelnen Epithelzapfen entstehen lassen, teils auf freien

Papillen, beweist O. HERTWIG, daß die Zähne aller jetzt lebenden Amphibienordnungen in der Tiefe der Schleimhaut eingebettet entstehen und zwar nehmen sie ihren Ursprung von einer hinter den Zahnanlagen kontinuierlich sich hinziehenden Verdickung der Mundschleimhaut, der Ersatzleiste oder Zahnleiste. Nach O. HERTWIG besteht „die Zahnleiste aus zwei oder mehreren Zellenlagen, von welchen die dem Bindegewebe zugekehrten prismatisch gebildet und Fortsetzung der untersten ihnen gleichgestalteten Zellschicht der Epidermis ist.“

Für die Entwicklungsgeschichte der Zähne im Stamme der Amphibien ist noch ein Befund ROESES von Wichtigkeit, weil er die Hypothesen O. HERTWIGS bestätigt und ergänzt. Während O. HERTWIG bei Tritonen bereits eine Zahnleiste findet, an der die ersten Zähne in die Schleimhaut eingesenkt sich entwickeln, findet ROESE bei noch nicht ausgeschlüpften Larven Zahnanlagen, die sich im placoiden Stadium befinden.

Diese letztgenannte Form der Entstehung der Zähne kommt bei den Anuren nicht in Betracht (da diese ursprünglichen Verhältnisse, wie oben gesagt wurde, bei den Batrachiern verwischt und die ersten Zahngenerationen unterdrückt sind), so daß die Zähne hier stets an einer Zahnleiste entstehen. Ueber die Zahnleiste und die Entwicklung der Zähne bei den Batrachiern sagt O. HERTWIG folgendes: „Die Zahnentwicklung geschieht in derselben Weise wie bei Salamandrinen und Perennibranchiaten. Auch hier dringt hinter der in Funktion befindlichen Zahreihe eine Epithelleiste in das Schleimhautgewebe. Dieselbe ist aber im Vergleich zu den oben genannten Amphibienordnungen von sehr geringer Ausdehnung.“

Suchen wir also bei der Kröte nach Resten von Zahnanlagen, so werden wir in erster Linie unsere Aufmerksamkeit auf die Zahnleiste richten müssen, da sich auch in anderen Wirbeltierklassen gezeigt hat, daß zahnlose Formen in ihrer Entwicklung nur noch die Zahnleiste vorübergehend anlegen. Ich erinnere daran, daß ROESE bei Schildkröten eine Zahnleiste fand und sogar bei einigen Vögeln (Sterna, Struthio) eine Zahnleiste nachwies.

Der Beschreibung der Zahnleiste der Kröte muß ich eine Beschreibung der Entwicklung der Zahnleiste beim Frosch vorausschicken, weil ich erst an der Hand dieser Befunde die Zahnleiste bei der Kröte finden konnte; gleichzeitig möchte ich einen Bericht über das Auftreten der Zähne beim Frosch geben.

## Die Entwicklung der Zahnleiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch.

Wie bereits LIEBERT (1894) berichtet, findet man „die Zahnleiste und die ersten Phasen der definitiven Zahnanlagen bei *Rana* schon bei Larven, welche die Hornzahnplatten, wenn auch schon verschmälert, in ihrer ganzen Fläche und Stiftzähnen noch in geringer Zahl an den Seiten der Kammplatten besaßen. Die vorderen Extremitäten waren noch nicht frei, indes stand die linke derselben zum Durchbruch bereit“.

Aus den Untersuchungen LIEBERTS geht weiter hervor, daß sich die Zahnleiste beim Frosch bilateral anlegt. Er beschreibt die ersten Stadien mit den Worten: „Wir sehen im Epithel eine unerhebliche Einsenkung des letzteren nach unten, während die Oberfläche der Epidermis, wie überhaupt in allen späteren Fällen, in dieser Gegend durchaus keine Veränderung zeigt. Auch im darunter liegenden Bindegewebe kann man keinerlei Veränderung wahrnehmen; die Bindegewebszellen liegen in nicht eben großer Zahl unregelmäßig zerstreut umher. Nur die Cylinderzellenschicht hebt sich in jener schwachen Einsenkung deutlicher ab als an anderen Stellen. Die Zellen sind enger aneinander gerückt und erscheinen höher und regelmäßiger aufrecht angeordnet. Man kann die flache Einsenkung des Epithels fast an allen Schnitten verfolgen, nur nach der Intermaxilla zu, also von hinten nach vorn nimmt sie an Deutlichkeit ab, bis sie in der Mittellinie ganz und gar verschwindet. Indes ist sie bei späteren Stadien, wenn auch nicht so ausgeprägt wie in der Maxilla, auch hier zu finden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es hierbei mit einer Zahnleiste zu tun haben, von welcher somit auch bei unserem Frosch alle Zahnbildung ausgeht. Sie entwickelt sich nach meinen Beobachtungen von hinten nach vorn, wie denn auch die Anlage der Zähne in der gleichen Weise erfolgt.“

Auf den Querschnittserien, die ich verschiedentlich von Froschlarven in diesem Stadium der Metamorphose anfertigte, finde ich die von LIEBERT gemachten Beobachtungen im wesentlichen bestätigt. Unter den Larven gleichen Alters sah ich die Zahnleiste verschieden deutlich ausgeprägt, indem zuweilen eine reichliche, zuweilen nur eine geringe Menge von Zellen an derselben teilnimmt. Mit Rücksicht auf die später zu beschreibende Zahnleiste der Kröte möchte ich auf diese Verhältnisse, die auf mehr oder

weniger reichlich vorhandenes Zellmaterial zurückzuführen sind, besonders hinweisen.

Bei einem Exemplar, das sich durch geringe Maße des Zellmaterials auszeichnet und auf welches sich die 4 Bilder (Textfig. 3—6) beziehen, ist die Zahnleiste verschwindend klein, so daß man bei der Durchsicht einer solchen Serie leicht zu der Ansicht von SIRENA kommen kann, daß die Zähne sich einzeln in der Schleimhaut entwickeln. Von einem solchen durch Mangel des Zellmaterials ausgezeichneten Frosch habe ich leider kein Exemplar, das noch keine Zahnanlagen besaß, da dieses Stadium schnell vorübergeht, doch kann LIEBERTS Beschreibung diesen Mangel ersetzen. Sowohl LIEBERTS Befunde wie die Bilder der mir vorliegenden Serie stimmen darin überein, daß infolge der geringen Zellwucherung sich keine Zahnfurche findet, die ja eine durch starkes Einwuchern veranlaßte oberflächliche Einsenkung darstellt. Diese Erscheinung konnte ich bei allen Tieren bis ans Ende der Metamorphose feststellen. Bei der geringen Entwicklung des Zwischengewebes war in diesen Stadien die Zahnleiste oft nur sehr schwer als eine einheitliche Epithelverdickung zu erkennen. Erst beim jungen erwachsenen Frosch finden sich die Bilder vor, die O. HERTWIG u. a. von der Zahnleiste des Frosches geben.

Im Gegensatz zu dieser Angabe, die mit LIEBERTS Schilderung sich deckt, gewährt uns eine Schnittserie von einer gleichalterigen Froschlarve, welche größeren Zellenreichtum besitzt, ein ganz anderes Bild (Textfig. 7 u. 8). Vor allem fällt hier die Zahnfurche auf, so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß die durch eine Reihe von Schnitten deutlich verfolgbare Epithelverdickung die Zahnleiste darstellt.

Bei *Rana* legt sich die Zahnleiste, wie oben erwähnt, bilateral an und zwar entwickeln sich in diesen ersten Stadien die Zähne an derselben, wie LIEBERT fand, in der Richtung von hinten nach vorn. Auf den Querschnittserien finde ich die erste Zahnanlage in der Höhe der Mündung der Intermaxillardrüse, die ein wenig vor der Verbindungslinie der beiden Choanen liegt. Bei den mit reichlichem Zellmaterial versehenen Froschlarven zeigt sich hier die Schleimhauteinstülpung am deutlichsten als Zahnfurche (Textfig. 7), während dieselbe nach vorn und hinten an Tiefe abnimmt. Es ist anzunehmen, daß von dieser Stelle aus die Entwicklung der Zahnleiste beginnt, welche aber nicht nur, wie LIEBERT meint, von hinten nach vorn wächst, sondern auch nach

hinten; nur setzt das Wachstum in kaudaler Richtung erst am Schluß der Metamorphose deutlich ein.



Fig. 3.

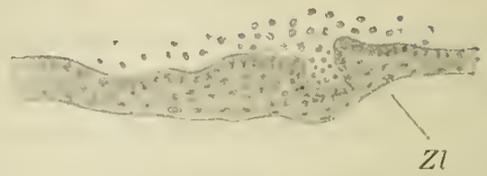


Fig. 4.

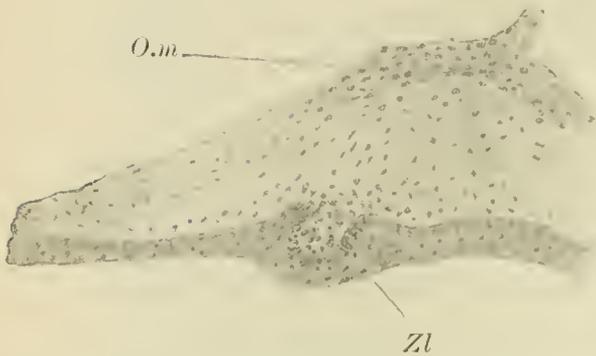


Fig. 5.

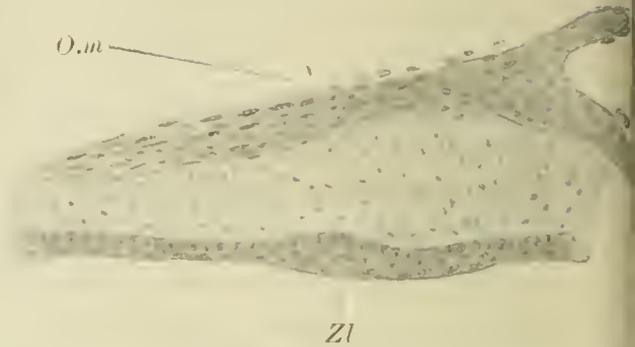


Fig. 6.

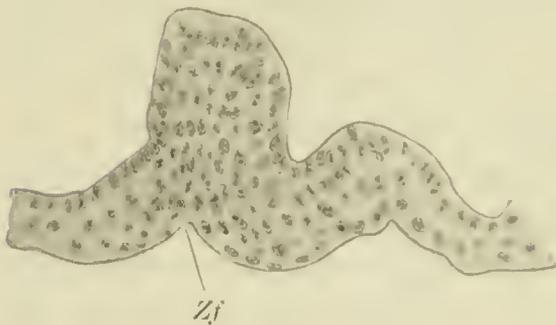


Fig. 7.

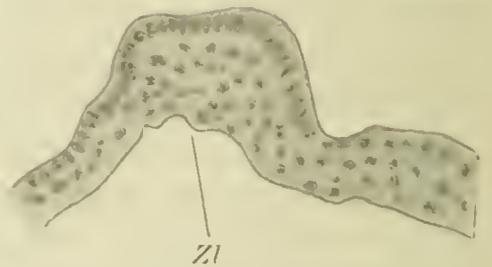


Fig. 8.

Fig. 3—6. *Rana fusca*. Larve mit Hinterbeinen, Vorderbeine noch nicht durchgebrochen, im Anfang der Metamorphose. Querschnittserie. Die 4 Querschnitte stellen die Hauptbilder der Zahnleiste und die zwei ersten Zahnanlagen einer mit spärlichem Zellmaterial versehenen Larve dar. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 174 : 1.

Fig. 3 zeigt einen Schnitt durch das vordere Ende der Leiste.

Fig. 4 gibt einen Schnitt durch die in der Nähe des vorderen Endes der Leiste befindliche jüngere Zahnanlage wieder.

Fig. 5 enthält ein Schnittbild durch die dicht hinter der jüngeren Zahnanlage liegende älteste Zahnanlage, deren Dentinkeim bereits eine Anordnung der Zellen erkennen läßt.

Fig. 6 läßt das hintere Ende der Zahnleiste als eine flache abgerundete Erhebung erkennen.

Fig. 7 u. 8. *Rana fusca*. Larve mit großen Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine, im Anfang der Metamorphose. Querschnittserie. Die beiden Bilder geben die Zahnleiste einer mit reichlichem Zellmaterial ausgerüsteten Froschlarve wieder. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 174 : 1.

Fig. 7. Schnitt wenig vor der Choanenöffnung gelegen, in der Höhe der Mündung der Glandula intermaxillaris, stellt die Zahnleiste in ihrem rostralen Teile als eine erhebliche Einsenkung dar, welche sich durch eine deutliche Zahnfurche (*Zf*) auszeichnet.

Fig. 8 gibt das kaudale Ende der Zahnleiste dieser Froschlarve wieder.

Der ersten Zahnanlage folgt die zweite bald nach und zwar, wie zu erwarten, apikalwärts von der ersten gelegen. Die 4 Textfig. 3—6 geben die Zahnleiste einer Froschlarve mit den beiden ersten Zahnanlagen in ihren Hauptbildern wieder. Die ganze Leiste erstreckt sich bei diesem Exemplar (von dem Querschnitte in der Stärke von  $7 \mu$  angefertigt wurden) durch 26 Schnitte.

Textfig. 3 zeigt das nach vorn weiterwachsende Ende der Leiste, welches sich durch 5 Schnitte verfolgen läßt; dasselbe befindet sich noch in ziemlicher Entfernung von der Mitte. Die Leiste schwillt dann ein wenig an, um die jüngere Zahnanlage zu bilden (Textfig. 4), welche auf 6 Schnitten zu sehen ist. Von dieser Anlage gilt, was LIEBERT schreibt: „Die Bindegewebsanhäufung hat zugenommen und die Zahnleiste eingestülpt. Die Bindegewebszellen der Zahnpapille zeigen noch keine Anordnung, sondern liegen regellos nebeneinander“. Dagegen läßt das nächste Schnittbild (Textfig. 5), das den älteren, ersten Zahn wiedergibt, bereits eine Anhäufung des Bindegewebes erkennen; irgend welche Differenzierungen im Schmelzorgan oder der Bindegewebspapille haben noch nicht stattgefunden. Diese ältere Zahnanlage befindet sich nur 3 Schnitte von der jüngeren entfernt und ist selbst durch 8 Schnitte zu verfolgen. Die folgenden 4 Schnitte zeigen das kaudale Ende der Leiste, welches sich im Gegensatz zu dem vorderen Teil der Leiste, der bisher allein Zahnanlagen hervorbrachte, als eine flache, abgerundete Erhebung darstellt (Textfig. 6). Die Leiste endet in diesem Stadium ein Stück vor der Choanenöffnung. Zu bemerken ist noch, daß das Bindegewebe über der Kieferknochenanlage eine gewisse Anordnung seiner Elemente zeigt. Die Stellung der länglichen Kerne verrät eine Strichrichtung, die vom Knochen gegen die Schleimhaut hinzieht.

O. HERTWIG (1874) sagt über die ersten Phasen der Zahnbildung bei den Anuren — er untersuchte *Pelobates fuscus* mit 4 Beinpaaren, deren Hornkiefer abgeworfen, deren Schwanz dagegen noch vollkommen erhalten war: „Auf einer Reihe von Schnitten fand ich eine Zellwucherung, welche vom Mundhöhlenepithel aus eine kleine Strecke weit in das unterliegende das Maxillare, Intermaxillare und Vomer überziehende Bindegewebe hineindringt. Aus dem Umstand, daß man auf jedem Schnitte diese Wucherung antrifft, folgt, daß sie die Form einer Leiste besitzt und nicht aus einzelnen Zapfen gebildet wird. An dieser entstehen die Anlagen der primären Zähne, indem durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an ihrer Kante eine aus Zellen

ohne Zwischensubstanz zusammengesetzte Papille, der Dentinkeim, sich bildet. Derselbe dringt in die Epithelmasse der Ersatzleiste hinein, welche einen kappenartigen Ueberzug über ihn bildet. Die der Papille unmittelbar aufliegenden Epithelzellen vergrößern sich, werden cylinderförmig und bilden eine Schmelzmembran, welche am Grunde der Papille in die äußere kubische Zellschicht der Ersatzleiste sich kontinuierlich verfolgen läßt. Papille und Schmelzmembran werden durch ein zartes Häutchen, die Basalmembran, voneinander geschieden.“

Bevor ich auf die Weiterentwicklung der Zahnleiste und der Zähne eingehe, möchte ich noch hervorheben, daß die Entwicklung derselben in den beiden Kieferhälften nicht gleichmäßig erfolgt. Bei allen Exemplaren konnte ich feststellen, daß eine der beiden Seiten weiter entwickelt war als die andere, und zwar fand ich mit wenig Ausnahmen stets die Zahnleiste der rechten Seite weiter entwickelt als die linke. Dies zeigt sich sowohl in der Länge der Leiste — dieselbe war z. B. bei einem Exemplar links durch 26, rechts auf 30 Schnitten zu sehen — als auch in der Zahl der Zahnanlagen, welche bei allen von mir untersuchten Tieren in beiden Kieferhälften verschieden groß war.

Bei einer Froschlarve, deren linkes Vorderbein durchgebrochen ist, fand ich die Zahnleiste apikalwärts weiter entwickelt vor und an ihr vor den beiden oben beschriebenen ältesten Zahnanlagen 2—4 jüngere Keime, wie ich bei verschiedenen Exemplaren dieses Alters feststellen konnte. Einen ganz sicheren Anhalt für den Stand der Entwicklung geben die äußeren Merkmale nicht. So zeigte sich bei einem ziemlich gleichalterigen Frosch, dessen linkes Vorderbein ebenfalls durchgebrochen war, hinter der ältesten Zahnanlage, welche sich als solche durch ihre Größe vor den übrigen auszeichnete, am kaudalen Ende der Leiste, die wir in den ersten Stadien ziemlich gering entwickelt gefunden hatten, in größerem Abstände von dieser eine sehr junge Anlage ungefähr in der Höhe der Choane. Auf diesen Befund hin müssen wir, wie bereits oben vorausgeschickt wurde, sagen, daß (in Ergänzung der Angaben LIEBERTS) die Zahnleiste von dem Ort ihres ersten Entstehens nicht allein nach vorn, sondern auch kaudalwärts wächst und Zähne hervorbringt. Wenn auch in den ersten Stadien die Wachstumsrichtung in apikaler Richtung erfolgt und dort die ersten Zähne dicht nebeneinander sich anlegen, so setzt doch in späteren Entwicklungsstadien ein erhöhtes Wachstum der Zahnleiste in kaudaler Richtung ein.

In einem Stadium, das bereits beide Vorderbeine besitzt und die Larvenorgane bis auf den langen Schwanz verloren hat, tritt dies deutlicher hervor. Da dieses Stadium die rechts und links ungleiche Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen illustriert, so möchte ich dasselbe näher beschreiben (Textfig. 9). In der linken Kieferhälfte, in der, wie schon betont wurde, die Zahnleiste sich meist weniger weit entwickelt findet als auf der rechten Seite, sind vor den beiden ersten Zähnen, die bereits durch ihre Größe und Lage zur Leiste auffallen, — sie haben bereits mit der Abscheidung des Zahnbeines und des Schmelzes begonnen — 3 junge zellige Anlagen vorhanden, ebenso fällt zwischen den beiden ersten Zähnen, dicht hinter dem vorderen gelegen, eine

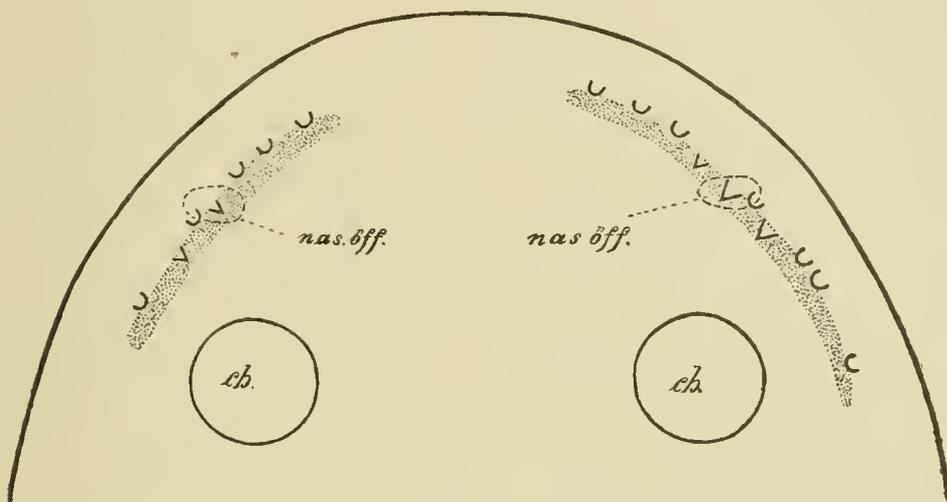


Fig. 9. Schematische Darstellung der Entwicklung der Zahnleiste und der Zahnanlagen bei einer Froschlarve, welche Vorder- und Hinterbeine sowie noch einen langen Schwanz besaß, die Hornkiefer dagegen verloren hatte. Das Schema stellt die verschieden weite Entwicklung der Zahnleiste und der vorhandenen Zahnanlagen in beiden Kieferhälften dar (s. Text). Die Zahnleiste ist punktiert. Die jüngsten, zelligen Zahnanlagen sind durch kleine Bögen, die älteren, welche mit der Abscheidung des Schmelzes und des Zahnbeines begonnen haben, durch Spitzen bezeichnet. *Ch* Choane, *nas.öff.* Lage der äußeren Nasenöffnung.

junge Zahnanlage auf. Sucht man auf der Querschnittserie kaudalwärts gehend nach weiteren Anlagen, so findet man auf einer ziemlichen Anzahl von Schnitten nur die Zahnleiste vor; erst ungefähr vor der Mitte der Choane, kurz vor dem Schluß der Leiste tritt noch eine zellige Anlage auf, die der oben bei dem jüngeren Stadium erwähnten Zahnanlage an der Choane entspricht. Weiter entwickelt ist die Zahnleiste der rechten Kieferhälfte. Die Zahl der Keime vor den beiden ältesten Zähnen beträgt 4. Genau an derselben Stelle zwischen den beiden ersten Zähnen befindet sich die auch auf der linken Seite vorhandene, junge Anlage. Größer

ist der Unterschied, der uns in der Entwicklung der hinteren Partie der Leiste dieser Seite im Vergleich zur linken Hälfte entgegentritt. Die Zahnleiste ist bereits ein Stück über die Mitte der Choane hinausgewachsen. Die erste Zahnanlage in dieser Gegend, die schon bei jüngeren Exemplaren zu finden war, ist bereits weiter entwickelt, und vor ihr, zwischen ihr und dem ältesten Zahne, sowie auch hinter ihr fast am Ende der Leiste zeigt sich je eine ganz junge Anlage. Es wurden demnach in diesem Stadium links 7, rechts 10 Zahnanlagen konstatiert (Textfig. 9).

Die Zahnleiste tritt in allen diesen Stadien (abgesehen davon, daß sie in Bezug auf ihre Deutlichkeit noch großen Schwankungen ausgesetzt ist), in ihrem vorderen Teile vielmehr hervor als an dem hinteren Ende, was vielleicht mit der gedrängten Stellung der Zahnanlagen in der vorderen Partie zusammenhängt, da die Leiste mit jeder Anlage anschwillt, um dann langsam wieder an Ausdehnung abzunehmen. Ist die Zahnleiste dabei an und für sich schwach entwickelt, so erhält man den Eindruck, als ob die Zähne einzeln in der Schleimhaut entstehen, wie es frühere Autoren annahmen. Die meiste Berechtigung hatte diese Annahme bei der häufig sehr geringen Entwicklung der Leiste am kaudalen Teile, wo man plötzlich in ziemlicher Entfernung von den vorderen Keimen eine Zahnanlage findet, ohne eine Verbindung derselben mit einer fortlaufenden Leiste feststellen zu können.

Im Laufe der Metamorphose ist die Leiste (wie schon bei der Stadienbeschreibung erwähnt wurde) nach vorn und hinten weiter gewachsen. Das Vordringen in kaudaler Richtung zeigt sich auch noch auf späteren Stadien, wo wir die Leiste fast bis in den Mundwinkel verfolgen können. Nach der Mitte zu ist ihrem Wachstum bald ein Ziel gesetzt. Die Leiste wird nach der Mitte hin immer schwächer, und eine Verschmelzung mit der anderen Seite kann nicht stattfinden, da die Schleimhaut des Mundes in der Mitte dem Kiefer direkt anliegt. Beim erwachsenen Frosch zeigt der Kieferrand median eine kleine Einkerbung und an dieser Stelle stehen keine Zähne.

Bevor ich in der Schilderung der weiteren Entwicklung des Gebisses beim Frosch nach der Metamorphose fortfahre, möchte ich einiges über das Wachstum des Einzelzahnes, insbesondere über die Abscheidung der festen Zahnsbstanzen und die Lageveränderung, einfügen.

O. HERTWIG (1874) hat hierüber genaue Beobachtungen angestellt: Die Abscheidung der festen Zahnsbstanzen ist bekannt-

lich ein Sekretionsprozeß und erfolgt in der Weise, daß die Epithelzellen den Schmelz und die Bindegewebspapille das Zahnbein liefern. O. HERTWIG fand Schmelz und Dentin stets gleichzeitig vor. Die Oberfläche des Schmelzes ist mit einem Oberhäutchen bedeckt, das nach O. HERTWIG, HUXLEY u. a. aus der Basalmembran der Schmelzzellen hervorgeht. „Mit dem Wachstum der Papille vergrößert sich im gleichen Maße auch die sie bekleidende Epithelmembran“, welche aber im Gegensatz zu den cylindrischen Zellen an der Zahnspitze nur kubische Zellform zeigt und keinen Schmelz mehr absondert, sondern nur die Form für den Zahnsockel herstellt. O. HERTWIG belegt diese Epitheleinhüllung des Zahnkeims mit dem Namen der Epithelscheide. Der Zahnsockel besteht aus Zement und ist nach ihm ebenfalls ein Sekretionsprodukt einer epithelartig angeordneten Schicht von Bindegewebszellen, die sich direkt in die Odontoblastenschicht fortsetzt; jedoch tritt die Verkalkung der homogenen Grundsubstanz des Sockels getrennt von der Bildung des Dentins auf, so daß zwischen Sockel und Dentin lange Zeit eine unverkalkte Zwischenzone bestehen bleibt.

Mit der Weiterentwicklung des Zahnes ist die Lageveränderung in der Richtung nach dem vorderen Kieferrande verbunden. Der wachsende Zahnkeim schnürt sich hierbei von der Zahnleiste ab, wobei ihm ein Teil der Zellen folgt und eine Hülle um ihn bildet. Die Abschnürung wird indessen nie eine vollständige, indem selbst der völlig entwickelte Zahn durch eine Epithelbrücke, die von seiner Scheide ausgeht, mit der Ersatzleiste in Zusammenhang bleibt. Durch diese Lageveränderung entstehen auf den Schnittserien Bilder, von welchen O. HERTWIG sagt: „Man erblickt über der Anlage des Maxillare eine Zellwucherung, die Epithelleiste, und in einiger Entfernung vor ihr ein junges Zahnsplätzchen; dasselbe ist eingehüllt in eine Epithelscheide, welche mit dem Schleimhautepithel zusammenhängt und an der Verbindungsstelle eingeschnürt ist (Hals der Epithelscheide). Man könnte versucht sein das Bild so zu deuten, daß das junge Zähnchen nicht an der Ersatzleiste, sondern an Ort und Stelle entstanden sei. Diese Deutung läßt sich bei näherer Prüfung nicht aufrecht erhalten. An den Schleimhautstellen nämlich, wo schon weiter ausgebildete Zähnchen liegen, erblickt man nie, auch nicht auf jüngeren Stadien, aus Zellen allein bestehende Anlagen, welche man auf einer Reihe von Schnitten doch erhalten müßte, wenn Anlagen sich an diesen Stellen entwickelten. Dieselben findet man vielmehr stets nur an der Kante der Ersatzleiste.“

Ein junger Frosch, der bis auf einen kurzen Schwanzstumpf die Metamorphose beendet hat, zeigt ein ähnliches, nur weiter entwickeltes Bild als das zuletzt beschriebene Stadium. Es ist hier zu bemerken, daß mit der Umbildung des Kopfes eine kleine Verschiebung in der Lagebeziehung der Zähne eingetreten ist, insofern als die Choane sich vergrößert und auch das Auge sich nach vorn geschoben hat, so daß wir die ältesten Zähne auf Querschnitten in der Höhe der Choane und die distalen Zahnanlagen vor dem Auge finden, während sie auf früheren Stadien vor den genannten Stellen lagen. Die Entwicklung der Zähne geschieht in diesem Alter noch vorwiegend im apikalen Teil der

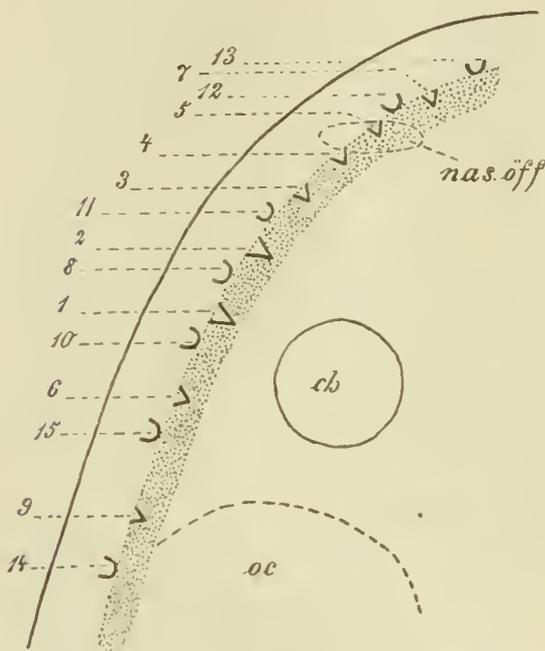


Fig. 10. Schema der Bezahnung eines jungen Frosches, der bis auf einen kurzen Stumpf den Schwanz verloren hat. Die Zähne sind mit Zuhilfenahme einer Anzahl jüngerer Stadien in der Reihenfolge, wie sie sich anlegen, mit den Zahlen 1—15 bezeichnet. Erklärung der Fig. s. bei Fig. 11. *oc* Lage des Auges.

Leiste. Ich zähle im ganzen in einer Kieferhälfte 15 Zahnanlagen, von denen 8 bereits in Verkalkung begriffen sind. Den beiden ältesten Zähnen an der Choane stehen 4 am vorderen Teil der Leiste befindliche Anlagen wenig in der Entwicklung nach; ebenso zeigen zwei hinter der Choane liegende Zahnkeime, von denen der vordere in Höhe des hinteren Randes der Choane, der letzte wenig vor dem Auge liegt, bereits Differenzierungen. Hierzu sind am vorderen Ende 3 neue Anlagen gekommen, von denen 2 in der Nähe der Mitte, die dritte vor den ältesten Zähnen sich findet. Das kaudale Ende der Leiste ist bis in die Höhe des

Auges verfolgbar und trägt an seinem Ende eine neue zellige Anlage. Desgleichen zeigt sich zwischen Choane und Auge eine weitere Zahnanlage zwischen den beiden hier liegenden in Verkalkung begriffenen Zähnen. Wenn diese 7 jüngeren Zähne auch nicht gleichaltrig sind mit den ersten 8, die wir schon auf früheren Stadien sahen, so ist doch nicht angängig sie etwa als eine zweite Zahngeneration anzusehen, denn auf wenig älteren Stadien haben

sie sich bereits so weit entwickelt, daß sie den älteren Zähnen wenig nachstehen und die Lücken zwischen denselben nach dem Durchbruch derselben bald ausfüllen (Textfig. 10).

Bei einem  $\frac{3}{4}$  Jahre alten Frosch treten die Zähne, wie dies O. HERTWIG schon erwähnt, in Verbindung mit dem Kieferknochen. Ich finde bei einem solchen Exemplar bereits 12 Zähne, welche an ihrer Basis mit dem Knochen verwachsen sind und an ihrer Spitze die Schleimhaut durchbrochen haben; sie bilden mit 3 Zähnen, welche eben mit dem Kieferknochen verwachsen wollen und deren Durchbruch bereits bevorsteht, die erste funktionierende Zahnserie. Im ganzen erhalten wir folgendes Bild (Textfig. 11): Ich zähle bis zur Choane 8 Zähne, welche durchgebrochen sind, und die Entwicklung beendet haben. Hinter der Choane, zwischen ihr und dem Auge, befinden sich 2 Zähne dieses Alters, davon ist einer im Durchbruch begriffen. Endlich liegen in Augenhöhe bereits 3 auf dem Knochen befestigte Zähne. Die Zahnleiste zieht sich in diesem Stadium fast bis in die Mundspalte hinein; sie zeigt besonders in ihrem kaudalen Teile jüngere Zahnanlagen. Hier treten die jungen Anlagen zu zweien oder dreien zwischen den bereits in Funktion befindlichen Zähnen auf, welche, wie die Textfig. 11 zeigt, noch in größeren Abständen voneinander stehen. Im Ganzen konnte ich in dieser Kieferhälfte 17 solche junge verkalkte

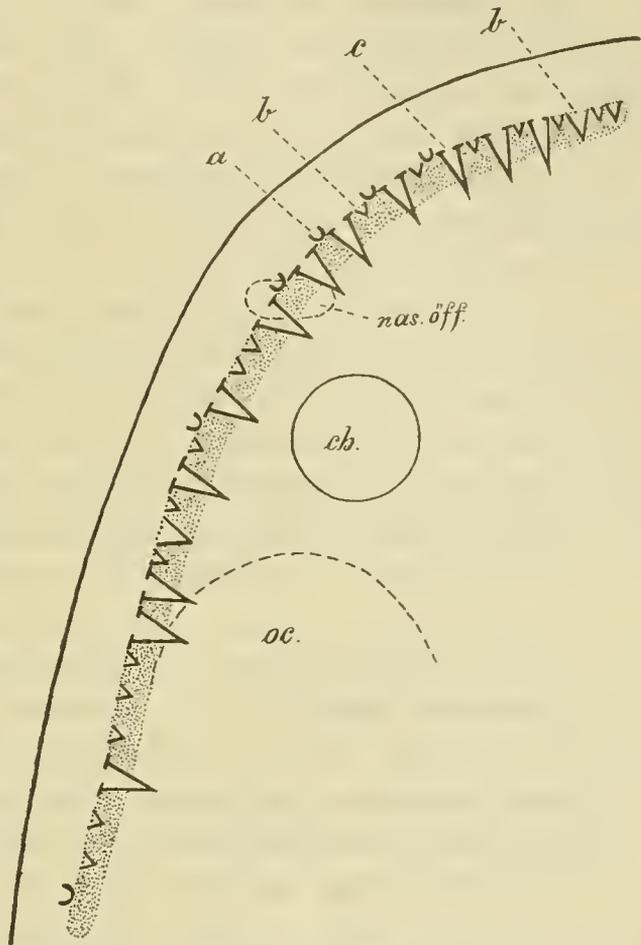


Fig. 11. Schema der Bezahnung eines  $\frac{3}{4}$ -jährigen Frosches (s. Text). Die Zahnleiste ist punktiert dargestellt. Die Zähne sind nach ihrem Alter unterschieden. Es bedeutet *a* zellige Anlage, *b* in Verkalkung begriffene Zähne, die je nach der gezeichneten Größe in der Entwicklung verschieden weit fortgeschritten sind, *c* ausgebildete Zähne, welche mit dem Knochen verwachsen sind und die Schleimhaut durchbrochen haben.

Anlagen zählen, die dazu bestimmt sind in die Lücken einzurücken, besonders am distalen Ende der Leiste. Zu diesen gesellen sich bei diesem Exemplar noch 6 junge unverkalkte Anlagen, die zumeist in der Nähe der Choane liegen, zum Teil auch am vorderen und am hinteren Ende der Leiste sich finden (Textfig. 11).

Wir erkennen in diesem Stadium bereits die vermehrte Zunahme der Zähne am hinteren Teil der Leiste, welche in den folgenden Stadien noch anhält. Bei einem fast einjährigen Frosch, der in jeder Kieferhälfte ungefähr 25 ausgewachsene Zähne besitzt, liegt nahezu die Hälfte derselben in der Höhe des Auges, ebenso sind die jüngeren Zahnanlagen in der hinteren Hälfte der Zahnleiste bedeutend zahlreicher als in der vorderen Hälfte.

Das Zahnsystem gewährt von hier an immer dasselbe Bild. Es treten bei der Durchsicht der Schnittserien zwischen den festgewachsenen Zähnen an der dahinter liegenden Zahnleiste bald eine bald zwei Zahnanlagen auf, die verschieden alt sind und in die Reihe der funktionierenden Zähne einrücken oder sie ersetzen. Die Zahl der funktionierenden Zähne geben die Autoren auf ungefähr 50 in jeder Kieferhälfte des ausgewachsenen Frosches an.

Was die Beziehungen der Zahnentwicklung der Anuren zu der Zahnentwicklung der Säugetiere betrifft, so hat schon O. HERTWIG auf folgende Aehnlichkeiten und Unterschiede aufmerksam gemacht: „Die Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren gleicht im allgemeinen derjenigen der Säugetiere. Wie dort entsteht zuerst am Kieferrand eine Epithelleiste (der sogenannte Schmelzkeim), unsere Ersatzleiste (Zahnleiste). An der Kante derselben bilden sich die Zahnanlagen. Während dieselben aber bei den Säugetieren sich vom Dentinkeim völlig abschnüren, indem sie vom Bindegewebe umwuchert werden (Zahnsäckchen, Schmelzorgan), schnüren sie sich bei den Anuren nur teilweise von der Ersatzleiste ab, indem eine relativ breite Epithelbrücke sich bei ihnen erhält.“

Es bleibt noch die Frage offen, wie das Gebiß der Säugetiere, welches nur eine relativ geringe Zahl von Zähnen enthält<sup>1)</sup>, zu

1) Wie HAECKEL in seiner Systematischen Phylogenie (Berlin 1895, p. 448 und 476) angibt, lassen sich die Gebisse der placentalen Säugetiere auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückführen, nämlich auf das Gebiß der Vorfahren aus der ältesten Tertiärzeit,

der viel reichlicheren Bezahnung der Amphibien und Reptilien in Beziehung zu setzen ist. — Wir haben beim Frosch gesehen, daß zuerst nur eine geringe Zahl von Zähnen auftritt; diese könnten der ersten Dentition, also dem Milchgebiß der Säugetiere entsprechen. Beim Frosch erscheinen dann neue Zähne in großer Zahl, welche teils hinter oder neben den schon bestehenden Zähnen gebildet werden, teils auch an dem medialen und lateralen Ende der Zahnleiste entstehen. Eine scharfe Scheidung in mehrere Dentitionen ist nicht vorhanden; die neu entstehenden Zähne reihen sich zwischen die vorhandenen Zähne ein. Aehnlich verhält es sich bei den Reptilien, bei welchen ebenfalls eine Trennung in zwei oder mehrere Dentitionen nicht möglich ist. Wahrscheinlich ist eine deutliche Scheidung der beiden Dentitionen erst innerhalb des Säugetierstammes allmählich entstanden.

Eine bemerkenswerte Aehnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Säugetieren zeigt die Entwicklung der Leiste und das Auftreten der Zähne beim Frosch auch insofern, als die Zahnleiste von der Stelle ihrer ersten Anlage sowohl medianwärts als auch lateralwärts weiterwächst und das laterale Wachstum später einsetzt, so daß beim Frosch nach der Bildung der ersten Zähne die Zahnleiste in kaudaler Richtung sich weiter entwickelt und hier noch viele neue Zähne entstehen; in ähnlicher Weise bilden sich an der Zahnleiste beim Menschen und manchen höheren Säugetieren nach der Anlage des Milchgebisses nicht allein die Ersatzzähne der Milchzähne, sondern lateralwärts noch neue Zahnanlagen, aus welchen die weiter hinten gelegenen Backzähne entstehen.

### Die Zahnleiste der Kröte.

Bei der Kröte, welche keine Zähne hat, aber, wie wir gesehen haben, von zahntragenden Formen abstammt, fand ich durch den Vergleich mit den gleichalterigen Stadien vom Frosch an der Stelle,

---

welches folgende Zahlen zeigte: Im Milchgebiß 32 Zähne, d. h. jederseits in jedem Kiefer 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn und 4 Prämolaren, im bleibenden Gebiß 44 Zähne, d. h. jederseits in jedem Kiefer die Ersatzzähne der obengenannten Zähne und dazu noch 3 Molaren. — Aeltere Säugetiere besaßen eine noch größere Zahl von Zähnen. Manche triassische und jurassische Säugetiere hatten 64—80 Zähne. Aber auch diese Zahlen bleiben hinter den Zahnzahlen vieler Amphibien und Reptilien noch weit zurück.

welche der Zahnleiste des Frosches entspricht, eine leistenartige Verdickung des Epithels vor, die ich infolge ihrer Lage, ihrer Gestalt und Ausdehnung als Rest der Zahnleiste ansprechen möchte. Die theoretische Vermutung, von welcher oben die Rede war (p. 527), fand also ihre empirische Bestätigung.

Wir hatten bei *Rana* gefunden, daß die Zahnleiste bereits vor der Beendigung der Metamorphose auftritt und zu derselben Zeit auch die ersten Zähne sich anlegen. In den ersten Stadien trat uns die Zahnleiste des Frosches als eine durch eine geringe Anzahl von Schnitten verfolgbare Epithelverdickung entgegen, die bei Tieren mit spärlichem Zellmaterial oft bis zum Verschwinden klein war. Sie begann in diesen Stadien ein Stück vor den Choanen und endigte ein wenig von der Medianebene entfernt. Bei den mit reichlichem Zellmaterial ausgerüsteten Tieren stellte sich die Zahnleiste in ihrem vorderen Teile als eine ziemlich bedeutende, gleichmäßig dicke Epitheleinsenkung dar (Textfig. 7), die an ihrem hinteren Ende, wo in der ersten Zeit keine Zahnanlagen zu finden sind, geringer ist und als eine mehr abgeflachte Erhebung erscheint (Textfig. 8). Im Gegensatz zu dem durch geringes Zellmaterial ausgezeichneten Tieren fanden wir bei dem eben erwähnten Exemplare eine deutliche Zahnfurche (Textfig. 7). Mehrfach wurde gezeigt, daß bei demselben Frosch die Entwicklung der Zähne und der Zahnleiste auf den beiden Seiten nicht gleichmäßig fortgeschritten war, was sich in der Zahl der Zähne und der Ausdehnung der Leiste kund gab. In der Mehrzahl der Fälle war die rechte Hälfte weiter entwickelt.

Dieselben Erscheinungen konnte ich bei der Kröte beobachten. Ich fand nicht bei allen Tieren die Reste der Zahnleiste, was durch die Beobachtungen beim Frosch sich erklären läßt. Was sich als Zahnleiste in der Ontogenie der Kröte vorübergehend noch findet, ist nur jene erste Epithelverdickung, die ein Stück vor der Choane beginnt und nach vorn zu eine Strecke weit sich verfolgen läßt, ohne die Mitte zu erreichen. Oft ist diese Erhebung nur auf wenigen Schnitten zu sehen, und zwar stets dann an jener Stelle, wo, wie ich schon beim Frosch anführte, die Zahnleiste zuerst sich anlegt: nämlich ein Stück vor der Choane. Wie beim Frosch finde ich diese Epithelverdickung, die der Leiste des Frosches entspricht, schon bei Krötenlarven, deren eines Vorderbein durchgebrochen ist; — es ist bei der Kröte das rechte Bein, während beim Frosch das linke zuerst durchbricht. Die Larven besaßen noch die Hornkiefer, deren Abstoßung aber nahe bevorstand. Diese Stadien sind

jedoch wenig geeignet, sicheren Aufschluß über das Vorhandensein der Leiste zu geben, da diese rudimentäre Zellerhebung sich an dem in Umwandlung begriffenen Larvenmund bei der Masse des Zellmaterials nur schwer erkennen läßt. Besser zeigen sich die Reste der Zahnleiste in den letzten Stadien der Metamorphose, wo die Larvenorgane verschwunden sind und die Umbildung des Kopfes ziemlich beendet ist. Auf dieser Stufe der Entwicklung habe ich bei Kröten mit 4 Beinen, die den Schwanz noch in ganzer Länge besaßen oder die Metamorphose bis auf einen kurzen Schwanzstumpf beendet hatten, die Zahnleiste an den vermuteten Stellen deutlich finden können.

Eine Krötenlarve, welche die Hornkiefer verloren und die eben angegebene Stufe der Entwicklung erreicht hat, zeigt uns alle Merkmale, die wir bei der Entwicklung der Zahnleiste bei *Rana* gefunden hatten. Wie schon gesagt, kann es sich bei dem rudimentären Charakter der Leiste auch in diesem Stadium nur um die primäre Epithelverdickung handeln, also jene Erhebung, die vor der Choane beginnt und sich durch eine geringe Zahl von Schnitten apikalwärts hinzieht. Wie bei *Rana* ist die Entwicklung und Ausdehnung der Leiste in den beiden Kieferhälften verschieden groß. Bei einem Exemplar dieses Alters war die Leiste auf der linken Seite größer als auf der rechten; die Zahl der Schnitte, welche die Leiste zeigten, betrug in der linken Kieferhälfte 26, in der rechten 17. Die Schnitte hatten eine Dicke von 10  $\mu$ . (Ich habe von diesem Stadium nur Sagittalschnitte verwenden können, da diese Schnittrichtung bei dem etwas breiten Kopfe in den vorderen Teilen wahre Querschnitte des Kiefers liefert.) Auf einer solchen Schnittserie enthalten die Schnitte, welche die äußeren Nasenlöcher treffen, die Stelle, welche am wahrscheinlichsten die rudimentäre Leiste zeigt. Hier beginnt die Epithelverdickung allmählich und nimmt auf den ersten Schnittbildern bald die Gestalt an, wie sie Fig. 16 auf Taf. XXV zeigt. Vergleicht man ein solches Bild mit dem eines Frosches in demselben Alter (Taf. XXV, Fig. 17), so fällt die große Uebereinstimmung auf, die sich nicht nur in der Lage zum Knochen, sondern auch in der Gestalt der Epithel-einsenkung dokumentiert. Wir finden auf der Mehrzahl der Schnitte eine abgeflachte Einsenkung (Textfig. 12), die völlig dem Bild entspricht, welches uns die Zahnleiste einer mit reichlichen Zellmaterial versehenen Froschlarve an ihrem kaudalen Ende gibt (Textfig. 8). Im apikalen Teil der Epitheleinsenkung finden sich Schnittbilder, welche die Leiste ein wenig zugespitzt zeigen

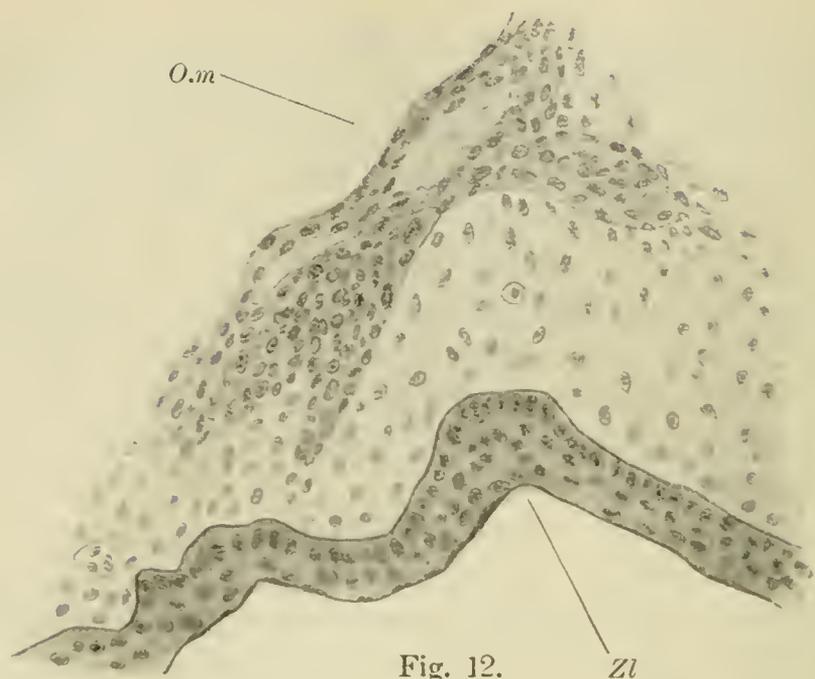


Fig. 12.

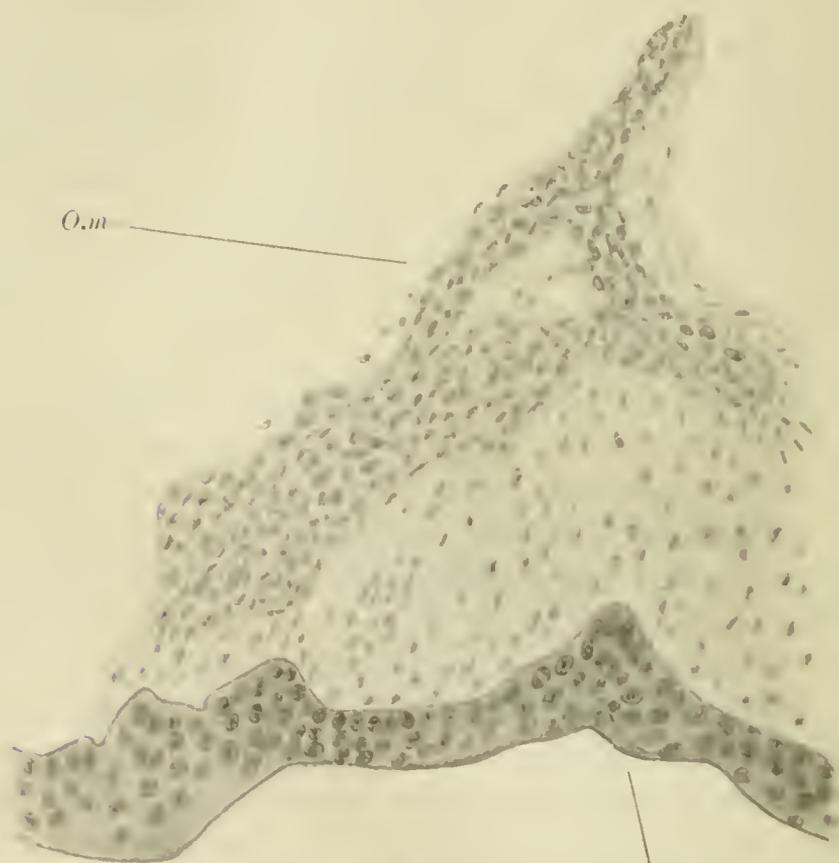


Fig. 13.

Fig. 12 u. 13. *Bufo vulgaris*. Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen (dasselbe Stadium wie Taf. XXV, Fig. 16).

Fig. 12, Sagittalschnitt, zeigt die deutlich abgeflachte Zahnleiste der Kröte, auf einem mehr median gelegenen Schnitte als Tafelfig. 16 (zum Vergleich dient Textfig. 8 von *Rana*). 260 : 1.

Fig. 13. Sagittalschnitt. Zahnleiste der Kröte, am vorderen Ende getroffen, zugespitzt mit deutlicher Zahnfurche (*Zf*) (vergl. Textfig. 14 von *Rana*). 260 : 1.

(Textfig. 13), so daß sie fast den Bildern jener Teile der tätigen Zahnleiste beim Frosch entsprechen, die zwischen den Zahnanlagen auf den Schnittserien zu sehen sind (Textfig. 14). Die Zellen der Epithelerhebung unterscheiden sich kaum durch ihre Gestalt von der angrenzenden untersten Schicht der Epithelzellen; manchmal glaubte ich, wie es Textfig. 12 wiedergibt, eine gewisse, parallele Anordnung der Kerne wahrzunehmen, d. h. diese Zellenlage war einem Cylinderepithel ähnlich. Das Bindegewebe, das die Fähigkeit verloren hat, eine Papille hervorzubringen, zeigt unter der Epithelverdickung keine deutliche Zellenvermehrung, jedoch ließ sich an

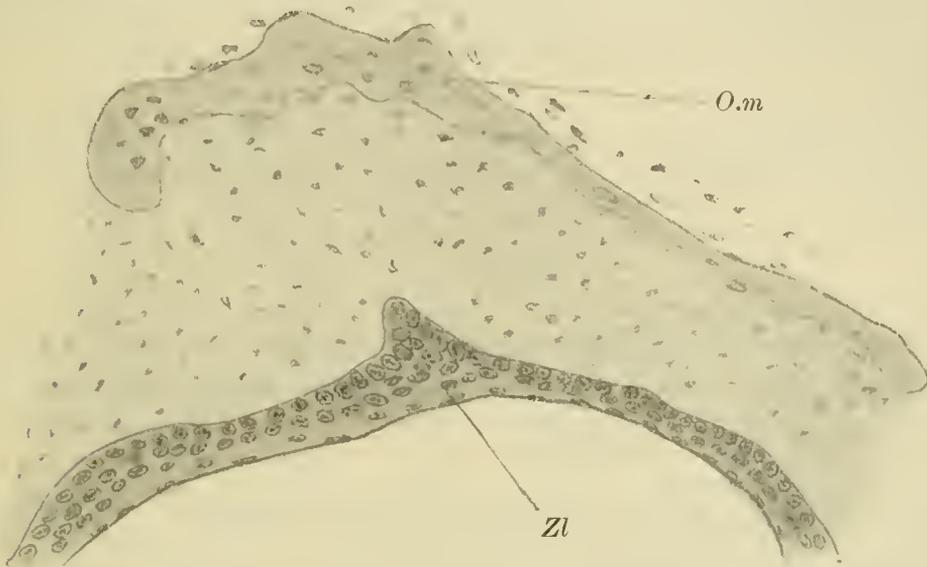


Fig- 14. *Rana fusca*. Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz; Hornkiefer abgeworfen (dasselbe Stadium wie Taf. XXV, Fig. 17). Sagittalschnitt, stellt die Zahnleiste zwischen 2 Zahnanlagen dar (zum Vergleich mit Textfig. 13). 260 : 1.

der Richtung der etwas länglichen Kerne und Zellen eine Strichrichtung vom Knochen gegen diese Partie der Schleimhaut beobachten, wie sie auch an der Zahnleiste des Frosches sich findet. Vor der Leiste in der Richtung nach dem vorderen Ende des Kieferknochens ist noch eine andere, unregelmäßige Verdickung der Schleimhaut zu bemerken, die hier ebenfalls eine seichte Einbuchtung besitzt (Textfig. 12). Diese Stelle entspricht einer ähnlich aussehenden Stelle beim Frosch; es ist der Ort, wo, wie O. HERTWIG beobachtete, der Froschzahn bei seinem Wachstum mit seiner Epithelhülle mit der Schleimhaut in Verbindung tritt und später durchbricht (Taf. XXV, Fig. 16 u. 17 \*).

Bei einer Kröte, die bis auf einen kurzen Stumpf des Schwanzes die Gestalt des erwachsenen Tieres angenommen hat, konnte ich ebenfalls auf einer Sagittalschnittserie, auf Schnitten, welche die

äußere Nasenöffnung zeigten, zum letzten Male die geringe Erhebung, die ich als Reste der Zahnleiste der Kröte deute, durch wenige Schnitte verfolgen (Taf. XXV, Fig. 11).

Auf den Schnittserien von nur wenig älteren Stadien ist von dieser Epithelverdickung nichts mehr wahrzunehmen. Das Epithel zeigt, wie es Fig. 15 auf Taf. XXV von einer ganz jungen fertigen Kröte lehrt, einen gleichmäßigen Verlauf über den Knochen, der sehr nahe unter der Schleimhaut liegt.

Im Unterkiefer war eine Zahnleiste nicht zu finden. Es ist dies begreiflich, da die Zähne des Unterkiefers bei den Batrachiern seit viel längerer Zeit verschwunden sind als die Oberkieferzähne. Der Unterkiefer ist ja bei nahezu allen Anuren unbezahlt (vergl. p. 525).

Die Auffindung der Zahnleiste im Oberkiefer der Kröte bildet einen neuen Beweis für die Richtigkeit des biogenetischen Grundgesetzes.

---

Herrn Prof. H. E. ZIEGLER bin ich für die Anregung zu diesen Untersuchungen, sowie für das stete Interesse an meiner Arbeit zu wärmstem Dank verpflichtet.

Jena, Zoologisches Institut, September 1905.

---

### Literatur

über die Glandula intermaxillaris und die Rachendrüse.

- 1) BORN, G., Ueber die Nasenhöhle und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrbuch, Bd. II, 1876.
- 2) ECKER u. WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches. 3. Aufl., bearb. von E. GAUPP, Braunschweig 1896—1902.
- 3) GAUPP, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
- 4) HINSBERG, V., Die Entwicklung der Nasenhöhle der Amphibien. Teil I u. II. Anuren und Urodelen. Archiv f. mikroskop. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. LVIII, 1901.
- 5) LEYDIG, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
- 6) REICHEL, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1883.
- 7) SCHULZE, F. E., Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. VI, 1876.
- 8) — Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mitteilung. Ueber das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*. Abhandlungen der K. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888. II. Mitteilung. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*. Ebenda 1892.
- 9) WIEDERSHEIM, R., Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.

### Literatur

über die Zahnleiste der Amphibien.

- 1) HEINECKE, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII, 1873.
  - 2) HERTWIG, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XI, Suppl.-H., 1874.
  - 3) LIEBERT, J., Die Metamorphose des Froschmundes. Inaug.-Dissert. Leipzig, 1894.
  - 4) ROESE, C., Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz., 7. Jahrg., 1892.
  - 5) — Beiträge zur Zahnentwicklung der Schwanzmolche. Morph. Arbeiten, Bd. IV, 1895.
  - 6) SIRENA, S., Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, 1871.
-

### Tafelerklärung.

Erklärung der für die Tafeln gültigen Bezeichnungen.

<i>A</i> Auge	<i>Nz</i> Nebenzotte nach F. E. SCHULZE
<i>Ch</i> Choane	<i>Ok</i> Oberkiefer
<i>Dv</i> Divertikel der Mundhöhle	<i>O.m.</i> Os maxillare
<i>Gh</i> Gehirn	<i>Rd</i> Rachendrüse
<i>Gli</i> Glandula intermaxillaris	<i>R.n.trig</i> Ramus nasalis N. trig.
<i>K</i> Kiemen	<i>S</i> Choanensegel
<i>Kn</i> Knorpel	<i>Uk</i> Unterkiefer
<i>Mh</i> Mundhöhle	<i>Ul</i> Unterlippe
<i>N</i> äußere Nasenöffnung	<i>Vo</i> Vomer
<i>Nd</i> untere Nasendrüse	<i>Zf</i> Zahnfurche
<i>Nh</i> Nasenhöhle	<i>Zg</i> Zunge
<i>Ns</i> knorpelige Nasenscheidewand	<i>Zl</i> Zahnleiste

### Tafel XXIV.

Fig. 1—6. *Bufo vulgaris*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, die Vorderbeine sind noch nicht durchgebrochen. Sagittalschnittserie. Die Schnitte folgen einander in seitlicher Richtung. Zeiß, Obj. A, Komp.-Okul. 4. 67 : 1.

Fig. 1. Schnitt in der Medianebene. Unter der knorpeligen Nasenscheidewand findet sich die Schleimhautquerfalte \*, hinter welcher sich auf den seitlichen Schnitten die Intermaxillardrüse anlegt (vergl. Fig. 7 von *Rana*).

Fig. 2. Schnitt dicht neben der Medianebene mit dem R. nasalis N. trig., welcher neben der Nasenscheidewand herabsteigt und die Intermaxillardrüse sowie die Schnauzenspitze versorgt. Unter der Nasenscheidewand die ersten Follikel und ein Teil des medialen Ausführungsganges.

Fig. 3. Schnitt dicht vor der Choane mit dem lateralen Drüsenlappen (*Gli*), welcher sich über der tiefsten Stelle der Einsenkung befindet.

Fig. 4. Schnitt durch den medialen Teil der Choane. Vor der Choane unter dem Knorpel die Follikel des lateralen Drüsenlappens. Hinter dem Nasenepithel das Segel (*S*), welches die Choane nach hinten abgrenzt. In der Schleimhaut hinter dem Segel die Anlage des medialen Teiles der Rachendrüse (*Rd*). Bei *Nz* quergetroffene Schleimhautfalte (Nebenzotte F. E. SCHULZE). Die Schleimhautpartie zwischen dem Segel und dieser Falte rückt auf dem nächsten Schnitt in die Nase hinein.

Fig. 5. Schnitt durch die äußere und innere Nasenöffnung. Rachendrüschenanlage (*Rd*) unter dem Segel (*S*) befindet sich in der Mitte der hinteren Wand der Nasenhöhle, welche von der Schleimhautpartie zwischen Segel (*S*) und Schleimhautfalte (\*) gebildet wird.

Fig. 6. Schnitt seitlich der Choane durch den lateralen Teil der Nase. Das Segel hat sich mit der Wand der Nasenhöhle verbunden; hinter demselben die Anlage eines Rachendrüschens. \* angeschnittenes Munddivertikel.

Fig. 7. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine. Sagittalschnitt durch die Medianebene. Unter der Nasenscheidewand (*Ns*) die Gaumenquerfalte \*, hinter welcher sich die Anlage der Intermaxillardrüse befindet (vergl. Bufo, Fig. 1). Zeiß, Obj. A, Komp.-Ok. 4. 67 : 1.

Fig. 8. *Rana fusca*. Larve mit gut entwickelten Hinterbeinen, noch ohne Vorderbeine. Sagittalschnitt durch die Choane zeigt hinter dem Segel (*S*) die Anlage eines Rachendrüschens (*Rd*), welches seinen Ursprung beim Frosch von der queren, leistenartigen Verdickung \* nimmt. Zeiß, Obj. A, Komp.-Ok. 4. 90 : 1.

Fig. 9. *Rana fusca*. Junges, ausgebildetes Tier. Sagittalschnitt durch den medialen Teil der Rachendrüse. Vor dem Vomer (*Vo*) ein kurzer flimmernder Ausführungsgang \* dieser Drüse. Zeiß, Obj. D, Komp.-Ok. 4. 347 : 1.

#### Tafel XXV.

Fig. 10. *Bufo vulgaris*. Larve in Metamorphose, rechtes Vorderbein durchgebrochen. Sagittalschnitt des Kopfes durch die äußere (*N*) und innere Nasenöffnung (*Ch*). Die Schleimhautpartie zwischen Segel (*S*) und Querfalte (Nebenzotte F. E. SCHULZE) [*NZ*] ist teilweise der Mundhöhle zugekehrt. \* Reste des Larvenmundes. Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87 : 1.

Fig. 11—13. *Bufo vulgaris*. Kröte, welche bis auf den kurzen Schwanzstumpf die Metamorphose beendet hat. Sagittalschnittserie. Fig. 11, 12, 13 folgen einander in seitlicher Richtung und zeigen die Verschiebung an der Choane, wo der Rest des Segels (*S*) stets am unteren, hinteren Rande der Choane liegt. Mundhöhle mit Flimmerung. Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch die äußere und innere Nasenöffnung. Die Schleimhautpartie hinter dem Rest des Segels (*S*) nimmt in ihrer ganzen Ausdehnung an der Begrenzung der Mundhöhle teil. Nebenzotte F. E. SCHULZE ist bereits verschwunden. Rachendrüse mündet in die Mundhöhle. Der Schnitt zeigt unter dem Os maxillare (*Om*) den letzten Rest der Zahnleiste (*Zb*), welche auf Sagittalschnitten am sichersten auf Schnitten, welche die äußere Nasenöffnung treffen, zu sehen ist.

Fig. 12. Schnitt seitlich von Fig. 11 liegend. Rachendrüse (*Rd*) mündet in die Mundhöhle, vor der Drüse der Rest des Segels (*S*).

Fig. 13. Schnitt seitlich von Fig. 12 liegend, am lateralen Rande der Choane. Vor dem Rest des Segels (*S*) die Follikel und Mündung der unteren Nasendrüse, hinter dem Segel ein Follikel eines Rachen-drüschens.

Fig. 14. *Bufo vulgaris*, junge Larve, noch ohne Extremitäten und Hornkiefer, mit Saugnapf und Resten der äußeren Kiemen. Sagittalschnitt durch die Choanengegend. Das Nasenepithel hat die Mundhöhle erreicht. Entstehung der Choane und des Segels (*S*). Hinter der Durchbruchstelle des Nasenepithels nach der Mundhöhle (*Ch*) zeigt die Mundschleimhaut eine Einbuchtung, deren vorderer Teil zum Segel (*S*) wird, welches die Choane nach der Mundhöhle hin abschließt. Zeiß, Obj. A, Okul. 4. 90:1.

Fig. 15. *Bufo vulgaris*, junges fertiges Tier. Sagittalschnitt medianwärts der Choane durch die Mündung der Intermaxillardrüse mit dem flimmernden Hauptausführungsgang des mittleren Drüsenlappens. Die Mundschleimhaut besitzt Flimmerepithel bis \*. Obj. (Leitz) 3, Komp.-Okul. 4 (Zeiß).

Fig. 16. *Bufo vulgaris*, Larve mit Vorder- und Hinterbeinen und langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen. Choanensegel (*S*) noch vollständig erhalten. Sagittalschnitt des Kopfes durch die mediale Wand der Choane. Unter dem Os maxillare (*O. m*) die Zahnleiste, nach der Schnauzenspitze hin unter dem vorderen Ende des Knochens eine zweite unregelmäßige Erhebung \* (vergl. Fig. 17 von *Rana*). Zeiß, Obj. A, Okul. 2. 87:1.

Fig. 17. *Rana fusca*, Larve mit Vorder- und Hinterbeinen mit langem Schwanz. Hornkiefer abgeworfen. Choanensegel vollständig verschwunden. Sagittalschnitt des Kopfes durch die mediale Choanenwand. Unter dem Os maxillare (*O. m*) ist die Zahnleiste (*Zl*) quergetroffen; nach der Schnauzenspitze hin bemerkt man unter dem Knochen eine geringe Einbuchtung der Schleimhaut \*: es ist die Stelle, wo die Zähne zum Durchbruch kommen. (Das Schnittbild dient zum Vergleich mit Fig. 16 von der Kröte.) Zeiß, Obj. A, Okul. 4. 90:1.



Fig. 1.

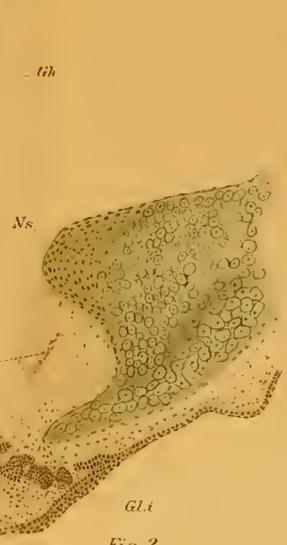


Fig. 2.



Fig. 5.

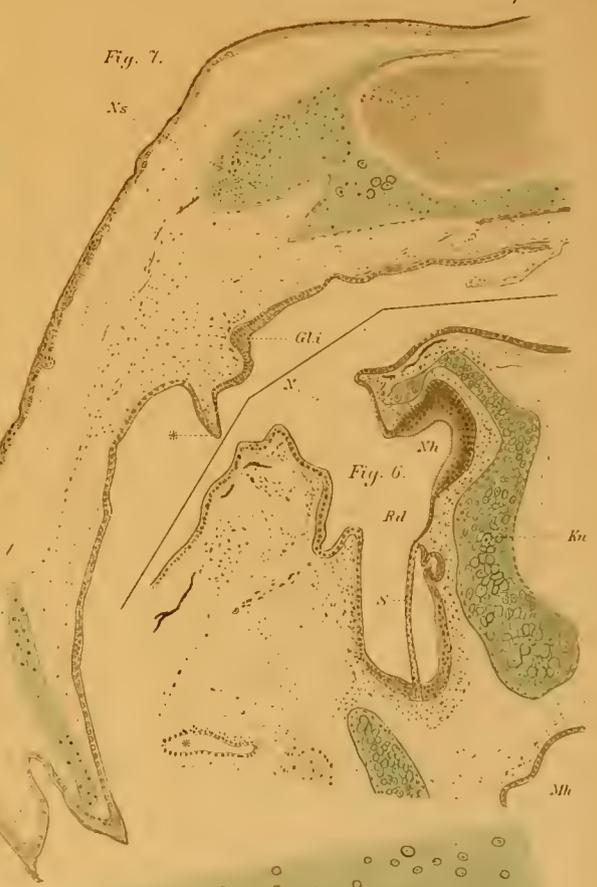


Fig. 7.

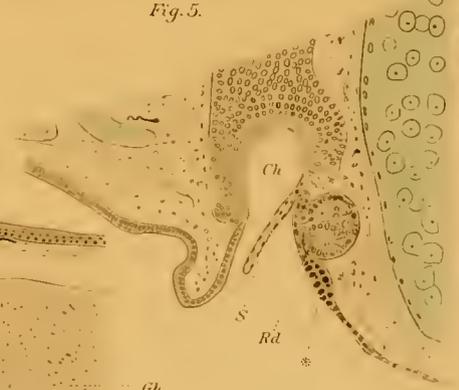


Fig. 8.

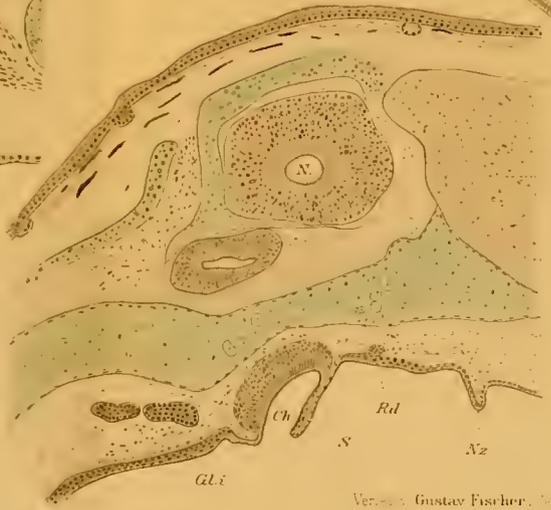


Fig. 4.

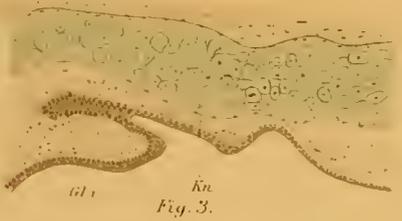


Fig. 3.



Fig. 9.



Fig. 10.



Gh

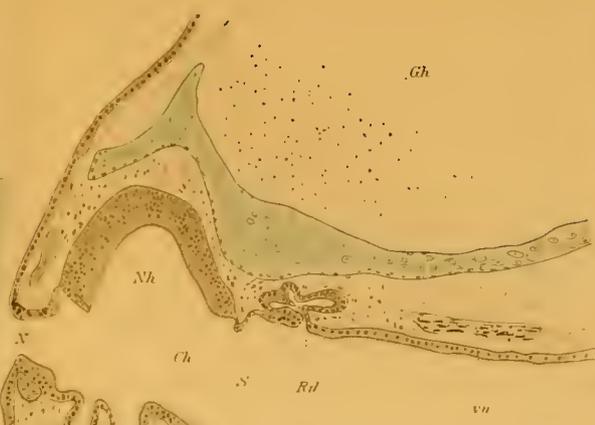


Fig. 11.

Gli

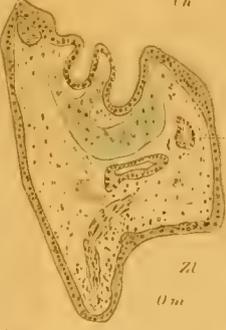


Fig. 12.



Fig. 13.

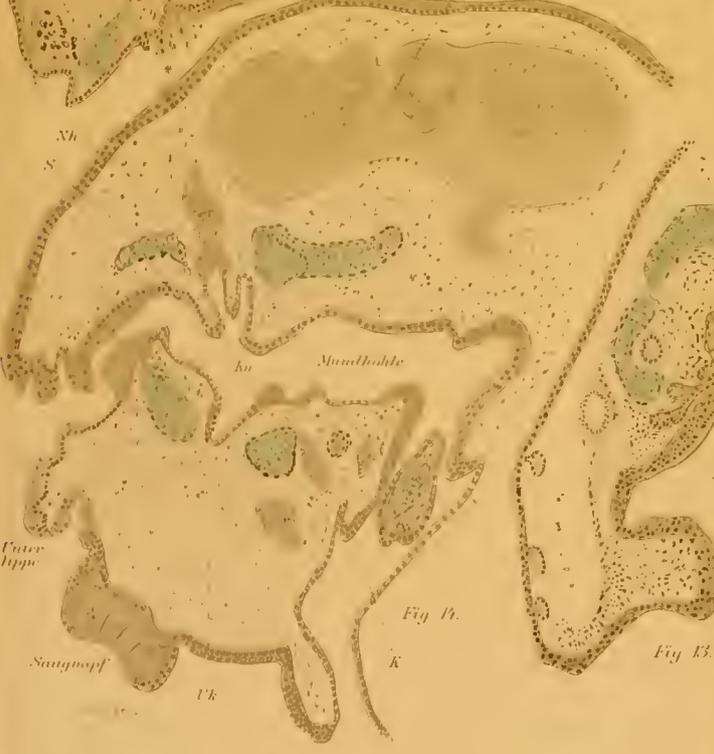


Fig. 15.

Fig. 16.



Fig. 16.

Gustav Fischer.

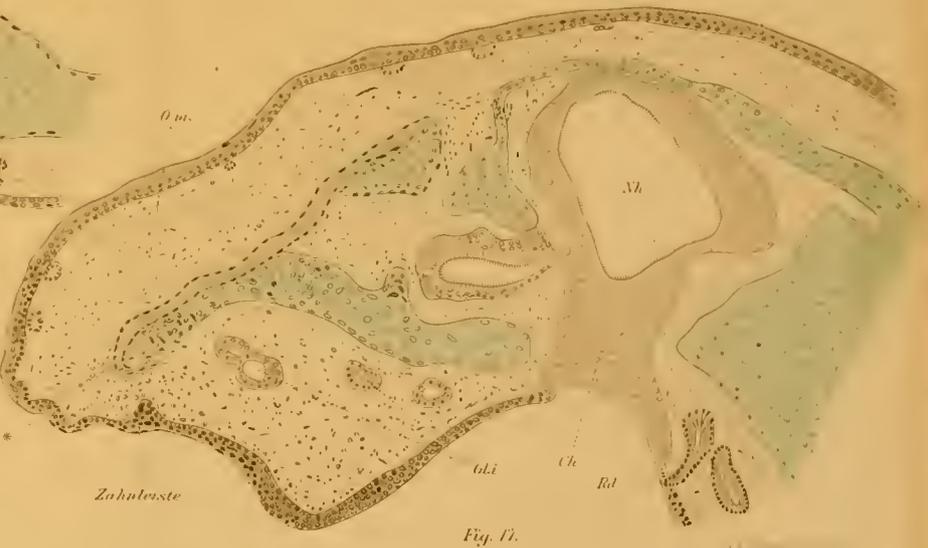


Fig. 17.

# 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: 1906

Band/Volume: [NF\\_34](#)

Autor(en)/Author(s): Oeder Reinhard

Artikel/Article: [Die Entstehung der Munddrüsen und der Zahnleiste der Anuren. 505-548](#)