SEP 27 1907

Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie.

Von

Dr. **Dependorf** in Jena.

Mit 19 Figuren im Text.

Die Vererbung des Gebisses mit seinen verschiedenen Zahnreihen und ihrem Wechsel ist im Wirbeltierreiche als Resultat entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen hervorgegangen und heute eine anerkannte Tatsache. Die Belege hierfür finden wir bei bekannten Autoren, auf deren Darstellungen ich verweise. Mit erhöhter Ausbildung der Zähne stellt sich ein beschränkter Zahnwechsel ein, es entsteht bei den Säugern mit der Heterodontie der Diphyodontismus und Monophyodontismus. Durch die Beschränkung in der Zahl der Dentitionen erhält jede Zahnreihe zeitlich und örtlich schärfer zu bestimmende Grenzen. Mit ihrem Einsetzen können wir von scharf gesonderten Zahnreihen und streng getrennten Zahngenerationen reden. Die Zahnreihen der Säugetiere sind somit denen der jüngsten Vorfahren nicht direkt gleichzustellen, da sie diesen gegenüber als viel kompliziertere und vollendetere Organe auftreten, und selbst die Zahnleiste ist sich anscheinend nicht treu geblieben, wenn wir die enorme Produktivität in Betracht ziehen, die sie bei den niederen Wirbeltieren an den Tag legt. Ihre Tätigkeit hat eine Begrenzung erhalten, bewirkt durch das eigenartige Leben und die Entwickelung der Säugetiere, speziell durch die Bildung nur weniger Zähne bei Verkürzung des Kiefergerüstes.

Bei sämtlichen Säugern unterscheiden wir im Gegensatze zu den niederen Wirbeltieren daher nur zwei funktionierende Zahnreihen, die erste oder die Milch- und die zweite oder die Ersatzdentition. Bei den höheren Säugern wird im allgemeinen ein Uebergewicht der Ersatzdentition angenommen, da diese Zahnreihe während des größten Teiles des Lebens funktioniert, ohne bei dieser Annahme besondere Rücksicht auf die Stellung der Molaren zu

nehmen. Es ist aber meines Wissens als ganz sicher anzunehmen, daß die erste Dentition von vornherein der Ersatzdentition gleichberechtigt gewesen ist. Daß dieser beschränkte Zahnwechsel eine Eigenart sämtlicher Säugetiere darstellt, wird dabei stillschweigend angenommen ebenso wie die Persistenz der ersten Molaren, ohne die Beweise für die niedrigsten Säugetierklassen zu fordern oder zu erbringen.

Die Entstehung dieser beiden Dentitionen aus der großen Menge ererbter Zahnreihen heraus hängt schließlich aufs engste mit der Frage nach der Entstehung der Säugetierzähne zusammen.

Man rechnet hierbei nicht nur mit der Tatsache, daß diese Zustände ein einfaches Ergebnis der Vererbung und Anpassung darstellen, und sieht nicht nur ihr Zustandekommen in dem Gesetz der Einschränkung der Zahl der Dentitionen unter Spezialisierung der Einzelzähne, sondern hat auch geglaubt, diese Entstehung durch besondere Theorien unterstützen zu müssen, und somit seine Zuflucht in manchen Dingen zu Hypothesen genommen.

Weder vergleichend-anatomisch noch ontogenetisch ist aber die Wissenschaft bisher im Stande gewesen, eine genügende Erklärung für diese den niederen Wirbeltieren gegenüber besonderen Zustände des Säugetiergebisses zu geben.

Der Vorgang des ganzen Entwickelungsprozesses hat nebenbei zu vielen Fragen Gelegenheit gegeben, aber keine ausreichend beweiskräftige Antworten erhalten. Gleichwohl sind die Untersuchungen zumal von den Embryologen auf ein bestimmtes Gebiet gelenkt worden und haben in neuerer Zeit manche Gesichtspunkte eröffnet, die möglicherweise zur Aufklärung dienen können.

Seit den eingehenden Untersuchungen von Kükenthal und Röse über die Entstehung der Molaren ist eine große Anzahl Odontologen bemüht gewesen, die sogenannte Konkreszenztheorie, welche von beiden Forschern ungefähr gleichzeitig, aber in verschiedener Form begründet wurde, im Interesse der phyletischen Entwickelung des Zahnsystems der Säugetiere zu stützen oder zu Fall zu bringen. In neuester Zeit haben sich besonders Woodward, Leche, Tims, Adloff, Stach, Stehlin und andere mit dieser Frage eingehender beschäftigt. Ich habe bereits gelegentlich meiner Arbeit über das Zahnsystem der Marsupialier dieser Frage ein besonderes Kapitel gewidmet, das die Resultate meiner Untersuchungen im Lichte der Konkreszenztheorie erscheinen lassen

sollte. Das Ergebnis meiner Untersuchung war gerade in Bezug auf diese Frage außerordentlich umfangreich. Im Laufe der Jahre seit dem Erscheinen dieser Arbeit habe ich die Anschauungen der verschiedensten Autoren mehr und mehr kennen gelernt und muß gestehen, daß ich durch die Veröffentlichungen der jüngsten Jahre meine Ansicht aus früherer Zeit geändert habe.

Der Zweck der Konkreszenztheorie wird den meisten geläufig sein; gleichfalls darf ich die Evolutionstheorie von Cope und Osborne, welche auf dem Wege der Differenzierung das Gleiche zu erstreben sucht, als bekannt voraussetzen. Genaueren Aufschluß hierüber gibt die Arbeit von Adloff: „Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen".

Die erste Theorie läßt, kurz gesagt, die Mahlzähne und in erweiterter Form sämtliche Zähne der Säugetiere aus allmählicher Verschmelzung verschiedener reptilienähnlicher Zähne und Zahnreihen hervorgehen. Hierbei beteiligen sich die Keime aller früheren Dentitionen. Derartige Verschmelzungen fanden nach Meinung der Vertreter dieser Theorie im Bereiche des ganzen Kiefers statt, mit Sicherheit bei Molaren, Prämolaren und Eckzähnen, vielleicht auch bei den Schneidezähnen, und wurden dadurch eingeleitet, daß sich mehrere einfache Zahnkeime der Vorfahren hintereinander wie nebeneinander zu einem einheitlichen Gebilde zusammenschlossen. Aus diesem Stammzahn entwickelten sich nach und nach durch äußere mechanische Einflüsse, wie durch Vererbung die verschiedenen Formen der heutigen Gebisse.

Auf ganz anderem Wege erklärt die Evolutionstheorie die Entstehung der Säugetierzahnformen. In äußerst geistreicher Weise lassen Cope und Osborne aus einem einfachen Kegelzahn durch allmähliche Entwickelung von Höckern, Leisten und Halbmonden auf den Kronen der Zähne den komplizierten Säugerzahn hervorgehen. Der Zahn entsteht aus sich selbst heraus durch Anpassung und Uebung im Laufe einer unendlich langen Zeit. Seine Entstehung verdankt er nur dem Einflusse der Kautätigkeit, Nahrungsaufnahme und Vererbung.

Es neigen die Paläontologen mehr zur Evolutionstheorie, die Embryologen dagegen zur Konkreszenztheorie.

Doch beide Theorien befriedigten manche Forscher nicht. Nach Ansicht einiger Embryologen ist bis zum trituberkulären Typus die Evolutionstheorie ganz unwahrscheinlich, ja mechanisch unmöglich, von hier an aber vielleicht einwandsfrei. Aus der dreihöckerigen Grundform lassen sich sämtliche Säugetierzahnformen herleiten.

Nach dem Urteil der Paläontologen ist die Konkreszenztheorie gänzlich zu verwerfen.

In der Tat ist sie augenblicklich nicht viel fester gestaltet als der erste Abschnitt der Evolutionstheorie; sie weist noch manche große Lücke auf, die zu schließen wohl kaum gelingen wird. Trotz des reichlich vorhandenen embryologischen Materials sind die Beweise noch sehr unsicher, wahrscheinlich unmöglich.

Die Mängel beider Theorien hat der Embryologe durch ihre gegenseitigen Vorzüge zu ersetzen versucht und hat beide Theorien in der Weise kombiniert, daß bis zur Bildung des trituberkulären Zahnes die Verschmelzungen und nachher Differenzierungsprozesse eine Rolle spielen. Die Schwierigkeiten s c h e i n e n auf diesem Wege allerdings am leichtesten behoben.

Bei der Durchsicht der letzten Arbeiten auf dem Gebiete der Konkreszenztheorie sind mir doch einige recht ernste Bedenken gegen die Art der Beweisführung gekommen. Vor allen Dingen kann ich mich nicht mit der Ansicht von Adloff einverstanden erklären, daß „wir erst jetzt sicheren Boden unter unseren Füßen fühlen und nun mit vollem Recht annehmen können, daß ebenso wie eine Verschmelzung von Zahnkeimen verschiedener Dentitionen, auch wenn hierfür noch sichere Beweise fehlen, vielleicht immer fehlen werden, eine Verschmelzung hintereinander gelegener einfacher Kegelzähne gleichfalls wirklich stattgefunden hat".

Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob die Anschauung über die Auffassung der Art der Konkreszenztheorie bei den einzelnen Embryologen durchaus divergent und unsicher ist, daß im allgemeinen eine ganz unbewußte Einschränkung der Theorie gegenüber ihrer ersten Auffassung Platz gegriffen hat.

Kükenthal hat seine Theorie gar nicht in dem Sinne aufgefaßt, wie sie von Gegnern und auch von Anhängern vielfach dargestellt wird. Offenbar sind mit dieser ursprünglichen Theorie die Ansichten von Röse verquickt und hinterher von den Autoren nicht wieder getrennt worden. Kükenthal nimmt an, daß durch teilweise Verschmelzung der Zahnserien der Reptilien von den mehrfachen Zahnreihen nur noch zwei übrig geblieben sind. „Die Umwandlung der Reptilienzähne in Säugetierzähne geschieht in der Weise, daß bei der eintretenden Kieferverkürzung die Zahnkeime der einspitzigen Reptilienzähne mehr und mehr aneinander rücken und zu mehrspitzigen Zähnen, den ursprünglichen Backenzähnen der ersten Säugetiere, gruppenweise verschmelzen."

Hingegen hat Kükenthal die wenig glückliche Idee von Röse,

daß die Ausbildung einzelner kegelförmiger Schmelz- und Dentinkappen an der Spitze der Backenzahnanlagen für die Verschmelzung aus mehreren kegelspitzigen Einzelzähnen der Reptilien beweisend sein soll, von der Hand gewiesen. Er hat nie daran gedacht, daß die Entwickelung des heutigen komplizierten Backenzahnes der Säugetiere uns einen Aufschluß über die ersten stammesgeschichtlichen Vorgänge würde geben können.

Leider hat die Anschauung von Röse, die in der absoluten Gleichstellung der Zacken der heutigen Säugetierzähne mit den Spitzen von Reptilienzähnen gipfelt, eine weite Verbreitung gefunden. Es scheint wenig bekannt zu sein, daß diese biologisch ganz hinfällige Annahme von vielen Autoren widerlegt worden ist, ja von Röse selbst eine Abänderung erfahren hat. Sicherlich ist hierdurch die Konkreszenztheorie in ungünstigem Sinne beeinflußt worden.

Wenn ich nun gegen die Aeußerungen von Adloff u. a. Stellung nehme, so geschieht das nicht in der Absicht, die Konkreszenztheorie zu verwerfen, sondern in der Ueberzeugung, daß sie in ihrer bisherigen Auffassung nicht haltbar ist, und die bislang angeführten Beweise keine Beweise für die Konkreszenztheorie sind.

Wir erschweren uns ganz offenbar den gesamten Vorgang in der Entwickelung des Säugerzahnes durch den Ausdruck „Verschmelzung". Man stellt sich darunter einen äußerlich sichtbaren und in seiner Entwickelung nachweisbaren, aktuellen Prozeß vor, der aber in Wirklichkeit gar nicht vorhanden sein kann. Wenn vom Verschmelzen einzelner einspitziger Reptilienzähne zu einer mehrspitzigen Gruppe die Rede ist, so stellt sich der Leser diesen Vorgang offenbar in der Weise vor, daß ein Kegelzahn nach dem anderen zusammentritt und nun verschmilzt. Das ist aber gar nicht in dieser Form aufzufassen, sondern die Vertreter der Konkreszenztheorie sagen, weil sie sich den Vorgang nicht anders vorstellen können, mehrere einzelne Zahnkeime der gleichen wie nebeneinander befindlicher Dentitionen verschmelzen zu einem Zahn, oder die Molaren enthalten das Material der ersten und zweiten Dentition, oder die Summe aller übrigen früheren Zahnreihen ist bei den diphyodonten Säugern in die zwei Dentitionen zusammengedrängt. Wie wir sehen, drücken sich die Anhänger in ihren Definitionen sehr vorsichtig, aber nicht immer gleichartig aus, denn an anderer Stelle wird wieder von dem Verschmelzen hintereinander gelegener einfacher Kegelzähne gesprochen.

Solche Definitionen führen zu Irrtümern, beweisen allerdings auch gleichzeitig, daß der Vorgang der Verschmelzung sehr ver-

schieden aufgefaßt wird und selbst der einzelne sich nicht klar darüber ist.

Andererseits wird durch die Definition: „die Dentitionen der Säuger enthalten das Material mehrerer Reptiliendentitionen, und die Molaren der Säuger enthalten das Material der ersten und zweiten Dentition" der Begriff der Verschmelzung überhaupt ausgeschlossen, denn diese Erklärung besagt gar nichts. Daß lebensfähiges Zahnleistenmaterial nicht verloren geht, die Verteilung dieses Materials je nach der Größe der Zahnzahl verschieden vor sich gehen muß, die Form und Größe der Zähne eine entsprechende Leistung und Masse seitens der Zahnleiste verlangt, ist doch ein ganz natürlicher Vorgang, der sich von selbst versteht. Damit ist aber der Verschmelzungsvorgang selbst keineswegs erklärt oder bewiesen.

Nach den Ergebnissen der embryologischen Untersuchungen läßt sich ein Verschmelzungsprozeß bei der Anlage der Säugetierzähne nicht nachweisen. Die tatsächlich beobachteten Fälle von Verwachsungen oder Verschmelzungen von Zähnen und Zahnanlagen der gleichen oder verschiedenen Dentitionen ist eine ganz zufällige Erscheinung, wie die Dentes geminati des Menschen, und auf besondere Veranlassungen zurückzuführen. Sie können ebensowenig wie die sogenannten labialen und lingualen Verschmelzungen der Zahnleistenfortsätze mit den benachbarten Zahnanlagen einen Beweis für das tatsächliche Entstehen des Säugerzahnes aus mehreren Reptilienzahnkeimen liefern, sondern nur eine Erklärung für die Entstehung einer Verschmelzung sonst normaler Zähne abgeben. Hierher gehören auch die Befunde von Zahnverschmelzungen bei Schwalbe und Kükenthal. Schwalbe hat im Gebißsystem des Menschen ontogenetisch die Verwachsung des medialen oberen Milchincisivus mit der sich frühzeitig entwickelnden Krone seines Ersatzzahnes beobachtet. Kükenthal hat bei Phocaena communis die Verschmelzung eines Ersatzzahnkeimes mit der Hauptzahnanlage in der Gegend der Molaren nachgewiesen.

Und doch! Müssen wir nicht einen Vorgang annehmen, der ähnlich einer unsichtbaren Verschmelzung den Säugerzahn aus einer kompakteren Masse hervorgehen läßt als den einfachen Reptilien- oder richtiger Amphibienzahn? Wie ließe sich denn sonst die eigentümliche Tatsache erklären, daß die konischen Zähne der Wale, einherhergehend mit der sekundären Verlängerung der Kiefer durch Teilung, aus zusammengesetzten Zähnen entstanden sein sollen?

Diese Tatsache des Zerfalles oder des Zerlegtwerdens des

Säugerzahnes in einzelne Teile ist auch bei anderen Säugern, besonders bei den Beuteltieren zu beobachten, sie betrifft aber hier wie dort in erster Linie rudimentär werdende Glieder. Sie ist also ein regressiver Prozeß.

In der meiner Ansicht nach falschen Auffassung, daß die rückwärts verlaufende Auflösung eines Organes bei seinem Ausfall ohne pathologische Prozesse ein Bild seiner ursprünglichen Entwickelungsphasen im ganzen wiedergibt, könnten die eben erwähnten Tatsachen einen Rückschluß zulassen. Hierbei stellt sich anscheinend heraus, daß sich die Zahnanlage des Säugers in verschiedene Zahnkeime auflöst: Zahnkeime, aus denen sich kleinere und minderwertige Zähnchen entwickeln können. In Wirklichkeit entstehen aus verkümmerten Organen jedoch immer wieder verkümmerte Teile.

Diese Beobachtung des Auflösens in mehrere Teile machen wir aber auch bisweilen bei anscheinend normalen, aber ausfallenden Zahnanlagen. Kleinere Ausläufer schnüren sich ab, können selbständig werden und kleine Kegelzähne bilden oder auch wieder mit der Anlage als Außenhöcker verwachsen. Solche Befunde sind aber nicht beweiskräftig für eine Erklärung der Konkreszenztheorie. Die regressive Entwickelung der Zahnkeime des Säugers gibt der Zahnleiste das Vermögen, in einen solchen Zustande überzugehen, wie er zu Zeiten der Reptilien oder Amphibien bestanden hat.

Daß der Säugerzahnkeim im Stande ist, aus einem Teile mehrere zu gestalten, liegt nicht an der Eigenart des Zahnkeimes, sondern an der Eigenart der Zahnleiste, die darin besteht, über den Untergang der eliminierten Zahnanlagen hinaus ihre fruchtbringende Tätigkeit fortzusetzen. Denn was wir an neuen Keimen bei den reduzierten Anlagen sehen, ist weniger ein Teil dieser selbst, als ein neuer, von der Zahnleiste aus entwickelter Fortsatz, der ohne Rücksicht auf die Zahnanlage und die bereits vorhandenen Fortsätze entsteht (Fig. 1). Ueberhaupt ist das Verhalten der Zahnleiste in diesen Fällen ebenso maßgebend wie bei Beurteilung der Entstehung der Säugetierzähne. Gegenüber den Zuständen bei niederen Wirbeltieren imponiert die Zahnleiste beim Säuger von vornherein durch einen breiten, derben Strang, der erst allmählich in die muköse Schicht herabwuchert. Sie ist kräftiger und solider entwickelt als bei den Reptilien, Amphibien und Fischen, wächst langsamer weiter, ohne sich zu

teilen oder vorzeitig einen Fortsatz abzugliedern. Scheinbar hat sie die Fähigkeit, sich wiederholt zu verjüngen, eingebüßt; durch den Ausfall vieler Glieder und das geringe Bedürfnis für Ersatz wurde diese Tätigkeit eingeengt, ohne daß ihre Kraft damit erschöpft wäre. Sie ist ein Organ mit ständigen, embryonalen Fähigkeiten. So gut wie die Einschränkung erfolgt, die Kräfte geschont und latent werden durch die geringe Zahl von Zahnanlagen, ebenso gut kann durch einen neuen Reiz die schlummernde Tätigkeit geweckt werden.

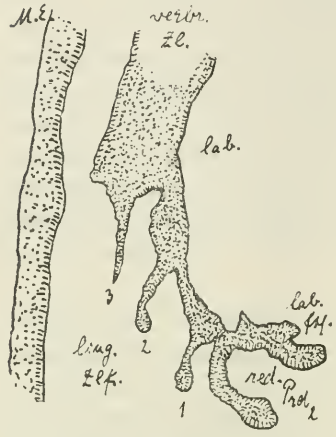

Fig. 1. Zahnkeim des reduzierten unteren 2. Prämolaren von Trichosurus vulpecula mit verbreiterter Zahnleiste, 3 freien lingualen Zahnleistenfortsätzen sowie einem labialen Ausläufer.

Aeußerlich verschieden gegen früher, ist die innere Kraft dieser Leiste die gleiche geblieben. Nur wird ihr Schaffensdrang mehr und mehr abhängig von dem Wachsen und Gedeihen ihrer Glieder, ein Einfluß, der so weit reichen kann, daß er mit Verlust der Zähne bis zum Untergang der Zahnleiste führt (vergl. Echidna). Die Arbeit und das Leben der einzelnen Glieder beeinflußt die Tätigkeit des Organes, eingeschränkt durch massige Entwickelung der Kiefer und die festgefügten Zahnreihen.

Durch diese Abhängigkeitsbeziehungen bekommt die Zahnleiste morphologisch eine andere Stellung. Das durch Anpassung und Vererbung festgestellte, unbewegliche Gebiß beschränkt die Zahl der Dentitionen, die Verkürzung des Kiefers und die zunehmende Größe der Zähne beschränkt die Zahl der Glieder.

Gebrauch und Nichtgebrauch, Anpassung und Vererbung sind die Faktoren bei der ganzen Entwickelung. Ein Organteil entwickelt sich besser infolge seiner günstigeren Lage und größeren Inanspruchnahme als der andere auf Kosten der übrigen. Nicht durch Verwachsen oder Verschmelzen der einzelnen Glieder, sondern durch Ausfall und Untergang der Ueberflüssigen kommt die spezialisierte Form des Säugerzahnes zu stande, treu dem Prinzip der Anpassung und Vererbung, durch das die spezialisierten Zähne der Fische, Reptilien gleichfalls herangezüchtet wurden.

Der Ausfall der Zähne geschieht ja noch heute, die Entstehung neuer Gebißformen auf Kosten dieser noch heute, ohne daß von einer Verschmelzung in solchem Sinne, wie Röse die Entstehung der Molaren auffaßt, die Rede sein kann. Aber auch die Ansicht von Adloff nach der Kükenthalschen Theorie sagt mir nicht zu. Adloff meint, daß die Verwachsung während der Umwandlung der Ahnen der Säugetiere in solche stattgefunden habe. Er nimmt offenbar eine direkte Verschmelzung der Zahnkeime an. „Verlängertes Eileben und das Erfordernis einer möglichst raschen Verbesserung des Kauapparates mögen hierzu beigetragen haben."

Abgesehen davon, daß dieses sehr allmählich von statten gegangen ist, halte ich den Vorgang in Form einer durchgängigen, von der Natur beabsichtigten Verschmelzung nebeneinander liegender Zahnkeime für unmöglich. Zufällige, einzeln vorkommende Verschmelzungen sind hiermit nicht gemeint. Die Verkürzung der Kiefer führt zur Beseitigung von Zähnen, nicht zum Zusammenrücken einzelner Zähne oder Zahnanlagen. Zudem müßten die Zahnanlagen, welche miteinander verschmelzen sollen, doch sämtlich nahezu die gleiche Entwickelungsstufe einnehmen, denn verkalkte und unverkalkte Anlagen, miteinander verschmolzen, dürften kaum ein brauchbares Gebilde abgeben. Normalerweise entwickelt sich die nächstfolgende Anlage bei Amphibien und Reptilien nicht eher, als bis die vorherige eine bestimmte Größe erreicht hat. Ein überall gleichmäßig erfolgender Stillstand in der Entwickelung der Zahnkeime scheint aber ausgeschlossen, er würde nur zur Verkümmerung führen. Anzunehmen ist hingegen, daß einzelne Keime während des verlängerten Eilebens durchbrechen und ausfallen, andere im Kiefer verbleiben und verkümmern, und wieder andere zu brauchbaren Zähnen auf Kosten der zu Grunde gehenden auswachsen. Die unbrauchbaren überzähligen Zähne gehen zu Grunde und verschmelzen nicht. Der Zahn erhält Material zu seinem Aufbau, solange er in Funktion steht, die Zahnleiste nimmt dieses Material zurück, sobald der Zahn funktionslos wird, und verwendet es, wo es angebracht ist.

Zahnleiste und Zahnkeime werden vererbt mit der Tendenz, sich zu vervollkommnen. Ganz allmählich entsteht aus dem wurzellosen, nur in der Schleimhaut sitzenden Selachierzahn der bewurzelte, fest im Kiefer sitzende Säugerzahn. Die Zahnanlage wird allmählich komplizierter; aus der einfachen Anlage des Selachier-

zahnes entwickelt sich ganz langsam die formvollendete, hochorganisierte Zahnanlage der höheren Säuger. Das sind Eigenarten, die sich mit Hilfe der Zahnleiste als dem mütterlichen Organ aus den einzelnen Keimen von selbst herausbilden, sobald sie funktions- und lebensfähig sind und bleiben. Ausgeschiedene Glieder werden nicht unterhalten, und solche Glieder finden wir zu jeder Zeit der Entwickelung des Zahnsystems. Nicht nur bei den Fischen, sondern viel mehr noch bei den Amphibien und Reptilien, wie später bei den Säugern, fallen aus der anfangs großen Zahl von Dentitionen und Zähnen ganze Serien, wie innerhalb der Serien einzelne aus. Wir wissen, daß vor den persistierenden Zahnreihen der Amphibien eine Reihe von Zahnreihen zu Grunde gegangen ist, daß innerhalb der späteren einzelne Zähne sich durch besondere Größe auszeichnen und länger funktionieren als die benachbarten, die allmählich verkümmern; wir wissen das Gleiche von den Reptilien, wo die Differenzierung schon bedeutender wird und die Zähne in Verbindung zum Kiefer treten, daß schon ihre beschränkte Dentition Vorgänger besitzt, die ganz frühzeitig zu Grunde gehen; wir wissen schließlich, daß auch bei den Säugern vor der funktionierenden Milchdentition und nach der Ersatzdentition Reste ausgefallener Zahnreihen zu finden sind. Von den vielen Zahnreihen werden die ersten und letzten im Laufe der Phylogenese beständig abgestoßen. Nur bestimmte Serien funktionieren und in diesen wiederum nur die kräftigsten Glieder. Umformungen des Gebisses gehen tagtäglich vor sich in allen Systemen: Umformungen, die embryologisch zu konstatieren sind.

Jede neuentstandene Zahnform ist für die Tiergruppe ein Neuerwerb, während Dentitionen und Zahnwechsel eine ererbte Eigenschaft darstellen.

Das Auftreten der verschiedenen Reste alter Dentitionen ist es auch, welches den Anhängern der Konkreszenztheorie in letzter Zeit die beste Stütze abgegeben hat, und zwar das Auftreten prälaktealer und postpermanenter Dentitionen in Verbindung mit den Zahnanlagen der funktionierenden Zähne. Man hat verschiedentlich beobachtet, daß Zahnleistenmaterial verschiedener Dentitionen sich augenscheinlich an der Bildung der Säugerzähne, besonders der Molaren beteiligt. (Fig. 2—7.) Dieses Schmelzleistenmaterial stammt von Ausläufern, seitlichen Sprossen der Zahnleiste, die sich über oder seitlich der benachbarten bestehenden Zahnanlage zeigen und mit dieser in Verbindung treten. „Sie bilden dadurch die linguale, bezw. die labiale Wand der Zahnanlage und tragen

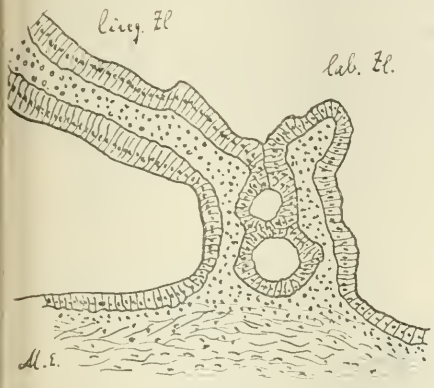

Fig. 2.

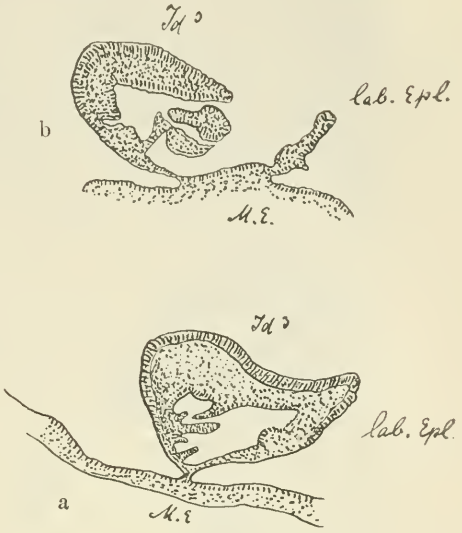

Fig. 3a und b.

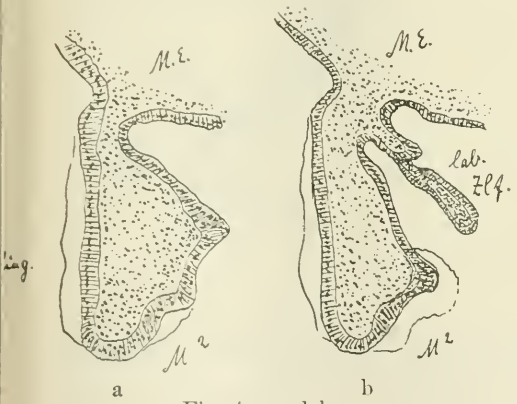

Fig. 4a und b.

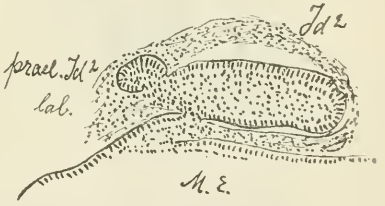

Fig. 5.

Fig. 2. Zahnleisteneintritt in der Gegend der Molaren im Oberkiefer von Phascolarctus. Die Zahnleiste besteht aus zwei getrennten Teilen, einer reduzierten labialen und einer normalen lingualen Epithelleiste.

Fig. 3a und b. Eine scheinbare Verwachsung der labialen Epithelleiste mit dem lingualen Zahnkeim von Id^3 bei Phascolarctus. Diese Vereinigung besteht nur vorübergehend bei a und hängt mit der besonderen Schnittführung auf dem jungen Stadium zusammen. Bei b ist diese Leiste selbständig und bleibt auch so auf den älteren Stadien.

Fig. 4a und b. Eine angebliche Verschmelzung der labialen Epithelleiste mit M^2 von Phascolarctus. Die labiale Epithelleiste ist nur vorübergehend auf diesem Stadium mit dem lingualen Zahnkeim verbunden und emanzipiert sich später (cf. Fig. 12).

Fig. 5. Eine scheinbare Verschmelzung des prälaktealen Zahnkeimes von Id^2 mit dessen Zahnkeim bei Trichosurus. Dieses labiale Anhängsel löst sich späterhin von der lingualen Anlage ab und geht zu Grunde.

so zu ihrer Vergrößerung, bezw. zu ihrer Verbreiterung bei. Am Aufbau der ersten Dentition beteiligt sich noch die prälakteale Zahnserie, und ebenso wird auch die permanente Dentition das Material mehrerer Reptiliendentitionen in sich enthalten."

Diesen Ansichten Adloffs, die sich den Betrachtungen Kükenthals anschließen, habe ich noch vor kurzem zugestimmt und sie auch in meiner Arbeit über das Zahnsystem der Marsupialier zu

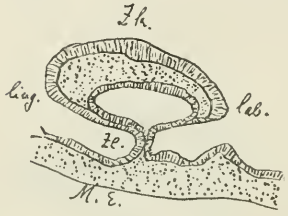

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6. Labiale und linguale Epithelleiste (eig. Zahnleiste) umgrenzen einen Zahnkeim bei Dasyurus. Die labiale Leiste löst sich auf den älteren Stadien mit kolbiger Verdickung ab und geht zu Grunde.

Fig. 7. Ablösung, nicht Verschmelzung des lingualen Zahnleistenfortsatzes von M_3 bei Aepyprymnus rufescens.

Fig. 8. Die Zahnanlage von M^1 bei Phascolarctus mit 2 labialen und einem lingualen Zahnleistenfortsatz. Alle diese Fortsätze sind einander ursprünglich gleichwertig, zum Teil bereits abgelöst von der Anlage des M^1, zum Teil in Ablösung begriffen.

verteidigen gesucht. Heute stehe ich nach nochmaliger reiflicher Ueberlegung der bestehenden Tatsachen und Beobachtungen auf einem anderen Standpunkt. Ich habe die Ueberzeugung, daß bei Beurteilung dieser merkwürdigen Verschmelzungen und Verwachsungen ein fundamentaler Fehler begangen wird. Sie können keinesfalls einen Beweis für die Konkreszenztheorie abgeben. Prälakteale und postpermanente Zahnkeime, Zahnanlagen, Zahn-

leistenfortsätze habe ich in großer Menge bei den Marsupialiern nachgewiesen, so konstant, daß bei einigen Species, wie z. B. Phascolarctus, ihr Erscheinen als typisch gelten muß, z. B. Fig. 8. Bei den Placentaliern sind diese Reste — denn es sind Reste — niemals konstant; bei einer Anzahl von niederen Säugern werden sie hier und dort in Verbindung mit der benachbarten Zahnanlage oder frei als rudimentäre, kleine Keime oder gleichmäßig auslaufende Fortsätze gefunden. In manchen Fällen sind sie so winzig, so unbedeutend, daß sie kaum erwähnenswert erscheinen (cf. Adloff, Arbeit I, Fig. 7; III, Fig. 10, 11, 12, 76; V, Fig. 2); in anderen Fällen einseitig gedeutet (Arbeit I, Fig. 8; III, Fig. 32, 37, 63, 64, 65), in denen es sich meiner Ansicht nach nur um zufällige Fortsätze der persistierenden Zahnkeime handelt.

Aus dem Zusammenhange, den diese Teile bisweilen mit den bestehenden Zahnanlagen zeigen, hat man geschlossen, daß die Leisten, Fortsätze etc. zu der Anlage hinzutreten, um sie zu verstärken (Fig. 2—8). Dieser Annahme folgte ich auch. In Wirklichkeit verhält sich aber dieser Prozeß gerade umgekehrt. Die Zahnleistenfortsätze verschmelzen nicht mit den Anlagen, sondern sie lösen sich nach ursprünglich gemeinsamer Anlage von ihnen ab, bezw. stehen ganz naturgemäß im Beginn der Zahnentwickelung mit der gemeinsamen Zahnleiste und ihren Keimen in engster Fühlung und werden im Laufe der Weiterentwickelung von der gemeinsamen Zahnleiste abgetrennt zu einer Zeit, wo die Anlage des persistierenden Zahnes noch in enger Berührung mit der Zahnleiste steht. Diese Fortsätze und Ausläufer mit teilweise verdickten freien Enden sind die überzähligen, aber noch vererbten Keime ausgefallener Dentitionen. Sie werden ganz oder stückweise wieder vollständig, indem sie sich nach und nach, bald früher, bald später nach Anlage des Hauptkeimes von der gemeinsamen Zahnleiste emanzipieren. Wegen der nahen Berührung mit der benachbarten Zahnanlage ist es auch möglich, daß selbst mehrere Teile mit der persistierenden Zahnanlage noch im Zusammenhange bleiben, wie es die Fig. 3 und 8 zeigen. Derartige Reste sind, wie die Serien und der weitere Verlauf der Entwickelung zeigen, für die Entwickelung der Hauptanlage ganz belanglos.

Adloff beschreibt einen Fall einer derartigen angeblichen Verschmelzung in folgender Weise: „Dicht hinter der Anlage von Id. 3 erscheint labial der Schmelzleiste, von ihr ausgehend, ein am Ende kolbig verdickter Epithelzapfen; derselbe wird mit jedem

Schnitte größer und strebt offenbar einer Vereinigung mit der lingual liegenden Schmelzleiste entgegen. Eine derartige Vereinigung findet auch statt, damit eine bedeutende Beteiligung des prälaktealen Restes an ihrer Bildung."

Der Vorgang spielt sich im Verlaufe der Schnittserien in dieser Weise ab, darf aber nicht in gleicher Weise gedeutet werden als eine Vereinigung, die erstrebt wird. In Wirklichkeit löst sich mehr und mehr von dem lingualen Zahnkeime ein selbständiger Zweig ab, sein vorderer Teil ist bereits selbständig geworden, während der hintere mit seinem distalen Teile die mesiale Wand der Zahnanlage begrenzt. Körperlich gedacht, ist dieser Strang eine Leiste, die nur mit ihrem hinteren Ende die Zahnanlage berührt, während sie sonst vollständig frei ist. Sie bildet eine Art Brücke zwischen Mundhöhlenepithel und Zahnanlage. Aehnlich sind auch andere Befunde früher von mir zu Unrecht gedeutet worden, die Lagebeziehungen der Leiste zu den lingualen Anlagen nicht richtig erkannt (vgl. die Textfig. 3a, b, 4a, b, und 9a, b). Bisweilen liegt der sogenannte prälakteale Keim zwischen zwei Anlagen, und sobald er aus dem Gesichtsfeld als selbständiger Keim verschwindet und in die gemeinsame Zahnleiste aufgeht, hat es den Anschein, als ob er zu der lingualen Zahnleiste in enge Beziehungen getreten wäre. Bedurften die Säugerzähne, vorzüglich die Molaren, in der Tat des prälaktealen und postpermanenten Materials, und wäre es mit deren Anlagen verschmolzen, wozu würden die prälaktealen und postpermanenten Ueberreste bald mehr, bald weniger entwickelt, als vollkommene, selbständige, wenn auch reduzierte, Zahnkeime immer wieder auftreten?

Alle jene Fälle, bei denen bisher von einer Verschmelzung die Rede war, sind also das Gegenteil, Trennungsvorgänge. Sie täuschen gerade dort Verschmelzungen vor, wo es auf jugendlichen Stadien überhaupt oder auf älteren Stadien noch bei einer Verbindung zwischen labialer Zahnleiste und lingualem Zahnkeime auf der Schnittserie geblieben ist. Bei weiterer Entwickelung der lingualen Zahnanlage kommt es dann in späteren Stadien zu einer vollständigen Trennung. Der prälakteale oder postpermanente Keim, gleichviel ob reduziert oder nicht, bleibt selbständig. (Fig. 9—11.) Unter günstigen Bedingungen, die aber meistens fehlen, wächst er mitunter weiter aus zu einem kleinen Zähnchen. Wo wir solche verkümmerte Fortsätze nicht finden, sind sie bereits vollkommen in sich zerfallen und aufgelöst. Je höher das Säugetier entwickelt ist, desto weniger finden wir daher diese Teile, bei den Marsupialiern als einer tiefstehenden Gruppe aber um so mehr.

Es sind dies Reste der ererbten, verkümmerten Zahngenerationen, welche zu keiner hohen Ausbildung befähigt sind. Nur in sehr wenigen Fällen wachsen sie, zumal labial, weniger lingual zu selbständigen Zapfen heran, die selbständig bleiben oder bisweilen mit der benachbarten Zahnanlage verschmelzen können. Solche Fälle, in denen die Zahnkeime der zweiten, bezw. der dritten oder prälaktealen Dentition zu kleinen Zapfenzähnen auswachsen, dürfen

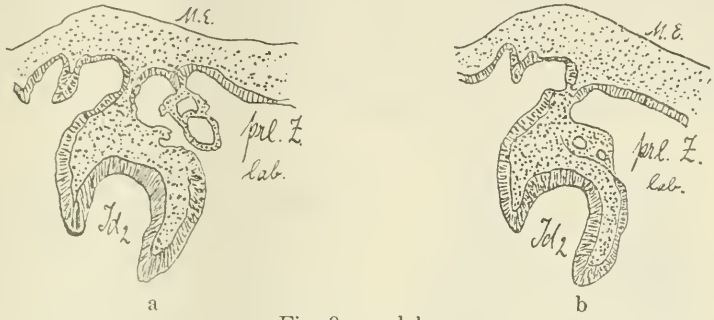

Fig. 9 a und b.

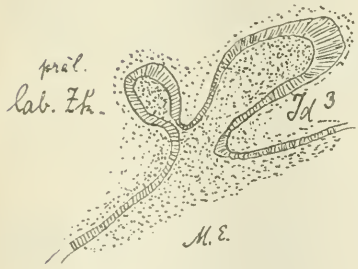

Fig. 10.

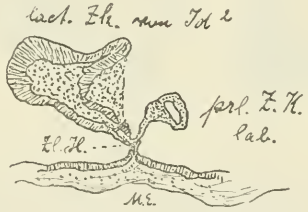

Fig. 11.

Fig. 9 a und b. Prälaktealer reduzierter Zahnkeim über und in Verbindung mit Id_2. Die augenscheinliche Verschmelzung beider Keime bei b ist auf die noch geringe Entfaltung von Id_2 zurückzuführen. In der Tat sind beide Anlagen selbständig und auf diesem Stadium noch nicht vollständig getrennt.

Fig. 10. Prälaktealer selbständiger Zahnkeim neben Id^3 von Aepyprymnus.

Fig. 11. Prälaktealer reduzierter selbständiger Zahnkeim labial neben Id^2 von Dasyurus.

analog den Vorgängen beim Abzweigen von Fortsätzen gedeutet werden, die sich bei eliminierten, in Ausfall begriffenen oder sonstwie degenerierten Zahnkeimen finden. Sie repräsentieren die Bildungskraft der Zahnleiste in dem einen Falle aus Sorge um den Ersatz, in den anderen Fällen aus alter Gewohnheit.

Eine Verstärkung der Zahnanlage der Säuger, wie man sie sich nach der Verschmelzungstheorie vorgestellt hat, durch die

sogenannten seitlichen Fortsätze tritt in Wirklichkeit nicht ein, ebensowenig wie die Ablösung dieser Fortsätze von den jungen Zahnkeimen eine Schwächung derselben bewirkt. Für die Entwickelung des Gesamten hat der Vorgang absolut keine Bedeutung. Die Fortsätze können sich bei dieser Tiergattung ablösen, sie können aber auch bei einer anderen das Vermögen verloren haben, sich zu zeigen oder selbständig zu machen.

Neben den Molaren der niederen Säuger sehen wir nicht selten lingual 2 oder 3 Fortsätze. (Fig. 12.) Der tiefste, mit der Anlage in nächster Verbindung stehende Fortsatz ist der Rest der zweiten Dentition; die übrigen gehören noch späteren Serien an.

Fig. 12. Zahnanlage von M^1 bei Phascolarctus mit jederseits 3 (lingualen und labialen) Zahnleistenfortsätzen (aus mehreren Schnitten zusammengestellt). Der Eingang zur Zahnleiste ist verbreitert und besteht aus 2 getrennten Epithelleisten. Die linguale dritte Leiste löst sich ab, ebenso wie die labiale zweite. Auf diesem Stadium hat sich die labiale Leiste 1 bereits vollständig von der Zahnanlage getrennt, die auf jüngeren Stadien mit dem Zahnkeim von M^1 in Verbindung stand. (Vergl. Fig. 4a und 13.) Die labialen Fortsätze 2 und 3 sind ohne jede Bedeutung für M^1.

Auch dieser Rest kann wie ein labialer Strang selbständig werden. Meiner Ansicht nach sind die Molaren lediglich zur ersten Dentition zu rechnen; die rudimentären Reste der übrigen Zahnreihen sprechen dafür. Ein vormaliger Wechsel der Molaren ist nicht ausgeschlossen; ihre heutige Entstehung und ihre überwiegende Größe und Stärke verdanken sie ihrem verspäteten Durchbruch, der längeren Zeit ihrer Entwickelung und der Verkürzung der Kiefer. Eine Verschmelzung von Material der prälaktealen und postpermanenten Serien mit der eigentlichen Zahnanlage der Molaren findet nicht statt. Ihre Entstehung zu beiden Seiten der Zahnleiste ist bedingt durch ihre besondere Größe. Ich kann mich nicht der Ansicht anschließen, daß die labiale Reihe der Höcker der Molaren der ersten, die linguale Reihe der zweiten Dentition angehört. Verschiebungen der Höcker sollen dabei nicht ausgeschlossen sein. Auffallend ist hierbei jedenfalls, daß die Prämolaren, deren Keim ebenfalls durch Verwachsung eines labialen und lingualen Conus entstehen soll, als Ersatzzähne der Milchmolaren auftreten.

Die einzelnen Abstufungen des Abschnürens der prälaktealen wie postpermanenten Zahnserien, die bisher für unfertige Verwachsungen gehalten wurden, lassen sich bei den Beuteltieren besonders gut verfolgen. Vom jüngsten embryonalen Stadium an sind diese Erscheinungen durch folgende Punkte festzulegen:

1) Es besteht mitunter eine verbreiterte Zahnleiste, bisweilen liegen 2 Epithelleisten getrennt (zumal im Bereiche der Molaren) nebeneinander. (Fig. 2 und 13, 14.) Die labiale Epithelleiste ist

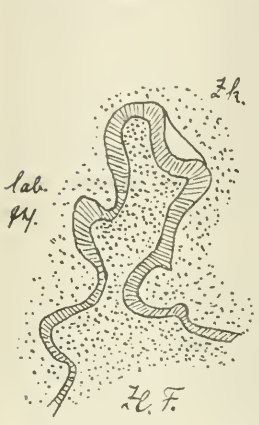

Fig. 13.

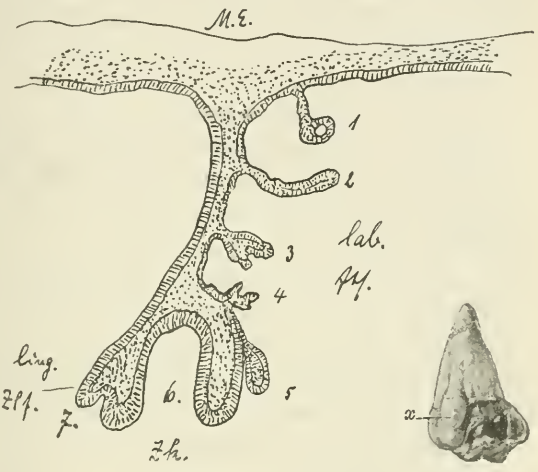

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 13. Verbreiterte Zahnleiste mit einfachem Zahnkeim bei Phascolarctus. *Zl.F* Zahnleistenfurche. Seitwärts befindet sich ein in Ablösung begriffener labialer Fortsatz, die labiale Epithelleiste, welche sich bei weiterer Entwickelung vollständig trennt (cf. Fig. 12).

Fig. 14. Schematisierte Darstellung des Vorganges der Abschnürung der einzelnen Zahnleistenfortsätze. Von diesen ist der mit *6* bezeichnete Fortsatz der Keim der zur Ausbildung kommenden Zahnanlage. Infolge ihrer eintretenden Reduktion kommt es zur Wiederanlage der übrigen Keime.

Fig. 15. Oberer linker Weisheitszahn mit buccalem kleinen konischen Zähnchen (*x*) als Anhängsel. Die Krone dieses Nebenzähnchens ist vollkommen isoliert und besitzt eine eigene Pulpa.

von diesen die hier schon von vornherein selbständig auftretende prälakteale Leiste; durch irgend welche Umstände wie als Folge ihrer Reduktion liegt sie frühzeitig neben der Zahnleiste und geht getrennt neben ihr von dem Mundhöhlenepithel aus.

2) Die Zahnleiste entwickelt einen kolbenförmigen Zahnkeim von kräftiger Form. Die erwähnte labiale Epithelleiste verlängert sich, wo sie vorhanden ist, ebenfalls und bildet einen verkümmerten Zahnkeim. Bisweilen steht sie mit dem lingualen Zahnkeim durch einen Nebenstrang oder gänzlich in Verbindung, um sich später

wieder vollständig zu trennen. Sie hat für die Weiterentwickelung keine Bedeutung. (Fig. 3, 5, 15.)

3) Der linguale Zahnkeim der funktionierenden Zahnreihe wird kappenförmig. Es zeigt sich außer den Erscheinungen unter Punkt 2 bisweilen labial mehr oberhalb der Anlage noch im Bereiche der Schmelzepithelzellen ein Epithelstrang, der durch seine Verbindung mit der Zahnleiste und durch Weiterwachsen des lingualen Zahnkeimes allmählich selbständig wird. Es bildet sich in der gleichen Weise wie an der lingualen Fläche ein labialer Zahnleistenfortsatz, neben dem noch weitere auftreten können.

4) Die Zahnanlage wächst mehr in die Tiefe, so daß in älteren Stadien die labialen Fortsätze und die linguale Zahnanlage vollständig voneinander getrennt liegen. Bisweilen zeigen sich noch Reste der einstigen Verbindung in Form kleiner, minimaler Ausläufer an der Außenfläche der entstehenden Schmelzpulpa, dem äußeren Epithel (Fig. 8 und 12).

5) Der beschriebene Vorgang gleicht dem Abschnüren der lingualen Fortsätze von der Zahnanlage zur Bildung des Ersatzzahnes. Verändert ist die frühzeitige und mehr am oberen Teile des Zahnkeimes stattfindende Abschnürung. Das letztere bedingt das erstere. Auffallend mag es erscheinen, daß vergangene Zahnkeime immer wieder zur Entwickelung gelangen.

6) In ähnlicher Weise schnüren sich auch auf der lingualen Seite ein oder mehrere Stränge ab, von denen bisweilen der der Zahnanlage zunächst befindliche sich am spätesten abschnürt. Gewöhnlich geht der Vorgang, wenn auch später als auf der labialen Seite, so doch gleichzeitig vor sich (Fig. 12).

7) Alle diese Zahnleistenfortsätze gehen mit oder ohne Keim zu Grunde.

8) Besonders starke Fortsätze, lingual und labial im unteren Bereich des Zahnkeimes, entwickeln sich nur dort, wo die Anlage des eigentlich funktionierenden Zahnes rudimentär ist oder sich in Reduktion befindet.

9) In vielen Fällen besteht überhaupt keine Abschnürung des labialen Fortsatzes während der Entwickelung des lingualen Zahnkeimes, sondern der labiale Keim ist von vornherein ganz selbständig oder ein Ausläufer der Zahnleiste (Fig. 10, 11), ein Verhalten, das auch die Placentalier zeigen.

Den Marsupialiern gegenüber weisen die Placentalier im Auftreten prälaktealer Reste keine in den Hauptpunkten voneinander

abweichende Unterschiede auf. Adloff weist schon darauf hin, daß solche Reste bei den Placentaliern sich „fast stets bei Zähnen finden, die mehr oder weniger der Reduktion anheimgefallen sind.“ Ebenso werden sogenannte Verschmelzungen in der Mehrzahl der Fälle bei Zähnen beobachtet, „die, wenn auch nicht direkt zurückgebildet, doch einem Abschnitte des Zahnsystems angehörten, in dem Reduktion bereits tätig gewesen ist“. Diese Beobachtungen sind richtig und beachtenswert, aber nicht im Sinne der Konkreszenztheorie. Adloff führt diese Zustände geradezu als Begründung der Theorie an, indem er sagt: „wir könnten annehmen, daß, sowie jeder Zahn aus einer Verschmelzung verschiedener Dentitionen seinen Ursprung findet, er umgekehrt bei beginnender Rückbildung wieder in seine Komponenten zerfiele“.

Ich halte es schon von dem allgemeinen Standpunkte aus für unmöglich, derartige Rückschlüsse zu ziehen, weil die Auflösung von Organen als ein anormaler Zustand regressiver Art niemals einen einwandsfreien Aufschluß über seine Entstehung zu geben vermag. Die Auflösung der Zahnanlage in anscheinend einzelne Teile gibt zu Täuschungen Anlaß. Die treibende Kraft für die Bildung von Seitensprossen ist nicht der Zahnkeim oder die Anlage, sondern die Zahnleiste. Die sonst unterdrückten oder schlecht entwickelten Keime früherer Ersatzdentitionen, oder prälaktealer Zahnreihen erhalten infolge von Verkümmerung der bestehenden Zahnreihen neues Leben und — hier können wir sagen — das sonst verwertete und jetzt überflüssige Material wird von der Zahnleiste auf andere, benachbarte Keime übertragen in der Absicht, einen Ersatz zu schaffen. Von derartigen Keimen entstehen bisweilen mehrere zu gleicher Zeit; sie verbleiben mehr oder weniger im direkten Bereich und Verkehr mit der zu Grunde gehenden Zahnanlage und können selbst mit ihr sekundär verwachsen.

Fig. 16. Oberer 2. Molar rechts mit buccalem Nebenhöcker, der als angewachsenes, selbständiges Zähnchen mit eigener Pulpa aufzufassen ist.

Solche prälaktealen und postpermanenten Reste haben, wie Adloff ganz richtig bemerkt, keinen primitiven Charakter, sondern sind sekundär zu ihrer alten Unabhängigkeit zurückgekehrt, ein Zustand, der nicht nur charakteristisch ist für die Placentalier, sondern auch für die Marsupialier, und sich bei jeder Auflösung von Zahnkeimen mehr oder minder zeigen wird. Bei

den Beutlern besteht jedoch insofern eine Besonderheit, als die prälaktealen Zahnkeime hier in der Tat weniger regressive Eigenschaften an den Tag legen, während ähnliche Reste bei den Placentaliern fast durchweg gänzlich verkümmert sind und bleiben, selbst in den Fällen der Reduktion ihres Nachbars. Sehen wir uns diese Reste daraufhin genauer an, so können wir von früheren Entwickelungsstufen tatsächlich nichts finden.

Dem Vorgang dieser Auflösungen reduzierter Zahnanlagen analog verhalten sich ähnliche Anomalien fertiger Zähne und Molaren im menschlichen Gebiß, zumal mit Bezug auf ihre Anwendbarkeit für eine Begründung der Konkreszenztheorie. Nicht selten gelangen auf der labialen Seite der menschlichen Molaren Nebenhöcker zur Beobachtung, die nach Adloff als erste Anzeichen einer beginnenden Rückbildung aufzufassen sind, indem früher vereinigte Dentitionen sich wieder zu trennen beginnen. Adloff beruft sich hierbei auf Zuckerkandl, der das Auftreten eines Nebenwulstes am proximal-buccalen Höcker des 1. und 2. Molaren für die Abtrennung eines Teiles des Höckers hält, „da nach den Vergleichen mit den nachbarlichen Molaren Höcker + Nebenwulst einem normal geformten Höcker entsprechen würde". Zuckerkandl, der diese Erscheinungen als möglichen Beweis für die Konkreszenztheorie an die Hand gibt, kommt selbst zu der Auffassung, daß „die Tatsache, daß ein Höcker eines Mahlzahnes sich zu einem Einzelzahn emanzipiert, möglicherweise in das Kapitel gestörter Entwickelung gehört". Seine Abbildungen können diese Auffassungen nur bestätigen.

Nun handelt es sich bei solchen Nebenwulsten und Höckern gar nicht immer um Abtrennungen und Abspaltungen, sondern auch um echte accessorische Höcker. Ich habe eine Reihe solcher Zähne gefunden, bei denen der accessorische Wulst ein überzähliges Gebilde darstellt: in einem Falle ein kleines selbständiges Zähnchen mit eigener Pulpa und nur im Bereiche der Wurzel mit dem Molaren verschmolzen (Fig. 15), in einem anderen Falle einen gut entwickelten Höcker mit eigener Pulpa und in seiner ganzen Länge mit dem Mahlzahne verschmolzen (Fig. 16). Andererseits habe ich auch an der lingualen Fläche des 2. Molaren überzählige Nebenhöcker im mesialen Teile angetroffen, die mit dem Anomalus Carabelli nichts zu tun hatten (Fig. 17).

Solche Bildungen führen zu einer Vergrößerung des Zahnes; es sind Verschmelzungen. Vielfach zeigen sie sich bei verkümmerten Wurzelzähnen. Ich halte auch den von Adloff ab-

gebildeten Fall aus seiner Sammlung, einen buccalen Höcker am unteren linken Weisheitszahn, nicht für eine Abtrennung, sondern für eine Verschmelzung (Adloff, Arbeit I, Fig. 10).

Die Entstehung dieser Nebenhöcker ist auf eine übermäßige Tätigkeit der Zahnleiste zurückzuführen; sie geschieht aus den Ueberresten der sonst verkümmernden labialen oder lingualen überzähligen Zahnkeime. Ihre Entwickelung wird um so kraftvoller sich gestalten, je unvollkommener die Anlage des Molaren vor sich geht (Fig. 18). Dabei gehören sie nicht zu der Anlage, sondern sind ursprünglich selbständige Zahnkeime der Zahnleiste, die heranwachsen und durch irgend welche Einflüsse mit der lingualen Zahnanlage teilweise oder ganz verschmelzen. Vereinigt, bilden sie einen Zwillingszahn. Direkte Abspaltungen mit Beschränkung der normalen Größe des Mutterzahnes sind dagegen Folgeerscheinungen gestörter Entwickelungen.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 17. Oberer 2. Molar rechts mit palatinalem, selbständigem, überzähligem Höcker, welcher nicht mit dem Carabellischen Höcker identisch ist.
Fig. 18. Oberer rechter 3. Molar mit starkem selbständigen Nebenhöcker, welcher eine eigene Pulpa auf dem Querschnitt zeigt.
Fig. 19. Kleine, vereinzelte rudimentäre Zähnchen, zum Teil verschmolzen, teilweise isoliert an Stelle des oberen linken Weisheitszahnes.

Bisweilen führt die Degeneration des Weisheitszahnes zu einem vollständigen Zerfall und einer Auflösung in mehrere kleine, verkümmerte Zähne. An Stelle des großen Zahnes finden wir dann eine Reihe kleiner, verkümmerter Zahngebilde. Die auf Fig. 19 abgebildeten Teile lagen im linken Oberkiefer hinter dem 2. Molaren. Ein 3. Molar fehlte. Sie sind offenbar die Auflösungsprodukte dieses Zahnes in Form von 5 kleinen, zum Teil miteinander verschmolzenen, unregelmäßig gebauten zapfenförmigen Zähnchen mit Schmelz und kurzen Wurzeln.

Dieser Befund mag einen glänzenden Beweis für die Konkreszenztheorie liefern: eine direkte Auflösung in 5 einzelne Teile mit Kronen und Wurzeln während der regressiven Entwickelung des 3. Molaren, für mich ist diese Erklärung auf Grund der vorherigen

Ausführungen freilich auszuschließen; denn auch hier sind diese Zähnchen das Produkt vieler unvollkommener, auf Grund der Reduktion des Weisheitszahnes von der Zahnleiste ausgesandter Zahnkeime, d. h. das Ergebnis gestörter Entwickelungsvorgänge.

Die bisherigen Befunde von Verwachsungen, Verschmelzungen embryonal oder im fertigen Gebiß, die Befunde von Abspaltungen, Auflösungen von Zahnanlagen, Zahnkeimen während der Entwickelung und fertig gebildet im Gebiß sind für mich keine Beweise der Erklärung der „Konkreszenztheorie". Ich bin überzeugt, daß die Theorie in dieser Richtung auf dem falschen Wege läuft, wenigstens wird sie so niemals zu beweisen sein. Bestreiten wird niemand, daß im Säugetierzahn das verbrauchte Zahnleistenmaterial größer ist als bei Anlagen kleiner Reptilien- oder gar Amphibienzähne. Aber ebenso wie die großen Zähne mancher Fische und Reptilien entsteht auch der Säugerzahn aus einem Zahnkeim, der nur im Laufe seiner phylogenetischen Entwickelung eine erhöhte Organisation gegenüber den Zahnkeimen der niederen Wirbeltiere erreicht hat.

Auch eine spätere Verstärkung dieses Zahnkeimes durch prälakteales oder postpermanentes Material ist normalerweise ausgeschlossen. Selbst die gewaltigen Backenzähne der Elefanten entstehen aus einem Zahnkeim, welcher aber durch sekundäre Faltungen und Einwuchern von Zement die spätere enorme Größe erfährt.

Das Abzweigen eines besonderen seitlichen Fortsatzes bei Manatus, der mit den Ueberresten postpermanenter Dentitionen nichts zu tun haben soll, sondern, wie Kükenthal festgestellt hat, Veranlassung zur Bildung eines neuen Höckers gibt, erkläre ich auf gleiche Weise. Kükenthal sieht in dieser Verschmelzung von Zahnkeimen verschiedener Dentitionen einen Beweis für die Konkreszenztheorie.

Meiner jetzigen Auffassung nach sehe ich in diesem lingualen Zahnkeime eine allmähliche Abtrennung, die, genau wie in anderen Fällen und dem Vorgang auf der labialen Seite entsprechend, ein selbständiges Weiterwachsen der Zahnleiste infolge allmählichen Rudimentärwerdens der labialen Zahnanlage darstellt. Die meisten Zähne von Manatus zeigen Zustände regressiver Entwickelungsart. Kein Wunder, daß die Zahnleiste für den nötigen Ersatz zu sorgen anfängt. Die unvollständige Abschnürung und spätere Verschmelzung des lingualen Zahnkeimes mit der labialen Zahnanlage,

die nach KÜKENTHAL eintritt, spricht für den allerersten Beginn einer Verkümmerung des persistierenden Zahnes.

Die gleichfalls eigenartigen Befunde KÜKENTHALS bei der Untersuchung der embryonalen Bezahnung der Bartenwale ergaben das merkwürdige Resultat, daß zwei verschiedene Arten von Zahnanlagen embryonal zu stande kommen, zusammengesetzte und einfache. Mit zunehmendem Alter der untersuchten Embryonen nehmen die zusammengesetzten Zahnanlagen an Zahl ab, die einfachen hingegen an Zahl zu. Nach Ansicht KÜKENTHALS war damit die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß durch Teilung der zusammengesetzten Zahnanlagen sekundär, zugleich unter Verlängerung der Kiefer, die vielfachen konischen Zähne der Wale zu erklären sind.

Die Zustände im Gebißsystem der Wale sind ebenfalls regressiver Natur. Die ursprünglich heterodonte Zahnreihe ist im Zerfall begriffen und geht in eine homodonte über. Wie sonst die seitlichen, lingualen und labialen Keime durch Auswachsen der Zahnleiste bei Verkümmerung der persistierenden Zahnanlage zu neuer Lebensfähigkeit erstehen, so sind bei den Walen durch Reduktion der Zähne und Verlängerung der Zahnleiste die zwischen den Zahnanlagen ausgefallenen Keime zur Bildung neuer Zähne angeregt worden. Diese regressiven Prozesse, so sehr sie auch nach den Angaben KÜKENTHALS zu Teilungen von Zahnanlagen Veranlassung geben mögen, können für die Verschmelzungstheorie nicht herangezogen werden. Diese Teilung ist aber meiner Ansicht nach keineswegs in der Weise zu verstehen, daß die zusammengesetzten Zähne im Laufe ihrer weiteren Entwickelung in einzelne einfache Zähne zerfallen, sondern in ihrer ursprünglich angelegten, zusammengesetzten Form nicht zu weiterer Entwickelung gelangen und eine neue einfache Form annehmen. Es kommt während der Weiterentwickelung von dem ursprünglich sich noch voll anlegenden Zahnkeim nur der brauchbare Teil zur vollständigen Ausbildung. Gleichzeitig wird durch Freiwerden überflüssigen Materials die Zahnleiste zur Bildung weiterer Zahnkeime befähigt. Eine direkte sekundäre Teilung einer Zahnanlage, zumal mesio-distaler Richtung halte ich bei nicht pathologischen Zuständen für höchst unwahrscheinlich. Wenn derartiges vorliegen würde, hätte KÜKENTHAL diesen Vorgang bei der großen Reihe von Embryonen auf jeden Fall feststellen müssen.

Rudimentäre Zahnanlagen haben nicht die Befähigung, sich selbständig durch Teilung zu reorganisieren. Die Kraft zur Aus-

gleichung der mangelhaften Bildung besitzt lediglich die Zahnleiste. Eine Auflösung von Zahnkeimen oder Zahnanlagen in eine Anzahl gleichmäßiger Komponenten bei regressiver Entwickelung, wie sie dem eigenartigen Befunde KÜKENTHALS bei den Bartenwalen zu Grunde liegen müßte, ist bisher nirgends entdeckt worden. Die Angaben KÜKENTHALS könnten nur im Falle des Nachweises einer tatsächlichen direkten Teilung der Zahnanlagen für die Konkreszenztheorie sprechen. Einstweilen fehlt dieser Nachweis, der meiner Ueberzeugung nach auch nicht zu erbringen ist, da es zu tatsächlichen sekundären Teilungen gar nicht kommt. Schließlich verlaufen regressive Entwickelungsvorgänge durchaus nicht einheitlich, so daß auf diesem Wege festgestellte Zustände keine Deutung für alle übrigen homologen Verhältnisse zulassen.

Auch die Beobachtung partieller Teilungen von Zahnanlagen, d. h. von Abschnürungen, Abspaltungen und Einkerbungen labialer oder lingualer Seitenstücke mögen einzelnen einen sicheren Beweis für primäre Verschmelzungen des Zahnkeimes liefern, mehr noch als die angeblichen Verwachsungen seitlicher Fortsätze mit den benachbarten Zahnanlagen. In Wirklichkeit aber geben sie ebensowenig Aufschluß wie letztere. Diese partiellen Teilungen repräsentieren im höchsten Falle unvollständige Abspaltungen von der Zahnanlage. Wie ich aber wiederholt hervorgehoben habe, besitzt die verkümmerte Zahnanlage nicht die Fähigkeit, diese anfänglich stets lebensfähigen Fortsätze oder Nebenkeime aus sich heraus zu bilden; auch zerfällt sie nicht infolge ihrer Reduktion in diese einzelnen Teile, wie man anzunehmen geneigt ist, sondern das Abspalten seitlicher Keime besorgt die Zahnleiste, oder, wenn wir wollen, in vorgeschrittenem Stadium der Entwickelung der Zahnanlage die Schmelz-Epithelzellen, als direkte Abkömmlinge der Zahnleiste.

Da diese naturgemäß an der Umrandung der Anlage die produktivste Fähigkeit besitzen, so kommt auch hier die Abschnürung zu stande, immer in der Absicht, für den Verlust der funktionierenden Anlage einen Ersatz zu schaffen. Dieser Vorgang ist durch direkte Beobachtungen vielfach zu beweisen.

Wie die Beobachtungen weiterhin lehren, gehen auch die geschaffenen Nebenkeime fast immer frühzeitig zu Grunde. Der Versuch, die Lücke auszufüllen, scheitert an der Uebermacht der funktionierenden Glieder. Weiterhin aber fällt bei Erklärung dieser Zustände für primäre Konkreszenz ins Gewicht, daß die Nebenkeime meist vereinzelt oder zu zweien im Zusammenhange mit

der Zahnanlage erscheinen. Sonstige Fortsätze liegen vollständig getrennt, abseits, ohne Einfluß auf die Anlage. Wie ließe sich sonst das ganz unregelmäßige, häufig vereinzelte sekundäre Auftreten der Nebenkeime mit einer primären Konkreszenz gleichmäßiger Teile in Einklang bringen?

Zum weiteren Verständnis der Frage ist die Kenntnis der allgemeinen Ergebnisse der letzten Jahre erforderlich: Ergebnisse, welche das ganze Zahnsystem der Säugetiere umfassen, auf die ich nicht näher eingehen kann.

Echte Verschmelzungen oder Verwachsungen von Zähnen kommen im Säugergebiß zwischen den Zahnkeimen der Säugetierzähne selbst vor; sie führen zu verschmolzenen, verwachsenen Zähnen mit äußerlich sichtbaren Nähten oder zu monströsen, übermäßig großen Gebilden ohne äußerlich sichtbare Uebergänge. Eine Verschmelzung ist aber nur dort möglich, wo die Zahnkeime im ersten Stadium ihrer Entwickelung längere Zeit verharren und bei näherer Begrenzung der einzelnen Keime wie bei übermäßiger frühzeitiger Größe die Schmelzepithelzellen ineinander übergehen.

Solche Verschmelzungen sind in mesio-distaler Richtung leichter zu verstehen als in labio-lingualer Richtung, weil wir im ersteren Falle Keime der gleichen Dentition vor uns haben, und im zweiten Falle hingegen bei Unterdrückung eines Zahnes der Vorgänger oder Nachfolger meistens nicht mehr angelegt wird oder als verkümmerter Keim erscheint.

Zuckerkandl, der offenbar die Verschmelzungstheorie zu stützen beabsichtigt, kann auch die bisherigen Beweise nicht für einwandsfrei erklären. Er führt die Gründe verschiedener Autoren an und fügt selbst einige eigenen hinzu, die seiner Ansicht nach noch für die Verwachsungstheorie angeführt werden könnten. Ich halte auch diese Gründe für wenig geeignet, die Theorie zu beweisen; sie sind lediglich Beispiele für Verwachsungen überzähliger Keime mit den Zähnen funktionierender Reihen. Zuckerkandl weist in Bezug auf die von ihm und anderen hervorgehobenen Momente darauf hin, daß die Entwickelungsgeschichte des Menschen bislang keine Handhabe für die Verwachsungstheorie bietet.

Der Zweck der Konkreszenztheorie, die Lücken auszufüllen, welche die Differenzierungstheorie gerade im Anfange der Entstehung der Säugetierzähne aufweist, ist recht einsichtsvoll. Allein schon aus diesem Grunde wäre ein unumstößlicher Beweis für

die Annahme einer Verwachsung mehrerer Kegelzähne zu einem Säugerzahne recht wünschenswert. Bisher ist er nicht erbracht, und Hypothesen können keine Theorie stützen.

Zum Schluß noch folgendes! Von Stach wurde kürzlich behauptet, daß die Entwickelung des Knochengewebes von entscheidendem Einfluß auf die Entstehung der Diphyodontie der Säugetiere gewesen sei. Schmelzleiste und Zahnanlagen würden durch das Wachstum des Knochengewebes in ihrer Entwickelung behindert. Adloff hat diese irrige Ansicht von Stach bereits klargestellt. Es ist als eine feststehende Tatsache aufzufassen, daß der Kiefer sich nach den Zähnen richtet. Zuckerkandl betont mehr als einmal: „nicht die Zähne werden rudimentär, weil der Kiefer kürzer wird, sondern umgekehrt, der Kiefer wird kürzer, weil die Zähne ausfallen oder rudimentär werden".

Die Entwickelung von Zahn und Kiefer geht vor sich, indem das Knochengewebe sekundär allmählich die Zahnanlage und den fertigen Zahn umwächst; der Kiefer tritt erst nach Vollendung der Zähne in innige Verbindung mit den Wurzeln durch den Zahnfortsatz, der mit den Zähnen steht und fällt. Ein schönes Beispiel hierfür finden wir bei Tomes-Hollaender gelegentlich der Besprechung der Unterzahl der Zähne.

Mitte der 70er Jahre präsentierte sich ein Mann mit seinem Sohne aus dem Innern Rußlands, die beide sehr behaart, aber fast zahnlos waren. Der Mund dieses Mannes bewies deutlich, daß die Entwickelung des Kiefers von den Zähnen abhängig ist. Bei normaler Entwickelung des Gebisses verlängert sich der Kiefer bekanntlich nach hinten vor den aufsteigenden Aesten. Dieser erwachsene Russe aber besaß niemals irgend einen wirklichen Molaren und eine Verlängerung des Kiefers nach hinten.

Im übrigen verweise ich auf die Widerlegung der Stachschen Ansicht durch Adloff, der die Ergebnisse Walkhoffs aus der Entwickelungsmechanik des Unterkiefers zur Grundlage nimmt.

Daß die innige Verbindung von Kiefer und Zähnen den häufigen Wechsel überflüssig macht, wird wohl niemand bestreiten. Ebenso ist die allgemeine Kieferverkürzung erst eine Folge ausgefallener Zahnglieder, die jugendliche Kieferverkürzung ein Ergebnis der sich langsam entwickelnden differenzierten Molaren und ihres späteren Durchbruches.

Literatur.

Adloff, P., Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen. Zeitschr. für Morphologie und Anthropologie, Bd. V, Heft 2, 1902.

— Zur Entwickelung des Säugetiergebisses. Anatom. Anz., Bd. XXVI, 1905.

— Zur Entwickelungsgeschichte des Nagetiergebisses. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch., Bd. XXXII, N. F. XXV, 1898.

— Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax. Zeitschr. für Morphologie und Anthropologie, Bd. V, Heft I, 1902.

— Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems von Sus scrofa domest. Anatom. Anz., Bd. XIX, 1901.

Bateson, A., On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of the homologies. Proceedings of the Zool. Soc. of London, Febr. 1892.

Cope, E. D., On the tritubercular molar in human dentition. Journ. of Morph., Vol. I. Jahresber. d. Anat. u. Physiol. v. Hofmann u. Schwalbe (Ref.), Leipzig 1889.

Dependorf, Th., Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. Jenaische Denkschriften, Bd. VI (Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. III).

— Der Diphyodontismus der Säuger und die Stellung der Milchzahnreihe in diesem System. Korrespondenzbl. f. Zahnärzte, April 1907.

Kükenthal, W., Zur Dentitionenfrage. Anatom. Anz., Bd. X, No. 20.

— Vergleichend-anatomische u. entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Teil II. Denkschriften der Mediz.-naturw. Gesellschaft zu Jena, Bd. III, 1893.

— Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch., Bd. XXVIII, 1893.

— Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung. Anatom. Anz., Jahrg. VI, 1891.

— Das Gebiß von Didelphys. Anatom. Anz., Jahrg. VI, 1891.

Leche, W., Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. I. Teil. Ontogenie, Stuttgart 1895.

Röse, C., Ueber Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anatom. Anz., 1892, No. 13 u. 14.
— Zur Phylogenie der Säugetiere. Biolog. Centralbl., Bd. XII, No. 20, 1892.
— Ueber die Zahnentwickelung des Menschen. Schweiz. Vierteljahrsschr., Bd. II.
— Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Anatom. Hefte. Ergebnisse der Anat. u. Entw. Gesch., 1895.
— Ueber die Entwickelung der Zähne der Menschen. Archiv für mikroskop. Anatom., Bd. XXXVIII.
— Ueberreste einer vorzeitigen prälaktealen und einer vierten Zahnreihe beim Menschen. Oesterr.-ungar. Vierteljahrsschr. für Zahnheilk., Jahrg. XI.
— Ueber die schmelzlosen Zahnrudimente beim Menschen. Verhandlg. der Deutsch. odontol. Gesellsch., Bd. IV.
Rosenberg, E., Ueber Umformungen an den Incisiven der zweiten Generation des Menschen. Morphol. Jahrb., Bd. XXII, 1895.
Schlosser, Max (München), Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biolog. Centralbl., Bd. X, No. 8 u. 9, Erlangen 1890.
— Die neueste Literatur über die ausgestorbenen Anthropomorphen. Zool. Anz., Leipzig 1900.
Schwalbe, S., Ueber Theorien der Dentition. Verhandlg. der Anatomischen Gesellsch. auf d. 8. Versammlg. in Straßburg, 1894.
— Ueber eine seltene Anomalie des Milchgebisses beim Menschen etc. Morphol. Arbeiten, herausgegeb. v. Schwalbe, Bd. III.
Stach, Johannes, Ueber die Entstehung des Ersatzgebisses und der Backenzähne bei den Säugetieren. Extrait du Bulletin de l'Académie des Sciences mathématiques et naturelles, June 1904.
Wilson, A., The missing or surpressed teeth in man. Dental Record, Jan. 1892.
Wilson, J. T., and Hill, J. P., Observations upon the development and succession of the teeth in Perameles. Quart. Journ. of Microscop. Science.
Zittel, R. A., Handbuch der Paläontologie und Paläozoologie, Bd. IV, 1891—1893.
Zuckerkandl, Scheff. Handbuch der Zahnheilkunde, Bd. I, p. 61, 62 u. 111—113.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: NF_35

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

Artikel/Article: Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie. 539-566