

# Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im Allgemeinen.

Von

**Alfred Hoffmann** in Leipzig.

-----  
Mit Tafel XXXVIII.  
-----

Die vorliegende Arbeit wurde auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrath Prof. Dr. LEUCKART unternommen, um die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer festzustellen. Im Anschluss hieran sind noch eine Reihe anderer Thatsachen in Bezug auf die allgemeine Entwicklung der Zähne berücksichtigt worden, welche ich im Folgenden darzulegen versuchen werde.

Die Untersuchungen sind unter der Leitung des Herrn Geheimrath LEUCKART ausgeführt worden, und es sei mir desshalb zunächst gestattet, ihm sowohl für die mir hierbei zu Theil gewordene gütige Unterstützung, als auch für die vielseitige Anregung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Zu eben so großem Danke bin ich Herrn Geheimrath LEUCKART ferner verpflichtet durch die große Liberalität, mit welcher er mir das für meine Zwecke brauchbare Material des zoologischen Institutes zur Verfügung stellte, sowie für die liebenswürdige und häufige Überlassung der einschlägigen Litteratur.

Aus diesem Anlass statue ich auch den Herren Geheimrath Prof. Dr. LUDWIG und Prof. Dr. SPALTEHOLZ für die bereitwilligst ertheilte Erlaubnis zur Benutzung der Bibliothek des physiologischen, bez. anatomischen Institutes meinen verbindlichsten Dank ab.

## 1. Die Entwicklung der Zähne des Schafes in morphologischer Hinsicht.

Bei allen bis jetzt über die Entwicklung der Zähne angestellten Untersuchungen ist fast ausschließlich auf die Verhältnisse der Zahnleiste Rücksicht genommen worden, während sich über die bei Säuge-

thieren mit vollständiger Bezahnung im embryonalen Leben auftretende zweite Epithelleiste, welche nach außen von der Zahnleiste verläuft und die Bildung der Lippen-Wangenfurche bedingt, nur wenige Angaben finden.

Erst RÖSE<sup>1</sup> hat dieselbe beim Menschen genauer beschrieben und die Bezeichnung »Lippenfurchenleiste« angewendet.

Auf die Wichtigkeit der Wechselbeziehungen in der Ausbildung der Zahn- und der Lippenfurchenleiste bin ich durch die Untersuchung der im ausgebildeten Thiere zahnlosen Stellen der Kiefer, besonders der Region der oberen Vorderzähne, von Wiederkäuerembryonen aufmerksam geworden und werde deshalb bei der nachstehenden Schilderung nicht nur die auf die Entwicklung der Zähne sich beziehenden Verhältnisse allein berücksichtigen, sondern auch die die Bildung der Lippen-Wangenfurche betreffenden und mit denen der Zahnentwicklung selbst in enger Beziehung stehenden Erscheinungen eingehend betrachten.

Bevor ich an die Aufzählung der betr. Befunde gehe, sei es mir gestattet, eine kurze Beschreibung des definitiven Zustandes, wie er uns im ausgebildeten Thiere entgegentritt, vorzuschicken.

Die Bezahnung der Wiederkäuer — ich beschränke mich vor Allem auf das Schaf und das Rind — besteht vorn im Unterkiefer jederseits aus vier einander ganz ähnlich gebauten Zähnen, welche die drei Schneidezähne und den Eckzahn darstellen. Die vielfach in der Litteratur wiederkehrenden Angaben<sup>2</sup>, dass »die Wiederkäuer acht, also jederseits vier Schneidezähne im Unterkiefer besäßen«, und dass »die unteren Eckzähne fehlen«, entsprechen nicht den wahren Verhältnissen. Denn obgleich der Eckzahn vollständig die Form eines Schneidezahns zeigt, ist er thatsächlich doch kein solcher, sondern nur ein modificirter Eckzahn, der im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wiederkäuer seine ursprüngliche spezifische Form aufgegeben und die Schneidezahngestalt angenommen hat, ein Umstand, der durch paläontologische Befunde klar gestellt worden ist. In Bezug auf diese letzteren verweise ich besonders auf die Arbeit SCHLOSSER'S<sup>3</sup>.

Im Bereich der unteren Schneide- und Eckzähne ist nun der Unterkiefer durch eine tiefe Furche, die Lippenfurche, von der Unter-

<sup>1</sup> Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Z. B. LEISERING U. MÜLLER, Anatomie der Haussäugethiere. — C. G. GIEBEL in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 5. Abth. Lief. 6—14.

<sup>3</sup> Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XII.

lippe getrennt. Dasselbe Verhalten findet sich in der Region der drei Prämolaren und der drei Molaren, sowohl im Unter-, als auch im Oberkiefer. Etwas anders entwickelte Zustände finden sich dagegen im Bereich der oberen, bei den recenten Wiederkäuern, mit Ausnahme der Tylopoden, nicht mehr zur Ausbildung kommenden Vorderzähne. Es ist zwar daselbst in Folge der starken Entwicklung der Oberlippe, welche zusammen mit den unteren Schneide- und Eckzähnen als Greif- bzw. Ruffapparat zum Erfassen der Nahrung dient, eine Trennung zwischen Lippe und Kiefer eingetreten, es existirt also eine Lippenfurche; dieselbe ist jedoch wegen der durch das Fehlen der Zähne bedingten relativ geringen Höhe des Kiefers an dieser Stelle nicht so deutlich ausgeprägt, wie an der entsprechenden Partie des Unterkiefers. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse im Bereich des ebenfalls fehlenden Eckzahns des Oberkiefers, sowie des ersten oberen und des ersten unteren Prämolaren. Die Lippen-Wangenfurche ist also auch an diesen Stellen zwar vorhanden, tritt aber bei Weitem nicht so scharf hervor, wie an den zahntragenden Theilen der Kiefer, weil sie hier in Folge der starken Entwicklung der Alveolarfortsätze viel deutlicher sichtbar ist.

Das mir zur Verfügung stehende Material waren hauptsächlich Embryonen vom Schaf, deren Köpfe nach vorausgegangener Fixirung durch Sublimat in bekannter Weise weiter behandelt und in frontale Schnittserien von 10  $\mu$  Stärke zerlegt wurden. — Zur Färbung diente theils Boraxkarmin, theils Boraxkarmin-Indigkarmin. Letzteres in der von RAWITZ<sup>1</sup> angegebenen Weise hergestellt, lieferte in Bezug auf scharfe Kernfärbung und deutliche Differenzirung der einzelnen Gewebe namentlich bei älteren Stadien günstigere Resultate als Boraxkarmin allein. — Als Entkalkungsflüssigkeit wurde 70%iger Alkohol mit 5 bis 10%iger Salpetersäure benutzt. — Die angegebenen Längenmaße der Embryonen sind von der Schnauzenspitze über den Rücken bis zur Schwanzwurzel gerechnet.

Bei dem jüngsten zur Untersuchung gelangten Embryo von 5,5 cm Länge ist der Gaumen in seiner Ausdehnung noch vollständig offen. Im vorderen Theile des Unterkiefers sind noch keine Knochenbälkchen wahrnehmbar; dieselben zeigen sich vielmehr erst hinter der Anlage des Eckzahns und nehmen in dorsaler Richtung beständig an Größe zu. Vom Zwischenkiefer findet sich noch keine Andeutung; dagegen ist der Oberkiefer bereits vollständig angelegt und reicht demgemäß nach vorn bis an das hintere Ende der Anlage des oberen Eckzahns.

<sup>1</sup> Leitfaden für histologische Untersuchungen.

Die Zahnleiste durchzieht den Unterkiefer als eine kontinuierliche Epitheleinsenkung, steht in der Medianlinie mit ihrer rechten und linken Hälfte in direktem Zusammenhang und reicht über das ventrale Ende der beiden vereinigten MECKEL'schen Knorpel nach vorn hinaus. Die Anlagen der drei Schneidezähne und des Eckzahns sind deutlich erkennbar und befinden sich sämtlich auf dem knospenförmigen Stadium<sup>1</sup>. Diejenige des ersten Schneidezahns ( $Id_1$ ) zeigt jedoch eben so wie die des zweiten ( $Id_2$ ) eine größere Entwicklung als die Anlage des dritten Schneidezahns ( $Id_3$ ) bez. des Eckzahns ( $Cd$ ). Die Ausbildung der unteren vorderen Milchzähne nimmt also progressiv von vorn nach hinten ab, ein Umstand, der durch die späteren Untersuchungen von Neuem bestätigt wird.

Hinter der Eckzahnanlage zieht die Zahnleiste ununterbrochen in dorsaler Richtung weiter und zeigt dabei fast das gleiche Aussehen, wie zwischen den einzelnen Anlagen der vier Vorderzähne, d. h. sie stellt eine schmale, vom Mundhöhlenepithel mehr oder weniger horizontal in das Bindegewebe des Kiefers eindringende, im Querschnitt mehr lange als breite Epithelerhebung dar. Die Zahnleiste findet sich demnach auch in der Region des nicht zur Ausbildung kommenden vordersten Prämolaren  $Pd_4$ <sup>2</sup>, genau wie an den anderen Stellen des Unterkiefers, zeigt aber daselbst weder in dem vorliegenden, noch in einem der älteren Stadien irgend eine als die

<sup>1</sup> Ich bediene mich der Einfachheit halber der von LECHE (Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX) für die verschiedenen Entwicklungszustände vorgeschlagenen Bezeichnungen, und zwar stellt das knospenförmige Stadium die als erste Differenzierung jeder einzelnen Zahnanlage aufzufassende Anschwellung des tiefsten Theils der Zahnleiste, das kappenförmige Stadium die beginnende Erhebung der bindegewebigen Papille und das glockenförmige Stadium »das Kulmen der Ausbildung« des epithelialen Theiles der Zahnanlagen dar, an welchem sich kurze Zeit später Rückbildungserscheinungen geltend zu machen beginnen.

<sup>2</sup> Bei der numerischen Bezeichnung der einzelnen Backzähne versehe ich gemäß den Angaben SCHLOSSER's (Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XII) den letzten Milchbackenzahn bez. Prämolaren sowie den letzten Molaren mit  $Pd_1$  resp.  $P_1$  und  $M_1$ , ein Verfahren, welches durch den im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wiederkäuer eingetretenen Verlust des vordersten Prämolaren  $P_4$  bedingt ist. Die Numerirung der Backenzähne schreitet also von hinten nach vorn weiter, so dass der vorderste derselben, welcher allerdings, wie soeben erwähnt, bei den recenten Wiederkäuern nicht mehr zur Ausbildung kommt, als  $Pd_4$  bezw.  $P_4$  und der erste Molar als  $M_3$  bezeichnet wird. Die Milch- bez. bleibenden unteren Schneidezähne werden dagegen von der Mittellinie aus gerechnet und mit  $Id_{1-3}$  bezw.  $I_{1-3}$ , der Eckzahn mit  $Cd$  bezw.  $C$  aufgeführt.

rudimentäre Anlage dieses verloren gegangenen Zahns zu deutende Anschwellung an ihrer tiefsten Stelle (Fig. 4 u. Zl).

Weiter rückwärts treten alsdann die Anlagen der drei Milchbackenzähne auf, welche bezüglich ihres Entwicklungszustandes gerade das entgegengesetzte Verhalten, wie diejenigen der vier Vorderzähne zeigen. Der erste Milchbackenzahn  $Pd_3$  ist noch am weitesten in der Ausbildung zurück und nur als eine geringe Verdickung am unteren Rande der Zahnleiste wahrzunehmen, während  $Pd_2$  bereits das knospenförmige und  $Pd_1$  das kappenförmige Stadium deutlich erreicht haben. Bei letzterem ist es somit schon zur Erhebung einer, wenn auch noch sehr niedrigen bindegewebigen Papille gekommen, welche, wie ausdrücklich hervorgehoben werden soll, eine einfache und ungetheilte ist, ein Verhalten, auf das ich später bei Betrachtung der Conrescenztheorie zurückkommen werde. Aus dem verschiedenen Ausbildungsgrade der Anlagen der Milchvorderzähne bez. der Milchbackenzähne erkennt man, dass sich für diese beiden Zahnarten in der Entwicklung eine verschiedene Reihenfolge geltend macht, indem die Differenzirung der  $Id_{1-3}$  und des  $Cd$  in der Richtung von vorn nach hinten, die der  $Pd_{3-1}$  dagegen in der Richtung von hinten nach vorn vor sich geht.

Die Lippenfurchenleiste verläuft nach außen von der Zahnleiste, wie diese durch die ganze Länge des Unterkiefers und steht demgemäß auch vorn in der Medianlinie mit ihrer rechten und linken Hälfte in Zusammenhang. Während sie nun im Bereich der drei Schneidezähne und des Eckzahns von mächtiger Entwicklung ist und einen im Querschnitt annähernd dreieckigen, mit der Basis nach der Mundhöhle zu gelegenen und in das Bindegewebe eindringenden Epithelzapfen darstellt, erscheint sie hinter der Anlage von  $Cd$ , also in der Region von  $Pd_4$  äußerst flach, so dass sie nur durch den Verfolg der Serie von einer bedeutungslosen Epitheleinsenkung unterschieden werden kann (Fig. 4 u. Ll). Entsprechend den Anlagen der drei Milchbackenzähne ist sie dagegen wieder deutlich ausgeprägt, wenn auch in ihrer Form von dem vorderen, ventralen Theile etwas differierend.

Im Oberkiefer steht die Zahnleiste in der Mittellinie, gleich derjenigen des Unterkiefers, mit ihrer rechten und linken Hälfte in breitem Zusammenhang und zieht von da aus jederseits ohne Unterbrechung nach hinten.

Im vorderen Theile bis in die Gegend der Mündung des JACOBSON'schen Organs in den STENSON'schen Kanal behält sie ihre Form fast unverändert bei und erscheint im Querschnitt, ähnlich wie die untere Lippenfurchenleiste an der korrespondirenden Stelle, ebenfalls als ein ungefähr dreieckiger Zapfen, dessen Spitze nach oben liegt, wie es

SCHWINK<sup>1</sup> in seiner Fig. 10 abgebildet hat. Es ist also in dem vorderen Theile der oberen Zahnleiste keine als Anlage eines der verloren gegangenen *I* zu deutende Veränderung nachweisbar, eben so wenig wie dies in einem der späteren Stadien möglich ist. Dagegen zeigt sich ungefähr 35 Schnitte hinter dem vorderen Ende des JACOBSON'schen Organs eine deutliche Anschwellung an der tiefsten Stelle der Zahnleiste, die auf dem knospenförmigen Stadium stehende Anlage des dem ausgebildeten Thiere ebenfalls fehlenden oberen Eckzahns (Fig. 1 *Cd*).

Gleichzeitig mit dieser Anlage oder richtiger noch eine kleine Strecke vor derselben tritt nach außen von der Zahnleiste eine zweite, in diesem ihren vorderen Theile allerdings sehr flache Epitheleinsenkung auf, welche von hier aus als kontinuierliche Leiste in dorsaler Richtung weiter zieht, dabei beständig an Tiefe zunehmend, so dass sie gegenüber der Eckzahnanlage schon deutlicher als an ihrem ventralen Ende wahrgenommen werden kann (Fig. 1 *o.Ll*). Es ist dies die Lippenfurchenleiste, welche demnach in der vorderen, den fehlenden Schneidezahnanlagen entsprechenden Region nicht selbständig ausgebildet ist, sondern noch völlig mit der einzigen daselbst vorhandenen Epitheleinsenkung, mit der Zahnleiste, zusammenhängt. Sie differenzirt sich von der letzteren also erst weiter dorsalwärts, während diese (die Zahnleiste) als in ganzer Ausdehnung entwickelt aufzufassen ist. Man überzeugt sich hiervon besonders deutlich dann, wenn man bei der Betrachtung der Serie mit den dorsalen Schnitten beginnt, indem auf diese Weise die allmähliche Abflachung der Lippenfurchenleiste nach vorn deutlich zu verfolgen ist, eben so wie der direkte Übergang des hinteren, die Anlagen der drei *Pd* tragenden Abschnittes der Zahnleiste in den vorderen, der Region der *I* entsprechenden Theil derselben.

Die den Anlagen der oberen *Pd*<sub>3-1</sub> gegenüberliegende Partie der Lippenfurchenleiste zeigt fast genau dasselbe Verhalten, wie die des Unterkiefers an den entsprechenden Stellen.

Hinter der Anlage sowohl des oberen, als auch des unteren *Pd*<sub>1</sub> verschmilzt sie alsdann sehr bald mit der Zahnleiste, so dass hier noch der primitive Zustand, wie in der Region der oberen *I* vorhanden ist, welcher sich nach den Angaben RÖSE's<sup>2</sup> ursprünglich über der ganzen Länge der Kiefer findet, i. e. es ist nur eine einzige Epitheleinsenkung vorhanden, und dieses ist eben die Zahnleiste.

<sup>1</sup> Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.

<sup>2</sup> Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

An den Anlagen der oberen Milchbackenzähne begegnet man denselben Verhältnissen, wie an denen des Unterkiefers, und es kann in Folge dessen unter Hinweis auf das hierüber auf p. 570 Gesagte eine nochmalige Beschreibung unterbleiben.

Der nächst dem untersuchte Embryo von 7,5 cm Länge entspricht einem Stadium, in welchem der Gaumenschluss sich soeben in seiner ganzen Länge vollzogen hat, wesshalb man zwischen den verwachsenen Gaumenfortsätzen der rechten und linken Seite in der Mittellinie noch deutliche Reste der früheren epithelialen Bekleidung dieser Stellen erkennt. — Die knöcherne Anlage des Unterkiefers ist nach der ventralen Seite weiter geschritten; dessgleichen ist jetzt die Anlage des Zwischenkiefers jederseits vor der oralen Mündung der STENSON'Schen Kanäle nachweisbar.

Die Veränderungen, welche sich gegenüber dem jüngeren Stadium an der Zahnleiste, bez. an den einzelnen Zahnanlagen vollzogen haben, sind nicht sehr bedeutend.

Im Unterkiefer findet man die Anlagen der drei Schneidezähne und des Eckzahns nur wenig weiter entwickelt, indem *Cd* die Knospenform völlig erreicht hat, während an *Id*<sub>1</sub> der Übergang zum kappenförmigen Stadium bemerkbar ist. Im Bereich von *Pd*<sub>4</sub> hat kein Fortschritt Platz gegriffen; es sind daselbst vielmehr bereits deutliche Merkmale einer beginnenden Rückbildung aufgetreten, indem die Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel sich hier und dort abgeschnürt hat. Dabei ist die Stelle des ursprünglichen Zusammenhanges noch leicht als eine von Epithelzellen ausgefüllte und über der abgeschnürten Zahnleiste auf der Oberfläche des Kiefers hinziehende Furche erkennbar, welche jedenfalls mit der von KOLLMANN<sup>1</sup> beschriebenen »Zahnfurche« identisch ist, für die weitere Zahnbildung aber ohne Bedeutung bleibt, da sie später vollständig wieder verschwindet.

Die Anlage des unteren *Pd*<sub>3</sub> zeigt das knospenförmige Stadium in voller Ausbildung, während diejenige von *Pd*<sub>2</sub> die Kappenform erreicht hat, nachdem sich auch hier, genau wie dies beim vorigen Stadium (p. 570) für die Anlage des unteren und des oberen *Pd*<sub>1</sub> hervorgehoben worden ist, eine einzige einfache Papille des Bindegewebes eingestülpt hat. — Die Anlage von *Pd*<sub>1</sub> hat sich nahezu bis zur vollständigen Glockenform entwickelt und weist bereits eine centrale, in dorsoventraler Richtung verlaufende Furche an der Oberfläche der Papille auf, welche durch sekundäres Auswachsen der letzteren entstanden ist und den ersten Anfang zur Bildung der späteren Marke darstellt.

<sup>1</sup> Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX.

In der Schneidezahnregion des Oberkiefers ist nach wie vor nur die Zahnleiste vorhanden, deren Übergang in ihren dorsalen, die Anlagen der drei Milchbackenzähne tragenden Abschnitt man auch im vorliegenden Stadium direkt verfolgen kann. Dessgleichen findet man irgend welche rudimentäre obere Schneidezahnanlagen diesmal eben so wenig angedeutet; auch die Anlage des oberen *Cd* hat sich noch nicht über die Knospenform hinaus entwickelt, obgleich sie an Größe etwas zugenommen hat. — Im Bereich des gleichfalls nicht zur Ausbildung kommenden oberen *Pd<sub>4</sub>* sind an der Zahnleiste dieselben Rückbildungserscheinungen aufgetreten, wie sie für die korrespondierende Stelle des Unterkiefers bereits weiter oben beschrieben worden sind (p. 572). — Die Anlagen von *Pd<sub>3-1</sub>* zeigen Betreffs ihrer Ausbildung die gleichen Verhältnisse, wie die entsprechenden des Unterkiefers, wesshalb eine nochmalige Schilderung unnöthig ist (p. 572). Wie schon oben erwähnt, ist der Zusammenhang der Zahnleiste mit dem Mundhöhlenepithel in der Region von *Pd<sub>4</sub>* sowohl im Unter- als auch im Oberkiefer stark gelockert; im Bereich der *Pd<sub>3</sub>* ist diese Rückbildung zwar auch schon vorhanden, ist aber noch geringer, und entsprechend den *Pd<sub>2</sub>* bez. *Pd<sub>1</sub>* hat sie, eben so wie im Vordertheil des Unterkiefers, überhaupt noch nicht begonnen.

Hinter der Anlage des oberen, dessgleichen hinter der des unteren *Pd<sub>1</sub>* läuft die Zahnleiste noch eine kleine Strecke, Anfangs in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel, dann ohne eine solche frei im Bindegewebe des betreffenden Kiefers hinziehend, in dorsaler Richtung weiter, ist also gegenüber dem jüngeren Stadium nach hinten, und zwar ohne Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel weitergewachsen.

Die Lippenfurchenleiste hat sich weder im Ober- noch im Unterkiefer gegen die auf p. 570 gegebene Beschreibung verändert.

Der folgende zur Untersuchung gelangte Embryo hatte eine Länge von 12,5 cm. Der MECKEL'sche Knorpel besteht in diesem Stadium noch unverändert in voller Ausdehnung, zeigt aber in der Region der Backenzahnanlagen die beginnende Verschmelzung mit der knöchernen Anlage des Unterkiefers, welche bis in die Gegend des *Id<sub>2</sub>* vorgeschritten ist; eben so ist diejenige des Zwischenkiefers deutlich ausgebildet.

Die Zahnleiste des Unterkiefers steht in der Medianlinie zwar noch mit ihrer rechten und linken Hälfte in Zusammenhang, tritt aber im Vergleich zu den beiden früheren Stadien gegenüber der Lippenfurchenleiste an dieser Stelle bedeutend an Größe zurück, wodurch der Anschein erweckt werden kann, als gehe sie von der letzteren ab, während doch weiter oben gerade das entgegengesetzte Verhalten

festgestellt worden ist. POUCHET et CHABRY<sup>1</sup> vertreten thatsächlich eine solche irrige Anschauung und beschreiben die Zahnleiste als von der Lippenfurchenleiste ihren Ursprung nehmend. Es erklärt sich dieses verschiedene Verhalten aus der in Folge des allgemeinen Wachstums des Körpers eingetretenen Vergrößerung der Lippenfurchenleiste und aus einer gleichzeitig erfolgenden partiellen Rückbildung der Zahnleiste. Es wird hiervon nämlich nur derjenige Theil betroffen, welcher den Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt, wie dies schon früher in ganz ähnlicher Weise für die Region von  $Pd_4$  angegeben worden ist. In der der Medianlinie zu gelegenen Partie der Zahnleiste ist die Lösung des Zusammenhanges schon weiter fortgeschritten, als in dem von jener mehr entfernten Abschnitt. Die Abschnürung der Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel geht also auch im Bereich von  $Id_{1-3}$  und  $Cd$  in der Richtung von vorn nach hinten vor sich, genau wie ich dies bereits im vorigen Stadium für die Region der oberen und unteren  $Pd$  beschrieben habe. Der tiefste Theil der Zahnleiste besteht dagegen unverändert in voller Ausdehnung auch zwischen den Schneide- und Eckzahnanlagen als kontinuierlicher Epithelstrang weiter. Durch fortgesetztes Wachstum in medialer Richtung wird dieselbe später zur Ersatzleiste.

Hinter der Anlage von  $Cd$ , also entsprechend dem fehlenden  $Pd_1$  hat die Rückbildung des abgeschnürten Theiles der Zahnleiste weiter zugenommen, so dass der Rest derselben nur bei Verfolg der Serie als ein in den verschiedenen Partien der Lücke formell etwas wechselndes, sehr kleines Epithelgebilde erkennbar ist (Fig. 4 u. Zl), welches sich durch seine stärkere Färbung von dem umgebenden Bindegewebe abhebt. Auf diese intensivere Aufnahme des Farbstoffes von Seiten solcher isolirter Epithelmassen hat bereits FREUND<sup>2</sup> hingewiesen, und dasselbe Verhalten ist mir auch an anderen Stellen der Zahnleiste begegnet.

Im Bereiche von  $Pd_3$  hat die hier schon im vorigen Stadium begonnene Durchlöcherung des oberen, nach der Mundhöhle zu gelegenen Theiles der Zahnleiste weitere Fortschritte gemacht. Je mehr dorsalwärts aber, um so weniger ist der Zusammenhang gelöst, und entsprechend der Anlage von  $Pd_2$  bez.  $Pd_1$  erscheint derselbe auch jetzt noch völlig intakt. Die Abschnürung der Zahnleiste ist also zuerst in der Region des  $Pd_4$  vollendet und schreitet von hier aus

<sup>1</sup> Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiologie. XX.

<sup>2</sup> Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zahnanlagen bei Nagethieren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIII.

in dorsaler Richtung weiter. Etwas später beginnt, ebenfalls in dorsaler Richtung sich fortsetzend, die Abschnürung der Zahnleiste im Bereich der unteren Vorderzähne.

Im Oberkiefer geht dieselbe in der Backenzahngegend in der gleichen Weise vor sich, wie an der korrespondirenden Stelle des Unterkiefers. Anders verhält es sich dagegen in dem den fehlenden oberen *I* und *C* entsprechenden Theile. Dasselbst ist nach wie vor nur eine einzige Epitheleinsenkung, die Zahnleiste, zu bemerken, an der auch in diesem Stadium keine rudimentären Schneidezahnanlagen nachzuweisen sind. Indessen ist in so fern eine Differenzirung eingetreten, als man jetzt zwei verschiedene Abschnitte an der Zahnleiste unterscheiden kann, einen weniger mächtigen tiefen und einen bedeutend stärker entwickelten oberflächlichen, welcher die breite Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt. Diese Sonderung kommt, je weiter dorsalwärts, um so deutlicher zum Ausdruck und führt direkt hinter der Mündung des JACOBSON'schen Organs in den STENSON'schen Kanal zu einer völligen Trennung der beiden Portionen der Zahnleiste (Fig. 2—4 *ao. Zl.*). Die unmittelbar hinter dieser Stelle liegende Anlage des *Cd*, welche sich bedeutend weiter entwickelt hat und eine deutliche Papille zeigt, ist gleichfalls gänzlich abgeschnürt (Fig. 4 *P*). Auch die sämtlichen übrigen Zahnanlagen sind nicht unbeträchtlich in ihrer Entwicklung fortgeschritten. Von den unteren vier Vorderzähnen haben alle — der *Id*<sub>1</sub> und der *Id*<sub>2</sub> in höherem Grade als der *Id*<sub>3</sub> und der *Cd* — die Glockenform erreicht, nachdem sich bei jedem derselben je eine einzige einfache Papille eingestülpt hat. Diese Anlagen zeichnen sich ferner durch eine sehr schräge, nach außen geneigte Lage aus, ein Umstand, welcher jedenfalls mit der späteren nicht vertikalen, sondern mehr horizontalen Stellung derselben zusammenhängt.

In Folge ihrer Größenzunahme erscheinen sämtliche Zahnanlagen auf Schnitten, welche durch das ventrale oder dorsale Ende derselben gelegt sind, ohne Verbindung mit der Zahnleiste, während in dem centralen Theile der Zusammenhang noch vollständig erhalten ist. Es darf dieses Verhalten keineswegs als der schon begonnene Abschnürungsprocess der Zahnanlagen von der Zahnleiste gedeutet werden. Derselbe tritt vielmehr erst später auf, und es erklären sich jene Bilder lediglich aus der aktiven Vergrößerung der betreffenden Zahnanlagen, während andererseits die Fläche, mit welcher sie von Anfang an mit der Zahnleiste in Verbindung stehen, an Größe nicht zugenommen hat, also nur relativ kleiner geworden ist.

Die Anlage des unteren *Pd*<sub>3</sub> ist von allen Milchbackenzahnanlagen

diejenige, welche verhältnismäßig noch auf der niedrigsten Ausbildungsstufe steht, da sie das glockenförmige Stadium erst im Anfang zeigt, und da die Ersatzleiste, eben so wie bei  $Id_{1-3}$  und  $Cd$ , auch hier vollständig fehlt. Der  $Pd_3$  des Oberkiefers ist weiter entwickelt und hat die Glockenform definitiv erreicht. Die Ersatzleiste ist aber auch hier noch nicht mit aller Sicherheit zu erkennen, da an der palatinalen Seite nur eine sehr schwache Ausbuchtung wahrgenommen werden kann, welche durch Fortwachsen der Zahnleiste in medialer Richtung entstanden ist. Die beiden letzten Milchbackenzähne sind sowohl im Unter- wie im Oberkiefer bedeutend weiter entwickelt als  $Pd_3$ . An der Anlage des unteren  $Pd_2$  hat sich die spätere Marke durch ein ferneres sekundäres Auswachsen der Anfangs einfachen Papille weiter vertieft, und im dorsalen Theile ist die Ersatzleiste deutlich sichtbar geworden. Der gleiche Zahn des Oberkiefers ist dagegen schon mehr ausgebildet und zeigt denselben Entwicklungszustand wie der obere und der untere  $Pd_1$ , welche in Bezug auf die Papille resp. die Marke ziemlich die definitive Form erreicht haben. Außerdem zeigt die erstere an ihren höchsten Spitzen die erste Schicht unverkalkten Dentins.

Die Ausbildung der Ersatzleiste ist an allen drei Anlagen (oberer und unterer  $Pd_1$  und oberer  $Pd_2$ ) bedeutend weiter vorgeschritten als an derjenigen des unteren  $Pd_2$ , sowie vor Allem des oberen wie des unteren  $Pd_3$ . Es macht sich demnach für die Entwicklung der Ersatzleiste dasselbe Prinzip geltend, wie für die Reihenfolge in der Anlage der drei Milchbackenzähne; auch die Entwicklung der Ersatzleiste im Bereiche der späteren bleibenden Prämolaren schreitet von hinten nach vorn weiter.

An dieser Stelle möchte ich, eben so wie es bereits LECHE<sup>1</sup> gethan hat, nochmals darauf hinweisen, dass dieser in lingualer Richtung fortgewachsene Theil der Zahnleiste noch keineswegs der Anlage des bleibenden Zahnes selbst entspricht, sondern zu diesem nur in demselben Verhältnis steht, wie die einfache Zahnleiste zu den Milchzähnen, also die Matrix darstellt, von welcher der Ersatzzahn erst sekundär seinen Ursprung nimmt, nicht schon diesen selbst. Hieran anschließend hebe ich RÖSE<sup>2</sup> gegenüber hervor, dass dieses aktive Weiterwachsen der Zahnleiste in medialer Richtung, i. e. die Bildung der Ersatzleiste völlig unabhängig von der Abschnürung der Zahnanlagen von der Zahnleiste vor sich geht, denn jenes ist, wie gesagt, ein aktiver Proceß,

<sup>1</sup> Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.

<sup>2</sup> Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

dieses dagegen ein passiver, welcher von dem Bindegewebe des umgebenden Zahnsäckchens herbeigeführt wird.

Hinter der Anlage des  $Pd_1$  findet sich sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer die auf dem knospenförmigen Stadium stehende Anlage von  $M_3$ . Entsprechend dem vorderen ventralen Theile derselben zeigt die Zahnleiste noch den ursprünglichen breiten Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel, während sie entsprechend dem hinteren, dorsalen Theile der genannten Anlage frei im Bindegewebe liegt. Auf die gleiche Art setzt sie sich auch noch ein Stück hinter derselben nach rückwärts fort, und es geht demnach die Bildung der beiden letzten Molaren wahrscheinlich in derselben Weise vor sich, wie die von  $M_3$ , d. h. die Zahnleiste wächst noch weiter in dorsaler Richtung fort, und es entstehen an ihr nach einander die Anlagen von  $M_2$  und  $M_1$ . Obgleich es mir nun leider in Folge Mangels an geeignetem älteren Material nicht möglich war, diese Vorgänge direkt nachzuweisen, so steht doch dem hier vermuthungsweise ausgesprochenen Entwicklungsmodus dieser beiden Zähne mit Rücksicht auf die ganz gleiche Entstehungsweise des vordersten Molaren, nichts entgegen, zumal auch da RÖSE dasselbe Verhalten beim Menschen thatsächlich festgestellt hat.

Die Lippenfurchenleiste ist noch in der gleichen Ausdehnung vorhanden, wie in den früheren Stadien und hat im Bereiche der oberen und der unteren Backenzähne durch Verlust ihrer oberflächlichen Zelllagen zur Bildung der Lippen-Wangenfurche geführt.

Das letzte Stadium, von welchem vollständige Schnittserien hergestellt wurden, war ein Fötus von 20 bez. 22 cm Länge, und zwar wurde von ersterem der Unterkiefer, von letzterem der Oberkiefer untersucht.

Die knöchernen Anlage des Unterkiefers, dessen Verhältnisse ich zunächst schildern werde, reicht in diesem schon ziemlich weit fortgeschrittenen Stadium bis circa zur Mitte der Anlage des  $Id_1$  nach vorn, während in der Medianlinie selbst und in der unmittelbaren Nähe derselben sich nur der MECKEL'sche Knorpel allein, ohne umgebende Knochenbälkchen findet. Es entspricht dies vollständig dem Zustand, wie er sich im ausgebildeten Thiere auch im extra-uterinen Leben erhält, da nach den Angaben GIEBEL's<sup>1</sup> bei »den Wiederkäuern, mit alleiniger Ausnahme der Tylopoden, die Verbindung in der Kinnsymphyse zeitlebens eine weiche bleibt«, ein Verhalten, das absolut unmöglich wäre, wenn schon im Embryonalleben Verknöcherungen an dieser Stelle eintreten würden. — Je weiter nach hinten, desto mehr

<sup>1</sup> BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 5. Abth. Lief. 6 bis 14.

erscheint der MECKEL'sche Knorpel von Knochenbälkchen umgeben, von denen sich dorsalwärts von der Lücke zwischen *Cd* und *Pd*<sub>3</sub> einzelne auch bereits auf der lingualen Seite zeigen.

Vorn in der Mittellinie steht die untere Zahnleiste mit ihrer rechten und linken Hälfte nur noch in undeutlichem Zusammenhang und ist außerdem von dem Mundhöhlenepithel vollständig abgeschnürt, so dass sie in Folge dessen allseitig von Bindegewebe umgeben erscheint. Die Anlage von *Id*<sub>1</sub>, welche annähernd ihre definitive Form erreicht, hängt mit der Zahnleiste nur noch schwach mittels einzelner sog. »Verbindungsbrücken«<sup>1</sup> zusammen und zeigt an der Spitze ihrer Papille die erste Schicht unverkalkten Dentins. Die Anlage des Ersatzzahns *I*<sub>1</sub> hat sich bis zum knospenförmigen Stadium entwickelt und stellt die zuerst auftretende aller Ersatzzahnanlagen überhaupt dar. Denselben Verhältnissen sowohl in Bezug auf die Ausbildung des Milch- als auch des bleibenden Zahns begegnet man am zweiten Schneidezahn. Die Anlage des *Id*<sub>3</sub> dagegen — und in noch höherem Grade die des *Cd* — hängt noch stärker mit der Zahnleiste zusammen und besitzt an der Spitze ihrer Papille auch noch keinen Dentinüberzug, eben so wenig wie sich der *I* — und der *C* — an der Ersatzleiste differenzirt hat. Man erkennt somit aus den vorliegenden Thatsachen aufs Neue, dass die Entwicklung und Ausbildung der vier Vorderzähne des Unterkiefers, eben so wie die der entsprechenden Ersatzzähne von vorn nach hinten vor sich geht, dass sich also zuerst der *Id*<sub>1</sub> bez. *I*<sub>1</sub>, zuletzt der *Cd* bez. *C* anlegt.

An dieser Stelle sei noch hervorgehoben, dass die Anlagen der vier Vorderzähne im vorliegenden Stadium sich durch eine sehr gedrängte, annähernd koulissenartige Stellung auszeichnen, indem die Anlage des *Id*<sub>2</sub> mit ihrem vorderen Theil labialwärts von dem dorsalen Ende derjenigen des *Id*<sub>1</sub> zu liegen kommt, ein Verhalten, welches sich auch bei den übrigen Vorderzähnen in der entsprechenden Weise wiederholt, so dass man auf einem durch eine solche Stelle gelegten Schnitt stets zwei Schneidezahnanlagen bemerkt. Es weist dies auf ein ungleichmäßiges Wachsthum der Anlagen der vier Vorderzähne einerseits und des Unterkiefers andererseits hin, was wohl in dem Sinne zu deuten ist, dass die geringere Ausbildung den Unterkiefer betrifft. Hiermit in Übereinstimmung stehen die vielfachen Angaben z. B. auch SCHLOSSER's<sup>2</sup>, nach welchen die Säugethiere im Laufe ihrer

<sup>1</sup> RÖSE, Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Über die Deutung des Milchgebisses der Säugethiere. Biol. Centralbl. Bd. X.

phylogenetischen Entwicklung eine deutliche Verkürzung der Kiefer erfahren haben. Die normale Stellung der Vorderzähne im ausgebildeten Thiere nach vollendetem Durchbruch wird jedenfalls eines-theils durch Zuhilfenahme des vorderen Theiles der Lücke zwischen  $Cd$  und  $Pd_3$  ermöglicht; anderentheils kommt hierbei noch die starke Neigung dieser Zähne nach vorn in Betracht, wodurch der breiten Krone derselben mehr Raum geboten wird als bei einer senkrechten Stellung.

Direkt hinter der Anlage von  $Cd$  kann die Zahnleiste im vorliegenden Stadium kaum nachgewiesen werden, während sie im hinteren Theil der Lücke, also vor  $Pd_3$  noch etwas deutlicher in Form eines vollständig von Bindegewebe umgebenen Epithelstreifens wahrnehmbar ist.

In dieser Region treten jetzt auch die Anfänge der bei den Wiederkäuern daselbst allgemein vorhandenen und den epidermoidalen Skelettbildungen zuzurechnenden sog. Hornzapfen auf.

Die Anlage des  $Pd_3$ , deren Zusammenhang mit der Zahnleiste bis jetzt nur eine geringe Rückbildung erfahren hat, ist gegen das vorige Stadium nur unbedeutend weiter entwickelt. Das Gleiche gilt von der entsprechenden Partie der Ersatzleiste, welche erst im hinteren Theile der Anlage deutlich sichtbar wird. Dagegen erscheint sie weiter dorsalwärts in ganzer Ausdehnung entwickelt, ist aber noch ohne die differenzierte Anlage eines der Ersatzzähne von  $Pd_2$  bez.  $Pd_1$ . Diese letzteren haben ihre definitive Form vollständig erreicht und sind —  $Pd_2$  ziemlich,  $Pd_1$  gänzlich — von der Zahnleiste losgelöst. Die Abschnürung der Anlagen der Milchbackenzähne geht demnach progressiv von hinten nach vorn vor sich. Hinter  $Pd_1$  steht die Zahnleiste noch ein kurzes Stück mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung — die einzige Stelle in der Backenzahnregion, wo sich dieselbe bis in dieses Stadium erhalten hat —, und es folgt dann an ihrem hinteren, frei im Bindegewebe liegenden Theile die Anlage von  $M_3$ , welche die Glockenform erreicht hat, nachdem auch hier, wie schon früher bei allen anderen Zahnanlagen, eine einzige einfache Papille entstanden ist. An der lingualen Seite dieser Anlage lässt sich eine leichte Ausbuchtung erkennen, welche jedenfalls die in Bildung begriffene, allerdings nie in Funktion tretende Ersatzleiste darstellt (Fig. 5 *El*).

Zu dieser Annahme sehe ich mich besonders durch die LECHÉ'schen Befunde<sup>1</sup> berechtigt, welche in einer Anzahl Fälle lingualwärts von

<sup>1</sup> Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIX.

Zähnen, die normalerweise keinen Nachfolger besitzen, die Anlagen von rudimentären Ersatzzähnen festgestellt haben. Ich werde auf dieses Verhalten weiter unten (p. 608) zurückkommen.

In dem Zustande des vorderen Theiles der oberen Zahnleiste des 22,0 cm langen Fötus ist gegen früher in so fern eine Veränderung eingetreten, als die Abschnürung des tiefsten Theiles der Zahnleiste noch beträchtlich über die Anlage des *Cd* in der Richtung nach vorn weiter geschritten ist. Schon p. 575 habe ich erwähnt, dass im Bereich der fehlenden oberen Schneidezähne an der Zahnleiste eine nach hinten zu immer deutlicher werdende Scheidung derselben in zwei über einander liegende Partien, eine weniger mächtigere tiefere (d. i. obere) und eine breitere untere, welche die Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt, eintritt, und dass dieselbe eine Strecke hinter der vorderen Mündung des JACOBSON'schen Organs zur Abschnürung der rudimentären Anlage des oberen *Cd* führe. Im vorliegenden Stadium hat sich also die Abschnürung jenes tiefen Theiles der Zahnleiste auch auf die Region des oberen *Id*<sub>3</sub> ausgedehnt, ohne dass es dabei jedoch zu einer knospenförmigen Verdickung an dieser Stelle und somit zu einer direkten Anlage des genannten Zahnes gekommen ist. Der abgeschnürte Theil ist vielmehr sehr unscheinbar und nur bei starker Vergrößerung deutlich zu erkennen, da die Hauptmasse der Zahnleiste nach wie vor für die Bildung der Lippenfurche bestehen bleibt (Fig. 9). Die Anlage von *Cd* liegt allseitig von Bindegewebe umgeben, ziemlich weit vom Mundhöhlenepithel entfernt und lässt, wenn auch schon stark reducirt, doch noch annähernd ihre frühere Form erkennen.

In der Gegend von *Pd*<sub>4</sub> ist die Zahnleiste ebenfalls noch vorhanden, und zwar stellt sie einen tief im Bindegewebe liegenden, mit schwacher Vergrößerung kaum sichtbaren Strang von Epithelzellen dar, welcher in seinem Aussehen sich ganz ähnlich verhält, wie der abgeschnürte Theil der Zahnleiste im Bereich von *Id*<sub>3</sub>, und der allmählich an Größe zunehmend kontinuierlich in den hinteren, in der Region des *Pd*<sub>3-1</sub> gelegenen Abschnitt der Zahnleiste sich fortsetzt. Hier steht dieselbe nur noch dorsalwärts von der Anlage des *Pd*<sub>1</sub> auf einer kurzen Strecke mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, weist also dasselbe Verhalten auf, wie die entsprechende Partie der unteren Zahnleiste. Die Milchbackenzahnanlagen des Oberkiefers zeigen jetzt sämmtlich die definitive Form und sind, mit Ausnahme von *Pd*<sub>3</sub>, welcher noch durch einige Verbindungsbrücken mit der Zahnleiste in Zusammenhang steht und im Gegensatz zu *Pd*<sub>2</sub> und *Pd*<sub>1</sub>, welche beide bereits eine ziemlich mächtige Schicht von verkalktem Dentin aufweisen, erst eine

dünne Lage unverkalkten Dentins besitzt, vollständig von jener abgeschnürt. Die Anlagen der drei Ersatzzähne  $P_{1-3}$  befinden sich auf dem knospenförmigen Stadium, welches bei  $P_1$  am deutlichsten ausgeprägt ist, während  $P_2$  und  $P_3$  noch nicht ganz so weit entwickelt sind. Es zeigt sich somit für die Ausbildung der Anlagen der bleibenden Prämolaren derselbe Modus, wie für die der drei Milchbackenzähne, indem die Entwicklung der ersteren ebenfalls progressiv von hinten ( $P_1$ ) nach vorn ( $P_3$ ) weiterschreitet. Die Anlage von  $M_1$  steht auf dem kappenförmigen Stadium, ist also noch nicht ganz so weit entwickelt, wie der entsprechende Zahn des Unterkiefers, und es ist demgemäß auch keine Andeutung einer rudimentären Ersatzleiste vorhanden.

Im Anschluss an diese Schilderung möchte ich noch etwas näher auf das Verhalten der Zahn- resp. Lippenfurchenleiste an den später zahnlosen Stellen der Wiederkäuer, besonders in der Gegend der fehlenden oberen Vorderzähne eingehen.

Wie aus den oben angeführten Thatsachen hervorgeht, findet sich daselbst nur eine einzige Epitheleinsenkung, von welcher weiter dorsalwärts die Anlagen der drei Milchbackenzähne ihren Ursprung nehmen, und die deshalb auch im vorderen Theile als Zahnleiste anzusehen ist. Zu einer Abschnürung kommt es nur bei  $Id_3$  und vor Allem bei  $Cd$ , sowie  $Pd_4$ , während eine solche weiter nach der Medianlinie nirgends und zu keinem Zeitpunkt der Embryonalentwicklung nachweisbar ist. Eben so wenig differenzirt sich für irgend einen der  $Id_{1-3}$  eine specielle Anlage. Eine solche findet sich vielmehr nur für  $Cd$ . Die Lippenfurchenleiste fehlt vorn vollständig und erscheint erst direkt vor der letztgenannten Anlage. Sie ist hier nur äußerst schwach ausgebildet, so dass sie vollständig funktionslos bleibt und in ihrem vorderen Theil nur durch Verfolg der Serie in ihrer wahren Natur erkannt bez. von einer bedeutungslosen Epitheleinsenkung unterschieden werden kann. Die Trennung zwischen Oberlippe und Kiefer wird in Folge dessen daselbst ausschließlich durch die Zahnleiste bewirkt, welche mit dem Aufgeben ihrer specifischen Funktion als Matrix für die Zähne diejenige der in dieser Region gar nicht (bei  $Id_{1-3}$ ) oder nur unvollkommen (bei  $Cd$  und  $Pd_4$ ) ausgebildeten Lippenfurchenleiste übernimmt. Man begegnet hier also einer innigen Wechselbeziehung zwischen Zahn- und Lippenbildung und findet, dass die volle Ausbildung von zwei Epithelleisten, einer Zahn- und einer Lippenfurchenleiste, nur dann erfolgt, wenn es zur definitiven Entwicklung der Zahnanlagen kommt, wie dies für die Region der oberen und unteren Backenzähne sowie der

vier unteren Vorderzähne gilt. Da die Zahnleiste in diesem Falle in der Ausbildung der Zähne gleichsam aufgeht, so ist die Differenzirung einer zweiten Leiste, der Lippenfurchenleiste, nöthig, um die schon durch die primitive Zahnleiste sehr früh herbeigeführte Trennung zwischen Lippe und Kiefer auch fernerhin aufrecht zu erhalten. Denn es ist stets zu berücksichtigen, dass diese Trennung eintritt, sobald sich nur eine einfache kontinuierliche Epithelleiste in die ursprünglich ein einheitliches Gebilde darstellende Kieferlippenanlage eingesenkt hat, dass somit die Lippenbildung nicht erst, wie RÖSE (l. c.) angiebt, dann erfolgt, wenn sich »die Zahnleiste in zwei Divertikel gespalten hat«. Man kann in Bezug hierauf nur sagen, dass die Trennung zwischen Kiefer und Lippe, wenn es zur vollständigen Ausbildung von Zähnen kommt, durch jene Spaltung der einfachen Zahnleiste in »zwei Divertikel« auch fernerhin aufrecht erhalten wird.

Die größten Reduktionen an der Zahnleiste der Wiederkäuer finden sich, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, im Bereich der oberen  $Id_1$  und  $Id_2$ , während sie bei  $Id_3$  und  $Cd$ , dessgleichen bei  $Pd_4$  nicht so bedeutend sind; die Reduktion nimmt also bei den oberen Vorderzähnen von der Medianlinie aus in dorsaler Richtung ab, und man begegnet demselben Verhalten daselbst auch an der Lippenfurchenleiste, indem an dieser die Reduktion in analoger Weise sich nach hinten zu verringert. Es ergiebt sich daraus, dass die Rückbildung der Lippenfurchenleiste proportional geht der Rückbildung der Zähne an den betreffenden Stellen.

Vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet ist die erste einfache Epitheleinsenkung, obgleich sie schon eine Trennung zwischen Kiefer und Lippe bewirkt, doch als Zahnleiste anzusehen, wie dies aus der Vergleichung der Verhältnisse der Gegend der oberen Vorderzähne der Wiederkäuer mit denen der Backenzahnregion derselben hervorgeht. Zu derselben Deutung der primitiven einfachen Leiste als Zahnleiste ist auch RÖSE (l. c.) beim Menschen vor der Bildung der hier entsprechend der lückenlosen Bezahnung natürlich in der ganzen Ausdehnung der Kiefer vorhandenen Lippenfurchenleiste gelangt. Dass eine Trennung zwischen Kiefer und Lippe schon durch die einfache Zahnleiste vor deren »Spaltung in zwei Divertikel« erfolgt, lässt auch RÖSE's Fig. 4 (l. c.) deutlich erkennen; trotzdem giebt aber RÖSE sonderbarerweise an, dass die Lippenbildung erst nach der Differenzirung beider Leisten einträte.

Zur Ergänzung führe ich nun die früheren über diesen Gegenstand

angestellten Untersuchungen an, von denen ich jedoch die meisten nur kurz erwähnen werde.

PIETKIEWICZ<sup>1</sup> behauptet bei Schafs- und bei Rindsembryonen von den jüngsten Stadien bis zu solchen von 30 cm Länge im Zwischenkiefer eine Epithelleiste nicht gefunden zu haben und giebt als weitere Begründung an, dass die Epithelanhäufung im Umkreis der STENSON'schen Kanäle von GOODSIR, durch dessen Angabe (Edinb. Medic. and Surgeons Journal 1838), dass sich bei Wiederkäuern rudimentäre obere Schneide- und Eckzahnanlagen fänden, er zu dieser Untersuchung veranlasst worden sei, wahrscheinlich für die Anlagen der oberen *Id*, *Cd* und *Pd*<sub>4</sub> gehalten worden sei, ein Irrthum, den GOODSIR indessen wohl kaum begangen haben dürfte.

LEGROS et MAGITOT<sup>2</sup> führen in ihrer Abhandlung lediglich die Befunde von PIETKIEWICZ an.

Zu einem weniger negativen Resultate ist PIANA<sup>3</sup> gelangt, welcher die Zahnleiste im Bereich der oberen *Pd*<sub>4</sub> und *Cd* aufgefunden und für den letzteren ein knospenförmiges Stadium beschrieben hat. In Bezug auf die Region der oberen Schneidezähne hat er jedoch dieselbe irrige Ansicht wie PIETKIEWICZ, indem er ebenfalls anführt, dass die Zahnleiste über die Mündung der STENSON'schen Kanäle nicht nach vorn reiche.

SCHWINK<sup>4</sup> hat verschiedene Wiederkäuer untersucht, die von einander nur unerheblich abweichen. Bei allen hat er die Zahnleiste weiter nach vorn verfolgt, als PIETKIEWICZ und PIANA, und was speciell das Schaf anbetrifft, so hat er bei diesem den Zusammenhang der oberen Zahnleiste in der Medianlinie und das vollständige Fehlen von rudimentären Schneidezahnanlagen festgestellt.

Auch TAEKER<sup>5</sup> erwähnt in seiner Abhandlung kurz, dass er in Bezug auf »Anlagen für transitorische obere Incisiven bei allen von ihm untersuchten Wiederkäuern ein negatives Resultat gehabt habe«.

Sowohl PIANA als auch SCHWINK betrachten die hier in Frage stehende Epitheleinsenkung ganz richtig als Zahnleiste, ohne jedoch auf deren Bedeutung für die Lippenbildung, auf ihr Verhalten zur

<sup>1</sup> De la valeur de certains arguments du transformisme empruntés à l'évolution des follicules dentaires chez les Ruminants. Comptes rendus. LXXXIV.

<sup>2</sup> Origine et formation du follicule dentaire chez les mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. IX.

<sup>3</sup> Osservazioni intorno all' esistenza di rudimenti di denti canini ed incisivi superiori negli embrioni bovini ed ovis. Memorie dell' Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Serie III, Tomo IX.

<sup>4</sup> Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.

<sup>5</sup> Zur Kenntniss der Odontogenese bei Ungulaten. Dorpater Dissertation. 1892.

Lippenfurchenleiste und auf diese letztere selbst irgendwie einzugehen. POUCHET et CHABRY<sup>1</sup> und MAYO<sup>2</sup> haben nun zwar die Bildung der Lippenfurchenleiste mit in Betracht gezogen, sind aber in dieser Richtung zu weit gegangen, indem alle drei Autoren die wahre Natur der Zahnleiste im Bereich der oberen Vorderzähne nicht richtig erkannt haben.

So geben POUCHET et CHABRY an, dass die in der Backenzahnregion bei Wiederkäuern vorhandene, von v. KÖLLIKER<sup>3</sup> als »Kieferwall« bezeichnete Epithelanhäufung, die »mur saillant« der französischen Autoren, in der Gegend der oberen Schneidezähne keine äußere Erhebung mehr bilde, sondern in die Tiefe des Bindegewebes eingesenkt sei. Sie nennen dieselbe daher an dieser Stelle »mur plongeant« und schildern weiterhin zwar die äußeren Verhältnisse ganz richtig, fassen dieselben aber falsch auf und deuten die daselbst vorhandene Epitheleinsenkung nicht als Zahnleiste, sondern identificiren sie mit der »mur saillant«. In Folge dessen behaupten nun POUCHET et CHABRY, dass die Zahnleiste in derjenigen Partie, welche direkt über dem unteren  $Id_2$  sich befinde, mit der »mur plongeant« verschmelze und somit weiter nach vorn fehle.

MAYO hat die betreffenden Verhältnisse genauer beschrieben, und ich gehe deshalb etwas näher auf seine Angaben ein. Da MAYO die Zahnleiste für die Lippenfurchenleiste (plunging wall) hält, so kommt er zu dem irrigen Resultat, dass jene über dem unteren  $Id_1$  nicht scharf von der letzteren differenzirt sei und führt weiter an, dass eine solche Differenzirung erst entsprechend dem dorsalen Ende dieser Anlage deutlich werde, dadurch, dass das Epithel daselbst tiefer in das Bindegewebe einsinke, dass ferner die betreffende tiefe Partie mit der Lippenfurchenleiste einen Winkel von  $45^\circ$  bilde, und dass ihre Breite geringer sei als die der letzteren. Auf der dies darstellenden Fig. 3 betrachtet MAYO als »dental lamina« eine ganz bedeutungslose Veränderung des oberen, tiefen Randes der Zahnleiste, während er diese in ihrer Gesamtheit irrthümlicherweise als Lippenfurchenleiste ansieht. Bei einem älteren Stadium von 56 mm Länge soll die Zahnleiste nach den Angaben MAYO's in der ganzen Schneidezahnregion vorhanden, jedoch nur mit starker Vergrößerung als solche wahrnehmbar sein, da sie im vorderen Theil lediglich durch einen histologisch differenten

<sup>1</sup> Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XX.

<sup>2</sup> The superior incisors and canine teeth of sheep. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, Cambridge. XIII.

<sup>3</sup> Die Entwicklung des Zahnsäckchens der Wiederkäuer. Diese Zeitschr. Bd. XII.

Abschnitt der Epitheleinsenkung repräsentirt werde. MAYO stellt schließlich die Behauptung auf, dass die Lippenfurchenleiste der Stellvertreter der Zahnleiste sei, ein Satz, der umgekehrt das Richtige treffen würde, da die Zahnleiste, wie aus den oben angeführten Thatsachen hervorgegangen ist, in der ganzen Region der oberen Vorderzähne die Funktion der Lippenfurchenleiste ausübt. Die irrige Ansicht MAYO's beruht wahrscheinlich darauf, dass derselbe sich auf die Untersuchung der Schneidezahnpartie beschränkt hat, weil in diesem Falle die Annahme, dass die Zahnleiste daselbst die Lippenfurchenleiste darstelle, ganz erklärlich ist wegen der Ähnlichkeit dieses Theiles der oberen Zahnleiste mit der Lippenfurchenleiste des Unterkiefers an der korrespondirenden Stelle. In Bezug auf die an der oberen Zahnleiste auftretende Abschnürung ist MAYO dagegen zu einem mit dem meinigen übereinstimmenden Resultate gelangt; er hat überhaupt seinen Befunden, die ja vor Allem ebenfalls die Anwesenheit einer kontinuierlichen Epitheleinsenkung im ganzen Bereich der oberen Vorderzähne beweisen, im Allgemeinen nur eine unrichtige Deutung gegeben, und ich wiederhole deshalb nochmals, dass es die Zahnleiste ist, welche sich in jener Gegend voll entwickelt hat und als Lippenfurchenleiste funktionirt.

Am Schluss seiner Arbeit verwendet MAYO die gewonnenen Resultate auch noch kurz in phylogenetischer Beziehung, indem er angiebt, dass das Verschwinden der oberen Vorderzähne progressiv von  $Id_1$  nach  $Cd$  fortgeschritten sei, eine Anschauung, der ich vollkommen beipflichte, und der ich eine gleiche Betrachtung über den ebenfalls fehlenden oberen und unteren  $Pd_4$  anfügen möchte.

Aus dem wechselnden Grade der Reduktion, wie sie sich im Embryonalleben an den verschiedenen später zahnlosen Stellen an der Zahnleiste zeigt, kann man bei gleichzeitiger Berücksichtigung der paläontologischen Befunde einen Rückschluss daraufhin ziehen, in welcher Reihenfolge die betreffenden Zähne der Wiederkäufer im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangen sind.

Da die größte Reduktion sich im Bereich von  $Id_1$  und  $Id_2$  findet, so ist jedenfalls die Annahme gerechtfertigt, dass diese beiden Zähne die zuerst rudimentär gewordenen darstellen, an welche sich alsdann der  $Id_3$  angeschlossen hat, bei welchem gegenüber der Region von  $Id_1$  und  $Id_2$  in so fern auch noch jetzt eine etwas höhere Ausbildung erreicht wird, als sich daselbst der tiefste Theil der Zahnleiste abschnürt. Noch weiter geht die Entwicklung an der Stelle des oberen und des unteren  $Pd_4$ , indem es hier sowohl zu einer Abschnürung an der Zahnleiste, als auch in frühen Embryonalstadien zur Bildung einer, wengleich

nicht sehr stark ausgebildeten Lippenfurchenleiste kommt. Relativ die größten Fortschritte macht die Zahnleiste endlich im Bereich des oberen  $Cd$ , für welchen oben ein kappenförmiges Stadium (s. p. 575) nachgewiesen worden ist. Auf Grund dieser embryologischen Befunde kann man vermuthungsweise annehmen, dass die Reduktion im Gebiss der Wiederkäuer bei dem oberen  $Id_1$  begonnen und von da zunächst auf den oberen  $Id_2$  und  $Id_3$  übergegriffen hat, dass sie sich darauf auf den oberen und unteren  $Pd_4$  fortgesetzt und zuletzt dann noch den oberen  $Cd$  betroffen hat.

Durch die embryologische Untersuchung allein erhält jedoch eine solche Ansicht keine genügende Stütze; sie darf vielmehr erst dann einen Anspruch auf Richtigkeit erheben, wenn sie, wie ich nochmals hervorhebe, mit den Thatsachen der Paläontologie übereinstimmt resp. durch dieselben in positivem Sinn ergänzt wird, wesshalb diese letzteren stets zum Vergleich heranzuziehen sind. In Bezug auf vorliegenden Gegenstand finden sich besonders in der SCHLOSSER'schen Arbeit<sup>1</sup> eingehende paläontologische Angaben, und ich schließe mich aus diesem Grunde auch direkt an dieselben an.

Die gemeinsamen Vorfahren der Unpaarhufer und der Paarhufer, die Familie der Condylarthra, haben noch eine vollständige Bezahnung besessen, welche folgende Formel aufweist:  $\frac{3}{3} I \frac{1}{1} C \frac{4}{4} P \frac{3}{3} M$ . Die Stämme der Ruminantier und der bald wieder aussterbenden Caenotheriidae beginnen alsdann mit der europäischen Gattung Dichobune, welche noch der obigen Formel entsprechend lückenlos bezahnt gewesen ist; es sind also sowohl der obere und der untere vorderste Prämolare  $P_4$ , als auch der obere  $C$  und die drei oberen  $I$  vorhanden gewesen. Der später auftretende Gelocus, welcher jedenfalls den ersten, echten Wiederkäuer Europas darstellt, differirt in Bezug auf die Bezahnung schon wesentlich von Dichobune, wie er auch im Übrigen, sowohl zeitlich als auch morphologisch, von diesem durch eine große Lücke getrennt ist. Da ich jedoch hier nur auf die Veränderungen in der Bezahnung, speciell in der Zahl der Zähne Rücksicht zu nehmen habe, so kann ich die von SCHLOSSER zur Ausfüllung dieser Lücke herangezogenen amerikanischen Formen übergehen, weil dieselben betreffs des Gebisses noch völlig mit Dichobune übereingestimmt haben sollen, und weil ferner ihre systematische Stellung, wie SCHLOSSER angiebt, überdies eine fragliche ist. Bei dem somit zunächst in Betracht kommenden Gelocus ist der untere vorderste Prämolare,  $P_4$ , ein ganz

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morphol. Jahrbuch. Bd. XII.

einfacher Stift geworden, während der obere  $P_4$  bereits fehlt. Dessen gleichen sind die drei oberen Schneidezähne nicht mehr vorhanden. Der obere  $C$  hat sich in eine lange dünne Klinge umgewandelt, und der untere  $C$  ist einem unteren  $I$  schon sehr ähnlich geworden. Es ist mithin diese Gattung in Rücksicht auf die Zahnzahl nur noch wenig von den recenten Ruminantiern verschieden. Bei dem jedenfalls als ein direkter Nachkomme des *Gelocus* zu betrachtenden *Prodremotherium* ist der untere  $P_4$  vollständig verschwunden, und es unterscheidet sich dessen Zahnformel lediglich durch die Anwesenheit des oberen  $C$  von der der jetzt lebenden Wiederkäuer. Auf *Prodremotherium* lassen sich nun fast alle letzteren in fortlaufender Reihe zurückführen. Ich übergehe jedoch die hier vorhandenen Zwischenglieder, da mit dem bis hierher Angeführten die auf die Reduktion des Gebisses der Wiederkäuer sich beziehenden paläontologischen Thatsachen erschöpft sind. An der Hand derselben lässt sich nun feststellen, dass zuerst die oberen drei  $I$  und der obere  $P_4$  rückgebildet worden sind, in welcher Reihenfolge ist indessen mit alleiniger Hilfe der Paläontologie nicht zu eruiren. Im Anschluss hieran sind alsdann der untere  $P_4$  und der obere  $C$  verloren gegangen. Vergleicht man mit diesen positiven Ergebnissen das auf p. 586 Aufgeführte, so findet man zunächst die auf Grund der embryologischen Befunde ausgesprochene Vermuthung, dass der obere  $C$  erst später als der obere und untere  $P_4$  und als die oberen  $I$  verschwunden ist, bestätigt. Man kann nun aber auch die in den paläontologischen Angaben vorhandene Lücke betreffs der Reduktion der drei oberen  $I$  in Folge der durch die embryologische Untersuchung im Bereiche dieser Zähne nachweisbaren und daselbst von  $I_1$  nach  $I_3$  an Stärke abnehmenden Rückbildungserscheinungen in der Entwicklung der Zahnleiste ergänzen und mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass dieselbe von  $I_1$  nach  $I_3$  fortgeschritten ist und alsdann erst den oberen  $P_4$  ergriffen hat, so dass man aus paläontologischen und den unterstützenden embryologischen Befunden zusammen berechtigt sein dürfte, den Modus der während der phylogenetischen Entwicklung im Gebiss der Wiederkäuer stattgefundenen Reduktion dergestalt anzunehmen, dass nach einander der erste, zweite und dritte obere Schneidezahn, alsdann der vorderste obere Prämolare, hierauf der entsprechende Zahn des Unterkiefers und zuletzt der obere Eckzahn verloren gegangen sind. Der letztere hat sich sogar vielfach, z. B. bei den Tylopoden, den Traguliden, häufig auch bei den männlichen Hirschen noch bis auf den heutigen Tag erhalten.

## 2. Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäufer und die derselben vorausgehenden histologischen Veränderungen der betreffenden Zahnanlagen.

Bei der vergleichend-anatomischen Betrachtung der Frage, auf welchen Abschnitt der Zahnanlagen der Säugethiere die Bezeichnung »Schmelzorgan« anzuwenden sei, ergibt sich, dass dieselbe ausschließlich auf die der Papille direkt aufliegende Schicht hoher Cylinderzellen, welche die Produktion des Schmelzes besorgt, zu beschränken ist, da die übrigen Partien des epithelialen Theiles der Zahnanlagen bei den Säugethiern in gar keiner Beziehung zur Schmelzbildung stehen. Am einfachsten tritt uns dies bei der Entwicklung der Hautzähne der Selachier gemäß den Angaben HERTWIG'S<sup>1</sup> entgegen, da hier in Folge der fehlenden Einsenkung des Epithels die oberflächlichen Zelllagen desselben, das Stratum corneum, ganz unverändert bestehen bleiben. Das Gleiche gilt von den Cylinderzellen des Stratum mucosum, mit Ausnahme derjenigen, welche die hier sich frei über die Oberfläche erhebenden Papillen überziehen. An diesen Stellen nehmen die Cylinderzellen an Höhe zu und werden, indem sie alsdann, ohne Theiligung irgend welcher anderer Epithelzellen, den Schmelz produciren, zum »Schmelzorgan«. Werden von diesem Gesichtspunkte aus die Verhältnisse der Säugethiere betrachtet, so zeigt sich, dass von der eingesenkten Epithelmasse nur die der Papille direkt aufliegenden hohen Cylinderzellen des Stratum mucosum dem Schmelzorgan der niederen Wirbelthiere identisch und als solches zu bezeichnen sind. Die jetzt fast allgemein übliche Ausdehnung dieses Begriffs auf den ganzen epithelialen Theil der Zahnanlagen der Säugethiere ist somit weder aus vergleichend-anatomischen Betrachtungen, noch aus funktionellen Gründen zu rechtfertigen, und es entspricht jedenfalls vielmehr den thatsächlichen Verhältnissen, wenn man die von HERTWIG<sup>2</sup> zuerst eingeführte und auch in neuerer Zeit für den bei der Bildung der Wurzeln mitwirkenden Abschnitt des epithelialen Theiles der Zahnanlagen der Säugethiere gebrauchte Bezeichnung »Epithelscheide« auf letzteren in seiner ganzen Ausdehnung anwendet. Dadurch wird einestheils die histologische Stellung desselben richtig zum Ausdruck gebracht, anderentheils kann mit ihm als einem in histogenetischer Beziehung indifferenten

<sup>1</sup> Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII. N. F. 4.

<sup>2</sup> Über das Zahnsystem der Amphibien. Archiv für mikr. Anat. Bd. XI. Suppl.

Begriffe sowohl der bei der Schmelzbildung thätige Theil, das Schmelzorgan, als auch die bei dieser nicht mitwirkenden und das letztere nach außen gegen das Bindegewebe abgrenzenden epithelialen Partien zusammen mit dem bei der Wurzelbildung beteiligten Abschnitt umfasst werden. Ein dritter Grund endlich, in Folge dessen bereits v. BRUNN<sup>1</sup> für die Ausdehnung der Bezeichnung »Epithelscheide« in der hier vertretenen Richtung plaidirt hat, ist der, dass, wie Verfasser meint, »die Schmelzbildung nicht die einzige Funktion der eingesenkten Epithelmasse ist, dass vielmehr diese in ihrer Totalität eine formbildende Rolle bei der Zahnentwicklung spielt«. Mit Rücksicht auf die soeben angeführten drei Gründe erscheint daher die Bezeichnung des gesammten epithelialen Theiles der Zahnanlagen der Säugethiere als Epithelscheide geboten und jedenfalls auch hinreichend gerechtfertigt, während dagegen der Ausdruck Schmelzorgan auf die thatsächlich Schmelz producirende, direkt über dem Kronentheil der Papille gelegene Partie der Epithelscheide zu beschränken ist.

Sobald sich die Papille zu bilden beginnt, tritt in den bis dahin knospenförmigen, nun die Kappen- und weiterhin die Glockenform annehmenden Epithelscheiden eine im Centrum beginnende und nach der Peripherie fortschreitende allmähliche Umwandlung der centralen Zellen des Stratum corneum ein, indem dieselben nach und nach eine sternförmige Gestalt annehmen. Es geschieht dies dadurch, dass die genannten Zellen eine als Intercellularsubstanz aufzufassende, sich nicht färbende Flüssigkeit ausscheiden oder durch direkte Umwandlung ihrer peripheren Protoplasmaschichten bilden. In Folge der Druckwirkungen der so entstandenen Flüssigkeit kommt es also zum Übergang dieser anfänglich runden Zellen des Stratum corneum in die Sternform. Hierbei folgen demnach für die betreffenden Zellen ein aktiver und ein passiver Vorgang auf einander. Jener besteht in der Bildung der Intercellularsubstanz, dieser in der durch die Druckwirkungen der letzteren bedingten Umformung.

Da nun bei der beginnenden Erhebung der Papille die Epithelscheide ihre definitive Größe noch nicht vollständig erreicht hat, so dauert die Neubildung von Zellen in derselben fort, und zwar wird sie jetzt hauptsächlich von den direkt über der Papille gelegenen Cylinderzellen, dem späteren Schmelzorgan, besorgt, während sich die äußeren, nicht in die Bekleidung der Papille mit eingehenden Zellen des Stratum mucosum allmählich abplatten. Dabei geht die Neubildung von runden

<sup>1</sup> Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX.

Zellen der Umwandlung derselben in die Sternform voran, und aus diesem Verhalten erklärt es sich, dass über dem Schmelzorgan stets eine mehrfache Lage rundlicher Zellen vorhanden ist, welche die jüngsten und in die Sternform noch nicht übergegangenen Elemente des Stratum corneum der Epithelscheide repräsentirt und sich fast während der ganzen Entwicklung der Krone erhält. Bevor das Schmelzorgan seine spezifische Funktion, die Schmelzbildung, ausübt, ist ein allmählicher Übergang seiner cylindrischen in jene runden Zellen erkennbar. Später tritt aber eine scharfe Scheidung beider Schichten ein, da die Zellen des Schmelzorgans bei Beginn der Bildung des Schmelzes noch bedeutend an Höhe zunehmen. Auf der anderen Seite bleiben dagegen Übergangsformen von den runden zu den sternförmigen Zellen so lange erhalten, bis die letzteren der sich zuerst an ihnen bemerkbar machenden Rückbildung der Epithelscheide anheimfallen. Das Schmelzorgan ist demnach als die Matrix der runden und damit indirekt auch als die der sternförmigen Zellen aufzufassen, da die letzteren sich erst sekundär in der oben geschilderten Weise aus den ersteren bilden, also nur modificirte runde Zellen darstellen.

Die hier vertretene Anschauung stimmt am meisten mit derjenigen v. KÖLLIKER'S<sup>1</sup> überein, welcher diese Vorgänge in ganz ähnlicher Weise schildert, indem er angiebt, dass »die Lagen runder Zellen sich auf der einen Seite immer vermehren, auf der anderen stets zur Vergrößerung der Gallerte (= sternförmige Zellen) verwendet werden«. Dem gegenüber behauptet WALDEYER<sup>2</sup>, dass die über dem Schmelzorgan gelegenen runden Zellen »die Matrix sowohl der Schmelzzellen als auch der Schmelzpulpa (= sternförmige Zellen) seien«. Derselben Ansicht ist HERTZ<sup>3</sup>, welcher ebenfalls glaubt, dass die runden Zellen »die Matrix für die Schmelzzellen und die Keimschicht für die sternförmigen Zellen seien«. Ferner nehmen bei der späteren Schmelzbildung WALDEYER sowohl als auch HERTZ eine immer wiederkehrende und am peripheren Ende derselben erfolgende Vereinigung der Zellen des Schmelzorgans mit den über ihnen liegenden runden Zellen der Epithelscheide an. Ein solcher Vorgang ist allein schon deshalb ausgeschlossen, weil es bis jetzt in keinem Falle gelungen ist, wie es doch bei einer derartigen Verschmelzung von Zellen möglich sein müsste, zwei Kerne in den einzelnen Zellen des Schmelzorgans nachzuweisen, ein Umstand, den

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig.

<sup>2</sup> Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. I. Königsberger medic. Jahrbücher. Bd. IV.

<sup>3</sup> Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwicklung der Zähne. VIRCHOW'S Archiv Bd. XXXVII.

WALDEYER selbst zugiebt, trotzdem aber auf seiner Anschauung stehen bleibt. HERTZ geht in dieser Beziehung sogar noch weiter, indem er behauptet, dass auch die Sternzellen, von denen WALDEYER angiebt, dass sie »je weiter die Entwicklung des Schmelzes fortschreitet, um so mehr einschrumpfen«, sich indirekt an jenem Verwachsungsprocess betheiligen und »mit der weiter fortschreitenden Schmelzbildung zum Stratum intermedium (= den runden auf dem Schmelzorgan liegenden Zellen) werden, welche letztere sich dann ihrerseits nach HERTZ's Meinung mit den Zellen des Schmelzorgans vereinigen. Ein derartiges Verhalten der Sternzellen ist wegen der weiter unten angeführten Gründe (p. 597) nicht anzunehmen, eben so wenig wie die Verschmelzung der runden Zellen mit den cylindrischen des Schmelzorgans, und HERTZ giebt auch selbst zu, dass er für seine Behauptung »bei Zähnen allerdings keine direkten Beweise anführen könne«.

Was weiterhin die Frage nach den bei der Bildung des Schmelzes auftretenden Vorgängen betrifft, ob es sich um eine Abscheidung gemäß den Angaben v. KÖLLIKER's, oder um eine direkte Umwandlung der Zellen des Schmelzorgans in die Schmelzprismen im Sinne WALDEYER's handelt, so kann man Gründe sowohl für die Sekretionstheorie, als auch für die direkte Umwandlungstheorie anführen. Für die letztere erscheint mir namentlich der Umstand von Bedeutung, dass ich mich nicht genügend von der Anwesenheit des von HERTZ (l. c.), KOLLMANN<sup>1</sup>, in neuester Zeit von v. EBNER<sup>2</sup> abgebildeten bez. beschriebenen und von Letzterem als »Cuticularsäume« bezeichneten membranartigen Abschlusses des centralen Endes der Zellen des Schmelzorgans habe überzeugen können. Man bemerkt zwar an der genannten Stelle eine Art Saum; derselbe verschwindet aber bei etwas veränderter Einstellung des Mikroskopes, so dass ich geneigt bin, denselben für ein optisches Phänomen zu halten, welches dadurch entstanden zu denken ist, dass die darunterliegende Schmelzzelle diesen Saum bei entsprechender Einstellung vortäuscht. Sollte dagegen, wie aus dem folgenden Grunde doch schließlich kaum bezweifelt werden darf, ein solcher membranartiger Abschluss der Schmelzzellen an ihrem centralen Ende thatsächlich vorhanden sein, so wäre unbedingt eine Abscheidung des Schmelzes anzunehmen, zumal in Rücksicht auf das sog. Schmelzoberhäutchen, da die Entstehung desselben bei einer direkten

<sup>1</sup> Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX. und: Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

<sup>2</sup> Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Handbuch der Zahnheilkunde.

Umwandlung der Zellen des Schmelzorgans in die Schmelzprismen schwer zu erklären ist, während es bei der Annahme einer Sekretion im Sinne v. KÖLLIKER'S<sup>1</sup>, welcher den Schmelz als eine Art Cuticularbildung ansieht, als die letzte Schicht des abgeschiedenen Schmelzes zu betrachten sein würde, welche sich nach Art der Cuticularbildungen durch Vereinigung des Sekretes der einzelnen Zellen des Schmelzorgans in einen homogenen Überzug des strukturirten Schmelzes umgewandelt hat, dem es ja histogenetisch völlig gleichwerthig ist, und da die WALDEYER'Sche Annahme, dass das Schmelzoberhäutchen sich aus den äußeren Zellen der Epithelscheiden bilde, schon von KOLLMANN<sup>2</sup> widerlegt worden ist. Nach alledem muss ich auf eine definitive Entscheidung über die Bildung des Schmelzes nach der einen oder anderen Richtung hin vorläufig noch verzichten.

Im Anschluss hieran dürfte ein Gebilde zu erwähnen sein, welches bei der Histogenese der Zahngewebe häufig beschrieben worden ist, die sog. »Membrana praeformativa«, ein Ausdruck, der, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, keine Berechtigung hat.

Zu demselben Zeitpunkt, in dem die Rückbildung der äußeren Zellen der Epithelscheide (p. 598) beginnt, erscheint die Papille, so weit die Differenzirung von Odontoblasten von der Spitze nach der Basis fortgeschritten ist, zunächst von einem nach unten zu sich verschmälern- den, homogenen Saume überzogen, die oben genannte Membrana praeformativa. Dieselbe stellt jedoch nichts Anderes als die erste Schicht unverkalkten Dentins dar, und ihre Zugehörigkeit zur Papille tritt besonders an solchen Präparaten hervor, an denen die letztere in Folge der Behandlung etwas geschrumpft ist, wodurch sich jene homogene Schicht vom Schmelzorgan zurückgezogen hat, während sie mit der Papille bez. mit den Odontoblasten in unmittelbarem Zusammenhang geblieben ist. Ferner spricht für die Annahme, dass es sich thatsächlich um die erste Lage unverkalkten Dentins handelt, auch der Kontour der Grenzlinie derselben, mit welcher sie sich gegen das darüberliegende Schmelzorgan absetzt. Dieselbe zeigt nämlich die gleiche eigenthümliche, ausgebuchtete Gestalt, welche sich später im fertigen Zahn an der äußeren Oberfläche des Dentins wiederfindet (Fig. 8). Ein dritter Umstand endlich, welcher in der angedeuteten Richtung beweiskräftig ist, ist der, dass sich bei älteren Stadien, bei denen an den Spitzen der Papille das Zahnbein bereits in beträchtlicher

<sup>1</sup> Handbuch der Gewebelehre und: Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Würzburger Verhandlungen. Bd. VIII.

<sup>2</sup> Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

Dicke abgelagert und die Verkalkung desselben schon eingetreten ist, das verkalkte Dentin nach der Basis direkt in den homogenen Saum sich fortsetzt. Wegen ihrer Gleichwerthigkeit mit der ersten Schicht unverkalkten Dentins erscheint somit die Membrana praeformativa nicht als ein besonderes Gebilde, und es dürfte in Folge dessen auch die Beibehaltung einer speciellen Bezeichnung nicht am Platze sein, worauf ich, eben so wie es schon von WALDEYER<sup>1</sup> und RÖSE<sup>2</sup> geschehen ist, nochmals hingewiesen haben möchte. An dieser Stelle sei es mir ferner gestattet, einige Worte über die Entstehung der Papillen im Allgemeinen anzufügen<sup>3</sup>.

Sobald das knospenförmige Stadium erreicht ist, die Epithelscheiden also vollständig deutlich an der Zahnleiste differenzirt sind, beginnt, wie schon mehrfach erwähnt, die Bildung der bindegewebigen Papillen. Hierbei handelt es sich nun um eine aktive Erhebung des Bindegewebes bei gleichzeitig fortschreitender Vergrößerung der Epithelscheiden. Dies wird besonders durch vergleichend-anatomische Betrachtungen bestätigt, wenn man auf die einfachsten hierauf bezüglichen Verhältnisse zurückgreift, die sich wiederum bei der bereits für die Erörterung über das Schmelzorgan bez. die Epithelscheide (p. 588) herangezogenen Entwicklung der Hautzähne der Selachier finden, indem sich hier die Papillen frei über die Oberfläche der Cutis erheben und die aktive Rolle des Bindegewebes, also das Hineinwachsen in das darüberliegende, in diesem

<sup>1</sup> Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. Zeitschr. für rationelle Medicin. Bd. XXIV.

<sup>2</sup> Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>3</sup> Nachdem die vorliegende Abhandlung bereits vollständig fertiggestellt war, erschien eine Untersuchung von KLAATSCH: »Über die Herkunft der Scleroblasten, Morphologisches Jahrbuch, XXI, 2«, durch welche die Frage, ob bei der Bildung der Papillen dem Bindegewebe oder dem Epithel die aktive Rolle zukomme, in ein neues Stadium eingetreten ist, da KLAATSCH die bindegewebige Natur der Papillen in Abrede stellt und annimmt, dass dieselben und somit später auch das Dentin von Zellen gebildet würden, die vom Epithel ihren Ursprung genommen hätten, ein Vorgang, den die Ausführungen KLAATSCH's bei niederen Wirbelthieren als ziemlich sicher erscheinen lassen. An meinen Präparaten ist mir jedoch ein Verhalten, welches mich zu einer solchen Annahme hätte veranlassen können, nicht entgegengetreten, und es ist in Folge dessen hier auch nur auf die bisher allgemein gültige Ansicht Rücksicht genommen worden. Vielleicht spricht für mein negatives Resultat gegenüber denjenigen KLAATSCH's der Umstand, dass es sich bei meinen Untersuchungen um Säugethierembryonen gehandelt hat, bei denen es KLAATSCH für sehr schwierig hält, seine Ansicht direkt nachzuweisen.

Falle nicht in die Tiefe eingesenkte Epithel direkt zu beobachten ist. Vergleicht man nun hiermit die Verhältnisse bei den Säugethieren, so fungirt bei diesen zwar nicht das ganze Mundhöhlenepithel als Matrix für die Zähne, die Entwicklung derselben ist vielmehr in die Tiefe der Schleimhaut verlegt, trotzdem gleichen aber die alsdann auftretenden Vorgänge im Princip vollkommen den für die Entwicklung der Hautzähne der Selachier geschilderten Erscheinungen; die Papillen wachsen also auch bei den Säugethieren aktiv in die Epithelscheide hinein. Die Rösé'sche Ansicht (l. c.), dass »das Bindegewebe passiv sei und die späteren Papillen gleichsam von den Epithelmassen umwachsen würden«, und dass dies »vom morphologischen Standpunkte aus eine größere Berechtigung habe«, erhält somit durch vergleichend-anatomische Betrachtungen, die hierfür allein entscheidend sein dürften, keine Stütze.

Bevor ich nun die der Entwicklung des Kronencementes vorangehende Rückbildung der Epithelscheide schildere, möchte ich noch auf zwei hier anschließende Punkte eingehen.

Der erste betrifft die Reduktion desjenigen Theiles der Zahnleiste, welcher die Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt und sonach nicht mit zur Ausbildung der einzelnen Epithelscheiden verwendet wird. — Bei der bald nach der Differenzirung der letzteren beginnenden Abschnürung der Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel verschwinden in der oberflächlichen Portion derselben im Allgemeinen zuerst die runden Zellen des Stratum corneum, so dass das labiale und linguale Blatt des Stratum mucosum der Zahnleiste direkt an einander zu liegen kommen, wobei die anfänglich ziemlich hohen Cylinderzellen desselben mehr abgeplattet werden. Mitunter findet man jedoch in dem sich auf diese Weise zurückbildenden Theile der Zahnleiste Zellen, die sich durch die geringe Tinktion ihres Protoplasmas und durch ihre beträchtliche Größe von den umgebenden, deutlich gefärbten und jetzt niedriger gewordenen Zellen des Stratum mucosum derselben scharf abheben (Fig. 10). Bei ihrer Vergleichung mit den auf der Oberfläche des Kiefers in sehr großer Menge vorhandenen Zellen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels erkennt man sehr bald die vollkommene Gleichwerthigkeit und die Abstammung jener wenig gefärbten Zellen von diesen und sieht ein, dass es sich hierbei nicht um eine besondere »Vacuolenbildung« handelt, wie MAYO<sup>1</sup> dies angenommen hat. Denn die Zellen, von denen er sagt, dass sie »become vacuolated«, stimmen sowohl durch die randständige Lage des Kernes, als auch

<sup>1</sup> The superior incisors and canine teeth of sheep. Bull. of the Mus. compar. Zool., Harvard Coll., Cambr. XIII.

durch die Dicke der Zellmembran und durch ihre äußere Form mit denjenigen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels vollkommen überein, und ihr Auftreten an Punkten, die von dem letzteren relativ weit entfernt sind, erklärt sich dadurch, dass die Zahnleiste ursprünglich breit mit demselben zusammengehangen hat (Fig. 4), dass also zu dieser Zeit auch solche große, rundliche Zellen mit in die Bildung ihres oberflächlichen Theiles eingegangen sind, die dann aber bei der beginnenden Abschnürung der Zahnleiste durch das andrängende Bindegewebe außer Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel gebracht und in die in Rückbildung begriffene Zahnleiste eingebettet worden sind, ein Vorgang, den man an geeigneten Schnittserien direkt verfolgen kann. Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass es sich bei der von MAYO beschriebenen Vacuolenbildung einfach um solche große und vom Bindegewebe abgetrennte, polygonale Zellen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels handelt, welche durch ihr vereinzelttes Auftreten allerdings zu Täuschungen Anlass geben können. Den weiteren Schwund des genannten Theiles der Zahnleiste schildert MAYO ähnlich wie PIANA<sup>1</sup> vollkommen zutreffend, indem er als die letzten nachweisbaren Reste einzelne von einander getrennte und verschieden tief im Bindegewebe liegende Gruppen von Epithelzellen beschreibt.

Der zweite Punkt, welchen ich vor der Entwicklung des Kronencementes noch erwähnen möchte, bezieht sich auf einen bereits vor der Ausbildung der einzelnen Epithelscheiden vorhandenen Unterschied zwischen dem labialen und lingualen Blatt des Stratum mucosum der Zahnleiste, der sich bei schwacher Vergrößerung dadurch bemerkbar macht, dass das letztere schärfer hervortritt als das erstere. Bei der Beobachtung mit starken Systemen erkennt man den Grund dieser Differenz darin, dass die Zellen des lingualen Blattes in zwei- bis dreifacher Reihe über einander liegen, während die des labialen Blattes, genau wie an allen übrigen Stellen des Mundhöhlenepithels eine einfache Lage bilden. MAYO (l. c.) hat dieselben histologischen Details als Ursache für die schon von POUCHET et CHABRY<sup>2</sup> gesehenen, aber nicht näher untersuchten Unterschiede der beiden Blätter der Zahnleiste angegeben. Auch ZUCKERKANDL<sup>3</sup> bildet dieselben an der Zahnanlage einer Fledermaus ab, ohne

<sup>1</sup> Osservazioni intorno all' esistenza di rudimenti di denti canini ed incisivi superiori negli embrioni bovini ed ovini. Memorie dell' Academia delle Scienza dell' Istituto di Bologna. Serie III. Tomo IX.

<sup>2</sup> Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XX.

<sup>3</sup> Makroskopische Anatomie. Handbuch der Zahnheilkunde.

indessen weiter darauf einzugehen, da sich der betreffende Aufsatz auf die makroskopische Anatomie der Zähne bezieht. Auf ältere Stadien bezügliche Resultate hat MAYO dagegen nicht angegeben. Untersuchungen, die in dieser Richtung von mir angestellt wurden, haben nun gezeigt, dass sich die für die einfache Zahnleiste angeführten histologischen Differenzen auch bei den vollständig entwickelten Epithelscheiden bis zum Beginn der Bildung der Ersatzleiste, eben so wie an den zwischen je zwei Epithelscheiden gelegenen Abschnitten der Zahnleiste finden. Man kann in Folge dessen den Übergang des an letztgenannten Stellen aus mehrfachen Lagen hoher Cylinderzellen bestehenden lingualen Blattes in den die Papillen unmittelbar überziehenden Theil der Epithelscheiden direkt verfolgen, und es ergibt sich hieraus, dass die Schmelzorgane ausschließlich vom lingualen Blatt der Zahnleiste abstammen, ein Verhalten, welches auch schon MAYO vermuthungsweise anführt. Da jedoch bei der Bildung der Schmelzorgane das linguale Blatt der Zahnleiste nicht in seiner ganzen Ausdehnung, vielmehr nur mit seinem tiefen Abschnitt betheiligt ist, so geht die obere, nach der Mundhöhle zu gelegene Partie desselben, eben so wie das labiale Blatt in die äußere Begrenzung der Epithelscheiden über, bildet also mit diesem das sog. »äußere Epithel« der letzteren. Dieses zeigt nun natürlich, entsprechend seiner Zusammensetzung aus einem Theil des lingualen und aus dem ganzen labialen Blatt an den betreffenden Abschnitten, so lange sich die Ersatzleiste noch nicht gebildet hat, die gleichen histologischen Unterschiede, wie sie sich zwischen dem lingualen und labialen Blatt der einfachen Zahnleiste finden. Sobald jedoch die Ersatzleiste vorhanden ist, wird das äußere Epithel durchweg von einer einzigen Lage abgeplatteter Zellen — auch auf der lingualen Seite — gebildet, da die bisher daselbst vorhandene mehrfache Schicht von Cylinderzellen in medialer Richtung weiter gewachsen ist und dadurch die Ersatzleiste gebildet hat. In Folge dessen begegnet man an dieser ebenfalls den oben mehrfach erwähnten Differenzen (Fig. 14) zwischen labialem und lingualen Blatt, und es gehen somit auch die Schmelzorgane der bleibenden Zähne aus dem letzteren hervor.

Bevor nun die Entwicklung des Kronencementes an den nach dem selenodonten Typus gebauten Backenzähnen der Wiederkäuer beginnen kann, muss, da sonst eine unmittelbare Anlagerung desselben an die Außenseite des Schmelzes nicht möglich ist, der Kronentheil der Epithelscheide vollständig geschwunden sein. Dieser Vorgang (Fig. 8) nimmt seinen Anfang an den über den höchsten Spitzen der Papillen gelegenen Partien der Sternzellenschicht, und zwar erfolgt die Rück-

bildung an diesen Stellen bevor die Dentin- oder Schmelzproduktion eintritt; sie ist als eine durch den mechanischen Druck der in die Höhe wachsenden Papille bewirkte Atrophie der Sternzellenschicht aufzufassen. Hieraus ergibt sich, dass die letztere von gar keiner Bedeutung für die Schmelzbildung ist und nichts weiter darstellt als ein Füllsel, welches den Platz für die sich vergrößernde Papille frei hält. Man muss demnach die oben (p. 594) erwähnte Schilderung von HERTZ als nicht den thatsächlichen Verhältnissen entsprechend betrachten, und eben so dürfte die RÖSE'sche Ansicht (l. c.) nicht zutreffend sein, dass »sich Schmelz nur in der Ausdehnung finde, als vorher die Sternzellenschicht angelegt sei«. Es spricht gegen eine solche Annahme vor Allem auch die Existenz einer mächtigen Sternzellenschicht in den Epithelscheiden der Anlagen der schmelzlosen Zähne der Edentaten, welche von BALLOWITZ<sup>1</sup> nachgewiesen worden ist, sowie ihr frühzeitiges Schwinden gegenüber den Spitzen der Papillen vor dem Beginn der Schmelzbildung an den Anlagen der Backen- und der unteren Vorderzähne des Schafes. Es dürfte somit auch kaum anzunehmen sein, dass die Sternzellenschicht den Zweck »einer besseren Saftcirculation für die Schmelzzellen« hat, wie dies RÖSE meint; sie funktionirt, wie ich nochmals hervorhebe, vielmehr lediglich als Füllsel. Aus dieser Eigenschaft erklärt sich auch das Fehlen der Sternzellen in dem bei der Wurzelbildung mitwirkenden Theile der Epithelscheiden, da es sich hierbei nicht um ein Platzfreihalten für die wachsende Papille, sondern nur um die formgebende Eigenschaft der Epithelscheide handelt, welche eine Differenzirung des schon in ganzer Ausdehnung vorhandenen Bindegewebes zum Wurzeltheil des Dentinkeims ermöglicht. Nach alledem erscheint die besondere Bezeichnung der sternförmigen Zellen als »Schmelzpulpa«, wie dies fast allgemein geschieht, weder gerechtfertigt noch nothwendig, da dieselben einestheils nicht den geringsten Einfluss auf die Schmelzbildung ausüben — wie man dies aus dem Namen »Schmelzpulpa« erwarten könnte —, und da anderentheils durch die specielle Bezeichnung von an sich nahezu bedeutungslosen — wenigstens in histogenetischer Beziehung — und bald wieder verschwindenden Gebilden die Nomenclatur nur erschwert wird. Das Gleiche gilt von der besonderen Benennung der zuletzt gebildeten, die Sternform nicht annehmenden und direkt über dem Schmelzorgan liegenden runden Zellen des Stratum corneum der Epithelscheiden als

<sup>1</sup> Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausdehnung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachsenen Thier. Archiv für mikr. Anat. Bd. XL.

»Stratum intermedium«. Diese Bezeichnung hat eben so wenig eine Berechtigung und ist höchstens geeignet irrige Vorstellungen hervorzurufen, da sie aus einer Zeit stammt, zu welcher man noch nicht hinreichend das Wesen der Zahnentwicklung erkannt hatte. HANNOVER<sup>1</sup> hat diesen Ausdruck in Folge der irrigen Ansicht eingeführt, dass nur das Schmelzorgan epithelialer Herkunft sei, während die Sternzellenschicht Bindegewebe, und zwar den »Cementkeim«, darstelle, welcher durch »eine besondere, bisher nicht gehörig berücksichtigte Haut« vom Schmelzorgan getrennt werde.

Über die Bildung dieser durch die oben erwähnte Schicht runder Zellen repräsentirte Haut spricht sich HANNOVER nicht näher aus; er bezeichnet sie beim sich entwickelnden Zahn als »Membrana intermedia« und giebt an, dass sie im fertigen Zahne zum »Stratum intermedium« werde, welches seinerseits wieder mit dem von v. KÖLLIKER sogenannten »Schmelzoberhäutchen« identisch sei. HANNOVER hat somit den Ausdruck »Stratum intermedium«, wenn auch nicht in zutreffender Weise, so doch nur für den ausgebildeten Zahn gebraucht, und es ist desshalb mit den jetzigen Kenntnissen von der Entwicklung der Zähne nicht in Einklang zu bringen, denselben auf eine bei der Schmelzbildung direkt keine Bedeutung habende Schicht der Epithelscheide, auf welche er durch WALDEYER<sup>2</sup> übertragen worden ist, fernerhin noch anzuwenden.

In Folge der Rückbildung der Sternzellen an den oben genannten Stellen rückt die mehrfache Lage runder, nicht in die Sternform übergegangener Zellen des Stratum corneum fast direkt an das Bindegewebe des Zahnsäckchens heran, da zu dieser Zeit auch an den äußeren Zellen des Stratum mucosum der Epithelscheide regressive Veränderungen Platz zu greifen anfangen, indem die bis dahin vorhandene Kontinuität derselben stellenweise durch das andrängende und an kleinen Blutgefäßen reiche Bindegewebe des Zahnsäckchens aufgehoben wird, wodurch an den betreffenden Punkten die äußeren Zellen der Epithelscheide gleichsam aus der Reihe gebracht werden und kleine Gruppen bilden, die in das Bindegewebe des Zahnsäckchens hervorragen und die Oberfläche des letzteren bei schwacher Vergrößerung wie mit Papillen besetzt erscheinen lassen. Hierbei handelt es sich nun weder um die Entstehung wahrer Papillen von Seiten des Zahnsäckchens, noch um eine aktive Bildung sog. »Epithelial-

<sup>1</sup> Die Entwicklung und der Bau des Säugethierzahns. Verhandl. der Kais. Leop.-Akad. d. Naturf. 1856.

<sup>2</sup> Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. I. Königsb. medic. Jahrb. Bd. IV.

sprossen«, wie dies v. KÖLLIKER, WALDEYER, v. EBNER etc. anzunehmen geneigt sind; dieselben werden vielmehr nur bei schwacher Vergrößerung durch die daselbst von statten gehende passive und durch das Bindegewebe des Zahnsäckchens bewirkte regressive Veränderung des äußeren Epithels vorgetäuscht (Fig. 12). Denn man erkennt bei der Betrachtung mit starken Systemen ganz deutlich, dass zwischen den einzelnen Epithelzellengruppen kein Zusammenhang mehr besteht, dass zwischen denselben hindurch vielmehr das Bindegewebe und mit diesem auch meist ein kleines Gefäß direkt an die Sternzellen herantritt (Fig. 12). Die Rückbildung der Epithelscheide schreitet nun in der eben geschilderten Weise von dem über der Spitze der Papille gelegenen Abschnitt nach der Basis derselben fort, ergreift also auch allmählich die seitlichen Partien des äußeren Epithels und der Sternzellenschicht. An diesen Stellen kommt für den Schwund der letzteren in der Hauptsache wohl das Zahnsäckchen in Betracht, da bei dem vornehmlich nach oben gerichteten Wachstum der Papille eine Druckwirkung, wie sie an der Spitze auftritt, von den Seitentheilen derselben nur in geringerem Grade mitwirken dürfte. Eine scharfe, lineare Abgrenzung der Epithelscheide vom Zahnsäckchen ist jetzt natürlich in Folge des aufgehobenen Zusammenhangs des äußeren Epithels nicht mehr möglich. Dagegen lässt sich die Frage, ob Blutgefäße zu dieser Zeit thatsächlich in die Epithelscheide eindringen, auf ziemlich einfache Weise beantworten. Die Möglichkeit dazu ist mit dem Eintritt der Diskontinuität des äußeren Epithels jedenfalls gegeben; nur muss man dabei stets berücksichtigen, dass es sich dann nicht etwa um ein in aktiver Weise gefäßreiches normales, sondern um ein in der Rückbildung begriffenes Epithelgewebe handelt, und dass an den Stellen, wo sich eventuell Blutgefäße zwischen den Sternzellen finden — es würde dies natürlich immer nur an der Peripherie dieser Schicht sein —, unter allen Umständen ein Schwund der letzteren vorher stattgefunden haben muss.

Gleichzeitig mit der Rückbildung der Seitentheile der Epithelscheide senkt sich das Zahnsäckchen in die Tiefe der Marken ein und bringt dadurch auch diese Partie der Epithelscheide, die ja eigentlich nichts Anderes als die inneren Seitentheile derselben darstellt, zum Verschwinden, welches unter den gleichen Erscheinungen, wie an der Außenseite der Papille vor sich geht.

Am längsten erhält sich von den verschiedenen Lagen der Epithelscheide außer dem Schmelzorgan die dasselbe an seiner äußeren Oberfläche überziehende mehrfache Schicht runder Zellen, welche nahezu bis zum Ende der Schmelzbildung ziemlich unverändert bestehen bleibt

und deshalb gleichsam als eine Art Schutzmauer für das Schmelzorgan gegenüber dem andrängenden Bindegewebe des Zahnsäckchens aufzufassen ist. Der Gefäßreichthum des letzteren nimmt mit der fortschreitenden Entwicklung immer mehr zu und bewirkt schließlich auch den Untergang jener Schicht runder Zellen, so dass das Schmelzorgan nun in direkte Berührung mit dem Zahnsäckchen kommt, in dessen dem ersteren aufliegenden Partie sich mittlerweile ein dichtes, flächenhaftes Kapillarnetz entwickelt hat. Die Schmelzproduktion hat zu dieser Zeit ihr Ende mit der Bildung des Schmelzoberhäutchens erreicht, welches als ein schmaler homogener Saum an den centralen Enden der Zellen des Schmelzorgans wahrnehmbar ist (Fig. 13 *Soh*). Der Schwund des letzteren geht nun in der Weise vor sich, dass in dasselbe, d. h. zwischen seine Zellen von dem an seiner äußeren Oberfläche befindlichen Kapillarnetz des Zahnsäckchens stellenweise feine Ausläufer eindringen und die mit Beendigung ihrer Thätigkeit niedriger gewordenen Zellen sehr bald zum völligen Verschwinden bringen. Nachdem auf diese Weise das Schmelzorgan und somit auch der Kronentheil der Epithelscheide gänzlich rückgebildet worden ist, hat sich das Bindegewebe des Zahnsäckchens an die äußere Oberfläche des Schmelzes angelagert, und zwar zeichnet sich die demselben unmittelbar aufliegende Schicht durch die regelmäßige Anordnung ihrer Fasern aus, welche der Oberfläche des Zahns resp. der Krone parallel verlaufen. Zwischen denselben findet sich eine ziemliche Anzahl spindelförmiger Kerne, die in Bezug auf die Richtung ihrer Längsachse das gleiche Verhalten aufweisen, indem die letztere ebenfalls der Zahnoberfläche annähernd parallel gestellt ist. Gefäße sind in dieser direkt auf dem Schmelz befindlichen Schicht des Zahnsäckchens nicht mehr wahrnehmbar, da sich das bei dem Schwund des Schmelzorgans vorhanden gewesene Kapillarnetz — nachdem es diese seine Funktion ausgeübt — wieder zurückgebildet hat, und sich nur die größeren Gefäße in den von der Oberfläche der Krone etwas weiter entfernten Partien des Zahnsäckchens erhalten haben. Die letzteren unterscheiden sich auch durch ihr mehr lockeres Gefüge und durch den weniger regelmäßigen Verlauf ihrer Fasern von jener dem Schmelze aufliegenden Schicht, und es ist deshalb anzunehmen, dass nur diese durch direkte Verknöcherung, unmittelbar vor dem Durchbruch des betreffenden Zahns, das Kronencement liefert, dessen Bildung eben so wie der Schwund des Schmelzorgans von den Spitzen der Krone nach der Basis fortschreitet (Fig. 14).

Ein knorpeliges Zwischenstadium tritt somit bei der Entwicklung des Kronencementes der Wiederkäuer nicht auf, und ich kann in Folge

dessen die Angaben LEGROS' et MAGIOT's<sup>1</sup> eben so wenig bestätigen, wie dies v. BRUNN<sup>2</sup> bei der Untersuchung des Kaninchenbackenzahns möglich gewesen ist. Die beiden französischen Autoren schildern zwar Anfangs den außerordentlich großen Gefäßreichthum der der Epithelscheide unmittelbar aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens ganz richtig, behaupten dann aber weiter, dass sich die letztere schon zu diesem Zeitpunkt durch besondere histologische Eigenschaften von dem übrigen Theile des Zahnsäckchens unterscheidet und fassen sie desshalb als ein differentes Gebilde auf, welches sie als »germe oder organe du ciment« bezeichnen. In diesem sollen sich dann später nach den Angaben LEGROS' et MAGIOT's — au moment où le chapeau de dentine est constitué, et où commence le développement de la racine — neue Elemente — ce sont ces petites cavités contenant une ou plusieurs cellules cartilagineuses ou chondroplastes — zeigen, und erst nach diesem Stadium — état fibro-cartilagineux — soll durch Verknöcherung des Knorpels das Cement entstehen. Es ist mir aber in keinem Falle möglich gewesen, ein besonderes Cementorgan in diesem Sinne nachzuweisen, und eben so wenig habe ich mich von dem Vorhandensein der von LEGROS et MAGIOT beschriebenen Knorpelzellen überzeugen können. Ich wiederhole desshalb nochmals, dass die Bildung des Kronencementes bei den Wiederkäuern ohne die Zwischenstufe von Knorpel durch direkte Verknöcherung der der Schmelzoberfläche aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens bewirkt wird, und ich kann somit im Allgemeinen die von v. BRUNN für die Entwicklung des Cementes an der Krone des Kaninchenbackenzahns gemachten Erfahrungen vollständig bestätigen.

Anm. Die hierzu nöthige Untersuchung von Zähnen, welche sich kurz vor dem Durchbruch befanden, wurde nicht an Schnittpräparaten vorgenommen. Die betreffenden Backenzähne — es dienten hierzu solche von völlig ausgebildeten Rindsföten — wurden vielmehr mitsammt dem Zahnsäckchen aus dem Kiefer herauspräparirt und davon Schiffe nach der von v. KOCN beschriebenen Weise, der sog. »Versteinerungsmethode«, hergestellt. In Bezug hierauf und speciell auf die Anwendung derselben auf die Zähne verweise ich auf die Angaben WEIL's (Münchener Habilitationsschrift und Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde 1887) und RÖSE's (Anatomischer Anzeiger 1893).

Vergleicht man hiermit die Entstehung des Wurzelcementes, so findet man, dass diese im Princip den gleichen Vorgang darstellt, wie die des Kronencementes, da es sich auch bei der Bildung des ersteren,

<sup>1</sup> Contributions à l'étude du développement des dents. Journ. de l'Anat. et de la Phys. XV.

<sup>2</sup> Beiträge zur Kenntnis der Zahnentwicklung. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XXXVIII.

wie gleichfalls besonders aus den Untersuchungen v. BRUNN's<sup>1</sup> hervorgegangen ist, zunächst um die Zerstörung der Epithelscheide handelt, in diesem Falle des Wurzeltheils derselben, welche in ähnlicher Weise, wie die oben geschilderte Rückbildung des Kronentheils vor sich geht, und auf welche dann die Verknöcherung der hier dem Dentin aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens folgt. Es drängt sich nun die Frage auf, warum es bei gewissen Säugethieren, z. B. den Wiederkäuern, zur Bildung von Kronencement kommt, während dieselbe bei anderen, wie z. B. auch beim Menschen, völlig ausbleibt.

Durch die Art und Weise der Entwicklung des Kronen- wie des Wurzelcementes erhält man die Überzeugung, dass das Zahnsäckchen in seiner ganzen Ausdehnung, wenn die Verhältnisse günstig sind, den Anlass zur Bildung von Cement durch Verknöcherung seiner der Oberfläche des Schmelzes aufliegenden Schicht geben kann. Dieser Fall tritt jedoch nur relativ selten ein, wie man aus dem nicht allzu häufigen Vorkommen des Kronencementes ersieht, und beruht höchstwahrscheinlich darauf, dass der Zahn gleichsam zu früh durchbricht, oder besser gesagt, dass die Rückbildung des Kronentheils der Epithelscheide zu spät erfolgt, da sie erst mit dem Durchbruch vollkommen wird. Man hat hierfür einen direkten Beweis in dem Vorkommen jenes eigenthümlichen Belags auf den durchbrechenden Zähnen des Menschen — und wahrscheinlich aller übrigen Säugethiere, denen das Kronencement fehlt —, welcher nach den Angaben RÖSE's (l. c.) aus den vor dem Durchbruch nicht völlig geschwundenen Resten des Kronentheils der Epithelscheide besteht, die in Folge dessen dem durchbrechenden Zahne anhaften. Hierher gehört auch das von KOLLMANN<sup>2</sup> beschriebene »zähe Häutchen«. Die definitive Zerstörung des genannten Abschnittes der Epithelscheide geht also beim Menschen erst mit oder vielmehr nach dem Durchbruch des betreffenden Zahns vor sich. Da aber die völlige Rückbildung des ersteren vor dem Beginn des Durchbruchs eine unerlässliche Bedingung für die Entwicklung des Kronencementes ist, weil sonst eine direkte Anlagerung des das letztere liefernden Zahnsäckchens auf die Schmelzoberfläche nicht früh genug möglich ist, so erklärt es sich, dass bei dem erst gleichzeitig mit oder nach dem Durchbruch vollständig werdenden Schwunde des Kronentheils der

<sup>1</sup> Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX und: Beiträge zur Kenntnis der Zahnentwicklung. Ebenda Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

Epithelscheide beim Menschen eine Bildung von Kronencement nicht eintritt. Es erfolgt eine solche dann vielmehr nur an dem nicht über das Niveau des Kiefers heraustretenden und seine Entwicklung erst ziemlich spät abschließenden Theil des Zahns, an der Wurzel, weil an dieser Stelle ein verhältnismäßig unbeschränkter Zeitraum für die Rückbildung des hier in Betracht kommenden Abschnittes der Epithelscheide zur Verfügung steht. In ähnlicher Weise hat sich bereits früher KOLLMANN<sup>1</sup> ausgesprochen, indem auch er angiebt, dass »in den Fällen, in welchen der Zahn den Kiefer zu früh verlässt, es an der Krone entweder nur zu partieller Cementbildung kommt, oder dass dieselbe völlig ausbleibt«.

Nach alledem erscheint jedenfalls die Annahme gerechtfertigt, dass die Hauptbedingung für die Entwicklung des Kronencementes die genügend lange Zeit vor dem Beginn des Durchbruchs abschließende Produktion des Schmelzes und die danach erfolgende, möglichst rasche Rückbildung des Kronentheils der Epithelscheide ist. Dass man es bei den Wiederkäuern thatsächlich mit einer solchen, gleichsam beschleunigten Rückbildung des Schmelzorgans zu thun hat, beweist der bei denselben vorhandene und oben beschriebene außerordentlich große Gefäßreichthum des Zahnsäckchens, besonders das über dem Schmelzorgan vorhandene Kapillarnetz, ein Gefäßreichthum, wie er bei Säugethieren mit Zähnen ohne Kronencement in dem Maße niemals auftritt.

Hieran anschließend sei es mir gestattet, noch einige Worte über das Verhalten der Epithelscheide bei der Bildung des bei mehrwurzeligen Zähnen zwischen den einzelnen Wurzeln gelegenen und der Kaufläche abgewendeten Theils der Krone hinzuzufügen. In seiner für die Entwicklung der Wurzeln im Allgemeinen grundlegenden Arbeit beschreibt v. BRUNN<sup>2</sup> zwar auch die Bildung der genannten Partie der Krone, allein in etwas undeutlicher Weise, so dass es mir nicht möglich gewesen ist, dadurch eine genügend klare Vorstellung der hierbei auftretenden Verhältnisse zu gewinnen. v. BRUNN selbst schildert dieselbe a. a. O. mit folgenden Worten:

<sup>1</sup> Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX.

<sup>2</sup> Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX.

»Zum Zweck der Bildung dieser Fläche sieht man jetzt von dem unteren Rande des Schmelzorgans (gemeint ist der untere Rand der Epithelscheide) den ringförmigen Fortsatz *SE\** (s. v. BRUNN's Fig. 5 und 11b) abgehen. . . . . der Ring verengert sich nun im Allgemeinen trichterartig, je weiter er wächst; die untere Öffnung wird auf diese Weise kleiner und kleiner, bis seine Ränder einander schließlich berühren und so die eingeschlossenen Bindegewebsmassen vollständig einhüllen. . . . . Das Schmelzorgan (= Epithelscheide) findet bei seinem weiteren Vordringen an der der Kaufläche abgewendeten Seite Widerstand an denjenigen Stellen, an denen später die Wurzeln hervorkommen, indem hier starke Blutgefäße in die Pulpa hineingehen. Sie halten den Strom des Schmelzepithels auf und werden nun von ihm umflossen wie Felsblöcke von der Lava, in deren Wege sie liegen. Und wie in diesem Bilde sich jenseits des Hindernisses die Theilströme wieder einander nähern und aufs Neue zusammenschließen, so rücken auch hier die Ränder der zwischen den Gefäßen hindurchgedrungenen Abtheilungen des Schmelzorgans wieder an einander. . . . . An jeder Wurzel ist der Vorgang der gleiche und dadurch wird die Epithelscheide an einem einfachen Schluss an der Wurzelfläche der Krone gehindert, es entsteht vielmehr eine sehr unregelmäßige aus mehreren unter verschiedenem Winkel auf einander stoßenden Linien bestehende Berührungsfigur.«

Wie schon oben gesagt, ist es mir nicht gelungen aus der eben angeführten Schilderung ein körperliches Bild über die bei der Entwicklung des hier in Frage stehenden Theils der Krone auftretenden Verhältnisses zu gewinnen, und ich will deshalb versuchen, dieselben im Folgenden klar zu stellen.

Die Epithelscheide umgrenzt ursprünglich bekanntlich nur den Kronentheil des Zahns, umfasst also an ihrem unteren Ende eine weite Öffnung, durch welche die Papille mit dem darunter liegenden Bindegewebe des Kiefers in breitem Zusammenhang steht. In dem Niveau dieses unteren Randes des Kronentheils der Epithelscheide finden sich nun später, nachdem die letztere geschwunden ist, im vollständig ausgebildeten Zahn die mit der Unterfläche der Krone in Verbindung stehenden oberen Enden der einzelnen Wurzeln und die zwischen diesen gelegene Seite der Krone. Behufs Bildung der letzteren Partie beginnt zu einem Zeitpunkt, zu welchem Schmelz und Zahnbein schon in ziemlich mächtiger Schicht an den Spitzen der Papille abgelagert sind, die Epithelscheide an ihrem unteren Rande zu wachsen. Dieses Wachstum erfolgt jedoch Anfangs nicht in der ganzen Ausdehnung

desselben, sondern nur — ich schildere der Einfachheit halber die Erscheinungen, wie sie an einem zweiwurzigen Backenzahn eines Schafsfötus von 43 cm Länge auftreten — auf der labialen und auf der lingualen Seite, und zwar auf beiden Seiten zunächst nur an einer beschränkten Stelle, welche in der Mitte des horizontal verlaufenden dorsoventralen Durchmessers der betreffenden Zahnanlage liegt. Dasselbst kommt also von dem unteren Rand der Epithelscheide ein labialer und ein lingualer Fortsatz hervor, welche beide horizontal und somit der Kaufläche parallel gerichtet sind, einander entgegen- und demnach auf die vertikale centrale Längsachse des betreffenden Zahns zuwachsen. Nachdem diese beiden Fortsätze bei weiterem Wachstum zusammengestoßen sind — ob hierbei eine wirkliche Verwachsung beider erfolgt, oder ob zwischen denselben der von v. BRUNN beschriebene Spalt bleibt, habe ich an dem vorliegenden Stadium nicht feststellen können; dieser Umstand ist ja überhaupt von keiner besonderen Bedeutung —, ist die Abgrenzung der der Kaufläche abgewendeten Seite der Krone beendet, und es kann nun auch an dieser Stelle die Differenzirung der Odontoblasten mit der nachfolgenden Dentinbildung vor sich gehen. Betreffs dieser letzteren in allen Fällen sich gleichbleibenden Vorgänge verweise ich auf die oben angeführte Arbeit v. BRUNN'S.

Der untere Rand der Epithelscheide umschließt nun zwei den oberen, mit der Unterfläche der Krone in Verbindung stehenden Enden der beiden, jetzt allerdings noch fehlenden Wurzeln entsprechende rundliche Öffnungen, durch welche, sowohl durch die vordere, als auch durch die hintere, Gefäße in die Papille eintreten. Hierauf erst, nachdem also die Krone in ihrer Unterfläche ebenfalls abgegrenzt ist, beginnt die Bildung der Wurzeln, indem die Epithelscheide jetzt von ihrem ganzen unteren Rande aus in die Tiefe wächst, und zwar geschieht dies, da der letztere jene zwei rundlichen Öffnungen zeigt, naturgemäß in Form zweier cylindrischer Fortsätze, welche die Matrize für die Gestalt der beiden späteren Wurzeln abgeben. Mit Bezug auf die nun hier gleichfalls beginnende Bildung der Odontoblasten bez. des Zahnbeins verweise ich nochmals auf die Arbeit v. BRUNN'S, da diese Vorgänge in derselben in eingehender Weise behandelt sind.

Der die Abgrenzung des der Kaufläche gegenüber gelegenen Theils der Krone bewirkende labiale und linguale Fortsatz der Epithelscheide besteht, wie dies auch bei der Bildung der Wurzeln der Fall ist, nur aus zwei Zelllagen, dem Stratum mucosum. Die innere der Papille direkt aufliegende Schicht erscheint als eine unmittelbare Fortsetzung des Schmelzorgans, während die äußere eine solche der

äußeren Zellen der Epithelscheide darstellt; beide Lagen gehen an der tiefsten Stelle kontinuierlich in einander über. Die rundlichen eben so wie die sternförmigen Zellen fehlen also in diesen Partien, weil für dieselben nur die formgebende Eigenschaft der Epithelscheide in Betracht kommt, die als Füllsel dienenden Zellen somit unnötig sind.

Durch Vergleichung der Fig. 6 und 7 werden die oben geschilderten Verhältnisse noch deutlicher werden.

### 3. Beiträge zur Entstehung der Form der Molaren und des Gebisses der Säugethiere.

Bei der Betrachtung von Präparaten über die Entwicklung des ersten bleibenden Backenzahns bei Schafsembryonen drängte sich die Frage auf, welche morphologische Stellung die Molaren im Gebiss der Wiederkäuer bez. der Säugethiere im Allgemeinen einnehmen.

Nach der durchgehends gültigen Ansicht betrachtet man als Milchzähne diejenigen Zähne, welche bald nach der Geburt durchbrechen, eine Zeit lang funktionieren und dann durch die bleibenden Zähne ersetzt werden. Man ist dabei vorzugsweise von den Verhältnissen beim Menschen und den höheren Säugethieren ausgegangen, wo man zwei zeitlich scharf getrennte Zahnreihen unterscheiden kann. In Folge ihres relativ späten Auftretens und ihrer das ganze Leben andauernden Gebrauchsfähigkeit rechnete man die Molaren zu den sog. bleibenden Zähnen, also zur zweiten Serie, eine Ansicht, die, wie sich bald zeigen wird, nur bei einseitiger physiologischer Betrachtung der Verhältnisse möglich ist und absolut nicht den Thatsachen entspricht<sup>1</sup>.

Rekapitulire ich zunächst noch einmal kurz die Befunde, welche ich in Bezug auf die Entwicklung der Molaren bei Schafsembryonen gemacht habe, so zeigt sich, dass in einem gewissen Stadium, wo die Anlagen sämtlicher sog. Milchzähne bereits ziemlich hoch ausgebildet sind, die Zahnleiste sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer hinter der Anlage des letzten Milchbackenzahns dorsalwärts weitergewachsen ist, und dass sich an diesem dorsalen Ende derselben die Anlage des ersten Molaren entwickelt hat. Hinter der letzteren setzt sich die Zahnleiste wiederum eine Strecke nach rückwärts fort, und es ist desshalb mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass sich die Anlagen des zweiten und dritten Molaren in derselben Weise bilden, wie die des ersten, d. h. die Zahnleiste wächst noch weiter in dorsaler Richtung und giebt durch zwei neue Verdickungen mit den bekannten nachfolgenden

<sup>1</sup> Da dieser Abschnitt in der Hauptsache auf den im ersten Theil der vorliegenden Abhandlung aufgeführten Thatsachen basirt, so mussten in dem letzteren die Bezeichnungen »Milch- und Ersatzzähne« noch wie bisher angewendet werden.

Veränderungen den Anlass zur Entwicklung jener Zähne. Diese Annahme erscheint um so mehr berechtigt, wenn die von RÖSE<sup>1</sup> für die Entwicklung der Molaren des Menschen gemachten Angaben zum Vergleich herangezogen werden (s. p. 577), und man erkennt somit, dass die Molaren ihren Ursprung von derselben Zahnleiste nehmen, wie die Milchzähne. Bleibende Molaren, wie Milchzähne sind also Glieder der ersten Zahnserie, die sich aus der Zahnleiste entwickelt, und die Milchzähne und die bleibenden Molaren sind deshalb im ontogenetischen und morphologischen Sinne völlig gleichwerthig. Es sind daher die Molaren nicht den übrigen bleibenden Zähnen zuzuzählen, da diese ja Glieder der zweiten Zahnserie darstellen, sondern den Milchzähnen, oder richtiger: die sog. Milchzähne und die sog. bleibenden Molaren stellen die erste Zahnserie dar, während zur zweiten Zahnserie die eventuell auftretenden Ersatzzähne zu rechnen sind.

Diese durch Betrachtungen über die Entwicklung des Gebisses bei Wiederkäuern gewonnene Anschauung stimmt vollkommen mit der von LECHE<sup>2</sup> in Folge der Untersuchung der Entwicklung des Igelgebisses vertretenen Ansicht überein, und ich möchte an dieser Stelle LECHE'S Verdienst, zuerst die wahre Stellung der Molaren richtig erkannt zu haben, noch besonders hervorgehoben wissen.

Der Charakter der Molaren als Glieder der ersten Zahnserie, also gleichsam als echte Milchzähne, würde noch schärfer hervortreten, wenn sich medialwärts von denselben Andeutungen von Anlagen entsprechender Zähne der zweiten Serie auffinden ließen, mit anderen Worten, wenn die Molaren in einem gewissen Stadium der Entwicklung einmal dasselbe Verhalten zeigten, wie die mehr ventralwärts gelegenen Glieder der ersten Zahnserie. Dies ist LECHE nun auch thatsächlich in einer ganzen Anzahl Fälle gelungen, so für die Molaren des Igels, für den ersten Molaren der Katze und des Seehundes und für den ersten und zweiten Molaren der Chiropteren. Bei Wiederkäuern nähere Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen ist mir in Folge Mangels an passendem Material nicht möglich gewesen, da die betreffenden Embryonen für den genannten Zweck fast durchgehends zu jung waren. Nur bei einem 20 cm langen Schafsfötus ist es mir gelungen, an der

<sup>1</sup> Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

<sup>2</sup> Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX und: Nachträge zu »Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren«. Ebenda Bd. XX.

lingualen Seite der auf dem glockenförmigen Stadium stehenden Anlage des ersten Molaren eine geringe Ausbuchtung der Epithelscheide nachzuweisen, welche jedenfalls den Anfang zur Bildung einer rudimentären Ersatzleiste darstellt (s. p. 579 und Fig. 5 *El*).

In Anbetracht dieser Befunde und der völlig gleichartigen Entwicklung der eigentlichen Milchzähne und der Molaren glaube ich es demnach in Übereinstimmung mit LECHE für absolut sicher halten zu dürfen, dass die Molaren den Milchzähnen morphologisch und ontogenetisch gleichwerthig und mit diesen zusammen der ersten Zahnserie zuzurechnen sind.

Hieran schließt sich direkt die Frage nach den im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Säugethiere an den Molaren aufgetretenen Formveränderungen an, in Bezug auf welche sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber stehen. Die eine derselben, welche von COPE, OSBORN und SCHLOSSER vertreten wird, nimmt an, dass die Molaren durch allmähliches Auswachsen je eines einzigen, kegelförmigen Reptilienzahns entstanden seien und betrachten als die gemeinsame Ausgangsform den triconodonten bez. trituberculären Typus. Den Beweis für die Richtigkeit ihrer Behauptung führen sie auf Grund zahlreicher paläontologischer Befunde, betreffs deren ich besonders auf die SCHLOSSER'sche Arbeit<sup>1</sup> verweise. Die dieser Anschauung entgegengesetzte ist die in neuester Zeit von KÜENTHAL und RÖSE, ferner auch von CREDNER<sup>2</sup> vertheidigte sog. Concrescenztheorie, welche annimmt, dass die Molaren durch Verwachsen einer den einzelnen Höckern entsprechenden Anzahl von kegelförmigen Reptilienzähnen entstanden seien, oder dass, wenn auch mitunter eine völlige Homologisirung zwischen den einzelnen Höckern der Molaren und je einem kegelförmigen Reptilienzahn nicht scharf ausgesprochen wird, doch wenigstens von mehreren solchen eine Betheiligung bei der Bildung der Molaren in Betracht komme. Beide Autoren suchen ihre Ansicht, welche übrigens schon früher von GIEBEL, GAUDRY u. A. ausgesprochen worden ist, besonders durch embryologische Thatsachen zu stützen. Wirkliche Beweise in dieser Richtung beizubringen hat indess nur RÖSE unternommen, welcher behauptet, dass die complicirte Form der Molaren bedingende und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Säugethiere vor sich gegangene Verwachsen mehrerer einzelner Kegelzähne auch jetzt noch embryologisch nachweisbar sei, und zwar auf Grund der »einwandfreien Modelle«, die RÖSE bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung

<sup>1</sup> Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biologisches Centralblatt Bd. X.

<sup>2</sup> Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellschaft der Wissensch. Bd. XX.

der Zähne des Menschen angeht, erhalten zu haben. Nun sagt aber RÖSE selbst in einer speciell mit dem vorliegenden Thema sich befassenden Arbeit<sup>1</sup>, dass »die Papillen der Milchmolaren sehr frühzeitig durch vorspringende epitheliale Rinnen und Leisten in mehrere Fächer, in Nebenpapillen abgetheilt erscheinen«. Aus diesen Worten, welche gerade ein Beweis für die Concrescenztheorie sein sollen, geht jedoch das direkte Gegentheil hervor; denn wie man zwischen denselben ganz deutlich herauslesen kann, ist die allererste bindegewebige Anlage der Molaren auch nach den allerdings nicht offen ausgesprochenen Angaben RÖSE's eine einzige einfache Papille. Eine aus mehreren der Anzahl der späteren Höcker entsprechenden Zahl einzelner Papillen bestehende Anlage der Molaren hat RÖSE also nicht gefunden und wird dadurch seiner Ansicht die Hauptstütze entzogen. Denn wenn die Concrescenztheorie ein Recht auf Gültigkeit haben soll, so müssen ihre Vertreter vor allen Dingen den Nachweis liefern, dass die Molaren in ihrer ersten Anlage aus mehreren getrennten, je einem kegelförmigen Reptilienzahn entsprechenden Papillen bestehen. Dies ist die einzige und hauptsächlichste Forderung, die man an einen Beweis für die Concrescenztheorie stellen kann; dieselbe jedoch erfüllt zu haben, ist KÜKENTHAL<sup>2</sup> noch viel weniger gelungen als RÖSE. Denn KÜKENTHAL<sup>2</sup> sucht die Concrescenztheorie lediglich durch Rückschlüsse aus einem entgegengesetzten Verhalten zu begründen, welches er bei Embryonen von Bartenwalen festgestellt hat, und welches darin besteht, dass bei diesen die ursprünglich complicirt gebauten und in geringer Anzahl vorhandenen Backenzähne im Laufe der weiteren embryonalen Entwicklung in Folge eintretenden Längenwachsthums der Kiefer in eine größere Menge einzelner einfacherer Zähne zerfallen. Hieraus folgert KÜKENTHAL nun, dass bei dem entgegengesetzten Process, bei der Kieferverkürzung, welche bei den Säugethieren embryologisch allgemein nachweisbar sei, die ursprünglich in größerer Zahl vorhandenen, einfachen Kegelzähne zur Bildung eines complicirten Säugethiermolaren zusammengetreten seien. Dieser Umstand kann jedoch, da er nicht im positiven Sinne beweiskräftig ist, nicht zur Begründung der Concrescenztheorie herangezogen werden, zumal da die paläontologischen Befunde, wie sie in der SCHLOSSER'schen Arbeit<sup>3</sup> niedergelegt sind, mit großer Bestimmtheit

<sup>1</sup> Über die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anz. Bd. VII.

<sup>2</sup> Über die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes. Biolog. Centralbl. Bd. XII und: Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXVI.

<sup>3</sup> Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biolog. Centralbl. Bd. X.

gegen die erstere sprechen. Eben so verhält es sich mit den oben (p. 570) von mir erwähnten embryologischen Thatsachen, welche gleichfalls einen Gegenbeweis der Richtigkeit jener Theorie bilden, da durch dieselben festgestellt worden ist, dass sich bei den Wiederkäuern in allen Fällen stets nur eine einzige, zunächst vollkommen einfache Papille (Fig. 5 P) in die betreffende Epithelscheide einstülpt, welche erst im Laufe der weiteren Entwicklung die complicirte Form annimmt.

Die von RÖSE<sup>1</sup> als weiterer Beweis für die Conrescenztheorie angeführte Thatsache, dass die Entwicklung und spätere Verkalkung der einzelnen Spitzen der Papille der Mahlzähne in ungleicher Weise vor sich gehe, erscheint mir ebenfalls viel eher als ein gegen jene Theorie sprechender Umstand. Denn es ist, weil es sich bei der Ausbildung der Backenzahnpapillen um ein sekundäres Auswachsen der ursprünglich einfachen Papille handelt, eine ungleichmäßige Entwicklung und zeitlich verschiedene Verkalkung der einzelnen, hervorgewachsenen Spitzen der Papille ganz natürlich, während eine solche Differenz bei einer Verwachsung von mehreren völlig gleichwerthigen und gleichartigen, einfachen kegelförmigen Papillen wohl kaum anzunehmen sein dürfte, da in diesem Falle eine ungleichmäßige Entwicklung von ursprünglich völlig gleichen Gebilden schwer zu erklären sein würde. Da nun sowohl die Thatsachen der Paläontologie, als auch besonders diejenige der Embryologie gegen die Conrescenztheorie sprechen, wie dies ebenfalls LECHÉ<sup>2</sup> schon kurz erwähnt hat, in Hinblick auf das RÖSEsche Schema der Gebissentwicklung beim Menschen, so ist als Grund für die Formentwicklung der Molaren lediglich ein sekundäres Auswachsen der ursprünglich einfachen Papillen anzunehmen, welche nach SCHLOSSER u. A. als die natürliche Folge der von den Kaumuskeln auf die hintere, dem Gelenk benachbarte Partie der Kiefer ausgeübten größeren Wirkung zu betrachten ist, wodurch dieser Abschnitt zusammen mit den daselbst vorhandenen Zähnen eine stärkere mechanische Leistung zu vollführen in den Stand gesetzt worden ist, die ihrerseits dann wieder die stärkere Entwicklung der betreffenden Theile herbeigeführt hat.

Das hier für die Molaren Gesagte gilt natürlich auch für die Entstehung der Prämolaren, welche ja nach der Conrescenztheorie ebenfalls durch Verschmelzung von — wenn auch einer geringeren Anzahl

<sup>1</sup> Über die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anzeiger Bd. VII.

<sup>2</sup> Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX.

— kegelförmigen Reptilienzähnen entstanden zu denken sind. Denn auch bei den Prämolaren ist die Papille ursprünglich eine einfache, welche erst sekundär zu der complicirten Form auswächst. Was schließlich die Schneide- und Eckzähne anlangt, so ist es ja selbstverständlich, dass es sich hier um einfache, nur durch Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen jeweilig etwas in ihrer Form veränderte Zähne handelt, und es hieße die bei denselben vorliegenden primitiven Verhältnisse nur complicirt und schwer verständlich machen, wollte man auch für sie, wie es RÖSE l. c. versucht hat, die Concrenzentheorie in Anwendung bringen.

An diese Erörterungen möchte ich noch einige Bemerkungen über die Stellung der ersten und zweiten Zahnserie und über ihre Deutung im Gebisse der Säugethiere anknüpfen.

Bekanntlich sucht man das Gebiss der Säugethiere von einem vielreihigen Reptiliengebiss abzuleiten. Wenn nun hierfür bis jetzt noch kein direkter Übergang nachgewiesen worden ist, so erscheint eine solche Annahme bei der jetzt allgemein geltenden Ansicht, dass die höheren und höchsten Wirbelthiere im Laufe ihrer Entwicklung mehr oder minder vollständig einmal Zustände durchlaufen haben, wie sie noch jetzt durch die niederen Wirbelthierklassen repräsentirt werden, völlig berechtigt. Hieran schließt sich nun die Frage an, ob die erste Zahnserie der Säugethiere und eben so die zweite je einer von den vielen Zahnserien der Reptilien entspricht. Ein principieller Unterschied zwischen dem vielreihigen Reptiliengebiss und dem Säugethiergebiss besteht in ontogenetischer Beziehung nicht, da die Entwicklung der Zähne in allen Wirbelthierklassen, mit Ausnahme der Teleostier, im Princip dieselbe ist. Die Zahnentwicklung der letzteren unterscheidet sich nach den Angaben HERTWIG'S<sup>1</sup> dadurch »von derjenigen der Selachier (mit Ausschluss der Hautzähne derselben), Amphibien, Reptilien und Säugethiere, wo hinter den Zahnreihen die Oberhaut in Form einer zusammenhängenden Lamelle, einer Ersatzleiste, in das Schleimhautgewebe herabreicht, dass die jungen Zahnanlagen der Teleostier einzeln an zapfenartig in die Tiefe gewucherten Verlängerungen der Oberhaut (Ersatzzapfen) entstehen«. An einer anderen Stelle sagt HERTWIG<sup>2</sup> ferner, dass »der Zahnwechsel der diphyodonten Säugethiere direkt von einem bei niederen Wirbelthieren vorhandenen polyphyodonten, während des ganzen Lebens stattfindenden Zahnwechsel abzuleiten sei«. Dieser HERTWIG'Schen Ansicht schließen sich LECHE,

<sup>1</sup> Über das Hautskelett der Fische. Morphologisches Jahrbuch Bd. II.

<sup>2</sup> Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII. N. F. 4.

KÜKENTHAL, RÖSE u. A. auf Grund der von ihnen über die Zahnentwicklung der Beuteltiere, Wale und Edentaten angestellten Untersuchungen vollkommen an. Alle drei Autoren haben nämlich die Anwesenheit von rudimentären Anlagen der zweiten Zahnserie bei allen den genannten Säugethierordnungen nachgewiesen und sind in Folge dessen zu dem übereinstimmenden Resultat gelangt, dass das zeitlebens persistirende Gebiss der Zahnwale, Edentaten und Beuteltiere der ersten Zahnserie der übrigen Placentalier entspricht, und dass bei den Beuteltieren sich nur der dritte Prämolare der zweiten Zahnserie vollständig entwickelt. Durch diese Untersuchungen sind nun alle die von der Annahme eines ursprünglich monophyodonten Zustandes der Säugethiere ausgehenden Hypothesen, wie dies schon KÜKENTHAL<sup>1</sup> erwähnt hat, hinfällig geworden, so z. B. die FLOWER-THOMAS'sche, die BAUME'sche etc., aus welchem Grunde ich dieselben hier auch völlig übergehe. Ferner hat sich aber auch gezeigt, dass man zur Entscheidung der Frage nach dem Wesen der Säugethierbezaehlung vor Allem die Entwicklungsgeschichte zu Rathe ziehen muss, und dass man sich lediglich auf anatomisch-physiologische Merkmale nicht verlassen darf, welche bisher allgemein die Stellung einzelner Zähne und auch ganzer Zahnreihen bestimmt haben.

Durch die genannten Untersuchungen hat also die Ansicht, dass das Gebiss der Säugethiere auf ein ursprünglich zum mindesten diphyodontes, wahrscheinlich aber sogar polyphyodontes Gebiss zurückzuführen ist, sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Ich greife aus diesem Anlass nochmals auf die Untersuchungen LECHE's zurück, welcher an verschiedenen Stellen die rudimentären Anlagen sogar einer dritten Zahnserie nachgewiesen hat, z. B. bei dem dritten und vierten Prämolaren des Igels. Trotz dieser Befunde ist nun aber LECHE zu einer anderen als der oben vertretenen Ansicht betreffs der phylogenetischen Entwicklung des Säugethiergebisses gekommen, indem er annimmt, dass »die zweite Dentition etwas erst von den Säugethieren Erworbenes und in progressiver, nicht in regressiver Entwicklung begriffen sei«. LECHE sieht sich zu dieser Annahme veranlasst durch die Thatsache, dass sich die Anlagen der zweiten Zahnserie bei den Beuteltieren seit der Jura, wo bereits die gleichen Verhältnisse im Zahnwechsel derselben vorhanden gewesen sind, bis auf den heutigen Tag unverändert erhalten haben, was er, wenn es sich um eine Rückbildung handelte, nicht für möglich hält, weil sich dann »die Anlagen der verloren gegangenen Zähne seit jener Zeit immer wieder vollkommen nutzlos als rudimentäre Organe entwickelt hätten«. Wenn nun auch

<sup>1</sup> Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXVI.

dieses Bedenken nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen ist, so kann man es in der gleichen Weise für unwahrscheinlich halten, dass sich seit der Jura die Anlagen der zweiten Zahnserie, mit Ausnahme des einen Prämolaren, immer wieder in nur so rudimentärer Art ausgebildet und seit dieser Zeit absolut keine Fortschritte in ihrer Entwicklung gemacht haben. Ich möchte desshalb die bei den Beutelthieren vorliegenden Verhältnisse nicht als ein Hindernis für die Annahme eines ursprünglich diphyodonten bez. polyphyodonten Zustandes der Säugethiere ansehen und die Nichtausbildung der zweiten Zahnserie, bis auf den dritten Prämolaren, bevor nicht mit absoluter Sicherheit das Gegentheil nachgewiesen ist, als eine Reduktionserscheinung auffassen, wie sie sekundär gerade in der zweiten Zahnserie sehr häufig auftritt.

Entspricht nun jede der beiden Zahnserien der Säugethiere den verschmolzenen Anlagen von mehreren Zahnserien der reptilienartigen Vorfahren, oder ist jede je einer derselben gleichwerthig? Die erstere Ansicht wird wiederum besonders von RÖSE<sup>1</sup> und KÜKENTHAL<sup>2</sup> vertreten, welche somit die Conrescenztheorie nicht bloß auf ein und dieselbe Serie beschränken, sondern sie auch auf die Glieder mehrerer auf einander folgender Serien ausdehnen. Obgleich eine solche Anschauung schon aus diesem Grunde wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, — ganz abgesehen davon, dass auch in diesem Falle weder RÖSE noch KÜKENTHAL Beweise für dieselbe beigebracht haben — so möchte ich doch auf einige entwicklungsgeschichtliche Thatsachen hinzeigen, welche in den Angaben LECHÉ's enthalten sind, dass nämlich medialwärts von Zähnen, welche normalerweise keinen Nachfolger besitzen, doch die deutlichen, wenn auch rudimentären Anlagen der letzteren in vielen Fällen vorhanden sind. In diesem Sinne ist auch die von mir bereits oben mehrfach erwähnte, in Bildung begriffene rudimentäre Ersatzleiste am ersten Molaren des Schafes zu deuten (Fig. 5 *El*). Der Umstand also, dass an Stellen, wo sich niemals eine dritte resp. zweite Zahnserie entwickelt, doch die betreffenden Anlagen mitunter auftreten, beweist deutlich, dass eine Verschmelzung von Anlagen mehrerer Zahnserien, auch im Bereich der Molaren, nicht vorkommt, eine Thatsache, die ferner noch dadurch bestätigt wird, dass LECHÉ auch die Reste einer »der ersten Dentition vorangegangenen älteren Zahngeneration« nachgewiesen hat. Die Be-

<sup>1</sup> Über die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. Bd. X.

<sup>2</sup> Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXVI.

funde der Entwicklungsgeschichte sprechen also lediglich gegen die Annahme einer Verschmelzung von Anlagen mehrerer Zahnserien und somit gegen die Conrescenztheorie im weiteren Sinne.

Obgleich man nun, wenn sich die LECHE'schen Angaben über das Vorhandensein von Rudimenten einer der ersten Zahnserie vorübergehenden älteren Zahnserie bestätigen, nicht annehmen darf, dass die erste und zweite Zahnserie der Säugethiere identisch ist mit der ersten und zweiten Zahnserie der Reptilien, so wird es doch dadurch nur um so wahrscheinlicher, dass die zwei Zahnserien der Säugethiere ebenfalls zwei Zahnserien und nicht einer größeren Anzahl verschmolzener Zahnserien der Reptilien entsprechen. Will man daher den Begriff einer Verwachsung oder Verschmelzung unbedingt beibehalten, so kann dies nur im physiologischen Sinne geschehen, indem man annimmt, dass das sonst zur Ausbildung einer ganzen Anzahl aus vielen einzelnen, einfach gebauten Zähnen bestehender Serien verwendete Material nun zur Ausbildung von bedeutend weniger, dafür complicirter und widerstandsfähiger gebauten Zähnen benutzt wird, da ja, wie dies auch HERTWIG<sup>1</sup> angiebt, mit »der zunehmenden Qualität die Quantität der Zahnanlagen abnimmt«.

Es fragt sich nun, welche von den beiden Zahnserien der Säugethiere, die erste oder die zweite, größere Reduktionserscheinungen zeigt?

Ganz allgemein wird die erste Zahnserie als diejenige betrachtet, welche als die schwächere und weniger leistungsfähige am frühesten einer fortschreitenden Rückbildung unterliegen werde, wie dies z. B. auch SCHLOSSER<sup>2</sup> mit den Worten ausdrückt, dass »die Reduktion des Milchgebisses für alle Placentalier Gesetz zu sein scheine«, wobei allerdings zu bedenken ist, dass SCHLOSSER die erst später durch LECHE, KÜKENTHAL und RÖSE festgestellten wahren Verhältnisse in den Gebissen der Edentaten, Zahnwale und eben so der Beutelthiere, welche für seinen oben citirten Auspruch maßgebend gewesen sind, noch nicht gekannt hat. In Folge der Untersuchungen der genannten drei Autoren ist man nun im Gegentheil berechtigt anzunehmen, dass es nicht die erste Zahnserie ist, an der sich eine deutliche Rückbildung in sehr vielen Fällen bemerkbar macht, sondern vielmehr die zweite. Denn überall da, wo es nur noch zur Ausbildung einer einzigen Zahnserie kommt, ist dies stets die erste Zahnserie, während die zweite entweder gar nicht, wie bei den Edentaten und Zahnwalen,

<sup>1</sup> Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII.

<sup>2</sup> Über die Deutung des Milchgebisses. Biolog. Centralblatt Bd. X.

oder höchst unvollständig, wie bei den Beutelthieren, sich entwickelt. Die Reduktion hat sich hier also nur auf die zweite Zahnserie beschränkt, während die erste Zahnserie dieselben Eigenschaften — lange Persistenz und Nichtersetztwerden —, wie sie im Allgemeinen der zweiten Zahnserie der Placentaler zukommen, zeigt. Im Gebisse der letzteren weist jedoch der hinterste Abschnitt desselben bereits das gleiche Verhalten auf, wie bei jenen drei Ordnungen das Gebiss in seiner ganzen Ausdehnung, d. h. es kommt daselbst ebenfalls nur die erste Zahnserie zur Entwicklung, welche an dieser Stelle von den Molaren repräsentirt wird, deren Zugehörigkeit zur ersten Zahnserie oben (p. 608) festgestellt worden ist. Die Reduktion hat somit auch hier die zweite Zahnserie zuerst betroffen, und dem entsprechend haben sich die betreffenden Glieder der ersten Zahnserie stärker entwickelt und zeigen vollständig die Eigenschaften, die im vorderen Theil des Gebisses bei der Hauptmasse der Placentaler den Gliedern der zweiten Zahnserie zukommen. Dieselben Verhältnisse, wie bei den Molaren, liegen auch für andere Theile des Gebisses bei verschiedenen Ordnungen der Säugethiere vor. So hat LECHE l. c. nachgewiesen, dass z. B. verschiedene zeitlebens persistirende und keine Nachfolger erhaltende Zähne des Igels, nämlich der dritte Schneide- und der zweite Backenzahn des Oberkiefers, sowie dritter Schneide-, der Eck- und der dritte Backenzahn des Unterkiefers, der ersten Zahnserie angehören, also den Molaren vollkommen gleichen.

Es finden sich demnach bei den Säugethiern sowohl zeitlebens persistirende Glieder der ersten, als auch der zweiten Zahnserie, und es ergibt sich daraus, dass bei einer etwaigen Reduktion zuerst die zweite Zahnserie betroffen wird, worauf dann der betreffende Zahn der ersten Serie die physiologische Funktion des nicht mehr zur Ausbildung kommenden Ersatzzahns übernimmt, was natürlich eine stärkere Entwicklung des ersteren zur Folge hat. Die stärkere Ausbildung der zuletzt an der Zahnleiste entstehenden Zähne, gleichviel ob zur ersten oder zur zweiten Serie gehörend, resultirt also lediglich aus der Nichtentwicklung von ontogenetisch jüngeren Zähnen, indem das sonst für die letzteren nothwendige Bildungsmaterial jetzt mit auf die vorhergehenden, ontogenetisch älteren Zähne verwendet wird, so dass diejenigen Zähne, welche überhaupt keinen Nachfolger besitzen, wie die Molaren sämmtlicher Placentaler, die keinem Wechsel unterliegenden Zähne des Igels (der dritte Schneide- und der zweite Backenzahn des Oberkiefers, der dritte Schneide-, der Eck- und der dritte Backenzahn des Unterkiefers), und die sämmtlichen Zähne der

Beuteltiere (mit Ausnahme des dritten Prämolaren), Edentaten und Zahnwale, stets die absolut längste Persistenz, also die höchste Ausbildung und Leistungsfähigkeit zeigen.

Auch dann, wenn die endgültige Rückbildung eines Zahns im Gange oder schon vollendet ist, erhalten sich etwaige Rudimente stets nur in der ersten Zahnserie, während sie in der zweiten Zahnserie gänzlich verschwunden sind. Einem derartigen Verhalten begegnet man z. B. beim Pferde in Bezug auf die beiden nur kümmerlich entwickelten, häufig auch fehlenden Zähne, den sog. Haken und den sog. Wolfszahn; dergleichen bei den Wiederkäuern, bei denen an den zahnlosen Stellen die ursprünglich daselbst vorhanden gewesenen Zähne ebenfalls nur noch in der ersten Zahnserie rudimentär angedeutet sind, nämlich die oberen Schneidezähne, sowie der erste obere und der erste untere Backenzahn lediglich in Form der Zahnleiste, der obere Eckzahn noch als eine differenzierte Anlage.

Aus alledem ergibt sich, dass von einer das Milchgebiss oder besser gesagt, die erste Zahnserie zuerst betreffenden Reduktion keine Rede sein kann, dass diese vielmehr stets zuerst die zweite Zahnserie ergreift.

Leipzig, im Juni 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXVIII.

Sämtliche Zeichnungen sind nach Frontalschnitten angefertigt; Fig. 1—4 bei 20facher, Fig. 6 u. 7 bei 30facher und Fig. 10—14 bei 235 facher Vergrößerung.

Fig. 1. Schafsembryo von 5,5 cm Länge. *Cd*, knospenförmige Anlage des oberen Eckzahns; *o.Zl*, obere, *u.Zl*, untere Zahnleiste; *o.Ll*, obere, *u.Ll*, untere Lippenfurchenleiste; *O.J*, JACOBSON'Sches Organ; *C.M*, MECKEL'Scher Knorpel; *Uk*, Unterkiefer; *Nh*, Nasenhöhle; *Z*, Zunge.

Fig. 2—4. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Die drei entsprechenden Schnitte folgen in annähernd gleichen Abständen auf einander und zeigen die in dorsaler Richtung vor sich gehende Differenzirung der oberen Zahnleiste in zwei über einander liegende Abschnitte (s. oben p. 575 u. 580). *Zk*, Zwischenkiefer; *C.St*, STENSON'Scher Kanal; *aa.Zl*, die zur Abschnürung gelangende Portion der oberen Zahnleiste. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 2. Gegend des dritten oberen Schneidezahns.

Fig. 3. Gegend zwischen dem dritten oberen Schneide- und dem Eckzahn.

Fig. 4. Anlage des oberen Eckzahns mit deutlicher Papille.

Fig. 5. Schafsfötus von 20,0 cm Länge. Glockenförmige Anlage des ersten unteren Molaren. *P*, einfache, ungetheilte Papille. An der lingualen Seite der Epi-

thelscheide die in Bildung begriffene rudimentäre Ersatzleiste *El* (s. oben p. 579). Vergr. 105.

Fig. 6—7. Schafsfötus von 43,0 cm Länge. Basaler Theil der Anlage des zweiten oberen Milchbackenzahns.

Fig. 6. Stelle zwischen der vorderen und hinteren Wurzel. *la.F* und *li.F*, labialer und lingualer Fortsatz der Epithelscheide.

Fig. 7. Stelle der späteren vorderen Wurzel, durch die daselbst in die Papille eintretenden Gefäße *G* markirt. *Es*, Epithelscheide.

Fig. 8. Schafsfötus von 22,0 cm Länge. Buccale Spitze des zweiten unteren Milchbackenzahns. *st.Z*, sternförmige Zellen; *ä.Z*, äußere Zellen des Stratum mucosum; *r.Z*, runde Zellen des Stratum corneum der Epithelscheide; *v.D*, verkalktes, *uv.D*, unverkalktes Dentin; *So*, Schmelzorgan; *O*, Odontoblasten; *Zs*, Zahnsäckchen. Vergr. 55.

Fig. 9. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. *ao.Zl*, abgeschnürter Theil der Zahnleiste im Bereich des dritten oberen Schneidezahns. Vergr. 530.

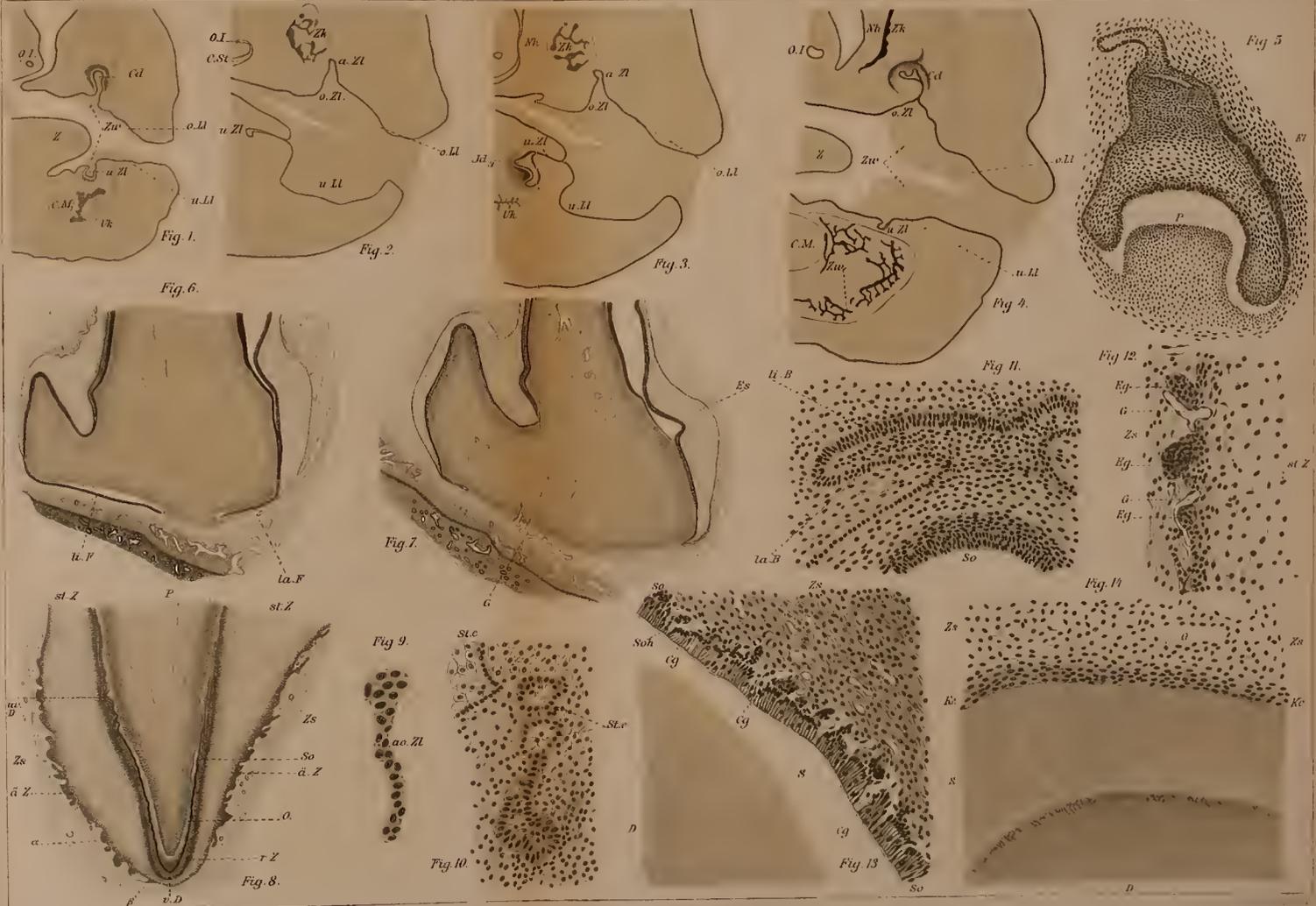
Fig. 10. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Abgeschnürte Zahnleiste mit großen runden Zellen (*St.c*) des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels im Bereich des fehlenden ersten unteren Milchbackenzahns (s. oben p. 594).

Fig. 11. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Differenz zwischen dem labialen und lingualen Blatt *la.B* und *li.B* der Ersatzleiste an der Anlage des dritten unteren Milchbackenzahns *So*.

Fig. 12. Partie zwischen den beiden Linien  $\alpha$  und  $\beta$  der Fig. 8. *G*, Gefäße des Zahnsäckchens; *Eg*, Gruppen von Zellen des äußeren Epithels. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 8.

Fig. 13. Schafsfötus von 54,0 cm Länge. Erster unterer Milchbackenzahn. *Cg*, Kapillarnetz des Zahnsäckchens *Zs* über und zwischen den Zellen des Schmelzorgans *So*; *Soh*, Schmelzoberhäutchen; *S*, Lücke des Schmelzes; *D*, Dentin.

Fig. 14. Schliff durch die Spitze eines Milchbackenzahns eines völlig ausgebildeten Rindsfötus. *Kc*, das der Schmelzoberfläche aufliegende regelmäßig angeordnete Bindegewebe des Zahnsäckchens *Zs*; *S*, Schmelz; *D*, Dentin; *G*, Gefäß.



D<sup>r</sup> Risakl gr

Wilh Engelmann

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [58](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann Alfred

Artikel/Article: [Über die Entwicklung des Eronementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im Allgemeinen. 566-617](#)