

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Eilfter Band.

Supplementheft.

Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Eine vergleichend anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von Dr. Oscar Hertwig.

Mit 5 Tafeln.

Bonn,

Verlag von Max Cohen & Sohn.

1874.

Seinen Lehrern

den Professoren

C. Gegenbaur und E. Haeckel

widmet diese Schrift

in Dankbarkeit und hoher Verehrung

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.	Seite 1
------------------------------	------------

Specieller Theil der Untersuchung.

Ueber das Skelet der Mundhöhle und das Zahnsystem der Amphibien.

Erste Abtheilung.

Anatomisch histologische Untersuchung des Skelets der Mundhöhle und der Zähne der Amphibien. . . .	4
--	---

Erster Abschnitt.

Das Skelet der Mundhöhle.

1. Die Basis des Primordialcranium mit seinen enchondrostotischen Verknöcherungen	7
2. Die Belegknochen der Schädelbasis	12
a) Erste Gruppe. Knochen des Oberkieferbogens	12
b) Zweite Gruppe. Knochen des Gaumenbogens	14
c) Dritte Gruppe. Parasphenoid	23
3. Unterkiefer	23
4. Histologische Zusammensetzung des Primordialcranium und der Schädelknochen	29

Zweiter Abschnitt.

Das Zahnsystem der Amphibien.

1. Vertheilung und Anordnung der Zähne auf den Knochen der Mundhöhle	34
--	----

	Seite
2. Die Untersuchung des Einzelzahns nach seiner äusseren Form, nach seiner Befestigung und nach seiner histologischen Zusammensetzung	45
a) Grösse und Form der Zähne	45
b) Befestigung der Zähne auf den Knochen. Lage der Zähne in der Mundschleimhaut	49
c) Histologische Zusammensetzung der Zähne	56
d) Vergleichung der Zähne der Amphibien mit den Zähnen der Selachier und der Säugethiere	64
3. Ueber den Zahnwechsel, Ersatz und Resorption	68
a) Entwicklung der Ersatzzähne	68
b) Resorption der Zähne	80

Zweite Abtheilung.

Embryonale Entstehung der Zähne und des Mundhöhlenskelets der Amphibien	85
---	----

Erster Abschnitt.

Entwicklung der embryonalen Zähne und des Skelets der Mundhöhle der Urodelen	90
1. Methode der Untersuchung	91
2. Die Beschaffenheit des Primordialcranium der Urodelen	91
3. Entstehung der primitiven Zähne	98
4. Entstehung des Embryonalskelets und Umwandlung desselben in das bleibende Skelet	102
a) Entstehung des Embryonalskelets	103
b) Umwandlung des Embryonalskelets in das bleibende Skelet.	112
c) Allgemeine Resultate	117
d) Geschichtlicher Ueberblick	122

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne der Anuren.	133
1. Entwicklung des Skelets der Mundhöhle	134
2. Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren	138

Dritter Abschnitt.

Vergleichung der im ersten und zweiten Abschnitt erhaltenen
Resultate und weitere Folgerungen. 141

Zusammenfassung der im vergleichend anatomischen
und entwicklungsgeschichtlichen Theil erhaltenen
Resultate. 152

- I. Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung des Zahnsystems
der Amphibien 153
- a) Phylogenetischer Ursprung und Vertheilung der Zähne . . . 153
 - b) Bau und Entwicklung der Zähne 154
- II. Ergebnisse über das Mundhöhlenskelet der Amphibien 156
- a) Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Deck-
knochen der Mundhöhle 156
 - b) Ueber die primäre Zahl, Lage und Form der Deckknochen
des Mundhöhlenskelets der Amphibien und die späterhin
nach den einzelnen Ordnungen erfolgten Differenzirungen
desselben 159
 1. Anzahl der Knochenstücke 159
 2. Lage der Knochenstücke 160
 3. Veränderung im Zahnbesatz der Knochen 161

Allgemeiner Theil. 163

1. In welchem Verhältniss steht die Genese des Mundhöhlenskelets
der Amphibien zur Genese des Mundhöhlenskelets der übrigen
Wirbelthiere 165
 - a) Mundhöhlenskelet der Knorpelfische, der Dipneusten und der
Knochenfische. 166
 - b) Mundhöhlenskelet der Amnioten, der Reptilien, Vögel,
Säugethiere 178
2. In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen der Mundhöhle
zu den übrigen Deckknochen des Schädels (zu den Integument-
Ossificationen). 189
3. In welchem Verhältniss stehen die perichondrostotischen oder
Deckknochen zu den enchondrostotischen Knochen? 192
4. Theorie des Schädels der Wirbelthiere 197

Erklärung der Figurenbezeichnungen 201

Tafelerklärung 204

Berichtigungen.

- Seite 9 Zeile 9 von oben. Statt »allen« lies »alten«.
- » 34 Absatz 3 Zeile 2. Statt »vier« lies »drei«.
 - » 34 Absatz 8 Zeile 6. Die Worte »und der vierte die allgemeinen Resultate« sind zu streichen.
 - » 57 Anmerkung 5). Statt »Stricker« lies »Heinecke«.
 - » 79 Zeile 6 von oben. Statt »nach« lies »von«.
 - » 123 Zeile 7 von unten. Statt »rennt« lies »trennt«.
-

Einleitung.

Die hier vorliegenden Untersuchungen sind durch die von mir in der Jenenser Zeitschrift kürzlich veröffentlichte Abhandlung¹⁾ »Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier« veranlasst worden. Für einige der dort ausgesprochenen, auf deductivem Wege gewonnenen Auffassungen war ich den empirischen, auf Thatsachen sich stützenden Beweis schuldig geblieben. Es wurde dort der Satz aufgestellt und im Anschluss an die bei Selachiern gefundenen Verhältnisse zu begründen gesucht, dass alle aus Dentin bestehenden Zahnbildungen der Wirbelthiere homologe Bildungen d. h. gemeinsamen Ursprungs sind und als solche von den bei Selachiern bestehenden Einrichtungen abgeleitet werden müssen. Da nun die Zähne der Selachier gleich denjenigen der Säugethiere aus Zahnbein, Schmelz und Cement zusammengesetzt sind und sich, abgesehen von einigen Verschiedenheiten von untergeordneter Bedeutung, wie diese entwickeln, so musste eine nahezu gleiche Zusammensetzung und eine ähnliche Entwicklung auch für die Zähne der zwischen den Selachiern und Säugethieren stehenden Wirbelthierclassen, der Teleostier, Amphibien und Reptilien erwartet werden. Diese einheitliche Auffassung des Zahnbaus, wie ich sie in der oben genannten Arbeit entwickelt habe, stösst auf Schwierigkeiten, wenn man die von früheren Forschern über die Zähne der genannten Classen angestellten Untersuchungen berücksichtigt, da sie in vieler Beziehung zu andern Resultaten geführt haben.

So entstand in mir das Verlangen, die bei den Selachiern begonnene Untersuchung auch auf die übrigen höher stehenden Thierclassen auszudehnen. Zugleich war ich begierig zu erfahren, in wie weit eine unter Voraussetzung gemeinsamer Abstammung theoretisch gewonnene Auffassung vom Zahnbau einer bestimmten Thierclassen im

1) Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1874. Bd. VIII N. F. I, 3.
Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 11. Supplementheft.

gegebenen Falle sich bewahrheiten würde. Von einer Untersuchung des Zahnsystems der Knochenfische nahm ich vorläufig Abstand, weil hier die Arbeit sehr ausgedehnt hätte werden müssen, wenn sie die äusserst mannichfaltigen Verhältnisse nur einigermaßen umfassend hätte behandeln wollen, und wandte mich zur Untersuchung der Amphibien, theils weil hier die Zahnbildung bei den verschiedenen Species eine sehr gleichartige ist, theils auch weil gerade über sie die früheren Untersuchungen zu sehr verschiedenen Resultaten geführt haben.

Als Untersuchungsobjecte dienten mir aus der Classe der Anuren *Rana esculenta* und *Pelobates fuscus*, von Urodelen wurden *Siredon pisciformis*, *Salamandra macul.* und *Triton* untersucht. Von allen diesen Species standen mir auch Larven auf den verschiedensten Entwicklungsstufen zu Gebote.

Als ich nun die embryonale Entstehung der Zähne zunächst bei Tritonlarven zu untersuchen anfang, wurde ich auf die innige Beziehung zwischen der Entwicklung der jungen Zähnchen und der Entwicklung einiger Knochen der Mundhöhle aufmerksam. Die hier sich mir darbietenden Verhältnisse fesselten in hohem Grade meine Aufmerksamkeit, weil sie mir für die Genese des Kopfskelets von der grössten Bedeutung zu sein schienen. Ich begann daher jetzt auch die Entstehung des Mundhöhlenskelets eingehender zu untersuchen, als dies von früheren Forschern geschehen ist, welche die Rolle der Zähne bei der Bildung einzelner Knochen entweder ganz übersehen, oder wenn zwar beobachtet, so doch nicht richtig gedeutet haben. Eine Bearbeitung dieses Gegenstandes, wenn sie erfolgreich und möglichst erschöpfend werden soll, erfordert aber nothwendiger Weise eine genaue Kenntniss des Schädels vom erwachsenen Thiere, und namentlich eine genaue Kenntniss der einzelnen Knochen der Mundhöhle bei den verschiedenen Amphibienarten. Daher begann ich auch nach dieser Richtung meine Untersuchungen auszudehnen. Hierbei konnte ich mich mit den osteologischen Verhältnissen natürlich nur in soweit befassen, als dieselben für den Gang der ganzen Arbeit von Bedeutung waren. Daher liess ich die Frage nach der Homologie der Skelettheile der Amphibien mit Skelettheilen höherer Wirbelthiere ganz unberücksichtigt, eines theils weil ein Eingehen auf diese Frage vom eigentlichen Ziel der Arbeit abgeleitet haben würde, andererseits weil nach meiner Ueberzeugung mit der Feststellung der Homologieen eine das Skelet der

höheren Thiere behandelnde Arbeit sich zu befassen hat. Denn nicht die complicirten und weiter abgeänderten, sondern die einfacheren und ursprünglicheren Verhältnisse müssen den Ausgangspunkt und die Grundlage für vergleichend anatomische Betrachtung bilden, oder mit andern Worten das Skelet der höheren Wirbelthiere muss auf dasjenige der Amphibien und nicht das Skelet der Amphibien auf das der höheren Wirbelthiere zurückgeführt werden. Aber auch trotz dieser Einschränkung habe ich bei der Untersuchung des Mundhöhlenskelets länger verweilen müssen, weil ich Verschiedenerlei von früheren Untersuchern abweichend dargestellt oder gedeutet und Manches, was der Erwähnung werth, übergangen fand. Ausserdem hat es bis jetzt Niemand versucht, die in den einzelnen Species abweichenden osteologischen Verhältnisse von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus genauer vergleichend zu beurtheilen. So veränderte sich oder richtiger gesagt, so erweiterte sich im Laufe der Untersuchung das Untersuchungsgebiet, und die anfänglich enger begrenzte Arbeit nahm unter der Hand allmählich einen grösseren Umfang an.

Auf den ersten Blick mögen vielleicht die Gegenstände dieser Untersuchung weit auseinander zu liegen und einander fremdartig zu sein scheinen. Wie indessen der Gang der Untersuchung mit Nothwendigkeit von dem einen zum andern Objecte mich hinleitete, so wird man auch in der Darstellung, zumal aber im Gesamtergebnisse den inneren Zusammenhang der hier behandelten Gegenstände nicht verkennen.

Nach den Untersuchungsobjecten zerfällt die Arbeit in einen anatomischen und in einen embryologischen Theil. Im anatomischen Theil wird in einem besonderen Abschnitt die Anatomie des Mundhöhlenskelets und in einem zweiten Abschnitt die Anatomie und Histologie der Zähne geschildert werden. Im embryologischen Theile dagegen wird die embryonale Entstehung der Zähne und des Skelets der Mundhöhle gemeinsam zur Darstellung kommen. An diese zwei grösseren das Untersuchungsmaterial in sich fassenden Theile habe ich einen dritten allgemeinen Theil angereihet, in welchem die gewonnenen allgemeinen Resultate mit den Verhältnissen in anderen Wirbelthierclassen verglichen und zum Schluss eine Theorie der Entstehung des Kopfskelets der Wirbelthiere gegeben werden soll.

Erste Abtheilung.

Anatomisch histologische Untersuchung des Skelets der Mundhöhle und der Zähne der Amphibien.

Erster Abschnitt.

Das Skelet der Mundhöhle¹⁾.

Hierzu Tafel I.

Das Skelet der Mundhöhle, wie überhaupt das gesammte Cranium der Amphibien setzt sich aus knöchernen und aus knorpeligen Theilen zusammen. Diese gehören dem primordialen, jene dem knö-

1) Literatur.

Cuvier: Recherches sur les ossemens fossiles T. V. P. II.

Meckel: System der vergleichenden Anatomie II. Th. 1. Abth.

Dugès: Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.

Kölliker: Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Friedreich und Gegenbaur: Der Schädel des Axolotl. Berichte von der Königl. zoot. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Rusconi: Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavia 1854.

Stannius: Handbuch der Zootomie der Wirbelthiere. 2. Theil 1856.

Owen: Odontography.

Vaillant: Anatomie de la Sirène lacertine. Annales des sciences naturelles Quatr. serie. Zoologie 18 et 19. 18^{62/63}.

Ecker: Die Anatomie des Frosches. 1864.

Parker: On the structure and development of the skull of the common frog. Philosophical Transactions 1872. I. II.

Gegenbaur: Grundzüge der vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1870.

Huxley: Lectures on the elements of comparative anatomy.

Huxley: Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1873.

Hoffmann: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 6. Band II. Abtheilung.

chernem Cranium an. Da nun das primordiale die Grundlage für das knöcherne Cranium bildet, so kann letzteres nicht isolirt beschrieben werden. Denn viele Verhältnisse, vor allen Dingen die Lage der einzelnen Knochen, würden unverständlich bleiben. Eine Schilderung des Mundhöhlenskelets muss daher gleichmässig beide Theile berücksichtigen.

Ehe ich indessen zu einer derartigen Schilderung übergehe, mögen einige allgemeinen Bemerkungen über das Verhältniss, in welchem bei dem Amphibienschädel die Knochenstücke zu den knorpeligen Theilen stehen, vorausgeschickt werden.

Wie die Amphibien in der phylogenetischen Entwicklungsreihe zwischen die Selachier und die höheren Wirbelthiere zu stehen kommen, so bildet auch ihr Schädel eine vermittelnde Zwischenstufe zwischen den ausschliesslich aus Knorpel gebildeten Schädeln der Selachier und den rein knöchernen der höheren Wirbelthiere. In ihm hat sich uns dauernd ein Zustand erhalten, der in der embryonalen Entwicklung des Cranium der Säugethiere nur vorübergehend auftritt, wo Knorpel und Knochen gemeinsam ein Schutzorgan für das Gehirn und die Sinnesorgane bilden. Hierdurch erlangt aber der Amphibienschädel eine hohe morphologische Bedeutung sowie man über die Prozesse, welche zur Entstehung der knöchernen Theile und weiterhin zur Verdrängung des Knorpels geführt haben, Aufschlüsse erhalten will.

Der knorpelige Theil des Cranium bildet bei den Amphibien, und zwar in höherem Grade bei den Perennibranchiaten und Anuren, in geringerem Grade bei den Salamandrinen unter den ihm aufliegenden Knochenstücken noch eine fast vollkommen geschlossene Kapsel, welche dem Cranium der Selachier gleichgestellt werden muss (Fig. 16 u. Fig. 20). Das hieran sich anschliessende, die Mund- und Schlundhöhle von unten her umgürtende Visceralskelet (Unterkiefer, Zungenbein, Kiemenbogen) besteht gleichfalls zum grossen Theil aus einfachen Knorpelspangen und nimmt in dieser Beziehung, wenn wir von einzelnen Umbildungen und Rückbildungen absehen, eine nur wenig höhere Entwicklungsstufe als das Visceralskelet der Selachier ein.

Die mit dem Primordialcranium in Verbindung getretenen knöchernen Theile zeigen zu demselben ein verschiedenes Verhalten, auf welches zuerst Dugès in seinen verdienstvollen Unter-

suchungen über die Osteologie der Batrachier¹⁾ die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Der grösste Theil derselben liegt der Oberfläche des Knorpels flach auf und wird durch eine bald geringere bald stärkere Bindegewebsschicht von ihr getrennt. An macerirten Schädeln lassen sie sich vom Knorpelcranium, ohne dasselbe irgend wie zu beschädigen, mit der Pincette leicht abheben. Bei einem anderen kleineren Theile von Knochen ist dies nicht ausführbar, ohne die Continuität des Primordialcranium zu zerstören, da sie in dasselbe eingesprengt und gleichsam verknöcherte Parteen desselben sind. Die ersteren hat man nach ihrer Lagerung zum Knorpel als perichondrostotische oder als Belegknochen (membrane bones), die letzteren als enchondrostotische (cartilage bones) bezeichnet. Früher unterschied man sie auch als secundäre und als primäre Knochen²⁾. Zu ersteren gehören am Amphibienschädel die Nasalia, Frontalia, Parietalia, Tympanica; die Intermaxillaria und Maxillaria, die ossa vomeris, Palatina und Pterygoidea, das Parasphenoid, die Belegknochen des Unterkiefers: das Dentale, Angulare und wo es vorhanden, das Operculare. Enchondrostotische Knochen (primäre) sind nur die Occipitalia lateralia, Petrosa, Quadrata, das Ethmoid (os en ceinture) und das Articulare des Unterkiefers, welches indessen in den meisten Fällen fehlt.

Nach dieser allgemeinen Charakteristik des Amphibienschädels wende ich mich zur eingehenderen Darstellung des Skelets der Mundhöhle und werde zunächst die Basis des Primordialcranium mit seinen enchondrostotischen Verknöcherungen, alsdann die ihr aufliegenden Deckknochen beschreiben. In einem dritten Abschnitt soll das Skelet des Unterkiefers, in einem vierten die histologischen Eigenschaften des Knorpel- und Knochengewebes am Amphibienschädel besprochen werden.

1) Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.

2) Kölliker, Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Huxley, Lectures on the elements of comparative anatomy. S. 298.

1. Die Basis des Primordialcranium¹⁾ mit seinen enchondrostotischen Verknöcherungen.

Im Anschluss an Gegenbaur's Eintheilung des Selachierschädels²⁾ lässt sich auch das Primordialcranium der Amphibien in vier Regionen zerlegen, in eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region³⁾.

1) Man vergleiche Friedreich und Gegenbaur: Der Schädel des Axolotl. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. 1849.

Dugès, Recherches sur l'ostéologie et myologie des Batraciens etc.

Ecker, Die Anatomie des Frosches.

Parker, On the structure and development of the skull of the common frog. Philosophical Transactions 1872. I. II.

2) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere 3. Heft. Das Kopfskelet der Selachier etc.

3) In den das Cranium der Amphibien behandelnden Schriften findet man in der Regel die knorpelige Grundlage desselben nicht gesondert, sondern mit den knöchernen Theilen zusammen beschrieben. Knorpelpartieen hat man hierbei nach den ihnen aufliegenden Knochen benannt. Man ist in einer derartigen Benennung so weit gegangen, dass man Knorpeltheilen, welchen keine Knochenstücke bei den Amphibien aufliegen, die Namen von Knochen beigelegt hat, welche bei höheren Wirbelthieren die betreffende Gegend einzunehmen pflegen. So bleiben, um mich eines Beispiels zu bedienen, bei den Amphibien die Basis und die Decke der Hinterhauptsregion des Schädels rein knorpelig, da nur in den Seitentheilen knöcherne Occipitalia lateralia zur Entwicklung kommen. Es fehlt also den Amphibien ein Occipitale superius und ein O. basilare. Trotzdem benennt man die obere Gegend als knorpeliges Occipitale superius, die untere als O. basilare, oder man spricht von einem Occipitale, welches im Knorpelzustand verharrt. Mit demselben Rechte kann man die verschiedenen Gegenden an dem Knorpelcranium der Selachier mit den Knochenamen höherer Thiere taufen. Wenn es nun unsere Aufgabe sein muss, nur homologe Theile in der Thierreihe mit gleichen Namen zu belegen, so leuchtet das Schädliche in dieser Art und Weise der Namensgebung wohl ein. Man hat hier ebenfalls den oben erwähnten Fehler begangen, dass man, anstatt aus minder differenzirten Formen die weiter differenzirten abzuleiten, gerade umgekehrt verfahren und, anstatt zu erklären, einfachere Verhältnisse durch den Vergleich mit höheren nur complicirter gemacht hat. Eine richtige Beurtheilung des Primordialcranium der Amphibien wird erst dann möglich sein, wenn man dasselbe für sich als ein abgeschlossenes Ganze betrachtet und ohne Rücksicht auf die ihm secundär

Der ethmoidale Theil des Cranium enthält das Geruchsorgan eingebettet. Er verharrt fast in seiner ganzen Ausdehnung im knorpligen Zustand und findet sich verhältnissmässig am massigsten bei *Siredon pisciformis* als Repräsentanten der Perennibranchiaten, weniger bei Salamandrinen und Anuren entwickelt. Bei *Siredon* (Fig. 16. Eth.) bildet er an der Decke der Mundhöhle eine breite und dicke Platte mit je einem seitlichen Einschnitt (γ), welcher die innere Mündung der Nasenkapsel zur Hälfte begrenzt. Hiermit verglichen, besitzt die Platte beim Frosch (Fig. 20) sowohl eine geringere Dicke als auch eine geringere seitliche Ausdehnung und ist diese Rückbildung theilweise durch eine Vergrößerung der inneren Nasenöffnungen (γ), welche weiter median- und rückwärts gerückt sind, theilweise durch eine stärkere Volumsentfaltung des Geruchsorgans und dadurch bedingte Verdünnung der Knorpelwände herbeigeführt worden. An der Stelle, wo der Ethmoidalknorpel die vordere Wand der Schädelhöhle bildet und in die Orbitalregion übergeht, entspringt jederseits ein seitlicher Fortsatz, welcher die Orbita nach vorn abgrenzt. Man hat den Fortsatz *Processus palatinus* (C. p.) genannt.

Die Orbitalregion (Fig. 16 u. 20. Or.) umfasst den zwischen den Augäpfeln liegenden Theil des Primordialcranium. Sie zerfällt beim Frosch und bei *Siredon* in einen vorderen enchondrostotisch verknöcherten und in einen hinteren rein knorpligen Abschnitt. Die Verknöcherung (O. eth.) erstreckt sich von der Orbitalregion noch eine kleine Strecke weit nach vorwärts auf die Ethmoidalregion und zwar auf deren hintere die Schädelhöhle nach vorn abschliessende Wand. Der Knochen wird in den Handbüchern als *os en ceinture* Gürtelbein oder als *Ethmoid* aufgeführt, da der Riechnerv ihn durchbohrt. Beim Frosch bildet er einen breiten Ring, der in seiner vorderen ethmoidalen, sich trichterförmig verengernden Hälfte durch eine senkrechte Scheidewand in zwei seitliche Abtheilungen für den Durchtritt des N. olfactorius zerlegt ist.

aufgelagerten Deckknochen dasselbe in seinen einzelnen Theilen von den Zuständen niederer Thiere, namentlich von den Knorpelcranien der Selachier abzuleiten und zu erklären sucht. Eine eigene Benennung der Theile wird sich dann von selbst als nothwendig erweisen. Ein Vergleich mit dem Selachiercranium konnte in dieser Arbeit im Einzelnen nicht durchgeführt werden, da ein solcher Versuch von dem gesteckten Ziele würde abgeleitet haben.

Der an das Gürtelbein sich anschliessende knorpelige Abschnitt besteht aus einer horizontalen, die Decke der Mundhöhle bildenden Platte und knorpeligen die Orbita medianwärts begrenzenden Seitenwänden. Bei Siredon ist der Boden der Orbitalregion häutig und sind daher nur die Seitenwände im vorderen Abschnitt enchondrototisch verknöchert (O. eth.), im hinteren Abschnitt knorpelig. Das Ethmoid besteht bei noch nicht völlig ausgewachsenen Exemplaren nach den Angaben Gegenbaur's aus zwei seitlichen Knochenstücken. Dieselben sind bei allen Thieren, wenn die Verknöcherung auch auf die Ethmoidalregion sich noch erstreckt hat, nach vorn zu verschmolzen ¹⁾.

Die Labyrinth- und Occipital-Region zusammengenommen bilden zwar nur einen kurzen, dagegen aber auch den breitesten Theil des Schädels (Fig. 16 u. 20. La. u. Oc.). Zum grösseren Theile bestehen sie gleichfalls aus Knorpel, zum kleineren aus Knochen. Enchondrototische Verknöcherung hat an zwei Punkten des Knorpel stattgefunden, die eine (O. pe.) in der Labyrinthregion, wo sie das Gehörorgan einschliesst (os petrosum), die andere (O. o. l.) in der Occipitalregion, deren Seitentheile sie ergriffen hat und so jederseits einen Gelenkhöcker zur Articulation des Schädels mit dem ersten Halswirbel bildet (occipitale laterale). Die bei den Anuren getrennten Ossa petrosa und occipitalia lateralia (Fig. 20 (O. pe u. O. o. l.) sind bei den Perennibranchiaten und Salamandrinen zu einem Knochenstück verschmolzen (Fig. 16).

Die Labyrinthregion bildet nach vorn den hinteren Abschluss der Orbita. An ihrer Uebergangsstelle in die Orbitalregion entsendet sie jederseits einen Fortsatz, den Quadratknorpel (C. qu.), welcher an seinem Ende eine Gelenkfläche zur Articulation für den Meckel'schen Knorpel des Unterkiefers trägt. Nahe an seinem Ursprung trennt sich vom Quadratknorpel eine nach vorn verlaufende und die Augenhöhle von Aussen begrenzende Knorpelspange, der Processus pterygoideus (C. pt.). Während dieser bei den geschwänzten Amphibien frei endet (Fig. 16 C. pt.), verschmilzt er bei den ungeschwänzten (Fig. 20 C. pt.) mit dem Ende des oben beschriebenen Processus palatinus und entsteht hierdurch bei ihnen ein seitlich an die Schädelkapsel sich anschliessender vollständig geschlos-

1) Friedreich und Gegenbaur, 1, c. S. 29.

sener Knorpelrahmen, zwischen welchem der häutige Boden der Augenhöhle ausgespannt ist.

An dem Gelenktheil des Quadratknorpels findet man eine ossificirte Stelle, die in den verschiedenen Abtheilungen der Amphibien eine verschieden grosse Ausdehnung erfahren hat (*os quadratum*). Am geringsten ist sie beim Axolotl (Fig. 16. O. qu.), am meisten bei den Salamandrinen (Fig. 5 u. Fig. 36 O. qu.) entwickelt, wo die Verknöcherung bis zum Petrosum reicht. Beim Frosch (Fig. 20 O. qu. j.) ist nun der vordere Theil der Gelenkfläche des Quadratknorpels verknöchert; der Knochen verlängert sich aber noch weiter nach vorn, in Form einer dünnen Spange, bis zum Anschluss an das Maxillare (*os quadratojugale*). Als Verknöcherungen des Gelenktheils des Quadratknorpels sind sie als *Quadrata* bezeichnet worden und Homologa der gleichnamigen Knochen der Fische.

Der hier geschilderte Fortsatz, der Quadratknorpel, lässt nach den einzelnen Ordnungen der Amphibien beträchtliche Verschiedenheiten in seiner Lage zum Schädel erkennen, Verschiedenheiten, welche für die Gestaltung des Kopfskelets von der grössten Bedeutung sind. Bei den auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehenden Amphibien, den *Perennibranchiaten*, ist der Fortsatz schräg nach vorn gerichtet, wie Abbildungen des Schädels von *Siredon* (Fig. 16), *Menobanchus* (Fig. 34), *Siren lacertina* (Fig. 6a) deutlich zeigen. Diese Stellung ist als die ursprüngliche zu betrachten; aus ihr ist die veränderte Stellung erstens bei den *Derotremen* und *Salamandrinen* (Fig. 5, 35, 36) und zweitens bei den *Anuren* (Fig. 20) herzuleiten. Bei ersteren ist der Quadratknorpel mehr quer zum *Primordialcranium* gestellt, bei letzteren ist er sogar schräg nach rückwärts gerichtet.

Mit dieser Verschiebung des Quadratknorpels steht eine Reihe weiterer Veränderungen im Zusammenhang, welche an anderen Theilen des Kopfskelets eingetreten sind. So wandert in gleichem Maasse, als sich die Spitze des Quadratknorpels nach hinten verlagert, auch die daselbst angebrachte Articulationsfläche für den Unterkiefer weiter rückwärts, ein Process, der bei den *Anuren* am weitesten gediehen ist, da bei ihnen das Unterkiefergelenk auf gleiche Höhe mit dem *Occipitalsegment* oder sogar hinter dasselbe zu liegen kömmt. Während ferner bei Axolotl der Unterkiefer und ihm entsprechend das *Maxillare* verhältnissmässig kurz sind, haben sich beide in

beträchtlichem Maasse bei den Salamandrinen und besonders den Anuren verlängert¹⁾). Die bei Axolotl schmale Mundspalte hat sich nach hinten bedeutend ausgedehnt.

Es sind dies eine Reihe von Veränderungen, die untereinander innig zusammenhängen und die, wie es mir scheinen will, hauptsächlich aus zwei mechanischen Momenten als abändernden Ursachen sich erklären lassen. Das eine Moment ist die grössere Entwicklung, welche der Augapfel bei den höheren Amphibien im Vergleich zu den niederen Formen gewonnen hat, das andere Moment ist die bei ersteren eingetretene Rückbildung des Visceralskelets.

Um den ersten Punkt recht zu würdigen, vergleiche man den Kopf eines Axolotl mit dem einer *Salamandra maculata* und eines Frosches, und man wird sofort den auffallenden Unterschied in der Grösse des Auges bei den genannten Thieren erkennen. Während bei Axolotl die Augen am Schädel weit nach vorn und im gleichen Niveau mit der Oberfläche des Kopfes liegen und wegen ihrer ganz besonderen Kleinheit die Aufmerksamkeit des Beobachters erregen, sind sie bei *Salamandra maculata* und noch mehr bei *Rana* mächtig entwickelt, und treten weit über die Schädeloberfläche hervor, deren Mitte sie einnehmen. Während dort das Spatium interorbitale aussergewöhnlich breit ist, ist es hier stark verschmälert und wegen der Prominenz der Augäpfel zu einer Grube umgestaltet. Da nun die stärkere Volumsentfaltung des Auges nach vorn nicht hat geschehen können, weil hier das sich gleichfalls mächtiger entfaltende Geruchsorgan auch Platz beansprucht hat, so wird der Bulbus bei seiner Vergrösserung hauptsächlich die hinter ihm liegenden Theile und mithin auch den Quadratknorpel verdrängt haben. Von noch grösserem Einflusse auf die Lageveränderung ist vielleicht das zweit angeführte Moment, die Rückbildung des Visceralskelets gewesen, denn eine so mächtige Umgestaltung wie diese muss auch auf die nächst gelegenen Theile abändernd eingewirkt haben.

Die Art und Weise, wie diese Factoren auf die Lage des Quadratknorpels eingewirkt haben, und den Grad ihrer Einwirkung habe ich nicht näher untersucht, doch dürfte ein näheres Eingehen auf die hier angeführten Veränderungen am Skelet und an den Organen

1) Man vergleiche Fig. 25 O. m. mit 5, Fig. 35, 36 und Fig. 20 O. m.

der verschiedenen Amphibienordnungen und eine genauere Untersuchung der die Veränderung bedingenden Momente zu interessanten Resultaten führen.

2. Die Belegknochen der Schädelbasis.

Der nach der Mundhöhle zu gewandten Fläche der knorpligen Schädelbasis, deren äussere Form und deren einzelne Verknöcherungen im vorhergehenden Kapitel besprochen wurden, liegt eine Anzahl von Deckknochen mehr oder minder locker auf. Dieselben lassen sich nach ihrer Lagerung zu einander in drei zusammengehörige Gruppen sondern. Die erste Gruppe begrenzt den Rand der Mundöffnung und wird jederseits von zwei Stücken, von einem Intermaxillare und einem Maxillare gebildet. Die zweite Gruppe liegt einwärts von ihr am Gaumen und besteht aus dem Vomer, Palatinum und Pterygoid. Die dritte Gruppe enthält nur einen einzigen unpaaren Knochen, das Parasphenoid, welches die Mitte der Schädelbasis einnimmt. Da die Knochen der ersten Gruppe und mehr oder minder auch diejenigen der zweiten Gruppe einen dem äusseren Mundrand parallel laufenden Bogen bilden, so wollen wir jene die Knochen des Oberkieferbogens, diese die Knochen des Gaumenbogens nennen.

a) Erste Gruppe. Knochen des Oberkieferbogens.

Von den Knochen des Oberkieferbogens liegen die Intermaxillaria in der Mitte und begrenzen somit den vorderen unterhalb der Nasenöffnungen gelegenen Rand der Mundhöhle. Beim Axolotl (Fig. 25 O. i), Landsalamander (Fig. 36 O. i) und Frosch (Fig. 20 O. i, Fig. 42 u. Fig. 37) stellen sie paarige Stücke vor, bei den Tritonen (Fig. 5, 40, 41 O. i.) sind sie in der Mittellinie verschmolzen und bilden somit einen einzigen unpaaren Knochen. Man kann sich jeden Zwischenkiefer aus drei in einer Linie zusammengelagerten Knochenlamellen zusammengesetzt denken. Von diesen verläuft die eine bei gewöhnlicher Haltung des Thierkörpers horizontal (Fig. 42 P. p.) und bildet die vordere Decke des Gaumengewölbes, sie steht senkrecht auf den beiden übrigen, welche ungefähr in einer Fläche liegen und von welchen die eine (P. d.) Lamelle nach abwärts, die andere (P. n.) nach oben gerichtet ist. Erstere trägt die Zähne, letztere liegt dicht unter dem äusseren Integument

dem Gesichtstheil des Primordialcranium auf und endet nach oben in einen langen Fortsatz (P. n.), der medianwärts die äussere Nasenöffnung begrenzt und somit zur Trennung der beiderseitigen Oeffnungen beiträgt. Da dieser Fortsatz nicht genau von der Mitte, sondern mehr medianwärts vom Knochen entspringt, so wird dieser durch ihn in zwei ungleiche Hälften getheilt. Wie die Knochen, so sind auch die Fortsätze bei den Tritonen in der Mittellinie zu einem Stücke verschmolzen (Fig. 40). Von den drei Lamellen bezeichne ich die zahntragende als *Processus dentalis*, die dem Gaumen aufliegende als *Processus palatinus*, die dritte ist von Cuvier und Dugès als *Apophyse montante*, von andern als *Processus nasalis intermaxillaris* beschrieben worden, eine Bezeichnung, die im Folgenden beibehalten wird.

An das Intermaxillare schliesst sich seitwärts unmittelbar das Maxillare (Fig. 43 u. 44 O. m., Fig. 38 u. 39, Fig. 5, 20, 25, 35, 36) an, welches in gleicher Weise wie ersteres von drei Knochenlamellen gebildet wird, von zwei in der Mundschleimhaut liegenden Lamellen, dem *Processus palatinus* (P. p.) und *Proc. dentalis* (P. d.) und von einer dem Integument angehörenden Lamelle. Die letztere ist sehr schmal, verlängert sich aber im vorderen Drittel des Knochens zu einem spitz zulaufenden Fortsatz (P. n.), welcher an das Nasale anstösst. Einestheils begrenzt dieser Fortsatz lateral die äussere Nasenöffnung wie der entsprechende Fortsatz des Intermaxillare es medianwärts thut, andererseits trägt er zur vorderen Umrandung der Orbita mit bei. Von einigen wird er als *Processus frontalis*, von anderen als *Processus nasalis maxillaris* bezeichnet, wie auch wir ihn wegen seiner Beziehung zum Nasale nennen werden. Während der Zwischenkiefer zu dem Primordialcranium in keine Beziehung tritt und von dem Ethmoidalknorpel, welcher hier einen tiefen Einschnitt besitzt, durch dicke Bindegewebslagen getrennt ist, liegt der Oberkiefer dem Primordialcranium zum grössten Theile auf (Fig. 43 u. 44 O. m.) und zwar ruht er auf dem Ethmoidalknorpel, auf dem verbreiterten Ende des *Processus palatinus* und eine Strecke weit auf der Aussenseite des vom Quadratknorpel entspringenden *Processus pterygoideus*. Dagegen reicht er bei Axolotl und den Salamandrinen nicht bis zu dem letztgenannten Knorpelfortsatz, sondern hängt durch eine straffe Bandmasse mit demselben zusammen (Fig. 25, 5, 35, 36). Der Oberkiefer lässt sich von dem Primordialcranium an macerirten Schädeln leicht abheben,

da er von ihm durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt ist. Bei einigen Amphibien wie bei *Proteus* und *Menobranchus* (Fig. 34) fehlt der Oberkiefer, bei andern wie bei *Siren lacertina* (Fig. 6^a O. m) ist er zu einem ganz kleinen zahnlosen Knöchelchen rückgebildet.

b) Zweite Gruppe. Knochen des Gaumenbogens.

Da die Knochen der zweiten Gruppe nach Zahl, äusserer Form und Lagerung bei den einzelnen Ordnungen der Amphibien ein sehr abweichendes Verhalten darbieten, halte ich eine getrennte Beschreibung für die einzelnen Arten erforderlich und gebe ich eine solche an erster Stelle von *Siredon pisciformis* und den ihm nächst verwandten Formen als den niedersten Repräsentanten der Amphibien.

Bei *Siredon* liegen jederseits drei Knochenstücke dem Gaumengewölbe auf. Mit ihren Enden aneinanderschliessend, bilden sie auf jeder Seite einen knöchernen Bogen, welcher dem Kieferbogen vollkommen parallel verläuft und nur durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt ist (Taf. I Fig. 25, O. v., O. p., O. pt.). Rückwärts reicht dieser Bogen bis zum Quadratknorpel, nach vorn endet er in einer geringen Entfernung von der Mittellinie, so dass ein Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Bogen übrig bleibt. Die zwei vordersten Knochenstücke sind längliche, dünne schmale Plättchen, welche auf ihrem äusseren Rand eine Knochenleiste mit Zähnen tragen. Das erste (O. v.) liegt der knorpeligen Ethmoidalregion vollständig, das zweite (O. p.) nur mit seinem vorderen Theile auf. An der Stelle, wo beide Knochen sich treffen und durch Bindegewebe zusammenhängen und zwar nach aussen von ihnen, zeigt der Boden der Ethmoidalregion eine ovale Oeffnung, das innere Nasenloch (γ). Dasselbe füllt den geringen Abstand zwischen den genannten Knochen und dem nach aussen parallel zu ihnen verlaufenden Maxillare vollkommen aus.

An das zweite Knochenstück der Gaumenreihe fügt sich durch fibröses Gewebe mit ihm fest verbunden, unmittelbar das dritte an (O. pt.). Vorn spitz zulaufend, verbreitert sich dasselbe nach hinten in zwei seitliche Schenkel, einen längeren äussern und einen kürzeren inneren. Der lamellenartige, etwas gekrümmte Knochen liegt mit seinem vorderen Theile dem nach vorn verlaufenden, vom Quadratknorpel entspringenden Processus pterygoideus (P. pt.) auf,

den er von unten her vollständig bedeckt. Mit seinen beiden hinteren Schenkeln stützt er sich auf den Quadratknorpel, dessen Gelenkfläche für den Unterkiefer er mit seinem Seitenschenkel erreicht. Das dritte Knochenstück trägt keinen Zahnbesatz. Durch Bandmasse hängt seine vordere Spitze mit dem hinteren Ende des Oberkiefers zusammen.

Die hier gegebene Darstellung stimmt mit den Angaben von Gegenbaur und Friedreich vollkommen überein, weicht dagegen von den Angaben Cuvier's¹⁾ und Owen's²⁾ ab, die übereinstimmend jederseits nur zwei Knochenplatten beschreiben, von welchen auch die nach rückwärts gelegene auf ihrem vordern Theile Zähne tragen soll. Wahrscheinlich haben beide Forscher nur junge Thiere untersucht, was mir aus der von ihnen gegebenen Abbildung des Axolotlschädels hervorzugehen scheint. Wie später gezeigt werden soll, erklärt sich unter dieser Voraussetzung leicht die abweichende Angabe.

Die Knochen der Gaumenreihe der Amphibien werden, wenn sie in der Dreizahl jederseits vorhanden sind, von den vergleichenden Anatomen als Vomer, Palatinum und Pterygoid unterschieden, und werden wir die drei beschriebenen Knochenstücke weiterhin unter diesem Namen aufführen. Während es fest steht, dass die Gaumenreihe im Ganzen derjenigen der übrigen Wirbelthiere entspricht, so bedarf dagegen die Homologie der einzelnen Theile derselben in der Thierreihe noch einer eingehenderen Begründung. Wenn daher im Folgenden die Namen Vomer, Palatinum und Pterygoid gebraucht werden, so geschieht dies mit einem gewissen Vorbehalt, insofern durch diese Namen eine Homologie mit gleichnamigen Knochen der anderen Wirbelthierclassen ausgedrückt wird.

Im Anschluss an Siredon mögen hier noch die Gaumenknochen von drei weiteren Perennibranchiaten, von *Siren lacertina*, *Menobranchus lateralis* und *Proteus anguineus*, eine Besprechung finden. Zur Grundlage dienen derselben die Abbildungen und die Beschreibungen, welche Cuvier, Owen und Andere gegeben haben.

Bei *Siren lacertina* besteht die Gaumenbogenreihe jeder-

1) Cuvier, Recherches sur les ossemens fossiles T. V. Pars II. S. 415.

2) Owen, Odontography. S. 189.

seits nur aus zwei Knochen (Taf. I Fig. 6^a O. v. O. p.)¹⁾. Dieselben liegen dem vorderen Theil des Gaumengewölbes auf, schliessen sich einer unmittelbar an den andern an und stellen zwei dünne Plättchen vor, deren gesammte Oberfläche von kleinen Zähnen bedeckt ist (Fig. 6^b). Das dritte Stück, welches bei Axolotl mit seinem hintern Rand an den Quadratknorpel sich anlehnt und als Pterygoid aufgeführt wurde, fehlt. Wahrscheinlich ist das Fehlen auf Rückbildung zurückzuführen. Ueber ihre Deutung drückt sich Cuvier mit Vorsicht aus: »Man würde sie«, sagt er, »für Spuren des Vomer und des Palatinum, oder, wenn man es vorzieht, des Palatinum und des Pterygoid halten können, aber er findet bei ihnen nicht genügend ausgesprochene Beziehungen. Owen deutet sie als Vomer und Pterygoid. Aus einem Vergleich mit dem Schädel von Siredon geht deutlich hervor, dass sie nur Vomer und Palatinum sein können, da für das Pterygoid, wie das Folgende noch mehr zeigen wird, die Beziehung desselben zum Quadratknorpel charakteristisch ist.

Die Schädel von Menobranchus (Taf. I Fig. 34) und Proteus zeigen viel Uebereinstimmendes. Bei beiden sind jederseits nur zwei Gaumenknochen wahrzunehmen (O. v. u. O. ptp.). Das vordere Paar liegt unmittelbar hinter den Intermaxillaria und trägt eine Reihe von Zähnen, welche der Kieferreihe parallel dicht hinter ihr einen zweiten Bogen bilden. Das zweite Knochenstück schliesst mit seinem vorderen Ende an das erste gleich an und reicht bis zum Quadratknorpel. In seinem vorderen Drittel trägt es eine Reihe von Zähnen, welche den Bogen der Gaumenzähne nach rückwärts vervollständigen. Cuvier²⁾, Owen³⁾, Hoffmann⁴⁾ nennen das erste Stück Vomer, das zweite Pterygoid und lassen das Palatinum fehlen. Ob letzteres der Fall ist, bedarf einer näheren Prüfung. Denn zwischen dem ersten und zweiten Knochenstück ist kein leerer Zwischenraum vorhanden, wie man doch erwarten sollte, wenn das zwischen Vomer und Pterygoid bei Axolotl

1) Cuvier, Recherches sur les ossem. foss. T. V. Pars II. S. 424.

Owen, Odontography S. 183.

Vaillant, Anat. de la Sirène. Annal. d. scienc. nat. IV Serie. Zool. Band 18. 19. 1862—63.

2) Cuvier, Recherches sur les oss. foss. I. c. S. 428.

3) Owen, Odontog. S. 190.

4) Hoffmann, I. c. S. 31.

gelegene Palatinum fehlen würde. Das Pterygoid ist ferner bei den übrigen Amphibien stets zahnlos, während hier der letzte Knochen in seinem vorderen Abschnitte Zähne trägt. Diese beiden Momente bestimmen mich anzunehmen, dass das hintere der zwei Knochenstücke die Elemente des Pterygoids und des Palatinum enthält. Der zahnlose an den Quadratknorpel anstossende Theil ist, wie aus seiner charakteristischen Lage hervorgeht, das Pterygoid, der vordere Theil, weil zahntragend, ist das Palatinum. Ich unterscheide daher das Knochenstück als Pterygopalatinum von dem vor ihm liegenden Vomer. Dass diese Deutung eine richtige ist, werden später mitzutheilende entwicklungsgeschichtliche Thatsachen noch deutlicher zeigen.

Aus den vorgetragenen Befunden ergibt sich für die Perennibranchiaten folgendes Gesamtergebnis.

Die Gaumenreihe besteht jederseits aus drei Knochen, einem Vomer, einem Palatinum und einem Pterygoid. Dieselben bilden gemeinschaftlich einen Bogen, welcher dem Kieferbogen vollkommen parallel verläuft. Da Vomer und Palatinum Zähne tragen, entsteht ein den Kieferzähnen paralleler Bogen von Gaumenzähnen. Bei *Proteus* und *Menobranchius* bilden Palatinum und Pterygoid einen Knochen, ein Pterygopalatinum. Bei Siren ist das Pterygoid vollständig rückgebildet.

An die Perennibranchiaten schliessen sich, wie ich aus Beschreibung und Abbildung der oben erwähnten Autoren ersehe, die Dertremen *Amphiuma*, *Menopoma*, *Cryptobranchius* in ihren Skeletverhältnissen nahe an, unterscheiden sich aber von ihnen durch das Fehlen des rückgebildeten Palatinum. Zwischen Vomer und Pterygoid befindet sich daher am Gaumengewölbe eine Lücke und wird die den Kieferzähnen parallele Reihe Gaumenzähne nur von Vomerzähnen gebildet.

Von dem Gaumenskelet der niederen Amphibien muss das von ihm nicht unwesentlich verschiedene Gaumenskelet der Salamandrinen und Batrachier abgeleitet werden. Dasselbe bedarf in beiden Ordnungen wieder einer getrennten Besprechung, weil die eingetretenen Differenzirungen für beide in einer divergenten Richtung erfolgt sind.

Was zunächst die Salamandrinen betrifft, so lassen sich beim Landsalamander (Taf. I Fig. 36) wie beim Axolotl drei Knochenstücke auf jeder Seite des Gaumens nachweisen. Das erste

Knochenstück (O. v.) bildet eine breite dünne, nahezu quadratische Platte, welche die Ethmoidalregion fast vollständig bedeckt (Taf. I Fig. 23). Von seinen vier Rändern grenzt der äussere unmittelbar an den Processus palatinus des Zwischen- und des Oberkiefers; der concave Innenrand liegt in einiger Entfernung von der Mittellinie dem Parasphenoid (O. ps.) auf. Der hintere Knochenrand zeigt in seiner Mitte einen halbkreisförmigen Ausschnitt, welcher die vordere Umrandung der inneren Nasenmündung bildet. Der Vorderrand erreicht nicht den Anschluss an den Gaumenfortsatz des Intermaxillare und bildet mit dem Vorderrand seines Nachbars einen Bogen, der mit dem Zwischenkiefer einen ovalen durch Bindegewebe ausgefüllten Raum umgrenzt.

Von dem inneren hinteren Winkel der quadratischen Knochenplatte entspringt ein kurzer, schmaler, nach innen gekrümmter Fortsatz. Auf diesem wie längs des inneren Knochenrandes steht auf einer niedrigen Leiste eine Reihe kleiner zweispitziger Zähne.

An das hintere Ende des zuletzt geschilderten Fortsatzes schliesst sich der zweite Knochen (O. p.) der Gaumenreihe an. Wie jener bildet er einen schmalen auswärts gekrümmten Knochenstreifen, welcher der Seite des Parasphenoids aufliegt und Zähne trägt (Taf. I Fig. 24). Bei Betrachtung eines Schädels kann man ihn für die directe Verlängerung des Fortsatzes des ersten Knochens halten. Beginnt man indessen die Theile vom macerirten Cranium vorsichtig abzulösen, so überzeugt man sich leicht, dass es ein getrenntes Knochenstück ist.

Der dritte Knochen (O. pt.) hat ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Die Basis desselben ruht auf dem Quadratknorpel, die ihr gegenüberliegende Spitze (P. m.) ist nach auswärts gerichtet und mit dem Ende des Maxillare durch Bandmasse verbunden. Wegen dieser Verbindung lege ich dem vorderen Abschnitt des Knochens den Namen Processus maxillaris bei (Taf. I Fig. 27 P. m.). Wie bei Siredon ruht derselbe auf dem Processus pterygoideus des Primordialcranium.

Ueber die zwei zuerst beschriebenen Knochen bestehen abweichende Angaben in der Literatur. Der einzige Beobachter, dessen Angaben mit den unseren vollkommen übereinstimmen, ist Rusconi¹⁾.

1) Rusconi, Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre S. 73—75.

Cuvier¹⁾ beschreibt nur das erste Knochenstück, das zweite mit ihm verbundene schlanke Knöchelchen muss ihm dagegen bei der Präparation entgangen sein, denn es fehlt auch, wie Rusconi richtig bemerkt, in seiner Darstellung des Schädels vom Landsalamander in seinen *Ossemens fossiles*. Die Gaumenzahnreihe ist hier viel zu kurz, da sie nur etwa die Länge des dem Knochenfortsatz angehörigen Theiles besitzt. Stannius²⁾ erwähnt als ein die Anuren und Sozuren unterscheidendes Merkmal, dass erstere jederseits am vorderen Gaumentheil zwei Deckknochen, einen Vomer und ein Palatinum besitzen, dass bei den letzteren dagegen statt discreter Gaumenbeine und *Ossa vomeris* jederseits nur ein einziger unter dem Boden der Nasenkapseln gelegener Knochen, welchen er Palatinum nennt, vorhanden sei. Dieselbe Schilderung der Skeletverhältnisse findet sich in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs; nur wird das Palatinum hier als Vomer aufgeführt. Auch nach Huxley³⁾ sollen nur den Batrachiern besondere Gaumenbeine zukommen, den Salamandrinen aber fehlen. — Nach der Art und Weise, wie wir die Verhältnisse geschildert haben, kann über die Deutung der einzelnen Knochen wohl kein Zweifel sein. Die beiden vorderen zahntragenden Stücke sind Vomer und Palatinum, der dritte an den Quadratknorpel angrenzende Knochen ist das Pterygoid.

Von dem Befunde beim Landsalamander lässt sich unmittelbar das Gaumenskelet der Tritonen (Taf. I Fig. 5) ableiten. Während bei diesen das Pterygoid (O. pt.) die gleiche Form und Lagerung wie bei Salam. mac. besitzt, findet man anstatt eines getrennten Vomer und Palatinum nur ein Knochenstück vor (O. vp.). Dasselbe besteht wieder aus einer dünnen quadratischen Platte (Taf. I Fig. 22.) An ihrem hinteren Rande trägt sie einen halbkreisförmigen Ausschnitt, die vordere Umgrenzung der inneren Nasenapertur. Mit ihrem äussern sowohl als auch mit ihrem vorderen Rande erreicht sie den Anschluss an die Gaumenfortsätze des Ober- und Zwischenkiefers, wodurch die beim Landsalamander beschriebene bindegewebige ovale Lücke zugedeckt wird und der vordere Theil der Mundhöhle eine vollständig knöcherne Decke erhält.

Vom innern hintern Winkel der Platte entspringt wieder ein

1) Cuvier, *Recherches sur les oss. foss.* I. c. S. 406.

2) Stannius, *Handbuch der Anat. der Wirbelthiere*. II. Buch S. 37.

3) Huxley, *Handb. d. Anat. d. Wirbelthiere* S. 152.

schmaler Fortsatz, der aber doppelt so lang als beim Landsalamander ist, ziemlich grad gestreckt nahe der Medianlinie nach rückwärts verläuft, dem Parasphenoid aufliegt und nahe der Basis des Pterygoids endet. Wenn man dies so eben beschriebene Skeletstück der Tritonen mit dem seine Lage einnehmenden Vomer und Palatinum des Landsalamanders vergleicht, so werden wir das Fehlen der schmalen Ossa palatina des letzteren und die grössere Länge des Fortsatzes aus einer eingetretenen Verschmelzung der beiden Skeletstücke ableiten müssen. In gleicher Weise hat Dugès¹⁾ diesen Knochen beschrieben und gedeutet, indem er ihm den Namen Vomeropalatinum beilegte.

In der Ordnung der Salamandrinen hat das Palatinum bei *Plethodon glutinosus* (Taf. I Fig. 35) eine Rückbildung erlitten.

Das Gaumenskelet der Anuren (Taf. I Fig. 20), das uns jetzt noch zu schildern übrig bleibt, setzt sich wie bekannt, jederseits aus drei Knochen zusammen, einem Vomer, Palatinum und Pterygoid.

Der Vomer (O. v.) (Fig. 21) ist ein kleiner platter Knochen von sehr unregelmässiger Gestalt mit gezackten Rändern, der einwärts von der innern Nasenöffnung liegt und wie bei den Tritonen zur vorderen inneren Umgrenzung derselben beiträgt und einen halbkreisförmigen Ausschnitt aufweist. Nach rückwärts und innen entsendet er einen sehr kurzen Fortsatz, welcher auf einer leistenförmigen Verdickung eine kleine Reihe von 4—7 Zähnen trägt.

Das Palatinum (O. p.) (Fig. 28) ist ein schmaler langgestreckter, dem gleichnamigen Knorpelbalken aufliegender Knochen. Da er wie dieser ganz quergelagert ist, stösst er mit seinem äusseren Ende an den Oberkiefer, mit seinem inneren Ende an das Parasphenoid. Ein Zahnbesatz fehlt ihm in den meisten Fällen.

Das Pterygoid (Fig. 26), von der Gestalt des griechischen Buchstabens λ, liegt wie bei Axolotl und Triton mit seinen kurzen Schenkeln dem Quadratknorpel, mit seinem langen Schenkel (Processus maxillaris) dem Pterygoidfortsatz des Primordialcranium auf. Seine vordere Spitze (P. m.) ist nach auswärts gekehrt und lehnt sich einestheils an den Oberkiefer an, andernteils trifft sie das Aussenende des Palatinum und hängt mit beiden durch Bandmasse zusammen.

1) Dugès l. c. S. 158.

Wie aus der Untersuchung des Gaumenskelets der Salamandrinen und Anuren hervorgeht, finden sich in beiden Ordnungen die gleichen Knochentheile wie bei den Perennibranchiaten, aber in einer veränderten Anordnung wieder. Während sie bei Siredon einen Knochenbogen bilden, der den Kieferbogen wiederholt, und während dort der Vomer mit dem Palatinum und dieses mit dem Pterygoid zusammenhängt, ist bei den Salamandrinen und Anuren sowohl die bogenförmige Anordnung gestört, als auch sind die Verbindungen der drei Knochenstücke unter einander zum Theil gelöst, Veränderungen, die in einer nach den beiden Ordnungen verschiedenen Weise erfolgt sind. Bei den Salamandrinen nämlich ist der Zusammenhang von Vomer und Palatinum, bei den Anuren von Palatinum und Pterygoid erhalten. Eine für beide Ordnungen sehr charakteristische Lageveränderung hat das Pterygoid erlitten, indem es mit dem Processus maxillaris, seinem vorderen Ende, nach aussen gerückt ist und an den Oberkiefer anstösst. Bei einer vergleichenden Betrachtung dieser Verhältnisse wird man die bogenförmige Lagerung der Knochen als die ursprüngliche annehmen müssen, einmal weil die Perennibranchiaten die phylogenetisch ältere Stammgruppe sind und weil ausserdem die Salamandrinen und Anuren in ihrem Gaumenskelet Anknüpfungspunkte an Axolotl darbieten, erstere in der Verbindung des Vomer mit dem Palatinum, letztere in der Verbindung des Palatinum mit dem Pterygoid. Die Skeletverhältnisse bei den Salamandrinen und Batrachiern erscheinen mithin als nach verschiedener Richtung eingetretene Differenzirungen dieser ursprünglichen Anordnung.

Wenn wir nach den Ursachen dieser Veränderungen forschen, so scheinen sie mir in erster Reihe durch die bei den höheren Amphibien eingetretene voluminösere Gestaltung der Augenhöhlen veranlasst worden zu sein. Es wurde bereits früher das Zurückwandern des Quadratknorpels und der Articulationsfläche des Unterkiefers auf sie zurückgeführt. Da auf dem Quadratknorpel aber und dem von ihm entspringenden Processus pterygoideus das Pterygoid mit seinen drei Schenkeln aufliegt, so wird dasselbe hierbei mit seiner Spitze eine Wendung erleiden müssen. Dies wird um so mehr der Fall sein, als schon bei Axolotl wie bei den übrigen Amphibien die vordere Spitze des Pterygoids mit dem Ende des Oberkiefers durch ligamentöses Gewebe verbunden ist, daher ein

Ausweichen nur nach auswärts möglich ist, wenn das sich ausdehnende Auge mehr Raum beansprucht.

In der Verschiebung des Pterygoids erblicke ich die wichtigste Veränderung, welche in der Lage der Gaumenknochen eingetreten ist; denn auf sie lässt sich hauptsächlich auch die veränderte Stellung des Palatinum zurückführen, welches seine Lage entweder der Lage des Pterygoids anpassen oder seine Verbindung mit ihm ganz aufgeben muss. Ersteres ist bei den Batrachiern, letzteres bei den Salamandrinen eingetreten. Um dieses verschiedene Verhalten zu erklären, könnte man annehmen, dass vor Eintritt der Lageveränderung bei den Anuren die Verbindung von Pterygoid und Palatinum, bei den Salamandrinen dagegen von Palatinum und Vomer eine innigere gewesen sei. Es würde dann bei jenen das Palatinum eine Drehung erleiden müssen, indem das ursprünglich hintere Ende des Knochens dem Pterygoid nach aussen folgt, das vordere in gleichem Maasse vom Vomer sich entfernt. Dadurch wird ersteres zum äussern, letzteres zum inneren Ende des nun quer liegenden Palatinum. Die Stellung des Palatinum bei den Salamandrinen erklärt sich dagegen aus einer innigeren Verbindung mit dem Vomer. Indem letzterer sich vergrössert und aus seinem hinteren Ende der zahtragende Fortsatz hervorwächst, so wird das Palatinum durch denselben nach rückwärts verdrängt werden und auf gleiche Höhe mit dem Pterygoid zu liegen kommen. Ausser der Verschiebung des Pterygoids mag die voluminösere Gestaltung der Augenhöhlen und in gleichem Maasse auch diejenige der Nasenhöhlen, (Ein- und Rückwärtswandern der inneren Nasenöffnungen), von weiterem directen Einfluss auf die Lage des Vomer und Palatinum gewesen sein und mag hiermit namentlich ihre mediane Verlagerung bei den Salamandrinen zusammenhängen.

Nach diesen Erörterungen können wir von dem Gaumenskelet der Amphibien folgendes Bild entwerfen.

In allen Ordnungen der Amphibien besteht das Gaumenskelet aus je drei Knochen, einem Vomer, einem Palatinum, einem Pterygoid. Fast aus jeder Ordnung lassen sich einzelne Fälle von Verschmelzung zweier dieser Knochen unter einander anführen. So besitzen Proteus und Menobranthus ein Pterygopalatinum, die Tritonenarten ein Vomeropalatinum. Dergleichen kann auch einer der drei Knochen rückgebildet sein. So fehlt das Pterygoid bei Siren, das Palatinum bei den Dero-

tremen und bei *Plethodon glutinosus*. Die bogenförmige Anordnung der Gaumenknochen hinter dem Kieferbogen, wie sie bei den Perennibranchiaten sich erhalten hat, ist die ursprüngliche und lässt sich aus ihr die Verschiebung der Knochen bei den Derotremen, Salamandrinen und Anuren herleiten. Das ursächliche Moment für diese Veränderungen bildet die bei höheren Amphibien eintretende Volumszunahme der Augen- und der Nasenhöhlen, und ist vorzugsweise der erstere Umstand von Bedeutung, insofern durch ihn ein Zurückweichen des Quadratknorpels und eine Auswärtsdrehung der Spitze des Pterygoid hervorgerufen wird.

c) Dritte Gruppe. Parasphenoid.

In der Mitte des Oberkiefer- und des Gaumenbogens liegt ein einzelner unpaarer Knochen, das Parasphenoid (O. ps.), welches keiner der vorhergenannten Gruppen zugetheilt werden kann und daher eine getrennte Besprechung erfordert (Taf. I Fig. 5, 6^a, 20, 25, 34—36. Fig. 29. O. ps.). Durch dasselbe wird der Knochenbeleg an der Decke der Mundhöhle, deren grösster Belegknochen es ist, vervollständigt. Breit, platt und lang deckt es von dem Hinterhauptsloch an die Unterseite des Körpers des Primordialcranium bis zur Ethmoidalregion und bei *Siredon pisciformis* von dieser sogar noch ein grosses Stück. Das vordere Knochenende ist durch einen Einschnitt in zwei Spitzen getrennt. In der Labyrinthregion bemerkt man an ihm bei *Siredon* und den Salamandrinen zwei kleine seitliche Hervorragungen. Dieselben haben sich bei den Batrachiern zu zwei Fortsätzen vergrössert, welche den Quadratknorpeln aufliegen und dem Knochen eine charakteristische kreuzförmige Gestalt verleihen (Taf. I Fig. 20 O. ps.). Beim Landsalamander und den Tritonen ist das Parasphenoid auf seiner Unterfläche zum Theil vom Vomeropalatinum überlagert. Dem Knochen fehlt ein Zahnbesatz mit einziger Ausnahme von *Plethodon glutinosus* (Taf. I Fig. 35 O. ps.). Das breite und lange Parasphenoid ist hier, die vordere Spitze ausgenommen, über und über mit kleinen Zähnen bedeckt.

3. Unterkiefer.

Gleich der Schädelkapsel setzt sich auch der Unterkiefer der Amphibien aus zwei Theilen zusammen, aus dem primordialen

knorpligen Kieferbogen und aus einzelnen secundär auf ihm zur Entwicklung gelangenden Deckknochen.

Der knorplige Kieferbogen besteht aus zwei Hälften, einem linken und einem rechten gebogenen Knorpelstabe (Meckel'scher Knorpel), dessen Gelenkende man als proximales und dessen nach der Unterkiefermitte zu gelegenes Ende man als distales bezeichnet. Bei Amphibien, deren knorpliger Unterkiefer noch vollkommen entwickelt ist, stossen die distalen Enden in der Mitte zusammen und sind hier durch straffe Faserzüge zu einer Symphyse verbunden; bei einem anderen Theile, deren Primordialskelet weiter rückgebildet ist, erreichen sie nicht mehr die Mitte, sind verdünnt und rudimentär und knöcherne Theile sind an ihre Stelle getreten. Wie wir an dem Primordialcranium nach Ablösung der Belegknochen einzelne in den Knorpel eingelagerte Ossificationen vorfanden, so zeigt dergleichen auch der knorplige Unterkiefer an zwei Stellen, eine Ossification am distalen und eine andere am proximalen Ende. Die erstere beschränkt sich immer nur auf eine kleine oberflächliche Partie des Knorpels und verschmilzt meist mit dem ihr aufliegenden Deckknochen. Die zweite Ossification dagegen dehnt sich bei einzelnen Arten auf den ganzen Gelenktheil des Knorpelstabs aus und bildet dann einen besonders benannten Knochen, das *Articulare* des Unterkiefers.

Dem Knorpelstab liegen bei einzelnen Arten drei, bei andern nur zwei Deckknochen auf. In der Vergleichung derselben bei verschiedenen Species und in ihrer Benennung weichen die früheren Untersucher vielfach von einander ab, was zum Theil mit der Art und Weise zusammenhängt, in der sie bei der Deutung und Benennung der Knochenstücke verfahren sind. Die meisten haben nämlich den Unterkiefer der Amphibien mit demjenigen der Reptilien verglichen und die Verhältnisse bei diesen als Grundlage für eine Vergleichung und darauf basirte Namengebung benutzt. Da nun der Unterkiefer der Reptilien jederseits aus fünf Deckknochen, aus einem Dentale, Angulare, Supraangulare, Complementare und einem Operculare besteht, der Unterkiefer der Amphibien aber nur zwei und in einzelnen Fällen drei Deckknochen besitzt, so hat man die geringere Anzahl entweder aus einem Fehlen einzelner oder aus einer eingetretenen Verschmelzung mehrerer Stücke zu erklären versucht. Namentlich hat Dugès in der geschilderten Weise seine Namen gewählt und hierbei eine Art der Beweisführung aufgestellt,

welche bei der Bestimmung von Knochenhomologien zu grosser Willkür veranlassen kann und daher nicht unbeachtet gelassen werden darf. Dugès unterscheidet nämlich zwei Arten von Verschmelzung, durch welche aus mehreren ein einfaches Knochenstück entstehen kann: eine Fusion *secondaire* und eine Fusion *primordiale*. Bei der Fusion *secondaire* sollen die später miteinander verschmelzenden Knochen in der embryonalen Entwicklung noch als getrennte Stücke nachweisbar sein. Bei der Fusion *primordiale* dagegen soll dies nicht der Fall sein. Hier soll ein Knochen, der durch seine Beziehungen und seinen Gebrauch augenscheinlich der Repräsentant mehrerer ist, als ein Stück angelegt werden und soll dies daher rühren, dass von den verschiedenen Ossificationen, aus welchen sich der zusammengesetzte Knochen eigentlich entwickeln müsste, eines sich rascher entwickelt und die anderen in den Verknöcherungsprocess hineinzieht, bevor sie als *distincte* Theile haben wahrgenommen werden können. Wenn die Möglichkeit einer solchen embryonalen Abkürzung der Entwicklung auch eingeräumt werden muss, so liegt es doch auf der Hand, dass im speciellen Falle bei der Lösung irgend einer vergleichend anatomischen Frage mit der Anwendung dieses Principis vorsichtig zu Werke gegangen werden muss. Eine Fusion *primordiale* darf nur dann angenommen werden, wenn eine Reihe anderweitiger anatomischer Gründe uns in einem embryonal einfach angelegten Knochenstück den Repräsentanten einer grösseren Anzahl Knochen erblicken lässt. Diesen Nachweis ist uns aber Dugès schuldig geblieben, da er seine nach diesem Princip ertheilten Namen nie näher zu begründen versucht hat, so dass auch von einer Widerlegung derselben Abstand genommen werden kann.

Was die Benennung der Knochenstücke des Unterkiefers der Amphibien betrifft, so halte ich mich an die von Gegenbaur, Huxley und andern angewandten Namen. In wie weit dieselben aber gleichlautenden Knochen der Reptilien entsprechen, und in wie weit überhaupt der Unterkiefer der letzteren in seiner Zusammensetzung auf den Unterkiefer der Amphibien zurückgeführt werden kann, bedarf noch einer genaueren Untersuchung. Im Folgenden wird es allein unsere Aufgabe sein, die Verschiedenheiten in den einzelnen Ordnungen der Amphibien kennen zu lernen und zu erklären. Ich beginne mit *Siredon* als einer der phylogenetisch ältesten Amphibienformen, da auch hier die Kenntniss von der Zusammen-

setzung seines Unterkiefers eine Grundlage für weitere Vergleichung darbietet.

Bei *Siredon* ist (Taf. I Fig. 7 u. 8) der primitive Knorpel des Unterkiefers, der sogenannte Meckel'sche Knorpel, in ganzer Ausdehnung von der Articulation am Quadratum bis zur medianen Verbindung erhalten und bildet einen dicken nahezu drehrunden Stab, welcher an seinen beiden Enden je eine kleine verknöcherte Stelle aufzuweisen hat. Am proximalen kolbig verdickten Ende besitzt er eine gewölbte Gelenkfläche zur Articulation in der Gelenkgrube des Quadratum. Drei Knochen liegen auf seiner Oberfläche als Deckstücke, vom Knorpel, gegen welchen sie an Volum sehr zurücktreten, durch eine Bindegewebsschicht getrennt und daher leicht von ihm abhebbar. Die grösste Knochenplatte bedeckt fast die ganze äussere Seite des Knorpelstabes. (O. d.) In der vorderen Hälfte ihres oberen Randes trägt sie eine Reihe dicht aneinander stehender Zähne. Das zweit grösste Knochenstück (O. a.) liegt an der Innenseite des Meckel'schen Knorpels und bedeckt die proximalen zwei Drittel desselben. Es ist zahnlos und bildet ein stumpfwinkliges Dreieck, dessen stumpfer Winkel nach oben gewandt ist, und dessen breite Basis an den unteren Rand des zuerst beschriebenen Stückes stösst. Der dritte Knochen (O. o.) liegt in der Mitte des Knorpelstabes dem distalen Ende etwas genähert in der Mundschleimhaut als ein schmaler Streifen, welcher den noch frei gelassenen Raum zwischen dem oberen Rand des ersten und dem oberen vorderen Rand des zweiten Deckstückes ausfüllt. Auf seiner Oberfläche trägt er mehrere Reihen von Zähnen. Das äussere Belegstück nennt man *Dentale*, das innere zahntragende Stück *Operculare* (*Spleniale*, Owen, *Dentale internum*, Huxley), das am Kieferwinkel gelegene dreiseitige Stück *Angulare*.

Bei *Triton* und *Salamandra maculata* (Taf. I Fig. 17 u. 19) ist der Meckel'sche Knorpel theilweise rückgebildet, so dass er nicht mehr die Unterkiefersymphyse erreicht. Sein kolbig verdicktes Gelenkende fand ich bei einem der grössten von *Salamandra maculata* untersuchten Exemplare vollkommen verknöchert (O. ar.). Zwei knöcherne Stücke scheiden den Meckel'schen Knorpel bis auf sein Gelenkende vollkommen ein. Das grösste (O. d.) derselben liegt an der Aussenseite. In seiner vorderen Hälfte bildet es eine Röhre, in welche das dünne Ende des Meckel'schen Knorpels eine Strecke eindringt und zugespitzt endet. Nach der Unterkiefersymphyse zu

geht die Röhre in ein vollkommen solides Knochenstück über, welches durch Bandmasse mit demjenigen der anderen Seite verbunden ist. Der obere Rand des Knochens erhebt sich in den vorderen zwei Drittheilen in einen dünnen Fortsatz, an dessen Innenwand eine Reihe kleiner Zähne festsetzt. Der hintere Theil des Knochens bildet einen Halbkanal, welcher das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels von unten und aussen einschidet. Der knöcherne Halbkanal wird durch das zweite Knochenstück (O. a.) geschlossen, welches in Form und Lage vollständig dem Angulare von Axolotl entspricht, somit den Meckel'schen Knorpel von Innen bedeckt. Auf seiner äusseren Fläche befindet sich eine rinnenförmige Vertiefung, in welcher das Gelenkende des Knorpels liegt. In dem Falle, wo dasselbe bei *Salamandra maculata* verknöchert war, (Taf. I Fig. 17 O. ar.) liess es sich noch vollkommen glatt vom Angulare trennen. Bei einem Exemplar von *Triton cristatus* dagegen, das gleichfalls ein Os articulare besass, war dasselbe gleichzeitig mit dem Angulare verschmolzen (Taf. I Fig. 19 O. ar.). Bei einem Vergleich der Unterkiefer von *Salamandra* und von Axolotl untereinander vermisst man das dritte Knochenstück, das Operculare. Die Entwicklungsgeschichte wird uns später zeigen, dass bei Larven dasselbe ursprünglich vorhanden ist, sich aber weiterhin völlig zurückbildet und daher in keinem der vorgenannten Knochenstücke mit enthalten ist¹⁾.

Im Unterkiefer von *Rana esculenta* (Taf. I Fig. 9—12) lässt sich der Meckel'sche Knorpel noch in ganzer Ausdehnung von der Articulation am Quadratknorpel bis zur Unterkiefersymphyse nachweisen. Von dem kolbenförmig verdickten Gelenkende an allmählich sich verdünnend wird der Knorpel in seiner Mitte zu einem zarten drehrunden Stab, welcher leicht bei der Präparation abreißt; weiter nach vorn verbreitert er sich wieder in der Richtung von oben nach unten, während er von aussen nach innen plattgedrückt ist, und nimmt so eine bandförmige Gestalt an. Das verdünnte Symphysenende lässt sich nicht isolirt darstellen, da es ringsum von

1) Um die Art und Weise, wie Dugès bei der Deutung der Knochen verfahren ist, zu illustriren, sei hier erwähnt, dass er das Angulare der Salamandrinen aus dem Articulare, Angulare, Operculare und Complementare der Reptilien, sowie das Dentale aus dem Supraangulare und Dentale derselben zusammengesetzt sein lässt.

einer sehr dünnen Knochenlamelle fest umschlossen wird. In der Peripherie dieses Knorpelstabes liegen zwei Deckknochen. Der kleinere Knochen, das Dentale, liegt auf der Aussenseite, wo er vom distalen Ende bis etwas über die Mitte des Knorpels hinausreicht. Er bildet eine dünne sehr biegsame Lamelle bis auf sein vorderes zur Bildung der Unterkiefersymphyse mit beiträgendes Ende, welches ein dickeres kurzes säulenartiges Knochenstückchen ist. Dasselbe ist in seinem Innern hohl und nimmt hier das verdünnte Ende des Meckel'schen Knorpels auf, welches aus seinem distalen Ende als abgerundetes Köpfchen hervorschaut und so die Unterkiefersymphyse mit bilden hilft. Dem Dentale der Frösche fehlt der bei Siredon und den Salamandrinen vorhandene Zahnbesatz ¹⁾.

Das zweite Deckstück (Fig. 9 O. a. u. Fig. 12), welches an der Innenseite des Knorpels vom Gelenkende bis zum vorderen Drittel liegt und hiernach als Angulare zu deuten ist, übertrifft das Dentale an Grösse und Dicke bedeutend. Seine dem Knorpel zugewendete Seite ist zur Aufnahme desselben rinnenförmig ausgehöhlt. Ein wenig vor der Gelenkfläche des Unterkiefers bildet der Knochen einen oben über dem Knorpel vorspringenden stumpfwinkligen Fortsatz, der Muskeln zum Ansatz dient (Processus coronoideus). Von der oben beschriebenen Rinne ist der Fortsatz durch eine horizontal verlaufende Leiste getrennt. In seinem proximalen verdickten Theile enthält das Angulare eine mit zahlreichen Fettzellen und lymphoiden Zellen (Knochenmark) angefüllte Höhle. Ein dritter Belegknochen, ein Operculare, fehlt bei den Anuren in gleicher Weise wie bei den Salamandrinen.

1) Von der hier gegebenen Darstellung weichen Dugès, Parker und Ecker in einem Punkte ab. Sie beschreiben nämlich das Symphysenende des Dentale als ein gesondertes solides Knochenstück und betrachten es als den vordersten ossificirten Theil des Meckel'schen Knorpels. Dugès nennt das Stück Dentale, indem er den übrigen Theil unseres Dentale als Supraangulare deutet, Parker nennt es Mento-Meckelian bone, Ecker lässt es unbenannt. Als ein isolirter Knochen kann es nicht aufgeführt werden, da es mit dem lamellenartigen Theil des Dentale continuirlich zusammenhängt. Wie dieser ist es hauptsächlich im Bindegewebe perichondrostotisch entstandenes Knochengewebe, welches das Ende des Meckel'schen Knorpels röhrenartig umwachsen hat. Mit diesem ist eine unbedeutende enchondrostotische Verknöcherung verschmolzen, welche wie bei Siredon, so auch beim Frosch am distalen Ende des Meckel'schen Knorpels in seiner Oberfläche aufgetreten ist.

Bei allen Amphibien besteht also der Unterkiefer, um das in dem Abschnitt Gesagte noch einmal kurz zusammenzufassen, aus einem Knorpelstab und ihm aufliegenden Deckknochen. Bei den Perennibranchiaten (Siredon, Siren etc.) finden sich deren drei, ein Dentale, Operculare und Angulare, bei den Salamandrinen und Anuren dagegen nur zwei, indem das Operculare sich rückgebildet hat. Während das Angulare nie Zähne trägt, besitzen solche in der Regel das Dentale und Operculare. Das Gelenkende des Meckel'schen Knorpels kann zu einem selbständigen Knochenstück (*Os articulare*) ossificiren (Triton, Salamandra). Eine zweite Knorpelossification von geringerer Ausdehnung findet man gewöhnlich noch an seinem distalen Ende vor. Während der Primordialknorpel bei Siredon in nahezu gleicher Stärke in seiner ganzen Länge erhalten ist, zeigt er sich bei den Anuren und Salamandrinen schon mehr rückgebildet. Die Rückbildung beginnt am distalen Ende. Dasselbe wird vom Dentale röhrenförmig umwachsen, verdünnt sich mehr und mehr und weicht von der Unterkiefersymphyse nach hinten zurück, indem ein solides knöchernes Stück an seine Stelle tritt.

4. Histologische Zusammensetzung des Primordialcranium und der Schädelknochen.

Der anatomischen Schilderung des Mundhöhlenskelets mögen einige histologische Bemerkungen über das Knorpel- und Knochengewebe des Amphibienschädels folgen.

(Knorpel). Der Knorpel des Primordialcranium enthält grosse, runde oder ovale Zellen, welche in einer verhältnissmässig geringen Menge hyaliner Grundsubstanz eingebettet sind. Nach dem Perichondrium nimmt die Zwischensubstanz an Masse ab und vermehrt sich die Anzahl der Zellen. Dieselben haben an Grösse abgenommen, sind scheibenförmig plattgedrückt und liegen mit ihrer flachen Seite der Knorpeloberfläche parallel. Ein Befund, welchen mir der Knorpel der Schädelbasis von *Pelobates*larven mit vier Beinen und Schwanzstummel sowie auch hie und da Durchschnitte durch den Unterkieferknorpel erwachsener Thiere boten, scheint mir von besonderem Interesse zu sein, weil er auf die Art und Weise, in welcher im Knorpel die Ernährung der Elementartheile ermöglicht wird, einiges Licht wirft (Taf. I Fig. 13 u. 14). Die Knorpelzellen fand ich hier durch ein System ausserordentlich zahlreicher

feinster Kanälchen unter einander verbunden. Anordnung und Verlauf derselben ist ein höchst charakteristischer. Die Kanälchen entspringen nämlich nicht gleichmässig von allen Punkten der Zellenperipherie, um sich allseitig zu verbreiten, sondern entspringen bündelweise meist von zwei entgegengesetzten Seiten der Zelle und zwar jedesmal von derjenigen Seite, welche dem Perichondrium parallel ist. Jedes Kanälchen hat seine eigene Einmündungsstelle in die Zelle und verästelt sich oder anastomosirt mit einem benachbarten nur in seltenen Fällen. Die von einer Zellenseite entspringenden Kanälchen verlaufen in einer zur Knorpeloberfläche senkrechten Richtung dicht nebeneinander in gerader Linie zur nächsten Zellenhöhle, in welche sie einmünden. Indem auf der entgegengesetzten Seite dieser Zelle wieder ein ähnliches Bündel entspringt, entstehen Streifen aus zahlreichen parallelen Kanälchen zusammengesetzt, welche von Perichondrium zu Perichondrium den Knorpel der Schädelbasis durchsetzen und in welche in bestimmten Entfernungen Knorpelzellen eingeschaltet sind. Das eben beschriebene Bild verliert an Regelmässigkeit, indem von einzelnen Zellen auch Bündel von Kanälchen in schräger Richtung zu den erwähnten Streifen verlaufen und in seitlich liegende Zellen einmünden. In der Mitte des Knorpels, in welcher die Intercellularsubstanz eine reichlichere ist, sind die Kanälchen minder deutlich wahrzunehmen, oft nur in der nächsten Umgebung der Zellen und sieht man hier häufiger gablige Theilungen als in den dem Perichondrium näher liegenden Knorpelschichten.

Wie aus diesen Befunden hervorgeht, besteht im Knorpel ein wie im Knochen reich entwickeltes System feinsten Kanälchen, welches die Zellen untereinander und mit dem Perichondrium in Verbindung setzt und hierdurch den Transport von Nahrungsstoffen von der mit Gefässen umspinnenen Oberfläche des Knorpels zu dem Innern desselben vermittelt. Diese und ähnliche ¹⁾ am Knorpelgewebe

1) Ein ähnliches nicht minder reichliches Kanalnetz habe ich schon in einer früheren Arbeit (Ueber die Entwicklung und den Bau des elast. Gewebes im Netzknorpel. Archiv f. mikrosk. Anat. Band IX) im elastischen Netzknorpel des Ohres beschrieben und dort zugleich die Fälle zusammengestellt, in welchen Kanälchen oder Andeutungen solcher in den Knorpeln verschiedener Thiere von einer Anzahl Beobachter beschrieben worden sind. Denselben kann ich noch zwei Fälle eigener Beobachtung anschliessen. Durch ein sehr reichliches Netz fand ich die Zellen in dem Unterkieferknorpel von

anderer Thiere gemachten Beobachtungen, die wahrscheinlich leicht noch bei einer besonders darauf gerichteten Untersuchung sich werden erweitern lassen, sind geeignet uns zur Annahme zu bestimmen, dass überhaupt in jedem Knorpel ein System intercellulärer Gänge besteht. Ein solches scheint mir nicht minder aus physiologischen Gründen angenommen werden zu müssen, da albuminöse Stoffe und Fette die oft sehr dicke Intercellularsubstanz bei ihrem schweren Diffusionsvermögen nicht wohl durchdringen können. Die Ernährung der Knorpelzellen erfordert also besonders vorgebildete Wege zum Austausch der Nahrungstoffe. Dieser Ueberlegung und den damit übereinstimmenden ziemlich zahlreichen Beobachtungen gegenüber können die negativen Befunde bei der Untersuchung eines Knorpels nicht in die Wagschale fallen, da Feinheit der Kanälchen, Gleichartigkeit des Lichtbrechungsvermögens eine Unterscheidung sehr leicht unmöglich machen kann. An entkalkten Zähnen und Knochen sind ja die Kanälchen, wenn sie einigermaassen fein sind, mit unseren optischen Hilfsmitteln auch nicht mehr wahrzunehmen.

(Knochen). Die Verknöcherungen des Primordialcranium (Ethmoid, Oecip. laterale, Petrosus, Quadratum und Articularis) übergehe ich hier, indem ich später genauere Untersuchungen über sie mitzuthellen gedenke, und wende mich gleich zur histologischen Zusammensetzung der Belegknochen. Besonders bemerkenswerth erscheint mir hier die geringe morphologische Individualisirung derselben, welche sich in mehreren Punkten ausspricht. So vermisst man an denselben ein besonderes Periost, indem der Knochen an seiner Peripherie in das umgebende Bindegewebe continuirlich übergeht. Sein Rand ist meistens fein ausgezackt; die Zacken verlieren plötzlich ihre homogene Beschaffenheit und gehen in fibrilläres Gewebe über. Mit dem Periost fehlt zugleich auch eine zusammenhängende Osteoblastenschicht. Nur hier und da trifft man eine isolirte Zelle dem Knochenrand anliegen und mit Ausläufern in ihn eindringen. Dieselbe unterscheidet sich aber

älteren Haiembryonen untereinander in ähnlicher Weise wie bei Pelobates in Verbindung stehen. In den unteren und oberen Bogenstücken der Wirbelsäule des Störs sah ich von einzelnen Knorpelzellen lange Ausläufer die sehr reichliche Intercellularsubstanz durchsetzen und an die im Knorpel sich vorfindenden elastischen Fasern quer ansetzen, in einer Weise, wie es im Netzknoorpel mancher Thiere stattfindet.

in Nichts von einer anderen Bindegewebszelle. Eine weitere Eigenthümlichkeit der Amphibienknochen ist das Fehlen der Haversischen Kanäle¹⁾ in denselben, so dass die ganze Ernährung von der Knochenoberfläche aus geschehen muss. Nur in einzelnen Knochen wie im Angulare des Unterkiefers, im Maxillare und Intermaxillare findet sich im Inneren ein grösserer Markraum vor, der mit Fettzellen und mit lymphoiden Zellen erfüllt ist und wenn ich es auch nicht beobachtet habe, so doch höchst wahrscheinlich Blutgefässe enthalten wird. Was den Bau des Knochengewebes selbst anbetrifft, so sind Knochenkörperchen im Allgemeinen nur spärlich vorhanden und hängen durch feine sich verästelnde Ausläufer untereinander zusammen. Die Grundsubstanz des Knochens ist nicht vollständig homogen, indem man zwischen den Zellen zahlreiche Pünktchenkreise von verschiedener Grösse wahrnimmt (Taf. V Fig. 7). Die meisten besitzen die Grösse eines Knochenkörperchens. Nach Färbungen in Haematoxylin oder Carmin treten sie, da sie sich geringer färben als die homogene Substanz, etwas schärfer hervor. Ein Schnitt gewinnt hierbei ein etwas maschiges Aussehen, wobei die Lücken durch die erwähnten Pünktchenkreise gebildet werden. Man findet diese Pünktchenkreise bei verschiedenen Knochen und an verschiedenen Stellen desselben Knochens in wechselnder Menge. Sie können nichts anderes als die Durchschnitte von Bündeln von Bindegewebsfibrillen sein, die weniger als das umgebende Gewebe sclerosirt, vielleicht auch nicht verkalkt sind.

Wie aus diesen Befunden hervorgeht, steht das Knochengewebe der Amphibien, ich möchte sagen, auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als dasjenige der höheren Wirbelthiere. Dies zeigt sich sowohl in dem Vorherrschen von bindegewebigen Bestandtheilen in der Grundsubstanz, als auch besonders in der geringen morphologischen Individualisirung der einzelnen Knochen: in dem Mangel besonderer zur Ernährung der centralen Partien bestimmter Haversischer Kanäle, in dem Mangel einer das Wachstum des Knochens vermittelnden Osteoblastenschichte und in dem Mangel einer blutgefässreicheren Gewebsschichte, des Periostes, durch welches der höher differenzirte Knochen der Säugethiere von den umgebenden Bindegewebsschichten als ein besonderes Organ schärfer sich absetzt.

1) Auf diesen Punkt macht Leydig aufmerksam. Anatomisch histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. S. 105.

Zweiter Abschnitt.

Das Zahnsystem der Amphibien¹⁾.

Hierzu Tafel I, II und III.

Eine vergleichende Betrachtung des Zahnsystems der Wirbelthiere zeigt uns, dass dasselbe bei den Amphibien auf einer tieferen Entwicklungsstufe steht, als bei den Reptilien und Säugethieren und selbst bei einer grossen Anzahl von Knochenfischen. Dieser geringere Grad der Ausbildung tritt uns in dreifacher Beziehung entgegen: 1) in der Form der Zähne, 2) in ihrer Befestigung, 3) in ihrer Verbreitung und Anordnung. Die Form der Zähne ist bei den Amphibien durchweg eine sehr gleichartige und zugleich sehr wenig abgeänderte, eine einfache kegelförmige Spitze, welche sich der Urform des Zahnes, wie später gezeigt werden soll, am meisten nähert, während bei den Fischen die Form der Zähne die grössten Verschiedenheiten in Anpassung an die verschiedensten Le-

-
- 1) Cuvier, *Recherches sur les ossements fossiles* Tome V. Abth. II.
Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée* Tome III.
Meckel, *System der vergleich. Anatomie* Tome IV. S. 18.
Owen, *Odontography*.
Leydig, *Anatomisch histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien*. 1853. S. 40—41.
Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere* 1857.
Leydig, *Ueber die Molche der württembergischen Fauna*. *Archiv für Naturgeschichte*. 1867.
Sirena, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien*. *Verhandlungen der Physic. Medic. Gesellschaft in Würzburg*. 1871.
Heinecke, *Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Band 23. 1873.
Peters, *Ueber die Batrachier-Gattung Hemiphractus*. *Monatsbericht der Königlichen Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. 1862. S. 144.

bensbedingungen aufweist. Die Befestigung der Zähne, insofern sie durch eine feste Verwachsung mit den Skeletknochen bewirkt wird, zeigt gleichfalls ein primitives Verhalten bei den Amphibien, während bei den Knochenfischen und Reptilien zum Theil auch hier schon Differenzirungen wie lockere Befestigung, Alveolenbildung etc. stattgefunden und die ursprünglicheren Verhältnisse verwischt haben. In der Verbreitung und Anordnung der Zähne endlich schliessen sich die Amphibien an die Knochenfische an und haben uns in der Bezahnung ausgedehnter Strecken der Mundschleimhaut Zustände erhalten, die bei den höheren Classen der Wirbelthiere im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich rückgebildet haben, aber auch bei ihnen aus vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gründen vorausgesetzt werden müssen.

Je mehr aus diesen Umständen, die in den folgenden Seiten ihre weitere Begründung finden werden, dem Zahnsystem der Amphibien eine sehr niedrige Stellung zugewiesen werden muss, eine um so grössere Bedeutung gewinnt dasselbe für den Untersucher, insofern sich aus diesen einfachen Zuständen complicirtere Einrichtungen herleiten lassen. Daher habe ich mir auch eine möglichst genaue Kenntniss von anscheinend unwichtigeren Verhältnissen zu verschaffen gesucht, weil solche bei vergleichender Betrachtung oft eine nicht geringe Bedeutung erlangen.

Die Untersuchung des Zahnsystems der Amphibien lässt sich in vier Theile gliedern, von welchen der erste die Vertheilung und Anordnung der Zähne auf dem Skelet der Mundhöhle, der zweite die äussere Form, Befestigung und gewebliche Zusammensetzung des Einzelzahns, der dritte den Zahnwechsel (Ersatz und Resorption), und der vierte die allgemeinen Resultate behandelt.

1. Vertheilung und Anordnung der Zähne auf den Knochen der Mundhöhle.

So übereinstimmend und gleichartig im Allgemeinen die Form und Befestigung der Zähne bei einzelnen Amphibienarten beschaffen ist, eine so grosse Verschiedenheit zeigt sich in der Vertheilung und in der Anordnung derselben auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle.

Wenn wir zunächst die Vertheilung der Zähne untersuchen, so findet man Amphibienarten, bei denen fast jeder Knochen

der Mundhöhle Zähne trägt, sowie andererseits vollkommen zahnlose Arten. Zwischen beiden stehen Formen, deren Knochen in verschiedener Combination mit einem Zahnbesatz ausgerüstet sind. Die reichste Bezahnung besitzen im Ganzen genommen die älteren Amphibienordnungen, die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, die geringste dagegen die Batrachier.

Bei den Perennibranchiaten (Taf. I Fig. 25 u. 8) finden sich in der Regel Zähne auf dem Intermaxillare und Maxillare, auf Vomer und Palatinum (Pterygopalatinum), auf dem Dentale und Operculare des Unterkiefers, so dass vom Mundskelet nur das Pterygoid, das Parasphenoid und das Angulare unbezahlt bleiben. Dasselbe gilt für die Salamandrinen (Taf. I Fig. 5 u. 36), davon abgesehen, dass mit dem Mangel eines Operculare auch die Opercularzähne fehlen und dass hier bei einer Species bei *Plethodon glutinosus* (Taf. I Fig. 35) das sonst stets zahnlose Parasphenoid reich bezahlt ist. Bei den Batrachiern (Taf. I Fig. 20) ist der Zwischen- und Oberkiefer, sowie der Vomer gewöhnlich zahntragend; nur bei einer Species bei *Hemiphractus* findet sich eine reichere Bezahnung, indem hier sowohl das Palatinum als auch der Unterkiefer wie bei den Salamandrinen mit Zähnen besetzt ist, eine durch die Untersuchungen von Peters festgestellte, aber wie es scheint, noch wenig bekannt gewordene Thatsache¹⁾. Von dem hier als Regel aufgestellten Befunde kommen die verschiedensten Abweichungen in jeder der genannten Gruppen vor. So besitzt von den Perennibranchiaten Siren (Taf. I Fig. 6) keine Zähne auf dem Maxillare, Intermaxillare und Dentale, sondern anstatt derselben eine Hornscheide. Bei *Proteus* und *Menobranchus* (Taf. I Fig. 34) fehlen die Oberkieferzähne sammt den sie tragenden Knochen. Ein gleiches gilt für das Palatinum bei den Derotremen. Die grösste Variabilität in dem Vorhandensein der Zähne auf den einzelnen Knochen (auf dem Maxillare, Intermaxillare und Vomer) zeigen die Batrachier. Dieselbe erstreckt sich sogar auf die einzelnen Unterfamilien, für welche die Bezahnung mit als systematisches Unterscheidungsmerkmal benutzt wird. So ist unter den Aglossa *Pipa* vollkommen zahnlos, *Dactylethra* dagegen hat den Oberkiefer und Zwischenkiefer mit Zähnen ausgerüstet. Während aus der Gruppe der *Oxydactyla* *Rana escul.* und *temp.*, *Pelobates* etc. Zähne auf dem Intermaxillare,

1) Peters, Ueber die Batrachier-Gattung *Hemiphractus* l. c.

Maxillare und dem Vomer tragen, fehlen sie auf letzterem bei *Ceratophrys*. Aus der Gruppe der *Discoactyla* besitzt *Hemiphractus* wie erwähnt, Zähne auf dem Maxillare, Intermaxillare, Vomer, Palatinum und Dentale; *Hyla*, *Hylodes* etc. wie *Rana esculenta* auf dem Intermaxillare, Maxillare und Vomer; *Phyllobates* nur auf den beiden ersteren Knochen; *Hylodactylus* nur auf dem Vomer und *Dendrobates* endlich ist vollkommen zahnlos¹⁾.

Minder variabel als die Vertheilung ist die Anordnung der Zähne auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle. Nur in der niedrigsten Ordnung der Amphibien, bei den *Perennibranchiaten*, zeigen sich hierin für einzelne Species sehr bemerkenswerthe Verschiedenheiten, indem die Stellung der Zähne eine vielreihige, eine mehrreihige oder eine einreihige sein kann.

Eine vielreihige Stellung finden wir auf den hierdurch morphologisch besonders interessanten Gaumenknochen (Taf. I Fig. 6^a u. 6^b) von *Siren lacertina*²⁾, deren ganze Oberfläche über und über mit kleinen, spitzen, nach rückwärts gekrümmten Zähnchen bedeckt ist. Wie Cuvier und Owen beschreiben, trägt der Vomer von *Siren* 6 oder 7 schräggerichtete Zahnreihen, das Palatinum dagegen nur 4, so dass ungefähr 11 Reihen auf jeder Gaumenseite liegen. Die Zahl der Zähne beträgt in den mittleren Reihen 11 oder 12, wird aber geringer in den vorderen und hinteren Reihen. Owen nennt diese Anordnung der Zähne die bürstenartige oder hechelartige (*brosslike*, *raspelike*, *dents en carde* der Franzosen). Ausser den Gaumenknochen von *Siren* kann als weiteres Beispiel für die hechelartige oder vielreihige Stellung auch das *Parasphenoid* von *Plethodon glutinosus* dienen, dessen untere Fläche nach den Angaben Owen's³⁾ von 300 und mehr kleinen Zähnchen eingenommen wird. Diese Fälle von vollständiger Bedeckung eines Knochens mit Zähnchen sind deshalb von so besonderem Interesse, weil sie uns Verhältnisse bei den Amphibien erhalten zeigen, welche sonst nur bei den Knochenfischen, aber hier in weiter Verbreitung und oft auf allen Knochen der Mundhöhle sich vorfinden. Ich erin-

1) Vergleiche die Angaben in Owen's *Odontography* und in Claus *Grundzüge der Zoologie*.

2) Cuvier, l. c. S. 423. — Owen, l. c. S. 188.

3) Owen, l. c. S. 193.

neren an die zahntragenden Knochen vom Hecht, besonders aber von *Engraulis* und *Sudis gigas*, deren ganze Mundhöhle von Zahnschmelzspitzen starrt¹⁾.

Die mehrreihige Stellung der Zähne bildet gewissermaßen einen Uebergang von der vielreihigen zu der am weitesten verbreiteten einreihigen Zahnstellung. Als Beispiel für dieselbe kann ich aus der Classe der Amphibien nur *Siredon pisciformis* anführen und zwar auch hier nur die Bezahnung des Vomer, Palatinum und Operculare und nicht der Kieferknochen. Die Beschreibungen, welche wir bis jetzt hiervon besitzen, geben die wirklichen Verhältnisse nicht völlig zutreffend wieder. Cuvier und Owen lassen die Gaumenknochen wie bei Siren mit Zähnen in Quincunxstellung bedeckt sein und so eine Anordnung dauernd erhalten zeigen, wie sie bei den Larven der Salamandrinen vorübergehend sich findet. In dem entgegengesetzten Fehler ist *Sirena* verfallen, welcher die Gaumenknochen gleich den Kieferknochen nur eine einfache Zahnreihe tragen lässt. Die Wahrheit liegt in der Mitte zwischen den zwei citirten Angaben. Auf dem Operculare (Taf. III Fig. 8) Vomer oder Palatinum grosser Exemplare finde ich die Zähne in zwei Reihen und zwar so stehen, dass die Zähne der zweiten Reihe hinter die Interstitien der ersten Reihe zu liegen kommen; mit andern Worten, die Zähne stehen alternirend in einer Zickzacklinie. Nach Aussen und Innen sind Knochenflächen von Zähnen unbedeckt.

Die einreihige Stellung der in Gebrauch befindlichen Zähne ist bei den Amphibien die vorherrschende und kömmt bei den *Derotremen*, Salamandrinen und *Batrachiern* (Taf. II Fig. 15 u. 16) ausschliesslich vor. Ein Zahn steht hier dicht neben dem andern auf dem Skelettknochen in einer Linie festgewachsen., wie dies von ihren Weichtheilen befreite Kiefer und Gaumenknochen am deutlichsten zeigen. Bei der Kleinheit der Zähne ist ihre Anzahl eine recht bedeutende. So besitzt z. B. der Frosch gegen 50 festgewachsene Zähne in jeder Kieferhälfte und auf jedem Vomer deren 5 bis 10. Bei *Triton taeniatus* zählte ich in jeder Oberkiefer- und in jeder Unterkieferhälfte 40 bis 50 und in einer Gaumenreihe sogar 60 bis 70 Zähne. Lücken, die sich hie und da in der Zahnreihe vorfinden, sind durch den Ausfall alter Zähne, so lange noch kein Wiederersatz stattgefunden hat, bedingt. Nie habe ich bemerkt,

1) Vergleiche Owen, *Odontography*.

dass zwei Zähne hintereinander gestanden hätten. Während Owen¹⁾ und andere Forscher mit diesen Angaben übereinstimmen, hebt Leydig²⁾ in seinem Werke über die Molche der württembergischen Fauna ausdrücklich hervor, dass sowohl bei den Fröschen als auch bei unseren einheimischen Schwanzlurchen nicht bloss die Gaumenzähne gehäuft stehen, sondern auch die Zähne der Kinnladen in mehreren Reihen, zum mindesten zweizeilig sich folgen. Auf diese Beobachtung legt Leydig ein um so grösseres Gewicht, als er in der gehäuften Anordnung der Zähne einen neuen Charakter erblickt, welcher die Verwandtschaft der Amphibien mit den Fischen darthut. Während man früher sich darauf hätte beschränken müssen das Fischartige der Batrachier in den Gaumenzähnen zu finden, solle nun auch die Art der Bezahlung der Kinnladen, insofern sie eine mehrzeilige sei, an diejenige der Fische erinnern. Neuerdings ist Leydig's Beschreibung von der Stellung der Zähne der Amphibien als etwas für die ganze Classe charakteristisches auch in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs von Hoffmann³⁾ aufgenommen worden. Das Abweichende in dieser Darstellung rührt von der angewandten Präparationsmethode her. Um nämlich die mehrfachen Zahnreihen zu sehen, empfiehlt Leydig die bei schwacher Vergrösserung zu betrachtenden Schädel mit Kalilauge aufzuhellen. Bei dieser Methode sieht man nun allerdings hinter der ersten Zahnreihe noch Zähne in einer zweiten und oft dritten Reihe alternirend liegen, wie dies auch schon Owen und Anderen bekannt war. Indessen lehrt eine weitere Untersuchung, namentlich Durchschnitte durch entkalkte Schädel, dass die hinter der ersten Reihe liegenden Zähne noch in der Entwicklung begriffen sind, dass sie in der Schleimhaut vergraben noch nicht functioniren und dass sie später an Stelle der ausfallenden Zähne der ersten Reihe treten und mit dem darunter liegenden Knochen verwachsen. Von einer mehrzeiligen Anordnung der Zähne kann man daher hier nicht reden, wie dies auch Sirena⁴⁾ richtig angiebt, und ist diese Bezeichnung nur auf jene Fälle zu beschränken, wo die hintereinander liegenden Zähne auf

1) Owen, l. c. S. 193. They are arranged in a single close set row.

2) Leydig, Ueber die Molche der württembergischen Fauna. Troschel's Archiv für Naturgeschichte. 1867.

3) l. c. Band VI. Abth. II. Lief. 1. S. 32.

4) Sirena, l. c. 126—127.

gleicher Entwicklungsstufe stehen und bei den Amphibien daher mit den Skeletknochen verwachsen sind. Das Fischähnliche in der angeführten Bildung besteht mithin nicht in der Stellung, sondern in dem bei beiden Thierclassen unbeschränkten Ersatz der Zähne, wie später ausführlicher gezeigt werden soll.

Tabelle

über das Vorkommen und die verschiedenartige Bezahlung der Belegknochen der Mundhöhle bei den verschiedenen Amphibienarten.

Ordnungen und Unterordnungen.	Amphibienarten.	I. Gruppe. Oberkieferreihe.		II. Gruppe. Gaumenreihe.		III. Gr.	Unter- kiefer.			
		Intermaxill.	Maxillare.	Vomer.	Palatinum.	Pterygoid.	Parasphen.	Dentale.	Operculare.	Angulare.
Urodelen.										
Perennibranchiaten	Siren lac.	+	+	III	III	0	—	+	II	—
	Siredon pisc.	1	1	II	II	—	—	1	II	—
	Proteus ang.	1	0	1	1	—	—	1	0	—
	Menobranchus lat.	1	0	1	1	—	—	1	0	—
Derotromen.	Amphiuma tridact.	1	1	1	1	—	—	1	?	—
	Menopoma allegh.	1	1	1	0	—	—	1	?	—
	Cryptobranchus jap.	1	1	1	0	—	—	1	0	—
Salamandrinen.	Plethodon glut.	1	1	1	0	—	III	1	0	—
	Triton ig.	1	1	1	1	—	—	1	×	—
	Salamandra mac.	1	1	1	1	—	—	1	×	—
Anuren.										
Aglossa.	Pipa am.	—	—	—	—	—	—	—	0	—
	Dactylethra cap.	1	1	?	—	—	—	—	0	—
Oxydactyla.	Rana esc. u. temp.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Pelobates fusc.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
Discodactyla.	Ceratophrys cor.	1	1	—	—	—	—	—	0	—
	Hylodes lin.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Hyla arb.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Phyllobates bic.	1	1	—	—	—	—	—	0	—
	Hemiphraactus.	1	1	1	1	—	—	1	0	—
	Dendrobates tinct.	—	—	—	—	—	—	—	0	—
	Hylodactylus pict.	—	—	—	—	—	—	—	0	—

Erklärung der Zeichen:

— Knochen ohne Zähne.

+ Knochen mit Hornscheide.

0 Knochen fehlt.

× Knochen nur beim Embryo vorhanden, später rückgebildet.

1 einreihig

II zweireihig } bezahnter Knochen.

III vielreihig }

— Verschmelzung zweier Knochen zu einem Knochenstück.

Bei Vergleichung der hier angeführten, in der beigefügten Tabelle übersichtlich zusammengestellten Thatsachen unter einander und mit der Verbreitung der Anordnung der Zähne bei niederen und höheren Wirbelthieren verlangen drei Punkte eine nähere Berücksichtigung:

1) Die Verbreitung der Zähne über Strecken der Mundschleimhaut, welche bei höheren Wirbelthieren nie einen Zahnbesatz zeigen.

2) Die bei den Amphibien bestehende Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Zähne auf die einzelnen Knochen der Mundhöhle.

3) Die Verschiedenheit in der Anordnung und Stellung der Zähne auf homologen Knochen bei verschiedenen Species, insofern dieselbe eine vielzeilige, eine zwei- und eine einzeilige sein kann.

Zur Erklärung der ausgedehnten Verbreitung der Zähne über grosse Strecken der Mundschleimhaut sind die Verhältnisse, welche die Selachier uns erhalten zeigen, von der höchsten Bedeutung, weil diese Thiergruppe, wie durch zahlreiche Thatsachen hinlänglich festgestellt ist, einer früheren Urform der höheren Wirbelthiere sehr nahe steht und uns deren Organisation ziemlich unverfälscht erhalten hat¹⁾. Bei vielen Selachiern (*Hexanchus*, *Acanthias* etc.) ist nämlich die ganze Mundhöhle hinter den Kieferrändern bis zum Anfang des Oesophagus mit kleinen nur in der Schleimhaut festsitzenden Zähnchen bedeckt. Dieselben stimmen in ihrem Bau und ihrer Entwicklung, wie ich andern Orts gezeigt habe²⁾, einestheils vollkommen mit den Placoidschuppen des Integuments, andernteils mit den Zähnen der höheren Wirbelthiere überein. Auf die erste Uebereinstimmung gestützt konnte ich den Satz aufstellen, dass Placoidschuppen und Zähne homologe Bildungen sind, und dass letztere in Anpassung an den Nahrungserwerb in einer von ersteren verschiedenen Weise sich weiter entwickelt haben. Aus der Uebereinstimmung der Selachierzähne mit denjenigen der Säugethiere musste dann weiter gefolgert werden, dass überhaupt die aus Dentin bestehenden Zähne der Wirbelthiere einander homolog sind und als Erbstücke von einer gemeinsamen Urform abgeleitet werden müssen.

1) Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. S. 10.

2) Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1874 Bd. VIII. S. 363.

Von der bedeutsamen systematischen Stellung der Selachier und den zwei eben angeführten Sätzen ausgehend sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die auf den Knochen der Mundhöhle, den Ossa vomeris, Palatina, Sphenoidea etc. stehenden Zähne der Amphibien von ursprünglich in der gesammten Mund- und Schlundhöhle verbreiteten Schleimhautzähnen abzuleiten sind, welche die Selachier und Amphibien von einer Stammform erbt haben ¹⁾.

Aus diesem ursprünglichen Zustande haben wir, — um die an zweiter Stelle aufgeworfene Frage zu beantworten, — die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Zähne auf den einzelnen Knochen zu erklären. Von vorneherein sind zwei Arten der Erklärung möglich. Entweder kann man annehmen, dass die Bezahnung der Knochen gleich für jede einzelne Art in ihrer besonderen Weise aus dem indifferenten Zustand erfolgt ist, oder man kann annehmen, dass ursprünglich die Bezahnung der Knochen bei den Amphibien eine gleichartige gewesen ist, dass mithin Maxillare und Intermaxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid und Parasphenoid, Dentale und Operculare eine Zahnbewaffnung besessen haben, wie dies noch jetzt bei einzelnen niedriger stehenden Formen der Fall ist.

Die erste Erklärung lässt sich bei genauerer Prüfung nicht aufrecht erhalten, denn sie setzt voraus, dass die Verbindung von Schleimhautzähnen und Knochen in einer sehr späten Periode der Entwicklung des Amphibienstammes erfolgt ist. Es müssten zu der Zeit z. B. schon die einzelnen Unterfamilien der Anuren existirt haben, der Stamm der Discodactyla müsste schon in die einzelnen Arten gespalten gewesen sein, in Hemiphractus, Hyla, Phyllobates, Hylodactylus und Dendrobates, welche ja in der Bezahnung der Knochen so weit von einander abweichen. Einen so langen Fortbestand der Schleimhautzähnen in den einzelnen Amphibienordnungen anzunehmen muss sehr gewagt erscheinen, da zur Zeit bei keinem einzigen Amphibium sich solche mehr nachweisen lassen. Aus diesem und anderen Gründen, zu welchen eine reiflichere Ueberlegung führt, sind wir genöthigt die erste Erklärung fallen zu lassen.

1) Schon Gegenbaur hebt diesen Punkt in seiner vergleichenden Anatomie hervor. 2. Aufl. S. 781.

Es bleibt uns daher nur noch die zweite Art der Erklärung übrig, welche einen früheren Zustand reicherer Bezahnung der Knochen für die ganze Amphibienclasse annimmt. Aus diesem sind die jetzt zu beobachtenden Verschiedenheiten in Folge mannigfaltiger Rückbildungsprocesse entstanden, welche im Laufe einer langen phylogenetischen Entwicklung in sehr verschiedener Weise auf die Bezahnung der neu entstandenen Arten eingewirkt haben¹⁾. Für diese Annahme lassen sich sehr zahlreiche Gründe geltend machen. Vor allen Dingen spricht für sie der Umstand, dass die Perennibranchiaten, welche doch der Stammform der Amphibien viel näher als die Anuren stehen und in Allem als weit weniger abgeändert erscheinen, allgemein eine sehr reiche Bezahnung besitzen. Ferner lehrt uns die reiche Bezahnung fast aller Knochen der Mundhöhle, durch welche sehr viele Fische, wie Sudis, Engraulis, Aal, Hecht etc. ausgezeichnet sind, dass dieser Zustand der ursprünglichere, und dass die Verringerung des Zahnbesatzes, wie sie namentlich bei allen höheren Wirbelthieren uns entgegentritt, erst später erworben ist. Auch können wir in der That im Laufe der individuellen Entwicklung bei einzelnen Thieren Zähne auf einigen Knochen sich rückbilden sehen, z. B. bei Salamandern und Tritonen, bei einigen Fischen wie beim Stör und Lachs, bei Schildkröten wie Emys Europaea, bei Säugethieren wie beim Wallfisch. Eine weitere Stütze liefert uns eine Reihe analoger Vorgänge. So erklärt man allgemein die ungleiche Beschuppung der Fische, das Fehlen der Schuppen an diesen und an jenen Körperstellen, ferner die ungleich mächtige und nach den Körpergegenden verschiedene Behaarung der Säugethiere und Befiederung der Vögel aus einem ursprünglich indifferenten Zustand des Integuments durch stärkere Entwicklung von Schuppen, Haaren und Federn an einzelnen Stellen und Rückbildung derselben an anderen Theilen.

Unsere obige Annahme wird noch mehr an Wahrscheinlichkeit

1) Die Annahme, dass die Bezahnung der einzelnen Knochen überhaupt nicht von einer Bezahnung der gesammten Mundschleimhaut abzuleiten, sondern durch eine zu verschiedener Zeit erfolgte Neubildung von Zähnen bei den einzelnen Arten unabhängig zu Stande gekommen sei, verdient keine wissenschaftliche Berücksichtigung, denn eine solche Annahme erklärt die Verschiedenheit nicht und setzt die Wirksamkeit eines höchst unwahrscheinlichen Vorgangs — einer wiederholten Neubildung von Zähnen — voraus.

gewinnen, wenn wir im Stande sind, die Ursachen aufzufinden, durch welche eine Rückbildung von Zähnen in so verschiedener Weise veranlasst worden sein kann. Eine Ursache von grösster und allgemeinsten Wirksamkeit erblicke ich in der verschiedenen Rolle, welche die Zähne nach ihrer verschiedenen Lage in der Mundhöhle bei der Nahrungsaufnahme übernehmen. Während auf günstiger gelegenen Knochen die Zähne, weil mehr gebraucht, eine höhere Ausbildung erlangen, werden sie auf minder günstig gelegenen in gleichem Maasse sich rückbilden, wie ihre Leistung gegen die höhere Leistung jener zurücktritt. Hieraus erklärt sich die Erscheinung, dass die am Mundrand gelegenen Kieferknochen fast ausnahmslos bezahnt sind, während die übrigen Knochen in dieser Beziehung weit mehr variiren. In den meisten Fällen, wo Kieferzähne rudimentär geworden sind, lässt sich die Rückbildung auf compensirende Einrichtungen, auf die Ausbildung neuer Organe, wie Hornzähne und Hornkiefer, zurückführen, wie dies z. B. bei Siren lacertina und bei den Larven der Batrachier deutlich wahrzunehmen ist. Auch die Verschiedenheit des Nahrungserwerbes wird für die Art der Bezahnung nicht ohne Einfluss gewesen sein, insofern hierdurch bald dieser, bald jener Theil der Zahnknochen zur Ergreifung und Verarbeitung von Nahrung mehr in Funktion gesetzt worden ist. Eine weitere Ursache erblicke ich endlich noch in dem Umstand, dass ursprünglich zahntragende Skeletstücke eine Lageveränderung erlitten und indem sie zu andern Theilen des Skelets in Beziehung getreten sind, neue Funktionen unter Verlust der alten übernommen haben. Dies mag z. B. bei dem Flügelbein der Fall gewesen sein. Wenn man wird einräumen müssen, dass die angeführten Ursachen wirklich vorhanden und die ihnen zuge dachte Wirkung auszuüben im Stande sind, so wird der Umstand, dass es nicht einmalig, sondern constant zu allen Zeiten einwirkende Ursachen sind, noch mehr zu Gunsten der gegebenen Erklärung sprechen. Denn nur in langen Zeiträumen kann aus Gleichartigem so Ungleichartiges entstehen, wie wir es in der Zahnbewaffnung der Mundhöhle bei den Amphibien und in weiterer Reihe bei den Wirbelthieren überhaupt vor uns sehen.

Der hier angeregte Ideengang hat uns zugleich auch zur Beantwortung des dritten Punktes geführt, welcher die Verschiedenheit in der Anordnung und Stellung der Zähne auf homologen Knochen bei verschiedenen Species in's Auge

fasst. Die vielzeilige Stellung der Zähne verhält sich zur einzeiligen als der indifferente zum mehr differenzirten Zustand und muss daher die letztere aus ersterer abgeleitet werden. Auch hier ist das die Veränderung bedingende Moment die höhere Ausbildung des Einzelzahns. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus den Zahnbesatz der Knochen von Siren lacertina, Siredon, Tritonen und Fröschen betrachten, so erblicken wir bei den genannten Thieren eine Entwicklungsreihe vor uns, in welcher die vielreihigen Gaumenplatten von Siren die niedrigste Entwicklungsstufe vorstellen. Zwischen sie und die einreihige Stellung der Zähne vom Frosch und Triton tritt als Uebergangsstufe die zweizeilige Stellung der Zähne auf den Gaumenknochen und dem Operculare des Unterkiefers von Siredon.

Auf die mitgetheilten Beobachtungen und die an sie angeknüpften Reflexionen gestützt, haben wir die Mittel an der Hand, uns die Bezahlung einer muthmaasslichen Stammform zu reconstituiren, von der als divergente Sprösslinge die verschiedenen Amphibienarten sich ableiten lassen. Bei dieser werden die Zwischen- und Oberkiefer und das Dentale mehrere Zahnreihen getragen haben, das Vomer, Palatinum, Parasphenoid und Operculare aber über und über mit kleinen Zahnsplätzchen bedeckt gewesen sein, wie dies bei manchen Arten (Siren, Plethodon) zum Theil noch jetzt der Fall ist. Von allen Deckknochen der Mundhöhle würde das Pterygoid eine Ausnahmestellung einnehmen, indem auf ihm allein bei den Amphibien keine Zähne vorkommen. Zieht man aber in Betracht, dass bei vielen Fischen und Reptilien auch das Pterygoid bezahnt ist, so liegt die Berechtigung vor, auch ein gleiches Verhältniss für das Pterygoid der Amphibien vorauszusetzen und daran den Schluss zu knüpfen, dass ursprünglich alle Deckknochen der Mundhöhle zahortragend gewesen sind¹⁾.

Im ersten Theil dieser Arbeit, welcher über das Skelet der Mundhöhle handelt, wurde gezeigt, wie die verschiedene Anordnungsweise der Knochen in verschiedenen Familien von einem Grundschema sich ableiten lässt, und wurde hieraus auf die ursprüngliche Beschaffenheit des Skelets einer früheren Stammform geschlossen.

Verknüpft man hiermit das über die Vertheilung der Zähne

1) Das Angulare des Unterkiefers ist hiervon auszunehmen. Dieses ist, wie später gezeigt werden soll, ursprünglich kein Knochen der Schleimhaut, sondern des äusseren Integumentes.

Gesagte, so vervollständigt sich das hier entworfene Bild von der ursprünglichen Bezahlung', indem wir nun auch über die Lage der Zähne Aufschluss erhalten. Wie ursprünglich [zwei Knochenbogen, ein äusserer bestehend aus Maxillare und Intermaxillare und ein innerer aus Vomer, Palatinum und Pterygoid gebildet, der Grundfläche des Primordialcranium aufliegen und seine Mitte ein unpaarer Knochen, das Parasphenoid, einnimmt, so umgürten dementsprechend auch 2 Zahnstreifen ursprünglich in bogenförmiger Anordnung einer hinter dem andern liegend den Eingang zur Mundhöhle, ein schmalerer Streifen von Kieferzähnen und ein breiterer Streifen von Gaumenzähnen. Dem oberen Bogen entsprechen am Unterkiefer gleichfalls 2 Zahnstreifen, ein äusserer, welcher dem Dentale und ein innerer, welcher dem Operculare aufsitzt.

2. Die Untersuchung des Einzelzahnes nach seiner äusseren Form, nach seiner Befestigung und nach seiner histologischen Zusammensetzung.

Nach dieser Darstellung der Bezahnungsverhältnisse der Amphibien im Allgemeinen, — der Verbreitung und Anordnung der Zähne auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle, — wende ich mich zur Untersuchung des Einzelzahnes. Hierbei haben wir in Betracht zu ziehen: 1) seine Grösse und äussere Form; 2) seine Befestigung auf dem Knochen und in der Mundschleimhaut, sowie 3) seine histologische Zusammensetzung.

a. Grösse und Form der Zähne.

Wie schon Owen, Leydig und Sirena bemerken, zeigen die Zähne der Amphibien nach ihrer Lage geringe Verschiedenheiten in ihrer Grösse. So stehen nicht nur gewöhnlich die Gaumenzähne hinter den Kieferzähnen an Grösse zurück, was besonders deutlich bei Salamandern und Tritonen hervortritt, sondern auch zwischen den in einer Reihe stehenden Zähnen finden wieder geringe Grössendifferenzen der Art statt, dass z. B. an den Kiefern die Zähne in der Mitte am grössten sind und von da nach den Gelenkenden hin allmählich kleiner werden. Diese Verschiedenheit in der Grösse werden wir aus Anpassung und zwar aus ähnlichen Ursachen, wie

schon früher die ungleiche Vertheilung der Zähne zu erklären haben. Da die günstiger gelegenen Kieferzähne häufiger und in nützlicherer Weise als die Gaumenzähne beim Nahrungserwerbe in Anwendung kommen, so werden sich dieselben auch stärker entwickeln müssen. Denn ein vermehrter Gebrauch, mit welchem eine raschere Abnutzung und eine lebhaftere Neubildung zusammenhängt, wird im Stande sein, eine Vergrösserung des Zahnes hervorzurufen, eine Wirkung, die durch eine Reihe ähnlicher Thatsachen wie das stärkere Muskel- und Drüsenwachsthum bei vermehrtem Gebrauch, genügend festgestellt ist. Bei einem grossen Theil der Amphibien vollzieht sich so gewissermaassen unter unseren Augen noch jetzt ein Process, der bei einem anderen Theil schon abgeschlossen ist und dessen Endziel in der höheren Ausbildung der Kieferzähne und in der Rückbildung der weniger funktionirenden Zähne der übrigen Knochen besteht. Die ungleiche Grösse der Zähne auf den verschiedenen Knochen der noch heute lebenden Amphibien kann daher mit als Beweis für die Richtigkeit der Erklärung dienen, welche früher für die verschiedene Vertheilung der Zähne gegeben worden ist.

In der äussern Form sind die Zähne der Amphibien sowohl in den verschiedenen Gegenden der Mundhöhle als auch in den verschiedenen Familien und Species in einem auffallenden Maasse übereinstimmend beschaffen, und äussert sich dies sogar in anscheinend geringfügigen Eigenthümlichkeiten. Es verdient dieser Umstand um so mehr hervorgehoben zu werden, als man gerade in der Form der Zähne bei den Selachiern, Teleostiern und Säugethieren die grösste Mannigfaltigkeit und Variabilität beobachtet. Es zeigt dies unzweideutig, dass die Existenzbedingungen, namentlich die Art des Nahrungserwerbes, in der Classe der Amphibien immer sehr gleichartige gewesen sein müssen.

Wenn man mit einer Praeparirnadel einen einzelnen Zahn von seiner Verbindung mit dem Knochen absprengt, so kann man durch Lageveränderung desselben sich leicht ein Bild seiner gesammten Oberfläche verschaffen. Bei allen Amphibien bildet der Zahn einen schlanken Kegel. Derselbe ist entweder gerade gestreckt, wie bei den Zähnen des Vomer, Palatinum und Operculare von *Siredon pisciformis* (Taf. III. Fig. 8), oder er ist mit seinem obern Theile nach der Tiefe der Mundhöhle zu nach rückwärts gebogen, wie bei den Zähnen der Salamandrinen und Batrachier

und den Kieferzähnen von Siredon (Taf. III. Fig. 1—3). Die Oberfläche des Kegels ist nicht vollkommen glatt, sondern nach seiner Basis zu mit sehr feinen Längs-Riefen bedeckt, welche man am besten auf Horizontalschnitten, sowie auf Vertikalschnitten, welche ein Stück der Zahnoberfläche abgehoben haben, erkennt. Auch bei Reptilien habe ich diese feine Längsriefung der Zahnoberfläche vorgefunden. Die Wand des bis zur Spitze hohlen Kegels ist überall gleichmässig dick. Die innere Oberfläche ist gleichfalls nicht glatt, sondern wie schon Leydig anführt, von oben bis unten höckrig, was bedingt wird »durch verschieden grosse, warzig vorspringende Kugeln« (Taf. III. Fig. 1—3 k.).

An dem Zahnkegel kann man bei den Salamandrinen und Batrachiern einen oberen und einen unteren Theil unterscheiden, welche Leydig als Zahnkrone und Zahnsockel benannt hat. An getrockneten oder an mit Natronlauge behandelten Zähnen sind beide durch eine ringförmige Furche ungefähr, in der Mitte des Kegels von einander abgegrenzt, wie dies Taf. II. Fig. 15 i, sowie Leydigs Fig. 19 u. 22 in seiner oben citirten Arbeit zeigen. Die aneinanderstossenden Ränder der Krone und des Sockels sind wie die innere Fläche des Kegels mit warzigen Vorsprüngen bedeckt. Da sich hier beide leicht von einander trennen, so findet man an macerirten Kiefern und Gaumenknochen in grosser Anzahl leere Sockel über die Knochenoberfläche hervorragend. Es erinnert dies an Befunde fossiler Knochen, auf welchen gleichfalls sehr häufig nur noch die Zahnsockel erhalten sind. Von der geschilderten ringförmigen Einschnürung nimmt man an einem nicht getrockneten Zahne nichts wahr, indem sich die den Zahn überziehende und später näher zu betrachtende Cuticula von der Krone auf den Sockel continuirlich fortsetzt. Anstatt dessen aber bemerkt man, dass in der Mitte des Zahnes eine ringförmige Partie der Wand unverkalkt ist und dass gegen sie die erwähnten Kalkkugeln vorspringen (Taf. III. Fig. 1 u. 3). Durch Einschrumpfung dieses Gewebes entsteht bei getrockneten Zähnen einzig und allein die Furche zwischen Krone und Sockel. Die unverkalkten Partien erreichen bei dem einen Zahn eine grössere, bei dem andern eine geringere Ausdehnung und trifft man namentlich an der inneren Zahnwand stets die grösseren Defekte an. Es zeigt sich hierin ein verschiedenes Verhalten nach dem Alter des Zahnes, indem je älter die Zähne werden, um so mehr die beiden Verkalkungsgrenzen aneinanderrücken. Krone und Sockel können

in der Weise vollkommen miteinander verschmelzen. Bei entkalkten Zähnen ist die Grenze zwischen Krone und Sockel noch undeutlicher geworden. So findet man auf einem Längsschnitt durch den Zahn eines Frosches an der betreffenden Stelle an der Oberfläche der Wand nur eine etwas dunklere weil mehr fasrige Partie vor, welche sich in Carmin stärker färbt (Taf. III. Fig. 4 u. Taf. II. Fig. 17 h). Die hier beschriebene Struktur schildert Sirena als dunkle Demarkationslinie, welche den eigentlichen Zahn vom Fortsatz des Kiefers (Zahnsockel) scheidet¹⁾. Bei *Salamandra maculata* und *Triton* gehen an der innern Zahnwand Krone und Sockel ohne Grenze ineinander über, an der äussern Wand dagegen ist in einiger Entfernung von ihrer Verbindung mit dem Kiefer die Continuität der Grundsubstanz auf dem Längsschnitt durch einen schmalen Spalt unterbrochen, der von aussen bis zur Mitte der Wand vordringt. Das Bild eines Spaltes entsteht, weil die Grundsubstanz hier ihre homogene Beschaffenheit eingebüsst hat (Taf. III. Fig. 9 h). An den Zähnen von *Siredon pisciformis* ist eine Trennung in Zahnkrone und Sockel, wie beim Frosch und den Salamandrinen, überhaupt nicht wahrzunehmen, da die gesammte Wand des Kegels gleichmässig verkalkt ist (Taf. III. Fig. 2, 6, 8). Wenn trotzdem auch hier weiterhin ein oberer und ein unterer Theil am Zahne unterschieden und als Krone und Sockel bezeichnet wird, so geschieht dies, weil histologische Verschiedenheiten, wie später nachzuweisen ist, eine solche Trennung rechtfertigen und nothwendig erscheinen lassen.

Die Spitze der Zahnkrone ist bei den verschiedenen Arten der Amphibien und zuweilen auch nach der Lage des Zahnes etwas verschieden beschaffen. Das einfachere Verhalten zeigen die geradgestreckten Zahnkegel auf dem Vomer, Palatinum und Operculare bei *Siredon pisciformis*, indem sie sich allmählich in eine feine scharfe Spitze verjüngen (Taf. III. Fig. 8); bei allen unseren Salamandrinen und Batrachiern dagegen läuft die Zahnkrone, wie Leydig²⁾ gegen Owen richtig hervorhebt und in seinen Abbildungen darstellt, nicht in eine einfache Spitze, sondern in zwei Spitzen aus (Taf. III.

1) Ich werde späterhin noch auf diese, die Zahngrenze anders auffassende Ansicht zu sprechen kommen.

2) Leydig, 1. c. 166.

Fig. 1—3. Fig. 6. Fig. 9 etc.). Am besten bekommt man sie bei seitlicher Betrachtung des Objectes zu sehen. Die längere, der Mundhöhle zugekrümmte Spitze bildet die directe Fortsetzung des Kegels. Ihr sitzt an der Aussenseite ihrer Basis die zweite kleinere Spitze wie ein Höcker auf. Da sie tiefer als die erst beschriebene liegt und wegen ihrer geringeren Grösse bei der Betrachtung des Zahnes von innen vollkommen verdeckt wird, kann man leicht verleitet werden, die Zähne der Tritonen für einspitzig zu halten und erklärt sich so der Irrthum Owen's, wenn er nur von scharf zugespitzten Kegeln spricht. Selbst bei Betrachtung des Zahnes von aussen ist einige Aufmerksamkeit nöthig, um die kleinere Spitze in ihrer Lage vor der Aussenseite der grösseren zu erkennen. Während bei den Tritonen die Endzinken des Zahnes gleichmässig scharf zugespitzt sind, sind dieselben beim Frosch von vorne nach hinten zusammengedrückt und laufen nach dem freien Ende in eine bogenförmig gekrümmte Schneide aus. Von aussen betrachtet zeigt eine Endzinke die Gestalt eines Fingernagels oder einer Schaufel. (Taf. II. Fig. 16). Eine zweizinkige Krone besitzen auch noch die Kieferzähne von *Siredon pisciformis*, während die Gaumenzähne, wie wir oben gesehen haben, in eine einfache Spitze enden.

Von den hier beschriebenen Zahnformen ist der geradgestreckte und einfach scharf zugespitzte Kegel gewiss die ältere, einmal weil es die einfachere Form ist und zweitens, weil die Gaumenzähne von *Siredon* diese Beschaffenheit zeigen, welche auch in ihrer Anordnung (in der zweireihigen Stellung) ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben. Ihr gegenüber erscheinen die nach einwärts gekrümmten und mit zwei Endzinken versehenen Zahnkegel als die weiter abgeänderten und angepassten Formen.

b) Befestigung der Zähne auf den Knochen. Lage der Zähne in der Mundschleimhaut.

Wie bereits erwähnt, sind die Zähne der Amphibien mit den sie tragenden Knochen in fester Verbindung. Die Art dieser Verbindung ist je nach der vielreihigen oder einreihigen Stellung der Zähne eine verschiedene.

Da mir zur histologischen Untersuchung weder die interessanten Gaumenplatten von *Siren lacertina* noch das reich bezahnte Parasphenoid von *Plethodon glutinosus* zu Gebote standen, so muss ich mich bei der Beschreibung der Befestigung der mehr-

reihig stehenden Zähne auf die Untersuchung von Vomer, Palatinum und Operculare von Axolotl beschränken. Wenn man diese dünnen und platt dem Primordialcranium auflagernden Knochen von macerirten Schädeln ablöst (Taf. III. Fig. 8), so findet man auf ihrer sonst glatten Oberfläche an den Stellen, wo die Zahnreihen stehen, einen Streifen poröser Knochenmasse aufgelagert, welche sowohl die Basis der Zähne untereinander als auch mit dem Skeletknochen verbindet. Diese letztere Verbindung ist aber oft nur eine sehr lockere, indem stellenweise der Streifen vollkommen isolirt im Schleimhautgewebe liegt und nur durch wenige vereinzelte dünne Knochenbälkchen, welche die verschmolzenen Zahnkegel gleichsam wie Pfeiler ein Gewölbe tragen, mit dem Vomer oder Palatinum zusammenhängt. Daher kann man auch den Knochenstreifen mit den Zähnen leicht von seiner Unterlage mit der Praeparirnadel absprengen. Seine Oberfläche ist wie ausgenagt, zackig und zerklüftet. Es zeigen sich auf ihr zahlreiche Oeffnungen, durch welche die Zahnpulpa mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängt. Durchschnitte durch einen Gaumenknochen ergeben daher selbstverständlich sehr verschiedenartige Bilder und rufen viele derselben den Eindruck hervor, als ob auf dem Vomer oder Palatinum noch ein zweiter schmaler, die Zähne tragender Knochenstreifen läge (Taf. II. Fig. 12. [Taf. II. Fig. 13]). Diese Art der Befestigung der Zähne auf den Skeletknochen vermittelst einer Knochenmasse, welche die Basen der Zahnkegel untereinander verkittet, scheint sich bei Fischen häufiger vorzufinden. So beschreibt Heinecke von den Zähnen des Hechtes, dass sie nicht unmittelbar auf den Skeletstücken, sondern auf besonders hervorragenden Theilen von Hautknochen befestigt seien. Dieselben besitzen einen spongiösen Bau und stehen entweder in gar keiner Verbindung mit den Skeletknochen oder sind in eine flache Vertiefung desselben eingesenkt fest mit ihm verwachsen. Ferner beschreibt er auch auf dem Visceralapparat vieler Fische Hautknochenmassen, welche dicht mit Zähnchen besetzt sind und mit dem Skeletknochen innig verschmolzen sein können.

Ueber die Befestigungsweise der in einer Reihe stehenden Zähne lauten die Angaben einzelner Untersucher verschieden, was hauptsächlich daher rührt, dass sie untereinander nicht einig sind, wo man die Grenze zwischen Zahn und Knochen

1) Heinecke. l. c. S. 544.

zu ziehen habe. So rechnet Owen den Sockel (So.) zum Zahn und lässt die Zähne der Frösche gleich denen der Eidechsen auf der schräg geneigten inneren Oberfläche eines »einer Brustlehne ähnlichen Knochenfortsatzes« befestigt sein, (to an external parapet of bone). Sirena und Heinecke dagegen sehen im Sockel nur einen Theil des Skeletknochens und lassen demnach die Zähne auf cylindrischen Knochenfortsätzen des Kiefers aufsitzen. Es folgt hieraus, dass die Frage nach der Befestigungsweise der Zähne innig mit der Frage zusammenhängt, ob der Sockel (So.) ein Theil des Knochens oder ein Theil des Zahnes ist. Am sichersten wird diese Frage durch ein Studium des Zahnwechsels und der Zahnentwicklung entschieden, da Alles, was beim Zahnwechsel mit abgestossen und darnach wieder neugebildet wird, naturgemäss zum Zahn gerechnet werden muss. Da in einem späteren Abschnitt diese Vorgänge eine eingehendere Berücksichtigung finden werden, so sei hier nur die Thatsache angeführt, dass nicht nur die Zahnkrone, sondern auch der Sockel in bestimmten Zeitabschnitten zerstört wird. Da demnach der Sockel ein Theil des Zahnes ist, so haben wir jetzt die Verbindung desselben mit dem Knochen näher zu untersuchen.

Beim Unter- und Oberkiefer, welche zunächst unser Betrachtungsobject bilden sollen, tritt die von Owen schon erwähnte Knochenleiste, welche die Zahnreihe an ihrer inneren Seite trägt und welche als Processus dentalis beschrieben worden ist, an Stellen, wo ein Zahn fehlt, nackt zu Tage. Dieselbe gewährt auf dem Durchschnitt das Bild eines Keils (Taf. III. Fig. 17). Der Keil läuft nach dem Rand der Mundöffnung in eine ziemlich scharfe Kante aus (Taf. III. Fig. 4, 9, F). Seine innere Oberfläche fällt schräg von aussen nach innen ab. Auf ihr sind die Zähne einer dicht neben dem andern mit ihren Sockeln festgewachsen (Taf. II. Fig. 4, 11. Taf. III. Fig. 4, 6, 9, 13). Die kürzere äussere Wand des Sockels erhebt sich unmittelbar von der oberen scharfen Kante des Processus dentalis oder wenig einwärts von derselben, die bedeutend längere Innenwand steigt dagegen fast bis zur Basis desselben herab. In ihr befindet sich eine grosse Öffnung (m) zum Durchtritt der Pulpa.

Die Grenze zwischen Knochen und Sockel lässt sich an ihrer Verwachsungsstelle auch beim festsitzenden Zahn bei näherer Untersuchung recht gut nachweisen. So nimmt man auf Sagittalschnitten mehr oder minder deutlich eine ausgezackte Linie (b) wahr, welche von der Kante des Processus dentalis bis zu seiner Basis zu der

Stelle herabläuft, wo die Innenwand des Sockels sich erhebt. Wie sie einerseits die Basis der Sockelwände vom übrigen Knochen scheidet, so trennt sie auch noch von der schräg abfallenden Wand des Processus dentalis eine dünne Lamelle ab, welche zum Zahn gerechnet werden muss und welche den schräg geneigten Boden der Pulpahöhle bildet. Wie die Untersuchung der Zahnresorption lehrt, entspricht diese Linie genau der Verwachsungsgrenze von Knochen und Zahn; daher werde ich sie fortan Nahtlinie nennen, um einen Ausdruck Heinecke's¹⁾ zu gebrauchen, welcher ähnliche Linien an Fischzähnen, die mit dem Knochen fest verwachsen waren, beobachtet und gleichfalls als Naht aufgefasst hat. — Meistentheils bemerkt man indessen nicht eine Linie, sondern man sieht ihr parallel noch eine zweite und dritte verlaufen ungefähr in einer Entfernung, welche die Dicke der vom Kieferfortsatz abgetrennten und den Boden der Pulpahöhle bildenden Lamelle ausmacht. Ich deute sie als die Nahtlinien ausgefallener Zähne, von deren Sockel geringe Reste nicht mit resorbiert worden sind und so zur Vergrößerung des Processus dentalis beigetragen haben. — Den Sagittalschnitten entsprechende Bilder liefern Horizontalschnitte (Taf. II. Fig. 14 u. 18. b). Namentlich an einem in Chromsäure entkalkten Unterkiefer von *Salamandra maculata* (Taf. II. Fig. 18. b) treten sehr deutlich die Nahtlinien hervor und verleihen dem Durchschnitt ein sehr eigenthümliches Aussehen, indem sie fast den Eindruck von Rissen und Sprüngen erwecken, durch welche dünne Blätter der Knochensubstanz abgelöst werden.

Da die Zahnsocket sehr dicht unmittelbar neben einander in der Zahnreihe stehen, so sind sie nicht nur mit dem Skeletknochen, sondern auch unter einander mit der unteren Hälfte ihrer Seitenwände verschmolzen, so dass nur der obere Theil des Sockels allseitig frei über die Kante des Processus dentalis hervorragt (Taf. II. Fig. 15). Auf Frontal- und Horizontalschnitten (Taf. II. Fig. 14, 17, 18) durch die Zahnreihen findet man daher die Pulpahöhlen benachbarter Sockel nach deren Basis zu durch einfache Knochenlamellen geschieden. Dieselben sind von einzelnen Kanälen durchbrochen, durch welche die Pulpahöhlen unter einander in Verbindung stehen und Blutgefäße austauschen. — Wenn man die ganze Zahnreihe vollkommen unversehrt von dem Skeletknochen

1) Heinecke l. c. S. 519.

ablösen könnte, so würde man eine zusammenhängende Zahnmasse erhalten, die den Knochenstreifen oder sogenannten Hautknochen ähnlich ist, welche sich vom Vomer und Palatinum des Axolotl so leicht absprengen lassen.

Wie die Kieferzähne, so sind im Wesentlichen auch die Gaumenzähne der Salamandrinen und Batrachier auf den sie tragenden Skeletstücken befestigt (Taf. II. Fig. 1, 2, 5, 6). Auf der Oberfläche derselben erhebt sich, entsprechend dem Verlauf der Zahnreihe, eine niedrige Knochenleiste (F.), deren innere Seite nach einwärts allmählich schräg abfällt. Wie bei den Kieferknochen, bezeichne ich sie als *Processus dentalis*. Der veränderten Oertlichkeit entsprechend ist sie freilich von geringer Höhe, bedingt aber dennoch mit ihrem Zahnbesatz eine wallartige Hervorwölbung der Schleimhaut nach der Mundhöhle zu. Auf ihrer Innenfläche sitzen die an der Basis schräg abgestutzten Zahnsockel fest und sind, da sie dicht neben einander stehen, mit ihren Seitenwänden unter einander verschmolzen. In hohem Grade ist dies bei den Vomerzähnen der Frösche der Fall, welche an macerirten Schädeln das Bild einer am oberen Rande ausgezackten Knochenwand liefern. Auch hier deuten wieder Nahtlinien (b) die Verwachsungsstellen von Zahn und Knochen an.

Die Befestigung der Zähne an einem *Processus dentalis* scheint bei den Gaumenknochen nicht mit derselben Constanz wie bei den Kieferknochen zu erfolgen, worauf ein Befund vom Vomer eines Frosches hinweist (Taf. II. Fig. 6). Auf einer Reihe von Durchschnitten fand ich auf der Vomeroberfläche dicht hinter einander zwei Knochenleisten vor, von denen nur die hintere (O) Zähne trug, die vordere (F) unbezahlt war. Das Bild lässt sich wohl nicht anders erklären, als dass der ursprünglich vorhandene *Processus dentalis* eine Strecke weit ausser Function getreten ist, indem schon hinter ihm der nachwachsende Zahn sich mit dem Knochen in Verbindung gesetzt hat. Indem diese neue Befestigungsstelle auch von den folgenden Ersatzzähnen beim jedesmaligen Zahnwechsel eingenommen wurde, entstand hier eine zweite Knochenleiste, ein neuer *Processus dentalis*.

Der hier mitgetheilte Fall von einer Art Bildungsanomalie ist noch in anderer Hinsicht interessant, insofern er uns deutlich zeigt, wie der *Processus dentalis* eine durch die reihenförmige Anordnung der Zähne bedingte und an sie angepasste Veränderung der Knochenoberfläche ist. Darauf weist auch schon

der Umstand hin, dass alle eine Zahnreihe tragenden Knochen auf ihrer Oberfläche eine Leiste zur Befestigung der Zähne besitzen, während alle unbezahnten Knochen wie z. B. das Dentale und Palatinum des Frosches derselben entbehren.

Noch einige weitere Betrachtungen über die Bildung des *Processus dentalis* lassen sich hieran anknüpfen. Ich erwähnte schon früher, dass beim Zahnwechsel die Sockelsubstanz nicht vollkommen resorbiert wird, sondern dass lamellenartige Theile derselben mit dem Skelettknochen verbunden zurückbleiben und zur Vergrößerung der Knochenleiste beitragen. Aus dem Vorkommen mehrfach hinter einander liegender Nahtlinien musste hierauf geschlossen werden.

Bei einer Berücksichtigung dieses Umstandes liegt es nahe, die Entstehung des *Processus dentalis* überhaupt ganz auf eine Verschmelzung und Ansammlung nicht resorbierter Zahntheile zurückzuführen. Dass dies in der That der Fall ist, wird sich uns sofort zeigen, so wie wir den Vorgang in seiner phylogenetischen Entwicklung zu verfolgen suchen. Hierbei müssen wir von der vielreihigen als der ursprünglichen Anordnung der Zähne ausgehen. Hier ist eine Knochenplatte — als Beispieldiene Siren — mit Zahnkegeln, die an ihrer Basis verschmolzen sind, bedeckt und in ihrer Masse gleichmässig verdickt. Einen Uebergang bildet Vomer und Palatinum von Siredon, deren Bezahnung schon eine Reduktion erfahren hat und deren Oberfläche nur durch einen Knochenstreifen verdickt ist, gebildet durch die unter einander verschmolzenen alternirend stehenden Zähne (Taf. III. Fig. 8). Man würde diesen Knochenstreifen als *Processus dentalis* bezeichnen, wenn seine Verbindung mit der Knochentafel eine festere und überhaupt seine äussere Beschaffenheit eine weniger variable wäre. Dies hängt aber mit der alternirenden Stellung der Zähne und mit dem Umstand zusammen, dass der Ersatzzahn nicht immer genau die Stelle seines Vorgängers einnimmt. Treten diese Veränderungen ein, ist die einreihige Stellung und mit ihr auch der Befestigungsort jedes neuen Ersatzzahnes ein constanter geworden, so wird der Zahnreihe entsprechend eine Verdickung der Knochenoberfläche in regelmässiger Weise erfolgen, durch die Ansammlung nicht resorbierter Zahntheile wird eine Leiste entstehen.

Wie wir in der Weise im Stande sind, den *Processus dentalis* auf die Zähne, gleichsam auf seine Urheber, zurückzuführen, so lässt sich auf der andern Seite auch wieder nicht verkennen, dass die

äussere Form der Zähne in vieler Beziehung von der Beschaffenheit des Processus dentalis und ihrer Befestigung auf demselben beeinflusst wird. Denn während bei Axolotl die Basis der Gaumenzähne horizontal verläuft, ist die Basis des Sockels bei den Salamandrinen und Batrachiern schräg abgestutzt, die äussere Sockelwand wird dadurch viel niedriger als die innere und zwar in einem höhern Grade bei den Kiefer- als bei den Gaumenzähnen entsprechend der grösseren Höhe und der steiler abfallenden Innenfläche des Processus dentalis der Kieferknochen. Während ferner bei Axolotl die Zahnkegel gerade gestreckt sind, sind sie hier mehr nach innen gekrümmt; während dort die Pulpahöhle direct nach unten und durch zahlreiche kleinere Kanäle nach den Seiten sich öffnet, ist hier an der Innenwand eine grössere Oeffnung zum Durchtritt der Gefässe entstanden. Eine Abhängigkeit dieser veränderten Formverhältnisse von der veränderten Befestigung ist nicht zu verkennen.

Nachdem wir in den vorhergehenden Zeilen die verschiedene Befestigung der Zähne auf den Skeletknochen, die Entstehung eines Processus dentalis aus nicht resorbirten Zahntheilen und endlich den Einfluss desselben auf die Form der Zähne kennen gelernt haben, bleibt uns noch das Lagerungsverhältniss der Zähne zur umgebenden Mundschleimhaut zu betrachten übrig.

Wie bekannt, sind die kleinen Zähnchen der Amphibien der Art in der Mundschleimhaut versteckt, dass man bei Betrachtung eines unversehrten Amphibienkopfes nur ihre äussersten Spitzchen aus dem Epithel hervorragen sehen kann. Bei sehr kleinen Zähnen ist es daher oft leichter mit der Hand durch das Gefühl als mit den Augen von ihrer Anwesenheit sich zu überzeugen. Auf dieses Vergrabensein der Amphibienzähne in der Mundschleimhaut haben schon Leydig, Sirena und Heinecke die Aufmerksamkeit gelenkt, die nähere Beziehung der Zähne zum bindegewebigen und epithelialen Theil der Schleimhaut jedoch nicht genauer angegeben. In dieselbe kann man sich sowohl durch Isolation von Zähnen als auch durch Anfertigung von Schnitten einen Einblick verschaffen. Wenn man von erhärteten Kieferstücken Zähne absprengt, so findet man dieselben zum grössten Theile von Epithelhülsen (H) eingescheldet. Dieselben bestehen aus zwei bis drei Lagen stark abgeplatteter Epithelzellen und lassen sich leicht mit der Nadel von der Oberfläche im Zusammenhang abstreifen. Wie nach verschiedenen Richtungen vorgenommene Durchschnitte zeigen, reicht die Epithel-

hülle am weitesten auf der Innenseite des Zahnes herab, wo sie den grössten Theil der Sockeloberfläche bedeckt (Taf. II. Fig. 1 u. 2, 4, 11, 12, 13. Taf. III. Fig. 4, 6, 9 H). An den Seitenwänden und an der Aussenwand des Sockels dringt sie, hier bis zur Verschmelzung der Zähne unter einander, dort bis zur Verwachsungsgrenze mit der Kante des Processus dentalis vor (Taf. II. Fig. 17). In der Lagerung der Epithelscheiden zum bindegewebigen Theil der Mundschleimhaut bestehen zwischen den Batrachiern und Salamandrinen Verschiedenheiten. Bei den Batrachiern wird die Innenwand der Epithelscheiden direct vom Epithel der Mundhöhle gebildet. Hat man dasselbe abgepinselt, so liegen die Zähne in Nischen des sich wallartig erhebenden bindegewebigen Theils der Schleimhaut. Bei den Salamandrinen dagegen wird die innere Wand der Scheide bis zur Spitze des Zahnes noch von einer dicken Bindegewebslamelle bedeckt. Die Zähne liegen daher in einzelnen grubenartigen Fächern der Mundschleimhaut. Die Innenwand der Scheide ist nicht direct Mundhöhlenepithel wie beim Frosch, sondern eine in die Tiefe gewucherte Verlängerung desselben (vergleiche Taf. II. Fig. 3, 14 mit 18).

c) Histologische Zusammensetzung der Zähne.

Ueber die histologische Zusammensetzung der Zähne finden sich in der Literatur die widersprechendsten Angaben vor. Ob die Zähne der Amphibien aus Zahnbein allein, oder aus Zahnbein und Schmelz, oder aus Zahnbein, Schmelz und Cement bestehen, ob bei einem Theil der Amphibien vielleicht dieses, bei einem andern jenes der Fall sei, das sind Fragen, die zur Zeit nach den vorliegenden Untersuchungen sich nicht mit Bestimmtheit beantworten lassen.

Nach der Ansicht älterer Untersucher, wie Cuvier¹⁾, Meckel²⁾, Dugès³⁾, Owen⁴⁾, sollen die Zähne der Amphibien gleich denen der übrigen Wirbelthiere aus zwei Substanzen zusammengesetzt sein, nämlich aus Zahnbein und Schmelz, welches letzteres einen dünnen Ueberzug über der Zahnkrone bilden und durchsichtig, dicht und feinfaserig sein soll. Demgegenüber spricht sich

1) Cuvier, Leçons d'anat. comp. T. III. S. 109.

2) Meckel, System der vergl. Anat. T. IV. S. 18.

3) Dugès, l. c. S. 20 u. 158.

4) Owen, l. c. S. 183 u. 185.

Leydig in seinem Lehrbuch¹⁾ dahin aus, dass Schmelz und Cement, wie überhaupt den Zähnen der niederen Wirbelthiere, so auch denen der Amphibien fehle, und dass die Zähne der genannten Thiere einzig und allein aus verknöchertem Bindegewebe, d. h. aus Zahnbein oder Elfenbein bestünden. An einem anderen Orte²⁾ erklärt er das, was man Schmelz nennen könne, für die compactere, weil weniger von Kanälchen durchzogene Grenzschichte des Zahnbeins. Die Anschauung Leydig's ist in der Wissenschaft eine Zeit lang, wie es scheint, die allgemein herrschende geworden, wenigstens ist sie in die meisten Lehrbücher übergegangen. Man vergleiche hierüber den Artikel über Zähne in Milne Edward's *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, in welchen die Zähne nach ihrem Bau in *Dents steganosomes*, Zähne mit Schmelz und häufig auch Cement, und in *Dents gymnosomes*, Zähne ohne Schmelz und Cement, — zu letzteren sollen die Zähne der Amphibien gehören — eingetheilt werden. Ferner vergleiche man Gegenbaur's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie 2. Aufl. und Waldeyer's Aufsatz über Bau und Entwicklung der Zähne in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben³⁾, wo noch besonders hervorgehoben wird, dass bei manchen Thieren, denen Owen Schmelz vindicire, wie z. B. *Rana*, ein solcher nicht existire.

In den zwei neuesten Arbeiten über Amphibienzähne von Sirena⁴⁾ und von Heinecke⁵⁾ wird auf die älteren Anschauungen von Cuvier und Owen zum Theil wieder zurückgegangen. Sirena lässt bei einem Theil der Amphibien (*Siredon pisciformis* und Triton) die Zähne nur aus Dentin bestehen, dagegen bei einem andern Theil, wie z. B. beim Frosch, die Zahnkrone noch von einem dünnen Schmelzüberzug bedeckt sein, welcher beim Schleifen des Zahns leicht abspringen, nie Kanälchen enthalten und in Salzsäure sich auflösen soll. Bei der Frage nach der morphologischen Bedeu-

1) Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. S. 302—303.

2) Leydig, Die Molche der würtemb. Fauna. I. c. S. 246.

3) Stricker, I. c. S. 351.

4) Sirena, I. c. S. 128 u. 129. Fälschlicher Weise giebt Sirena an, dass Owen den Zähnen der Amphibien den Schmelz abspreche, was hiermit berichtet sei.

5) Stricker, I. c. S. 574.

tung des Ueberzugs drückt sich Sirena mit einer gewissen Reserve aus, indem er sagt: Er glaube die Substanz mit dem Email der höheren Thiere vergleichen zu dürfen, ohne eine volle Uebereinstimmung behaupten zu wollen. Heinecke findet wie Sirena Schmelz auf den Zähnen bei Fröschen, ausserdem aber auch bei Tritonen. Er stützt sich hierbei hauptsächlich auf das Verhalten der Zahnsubstanzen gegen stärkere und schwächere Salzsäure, auf welches er ausführlicher eingeht.

Nach diesem kurzen Abriss des Entwicklungsganges, welchen unsere Kenntniss vom Bau der Amphibienzähne genommen hat, wende ich mich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen.

Der bei den Zähnen der Batrachier und Salamandrin schon äusserlich wahrnehmbaren Trennung in einen oberen und in einen unteren Theil, in eine Zahnkrone und in einen Zahnsockel entspricht eine histologische Differenzirung. Dieselbe findet man bei mikroskopischer Untersuchung auch an den Zähnen von *Siredon pisciformis* vor, obwohl diese sich, wie bereits erwähnt, nach der Beschaffenheit ihrer Aussenfläche nicht in einen oberen und in einen unteren Theil zerlegen lassen. Um diese histologische Verschiedenheit der Zahnspitze und der Zahnbasis bei *Siredon pisciformis* und ihre Uebereinstimmung mit den gleichbeschaffenen Theilen der Triton- und Froschzähne auszudrücken, wollen wir auch hier erstere als Zahnkrone und letztere als Zahnsockel bezeichnen.

Die Zahnkrone der Amphibienzähne besteht der Hauptmasse nach aus Zahnbein. Die Zahnbeinröhrchen (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig. 1 u. 4) sind sehr fein und zahlreich; sie entspringen dicht nebeneinander von der Oberfläche der Pulpaöhle und verlaufen in der homogenen Grundsubstanz bis zur Oberfläche meist in paralleler Richtung. Nach der Peripherie zu theilen sie sich mehrfach in feine Zweige und hängen mit benachbarten Röhrchen durch sehr zahlreiche Nebenästchen zusammen, so dass ein dichtes Röhrennetz entsteht. In den oberflächlichen Schichten des Zahnbeins finden sich beim Frosch einige knochenkörperartig gestaltete Räume (Taf. II Fig. 7n u. 9), welche mit den Dentinröhrchen in Verbindung stehen. Schon Owen gedenkt ihrer, indem er die Endästchen der Dentinröhren in einem reichen Saume von »kalkführenden Zellen« enden lässt. Ich traf sie immer nur einzelt an. Die Körperchen entsprechen den als Interglobularräumen im Zahnbein der höheren Thiere beschriebenen Bildungen, welche

sich in gleicher Weise auch bei Selachiern und Teleostiern vielfach vorfinden. Wahrscheinlich verschmelzen in ihnen die Ausläufer der Odontoblasten untereinander und bilden so Protoplasmaanhäufungen, von denen dann weiter Fädchen in die Rinde ausstrahlen ¹⁾. Die Innenfläche des Zahnbeins ist, wie Leydig und Heinecke schon angeben, nicht glatt, sondern mit vorspringenden Kugeln und Zäckchen bedeckt, welche besonders zahlreich an dem unteren Ende der Zahnkrone, wo dieselbe dem Sockel aufsitzt, vorgefunden werden. Schichtungstreifen, wie ich sie im Dentin der Selachierzähne beobachtete, konnte ich bei den Zähnen der Amphibien nicht wahrnehmen.

Die Oberfläche der Zahnkrone ist von einer dünnen Kruste einer das Licht stärker brechenden, sehr durchsichtigen Substanz bedeckt (Taf. II Fig. 7, 8, 10 etc. S. Taf. III Fig. 1—6, 9, 18 S). Beim Frosch ist dieselbe farblos, bei den Tritonen, Salamandern und Axolotl dagegen gelbbraun gefärbt. Sie bildet vorzugsweise die früher beschriebenen Spitzen und Zinken der Zähne. Von der Spitze nach abwärts verdünnt sich die Kruste sehr rasch zu einer sehr dünnen Membran und ist bald nicht mehr wahrzunehmen. Zur Untersuchung eignen sich am besten die noch jungen mit dem Knochen noch nicht verwachsenen Reservezähnen, die man an macerirten Schädeln leicht aus dem Gewebe abstreifen und bei den stärksten Vergrößerungen betrachten kann (Taf. II Fig. 7 u. 8 Taf. III Fig. 5 S). Hierbei findet man, dass die Kruste vom Zahnbein durch eine deutlich wahrnehmbare Linie getrennt ist. Der Einwirkung von Säuren gegenüber zeigt die Kruste ein vom Dentin abweichendes Verhalten, über welches Sirena ²⁾ und besonders Heinecke ³⁾ genaue Angaben gemacht haben. Wenn man zu einem Zahn unter dem Mikroskop eine sehr verdünnte Salzsäurelösung oder eine mässig starke Essigsäure zusetzt, so verlieren Sockel und Zahnbein langsam ihren Kalkgehalt, die oben beschriebene Kruste aber leistet der Säure wenigstens sehr lange Widerstand. Da jetzt die Grenze zwischen Kruste und Zahnbein schärfer hervortritt, kann man deutlich erkennen, dass erstere die Zahnkrone bis zur Mitte überzieht.

1) Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier l. c. S. 372.

2) Sirena, l. c. S. 129.

3) Heinecke, l. c. S. 575.

Durch das Quellen des Zahnbeins entstehen Sprünge in ihr, durch welche sie in kleine Plättchen zerfällt. Bei Zusatz von etwas stärkerer Säure wird auch die Kruste entkalkt. Es bleibt eine Grundsubstanz zurück, die auf ihrer Oberfläche von einer dünnen sich deutlich absetzenden Membran überzogen wird (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig. 18 O). Diese Membran lässt sich nach abwärts noch weiter verfolgen als die Kruste herabreicht, da sie nicht nur die Zahnkrone, sondern auch den oberen Theil des Sockels einhüllt. Während die entkalkte Grundsubstanz in der Säure allmählich zu quellen anfängt und dann aufgelöst wird, indem sie wie Schnee unter den Augen wegschmilzt, leistet die Membran selbst den stärksten Säuremischungen Widerstand und bleibt zusammengefaltet dem Dentinkegel aufliegen. An Schnittpräparaten durch entkalkte Kiefer findet man in der Regel die Kruste auf der Zahnspitze vollkommen verschwunden, wenn man nicht die Entkalkung sehr langsam in schwach eingesäuertem Brennspritus vorgenommen hat.

Eine feinere Struktur konnte ich in den gelbbraun gefärbten Spitzen der Triton- und Axolotlzähne nicht erkennen, dagegen nahm ich in der Kruste, welche die Krone des Froschzahns bedeckt, eine solche wahr (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig 18). Hier lassen sich nämlich zwei Arten von Streifen unterscheiden, von welchen die einen parallel zur Oberfläche verlaufen und abwechselnd hell und dunkel schattirt sind, die andern als feine dichtgedrängt stehende dunkle gerade Linien rechtwinklig dieselben durchsetzen. An Zähnen, welche in dickflüssigen Canadabalsam eingeschlossen sind, erscheinen die letzteren zum Theil mit Luft erfüllt und bilden eine directe Verlängerung der Dentinröhrchen bis zur Oberfläche der Zahnkrone. Dasselbe Resultat erhält man auch, wenn man zu getrockneten Zähnchen unter dem Mikroskop dünnflüssigen Canadabalsam treten lässt. Im ersten Augenblick des Umfließens bleibt wenigstens ein Theil der Kanälchen mit Luft injicirt, später füllen sie sich mit Balsam und sind dann nur noch als matte Linien erkennbar. Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, rühren die zur Oberfläche der Kruste senkrecht verlaufenden Linien von Verlängerungen der Dentinröhrchen her, welche in die Kruste eingedrungen sind. Die rechtwinklig sie kreuzenden helleren und dunkleren Linien halte ich für Schichtungsstreifen.

Was die Deutung der in Salzsäure sich lösenden Substanz anbetrifft, so stimme ich vollkommen Sirena und Heinecke bei,

welche sie für Schmelz halten. Die Angaben älterer Untersucher wie Cuvier, Owen, Dugès etc. werden dadurch wieder bestätigt und zur Geltung gebracht. Für Schmelz muss die in Frage stehende Substanz erklärt werden, weil sie in chemischer und physikalischer Beziehung vom Zahnbein von Grund aus verschieden ist, dagegen hierin dem Schmelz der höheren Thiere gleicht. Der Umstand, dass sie von letzterem in einigen morphologischen Eigenthümlichkeiten abweicht und nicht aus Prismen zusammengesetzt ist, giebt keinen Grund ab, sie für etwas anderes als für Schmelz zu halten¹⁾. Das Eindringen von Dentinröhrchen in den Schmelz — wir bezeichnen diese Endstücke als Schmelzröhrchen — ist ein sich häufig darbietender Befund und weiter verbreitet als man seither angenommen hat²⁾. Das auf der Oberfläche des Zahnes bei der Entkalkung sichtbar gewordene Häutchen (O) entspricht dem Schmelzoberhäutchen der Säugethierzähne. Da es indessen nicht nur den Schmelz, sondern auch direct das Zahnbein überzieht und sogar auf den oberen Theil des Sockels, soweit die Epithelscheide reicht, sich herabstreckt, empfiehlt es sich, dasselbe mit dem allgemeineren Namen einer Zahncuticula (Waldeyer) zu belegen.

Zu den zwei Gewebsarten, dem Dentin und dem Schmelz, welche die Zahnkrone zusammensetzen, tritt als dritte das Gewebe des Zahnsockels hinzu (Taf. III Fig. 1—4, 8, 9. C). Vom Dentin unterscheidet sich dasselbe durch den Mangel der Zahnbeinröhrchen. Auch ist seine Grundsubstanz nie so gleichmässig homogen wie diejenige des Dentins, sondern erscheint auf Längsschnitten undeutlich streifig und faserig, auf Horizontalschnitten dagegen feinpunktirt und körnig. Ferner findet man bei allen Amphibien einzelne Zellen als Knochenkörperchen (r) in dieselbe eingeschlossen. Die Quantität der eingeschlossenen Zellen ist nach den einzelnen

1) Ich verweise in dieser Beziehung auf meine frühere Arbeit über die Selachierzähne, an welchen ich gleichfalls Schmelz nachgewiesen und die Gründe eingehender erörtert habe, welche bei der Bezeichnung der Substanz als Schmelz in's Gewicht fallen.

2) In der Jenaischen Zeitschrift für Naturwiss. Band VIII S. 373 u. 374 habe ich Röhrchen im Schmelz der Selachierzähne beschrieben und die Beobachtungen anderer Forscher zusammengestellt, aus welchen die weite Verbreitung der Schmelzröhrchen in den Zähnen der verschiedensten Wirbelthiere hervorgeht.

Arten sehr verschieden. Während man bei den Batrachiern Zellen in reicher Zahl antrifft, bemerkt man deren nur wenige bei den Salamandrinen und bei Axolotl. Bei den Batrachiern ist die Vertheilung der Zellen in der Substanz des Sockels nach den höher oder tiefer gelegenen Partieen desselben wieder eine verschiedenen reiche (Taf. II Fig. 15, 17. Taf. III Fig. 3, 4). In der Grenzschrift nach dem Dentin zu sind sie am spärlichsten vertreten, nehmen von da nach unten an Häufigkeit zu und liegen am dichtesten an den Verwachsungsstellen des Zahnes mit dem Knochen oder der Seitenwände der Zähne untereinander. Die Knochenkörperchen sind von runder oder ovaler Form und hängen, wie die Betrachtung unentkalkter Zähne lehrt, durch feine sich verästelnde Ausläufer unter einander zusammen (Taf. III Fig. 12). Durch ihre Form unterscheiden sie sich auf Frontal- und namentlich auf Horizontalschnitten auffallend von den Knochenkörperchen des Skeletknochens (Taf. II Fig. 14 r). Während letztere schmal, langgestreckt und der Oberfläche des Knochens parallel in einer Richtung verlaufen, sind erstere mehr gleichmässig rund und grösser und sind mehr der Oberfläche der Zahnhöhle in der Richtung der Längsaxe des Zahnes parallel gerichtet¹⁾.

Bei den Salamandrinen findet man dicht über oder in der Verwachsungslinie des Zahns mit dem Knochen nur einige wenige Zellen eingeschlossen, während der obere Theil des Sockels durchaus zellenfrei ist. Taf. III Fig. 13 zeigt eine auf dem Längsschnitt getroffene Seitenwand eines Sockels mit einer Zellenreihe, welche, weil oberhalb der Nahtlinie gelegen, zum Kieferknochen nicht mehr zu rechnen ist. Auch in den die Pulpahöhle trennenden mit einander verwachsenen Seitenwänden zweier Sockel erblickt man hie und da ein Knochenkörperchen (Taf. II Fig. 18). Bei *Siredon pisciformis* enthalten gleichfalls nur die untersten Partieen der Zahnkegel und die sie verbindende Kittsubstanz einzelne Zellen, während der übrige Theil bis zum Zahnbein vollkommen strukturlos ist (Taf. III Fig. 6 u. 8).

Wenn es jetzt die Frage zu beantworten gilt, welchem von den Geweben, die den Zahn der höheren Wirbelthiere zusammen-

1) Diese Verschiedenheit im Aussehen der Knochenkörperchen des Sockels von denen des übrigen Knochens hat *Sirena* auch vom Zahn der *Lacerta agilis* sehr deutlich abgebildet.

setzen, das Sockelgewebe entspricht, so kann es für die Batrachier wohl keinen Augenblick fraglich sein, dass es echtes Zahn-cement ist. Dem Zahnsockel der Frösche ist aber der Sockel der Tritonen homolog, wie schon oben gezeigt worden ist. Die Tritonen-zähne besitzen daher gleichfalls Cement, aber ein Cement, welches zum grössten Theil völlig homogen und zellenfrei ist und nur in dem an den Knochen angrenzenden Theil einige wenige Zellen eingeschlossen enthält. Schwieriger würde die Frage nach der Bedeutung der Gewebe bei Axolotl zu beantworten sein, wenn seine Zähne allein zur Untersuchung vorlägen. Denn bei dem continuirlichen Uebergang des oberen in den unteren Theil des Zahnkegels würde man die homogene Grundsubstanz des letzteren wohl leicht für Zahnbein, welches keine Dentinröhrchen besitzt, halten. Nun lehrt aber eine einfache Vergleichung, dass der Sockel der Tritonzähne der Basis der Zahnkegel bei Axolotl entspricht. Denn abgesehen davon, dass bei letzterem die Verkalkung an der Grenze zwischen Krone und Sockel eine vollständige, bei ersteren eine unvollständige ist, gleichen sich beide in jeder Hinsicht. Wir können hieraus schliessen, dass überhaupt alle Amphibienzähne nicht nur aus Dentin und Schmelz, sondern auch aus Cement zusammengesetzt sind.

Durch das so erhaltene Resultat rücken einige der früher erwähnten Thatsachen in ein anderes Licht. Das Cementgewebe ist es, durch welches die Zähne an ihrer Basis untereinander und mit den Skeletknochen verwachsen. Verbundene Cementtheile setzen die Schleimhautknochen z. B. an den Gaumenplatten von Siredon zusammen, so dass wir dieselben viel treffender als Zahnknochen bezeichnen können. Zahncement endlich ist es, durch dessen unvollständige Resorption und wiederholte Neubildung im Laufe mehrerer Zahn-generationen Knochenleisten (Processus dentales) entstehen.

Die dergestalt aus drei verschiedenen Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement zusammengesetzten Zähne der Amphibien besitzen im Innern eine geräumige Pulpa-höhle. In der Zahnspitze eng, erweitert sie sich ziemlich beträchtlich im Sockel und öffnet sich bei den an einer Knochenleiste befestigten Zähnen nach aussen durch eine weite Oeffnung in der Innenwand. Durch dieselbe empfängt sie ihre Blutgefässe, welche im Inneren der Zahnhöhle in feinere Capillaren zerfallen. Ob auch Nerven eintreten, wurde zwar nicht beobachtet, ist aber wohl kaum zu bezwei-

feln. Untereinander hängen die Pulpahöhlen benachbarter Zähne durch kleinere Kanäle zusammen, welche die gemeinsame Zwischenwand ihrer Sockel durchbohren. Anstatt einer grösseren Oeffnung im Sockel findet sich an den Zähnen des Operculare und der Gaumenknochen von Siredon eine grössere Anzahl kleinerer Oeffnungen im Cement der Zahnbasis vor (Taf. III Fig 8 m). Die Pulpa wird von einem zellenreichen Bindegewebe gebildet. Auf ihrer Oberfläche liegt eine zusammenhängende von dem unterliegenden Gewebe nicht scharf abgesetzte epithelähnliche Schicht. Dieselbe besteht aus spindelförmigen Zellen, welche in der Zahnkrone Ausläufer in die Dentinröhrchen schicken. Im Zahnsockel liegen die Zellen an der Wand angeschmiegt, ohne mit Ausläufern in sie einzudringen. Eine eigenthümliche Weise der Lagerung zeigen sie bei Triton und Salamandra (Taf. III Fig. 11), wo sie mit ihrem spitzen Ende nach abwärts gekehrt der Sockelwand fest anliegen, während sie mit dem andern kolbig verdickten und kernführenden Ende mit nach unten concavem Bogen nach innen gekrümmt sind und von dem Knochen abstehen. Es kommen hierdurch die Zellen schindelartig übereinander zu liegen, indem ihre Längsaxe von innen oben nach unten und aussen gerichtet ist. Während die im oberen Theil des Zahnes liegende Epithelschicht eine Odontoblastenschicht ist, gewinnt die im unteren Theile liegende Schicht, welche mit der ersteren continüirlich zusammenhängt, die Bedeutung einer Cementmembran oder einer Osteoblastenschicht.

d) Vergleichung der Zähne der Amphibien mit den Zähnen der Selachier und der Säugethiere.

Nachdem wir die Zähne der Amphibien nach Form, Befestigungsweise und histologischer Zusammensetzung genauer kennen gelernt haben, sind wir in den Stand gesetzt, eine Vergleichung derselben einerseits mit den Zähnen niederer Wirbelthiere, speciell der Selachier, andererseits mit den Zähnen höherer Wirbelthiere vorzunehmen und so die Stellung zu erkennen, welche die Amphibienzähne in der Entwicklung des Zahnsystemes einnehmen. Da nicht allen Lesern der Bau des Haifischzahnes im Einzelnen bekannt sein wird, so schicke ich hier eine kurze Beschreibung desselben voraus, indem ich bezüglich der näheren Thatfachen und ihrer Begründung auf die in der Jenaischen Zeitschrift erschienene Arbeit verweise.

Der Zahn der Haifische (Taf. I Fig. 15) besteht wie überhaupt jeder Dentinzahn aus drei Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement. Das Dentin (D) der Haifiszähne tritt in den verschiedensten Formen auf. Der Schmelz (S) zeigt keine Prismenstructur, sondern ist nur aus sehr feinen Fasern und Nadeln zusammengesetzt. Das Cement (C) enthält keine Zellen eingeschlossen und besteht aus einer Anzahl von Bindegewebslamellen, die sklerosirt und verkalkt die Verbindung zwischen Zahnbein und unverkalktem Schleimhautgewebe herstellen. Der Zahn ist nur in der Schleimhaut und zwar in deren oberflächlichsten Bindegewebslagen vermittelst seines Cementes befestigt, und ragt daher der Dentintheil über die Schleimhautoberfläche frei hervor. In der äusseren Form sind die Haifiszähne sehr mannigfaltig in Anpassung an eine verschiedene Lebensweise gestaltet, doch lässt sich die Verschiedenheit aus einer Grundform ableiten, welche meist noch die embryonalen Zähne zeigen und welche im Grossen und Ganzen der Form der Placoidschuppen sehr ähnlich ist. Bei dieser Grundform kann man zwei Theile äusserlich unterscheiden, erstens eine quadratische Platte, welche den Cementtheil des Zahnes bildet und flach in den oberflächlichen Schleimhautschichten ausgebreitet den Zahn befestigt, und zweitens den aus der Schleimhaut hervorragenden Theil des Zahns, seinen eigentlich functionirenden Körper, die Zahnkrone, welche aus Dentin und Schmelz besteht und in ihrer Form am meisten variirt.

Eine Vergleichung der Haifisch-, Amphibien- und Säugethierzähne untereinander lehrt uns, dass alle drei einerseits eine gewisse Summe übereinstimmender Charaktere aufzuweisen haben, auf der andern Seite aber in einer grossen Zahl von Einrichtungen von einander wiederum abweichen.

Eine Uebereinstimmung herrscht in der so wichtigen Thatsache, dass jeder Zahn aus drei Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement besteht und muss hieraus allein schon auf die Gemeinsamkeit ihrer Abstammung, ihrer ersten Entstehung, mithin auf eine Homologie dieser Bildungen geschlossen werden. Denn wie ich schon früher betont habe, erscheint die Annahme, dass eine so eigenartige Combination dreier so charakteristischer Gewebsformen, wie sie den Zahn bilden, zu wiederholten Malen in verschiedenen Thierordnungen entstanden sei, im höchsten Grade unwahrscheinlich und kann daher nicht aufrecht erhalten werden. Auf

diese Uebereinstimmung im Bau der Haifisch-, Amphibien- und Säugethierzähne möchte ich an dieser Stelle noch einmal ganz besonders aufmerksam gemacht haben, da über diesen Punkt bis jetzt ganz entgegengesetzte Ansichten geherrscht haben. Die histologische Zusammensetzung der Amphibienzähne ist ein neuer Beweis für die Richtigkeit des an einem anderen Orte¹⁾ aufgestellten Satzes, dass alle Dentinzähne der Wirbelthiere ursprünglich aus drei Gewebsarten, aus Dentin, Schmelz und Cement bestehen²⁾.

Die Zähne der Amphibien und die Zähne der Selachier stimmen weiterhin auch noch in ihrer äusseren Form überein, insofern man bei beiden einen aus Cement bestehenden unteren Theil von dem oberen Theil, der Zahnkrone, unterscheiden kann. Die Basalplatte der Selachierzähne und den Sockel der Amphibienzähne müssen wir daher für homologe Bildungen erklären.

Bei dieser auf Vererbung beruhenden Uebereinstimmung im ganzen Bauplan der Zähne ergibt eine Vergleichung im Einzelnen oft grosse Verschiedenheiten. Dies betrifft sowohl die Ausbildung der drei Zahngewebe, als auch die Lage, die Befestigung und die Form der Zähne.

Von den Geweben verdient die verschiedene Beschaffenheit des Cements noch einmal kurz hervorgehoben zu werden. Während dasselbe bei den Selachiern aus verkalkten Bindegewebslamellen ohne Einschluss von Zellen besteht, ist es bei den Säugethieren reines Knochengewebe mit zahlreichen eingestreuten Knochenkörperchen. Diese einander scheinbar fremdartigen Gewebsbildungen werden durch die Beschaffenheit des Cements der Amphibienzähne mit einander verknüpft. Denn bei Siredon und den Salamandrinen gleicht dasselbe in seinen histologischen Eigenschaften mehr

1) *Jenaische Zeitschrift*. Band VIII. S. 398—402.

2) Hierfür lassen sich noch einige weitere Thatsachen anführen. So hat neuerdings Heinecke auf den Zähnen einer grossen Anzahl Knochenfische Schmelz nachgewiesen. Dass dieselben auch Cement besitzen, geht aus seiner Abbildung Taf. XXVIII Fig. 3 deutlich hervor. Die Zähne der Reptilien sind gleichfalls aus Dentin, Schmelz und Cement gebildet, wie die Untersuchungen und Abbildungen von Owen und Sirena lehren und wie ich aus eigenen Untersuchungen bestätigen kann. Sollten irgendwo echte Dentinzähne ohne Schmelzbekleidung zur Beobachtung kommen, so muss das Fehlen des Schmelzes als Rückbildung erklärt werden.

dem Cement der Selachier, bei den Fröschen durch den Besitz zahlreicher Knochenkörperchen mehr dem Cement der Säugethiere. Schon aus dieser Thatsache folgt, dass man es hier nicht mit principiellen, sondern nur mit graduellen Verschiedenheiten, das heisst, mit verschiedenen Differenzierungsstufen eines und desselben Gewebes zu thun hat.

In der Lage weichen die Zähne der Amphibien und Säugethiere in übereinstimmender Weise von denjenigen der Selachier ab. Während letztere in den oberflächlichen Lagen der Mundschleimhaut befestigt sind und mit der Zahnkrone vollkommen frei über dieselbe hervorragten, sind namentlich die Zähne der Amphibien tiefer in das Schleimhautgewebe eingesenkt und werden von diesem bis auf die Spitze scheidenartig in der früher geschilderten Weise umhüllt. Bei dieser Lageveränderung scheinen die Zähne selbst eine mehr passive Rolle zu spielen und scheint mir dieselbe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dadurch bewirkt worden zu sein, dass auf der Oberfläche des Corium eine Anbildung neuer Bindegewebsschichten erfolgt ist¹⁾. Indem hierdurch die Schleimhaut wie das Integument im Ganzen sich verdickt hat, ist die Gewebsschicht, in welcher die Basis der Zähne normaler Weise festsetzt, tiefer zu liegen gekommen. Es werden daher die Zähne, indem sie ihre ursprüngliche Lage beibehalten, von der verdickten Schleimhaut umwuchert und eingehüllt werden.

Die verschiedene Befestigungsweise der Zähne der Amphibien und Säugethiere auf den Skeletknochen übergehe ich hier, da wir später im Stande sein werden, sie von den ursprünglichen Einrichtungen der Selachier abzuleiten. Was endlich die so verschiedenartige Form der Haifisch-, Amphibien und Säugethierzähne anbelangt, so drängt sich uns bei einer Vergleichung derselben die Frage auf, welche von ihr wohl am meisten der Urform des Zahnes gleicht. Man muss hierbei zwischen der Urform des Cementtheils und der Urform der aus Schmelz und Dentin zusam-

1) So sind z. B. die gekreuzten Bindegewebslamellen, welche bei den Petromyzonten unmittelbar unter der Epidermis liegen, bei den Amphibien von einer dicken Bindegewebsschicht bedeckt, in welcher die Hautdrüsen eingeschlossen sind. Bei den Selachiern aber liegt die Basalplatte der Placoidschuppen und Zähne in der bei ihnen oberflächlich gelegenen Schicht der gekreuzten Bindegewebslamellen.

mengesetzten Zahnkrone unterscheiden. Erstere finde ich am meisten in der Basalplatte der Schleimhautzähnen der Selachier erhalten. Die Platte entsteht in ganz regelmässiger Weise durch eine Verkalkung horizontal geschichteter Bindegewebslagen im nächsten Umkreis der sich entwickelnden Zahnkrone. Hierzu tritt als weiterer Beweisgrund, dass auch der Cementtheil der Placoidschuppen, welche ja den Zähnen homologe Bildungen sind, plattenartig beschaffen ist. Der Basalplatte der Selachierzähne gegenüber erscheint der Zahnsockel der Amphibien als eine mehr abgeänderte Bildung. Anders verhält es sich mit der Zahnkrone. Während dieselbe bei den Selachiern sehr variirt, bald höckerartig, bald schneidenartig breit, bald lanzenartig und oft mit Zacken und Zäckchen besetzt ist, ist sie bei den Amphibien durchweg sehr gleichartig und sehr einfach beschaffen. Da nun die Kegelform der Zähne ausserdem bei Fischen und Reptilien die vorherrschende ist, so hat die Annahme, dass die Krone der Zähne bei den Amphibien und namentlich bei Sirenen uns am meisten die ursprüngliche Form erhalten zeigt, ihre Berechtigung.

3. Ueber den Zahnwechsel (Ersatz und Resorption).

Eine Untersuchung über den Zahnwechsel hat zwei verschiedene Aufgaben zu lösen und zerfällt dementsprechend in zwei Abschnitte, von welchen der eine über die Entstehung der Ersatzzähne, der andere über den Ausfall und die Resorption der alten Zähne zu handeln hat. Dem ersteren Abschnitte könnte man eine weitere Fassung geben, indem man in ihm zugleich auch das embryonale Entstehen der primären Zähne beschriebe; da indessen die Entwicklung der letzteren mit der Entwicklung des Knochenskelets in einem untrennbaren Zusammenhange steht, so erschien es nothwendig im Folgenden von dieser gemeinsamen Behandlung der Zahnentstehung überhaupt Abstand zu nehmen. Die Entstehung der primären Zähne wird daher im zweiten Theil dieser Arbeit zusammen mit der Entstehung der Skeletknochen zur Sprache kommen, hier aber wird nur die Entwicklung der Ersatzzähne beschrieben werden.

a) Entwicklung der Ersatzzähne.

Die Entwicklung der Ersatzzähne lässt sich bei den Amphibien sehr leicht verfolgen, weil bei ihnen wie bei allen niederen Wirbeltieren zu allen Zeiten des Lebens zahlreiche junge Zähne hinter

der im Gebrauch befindlichen und mit dem Skeletknochen verwachsenen Reihe sich entwickeln. Trotzdem widersprechen sich die in der Literatur hierüber gemachten Angaben in gleicher Weise wie die Angaben über den Bau der fertigen Zähne, was die folgende Zusammenstellung lehrt.

In seiner Odontographie lässt Owen die Zähne der Amphibien an der inneren Seite ihrer Vorgänger in Follikeln entstehen. Eine genauere Beschreibung gibt er von der Entwicklung der Zähne des Frosches. Bei diesem soll in der Schleimhaut des Oberkiefers hinter der Reihe der alten Zähne eine Spalte sich finden; an der äusseren Seite derselben sollen die Zahnkeime zunächst in der Form freier Papillen auftreten und dann von der Schleimhaut umwachsen und in Follikel eingeschlossen werden. An der Follikelwand, welche der Zahns Spitze gegenüber liegt, soll eine Schmelzpulpa sich bilden¹⁾. In seinen älteren Arbeiten gibt Leydig an, dass die Ersatzzähne der Amphibien durch Verkalkung frei auf der Schleimhautoberfläche liegender Papillen entstehen, später hat er diese Ansicht wieder verlassen und in mehreren Arbeiten für die Zähne der Amphibien wie überhaupt für die Zähne der niederen Thiere (Saurier und Schlangen) einen allen früheren Beobachtungen widersprechenden Entwicklungsmodus aufgestellt. Da Leydig's Darstellung in prinzipiellen Punkten von den Resultaten abweicht, welche man für die Entwicklung der Säugethierzähne erhalten hat, so glaube ich ausführlicher auf dieselbe eingehen zu müssen. Als Anfang der Zahnentwicklung beschreibt Leydig²⁾ bei *Salamandra maculata* kugelige Ballen von Zellen, welche im Grunde des die Kiefer- und Gaumenbeine überziehenden Epithels liegen und von diesem abstammen. Der Ballen soll sich von seiner Umgebung durch eine dunklere Beschaffenheit seiner Zellen mit bestimmter Umgrenzung abheben und sich später in der Weise sondern, dass in seinem Innern eine schwache halbkreisförmige Lichtung entsteht, wodurch es zur Bildung einer kurz-kegligen Warze (Papille) und eines dieselbe umhüllenden dickwandigen Säckchens kömmt. Ueber der Papille soll die Zahnkrone

1) Owen. Odontography. Seite 185.

There is a small enamel pulp developed from the capsule opposite the apex of the tooth.

2) Leydig. Ueber die Molche der württemberg. Fauna. I. c. Seite 244—246.

als ein zartes Scherbchen auftreten, indem sowohl die Zellen der Papille wie die des Zahnsäckchens homogene, späterhin verkalkende Lagen abscheiden. Der so nur im Epithel der Schleimhaut entstandene Zahn soll später mit der Lederhaut und den Knochen theilen sich in Verbindung setzen. Leydig kommt auf diesem Wege zu dem Endergebniss, dass die Zähne der Amphibien wie der Hautpanzer eines Krebses Cuticularbildungen sind. Weitere Beschreibungen dieser besonderen Art der Zahnentwicklung hat Leydig ausser in der angeführten Arbeit noch in seiner Abhandlung über die in Deutschland lebenden Arten der Saurier¹⁾, sowie besonders in seiner Untersuchung über den Bau der Schlangenzähne gegeben²⁾.

Gegen die hier referirte Auffassung Leydig's haben sich die zwei neuesten Bearbeiter dieses Gegenstandes, Sirena und Heinecke erklärt. Sirena unterscheidet bei den Amphibien zwei Arten der Zahnentwicklung. Die eine Art findet sich bei Siredon und Triton, deren schmelzlose Zähne auf freien Papillen entstehen sollen, die andere dagegen bei *Rana temporaria*, sowie bei den Reptilien, deren Zähne einen Schmelzbeleg besitzen und bei ihrer Entstehung in ein Zahnsäckchen eingeschlossen werden. Vom Mundhöhlenepithel aus soll sich hier ein Zellenstrang in die Tiefe senken und soll an seinem Grunde die Zahnpapille entstehen, indem die über ihr liegende Epithelzellenschicht sich in eine Schmelzmembran umwandelt und den Schmelz abscheidet. Das die Basis der Papille umgebende Gewebe soll in Knochensubstanz übergehen und die Verbindung des Zahnes mit dem Knochen herstellen, der Verbindungsstrang der Zahnanlage mit dem Mundhöhlenepithel soll später schwinden. Die Schmelzkeime der Ersatzzähne können nach Sirena auf zwei Weisen gebildet werden, entweder selbständig von dem Mundepithel aus, wie dies bei der embryonalen Bildung der Zähne geschieht, oder sie können auch von den Schmelzkeimen ihrer Vorgänger ihren Ausgangspunkt nehmen, wie es bei den bleibenden Zähnen der Säugethiere der Fall ist, indem die neuen Schmelzorgane von dem Epithelstrange, welcher die gebildeten Schmelzorgane der vorhergehenden Zähne mit dem Mundhöhlenepithel verbindet, hervorsprossen. Heinecke endlich, welcher nur die Entwicklung der Tritonzähne untersucht

1) Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872. Seite 106—107.

2) Leydig. Archiv für mikrosk. Anat. B. IX.

hat, weicht in seinen Ergebnissen sowohl von Leydig als auch von Sirena ab, von letzterem, indem er findet, dass auch bei Triton zur Bildung der Zahnanlage ein Epithelstrang in die Tiefe wuchert und ein Schmelzorgan und eine Schmelzmembran liefert.

Bei der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen, zu denen ich mich nunmehr wende, sehe ich mich durch einige Verschiedenheiten, welche zwischen den Ersatzeinrichtungen der Perennibranchiaten und Salamandrinen einerseits und denen der Anuren andererseits bestehen, veranlasst, die beiden Gruppen getrennt zu behandeln.

Bei *Salamandra maculata*, welche mir hauptsächlich zur Untersuchung gedient hat und auf welche daher die folgende Schilderung sich auch hauptsächlich bezieht, kann man mit der Pincette an der Innenseite der Kiefer eine Schleimhautfalte in ähnlicher Weise, wie ich es für die Selachier beschrieben habe, in die Höhe heben und unter ihr in dem so entstandenen Graben die jungen Zahnanlagen auf verschiedenen Entwicklungsstufen antreffen. Man kann mit der Pincette oder dem Messer dieselben zur mikroskopischen Untersuchung abstreifen und sich so einen ungefähren Einblick in die Entwicklung verschaffen, indem man bei Durchmusterung der Präparate jüngere und ältere Zähne, sowie noch ganz aus Zellen zusammengesetzte Zahnanlagen antreffen wird. Doch wird bei dieser Art der Untersuchung, da die Theile aus ihrem Zusammenhange herausgerissen sind, leicht zu Täuschungen Veranlassung gegeben, so dass die Anfertigung von Schnitten als die einzig sichere Untersuchungsmethode anzusehen ist. An sie werden wir uns im Folgenden daher auch vorwiegend halten.

An Schnitten durch entkalkte Kiefer (Taf. II. Fig. 2, 12, 13. Taf. III. Fig. 5, 9) überzeugt man sich zunächst, dass die Wand, welche die Zahnanlagen trägt und die schützende Schleimhautdecke ein Ganzes bilden, dass mithin der beschriebene Graben ein durch die Präparation geschaffenes Kunstproduct ist. An der Stelle, wo die Oberhaut an der Innenseite der entwickelten Zähne in die Tiefe dringt, um dieselbe mit einer Scheide zu umgeben, senkt sich noch eine zweite Epithelmasse (E) weiter nach einwärts in das Schleimhautgewebe. Dieselbe reicht noch tiefer hinab wie die andere Wucherung, entweder bis zur Basis des Zahnes oder sogar über dieselbe hinaus. Man erblickt diese Epithelmasse auf einer Reihe hintereinander angefertigter Schnitte in nahezu der gleichen Form, mag man nun nach aussen von ihr einen Zahn oder eine leere Stelle

des Kiefers auf dem Schnitte getroffen haben. Horizontalschnitte (Taf. II. Fig. 18, E) vervollständigen unsere Anschauung und zeigen uns, dass die Epithelwucherung an der Innenseite der Zähne, soweit diese reichen, als eine kontinuierliche Lamelle sich hinerstreckt, dass es somit nicht einzelne Epithelstränge, Zapfen oder Kolben sind, an welchen die Zahnanlagen entstehen, wie es Heinecke von Tritonen, Sirena vom Frosche und von Reptilien beschreibt. Da an dieser Lamelle junge Ersatzzähnen entstehen, so werde ich sie im Anschluss an die in einer früheren Arbeit angewandte Nomenklatur Ersatzleiste nennen.

Die Ersatzleiste besteht aus zwei oder mehreren Zellenlagen, von welchen die dem Bindegewebe zugekehrten prismatisch gebildet und Fortsetzungen der untersten ihnen gleich gestalteten Zellschicht der Epidermis sind. Vom Bindegewebe trennt sie eine bald mehr bald weniger deutlich wahrnehmbare Basalmembran (B). Sehr schwer, oft gar nicht zu erkennen ist dieselbe z. B. bei Triton taeniatus und igneus, bei welchen überhaupt die Grenze zwischen Bindegewebe und aufliegenden Epithelzellen nicht scharf ausgeprägt ist. Wenn zwischen den beiden aus prismatischen Zellen zusammengesetzten Lagen noch andere Epithelzellen dazwischen liegen, so sind dieselben platt zusammengedrückt und bilden gleichsam nur ein Ausfüllematerial. In ihrer oberen Hälfte hängt die Ersatzleiste durch senkrecht verlaufende dünne Brücken (g) mit den Epithelhüllen (H) der einzelnen ausgebildeten Zähne zusammen, wie dies am deutlichsten auf Horizontalschnitten (Taf. II. Fig. 18) erkannt wird. Aus diesem Zusammenhange der beiden Bildungen erklärt sich ein Bild, das man auf einen sagittalen Längsschnitt erhält, wenn dieser zufällig die Epithelbrücke getroffen hat. Man erblickt dann hinter dem festsitzenden Zahn an Stelle der innern Wand seiner Zahnscheide und der in einiger Entfernung von ihr getrennt liegenden Ersatzleiste einen breiten von Epithel gefüllten Graben (Taf. III. Fig. 6).

An der Aussenseite der Epithelleiste zwischen ihr und der functionirenden Zahnreihe liegen die Zahnanlagen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung in der Tiefe der Schleimhaut. Die jüngsten befinden sich an der Kante der Epithelleiste; je älter sie werden, um so weiter rücken sie nach aussen und oben und nähern sich dem entwickelten Zahne.

Die jüngsten Zahnanlagen (Taf. III. Fig. 9 u. 16) bestehen aus einem Knötchen von Zellen, einer kleinen Papille, welche

an der Kante der Epithelleiste in diese hineingewuchert ist. In der Spitze der Papille liegen die Zellen dicht gedrängt aneinander, an der Basis entfernen sie sich indessen weiter von einander, indem Bindegewebsfasern sich zwischen sie hineinschieben. Es findet also ein continuirlicher Uebergang von den Zellen des Bindegewebes in diejenigen der Zahnpapille statt. Ihre Oberfläche ist von einer Membran (Taf. III. Fig. 16 B) überzogen, welche an der Basis der Papille in die Basalmembran der Epithelleiste übergeht, deren eingestülpter Theil sie ist. Auf der Membran, welche bei *Salamandra maculata* ganz besonders deutlich wahrzunehmen ist, liegt eine aus hohen Cylinderzellen zusammengesetzte einfache Epithelschicht (MS), welche am Grunde der Zahnanlage an Höhe continuirlich abnimmt, umbiegt und in die prismatische Zellenlage der Epithelleiste übergeht. Die grossen ovalen Kerne mit zwei und mehr Kernkörperchen liegen in dem peripheren Ende der langgestreckten Zellen¹⁾. Die Cylinderzellenmembran ist aus einer Grössenzunahme der unmittelbar auf der Papille gelegenen, durch die Wucherung eingestülpten Zellschicht der Epithelleiste hervorgegangen. In Folge des Schnittes findet man sie zuweilen durch einen Zwischenraum von der zelligen Papille getrennt; es weist dies auf den lockeren Zusammenhang zwischen beiden hin, was verständlich erscheint, wenn man erwägt, dass beide Theile durch eine Basalmembran von einander geschieden sind.

Dem Mitgetheilten zu Folge bestehen die Zahnanlagen der Amphibien aus zwei Theilen, aus einer Papille und einer Cylinderzellenmembran auf derselben. Von diesen stammt die erste von Bindegewebszellen, die letztere von Epidermiszellen ab. Da somit bei den Amphibien, was ihre Zahnentwicklung betrifft, durchaus die gleichen Verhältnisse, wie bei den Selachiern und Säugethieren, sich vorfinden, so bezeichne ich auch wie dort die Papille als Dentinkeim und die auf ihr liegende Cylinderzellenschicht als Schmelzmembran.

Als bestes Untersuchungsobject empfehle ich demjenigen, der sich von der Richtigkeit der geschilderten Verhältnisse überzeugen will, *Salamandra mac.* und *Siredon piscifor.* Schnitte durch den

1) Eine Differenzirung des Inhaltes konnte ich an letzteren in der Weise, wie ich es für die Schmelzzellen der Selachierzähne beschrieben habe, nicht wahrnehmen (l. c. Seite 381).

Unterkiefer derselben liefern so überzeugende Bilder, dass von einem Zweifel über die Herkunft der einzelnen Zellen an gelungenen Praeparaten keine Rede sein kann. Uebrigens kann man sich auch bei Triton taeniatus Klarheit verschaffen, wie denn Heinecke das eben beschriebene Stadium der Zahnentwicklung von dieser Art gut abgebildet und beschrieben hat. Bei der Beweisführung, dass die Zahnanlage von Anfang an aus zwei Theilen besteht, von welchen der eine dem mittleren, der andere dem oberen Keimblatt angehört, lege ich auf drei Punkte besonderen Nachdruck: 1) dass die Papille an ihrer Basis in das Bindegewebe allmählich übergeht, 2) dass die sie bedeckende Cylinderzellenmembran am Grunde der Papille in die äussere Zellenschicht der Epithelleiste sich verfolgen lässt, und 3) dass zwischen beiden eine Basalmembran nachweisbar ist. Mit Heinecke gelange ich so zu wesentlich anderen Schlussresultaten als Leydig, welcher die Amphibienzähne für reine Epithelproductionen hält, und mögen die abweichenden Angaben jenes Forschers, die leicht mit den unsrigen in Uebereinstimmung gebracht werden können, hauptsächlich mit dadurch hervorgerufen worden sein, dass wahrscheinlich in Folge der angewandten Praeparationsweise der Zusammenhang der Zahnanlage mit ihrer Umgebung nicht erkannt werden konnte.

Beim Frosche vollziehen sich die ersten Vorgänge bei der Anlage der Ersatzzähne bis auf einige Abweichungen nebensächlicher Art in genau derselben Weise, wie bei den Perennibranchiaten und Salamandrinen. Auch hier dringt hinter der in Function befindlichen Zahnreihe eine Epithelleiste (Taf. II. Fig. 1, 4—6, 11. Taf. III. Fig. 4, 17, E), an deren Aussenseite die Zahnanlagen entstehen, in das Schleimhautgewebe. Dieselbe ist aber im Vergleich zu den oben genannten Amphibienordnungen von sehr geringer Ausdehnung, was mit den anderweitigen anatomischen Verhältnissen in Zusammenhang steht. Während bei jenen die Innenwände der festgewachsenen Zähne, wie schon früher beschrieben wurde, vom bindegewebigen Theil der Schleimhaut bis zur Spitze eingehüllt sind, werden sie beim Frosch nur vom Epithel überzogen und erst an der Basis der Zähne beginnt die Schleimhaut in dünner Lage das Gaumengewölbe zu bekleiden. In Folge dessen trennt sich die entsprechend kleinere Epithelleiste auch erst nahe der Zahnbasis vom Mundhöhlenepithel ab und nicht schon nahe der Zahnspitze oder in der Zahnmitte, wie dies in Folge der mächtigeren Entwicklung der Schleimhaut bei

den Salamandrinen etc. der Fall ist. Ferner besteht die Leiste aus zahlreichen Zellenlagen, indem reichlich polygonale Zellen als Ausfüllungsmasse sich zwischen die an das Bindegewebe angrenzenden prismatischen Zellen einschieben. Die Zahnanlagen entwickeln sich ganz in der oben geschilderten Weise. An der Epithelleiste entsteht in der Tiefe eine zellige Papille, welche in dieselbe hineinwächst, von einer Basalmembran bedeckt ist und dem mittleren Keimblatt angehört. Die Schmelzmembran über der Papille erreicht eine geringere Höhe als bei Salam. mac. und mag dies zum Theil mit der bei den Anuren überhaupt geringen Grösse der histologischen Elementartheile zusammenhängen.

Die Veränderungen, welche nun weiterhin an den jungen Zahnanlagen der Amphibien sich vollziehen, bestehen einmal in der Ausscheidung der festen Zahnsubstanzen und zweitens in einer Lageveränderung des sich entwickelnden Zahnes.

Bei den jüngsten Anlagen, wo die Ausscheidung der Zahnsubstanzen begonnen hatte, fand ich Schmelz und Dentin stets gleichzeitig vor, so dass ich nicht entscheiden kann, ob Schmelz oder Dentin früher gebildet wird. Das Dentin bemerkt man zunächst in Form eines dünnen, nach unten mit einem schneidenden Rande versehenen Scherpbchens der Papille aufliegen (Taf. II. Fig. 5, 13. Taf. III. Fig. 4, 5, 6, 17). Seine Innenfläche ist fein gezackt und dringen zwischen den Zäckchen feine Dentinröhrchen in die verkalkte Zahnsubstanz ein. Der schneidende Rand des Scherpbchens erreicht nicht die Basis der zelligen Papille. Wie schon Leydig angibt, besitzen die jüngsten Zahnkronen gleich bei ihrem ersten Auftreten die charakteristische »zweispitzige Form«. Am deutlichsten tritt dies bei den Salamandrinen hervor, wo die Spitzchen auch bereits bräunlichgelb gefärbt sind und durch eine zarte Linie von dem übrigen Theil des Zähnchens sich absetzen. Wie man durch Anwendung von Salzsäure in den verschiedensten Concentrationen auf das Sicherste nachweisen kann, bestehen die Spitzchen aus Schmelz. Zugleich stellt sich hierbei heraus, dass die Oberfläche des Schmelzes von einem Schmelzoberhäutchen überzogen ist. Ich betone diesen Befund, weil er für die noch strittige Frage nach der Herkunft des Schmelzoberhäutchens wichtig ist. Während Huxley¹⁾

1) Huxley Quaterly Journ. of Microscop. Sc. 1854. 1855. 1857. Nach den Referaten von Kölliker, Waldeyer etc., da Huxley's Arbeiten mir nicht zugänglich.

und Lent¹⁾ dasselbe aus der Membrana praeformativa (Basalmembran der Schmelzzellen) hervorgehen lassen, nimmt Kölliker an, dass nach beendeter Schmelzbildung die Schmelzzellen noch eine zusammenhängende Schicht als Bekleidung des Ganzen liefern, Waldeyer²⁾ dagegen behauptet, dass die verhornten Zellen des sogenannten äussern Epithels vom Schmelzorgan die Cuticula bilden, eine vierte Ansicht endlich vertritt Kollmann³⁾, nach welchem das Schmelzoberhäutchen aus den unter einander verbundenen Membranen der einzelnen Schmelzzellen, den sogenannten Deckeln derselben entstehen soll. Die mitgetheilten Beobachtungen können nur im Sinne von Huxley und Lent gedeutet werden; denn sie haben gezeigt, dass die junge ganz zellige Papille von einer Basalmembran überzogen wird, dass ferner an jungen Zähnen, welche noch vollständig in der Mundschleimhaut vergraben sind, auf der Oberfläche des Schmelzes ein Oberhäutchen darstellbar ist, welches gleich der Basalmembran, wie Schnitte durch entkalkte Kiefer lehren, von einer aus Cylinderzellen bestehenden Epithelschicht, der Schmelzmembran, überzogen wird. An einer Identität dieser beiden Gebilde kann daher nicht gezweifelt werden und folgt hieraus, dass das Schmelzoberhäutchen oder die Zahncuticula nichts anderes als die Basalmembran der Schmelzzellen ist. Ob diese unverkalkt bleibt oder mit verkalkt, lasse ich dahingestellt. — Noch in einer andern Hinsicht ist dieser Befund lehrreich, denn es geht aus ihm klar hervor, dass der Schmelz nicht durch eine Verkalkung der Schmelzzellen entsteht, vielmehr ein Secretionsproduct derselben ist und zwar ein Secret, welches von den Zellen durch und unter die Basalmembran abgeschieden wird.

Die folgenden Veränderungen an der Zahnanlage bestehen zunächst in einer Weiterentwicklung der bereits angelegten Theile. Durch eine Wucherung der im Papillengrund gelegenen Zellen wird das Dentinkäppchen weiter in die Höhe gehoben (Taf. II. Fig. 6. Taf. III. Fig. 17), es verdickt sich und sein schneidender Rand rückt

1) Lent. Entwicklung des Schmelzes und des Zahnbeins. Zeitschrift f. wissensch. Zool. B. VI.

2) Waldeyer. Unters. über die Entwickl. der Zähne. Königsberger med. Jahrbücher B. IV. 1864 und Zeitschrift f. rat. Med. 1865. Ferner Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben.

3) Kollmann. Ueber die Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Sitzungsberichte der Münch. Acad. 1869. S. 162.

weiter nach abwärts. Die das Dentin abscheidenden Zellen haben je näher nach dem Grunde der Zahnanlage zu, um so deutlicher eine Spindelgestalt angenommen und stehen mit ihrer Spitze senkrecht zur Papillenoberfläche oder etwas nach abwärts geneigt. Mit dem Wachsthum der Papille vergrößert sich in gleichem Maasse auch die sie bekleidende Epithelmembran. Während aber ihre Zellen über der Spitze der Zahnkrone cylindrisch gestaltet sind, werden sie je weiter nach abwärts um so mehr kubisch und ist in Uebereinstimmung mit dieser veränderten Form der Zellen die Schmelzbildung auch einzig und allein auf die obere Hälfte der Zahnkrone beschränkt. Den unteren Theil der Epitheleinhuellung kann man daher nicht mehr als Schmelzmembran bezeichnen, sondern man muss ihn mit einem indifferenteren Namen Epithelscheide des Zahnes nennen.

Sowie die Zahnkrone fast vollständig ausgebildet ist, beginnt auch der Zahnsockel sich zu entwickeln (Taf. III. Fig. 17). Durch eine Vermehrung der Zellen am Grunde der Papille und durch Auftreten von bindegewebiger Zwischensubstanz zwischen den früher dicht aneinanderschliessenden Zellen des Dentinkeims, ist die Zahnkrone noch weiter in die Höhe gehoben worden. Durch eine Vergrößerung der Epithelscheide nach abwärts ist der Zahnkegel verlängert und erhält hierdurch das Keimgewebe die Form des zukünftigen Sockels. An der Innenseite der Epithelscheide entsteht eine dünne Lage einer homogenen Grundsubstanz (C), welche unter der Zahnkrone dicker weiter nach abwärts sich membranartig verdünnt. Einwärts von ihr haben sich die oberflächlichen Zellen der Papille zu Spindelzellen umgestaltet und bilden eine epithelartig angeordnete Schicht, welche sich nach oben direct in die Odontoblastenschicht fortsetzt, nach unten bis zur Basis der Anlage herabreicht. Der homogene Streifen ist die Anlage des Cements, wenigstens des oberen, von der Zahnscheide noch eingeschlossenen Theiles desselben. Die angrenzenden spindelförmigen Zellen sind die Elemente, von welchen die Ausscheidung des Cementes wie von einer Osteoblastenschicht erfolgt.

Eine Ergänzung finden die Querschnittsbilder durch eine Untersuchung zahlreicher isolirter junger Zähnnchen, welche man nach vorhergegangener Maceration in Wasser von der Innenseite der Kiefer leicht abstreifen kann (Taf. II. Fig. 7). Man trifft hierbei auch auf ältere Zahnanlagen, deren Zahnkrone bereits vollkommen

fertig gebildet ist. An diese schliesst sich ein noch unverkalkter, aus homogener Substanz bestehender Sockel (So) an, ungefähr in der Grösse des vollendeten Zahnsockels. Nach oben besitzt er die gleiche Dicke wie die Dentinwand, nach unten aber wird er immer dünner und läuft mit einem zugeschärften Rande aus. Während der Dentintheil des Zahnes verkalkt ist, enthält die eben geschilderte, in der Entwicklung begriffene Grundsubstanz des Sockels noch keine Kalksalze. Die Ablagerung derselben, welche man bei Durchsicht einer grösseren Anzahl von Isolationspräparaten gleichfalls verfolgen kann, beginnt an irgend einer Stelle der Sockelwand in einiger Entfernung vom Dentinrand und daher nicht im Anschluss an die Dentinverkalkung. In Tafel II Figur 7 ist ein solcher Zahn dargestellt, in dessen innerer Wand eine krümelige Kalkmasse wahrzunehmen ist. Beim Umsichgreifen der Verkalkung bleibt zunächst der obere Theil des Sockels unverändert. So traf ich schon mit dem Kiefer in Verbindung stehende Zähne, deren Krone sich auf dem Sockel noch mit der Nadel bewegen liess. Durch das Ueberbleiben dieser Zone entsteht der Ring unverkalkten Gewebes, welcher an getrockneten Zähnen bereits beschrieben worden ist. Er ist um so breiter je jünger der Zahn ist; an alten Zähnen verschwindet er immer mehr, an einigen völlig. In dieser getrennten Verknöcherung der Krone und des Sockels kann man einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der Ansicht erblicken, nach welcher beide Theile aus verschiedenen Geweben zusammengesetzt sind.

In welcher Weise in das Cement beim Frosch Zellen mit eingeschlossen werden, und wie die Verwachsung der Zähne mit dem Skeletknochen und unter einander geschieht, wurde nicht beobachtet. Es scheint dieses Stadium sehr rasch vorüberzugehen und der Beobachtung daher weniger zugänglich zu sein.

Mit der eben beschriebenen Entwicklung der Zahnsubstanzen, des Dentins, des Schmelzes und des Cements gehen Lageveränderungen, welche die sich vergrössernde Zahnanlage erleidet, Hand in Hand (Taf. II. Fig. 4—6, 12, 13. Taf. III. Fig. 4—6, 9, 17). Während die jüngsten Papillen an der Kante der Ersatzleiste liegen, trifft man die weiter entwickelten, je grösser sie werden, einestheils um so weiter nach aussen und oben gertickt, andernseits tiefer und allseitiger in's Schleimhautgewebe eingebettet. Der wachsende Zahn schnürt sich hierbei von der Ersatzleiste ab, wobei ihm ein Theil der Zellen derselben folgt und eine Hülle um ihn bildet. Die Ab-

schnürung wird indessen nie eine vollständige, indem selbst der völlig entwickelte und functionirende Zahn, wie erwähnt, durch eine Epithelbrücke (g), die von seiner Scheide ausgeht, mit der Ersatzleiste in Zusammenhang bleibt (Taf. II. Fig. 14, 18).

Während der Art die älteren Anlagen durch Abschnürung sich weiter nach aussen nach der Ersatzleiste entfernen, entstehen am Grunde derselben neue Papillen, indem beständig lebhaftere Wucherungsprocesse daselbst stattfinden. Daher erblickt man auf einem Durchschnitt hinter einem alten Zahn nicht selten zwei oder sogar drei jüngere auf verschiedenen Stufen der Entwicklung.

Wie ich es hier für die Kieferzähne beschrieben habe, findet der nicht minder reiche Ersatz auch an den Zähnen der Gaumenknochen und des Operculare der Amphibien statt (Taf. II. Fig. 1, 2, 5, 6, 12, 13). Die Epithelleiste senkt sich aber hinter denselben weniger steil, sondern mehr schräg in das Schleimhautgewebe, welches wie ein Deckel über den jungen Zähnchen liegt.

Wie aus den mitgetheilten Beobachtungen hervorgeht, gleicht die Entwicklung der Amphibienzähne in allen wesentlichen Punkten der Zahnentwicklung der Selachier und der Säugethiere. In allen drei Wirbelthierclassen wuchert das Epithel in Form einer Lamelle in das Schleimhautgewebe hinein und entstehen in der Tiefe desselben die Anlagen an der Aussen- seite der Lamelle. Ebenso sind die histologischen, zur Entstehung der Zahnsubstanzen führenden Vorgänge bei ihnen die nämlichen und bestätigen uns so aufs Neue, dass die Bildung der Dentinzähne bei den Wirbelthieren ein homologer Vorgang ist. Dieser Uebereinstimmung gegenüber erscheinen die Verschiedenheiten in der Zahnentwicklung bei den drei genannten Classen von untergeordneter Bedeutung. Die Verschiedenheiten betreffen einerseits die Anzahl der neu entstehenden Zähne, andernteils die Lage derselben zur Ersatzleiste.

In der Anzahl der neu entstehenden Zähne schliessen sich die Amphibien an die Selachier an, indem bei beiden der Ersatz ein unbeschränkter ist und zu allen Zeiten neue Anlagen entstehen. Bei den Säugethieren haben hier Rückbildungen Platz gegriffen und entwickeln sich bei denselben überhaupt nur zwei oder sogar nur ein Zahn im Laufe des ganzen Lebens. In der Lage der jungen Zähnchen dagegen gleichen sich die Amphibien und Säugethiere und weichen von den Selachiern ab. Bei den

Selachiern nämlich steht die Basis einer Zahnpapille in einem Niveau mit der äusseren Fläche der Ersatzleiste und ist ihre Spitze in die Epithelmasse derselben hineingewuchert. Die Zahnanlagen bilden daher in der Ersatzleiste in gleicher Weise papillenartige Verlängerungen der Bindegewebsoberfläche, wie die Schuppenanlagen auf der Oberfläche des Corium. Bei den Amphibien- und Säugethierzähnen ist dies ursprüngliche Verhältniss geändert. Hier entfernen sich die Zähnchen mit ihrer Basis, je älter sie werden, um so weiter von der Ersatzleiste, indem sie sich von derselben abschnüren und allseitig in das Schleimhautgewebe hineinrücken; sie nehmen daher zu ihr dieselbe Lage ein, wie später die ausgebildeten Zähne zur Schleimhautoberfläche. In dem Grade dieser Abschnürung entfernen sich indessen die Amphibien und Säugethiere von einander. Während bei jenen sich dauernd eine Epithelbrücke zwischen der Zahnanlage und der Ersatzleiste erhält, bildet sich dieselbe bei den Säugethieren schon früh zurück. Dadurch wird die junge Papille allseitig vom Bindegewebe umschlossen, sie wird, um den üblichen Ausdruck zu gebrauchen, in ein Zahnsäckchen eingehüllt.

Bei einer vergleichenden Betrachtung dieser Lagerungsverschiedenheiten ist die Lage bei den Selachiern als die ursprüngliche anzusehen und leiten von ihr die abweichenden Verhältnisse der Amphibien zu den bei den Säugethieren bestehenden Einrichtungen über.

b) Resorption der Zähne.

Die Art und Weise, in welcher die Resorption alter Zähne geschieht, und namentlich die hierbei stattfindenden histologischen Prozesse sind bei den Amphibien so gut wie unbekannt. Nur in Owen's Odontography finde ich die kurze Bemerkung, dass, wenn ein junger Zahn Härte und Grösse erlangt, er gegen die Basis des benachbarten befestigten Zahnes drückt, eine vorschreitende Resorption dieses Theiles verursacht und schliesslich seine Vorgänger unterminirt, entfernt und ersetzt. — Einen schnellen Einblick in die Art und Weise des Zahnwechsels erhält man schon durch Betrachtung macerirter und von ihren Weichtheilen befreiter zahntragender Knochenstücke (Kiefer des Frosches, Gaumenknochen und Operculare des Axolotl) bei einer mittleren Vergrösserung (Taf. II Fig. 15 u. 16). Zunächst bemerkt man stets zwischen den in einer Reihe aufgepflanzten und in regelmässigen Abständen neben einanderstehenden Zähnen auch einzelne Lücken, wo offenbar Zähne ausge-

fallen sind. Da nicht nur die Zahnkrone, sondern in gleicher Weise auch der ganze Zahnsockel fehlt, so liegt die abschüssige Innenwand des Kiefers nackt zu Tage. Ihre Oberfläche ist rau und mit Grübchen und muschelförmigen Eindrücken bedeckt. Bei einer Durchmusterung einer Reihe von Zähnen in situ kann man immer einige finden, deren Wände nicht mehr ganz intact und vollständig, sondern mehr oder minder weit in der verschiedensten Weise zerstört sind. Bald sieht man Zähne, denen die Innenwand in grösserer Ausdehnung fehlt, bald solche, in deren Innen- und Aussenwand ein rundes Loch sich befindet, so dass der obere Theil mit dem unteren durch die Seitenwände gleichsam wie durch zwei Pfeiler verbunden wird, bald trifft man Zähne, von denen nur noch eine Seitenwand stehen geblieben ist. Alle derartig in höherem oder geringerem Grade zerstörten Zähne haben in der nächsten Umgebung der Defecte die glatte Beschaffenheit ihrer Oberfläche verloren und sind, wie es oben von der Kieferwand beschrieben wurde, sei es aussen, sei es innen, durch zahlreiche grössere und kleinere Grübchen rau und uneben. Ferner erscheinen die Umrundungen der Defecte wie ausgenagt, indem hie und da kleine scharfe Zäckchen vorspringen, zwischen welchen halbmondförmige Einschnitte sich vorfinden. Aehnliche Bilder wie beim Frosche erhält man bei Betrachtung der zahntragenden Knochen von *Siredon pisciformis* (Taf. III Fig. 8). Hier ist auch die knöchernerne Verbindungsmasse zwischen den einzelnen Zähnen am Operculare und an den Gaumenknochen tief ausgenagt, durchlöchert und mit Kanten und Zacken besetzt, durch welche der Knochen die geschilderte poröse Beschaffenheit mit erhält.

Um das Verhalten der Weichtheile zu diesen Defecten kennen zu lernen und so die auf dem obigen Wege erhaltenen Resultate zu vervollständigen, empfiehlt es sich, in chromsaurem Kali macerirte und isolirte Zähne zu untersuchen und als Objecte *Siredon pisciformis* zu wählen, weil man hier am zahlreichsten defecte Zähne zur Ansicht erhält. An solchen findet man nun nicht selten in den Gruben und Aushöhlungen der Ränder der Defecte und der benachbarten Innen- und Aussenfläche eine körnige Masse in grosser Ausdehnung liegen, welche drei bis zehn und zuweilen noch mehr Kerne einschliesst. Diese vielkernigen Zellen sind von sehr wechselnder Form, bald rund und scheibenförmig, bald oval, bald mit längeren Fortsätzen versehen; entweder sind

sie glattrandig oder etwas ausgezackt (Taf. III Fig. 7, 10, 15, 17. Taf. II Fig. 13, 14 e). Eine einzelne dieser Zellen kann eine grössere Höhlung ausfüllen oder eine grössere Anzahl kleinerer Grübchen bedecken. Meist liegen ihrer mehrere der Zahnwand in der Umgebung von Defecten an.

Aus dem Mitgetheilten geht klar und deutlich hervor, dass man es hier mit Vorgängen zu thun hat, welche den bei der Resorption von Knochengewebe stattfindenden völlig gleich sind. Wie schon zum Theil durch ältere Untersucher, besonders aber neuerdings durch die sehr umfassenden Untersuchungen von Kölliker¹⁾ festgestellt ist, kommen an allen jenen Punkten, wo Knochengewebe schwindet, auf der Knochenoberfläche grubenförmige Vertiefungen vor, die sogenannten Howship'schen Grübchen, (foveolae Howshipianae) und in diesen liegen vielkernige Protoplasmanmassen, die Riesenzellen Virchow's, die Myeloplaxen Robin's; sie sind es besonders, auf welche Kölliker in der citirten Schrift als auf »die eigentlichen Vermittler der Knochen- und Zahnresorption« aufmerksam gemacht, und welchen er den sehr bezeichnenden Namen Ostoklasten beigelegt hat.

Einmal an macerirten Kiefern auf diese Veränderungen aufmerksam geworden, fand ich darauf bezügliche Bilder auch an Schnittpräparaten vor. Taf. III Fig. 17 zeigt uns einen Schnitt durch das Intermaxillare des Frosches von einer Stelle, wo der alte Zahn frisch resorbirt ist; die Innenwand des Kiefers ist ausgenagt, in den Vertiefungen liegt eine Anzahl Ostoklasten (e). Die Contour der Oberfläche entspricht den Stellen, wo man beim festsitzenden Zahne die ähnlich gekrümmte und gezackte Nahtlinie wahrnimmt. Bei *Siredon pisciformis* (Taf. II Fig. 13), dessen Gaumenknochen ich als ein zum Studium der Knochen und Zahnresorption ganz vorzüglich günstiges Object empfehlen kann, konnte ich sicher sein fast bei jedem Schnitte auch eine grössere Anzahl Ostoklasten zu erhalten, die theils in Ausbuchtungen des Knochens an der Zahnbasis, theils in Defecten des Cements oder Dentins der Zähne lagern.

Wenn in der Weise ein alter Zahn resorbirt worden ist, rückt sein Ersatzzahn allmählich in die freigewordene Stelle der Zahnreihe ein, sein Sockel verknöchert, verschmilzt mit der Innenwand

1) Kölliker, Die normale Resorption des Knochengewebes etc. Leipzig 1873.

des Processus dentalis und verbindet sich gleichzeitig auch durch vermehrte Cementbildung mit den Seitenwänden seiner Nachbarzähne.

Nach dieser Darlegung der thatsächlichen Verhältnisse berühre ich noch kurz die Frage nach den Ursachen, welche dem so merkwürdigen Process der Zahnresorption und Neubildung zu Grunde liegen. Seither hat man gewöhnlich als das die Zahnresorption veranlassende Moment die Entstehung einer Ersatzanlage betrachtet. Der junge Zahn soll, wie Owen sich ausdrückt, gegen die Basis seines auf den Knochen befestigten Vorgängers andrücken, einen vorschreitenden Schwund dieses Theiles verursachen und schliesslich seinen Vorgänger »unterminiren, entfernen und ersetzen.« Zu einem gleichen Resultate gelangte Cuvier bei der Beschreibung der Crocodilzähne, wo die jungen Anlagen in die Pulpahöhlen der alten hineinwachsen, so dass man zuweilen drei verschieden weit ausgebildete Zähne den einen in dem andern eingeschachtelt findet. So plausibel die hier vorgetragene Erklärung von Anfang an erscheint, zumal wenn man nur einzelne frappante Fälle vor Augen hat, so muss man doch die Richtigkeit oder die allgemeine Gültigkeit derselben bei einem näheren Eingehen auf den angeregten Gegenstand in Zweifel ziehen, denn bei den Amphibien, besonders aber bei den Selachiern hängt der Zahnwechsel augenscheinlich von ganz anderen Ursachen ab. Wenn bei den Amphibien der Ersatzzahn die Ursache zur Resorption wäre, so müsste die Zerstörung der alten Zähne constant an der Innenseite und an der Basis erfolgen. Dies ist aber nicht der Fall, vielmehr findet man häufig Zähne, wo der Zerstörungsprocess an der Aussen- oder Seitenwand und sogar nahe an der Zahnkrone begonnen hat. Bei den in mehreren Reihen stehenden Zähnen ist endlich die der Resorption zunächst anheimfallende erste Zahnphalanx durch eine zweite oder dritte etc. von den heranwachsenden Ersatzzähnen getrennt, so dass eine Einwirkung derselben selbstverständlich nicht angenommen werden kann. Nicht minder verlangen bei den Selachiern die Verhältnisse des Zahnwechsels eine andere Erklärung. Hier stehen auf den Kieferbogen die Zähne in grosser Anzahl reihenförmig hintereinander, nur in der Schleimhaut befestigt. Gewöhnlich ist nur eine Reihe im Gebrauch, diese steht dann aufrecht auf dem Kiefferrand; die nächstfolgenden allmählich jünger werdenden Zähne befinden sich tiefer an der Innenwand des Kiefer-

knorpels und sind mit ihren Spitzen oft nach rückwärts und unten umgelegt. Die Stellung der Zähne ist der Art, dass die jüngeren einen Druck auf die älteren nicht ausüben können. Wenn die erste Zahnreihe abgenutzt ist, tritt die folgende an ihre Stelle, indem die einzelnen Zähne sich aufrichten. Bei diesem Wechsel gleitet, wie Owen dies nachgewiesen hat, die gesammte zahntragende Schleimhaut allmählich über den Kieferknorpel wie über eine Walze hin, indem wahrscheinlich bei dem Ausfallen und der Resorption der Zähne Schrumpfung in der am Kiefferrand gelegenen Schleimhaut stattfinden. Auf jeden Fall geht aus den angeführten That-sachen so viel hervor, dass es nicht die nachwachsenden Zähne sind, welche die alten verdrängen und vernichten, vielmehr sprechen dieselben gerade für ein entgegengesetztes Verhältniss und legen uns die Annahme nahe, dass von der raschen Abnutzung der in Gebrauch befindlichen Zähne der so ungemein leb-hafte Ersatz abhängt¹⁾. Indem ich dieses Verhältniss für das primäre halte, soll damit nicht bestritten werden, dass trotzdem bei den höheren Wirbelthieren auch der Ersatzzahn auf die Re-sorption des alten in der oben geschilderten Weise einwirken könne. Wenn dies aber der Fall ist, so muss der Vorgang als ein erst später erworbener, als ein secundärer betrachtet werden, als ein Vorgang, welcher mit der höheren Ausbildung des Einzelzahns und seiner grösseren Dauerhaftigkeit und mit einer Beschränkung des Zahnwechsels sich ausgebildet hat.

1) Vergleiche: Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen etc. l. c. S. 388–390.

Zweite Abtheilung.

Embryonale Entstehung der Zähne und des Mundhöhlenskelets der Amphibien.

Dem vergleichend anatomischen Theil dieser Untersuchung lasse ich einen entwicklungsgeschichtlichen Theil folgen. Beide Theile hängen innig untereinander zusammen und ergänzen und vervollständigen sich gegenseitig. Manche Thatsachen, zu deren Annahme eine vergleichende Betrachtung niederer und höherer Amphibienformen uns im Vorausgegangenen geführt hat, finden in der Entwicklungsgeschichte ihre Bestätigung. Für Manches, das theoretisch vorausgesetzt werden musste, bin ich hier den empirischen Beweis zu liefern im Stande. Auf der anderen Seite werden aber auch durch die Thatsachen, welche wir im anatomischen Theil kennen gelernt haben, viele entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge in das rechte Licht gesetzt und unserem Verständniss näher gebracht.

Diese Wechselbeziehung des anatomischen zum entwicklungsgeschichtlichen Theil hängt überhaupt mit der Stellung zusammen, welche vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu einander einnehmen. Da die Erkenntniss dieser Stellung für die richtige Beurtheilung der folgenden Blätter nicht ohne Belang ist, so halte ich es für geboten, näher auf sie einzugehen.

Die Aufgabe der Morphologie ist die Erkenntniss eines organischen Objectes. Eine solche kann aber durch eine einfache Kenntniss desselben, wie sie die Anatomie uns bietet, und wenn sie auch die erschöpfendste ist, nicht erlangt werden. Eine Arbeit, welche sich nur mit dem Bau eines Organismus beschäftigt, ist vom wissenschaftlichen Ziele noch weit entfernt. Eine Erkenntniss eines organischen Objectes besitzen wir erst dann, wenn wir dasselbe auf

einfachere Verhältnisse zurückzuführen und so in letzter Instanz aus der Wirksamkeit chemisch physikalischer Kräfte zu erklären im Stande sind. Diesem Endziel der Erkenntniss nähren wir uns um einen kleinen Schritt, wenn wir einen complicirter beschaffenen Organismus von einem einfacher beschaffenen ableiten können.

Nach diesem Ziele wissenschaftlicher Forschung streben nun in gleicher Weise die vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte, aber jede auf ihrem besonderen Wege.

Die vergleichende Anatomie sucht durch Vergleich höherer mit niederen Formen die Entstehung der ersteren zu erkennen. Sie geht von der Voraussetzung aus, dass die jetzt lebenden Organismen zu ihrer jetzigen Gestaltung allmählich sich entwickelt haben und zwar aus einfacheren Formen, die aus dem Anorganischen entstanden, sich immer weiter complicirt haben. Die jetzt lebenden Organismen sind daher in verschiedenem Grade untereinander blutsverwandt. Sie sind die Endglieder von Entwicklungsreihen, welche untereinander zusammenhängen und nach der Form eines Stammbaumes sich graphisch darstellen lassen. Die vergleichende Anatomie findet nun, dass der Entwicklungsgrad dieser einzelnen Glieder ein sehr verschiedener ist, dass, während einzelne sich hoch differenzirt haben, andere einfacher beschaffen sind. Sie erklärt diese Erscheinung daraus, dass eine grosse Anzahl Individuen auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe, welche höher differenzirte Formen bereits durchlaufen haben, stehen geblieben oder, um mich genauer und richtiger auszudrücken, weniger von derselben abgewichen sind. Wenn wir von dieser Voraussetzung ausgehend die Organismenwelt betrachten, so sind wir durch Vergleichung in den Stand gesetzt, uns ein Bild von der Entwicklung, welche ein Organismus durchlaufen hat, annähernd zu verschaffen. Mit anderen Worten: Wir lernen durch die vergleichende Anatomie die phylogenetische Entwicklung des Organismus, der Organe und in letzter Instanz auch der Gewebe desselben erkennen. Indem sie uns allmählich von den niederen zu den höheren Formen hinleitet, giebt sie uns vielfach sogar die Mittel an die Hand, auch einen Einblick in die Ursachen zu gewinnen, durch welche die höhere Differenzirung eines Organismus herbeigeführt worden ist.

Einen zweiten Weg, um das Werden eines Organismus zu erkennen, verfolgt die Ontogenie, die Entwicklungsgeschichte

des Individuums. Sie geht von der Thatsache aus, dass jedes Individuum zunächst eine einfache Zelle ist, und dass aus dieser allmählich die so verschiedenartigen Organe entstehen. Die Art und Weise dieser Entwicklung führt sie uns vor Augen und zeigt uns so gleichfalls, wie aus einfacheren complicirte Bildungen hervorgehen.

Auf jedem dieser Wege, wenn wir ihn allein betreten, können wir nur eine sehr unvollständige und unsichere Erkenntniss erlangen. Die Resultate der vergleichenden Anatomie sind unvollständige, weil von den jetzt lebenden Organismen die meisten uns nur annähernd frühere Entwicklungsstufen erhalten zeigen und weil viele Entwicklungsformen überhaupt in lebenden Organismen sich nicht mehr conservirt haben. Nicht minder lückenhaft sind die Resultate der Ontogenie, weil die Entwicklung, welche das Individuum durchläuft, eine stark abgekürzte und vielseitig abgeänderte ist. Wenn wir indessen beide Arten der Untersuchung combiniren und gleichzeitig handhaben, dann sind wir in der Lage, die Lücken vielfältig auszufüllen und, was das Wichtigste ist, die auf dem einen Wege erhaltenen Resultate auf dem andern Wege zu controlliren. Ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Individuums hängen nämlich untrennbar mit einander zusammen, ein Verhältniss, welches auf die Methode der morphologischen Forschung von dem grössten Einfluss werden dürfte.

Es ist ein hohes Verdienst von Haeckel¹⁾ den causalen Zusammenhang zwischen der Ontogenie und Phylogenie zuerst klar hervorgehoben und demselben in seinem biogenetischen Grundgesetz eine feste Fassung gegeben zu haben. Das biogenetische Grundgesetz lehrt, dass »die Ontogenie eine kurze Recapitulation der Phylogenie ist, dass die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, eine kurze gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe ist, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.« Für diese Erscheinung giebt uns das biogenetische Grundgesetz auch die Erklärung, indem es aussagt, dass »die Phylogenese die mechanische Ursache der On-

1) Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen* Bd. II S. 371—422.
— Haeckel, *Anthropogenie: Entwicklungsgeschichte des Menschen*. 1874.

togenese ist, dass die Stammesentwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung alle die Vorgänge bewirkt, welche in der Keimesentwicklung zu Tage treten 1)«.

Dieses Gesetz ist vorzüglich desshalb von der allerhöchsten Bedeutung für die morphologische Forschung, weil es uns die Möglichkeit bietet, über den bloss descriptiven Weg, welchen die Morphologie seither hauptsächlich verfolgt hat, in der Untersuchung hinauszugehen und über das Werden des Organismus zu reflectiren, ohne in leere Phantastereien zu verfallen, vor welchen es uns sichert. Wenn nämlich das biogenetische Grundgesetz richtig ist, dann muss die vergleichend anatomische und die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu ähnlichen und in vielen Fällen zu den gleichen Endergebnissen führen. Wir haben so die Mittel an der Hand, die auf einem Wege erhaltenen Resultate durch Betreten des anderen zu bestätigen und zu controlliren. Wie bei einer Rechnung können wir in vielen Fällen die Probe machen, ob zum Beispiel das durch vergleichend anatomische Betrachtung erhaltene Resultat ein richtiges ist. Wir haben nur die Entwicklungsgeschichte zu befragen. Erhalten wir hier dasselbe Resultat, dann haben wir auch die Gewissheit, dass unsere Rechnung stimmt, dass das Resultat unserer Untersuchung ein richtiges ist. Durch die Erkenntniss des causalen Zusammenhanges zwischen Ontogenie und Phylogenie erhält die morphologische Wissenschaft eine sichere Methode, welche ihr bisher gefehlt hat, und werden an der Hand derselben die gesammelten und die neu herbeizuschaffenden Bausteine zu einem einheitlichen Bau sich ordnen. Hieraus folgt, dass jede biologische Untersuchung gleichzeitig eine vergleichend anatomische und eine entwicklungsgeschichtliche sein sollte, wenn sie dem Ziele, welches die biologische Wissenschaft uns steckt, mit den derzeitigen Hilfsmitteln möglichst nahe kommen will. »Entwicklungsgeschichte« — und ich füge hinzu, in gleichem wenn nicht noch in höherem Maasse vergleichende Anatomie — »sind die wahren Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper.«

In dem hier mitgetheilten Sinne ist die vorliegende Untersuchung ausgeführt und auch dargestellt worden. An vielen Orten wird uns in schlagender Weise die Parallele, welche zwischen

1) Haeckel, Anthropogenie: Entwicklungsgeschichte des Menschen. S. 7.

Ontogenie und Phylogenie besteht, entgegnetreten und uns in den Stand setzen, die Probe auf die Richtigkeit der oben aufgestellten vergleichend anatomischen Schlüsse zu machen. Eine glückliche Beschaffenheit des Untersuchungsobjectes erlaubt es Schritt für Schritt die ontogenetische Entwicklung der Zähne und des Skelets der Mundhöhle zu verfolgen und dieselbe mit phylogenetischen Entwicklungsstufen zu vergleichen, welche theils in der Classe der Amphibien selbst, theils bei den tieferstehenden Wirbelthieren, den Sela-chiern, Ganoiden, Teleostiern und Dipneusten uns erhalten sind. Wie vergleichend anatomische Schlüsse erst durch embryologische Thatsachen wirklich sicher gestellt, und wie umgekehrt embryologische Thatsachen durch Berücksichtigung vergleichend anatomischer Verhältnisse wirklich verstanden werden können, dafür hoffe ich, werden auch die folgenden Untersuchungen ein neuer Beweis sein.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, zu deren Darstellung ich jetzt übergehe, wurden an Larven aus den verschiedensten Entwicklungsstadien von *Siredon pisciformis*, Triton, *Salamandra maculata*, sowie vom Frosch und von *Pelobates* angestellt. Die an den Larven der Anuren gewonnenen Resultate können mit den anderen nicht gleichzeitig beschrieben werden. Die Anuren weichen nämlich in der Entwicklung der Zähne und des Mundhöhlenskelets von den Urodelen nicht unbeträchtlich ab. Während bei diesen die Entwicklungsvorgänge ziemlich unverfälschte sind, haben sie sich bei jenen beträchtlich abgekürzt. Dieser Umstand zwingt mich die an den beiden Ordnungen angestellten Untersuchungen getrennt mitzutheilen. Selbstverständlich werden an erster Stelle die Verhältnisse bei den Urodelen und erst an zweiter diejenigen bei den Anuren beschrieben werden. An diese beiden Abschnitte, welche das Untersuchungsmaterial in sich fassen, schliesst sich ein dritter, in welchem die bei den Urodelen und Anuren erhaltenen Resultate der Untersuchung mit einander verglichen und die aus der Vergleichung sich ergebenden Resultate besprochen werden sollen.

Erster Abschnitt.

Entwicklung der embryonalen Zähne und des Skelets der Mundhöhle der Urdelen.

Hierzu Tafel IV.

Um die ersten Stadien der Anlage der Zähne und der Knochen der Mundhöhle zu beobachten, muss man Embryonen in den letzten Tagen des Eilebens oder Larven gleich nach dem Ausschlüpfen zur Untersuchung wählen. Dieselben sind zu der Zeit noch von sehr geringer Grösse und messen von *Siredon pisciformis* etwa 1 Cm. und von *Triton cristatus* nur 0,8 Cm. Bei ihnen sind noch alle Gewebe, Knorpel- und Bindegewebszellen, besonders aber die oberflächlichste Schicht des Schleimhautepithels mit aufgestapelten Nährstoffen, fettig glänzenden Kügelchen, den sogenannten Dotterplättchen erfüllt und stören diese in vieler Beziehung die Untersuchung, indem sie die Gewebe undurchsichtig machen (Taf. IV Fig. 21—25, 30, 34 y. Taf. V Fig. 9 y).

Die Mundspalte ist äusserlich wenig wahrzunehmen, da die Unterlippe an der Oberlippe dicht anschliesst und ihr beiderseitiges Epithel gleichsam wie aneinander geklebt zusammenhängt. Die Augen sind in allen ihren Theilen angelegt. Das Geruchsorgan steht noch auf dem ersten Stadium seiner Entwicklung und besteht aus zwei kleinen Grübchen, welche dicht vor dem Mundeingang liegen.

Die Untersuchung der Zähne und der Skeletentwicklung bei so kleinen und zarten, weil wenig entwickelten Larven, ist mit technischen Schwierigkeiten verknüpft. Der Besprechung der Befunde schicke ich daher eine Besprechung der Methoden, welche ich bei der Untersuchung angewandt habe, voraus. Derselben lasse ich zunächst eine kurze zusammenhängende Darstellung des Primordialcranium von frisch ausgeschlüpfen Larven folgen, weil eine Kenntniss desselben für die richtige Beurtheilung der Lage des knöchernen Skelets nothwendig ist. An dritter Stelle werde ich dann die Entstehung der Zähne und in einem vierten Abschnitt die Entstehung der einzelnen Deckknochen der Mundhöhle beschreiben.

1. Methode der Untersuchung.

Zerzupfungspräparate sind in jeder Beziehung wenig zu empfehlen, da hierbei die Theile aus ihrem Zusammenhang herausgerissen werden; um so wichtiger ist es, feine Schnitte zu gewinnen. Dieselben wurden theilweise in sagittaler, theilweise in frontaler Richtung angefertigt. Zu dem Zwecke wurden carminisirte Larven oder Theile derselben mittelst Gummiglycerins zwischen erhärtete Leberstückchen eingeklebt und in Brennschmelze erhärtet, so dass Leberstückchen und eingeschlossenes Object eine zusammenhängende Masse bildeten. Eine vorausgehende Entkalkung ist bei jungen Larven nicht nöthig, da die Zähne und der dünne Knochen der Messerklinge keinen Widerstand entgegensetzen. Ueberhaupt unterbleibt dieselbe zweckmässiger Weise, denn die Deutlichkeit der Bilder leidet durch sie, indem die verkalkten Theile besser als im entkalkten Zustand erkannt werden. — Um die Vertheilung der Zähne und um die embryonalen Knochen in ihrer Lage in der Mundschleimhaut kennen zu lernen, ist es nothwendig, die Theile in situ zu studiren und muss man zu dem Zweck zu Aufhellungsmitteln greifen. Zur Herstellung eines tauglichen Präparates wurde an in Spiritus erhärteten Larven das Schädeldach mit dem Rasirmesser abgetragen und das Hirn vollends mit der Nadel entfernt. Durch Eingehen mit der Scheere in die Mundhöhle wurde der Unterkiefer entweder beiderseits oder nur einseitig abgetrennt und in letzterem Falle zur Seite geschlagen. Natronlauge in schwächerer und stärkerer Concentration hellt das Präparat so auf, dass man die verkalkten Theile und die Knorpelpartien am Schädeldach und am Unterkiefer mit der grössten Deutlichkeit erkennen und selbst bei starker Vergrößerung untersuchen kann. An derartigen Präparaten wurde besonders die Skeletentwicklung verfolgt.

2. Die Beschaffenheit des Primordialcranium der Urodelen.

Während über die Entwicklung des Primordialcranium bei den Batrachiern genaue Untersuchungen vorliegen, fehlen solche, soweit mir bekannt ist, für die geschwänzten Amphibien aus der genannten Entwicklungsperiode. Dugès¹⁾ hat dieselbe nicht untersucht und

1) Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges.

Reichert¹⁾ giebt von ihr nur wenige unvollständige und unbestimmte Angaben.

An frisch ausgeschlüpften Larven finde ich die Decke und zum grössten Theile auch die Seitenwände der Gehirnkapsel noch vollkommen häutig, dagegen hat an der Schädelbasis eine Sonderung der Bildungsmasse in Hart- und Weichgebilde stattgefunden. Die Schädelbasis verläuft nahezu horizontal ohne eine bedeutende Krümmung aufzuweisen vom Hinterhauptsloch bis zur Mundöffnung. Wie bei allen Wirbelthieren liegt in ihrem hinteren Theil zwischen dem Ohrlabyrinth jeder Seite ein medianer Zellenstrang, die Chorda dorsalis (Taf. IV. Fig. 28 Ch. Fig. 37). Rechts und links von ihr bemerkt man einen Knorpelbalken (z). Derselbe grenzt unmittelbar an die Chordascheide an, lässt aber deren obere und untere Fläche unbedeckt. Auf der oberen und unteren Fläche des Knorpels und der Chorda liegen ein bis zwei Lagen embryonaler Bildungszellen, dann folgt schon nach unten das zweischichtige Epithel der Mundschleimhaut, nach oben das Gehirn (Taf. IV Fig. 24 u. 28). An der Innenwand der Chordascheide liegt eine einfache Zellschicht: das Chordaepithel, und innerhalb desselben die pflanzenzellenähnlichen Chordazellen, in deren jeder man jetzt noch sehr deutlich einen Kern wahrnimmt. Die jederseits der Chorda gelegene Knorpelmasse verschmilzt vor dem Chordaende zu einer kurzen unpaaren Platte. Nach vorn zerfällt dieselbe wieder in zwei getrennte Balken, welche einander parallel und in geringer Entfernung von einander bis in die Nähe der Oberlippe verlaufen (Taf. I Fig. 31. Taf. IV Fig. 35 u. 37 S. B). Es sind dies die sogenannten seitlichen Schädelbalken Rathke's. Dieselben liegen jederseits an der Innenseite des Auges zwischen ihm und der Hirnbasis. Zwischen ihnen verharrt das Primordialcranium noch eine Zeit lang im häutigen Zustand und findet zwischen ihnen die Einstülpung der Hypophysis statt. Später verbreitern sich die seitlichen Schädelbalken in ihrem vorderen Theile, verschmelzen hier mit einander und bilden die knorplige Grundlage der Ethmoidalregion (Taf. IV Fig. 37). In dem an die Schädelbasis sich anschliessenden Visceralskelet hat sich gleichfalls die Sonderung in die knorpligen Bogen und in die einhüllende Schleimhaut vollzogen (Taf. IV Fig. 35 C. M).

1) Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

In gleicher Weise, wie ich es hier für die Amphibien beschrieben habe, ist auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe auch das Primordialcranium der Selachier, sowie überhaupt aller übrigen Wirbeltiere von den Fischen aufwärts beschaffen, wie dies aus den embryologischen Untersuchungen von Rathke¹⁾, Carl Vogt²⁾ und Gegenbaur³⁾ hervorgeht.

3. Entstehung der primitiven Zähne⁴⁾.

Nach dieser einleitenden Betrachtung wende ich mich zur Schilderung des embryonalen Entstehens der Zähne. Ueber diesen Gegenstand besitzen wir bis jetzt nur eine kurze Mittheilung von Gegenbaur und eine etwas eingehendere Schilderung von S. Sirena.

Ersterer erwähnt in einer Anmerkung seiner Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, dass bei jungen Tritonen und Salamandern jedes Zähnchen eine papillenartige conische Vorrangung bildet, die an der Spitze durch Kalkaufnahme solidificirt ist, gegen die Basis zu in eine weiche homogene Lamelle übergeht, welche die einzelnen Zähnchen untereinander verbindet. Im Innern jedes Zähnchens soll sich eine einzige relativ grosse Zelle mit wenig scharf abgegrenztem Protoplasma und einem ansehnlichen grossen Kerne vorfinden. In der Zahnschubstanz sollen zarte Kanälchen auftreten, welche sich nach innen gegen den

1) Rathke. Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

2) C. Vogt. Embryologie des Salmons. Neuchatel 1842.

3) Gegenbaur. Das Kopfskelet der Selachier etc. Leipzig 1872. Seite 27—30.

4) Literatur.

Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleich. Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. Seite 12. Anmerk.

S. Sirena. Verhandl. der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. 1871. Seite 184.

Rusconi, Dugès, Reichert etc., welche uns eine Beschreibung des Zahnskelets der jungen Tritonen geben, haben den Bau der Zähnchen und ihre Entwicklung nicht untersucht, daher werden ihre Angaben erst später bei der Frage nach der Entstehung des Kopfskelets Berücksichtigung finden. Die Angaben Heinecke's über die Entwicklung der Tritonsähne haben nur auf die Entwicklung der Ersatzzähne Bezug und habe ich über dieselben schon früher referirt.

von der Zelle eingenommenen Hohlraum öffnen. Gegenbaur betrachtet jedes Zähnchen als Abscheideproduct einer Zelle und vergleicht sie insofern mit den sogenannten Hornzähnchen der Froschlaven, mit denen er aber keinen genetischen Zusammenhang annimmt.

Santi Sirena kommt in seiner Arbeit zu wesentlich dem gleichen Resultate. Seine Untersuchungen stellte er, gleich mir, an Larven von Siredon und Triton an. Den über die Zahnentwicklung von Siredon handelnden Passus theile ich bei seiner Kürze hier wörtlich mit:

»Bei Larven, bei denen die Füße noch nicht entwickelt waren, fand ich die ersten Spuren der Zahnpapillen am Unterkiefer. Hier beobachtete ich grosse papillenförmige Zellen, die jede für sich in das Epithel hineinragten und zugleich mit ihrer Basis der den Knorpel überziehenden dünnen Bindegewebsschicht aufsassen, die hier Mucosa und Perichondrium zugleich vertritt. Jede dieser Zellen, die man jetzt schon richtiger Zahnpapillen nennen kann, besitzt einen fein granulirten Inhalt, einen runden Kern von 0,012 mm. und ein Kernkörperchen von 0,0025 mm.«

»Auf diesen Zellen oder Papillen, die anfangs ganz im Mundhöhlenepithel vergraben sind und von aussen in keiner Weise sich bemerklich machen, lagert sich nun eine homogene gelblich gefärbte Schicht ab, die denselben knapp anliegt und die erste Spur des Zahnes, d. h. des Dentins darstellt und je länger, je mehr gegen die Basis der Zelle herabrückt.«

»Zugleich bemerkt man schon in den ersten Zeiten des Auftretens des Zahnes feine Ausläufer der Zelle, die in denselben eindringen und mit seiner Vergrösserung immer deutlicher und zahlreicher werden und im Zahne das Bild von Zahnkanälchen gewähren.«

»Mit der Vergrösserung des Zahnes wird auch die Zahnpapille oder der Odontoblast, wie man dieselbe immer noch heissen kann, länger und schmaler und zugleich gehen auch an Meckel'schen Knorpel Veränderungen vor sich. Hier nämlich entwickelt sich von der umgebenden Bindegewebslage aus der Kieferknochen in Form einer anfangs dünnen Kruste und mit dieser tritt dann der junge Zahn, sobald er die Basis seines Osteoblasten erreicht hat, in Verbindung. Die weitere Entwicklung der Siredonzähne habe ich nicht durch alle Stadien verfolgt und kann ich nur so viel sagen, dass der wachsende Zahn das Epithel bald mit seiner Spitze durchbricht.

Sobald derselbe sich mit dem Kieferknochen in Verbindung gesetzt hat, bilden sich dann auch Communicationen der Höhlen im Knochen und der Zahnhöhle und gelangen wahrscheinlich vom Knochenmark aus Zellen in die Zahnhöhle hinein, die vielleicht auch die Rolle von Odontoblasten spielen. Wenigstens sieht man in grösseren Zähnen statt der einen ursprünglichen Zelle mehrere solche.«

Die gleichen Verhältnisse fand Sirena bei Tritonlarven, von denen er Sagittal- und Frontalschnitte der Kiefer und Zerpupfungspraeparate studierte. Aus seinen Untersuchungen zieht er das Resultat, dass die Zähne der genannten Amphibien nicht in Zahnsäckchen, vielmehr auf freien Papillen der Mucosa entstehen, die von einer einzigen Zelle gebildet werden. Die Zelle soll die Bedeutung einer Bindegewebszelle besitzen und durch eine Kalk aufnehmende Absonderung auf ihrer Oberfläche das Zahnbein bilden. Da die Zähne nicht in ein Zahnsäckchen eingeschlossen werden, soll ihnen der Schmelz fehlen.

Die Darstellung meiner Beobachtungen beginne ich mit einer Beschreibung der Verbreitung der Zahnanlagen. Dieselben finden sich an folgenden Oertlichkeiten in der Mundschleimhaut vor. Am Unterkiefer bemerkt man zwei Streifen von Zahnanlagen, einen äusseren und einen inneren (Taf. I. Fig. 32); der äussere (O. d.) liegt in der Mitte und längs des oberen Randes des Meckel'schen Knorpels, der innere (O. o.) liegt in geringer Entfernung einwärts von ihm auf der Innenseite des Knorpels. Da letzterer in der Mittellinie unterbrochen ist, so zerfällt er in zwei seitliche Gruppen von Zahnanlagen, von welchen jede etwa in der Mitte einer Unterkieferhälfte angetroffen wird.

Wie am Unterkiefer findet sich auch am Schädeldach ein äusserer und ein innerer Streifen von Zahnanlagen, der eine längs des Randes der Mundöffnung, der andere einwärts von ihm und bezeichne ich jenen als Oberkieferzahnstreifen, diesen als Gaumenzahnstreifen (Taf. I. Fig. 31). Der Streifen der Gaumenzähne ist in der Mittellinie ebenfalls unvollständig. Jede der so entstehenden seitlichen Zahngruppen (O. p. Ov.) liegt genau unter den Schädelbalken Rathke's. Sowohl der Gaumenstreifen als auch der innere Zahnstreifen des Meckel'schen Knorpels bestehen aus mehreren hintereinander liegenden Reihen von Anlagen. Für Triton- und Axolotllarven gelten die geschilderten Verhältnisse in gleicher Weise.

In Betreff der Verbreitung der Zähne beschreibt Heinecke an älteren Tritonlarven regellos im Epithel und im Bindegewebe liegende isolirte Zahnspezchen. Er vermuthet, dass hie und da durch irgend welche Anregung Kalksalze unregelmässig in der Intercellularsubstanz des Bindegewebes deponirt werden, dass diese Depositionen unter irgend welchen günstigen Umständen ein isolirtes Spezchen, ja, wenn das Epithel den Ort der Abscheidung erreicht, einen echten Zahn bilden können, unter ungünstigen Umständen dagegen wieder resorbirt werden. Nie habe ich Derartiges in sehr zahlreichen Praeparaten beobachten können, vielmehr ist die Lage der einzelnen Zähne eine durchaus regelmässige und constante und betrachte ich daher diese Befunde als Artefakte, indem wahrscheinlich junge Ersatzzähnen aus der Ersatzleiste durch den Schnitt herausgerissen und zerstreut worden sind.

An frisch ausgeschlüpften Larven sind einige wenige Zähnen bereits vollständig entwickelt, der grösste Theil dagegen ist noch verschieden weit in der Entwicklung begriffen und kann man sich daher auf einer Reihe von Schnitten ein Bild der Entwicklung der primitiven Zähne verschaffen, ohne dass es nöthig ist, noch jüngere Embryonen aus den Eihäuten zu Rathe zu ziehen. Die Kleinheit des Gegenstandes, die noch fast vollkommen zellige Beschaffenheit der embryonalen Gewebe bei geringen Spuren von Zwischensubstanz, Infiltration namentlich der Epithelzellen mit aufgestapelten glänzenden Nährstoffen erschwert in mehrfacher Beziehung die Untersuchung; doch habe ich unter einer grösseren Anzahl angefertigter Praeparate vollkommen überzeugende Bilder erhalten.

Die jüngste Zahnanlage, welche ich beobachtete, ist ein Zellenhäufchen in dem zellenreichen Gewebe der Mundschleimhaut (Taf. IV. Fig. 25 u. 30). Dasselbe liegt dicht unter dem zwei- bis dreischichtigen Epithel der Mundschleimhaut, in welches die nach aussen gelegenen Zellen desselben continuirlich übergehen. In dem Zellenhäufchen macht sich eine Sonderung in einen nach einwärts gelegenen (DK) und in einen peripheren Theil (MS) geltend. Ersterer besteht aus zwei bis vier in einer Reihe hintereinander liegenden Zellen mit grossen Kernen. Namentlich die an der Spitze der Reihe liegende Zelle (B) springt dem Beobachter oft besonders in die Augen, indem ihr Kern vor den übrigen sich meist durch eine etwas beträchtlichere Grösse und durch seine ovale Gestalt auszeichnet. Diese Zelle ist es, welche Gegenbauer sowohl als Sirena

in ihren Schriften besonders hervorheben und von welcher allein sie den ganzen Zahn abgeschieden werden lassen. *Sirena* bezeichnet diese Zelle als Zahnpapille oder *Odontoblasten*. Der periphere Theil des Zellenhaufens (MS) besteht aus zwei Zellenlagen, welche von der freien Fläche her mantelartig den mehr central gelegenen Theil umgeben und nur dessen Basis frei lassen. Die innere Lage bildet einen regelmässigen Zellenkranz oder eine Epithelmembran um die centrale Axe und setzt sich mit einer glatten Linie von ihr ab. Die einzelnen Zellen dieser Membran sind cubisch gestaltet. Nach der freien Schleimhautfläche zu geht der periphere Mantel des Zellenhaufens continuirlich in das Schleimhautepithel über. Während aber die Zellen desselben dicht mit Fettkörnchen etc. gefüllt sind, sind die Zellen des ersteren frei von angesammelten Nährstoffen, indem dieselben wahrscheinlich durch die hier stattgefundene Wucherung aufgebraucht worden sind.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die 3—4 hintereinander im Centrum des Zellenhaufens liegenden Zellen dem Bindegewebe, der periphere Theil dem Schleimhautepithel angehört. An der Zahnanlage betheiligte sich also das mittlere und das obere Keimblatt, ersteres liefert den Dentinkeim, wie wir die im Centrum liegenden Zellen nennen werden, letzteres bildet eine Schmelzmembran, als welche sich der den Dentinkeim einhüllende Zellenkranz weiterhin ausweisen wird. An der Basis des Dentinkeims setzt sich die Zellenwucherung auf die nächste Umgebung fort, bis zum Meckel'schen Knorpel bei den Zahnstreifen des Unterkiefers, bis zu den seitlichen Schädelbalken bei den Gaumenstreifen (Taf. IV. Fig. 30 u. 34).

Auf dem nächst älteren Entwicklungsstadium, wie solches in Taf. IV. Fig. 34 dargestellt ist, sieht man in der Mitte des Zellenhaufens ein Zahnspezichen liegen und zwar über der obersten Zelle des Dentinkeims (β). Mit zahlreichen feinen Ausläufern dringt die Zelle in das dünne Dentinkäppchen ein, wie dieses Gegenbaur und *Sirena* beschrieben haben. Die Spitze des Zahnscherbchens (S) zeigt bereits dieselbe gelbbraunliche Färbung, wie die Spitze der Zähne erwachsener Thiere und lehrt uns auch hier die Prüfung mit Salzsäure, dass die gelbe Schichte sich löst und daher Schmelz ist. Weiterhin verdickt sich um Weniges das Dentinkäppchen durch neu ausgeschiedene Schichten und vergrössert sich zugleich nach abwärts, indem von den übrigen Zellen des Zahnkeims eine homogene Sub-

stanz in membranartig dünner Lage ausgeschieden wird (Taf. IV. Fig. 21 u. 22). In dieselbe dringen keine Zellausläufer hinein. Während dieser Vorgänge hat gleichzeitig auch eine Vergrösserung der ganzen Anlage stattgefunden, indem das Schleimhautepithel noch weiter in die Tiefe gewuchert ist. Innerhalb des vergrösserten Zahnkegels findet man daher, der Vergrösserung entsprechend, sechs und mehr Zellen entweder in einer Reihe hintereinander oder in der breiten Basis auch zu zweien nebeneinander liegen. Die Papille der Primitivzähne hat jetzt ihre definitive Grösse erreicht.

Wenn die Ausscheidung der Zahnsubstanz in membranartiger, dünner Lage bis zur unteren Grenze der Papille vorgerückt ist, so geschieht hier zwischen den dicht gedrängt liegenden Bindegewebszellen eine in horizontaler Richtung erfolgende Anbildung von Zwischensubstanz. Es entsteht so eine Platte, welche in horizontaler Richtung im Bindegewebe liegt und den Zahnkegel trägt (Taf. IV. Fig. 9 u. 23). Sie ist von einem grösseren oder von mehreren Löchern durchbohrt, durch welche die Pulpa mit dem Schleimhautgewebe zusammenhängt. Die Platte ist anfänglich, wie der untere Theil des Zahnkegels, unverkalkt. Erst allmählich rückt die Verkalkung von der Spitze des Zahnes bis zu seiner Basis herab.

Während dieser Vorgänge hat der Zahn auch eine geringe Lageveränderung erlitten. Mit seiner Grössenzunahme ist seine Spitze weiter nach oben gerückt und hat hierbei das Schleimhautepithel zu einem kleinen Hügel emporgewölbt. Endlich durchbohrt er, noch höher gehoben, dasselbe mit seiner Spitze, so dass diese nun frei in die Mundhöhle aus der Epithelumhüllung ein wenig hervorsieht und beim Nahrungserwerb zum Ergreifen und Festhalten kleiner Crustaceen functioniren kann (Taf. IV. Fig. 23 u. 26). Einmal beobachtete ich beim Abstreifen der Epithelhülle von den Zähnen kleiner in dünner Osmiumsäure gelegener Larven, wie die in der Spitze der Epithelhülle gelegene Zelle von einem kurzen Kanale in ihrer Mitte durchbohrt war, dessen Mündung an der unteren Fläche der Zelle weiter, an der äusseren kleiner war. Die Zahnspitze war augenscheinlich durch diese Zelle mitten hindurch gedrungen, und könnte man vielleicht hieraus schliessen, dass auch von dieser Zelle vorzugsweise oder ausschliesslich das Schmelzspitzchen gebildet sei.

Der primitive Zahn besitzt jetzt folgenden Bau (Taf. IV. Fig. 9 u. 23): Ein dünnwandiger Kegel endet in eine einfache Spitze. Der obere Theil des Kegels enthält kleine Zahnbein-

röhrchen, der untere ist ganz homogen. Derselbe verdickt sich an seiner Basis und breitet sich horizontal als eine Platte aus, die mehrfach durchlöchert ist. Die Spitze des Zahnes wird von einer Zelle ausgefüllt. Die übrigen Zellen der Pulpa sind weiter auseinander gerückt und liegen zum Theil der Innenwand des Kegels angeschmiegt. Schon in diesen kleinen embryonalen Zähnen finden sich deutlich die drei für den Zahn charakteristischen Gewebe entwickelt, ein Schmelzspitzchen (S), der von Zahnbeinkanälchen durchzogene Dentintheil (D) und endlich das Cement (C). Zum letzteren gehört der untere Theil des Zahnkegels, welcher keine Dentinröhrchen enthält, und die horizontale Platte, auf welcher er sitzt. Gleich den Zähnen erwachsener Thiere sind auch die Primitivzähne von einer Epithelscheide (H) eingehüllt.

Wie ich hiermit über den Bau der primitiven Zähne zu anderen Resultaten als die mir vorangehenden Untersucher gelangt bin (Gegenbaur sowohl als Sirena lassen sie nur aus Dentin bestehen), so habe ich für sie auch einen anderen Entwicklungsmodus gefunden. Während Sirena die Zähne aus freien, an der Oberfläche der Schleimhaut stehenden Papillen sich entwickeln lässt, habe ich gezeigt, dass die Zahnanlage in die Tiefe der Schleimhaut eingebettet ist und so in gewisser Beziehung eine Analogie mit der Entstehung des Haares aufweist, dessen Papille ja gleichfalls in das Bindegewebe tiefer eingesenkt wird.

An frisch ausgeschlüpften Larven findet auch bereits die Entwicklung jenes Organes statt, an welches hinfert die Entstehung neuer Zähne gebunden ist, ich meine die Entwicklung einer Ersatzleiste. Man bemerkt nämlich auf Querschnitten durch die Zahnstreifen des Unterkiefers oder der Decke der Mundhöhle eine kleine Epithelwucherung, welche einwärts von den primitiven Zahnanlagen liegt und an jener Stelle entspringt, wo diese mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängen (Taf. IV. Fig. 30, 34, E). Auf dem Durchschnitt gewährt sie den Anblick eines Zapfens, welcher in schräger Richtung in das Bindegewebe eingedrungen ist. Da man aber auf einer Reihe von Schnitten stets dasselbe Bild erhält, so folgt daraus, dass in Wirklichkeit die Epithelwucherung die Form einer Leiste besitzt. Ueber ihr bildet dann das Schleimhautgewebe (Bindegewebe und Epithel) eine deckelartige Falte. Hie und da sieht man eine kleine, aus zwei bis drei Zellen bestehende Papille

vom Bindegewebe aus in die Epithelleiste eindringen und dergestalt die jüngste Zahnanlage bilden (Taf. IV. Fig. 21).

Je älter die zur Untersuchung dienenden Embryonen sind, um so deutlicher und um so grösser wird die Ersatzleiste und kann man jetzt an ihrer Aussenseite zwei bis drei Zahnanlagen hintereinander auf verschiedenen Stufen der Entwicklung antreffen (Taf. V. Fig. 1, 2). Die Neubildung von Zähnen ist schon bei den jüngsten Larven eine ungemein lebhaft, wie wir im folgenden Theile noch weiter sehen werden. Wie bei ausgebildeten Thieren verändern die sich entwickelnden Zähnchen ihren Platz in der früher geschilderten Weise, indem sie sich von der Leiste abschnüren und allseitiger in das Bindegewebe einsenken. Ein parallel der Leiste angefertigter Längsschnitt gewährt daher ein Bild, wie es in Tafel IV Figur 27 dargestellt ist. Unter dem dreischichtigen Epithel der Mundschleimhaut liegt ein dünner Bindegewebsstreifen. Unter diesem Deckel folgt die Ersatzleiste und senken sich von ihr eine Anzahl Epithelzapfen noch weiter in das Bindegewebe. Im Innern derselben sieht man die jüngsten Zahnspezichen über einer zellenreichen Papille liegen.

Wenn wir auf die vorgeführten Thatsachen jetzt einen Rückblick werfen und die embryonalen Zähne mit denjenigen der ausgewachsenen Thiere und der Selachier vergleichen, so treten uns verschiedene Punkte entgegen, welche auf die Parallele zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung der Organe Licht verbreiten. Während bei dem ausgewachsenen Axolotl und bei den Salamandrinen die Zahnreihen in der Mundhöhle abweichend gelagert sind, lassen sich hierin ihre Larven von einander nicht unterscheiden. Es sind bei beiden die jungen Zähnchen vollkommen nach jenem Schema angeordnet, welches ich auf Grund vergleichend anatomischer Betrachtungen für die ursprüngliche Lagerungsweise aufgestellt habe. Sowohl am Unter- als am Oberkiefer finden sich bei den Larven zwei Zahnstreifen vor, welche einander parallel dicht hintereinander stehen und einen doppelten Bogen bilden.

Zu demselben Resultate führt uns eine Vergleichung der Form der Zähne. Die embryonalen Zähnchen von Siredon sind durch nichts von den Zähnchen der Tritonlarven unterschieden. Während bei den ausgewachsenen Salamandrinen die Zähne in zwei Zinken auslaufen, nach einwärts gekrümmt sind und in Krone und Sockel zerlegt werden können, sind die embryonalen Zähnchen einspitzig, der

Kegel ist gerad gestreckt und lässt eine Scheidung in einen oberen und in einen unteren Theil äusserlich nicht erkennen. Sie gleichen hierin den Zähnen der Gaumenknochen und des Operculare von Axolotl. Eine Zusammenstellung der entwicklungsgeschichtlichen mit den vergleichend anatomischen Thatsachen lehrt uns mithin, dass die Stellung und Form der Zähne bei Axolotl die phylogenetisch ältere ist, welche ontogenetisch sich auch bei den höher entwickelten Salamandrinen vorübergehend nachweisen lässt.

Wenn wir ferner die Embryonalzähnen der Urodelen mit den Schleimhautzähnen der Selachier vergleichen, so bietet die Basalplatte dieser Anknüpfungspunkte an die dünne Platte, welcher der Zahnkegel der Urodelen aufsitzt (Taf. I. Fig. 15 mit Taf. IV. Fig. 9 u. 23). Beide liegen horizontal in der Mundschleimhaut und sind an ihrer unteren und oberen Fläche von Bindegewebszellen umgeben, denen sie ihre Entstehung verdanken, beide enthalten keine Zellen als Knochenkörperchen eingeschlossen, beide vermitteln die Befestigung der Zahnkrone im Integument.

Ein weiterer wichtiger Punkt, auf welchen ich besonders die Aufmerksamkeit hinlenken möchte, ist die Zeit des embryonalen Auftretens der Zähne. Bei den Urodelen treten nämlich an jenen Stellen, wo später der Vomer, das Palatinum und das Operculare liegen, die Zähnen früher als die ihnen zur Unterlage und zur Stütze dienenden Skeletknochen auf. Sie sind daher vorübergehend, gleich den Zähnen der Selachier, nur in der Mundschleimhaut befestigt. Mit ihrer Basis stehen sie dicht über dem Meckel'schen Knorpel oder den seitlichen Schädelbalken. Diese Zeitfolge in der Entstehung der Zähne und der Skeletknochen verdient unsere höchste Beachtung. Vergleichend anatomische Betrachtungen zeigen nämlich, dass die Zähne die phylogenetisch älteren, die Schädelknochen dagegen die jüngeren Bildungen sind, da die Selachier noch ein durchaus knorpeliges Cranium, aber doch schon Schleimhautzähne in sehr reicher Entfaltung besitzen. Mit dieser Thatsache stimmen nun wieder die hier bei den Urodelen beobachteten entwicklungsgeschichtlichen Befunde vollkommen überein und offenbart sich in dieser Uebereinstimmung wieder die schon mehrfach hervorgehobene Parallele, welche zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung und Aufeinanderfolge der Organe besteht.

Noch in einer anderen Beziehung ist diese Thatsache von

Wichtigkeit, insofern sie uns den Schluss gestattet, dass wir in der Zahnbildung der geschwänzten Amphibien ursprüngliche, ziemlich unverfälschte Verhältnisse vor uns haben.

4. Entstehung des Embryonskelets und Umwandlung desselben in das bleibende Skelet.¹⁾

Das Skelet der Mundhöhle der Urodelenlarven hat schon früh die besondere Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt, weil die dünnen Knochenlamellen des Dentale und Operculare, des Intermaxillare, Vomer und Palatinum eine sehr reiche Zahnbewaffnung aufweisen und dieses bei so kleinen, kaum 1 Cent. grossen Geschöpfen als etwas höchst Auffälliges erscheinen muss. Um so bemerkenswerther ist es, dass Niemand der Untersucher die Beziehung der Zähne zur Skelettbildung erkannt hat und durch sie zu weiteren Untersuchungen angeregt worden ist. Ich kann dies mir nur dadurch erklären, dass früher das Augenmerk der Forscher mehr auf das Thatsächliche, als auf die Verknüpfung der Thatsachen gerichtet gewesen ist.

Eine Zusammenstellung der Beschreibungen und der Ansichten, zu welchen die früheren Untersucher über das Mundhöhlenskelet der Tritonen gelangt sind, werde ich erst am Schlusse dieses Kapitels geben und beginne ich daher gleich mit der Darstellung der eigenen Beobachtungen. Dieselben lassen sich zweckmässiger Weise in drei Theile sondern, von welchen der erste die Entstehung des Embryonskelets, der zweite die Umwandlung

1) Literatur.

Rusconi. *Amours des Salamandres aquatiques et développement du tétard de ces Salamandres depuis l'oeuf jusqu'à l'animal parfait.* Milan 1821.

Cuvier. *Recherches sur les ossemens fossiles T. V. II^e Partie.* Seite 410.
Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.* Paris 1835.

Reichert. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes etc.* Königsberg 1838.

Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* Pavie 1854.

Gegenbaur. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.* Leipzig 1862.

desselben in das bleibende Skelet, der dritte die allgemeinen Resultate umfasst.

a) Entstehung des Embryonalskelets.

Das beste Verfahren, um sich über das embryonale Skelet der Mundhöhle Aufschluss zu verschaffen, besteht, wie erwähnt, darin, den Unterkiefer oder die Decke der Mundhöhle von in Alkohol erhärteten, am besten aber frischen Larven, in Natronlauge aufzuhellen. Bei Anwendung dieser Methode finde ich an frisch ausgeschlüpften Triton- und Axolotllarven folgende Verhältnisse vor.

An der äusseren Seite und am oberen Rande des Unterkiefers liegt dicht auf dem Meckel'schen Knorpel jederseits ein Streifen verkalkten Gewebes (Taf. I. Fig. 32. Od. Taf. IV. Fig. 20). In der Mittellinie stossen die beiden Streifen nahe aneinander, sind aber nicht verschmolzen, sondern durch eine kleine Spalte getrennt. Der Streifen ist ungemein dünn, zart und biegsam und überall von zahlreichen grösseren und kleineren Löchern durchbohrt. Er ist daher weniger eine Lamelle als ein zartes Netzwerk von sklerosirtem, verkalktem Gewebe; dasselbe nimmt die vorderen zwei Drittel des Unterkiefers ein. An seinem medialen Ende sitzt ein fertig ausgebildeter Zahn mit seiner Basis fest. Seitlich von ihm bemerkt man in dem aufgehellten Gewebe noch zwei bis drei weitere verkalkte Zahnspezichen (x), deren Basis aber noch nicht ausgebildet ist und die in Folge dessen mit dem Knochenstreifen auch noch nicht in Verbindung getreten sind.

Bei Betrachtung des Unterkiefers von seiner unteren Seite erblickt man einen zweiten, gitterförmig durchbrochenen Knochenstreifen, der am proximalen Ende des Knorpels an seiner unteren und inneren Seite liegt und nicht ganz bis zu seiner Mitte vorwärts reicht. Derselbe trägt keine Zähne (Taf. I. Fig. 32 Oa.).

Drittens endlich finden sich an der Innenseite und in der Mitte jedes Unterkieferbogens in der Mundschleimhaut drei fertig ausgebildete Zähnen vor, welche mit ihrer Basis einem Knochenblättchen aufsitzen und durch dasselbe untereinander zusammenhängen (Taf. I. Fig. 32 Oo. Taf. IV. Fig. 18). Seitwärts und nach innen von dieser Zahngruppe liegen noch einige weitere Zahnspezichen frei im Schleimhautgewebe, die aber nur mit ihrem oberen Theile ausgebildet sind (Taf. IV. Fig. 18, x).

Wie schon die Lagerung dieser drei am Unterkiefer beschrie-

benen Bildungen zeigt, mit Sicherheit aber ihre Weiterentwicklung lehrt, haben wir in dem schmalen Knochenstreifen an der Aussenseite des Meckel'schen Knorpels, welcher einen Zahn trägt, das Dentale in seiner Anlage vor uns; die an zweiter Stelle beschriebene Lamelle ist das eben angelegte Angulare; die drei mit ihrer Basis verschmolzenen Zähne stellen das Operculare vor.

An der Decke der Mundhöhle (Taf. I. Fig. 31) bemerkt man auf demselben Stadium am Eingang der Mundhöhle der Lage nach dem Intermaxillare entsprechend, jederseits zwei Zähnchen. Die Basis der Zähnchen ist noch nicht ausgebildet, und sind sie daher nur locker in der Mundschleimhaut befestigt. Unter den seitlichen Schädelbalken Rathke's, also entsprechend der oben beschriebenen Lage der Gaumenzahnstreifen, liegen zwei sehr kleine Knochenblättchen (Taf. I. Fig. 31, Ov. Op.). Von diesen ist das vordere (Taf. IV. Fig. 19, Ov.) das kleinste und trägt nur einen einzigen, seiner Mitte aufsitzenden Zahn, das an seine hintere Begrenzung sich anschliessende Blättchen ist ein wenig grösser und trägt in seinem vorderen Theil (Op.) nebeneinander zwei Zähnchen, während es im Uebrigen nackt ist (O. pt.). In ihrer Beschaffenheit gleichen die zwei Knochenblättchen vollkommen dem oben beschriebenen Operculare des Unterkiefers. Median von ihnen sind wieder einige lose der Schleimhaut eingebettete und noch nicht vollständig entwickelte Zahnspezichen anzutreffen. Wie die weitere Entwicklung bestätigen wird, ist das vordere Knochenblättchen der Vomer, das ihm sich anschliessende stellt in seinem vorderen Theile die Anlage des Palatinum, mit seiner hinteren zahnfreien Hälfte das Pterygoid vor. An der Stelle der noch unentwickelten Zähnchen des Oberkieferzahnstreifens entstehen später die Intermaxillaria, von den Maxillaria selbst sind weder die Zähne zu der Zeit angelegt noch ist ein Bildungstreifen des Knochens wahrzunehmen. Auch vom Parasphenoid zeigt sich noch keine Spur. Beide Knochen treten erst viel später auf.

An Embryonen, die kurz vor ihrem Auskriechen aus den Eihüllen herauspräparirt wurden, beobachtete ich noch etwas jüngere Entwicklungsstadien dieser Theile. Mit dem Streifen des Dentale war noch kein Zahn verwachsen. Das Operculare bestand nur aus zwei mit ihrer plattenartig verbreiterten Basis verschmolzenen Zähnchen (Taf. IV. Fig. 5). Anstatt des als Vomer gedeuteten Knochenblättchens mit seinem Zahne sah ich auf der einen Seite nur einen

Zahn, dessen Basis etwas plattenförmig verbreitert war (Taf. IV. Fig. 7), auf der anderen Seite einen Zahn, dessen Spitze zwar verkalkt, dessen Basis dagegen erst in unverkalktem Zustand vorgebildet war (Taf. IV. Fig. 8). An der Stelle des Palatinum lagen zwei mit ihrer Basis verschmolzene Zähnchen (Taf. IV. Fig. 6).

Den hier geschilderten Befund zeigen Triton-, Salamander- und Axolotllarven in völlig gleicher Weise und ist hier besonders hervorzuheben, dass auch die Larven der Salamandrinen, wie junge und alte Axolotl, ein Operculare am Unterkiefer besitzen. Dasselbe hatten wir ja beim ausgewachsenen Thiere in der vergleichend anatomischen Untersuchung vermisst.

Wenn man die jetzt angelegten Knochen nach ihrer Beschaffenheit untereinander vergleicht, so kann man dieselben in drei Gruppen eintheilen. Zu der einen Gruppe gehört der Vomer, das Palatinum und das Operculare; dieselben bestehen ein jedes aus einigen wenigen untereinander verbundenen Zähnchen. Zu der zweiten Gruppe rechne ich das Dentale und das später auftretende Intermaxillare und Maxillare. Dieselben sind aus einem sehr zarten Netzwerk von feinen Knochenbälkchen zusammengesetzt und tragen auf ihrem die Mundhöhle begrenzenden Rande die Zähnchen. Die Knochen der dritten Gruppe gleichen den vorhergehenden, davon abgesehen, dass sie gar keine Zähne tragen. Hierher zählt das Angulare, das mit dem Palatinum jetzt noch zusammenhängende Pterygoid und endlich das spät erst zur Entwicklung gelangende Parasphenoid. Indem ich jetzt Schritt für Schritt die Vergrößerung dieses embryonalen Skelets der Mundhöhle verfolge, werde ich an der hier gegebenen Eintheilung festhalten und zunächst das Wachstum des Vomer, Palatinum und Operculare genauer schildern.

(Entwicklung des Vomer, Palatinum und Operculare.) Bei Untersuchung einer grösseren Anzahl von Larven, welche im Alter nur wenig verschieden sind, bemerkt man, wie an die aus zwei bis drei Zähnchen bestehenden Knochenblättchen successive ein Zahn nach dem andern sich anfügt und wie hierdurch, entsprechend der Zahl der Zähne, auch die Grösse derselben continuirlich wächst. In Tafel IV, Figur 5, 18, 3, 4 sind vom Operculare von Axolotllarven eine Reihe solcher verschiedener Stadien dargestellt. In Figur 5 besteht dasselbe aus zwei Zähnchen, in Fig. 18 aus drei, in Fig. 3 aus zehn und in Fig. 4 aus vierzehn Zähnchen.

Das derart erfolgende Wachsthum der einzelnen Knochen findet an ganz bestimmten Stellen statt. Wenn man nämlich, um die Schleimhautossificationen zu erblicken, den Unterkiefer oder die Decke der Mundhöhle mit Natronlauge aufhellt, so sieht man an der inneren Seite des Operculare, Vomer und Palatinum die Spitzen noch unentwickelter Zähnchen in dem umgebenden Schleimhautgewebe liegen (Taf. IV. Fig. 13, 15, 18). Indem dieselben sich entwickeln, vergrößert sich der Knochen an seiner inneren Seite, während die äussere Seite unverändert bleibt. Die Art und Weise, wie dies geschieht, kann man recht gut an den aufgehellten Praeparaten verfolgen. Während die vom Knochenrand am weitesten abstehenden Zahnanlagen nur ein Kalkspitzchen darstellen, ist bei den ihm am nächsten liegenden auch die Basis des Zahnes in unverkalktem Zustande schon vorgebildet. Dieser noch häutige Theil des Zahnkegels hängt nun oft mit dem Knochenrand durch einzelne Streifen unverkalkten aber sklerosirten Gewebes zusammen. Verkalkt dieses, so hat sich der Knochen wieder durch Hinzufügung eines Zahnplättchens vergrößert. Mit dieser Beobachtung stimmt im Ganzen die Mittheilung Gegenbaur's überein, dass jedes Zähnchen als eine papillenartige conische Vorrangung gebildet sei, die an der Spitze durch Kalkaufnahme solidificirt ist, gegen die Basis zu in eine weiche homogene Lamelle übergeht. Die letztere soll etwas dünner als die verknöcherte Spitze der Zähnchen sein und die einzelnen Zähnchen unter einander verbinden. Ich weiche nur insofern von dieser Darstellung ab, als ich nie eine grössere Anzahl Zähne durch eine membranöse Platte verbunden finde, denn die Verkalkung derselben tritt sofort ein, wenn einige Zähnchen unter einander in Zusammenhang getreten sind. Die jüngst hinzugefügten Zähnchen erkennt man leicht daran, dass sie Vorsprünge an dem Innen- und Seitenrande der Knochen bedingen. So sieht man in den Figuren 3, 4, 13 und 18 am Knochenrand einzelne quadratische Plättchen (u), deren jedem eine Zahnspitze aufsitzt, frei hervorragen. Zuweilen hängt ein solches Plättchen nur durch eine dünne Brücke verkalkten Gewebes mit dem übrigen Knochen zusammen (Taf. IV. Fig. 3, 4, u). Auch kommt es in einzelnen Fällen vor, dass ein ganz fertig gebildetes Zähnchen isolirt im Schleimhautgewebe dem Knochen dicht anliegt (Taf. IV. Fig. 3, v). Bei einer Vergrößerung seiner Basalplatte wird es mit demselben verschmelzen.

Ein solcher, aus einer grösseren Anzahl von Zähnen zusammen-

gesetzter Knochen ist sehr zerbrechlich, indem er zwischen der Basis der Zahnkegel von zahlreichen Löchern (t) durchsetzt wird. Wenn man ihn von seiner unteren Seite betrachtet, so erblickt man an der Stelle, wo ein Zahn sitzt, meist eine grössere oder mehrere kleinere Oeffnungen, durch welche die Pulpa mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängt.

Einen weiteren Einblick in die Beschaffenheit dieser so interessanten Zahnplatte und ihres Wachstums erhält man durch Betrachtung dünner Durchschnitte (Taf. V. Fig. 1, Oo). Man erblickt dann an dem inneren Rande der Knochen eine Zahnersatzleiste und an ihr verschieden weit entwickelte Zahnspezichen und man erkennt, wenn man die durch Aufhellung in Natronlauge erhaltenen Bilder hiermit zusammenhält, dass die Ersatzleiste es ist, welche das Wachsthum des Operculare, Vomer und Palatinum vermittelt, indem von ihr aus junge Zähne den alten sich anfügen. Auf dem Durchschnitt gewährt das Knochenblättchen selbst folgendes charakteristisches Bild (Taf. IV. Fig. 26). Die Zahnkegel auf seiner Oberfläche sind vollständig ausgebildet, sie haben das Epithel der Mundschleimhaut hügelartig emporgehoben und mit ihrer Spitze durchbohrt. An ihrer Basis sind sie unter einander verschmolzen und gehen hier in etwas dickere verkalkte Gewebstheile (C) über, die in horizontaler Richtung auf dem Knorpel dicht aufliegen. Zwischen ihnen befinden sich Oeffnungen, durch welche die Zahnpulpa mit dem unterliegenden Gewebe in Verbindung tritt. Die Knochenblättchen lagern in einem zellenreichen Gewebe und sind ihrer oberen und ihrer unteren Fläche Zellen dicht angeschmiegt.

Aus den angeführten Befunden lässt sich die Art und Weise, wie das Operculare, der Vomer und das Palatinum entsteht und sich vergrössert, mit Sicherheit erkennen. Schon früher habe ich auseinander gesetzt, wie an jedem embryonalen Zahne drei Gewebe, nämlich Schmelz, Dentin und Cement sich unterscheiden lassen und wie das Cement die Basis des Kegels und ausserdem noch eine kleine, horizontal gelegene Platte bildet, durch welche die Zahnkrone in der Schleimhaut befestigt ist. Berücksichtigt man diesen Bau des Zahnes und vergleicht mit ihm einen der genannten Knochen, dann wird man sich überzeugen, dass die durchbrochene Lamelle, welcher die Zähne aufsitzen, einzig und allein aus verschmolzenen Basalplättchen von Zähnen besteht, oder mit anderen

Worten, der Vomer, das Palatinum und das Operculare sind weiter nichts als eine Gruppe von Zähnen, die an ihrer Basis verkittet sind. Die Kittsubstanz, oder das Knochengewebe, welches freilich noch keine Zellen eingeschlossen enthält, ist Zahncement. Mit diesem Resultate stimmt auch das Wachstum der Knochen, wie es oben geschildert wurde, vollkommen überein. Die Zahnplatten wachsen durch Hinzutritt neuer Zähnchen. Diese entwickeln sich an einer Ersatzleiste, welche am Innenrand jeder Platte liegt und verschmelzen durch ihren Cementtheil mit ihren Vorgängern. Je älter die Larven werden, um so grössere Zahnplatten finden wir (Taf. I Fig. 1, 2) und können dieselben 30—50 Zähnchen auf ihrer Oberfläche tragen. Dieselben stehen alternirend in schrägen Reihen und nehmen mithin jene Stellung ein, welche man die quincunxförmige genannt hat.

Wegen dieser so charakteristischen Entstehung bezeichne ich den Vomer, das Palatinum und das Operculare von jungen Axolotl und von jungen Salamandrinen als Zahnknochen. Zusammen bilden sie ein Zahnskelet, eine Bezeichnung, die zuerst Reichert gebraucht hat und die ich hier adoptire.

Vergleicht man mit diesen embryonalen Befunden die in der ersten Abtheilung dieser Schrift zusammengestellten Thatsachen, so findet man eine auffallende Uebereinstimmung der Zahnknochen der Tritonen und des Axolotl mit dem Vomer, Palatinum und Operculare von *Siren lacertina*. Obwohl ich leider nicht in der Lage war, dieselben histologisch zu untersuchen, so bin ich doch ziemlich fest davon überzeugt, dass letztere einzig und allein aus verschmolzenen Zähnen bestehen und dass sie durch Hinzutritt neuer Zähne an ihrem inneren Rand sich vergrößern. Wenn dies der Fall ist, so ist uns in *Siren lacertina* eine phylogenetische Entwicklungsform des Amphibienstammes erhalten, welche uns noch im ausgewachsenen Zustand eine Bildung zeigt, welche bei den übrigen Amphibien nur in ihrer Ontogenie vorübergehend auftritt.

(Entwicklung des Dentale, Intermaxillare und Maxillare.) Die Entwicklung der embryonalen Knochen der zweiten Gruppe, zu welcher ich das Dentale, Intermaxillare und Maxillare gestellt habe, vollzieht sich nur theilweise in der hier angeführten Weise. Wir haben bereits oben gesehen, wie bei Embryonen kurze

Zeit vor dem Verlassen der Eihüllen die Anlage des Dentale an der Aussenseite des Meckel'schen Knorpels als zarter Knochenstreifen nachzuweisen ist. Derselbe trägt ursprünglich keine Zähne. An frisch ausgeschlüpften Larven entwickeln sich aber solche in der Schleimhaut und treten mit seinem oberen Rande in Verbindung. An 1 Cm. langen Larven trägt das mittlere Ende des Dentale einen Zahn; an wenig älteren Thieren sieht man indessen bald einen zweiten, dritten, vierten und sofort dem oberen Knochenrand aufsitzen. Das Hinzutreten eines neuen Zahnes geschieht immer zur Seite seines Vorgängers. Hierdurch erleidet das Dentale in seiner Form Veränderungen, indem jetzt seinem oberen Rande ein neuer die Zähne tragender schmaler Knochenstreifen hinzugefügt ist. Während die zuerst gebildete Lamelle vertical gestellt ist, lagert der neu hinzutretende Streifen horizontal auf dem Knorpel. Bei Betrachtung des Unterkiefers von oben bemerkt man daher nur den zahntragenden Theil des Dentale, wie dies auf Tafel IV in Figur 10 dargestellt ist. Ueberall wo ein Zähnchen sitzt, ist derselbe breiter, schmaler zwischen zwei Zähnchen. Der Streifen vergrössert sich seitlich, der Ausdehnung der Zahnreihe entsprechend.

Das Intermaxillare tritt später als das Dentale auf. Es erscheint an 1,2 Cm. langen jungen Larven zunächst als ein sehr kleines dreiseitiges Knochenblättchen, welches an der Aussenseite des Oberkieferrandes liegt (Taf. IV Fig. 16). In einiger Entfernung einwärts von ihm trifft man im Schleimhautgewebe auf zwei Zahnspitzchen (x), deren unterer Theil noch in der Entwicklung begriffen ist und welche mit der Anlage des Intermaxillare noch in keiner Beziehung stehen. An älteren Larven hat sich das dreiseitige Blättchen im Ganzen vergrössert und sind Zähne mit ihm in Verbindung getreten. Taf. IV Fig. 14 zeigt uns ein solches Stadium von 1,3 Cm. langen Axolotllarven. Die nach oben gelegene Spitze des Intermaxillare hat sich beträchtlich verlängert und bildet den Processus nasalis. An seinem Mundhöhlenrand sind drei Zähnchen befestigt und bilden in gleicher Weise wie am Dentale einen schmalen in horizontaler Richtung verlaufenden Knochenstreifen. Bei älteren Larven vergrössert sich der Knochen und mit ihm gleichen Schritt haltend die Zahnreihe, indem neue Zähne seitlich hinzugefügt werden.

Das Maxillare tritt sehr spät auf zu einer Zeit, wo das Intermaxillare schon eine ansehnliche Grösse erreicht hat. Seine

erste Anlage beobachtete ich an einer Axolotllarve von 2 Cm. Länge (Taf. IV Fig. 11). Hier lag seitlich vom Zwischenkiefer ein ganz kleines Knochenblättchen aussen am Eingang in die Mundhöhle, also auf der Gesichtseite des Schädels. Es stand noch nicht mit einem Zahne in Verbindung, dagegen bemerkte man unter ihm in der Mundschleimhaut locker befestigt die Spitze eines noch in der Entwicklung begriffenen Zähnchens (x). Dasselbe lag in der Verlängerung der Zahnreihe des Intermaxillare. An älteren Larven vergrössert sich die Anlage des Maxillare nach rückwärts, wobei ein Zähnchen nach dem andern von vorn nach hinten mit ihm sich verbindet. An 2,5 Cm. langen Axolotl zählte ich deren zehn.

Wie aus der Darstellung hervorgeht, tragen ursprünglich das Dentale, Intermaxillare und Maxillare eine einfache Zahnreihe. Dieses Verhältniss ändert sich aber bald, indem zwischen zwei der älteren Zähnchen von hinten je ein neues sich anfügt (Taf. IV Fig. 31 u). Hierdurch vergrössert sich der horizontale Knochenstreifen, welcher in der Mundschleimhaut liegt, in gleicher Weise, wie der Vomer etc. wächst. Die jüngst hinzugetretenen Zähnchen springen wie dort vom Innenrand des Streifens mit ihrer quadratischen Basalplatte hervor (u). Die Zahnreihe ist der Art eine doppelte geworden. Es wird dieses Wachsthum, wie bei den Knochen der ersten Gruppe, durch eine Ersatzleiste vermittelt, welche am Rand des Ober- und Unterkiefers sich befindet (Taf. V Fig. 1, E).

Aus den hier angeführten Thatsachen sehen wir, wie das Dentale, Maxillare und Intermaxillare aus zwei verschiedenen Theilen sich zusammensetzen. Der zuerst gebildete Theil liegt auf der Gesichtfläche des Schädels im Cutisgewebe. Er ist daher eine Ossification des äusseren Integuments. Aus ihr entsteht die vertical gestellte Lamelle des Ober- und des Zwischenkiefers, der Processus nasalis, und die den Meckel'schen Knorpel von aussen einschneidende Lamelle des Dentale. Der später gebildete Theil liegt in der Mundhöhle. Er entsteht in gleicher Weise wie der Vomer, das Palatinum und Operculare durch Verschmelzung der Basalplättchen von Zähnen und ist mithin eine Ossification der Schleimhaut. Aus ihr geht der Processus palatinus des ausgebildeten Maxillare und Intermaxillare hervor. Somit gelangen wir zu dem Endergebniss, dass die am Mundhöhlenrand gelegenen Knochen durch eine Ossification des Integumentes und durch eine Ossification der Mundschleimhaut, welche miteinander verschmelzen, gebildet werden.

(Entwicklung des Angulare, Pterygoids und Parasphenoids.) Die Knochen der dritten Gruppe, das Angulare, Pterygoid und Parasphenoid, bieten in ihrer Entwicklung wenig bemerkenswerthes dar. Das Parasphenoid gehört mit zu den am spätesten auftretenden Knochen (Taf. I Fig. 33, Taf. IV Fig. 36 O. ps). Ich beobachtete es zur Zeit, wo das Maxillare sich bildet, als eine dünne gitterförmig durchbrochene Lamelle von ovaler Gestalt. Sie bedeckte fast den ganzen Zwischenraum an der Schädelbasis zwischen Vomer, Palatinum und Pterygoid. Das Pterygoid (Taf. I Fig. 33, Taf. IV Fig. 36 O. pt), hängt, wie wir schon früher hervorgehoben haben, ursprünglich mit dem Palatinum zusammen und erhält sich dieser Zusammenhang auch noch bei älteren Larven. Es verläuft hier unter dem Boden der Augenhöhle als zarter Knochenstreifen schräg nach aussen und rückwärts bis zum Quadratknorpel. Die Stellung des letzteren ist für die Tritonenlarven eine sehr bemerkenswerthe, indem sie von dem ausgebildeten Zustande abweicht und uns embryonal ein Verhältniss vorführt, welches wir im vergleichend anatomischen Theil bei den am niedrigsten stehenden Amphibien, bei Siren, Proteus, Menobranchus und Axolotl vom erwachsenen Thiere beschrieben haben. Der Quadratknorpel verläuft nämlich von dem Knorpel der Labyrinthregion entspringend noch in schräger Richtung weit nach vorn, so dass die Articulationsfläche für den Unterkiefer, wenigstens bei den Salamandrinen, weniger weit nach hinten liegt, als beim ausgewachsenen Thiere.

Der dritte Knochen dieser Gruppe, das Angulare, kann seiner Lage nach als Integument- und als Schleimhaut-Ossification gedeutet werden. Aus später zu erörternden Gründen zähle ich es zu den Integument-Ossificationen.

Was die histologische Beschaffenheit dieser zahnlosen Knochenblättchen betrifft, so bestehen sie einzig und allein aus sklerosirtem und verkalktem Bindegewebe und enthalten keine Zellen eingeschlossen; sie bilden dicht unter dem Epithel dünne und biegsame, von zahlreichen grösseren und kleineren Löchern netzartig durchbrochene Lamellen.

Zum besseren Verständniss der Art und Weise, wie die bis jetzt einzeln für sich betrachteten Knochen im Zusammenhang angeordnet sind, gebe ich noch zum Schluss dieses Abschnittes eine kurze Schilderung von der Beschaffenheit des Mundhöhlenskelets in zwei der wichtigsten Larvenstadien. — Auf einem jüngeren Stadium, wie solches auf Taf. IV Fig. 37 von einer 1,8 Cm. langen Axolotl-

larve dargestellt ist, begrenzt den oberen Rand der Mundöffnung jederseits nur ein Intermaxillare (O. i.), welches etwa sechs Zähne trägt. Ein Maxillare und Parasphenoid fehlt noch. Hinter ihm liegen in bogenförmiger Anordnung die Gaumenknochen, ein Vomer (O. v) mit etwa acht Zähnen und ein grösseres Knochenstück, das in seiner vorderen Hälfte (O. p.) eine Anzahl Zähne trägt, nach rückwärts dagegen zahnlos ist und mit diesem Theil (O. pt.) bis an den Quadratknorpel stösst. Dieser Knochen vereinigt in sich die Elemente des Palatinum und des Pterygoids und muss daher als Pterygopalatinum gedeutet werden.

Auf einem älteren Stadium, ich lege der Beschreibung eine Axolotllarve von 2,5 Cm. Länge zu Grunde (Taf. IV. Fig. 36), ist der Oberkieferbogen durch die Entwicklung eines Maxillare vervollständigt. Dieses und das Intermaxillare tragen eine längere doppelte Reihe von Zähnen. Die Mitte der Schädelbasis bedeckt ein dünnes Parasphenoid. Der Vomer und das Pterygopalatinum haben sich bedeutend vergrössert und ist die Oberfläche von beiden etwa mit je 30 Zähnen bedeckt. Zwischen Maxillare und Vomer bemerkt man die innere Nasenmündung (γ). Der Unterkiefer ist aus dem Meckel'schen Knorpel und drei Belegknochen, einem Dentale, Operculare und Angulare zusammengesetzt (Taf. IV Fig. 29).

b) Umwandlung des Embryonalskelets in das bleibende.

An dem Skelet der jungen Urodelenlarven, wie es in dem vorhergehenden Abschnitt beschrieben worden ist, müssen zahlreiche Veränderungen vor sich gehen, ehe es die bleibende Beschaffenheit beim erwachsenen Thier erlangt. Die Prozesse, welche diese Umwandlung bewirken, sind, vom Weiterwachsthum abgesehen, hauptsächlich von zweierlei Art. Einmal finden an den Zähnen sowohl als auch an den Knochen Resorptionsvorgänge in ganz bestimmter Weise statt, und zweitens combiniren sich hiermit Lageveränderungen von knorpeligen und von knöchernen Theilen.

Resorptionsvorgänge kann man am Embryonalskelet schon in einer sehr frühen Zeit und an sehr kleinen Larven beobachten. Auch hier empfiehlt sich besonders die Untersuchung der Theile in situ und Aufhellung des Präparates mit Natronlauge. Bei Anwendung dieser Methode sieht man an ungefähr 2 Cm. langen Axolotllarven, deren Palatinum und Vomer etwa je 15, deren Oper-

culare etwa 20 Zähne trägt, wie der äussere Rand der genannten Knochen an einzelnen Stellen eigenthümlich beschaffene Contouren darbietet (Taf. IV Fig. 32 u. 33 f.). Hie und da zeigt derselbe tiefe Einbuchtungen, die wieder mit kleinen bogenförmigen Einsprünge besetzt sind. Hierdurch erscheint der Knochenrand wie ausgenagt. In den Buchten bemerkt man in zahlreichen Fällen kleine isolirte Zahnspezchen (α) in der durch Natronlauge aufgehellten Schleimhaut. Als in der Entwicklung begriffene Zähne können dieselben nicht gedeutet werden, da an dem Aussenrand der Knochen solche nie neu entstehen. Auch auf mechanischem Wege durch die Präparation können sie nicht von der Innen- nach der Aussenseite der Knochen gelangt sein. Die kleinen Zahnspezchen im Schleimhautgewebe lassen sich daher nur als noch nicht resorbirte Theile von Zähnen betrachten, deren Basis durch Resorptionsvorgänge aufgelöst ist. Hierfür sprechen auch die so charakteristisch gestalteten Defecte am äusseren Knochenrand, welche vollkommen Howship'schen Lacunen gleichen.

Unsere Vorstellung von der Beschaffenheit der so eigenthümlichen embryonalen Zahnplatten des Vomer, Palatinum und Operculare erfährt hierdurch eine wesentliche Erweiterung. Wir finden, wie der innere und der äussere Knochenrand ein ganz entgegengesetztes Verhalten darbieten. Am inneren Knochenrand liegt eine Ersatzleiste, hier entstehen fortwährend neue Zähne. Indem dieselben untereinander und mit ihren Vorgängern verwachsen, bewirken sie eine Vergrösserung der Zahnplatte. Am äusseren Rande dagegen wird Knochen- und Zahngewebe aufgelöst und hierdurch eine Reduction der den Knochen zusammensetzenden Zähne herbeigeführt. Oder mit andern Worten, von innen wächst, von aussen verkleinert sich die Zahnplatte. — Bei *Siren lacertina* werden die hier geschilderten Vorgänge wahrscheinlich noch beim erwachsenen Thiere am Vomer, Palatinum und Operculare stattfinden, sodass eine Untersuchung derselben auch in der Beziehung wünschenswerth erscheint.

Es liegt auf der Hand, dass bei diesem Process entweder die Zahnplatte oder die Ersatzleiste ihre Lage allmählich verändern muss. Das erstere scheint mir das ursprüngliche Verhältniss zu sein. Die Ersatzleiste behält ihre Lage bei, die Zahnplatte dagegen rückt in demselben Maasse nach aussen, als an ihrer inneren Seite sich neue Zähne anfügen. Ihrer Vergrösserung wird durch eine am

äusseren Rande stattfindende Resorption ein bestimmtes Ziel gesetzt und dadurch ihr sonst unbeschränktes Wachsthum regulirt. Ein Analogon hierzu bietet uns die Lageveränderung, welche die Zähne der Sela-chier erleiden. Wie schon früher angeführt ist, bewegt sich die Schleimhaut, welche die Zähne trägt, über den Kieferknorpel wie über eine Walze nach aussen. Auch hier werden an der Innenseite des Kieferknorpels Zähne neugebildet und an der Aussenseite wieder resorbirt. Denken wir uns daher die Basalplatten der Hai-fischzähne nur ein wenig vergrössert und mit einander verschmolzen, so erhalten wir eine Bildung, welche vollkommen den Zahnplatten am Gaumen der Urodelenlarven gleicht und wie diese ihre Lage verändert.

Dass die Resorption des Knochen- und Zahngewebes bei den kleinen Larven bereits schon durch die Ostoklasten bewirkt wird, erscheint mir sehr wahrscheinlich. Zum ersten Male habe ich solche bei 6 Cm. langen Larven von *Salamandra mac.* in Lücken von unvollständig resorbirten Zähnen auf Durchschnitten durch die Kiefer- und Gaumenknochen vorgefunden (Taf. V Fig. 2. β . Fig. 3).

Die Veränderungen, durch welche die beschriebenen Resorptionsvorgänge die definitive Gestaltung des Mundhöhlenskelets herbeiführen, sind für die Salamandrinen bedeutender als für Axolotl. Bei letzterem unterscheidet sich das ausgebildete Skelet vom embryonalen nur dadurch, dass die vielreihige in eine zweireihige Zahnstellung reducirt ist und dass das Palatinum vom zahnlosen Pterygoid sich losgelöst hat. Zu welcher Zeit diese Veränderungen erfolgen, war ich aus Mangel von älteren Larven nicht in der Lage festzustellen. Die älteste der untersuchten Axolotllarven maass 4 Cm. in der Länge. Ausser einer Zunahme in der Grösse der Knochen und in der Zahl der ihnen aufsitzenden Zähne war eine Abweichung von früheren Befunden nicht wahrzunehmen. Pterygoid und Palatinum hängen noch untereinander zusammen. Indem somit die Reduction des Zahnbesatzes und die Lostrennung des Palatinum wohl erst bei älteren Thieren erfolgt, erklärt sich die früher hervorgehobene abweichende Darstellung Cuvier's und Owen's vom Zahnbesatz des Vomer, Palatinum und Operculare, sowie die Angabe, dass der vordere Theil des Pterygoids Zähne trage. Genannte Forscher werden nur jugendliche Formen untersucht haben, wofür die Abbildung des Axolotlschädels in Cuvier's Ossemens fossiles, welche Owen copirt hat, spricht.

Bei *Salamandra mac.* und bei Triton habe ich den Eintritt und den weiteren Verlauf der den fertigen Zustand herbeiführenden Veränderungen in den wichtigsten Punkten verfolgen können. Bei einem Landsalamander von 6,2 Cm. Länge bilden die Gaumenknochen noch wie bei jüngeren Larven einen dem Kieferrand parallelen Bogen (Taf. I Fig. 3), in ihrer Form und Beschaffenheit aber haben sie Veränderungen erlitten. Während der Vomer (O. v.) nach rückwärts über und über mit Zähnchen bedeckt ist, ist seine vordere äussere Fläche auf eine kleine Strecke zahnlos. Augenscheinlich sind hier lebhaftere Resorptionsvorgänge thätig gewesen, welche indessen nur die Zahnkegel, nicht aber ihre Basis und das die Zähne untereinander verkittende Cement betroffen haben. Dieser Process ist von hoher Bedeutung, indem er zur Entstehung eines selbständigen von der Zahnbildung nicht mehr abhängigen Knochengewebes führt. — Ferner ist das kleine Palatinum (O. p.) auf der einen Seite des Schädels vom Pterygoid abgelöst. Letzteres (O. pt.) läuft nach vorn spitz zu; ersteres besitzt nach hinten und aussen einen stark ausgeprägten Rand, ein Zeichen, dass hier eine Resorption in erhöhtem Maasse stattgefunden hat. Auf der andern Seite des Schädels ist das Palatinum mit dem Pterygoid noch durch einen dünnen Knochenbalken in Verbindung. — Am Unterkiefer endlich ist das Operculare in einen dünnen Knochenstreifen mit 1—2 Zahnreihen umgewandelt. Der äussere Rand ist mit Howship'schen Lacunen bedeckt.

Bei einer etwas älteren Larve eines Landsalamanders (von 6,6 Cent. Länge) ist die ganze äussere Fläche des Vomer zahnfrei; am inneren Rand desselben, wo allein die Zähne sich noch erhalten haben, stehen sie alternierend in zwei Reihen etwa wie beim ausgewachsenen Axolotl. Das Palatinum ist beiderseits vom Pterygoid vollständig getrennt und hat sich zwischen beiden der Zwischenraum mehr vergrössert. In der Gegend des Operculare sind keine Zähne mehr wahrzunehmen. Man findet daselbst nur noch einen sehr dünnen schmalen Knochenstreifen mit ausgezacktem äusserem Rande. Die Ersatzleiste hat sich augenscheinlich rückgebildet, während die Resorptionsvorgänge nach wie vor stattfinden. Dieselben führen endlich, wie zur Auflösung der Zähne, so auch zur schliesslichen Auflösung des ganzen Operculare. Wenigstens konnte ich bei einem 9 Cm. langen Salamander kein selbständiges Knochenstück an der Stelle des Operculare mehr nachweisen und schliesse

ich hieraus auf seine vollständige Rückbildung, da ich Umstände, welche auf eine Verschmelzung mit dem Dentale oder Angulare hindeuten könnten, nicht aufgefunden habe.

Aehnliche Resultate lieferte mir die Untersuchung älterer Tritonlarven. Bei einem 3,5 Cm. langen Exemplar (Taf. I Fig. 33) waren Palatinum und Pterygoid noch mit einander verbunden, bei einer 4 Cm. langen Larve dagegen (Taf. I Fig. 4) war die Trennung auf beiden Seiten schon eine vollständige geworden. Howship'sche Lacunen und isolirt im Schleimhautgewebe liegende noch nicht resorbirte Zahnspezchen zeigten auch hier wieder die Art und Weise des Processes an, durch welchen die Trennung des Pterygopalatinum in zwei isolirte Stücke herbeigeführt worden war. An noch älteren Larven ist am Unterkiefer von dem ursprünglich vorhandenen zahntragenden Operculare keine Spur mehr wahrzunehmen.

Eine Ergänzung zu den soeben beschriebenen Bildern, welche durch Natronlauge aufgehellte Präparate liefern, geben uns Durchschnitte durch entkalkte zahntragende Knochen. Um die Beschaffenheit eines solchen auf einem älteren Entwicklungsstadium kennen zu lernen, diene als Beispiel ein frontaler Durchschnitt durch den Vomer einer 5,5 Cm. langen Salamanderlarve, wie solcher auf Taf. V Fig. 2 dargestellt ist. Man findet hier im Schleimhautgewebe einen stärkeren Knochenstreifen, welcher hie und da in seiner Grundsubstanz ein Knochenkörperchen eingeschlossen enthält. Auf seiner oberen Fläche sitzen nach einwärts drei Zahnkegel, von welchen der mittlere nur an der Basis vom Schnitt getroffen ist. Während der nach innen gelegene Zahn vollkommen intact ist, zeigt der ausen liegende eine defecte Stelle, in welcher vielkernige Zellen liegen. Ein äusserer dünnerer Theil des Knochens ist von Zähnen entblösst. Eine Ersatzleiste, durch welche das Wachsthum des Knochens mit vermittelt wird, liegt an seinem Innenrand und bemerkt man an derselben ein schon ziemlich weit entwickeltes Zahnspezchen.

Mit den Veränderungen am embryonalen Skelet, welche hauptsächlich durch Resorptionsprocesse herbeigeführt werden, verbinden sich noch weiter Umbildungen, welche in einer Verlagerung der einzelnen Theile bestehen. Während bei jungen Larven der Quadratknochen schräg nach vorn gerichtet ist und die Articulationsfläche für den Unterkiefer fast in der Mitte des Schädels liegt (Taf. I Fig. 3, 4 u. 33), ändert sich dies bei älteren Larven. Der Quadratknochen

nimmt eine mehr quere Stellung zur Längsaxe des Kopfes ein, das Unterkiefergelenk wandert weiter nach rückwärts. Im Zusammenhang hiermit sehen wir das vom Palatinum losgelöste Pterygoid gleichfalls seine Stellung verändern, indem es mit seiner vorderen Spitze (dem Processus maxillaris) seitwärts rückt. Während dieselbe ursprünglich schräg nach einwärts gerichtet ist, blickt sie beim erwachsenen Thiere schräg nach aussen. So vollzieht sich bei der Larvenentwicklung der Salamandrinen unter unsern Augen ein Process, den wir bei der Untersuchung niederer und höherer Amphibienformen in seiner phylogenetischen Entwicklung bereits kennen gelernt haben.

Die weiteren Veränderungen bestehen in einer allmählich sich vollziehenden Verlagerung der Gaumenknochen, indem besonders das Palatinum weiter nach der Mittellinie des Schädels und nach rückwärts wandert, und ist hiermit die Metamorphose des embryonalen in das ausgebildete Skelet vollendet. Dies ist bei einem 9 Cm. langen Landsalamander etwa der Fall. Hier besitzen die einzelnen Knochen im Grossen und Ganzen die Lage wie beim ausgewachsenen Thiere; dagegen ist die Zahnstellung noch eine zweizeilige. Da ich noch ältere Thiere nicht untersucht habe, so habe ich den Uebergang der mehrreihigen in die einreihige Zahnstellung und die hiermit zusammenhängende Entstehung des Processus dentalis nicht verfolgen können.

c) Allgemeine Resultate.

Die über die Entwicklung des Mundhöhlenskelets der Urodelen angestellten Beobachtungen erlauben uns nach zwei Seiten allgemeinere Betrachtungen anzustellen. Einmal gewähren sie uns in die innige Beziehung, welche zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung der Organe besteht, einen Einblick, und zweitens lehren sie uns für einen Theil des Mundhöhlenskelets eine Art der Entstehung, welche mir für die Genese des Kopfskelets überhaupt von Bedeutung zu sein scheint.

Um den ersten Punkt recht zu würdigen, will ich hier einen Vergleich zwischen den wichtigsten Befunden des vergleichend anatomischen und des entwicklungsgeschichtlichen Theiles anstellen, indem ich hierdurch zu zeigen hoffe, wie nothwendig für das Verständniss organischer Formen es ist, gleichzeitig beide Wege der

Forschung einzuschlagen. Zugleich wird sich bei diesem Vergleich zeigen, wie durch Anwendung beider Methoden man eine Controlle seiner Untersuchungsergebnisse auszuüben vermag.

In dem Kapitel, welches über die Stellung der Zähne handelt, war ich durch vergleichende Betrachtung zu dem Schluss gelangt, dass die vielreihige Zahnstellung auf den Knochen die primäre, die zwei- und einreihige dagegen aus dieser abzuleiten sei. Ich ging hierbei von der Thatsache aus, dass der Vomer, das Palatinum und das Operculare bei Siren vollständig von Zähnen bedeckt sind, während sie bei Axolotl zwei, bei den Salamandrinen dagegen nur eine Zahnreihe aufweisen, dass ferner Siren und Axolotl in ihrer ganzen Organisation niedriger stehende Formen als die Salamandrinen sind. Da nun die einreihige aus der vielreihigen Zahnstellung, aber nicht diese aus jener sich ableiten liess und für diese Differenzirung Anpassungsbedingungen als veranlassende Momente aufgefunden werden konnten, so mussten wir die vielreihige als die ursprüngliche, die einreihige als eine erst später erworbene Stellung beurtheilen. Der Schluss war um so mehr gestattet, als das Ergebniss mit der phylogenetischen Aufeinanderfolge der untersuchten Amphibienspecies (Siren, Axolotl, Salamandrinen) im Einklang stand. Dieser auf Vergleichung beruhende Schluss hat nun im entwicklungsgeschichtlichen Theile dieser Untersuchung seine Bestätigung gefunden. Denn bei den untersuchten Salamandrinen tritt überall ursprünglich eine vielreihige Anordnung auf und aus dieser bildet sich erst secundär die einreihige aus.

Bei einem Vergleich der Lagerung der Gaumenknochen bei den verschiedenen Amphibienarten liess sich der Satz aufstellen und in vieler Hinsicht begründen, dass die bogenförmige Anordnung der Knochen die primäre sei und dass aus ihr durch Differenzirung die abweichenden Knochenlagen bei den Derotremen, Salamandrinen und Anuren hervorgegangen seien. Auch für dieses durch anatomische Vergleichung gewonnene Resultat ist der embryologische Beweis geliefert worden. Wir haben gesehen, wie auf früheren Entwicklungsstadien Axolotllarven und Salamandrinenlarven zunächst einander völlig gleichen. Bei beiden bilden Vomer, Palatinum und Pterygoid hinter dem Kieferbogen einen diesem parallelen zweiten Bogen. Während aber im Laufe der embryonalen Entwicklung bei jenen die Lagerung der Gaumenknochen nahezu die gleiche bleibt, erleidet sie allmählich

bei diesen eine bedeutende Veränderung, bis schliesslich die so abweichende Bildung beim ausgewachsenen Thiere entstanden ist.

Die nach den einzelnen Amphibienordnungen verschiedene Stellung des Quadratknorpels habe ich im vergleichend anatomischen Theil als eine Reihe von Entwicklungsstadien beschrieben und den Satz aufgestellt, dass ursprünglich der Quadratknorpel schräg nach vorn zur Längsaxe des Primordialcranium gerichtet gewesen sei und dass dem entsprechend die Articulationsfläche für den Unterkiefer weit nach vorn gelegen habe. Bei den Salamandrinen lässt sich dieser Process in seiner Entwicklung verfolgen und hierdurch die Richtigkeit des früher aufgestellten Satzes beweisen.

Ausser diesen drei besonders in die Augen springenden Beispielen zeigt uns noch eine Reihe weiterer Thatsachen von mehr beschränkter Bedeutung, wie Embryologie und vergleichende Anatomie sich gegenseitig ergänzen und ein tieferes Verständniss einer jeden derselben erst erlangt wird, wenn man beide gleichzeitig berücksichtigt. So lässt es sich zum Beispiel nur durch die vergleichende Anatomie verstehen, warum bei den Larven der Salamandrinen ein zahntragendes Knochenstückchen, welches später sich rückbildet, am Unterkiefer auftritt. Denn dieselbe lehrt uns, dass es eine von den niedriger stehenden Amphibienformen ererbte Bildung ist, indem sie zeigt, wie Siren und Axolotl dauernd ein Operculare besitzen. Dagegen liefert uns auf der andern Seite erst wieder die Entwicklungsgeschichte den Beweis, dass bei Triton cristatus das Vomeropalatinum wirklich zwei Knochen in sich vereint, und bestätigt so die Deutung, welche vergleichend anatomische Erwägungen nahe legten. Ebenso eröffnet uns erst die Entwicklungsgeschichte ein richtiges Verständniss für jene Thatsache, dass bei Proteus und Menobanchus jederseits nur zwei Gaumenknochen vorhanden sind, von welchen der letzte auf seinem vorderen Abschnitte Zähne trägt. Zwar konnten wir schon im vergleichend anatomischen Theil das letzte Knochenstück als Pterygopalatinum deuten, indem wir im vorderen zahntragenden Abschnitt das Homologon des Palatinum, im hinteren zahnlosen Theile das Homologon des Pterygoids erblickten. Dagegen liess sich nicht entscheiden, ob auch in dieser Bildung die niedriger stehenden Formen den ursprünglichen oder einen erst erworbenen Zustand uns erhalten haben. Hier führt uns wieder die Embryologie auf den richtigen Weg. Sie macht uns mit der bemerkenswerthen

Thatsache bekannt, dass bei den Larven von Axolotl und von den Salamandrinen Pterygoid und Palatinum ursprünglich ein einziges Knochenstück, ein Pterygopalatinum, bilden und dass aus diesem erst secundär durch Trennung zwei besondere Skelettheile entstehen. Durch Vorführung dieser Thatsachen leitet sie uns nothwendiger Weise zu dem Schluss, dass ursprünglich alle Amphibien ein einfaches Pterygopalatinum besessen haben und dass dieser primäre Zustand in den durch Kiemen athmenden Amphibien, Proteus und Menobranchus, sich phylogenetisch jetzt noch nachweisen lässt.

Ein zweites Resultat von allgemeinerem Interesse, zu welchem die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung uns geführt hat, ist die Erkenntniss der Art, in der ein Theil der Knochen des Mundhöhlenskelets entstanden ist. Es wurde durch dieselbe gezeigt, wie eine Anzahl in der Schleimhaut gelegener Zähnchen mit ihren Basalplatten verschmelzen und wie hierdurch kleine Zahnplatten gebildet werden, die wir als die Anlage des Vomer, Palatinum und Operculare betrachten müssen. Diese Zahnplatten wachsen an ihrem inneren Rand durch Ausbildung neuer Zähne und werden am Aussenrand wieder durch Resorption verkleinert. Weiterhin wurde gezeigt, wie auf einer noch späteren Entwicklungsstufe im Schleimhautgewebe eine zum Theil zahnlose Knochenplatte angetroffen wird. Dieselbe ist dadurch entstanden, dass die Resorption nur den oberen Theil der Zahnkegel betroffen, das ihre Basis verkittende Cement aber übrig gelassen hat. Zahncement ist so zu einem selbstständigen Knochen geworden; oder mit anderen Worten, aus verschmolzenen Zähnen, aus einer Zahnplatte, ist eine Knochenplatte entstanden. Wie dieselbe auch späterhin noch vielfach durch die auf ihr festsitzenden Zahnbildungen in ihrer äusseren Beschaffenheit bestimmt wird und in Folge der Entstehung neuer Zähne wächst, hat der vergleichend anatomische Theil dieser Untersuchung uns gezeigt und erinnere ich hier noch einmal an die poröse Knochenmasse, welche bei Axolotl den Gaumenknochen in Form eines schmalen Streifens aufgelagert ist, und an den Processus dentalis der Salamandrinen, jene leistenförmige Verdickung der Knochenoberfläche, deren Entstehung sich auf eine Anhäufung von Zahncement zurückführen und mit der Umwandlung der vielreihigen in die einreihige Stellung der Zähne in Zusammenhang bringen lässt.

Dieselbe Art der Entstehung wurde, wie für die Gaumenknochen, so auch für einen Theil des Dentale, Maxillare und Intermaxillare aufgefunden. Wie im ersten Theil dieser Untersuchung hervorgehoben worden ist, kann man namentlich an den zwei letztgenannten Knochen drei miteinander verbundene Lamellen, einen Processus palatinus, dentalis und einen Processus nasalis unterscheiden. Der Processus palatinus entsteht wie die Gaumenknochen durch eine Verschmelzung embryonaler, in mehreren Reihen stehender Zähne untereinander. Der Processus dentalis durch Verschmelzung von Cementtheilen, indem die mehrreihige in die einreihige Zahnstellung übergeht. Der Processus nasalis hat einen anderen Entstehungsmodus, indem er eine Ossification des Integumentes ist. Wir gelangen somit zu dem Resultate, dass am Mundhöhlenrand Integument- mit Schleimhautossificationen sich verbinden und dass letztere in gleicher Weise aus Verschmelzung von Zähnen wie die Gaumenknochen zu erklären sind.

Wie das Pterygoid, Parasphenoid und Angulare sich zu diesem Entwicklungsmodus verhalten, soll in einem späteren Abschnitt erörtert werden.

Wenn ich in der angeführten Weise einen Theil der Deckknochen der Mundhöhle aus verschmolzenen Zähnchen ableite, so soll hiermit nicht gesagt sein, dass nun zum Beispiel die Gaumenknochen der Salamandrinen in ihrer fertigen Form nur aus verschmolzenen Cementtheilen zu erklären seien. Vielmehr müssen wir aus der Form des fertigen Knochens schliessen, dass, sowie durch unvollständige Resorption von Zähnen eine Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden ist, dieselbe sich nun auch selbstständig weiter entwickelt, verdickt und verbreitert, indem sie angrenzendes Schleimhautgewebe in den Verknöcherungsprocess mit hineinzieht. Mit anderen Worten: der in seiner ersten Entstehung von Zahnbildungen ableitbare Knochen wird zu einer selbstständigen Bildung, die in ihrer eigenen Richtung sich fortentwickelt und nur zum Theil noch in ihrer Form von den Zähnen bestimmt wird, so lange diese sich nicht völlig auf der Knochenoberfläche rückgebildet haben.

Durch die Erkenntniss, dass ein Theil der Skeletknochen aus Zahnbildungen hervorgegangen ist, gewinnen wir in die Genese des knöchernen Schädels und seine Stellung zum Cranium der Knorpel-

fische einen neuen Einblick. Bisher musste eine vergleichend anatomische Betrachtung des Mundhöhlenskelets mit den Knochenfischen und Amphibien abschliessen. Bei diesen Gruppen treten die Knochen scheinbar plötzlich und unvermittelt auf; durch die hier mitgetheilten Beobachtungen ist es uns ermöglicht, die vergleichende Betrachtung auf niedere Verhältnisse auszudehnen und in den Zahnbildungen der Selachier die ersten Anfänge der in höheren Classen zu solchem Umfang gediehenen Skeletbildungen zu erkennen.

d) Geschichtlicher Ueberblick.

An die Darstellung meiner eigenen Beobachtungen schliesse ich einen geschichtlichen Ueberblick über die Arbeiten früherer Untersucher und muss ich hierbei etwas ausführlicher verfahren, da merkwürdiger Weise die widersprechendsten Angaben über die Beschaffenheit sowohl als auch über die Zurückführung des Mundhöhlenskelets der Larven in das der älteren Thiere gemacht worden sind. Durch eine genaue geschichtliche Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der strittigen Punkte hoffe ich am sichersten zur Klärung des so interessanten Gegenstandes beizutragen.

Das Mundhöhlenskelet der Urodelenlarven ist schon von verschiedenen Seiten bearbeitet worden. Der erste, welcher die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf dasselbe in mehreren Arbeiten gelenkt hat, ist Rusconi, dem wir überhaupt die ersten eingehenden Mittheilungen über die Organisation der Larven der geschwänzten Amphibien zu verdanken haben. Von einer jungen Tritonlarve giebt er in seinen *Amours des Salamandres aquatiques* eine ziemlich getreue Abbildung aus dem Stadium, wo die Maxillaria noch nicht angelegt sind. Er beschreibt ¹⁾, dass bezahnte Intermaxillaria, welche in der Mittellinie miteinander verwachsen sind, die vordere Begrenzung der Mundhöhle bilden und dass jederseits hinter denselben eine Knorpelplatte (unser Vomer und Pterygopalatinum) sich nach rückwärts erstreckt und mit conischen Punkten (Zähnchen) dicht besetzt ist. Die Platten sollen im Larvenleben die Stelle der noch fehlenden Maxillaria vertreten und nennt er sie daher *os maxillaires temporels*. Später sollen sie sich mit der Entstehung der eigentlichen Maxillaria allmählich in die bleibenden Palatina

1) Man vergleiche mit der Schilderung Taf. I. Fig. 83.

umwandeln. Ihre Benennung als Maxillaires ist daher eine sehr überflüssige. Die Entstehung des Pterygoids ist ihm entgangen, ebenso der Umstand, dass sein os maxillaire temporel jederseits aus zwei Platten (Vomer und Pterygopalatinum) besteht.

In seinem späteren Werke über die Entwicklung des Landsalamanders widerruft Rusconi diese in vielfacher Hinsicht richtigen früheren Angaben und gelangt zu einer ganz irrigen Auffassung über das Verhältniss des embryonalen zum bleibenden Mundhöhlenskelet. Seiner Beschreibung legt er das auch bildlich wiedergegebene Skelet einer schon sehr weit entwickelten Larve zu Grunde, bei der Maxillaria und Intermaxillaria schon den Mundrand begrenzen. Hinter ihnen beschreibt er ganz richtig jederseits zwei mit Zähnen dicht besetzte Knochenblättchen. Dagegen bestreitet er jetzt fälschlicher Weise ihre Umwandlung in das bleibende Vomer und Palatinum und nennt sie daher *Palatins transitoires*. Nach seinen Angaben soll sich nämlich ausser den zahntragenden Blättchen noch jederseits ein echtes Palatinum, welches keine Zähne trägt, am Gaumengewölbe unmittelbar hinter den Intermaxillaria vorfinden und sollen seinem inneren Rande die *Palatins transitoires* aufgeklebt sein. Diese lässt Rusconi nun späterhin erweichen und verschwinden, die wahren Palatina dagegen lässt er sich ausdehnen und nach rückwärts eine mit Zähnen besetzte Verlängerung treiben¹⁾. Hinter diesen Verlängerungen sollen späterhin zwei kleine Knöchelchen (unsere Palatina) entstehen, welche seitlich dem Parasphenoid aufsitzen und weiter nicht benannt werden. Ich kann die so merkwürdigen Angaben von Rusconi mir nur so entstanden denken, dass er den bei älteren Thieren zahnlosen äusseren Theil des Vomer für ein besonderes Skeletstück, für ein wahres Palatinum angesehen, den zahntragenden inneren Theil fälschlicher Weise von ihm getrennt und als ihm nur lose aufsitzendes Palatin transitoire gedeutet hat. Die Bildung des Pterygoids hat Rusconi auch hier nicht erkannt. Ueber das Verhalten des Quadratknorpel zum übrigen Cranium bei Larven und bei erwachsenen Thieren giebt er in seiner Darstellung des Landsalamanders eine treffende Bemerkung nebst erläuternden Abbildungen. Bei den Larven, sagt er, sind die zwei Stücke, welche den Unterkiefer tragen, nach vorwärts geneigt, beim

1) Der Vomer der Salamandrinen wird vielfach, wie auch hier von Rusconi, als Palatinum benannt.

Erwachsenen dagegen bilden sie einen rechten Winkel mit der Medianlinie des Schädels.

Eine kurze Note über das Mundhöhlenskelet der Salamandrinen giebt Cuvier in seinen *Ossemens fossiles*, indem er kurz auf die Bedeutung desselben aufmerksam macht. »Der Kopf der Wassersalamander im Larvenstadium«, sagt er, »zeigt Verschiedenheiten, welche besser untersucht zu werden verdienten, als es mir in Mitten so vieler anderer Geschäfte möglich war. So sind die Knochen, welche ich Vomer nenne, weniger an die Basis der Nasenlöcher befestigt und anstatt eine einzige Zahnreihe zu tragen, sind sie über und über mit Zähnen besetzt. Die Maxillaria sind weniger entwickelt etc.; Alles Umstände, welche wir bei Axolotl wiederfinden werden und welche sich sogar in Spuren bis zu Siren verfolgen lassen.«

Unstreitig die genauesten Angaben und die richtigste Deutung des Kopfskelets der Tritonlarven hat Dugès in seiner sorgfältigen Untersuchung über die Osteologie und die Myologie der Batrachier gegeben. Die Stellung des Quadratknorpels beschreibt er wie Rusconi: »Derselbe ist mehr nach vorwärts geneigt als beim Erwachsenen, so dass der Unterkiefer im Verhältniss kürzer ist und der Kiemenapparat mehr Raum unter dem Cranium findet.« Ebenso beschreibt und deutet er richtig die zwei hinter dem Maxillare gelegenen, vollständig bezahnten Knochenblättchen als Vomer und Palatinum und erwähnt zuerst, dass die in mehreren Reihen stehenden Zähne später zu einer Reihe reducirt werden. Dagegen sind Dugès' Angaben über die Entwicklung des Pterygoids unrichtige. Den äusseren und hinteren Rand des bezahnten Palatinum lässt er in einen Cartilage pterygoidien übergehen und bis an den Quadratknorpel reichen. An der unteren und inneren Seite dieses Cartilage pterygoidien (unseres Pterygoids) soll sich später das innere oder wahre Pterygoid als dreieckiges Knochenstück entwickeln. Der Cartilage pterygoidien soll sich nach und nach verschmälern und sich schrittweise von hinten nach vorn vom Palatinum, mit welchem er zuerst zusammenhing, ablösen. Dugès ist zu dieser falschen Darstellung dadurch geführt worden, dass er den zahnlosen Theil unseres Pterygopalatinum für einen Knorpelstreifen hält und aus ihm den knorpelichen Processus pterygoideus des Primordialcranium sich entwickeln lässt; während in Wirklichkeit das knöcherne Pterygoid in der oben von mir beschriebenen Weise aus ihm entsteht.

Beim Unterkiefer lässt Dugès unser Operculare nicht resorbirt werden, er deutet es vollkommen willkürlich als Supraangulare und lässt es später mit dem Dentale verschmelzen. Unser Angulare beschreibet er als Operculo-Angulare.

Am ausführlichsten hat Reichert das Mundhöhlenskelet der Salamandrinen behandelt. In seiner Arbeit über die vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien hat er ihm ein besonderes Kapitel gewidmet, betitelt: »Das Zahnskelet der Schleimmembran bei den jungen Tritonen.« Da in diesem Kapitel in mancher Beziehung Anklänge an die von mir vortragene Auffassung und Bedeutung des Mundhöhlenskelets sich finden, ziehe ich es bei der eigenthümlichen Schreibweise des Verfassers vor, anstatt zu referiren, den betreffenden Passus wörtlich mitzutheilen:

Das Zahnskelet der Schleimmembran bei den jungen
Tritonen.

§ 69. Um die freie Ansicht der genannten Knorpel des Wirbelskelets zu gewinnen, ist es nöthig, die Schleimhaut von denselben wegzupräpariren. Bei dieser Operation treffen wir auf zahnartige Knochenspitzen, welche sich vorzüglich an dem vordersten Theile der Schädel- und auch an der Gesichtsbasis aufgehäuft haben; ausserdem sind sie auch an der innern Fläche des Meckel'schen Knorpels zu finden. Ant. Dugès nennt die ersteren, welche er im späteren ausgebildeten Zustande beobachtete, den Appareil ptérygomérien und zählte sie somit zu seinen Kopfknochen des Wirbelsystems. Es ist nothwendig, dass wir die Entwicklungsgeschichte dieser Theile vor dem weiteren Verfolge der härteren Gebilde des Wirbelsystems näher betrachten, um dann entscheiden zu können, wofür der jetzt sich entwickelnde Apparat zu halten ist.

Zuvörderst müssen wir wiederholen, dass wir ausser den besprochenen Bildungsmassen des Wirbelsystems niemals noch andere Anhäufungen von seinem Blastema an der inneren Fläche der Kopfvisceralröhre gesehen haben. Es zieht sich vielmehr die blosse Schleimmembran längs der inneren Seite der Schädelbasis und der Visceralbogen, liegt daselbst lose an und nur an einzelnen Stellen, namentlich wo Oeffnungen sich befinden, ist sie fester mit den Gebilden des serösen Blattes verbunden. Dennoch gelingt es mit einiger Vorsicht, die Röhre der Schleimhautmembran vollständig heraus-

zunehmen, in welchem Falle wir die freie Ansicht des Wirbelsystems in der Art, wie wir es früher beschrieben, gewinnen.

Wenn nun die erste Spur einer Sonderung der Rücken- und Visceralplatten in Hart- und Weichgebilde stattfindet, so häuft sich die Bildungsmasse der Schleimhaut zuerst in den Gegenden, wo sie an der vorderen Abtheilung der Schädel- und an der hinteren Partie der Gesichts-Basis, sowie an der inneren Fläche der Meckel'schen Knorpel gelagert ist, zu einer dickeren und ziemlich consistenten Membran an. Obgleich diese letztere an den respectiven Knorpeln des Wirbelsystems etwas inniger befestigt ist, so hält es gar nicht schwer, sie mit der übrigen Schleimhaut im Zusammenhange loszutrennen. Nicht lange, so zeigen sich auf ihr weisse Pünktchen, welche nach und nach immer mehr hervortreten, zahlreicher werden und zu knöchernen kegelförmigen Spitzen sich verwandeln. Diese Knochen spitzen sind nichts anderes als wirkliche Zähnen, welche mit ihrer Basis auf der Schleimhaut festsitzen. Sie stehen anfangs zum Theil isolirt, dann vereinigen sie sich, indem sie an den Rändern ihrer Basis miteinander verschmelzen, und stellen endlich ein mit kegelförmigen Spitzen (Zähnen) besetztes Knochenblättchen dar.

Solcher Knochenstückchen finden sich zuerst, und zwar ziemlich zu gleicher Zeit, vier an der Zahl vor. Zwei liegen unter der vorderen Abtheilung der Schädelbasis, wo sie vorn in der Gegend der oberen Zwischenkiefer etwas fester angefügt sind und nach hinten mit undeutlichem Rande nicht vollkommen die Ansatzgegend des ersten Visceralbogens erreichen. Jedes einzelne dieser Knochenblättchen hat einen äusseren, convexen und einen inneren, mehr geradlinigen Rand, welche beide nicht scharf abgegrenzt sind und vorn in eine Spitze zusammenlaufen. Die Spitzen der Knochenblättchen jederseits berühren sich, sonst liegt zwischen ihren geraden inneren Rändern ein kleiner Zwischenraum, durch welchen die Schädelbasis etwas hindurchschimmert. Die beiden anderen Knochenblättchen befinden sich da an der inneren Fläche des Visceralbogens, wo wir später die Meckel'schen Knorpel abgeschieden sehen. Sie sind von länglicher Form, gewölbt nach dem Theile, an welchem sie gelagert, und waren äusserlich ohne alle Präparation hinter dem Unterkieferstreifen als ein durchschimmernder weisser Bildungstheil sichtbar.

§. 70. Jetzt entwickeln sich ausserdem noch vier andere mit Zähnen besetzte Knochenblättchen ganz auf dieselbe Weise, wie

die vier ersteren. Diese werden sogar mit Knorpelstückchen der Schleimmembran in Verbindung gesetzt.

Zwei von ihnen befinden sich wieder an der Schädelbasis und sind als eine Fortsetzung der vorhin beschriebenen anzusehen. Diese letzteren erweitern sich nämlich in ihrer ganzen Breite nach hinten und etwas nach aussen, indem sie sich von der Schädelbasis abwenden. Die vordere Partie ist mit Knochenspitzen besetzt und ganz von demselben Verhalten, wie bei den vorliegenden Knochenblättchen. Nach hinten aber verlieren sich die Zähne allmählich ganz und wir haben nun jederseitig ein Knorpelblättchen, welches sich bei seiner Erweiterung nach hinten zugleich nach aussen und unten biegt. Mit seiner oberen Fläche legt sich dasselbe hinten an die innere Seite der obersten Knorpelpartie des ersten Visceralbogens (hier der Quadratbeinknorpel) an. Dasselbst ist es etwas mehr befestigt, doch ohne die geringste Spur einer Gelenkbildung, sondern vielmehr mit dem äussersten, sehr dünn werdenden, hintersten Ende in die Schleimhaut der unteren Abtheilung von der Kopfvisceral-Röhre allmählich übergehend. Auf diese Weise besteht das obere zweite Knochenstück der Schleimhaut jederseits aus zwei hintereinander liegenden, continuirlich zusammenhängenden Abtheilungen: eine vordere, mit Zähnen besetzte und eine hintere knorpelig gewordene, in deren Innerem allerdings Knochenpünktchen (nicht Zähne) sichtbar sind, ohne dass jedoch die Biegsamkeit desselben dadurch beeinträchtigt wird. Das Ganze muss als eine Fortsetzung des vor ihm liegenden Knochenblättchens betrachtet werden. Sein vorderer Rand ist unmittelbar ganz einfach an dasselbe angefügt; der innere wiederum entsprechend geradlinig verlaufend und, wie das vorliegende, von dem Inneren der anderen Seite je weiter nach hinten um desto mehr abstehend; der äussere Rand dagegen ist nicht convex wie der vorstehende, sondern concav verlaufend, so zwar, dass beide Ränder zusammen die Form eines flach gekrümmten S bilden. Alle vier Stücke zusammen genommen, formiren das obere Zahngerüste der Schleimhaut.

Auf den unteren Abtheilungen der zweiten Visceralknorpel, woraus sich die Suspensoria des Zungenbeinkörpers abscheiden, entwickeln sich die beiden hinteren Knochenblättchen des unteren Zahngerüsts. Ihre Entstehung ist ganz dieselbe, wie die der Knochenblättchen an den Meckel'schen Knorpel. Sie sind auch, wie die letzteren, nach den entsprechenden Knorpel gewölbt, sitzen an den-

selben etwas fester auf und sind von länglicher Gestalt. Sowohl die vorderen als auch die hinteren Knochenblättchen richten sich in ihrem Verlaufe nach den sie stützenden Knorpeln der Visceralbogen. Daher die respectiven von beiden Seiten winklig zu einander geneigt sind, ohne sich gegenseitig zu erreichen. Zwischen den hinteren ist die Schleimhaut, wo sie auf dem Mittelstück des zweiten Visceralbogens liegt, gewöhnlich von derberer Consistenz; ja öfters sah ich ein wirkliches, sehr dünnes Knorpelblättchen entstehen, welches nach hinten mit concaven Seitenrändern ganz unmerklich in den übrigen Theil der Schleimmembran auslief. Es war, wenn ich es vorfand, durchaus sehr dünn und leicht zu übersehen. Auf diese Weise ist nun auch das untere Zahngerüste vollendet. Es besteht aus den beiden, am ersten und zweiten Visceralbogen gelegenen Knochenblättchen, welche mit Zähnchen versehen sind und aus der feinen Knorpellamelle, welche ich zu weilen zwischen den hinteren Knochenblättchen beobachtete.

§ 71. Man kann um die Zeit, wann sowohl das obere als das untere Zahngerüste vollendet dasteht, mit einiger Geschicklichkeit und mit der besondern Rücksicht auf die übrige Schleimhaut das so gebaute Zahnskelet von den Wandungen der Visceralröhre lospräpariren, ohne auch nur im Geringsten die Gebilde der Rücken- und Visceralplatte im Wesentlichen zu beeinträchtigen.

Mit dem Verschwinden der äusseren Kiemen, bei der kräftigeren Ausbildung der Kieferapparate und während der Verknöcherung des Kopfwirbelskelets im Allgemeinen, verkümmern auch diese einzelnen Stücke des Zahnskelets. Die Zähnchen werden wieder weich, die Knorpel- und Knochenblättchen werden theilweise aufgesogen und bald ist bei dem ausgebildeten Triton von dem unteren Zahngerüste keine Spur mehr, von dem oberen nur rudimentäre Stücke (*ossa palatina* und *pterygoidea*) zu finden.

Ant. Dugès hat, wie schon erwähnt wurde, das obere Zahngerüste gekannt und gezeichnet. In seinem öfter schon genannten Werke rechnet er dasselbe zu seinem Appareil mandibulaire supérieure der Tritonlarve und versteht darunter den oberen Zwischenkiefer mit unserem oberen Zahngerüste, welches er insbesondere Appareil ptérygo-vomérien nennt. Auch ein kleines Knochenstückchen, die Anlage des Oberkiefers (*Sus-maxillaire*) scheint er mit in diesen Apparat hinein zu ziehen. Da in den Zeichnungen nichts von diesem letzteren angedeutet ist, so wissen wir nicht, was für ein Bildungs-

theil derselbe gewesen. Dugès verwandelt nun den genannten Apparat in die einzelnen, am entwickelten Triton gleich bezeichneten Knochen des Kopfes, bringt verkümmerte Gebilde des Schleimblattes und neu entstehende des Wirbelsystems zusammen und lässt so den jungen Triton eine Metamorphose vollenden, die derselbe, wie wir uns überzeugen werden, in der That nicht erleidet. Die Abweichungen unserer Beobachtungen sind so merkwürdig, dass von einer Einigung hier wieder nicht die Rede sein kann. Wir verweisen zur genaueren Kenntnissnahme seiner Ansichten auf das genannte Werk, wo im zweiten Theile, welcher von den Salamandern handelt, Cap. III. § 2. etc. dieselben niedergelegt sind.

§ 72. Wir haben unsere Untersuchungen über dieses fragile Zahnskelet genau nach unserem besten Befunde angegeben. Wir ersehen aus denselben, dass dieses Zahnskelet aus der Schleimmembran sich entwickelt, dass es sich allerdings hie und da an die Gebilde der Visceral- und Rückenplatten anlegt und stützt (eine Erscheinung, welche bei den anliegenden Urmembranen des Embryo nichts Ungewöhnliches darbietet), dass es aber unbeschadet der Knorpel und Knochen des Kopfwirbelskelets frei und nur im Zusammenhange mit der übrigen Schleimhaut dargestellt werden kann; wir haben endlich beobachtet, dass dasselbe allmählich zum grössten Theile verschwinde, sobald das Kiefergerüst der Rücken- und Visceralplatte, der Ober- und Unterkieferapparat, mit Zähnen ausgerüstet dasteht. Fügen wir noch hinzu, dass wir in der bisherigen Entwicklung des jungen Triton an dem Kopf-Wirbel-System keine diesem Zahnskelet entsprechende Bildungs-Rudimente wahrnehmen konnten, dass auch späterhin im ausgebildeten Individuum mehrere von Ant. Dugès angegebene Knochen am Kopfe des Triton rechtmässig auf eine ganz andere Art entstehen, einige aber gar nicht vorhanden sind; so finden wir uns berechtigt anzunehmen, dass vorliegendes Skelet nichts anderes als ein stellvertretendes Eingeweide-Zahnskelet genannt werden kann. Die Natur hat diese mütterliche Fürsorge um so mehr nöthig, als die vollkommene Bildung der Ober- und Unterkieferapparate, der Träger für die ausgebildeten Verkleinerungsorgane, noch im weiten Felde liegen und die jungen Tritonen dessen ohnerachtet schon als Raubthiere sich zeigen, welche die kleinen Entomostraca und andere Wassergewürme, ja womöglich, sich selbst gegenseitig verzehren. Wir haben bei diesem so interessanten Gegenstande länger verweilt, weil wir anfangs bei der Be-

obachtung des oberen Zahngerüstes glaubten, dass wir die den höheren Wirbelthieren eigenthümliche, obere vordere Abtheilung des ersten Visceralbogens bei den Tritonen gänzlich übersehen hätten. Der Verlauf des oberen Zahngerüstes erschien so entsprechend dem Gaumenbeine und Os pterygoideum, die herrschenden Ansichten über die rechtmässige Existenz der genannten Knochen waren so mahndend, dass ich von Neuem die mühsamen Untersuchungen unternahm, um über einen so wichtigen Gegenstand ins Reine zu kommen«.

Weitere Ergänzungen zu diesem hier wörtlich mitgetheilten Kapitel giebt Reichert in den folgenden 50 Seiten seiner Abhandlung.

Namentlich führt er an, dass bei anderen Amphibien, wie Salamandrina attenuat., Caecilia, Proteus auch bei den entwickelten Thieren das obere Zahnskelet der Schleimhaut beinahe vollständig sich erhalte und auch das untere in einigen rudimentären Stücken bestehen bleibe. Das Resultat seiner Untersuchung hat Reichert in § 119 in folgenden Sätzen zusammengefasst.

Das Zahnskelet der Schleimhaut.

§ 119. Zur Assistenz des Kieferapparates der jungen Tritonen, welcher nur in dem oberen und unteren Zwischenkiefer besteht, entwickelt die Natur aus der Schleimhaut der Kopf-Visceralröhre jenes so höchst merkwürdige Zahnskelet. Es entsteht durch Anhäufung des Blastema in der Schleimmembran, welche zuerst weiss punkirt erscheint, dann Zähnchen ausbildet, endlich zu ganzen Knochenblättchen sich verwandelt, welche theils unmittelbar, theils durch platte Knorpel an das Wirbelskelet sich befestigen. Auf diese Weise erhalten wir ein oberes an der oberen und ein unteres an der unteren Visceralhöhlenwand befindliches Zahngerüste. Die beiden Knochenblättchen des oberen Zahngerüstes haben jederseits eine ungefähr S-förmige Gestalt und liegen im Allgemeinen an der vorderen Abtheilung der Schädelbasis. Vorn beginnen sie auf der Scheidungsgrenze der Schädel- und Gesichtsbasis, hinten befestigen sie sich durch ein zahnloses Knorpelblättchen an der inneren Fläche des Quadratbein-Knorpels. Während sie so vorn mit den respectiven der anderen Seite sich berühren, verlaufen die hinteren Enden beider divergirend. Das untere Zahngerüste besteht auf beiden Seiten aus zwei Knochenblättchen von länglicher Form. Sie befinden sich an der inneren Fläche der unteren Abtheilungen beider Visceralbogen,

liegen an denselben ziemlich fest an und erhalten dadurch auch eine convexe Wölbung. Die auf den unteren Abtheilungen des zweiten Visceralbogens ruhenden Knochenblättchen werden zuweilen durch ein glattes, knorpliges Mittelstück verbunden.

Wenn die oberen und unteren Kiefer sich vollständig ausbilden, wird dieses Zahnskelet der Schleimhaut grösstentheils aufgesogen. Das untere Gerüste verschwindet früher und ohne Spuren seines Daseins zurückzulassen. Das obere dagegen verkümmert später und erhält sich noch in rudimentären Stücken, welche während der Ossification an das Wirbelskelet sich sehr innig anlegen. Es trennt sich nämlich während des Verkümmernsprocesses, indem die Quadratbeinknorpel zurückweichend sich an die äussere Fläche des Ohrlabirinthens anlegen jederseits der vordere, mit Zähnchen besetzte Theil von dem hinteren zahnlosen, jetzt schon verknöcherten Knorpelblättchen. Der vordere Theil wird dann auf eine einfache Knochenreihe reduziert, welche sich ziemlich fest an die Schädelbasis befestigt. Man hat sie für das fehlende Os palatinum der Tritonen gehalten. Das hintere, zahnlose Knochenblättchen liegt in dreieckiger Form an der inneren Fläche des Quadratbeines, nimmt in einer Rinne die häutig-fasrige Verbindung des Oberkieferbeines mit dem Quadratbein auf und ist unter dem Namen des eigentlich nicht vorhandenen Os pterygoideum bekannt«.

Bei einer Beurtheilung der hier mitgetheilten Reichert'schen Untersuchung müssen wir zwischen dem objectiven Befund und der Deutung desselben unterscheiden.

Was den objectiven Befund betrifft, so stellt Reichert im Grossen und Ganzen denselben ähnlich wie Dugès dar und ist in der Beziehung »von den merkwürdigen Abweichungen der Beobachtungen, welche eine Einigung nicht erlauben«, nichts wahrzunehmen. Im Einzelnen muss ich bemerken, dass Reichert irriger Weise auf dem Zungenbeinbogen ein Knochenblättchen mit Zähnen beschreibt, welches ich wie Dugès nicht beobachten kann. Dagegen lässt Reichert, worin ich ihm beistimme, das Operculare vollkommen resorbirt werden und unser Pterygoid aus dem hinteren Theil des oberen Zahngerüstes sich entwickeln. Auch erwähnt er, dass die Lostrennung desselben durch das seitliche Zurückweichen des Quadratknorpels befördert werde.

In der Deutung des objectiven Befundes weicht Rei-

chert von Dugès in hohem Grade ab. Unbekümmert um die Resultate der vergleichend anatomischen Forschung seiner Vorgänger stellt derselbe die Behauptung auf, dass Vomer, Palatinum und Pterygoid der Tritonen nicht Theile des Kopfskelets seien und erblickt er in ihnen eine besondere nur den Amphibien zukommende Einrichtung, ein »vicariirendes embryonales Zahnskelet«. Zum Kopfskelet rechnet Reichert diese Theile nicht, weil sie in der Schleimmembran sich entwickeln. Das Willkürliche in dieser Auffassung besteht nun darin, dass das Parasphenoid, das Maxillare und das Intermaxillare, Tympanicum, Dentale, Angulare insgesamt entweder in der Schleimmembran oder im Integument entstehen, Knochenstücke, welche Reichert kein Bedenken trägt, dem Kopfskelet zuzurechnen. Ausserdem hat Reichert vollkommen die Tragweite der vergleichend anatomischen Thatsachen verkannt, insofern dieselben Anknüpfungspunkte zwischen dem Gaumenskelet der Amphibien und demjenigen der niederen und höheren Wirbelthiere darbieten.

Gegen die von Reichert vorgetragene Deutung des Zahnskelets der Tritonen hat schon Gegenbaur in seinen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule Protest erhoben, indem er die Anmerkung, über welche ich schon oben referirt habe, mit folgendem Satze schliesst: »Die Zahngruppen in der Mundschleimhaut der Larven von Salamandrinen sind ihrem Wesen nach definitive, dem Kopfskelet zugehörige Einrichtungen, was ich nur in der Kürze anderen Auffassungen gegenüber bemerken will«¹⁾.

1) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. S. 12. Anmerk.

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne der Anuren.

Hierzu Tafel V.

Von den im letzten Abschnitt mitgetheilten Befunden weicht die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne der Anuren in einer so auffallenden Weise ab, dass eine gemeinschaftliche Behandlung nicht möglich erschien und von ihr daher Abstand genommen werden musste. Während wir zum Beispiel bei den Urodelen einzelne Knochen wie Vomer, Palatinum und Operculare durch Verschmelzung der Zähne entstehen sehen, lässt sich dies bei den Anuren für keinen einzigen Knochen nachweisen. Hier entwickelt sich das gesammte Kopfskelet mehr in der Weise, wie sie für die höheren Wirbelthiere bekannt ist. Während ferner bei den Urodelen die Zähne früher als die meisten Knochen angelegt werden, tritt bei den Anuren die Zahnbildung im Gegentheil erst sehr spät auf, zu einer Zeit, wo das Skelet der Mundhöhle bereits in allen seinen Theilen fertig ist. Mit einem Wort: Wenn wir die Anuren getrennt untersuchen und aus dem Zusammenhang mit den übrigen Amphibien herausnehmen, so zeigt sich bei ihnen zwischen Zahnbildung und Knochenbildung nicht die geringste genetische Beziehung. Wie nun der Titel dieser Arbeit andeutet, soll die Entwicklung des Kopfskelets nur in so weit, als sie mit der Entwicklung des Zahnsystems in Verbindung steht, eine Berücksichtigung finden. Da eine solche Verbindung bei den Anuren aber fehlt, so kann es scheinen, als ob die Entwicklung ihres Mundhöhlenskelets in den Rahmen dieser Arbeit nicht mehr hineinpasst. Wenn ich trotzdem dieselbe im Folgenden schildere, so geschieht dies hauptsächlich, um zwischen den anscheinend so verschiedenen Verhältnissen der beiden Amphibiengruppen Anknüpfungspunkte zu gewinnen und auf That-sachen gestützt, die Frage zu entscheiden, in wie weit die für das Vomer, Palatinum und Operculare der Urodelen aufgefundenene Bildungsweise eine Verallgemeinerung zulässt. In dieser Beziehung ist auch die folgende Beschreibung ein nothwendiges Glied in der Reihe der Untersuchungen und der Schlussfolgerungen, welche sich aus denselben ziehen lassen.

Bei der Schilderung werde ich die Reihenfolge, in der die Gebilde auftreten, einhalten und daher zuerst die Entwicklung der Belegknochen und dann die Entwicklung des Zahnbesatzes derselben besprechen.

1. Entwicklung des Skelets der Mundhöhle¹⁾.

Ueber das Kopfskelet der Froschlarven und seine Entstehung besitzen wir ältere Untersuchungen von Dugès und Reichert und eine neuerdings erschienene Arbeit von Parker. Da letzterer bereits eine sehr eingehende und die Verhältnisse naturgetreu schildernde Darstellung gegeben hat, so werde ich mich in diesem Abschnitt kurz fassen können und mich besonders darauf beschränken, die Punkte in das rechte Licht zu setzen, in welchen die Anuren von den Urodelen sich unterscheiden und welche für die Beurtheilung dieser Verschiedenheiten von Belang sind.

Während bei den Urodelen die Skelettbildung sehr frühzeitig erfolgt, tritt sie bei den Anuren erst sehr spät auf. Bei ersteren finden wir die Anlage des Dentale, Angulare und Pterygopalatinum schon bei Embryonen in den Eihüllen vor, bei letzteren sind Hartgebilde an Larven, welche das Ei verlassen haben, noch nicht nachzuweisen und ist dies erst in einer späten Periode des Larvenlebens möglich. Dieser Umstand allein giebt uns indessen zur Beurtheilung der zeitlichen Verschiedenheit in dem Auftreten der Knochen bei den Urodelen- und bei den Batrachierlarven noch keinen richtigen Maassstab. Um einen solchen zu gewinnen, müssen wir den Grad der Ausbildung, welchen andere Körpertheile erlangt haben, in Betracht ziehen. Hierzu scheinen mir das Primordialcranium und das Geruchsorgan besonders geeignet zu sein und gebe ich daher von der Beschaffenheit derselben zur Zeit der Entwicklung des Mundhöhlenskelets eine kurze Schilderung.

Bei den Urodelen treten die ersten Knochen zu einer Zeit auf, wo eben erst die Sonderung in knorpelige und weiche Theile am Schädel erfolgt ist. Die seitlichen Schädelbalken Rathke's haben sich mit ihren vorderen Enden noch nicht verbreitert und sind noch nicht zur Bildung des ethmoidalen Abschnittes des Knorpelcranium verschmolzen. Bei den Anuren dagegen besitzt das Pri-

1) Literatur.

- Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Paris 1835.
 Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.
 Parker, On the structure and development of the skull of the common frog. Philosophical Transactions. 1872.

mordialcranium, wenn der knöcherne Schädel sich anlegt, nahezu die ausgebildete Form und wird schon durch ausgedehnte und ziemlich mächtige Knorpelpartieen gebildet. So treffen wir in der Ethmoidalregion auf eine zusammenhängende Knorpelplatte, welche an ihren beiden Seitenrändern Einschnitte für die inneren Nasenmündungen trägt. Der häutige Boden der Orbita ist wie beim erwachsenen Thiere in einen knorpligen Rahmen eingespannt. Derselbe wird nach innen vom orbitalen Theil der Basis Cranii, nach vorn von der *Cartilago palatina*, welche seitlich von der Ethmoidalplatte entspringt, nach aussen und hinten von der *Cartilago pterygoidea* gebildet. Letztere nimmt von dem Quadratknorpel ihren Ursprung und ist mit ihrem vorderen Ende mit der *Cartilago palatina* verschmolzen. Der Quadratknorpel selbst reicht, wie bei den Larven der Salamandrinen und des Axolotl, in schräger Stellung sehr weit nach vorn: ein Verhalten, welches alle früheren Untersucher wie Dugès, Reichert, Parker schon besonders hervorgehoben haben. Da in Folge dessen die Articulationsfläche für den Unterkiefer sehr weit nach vorn am Cranium liegt, so ist selbstverständlich der Meckel'sche Knorpel relativ viel kürzer als beim erwachsenen Thiere.

Mit dem vorderen Abschnitt des Primordialcranium steht ein provisorischer Kauapparat, welcher den Larven der untersuchten Urodelen vollkommen fehlt, in Verbindung, und gedenke ich an dieser Stelle desselben, weil ich später bei Beurtheilung der Verschiedenheiten zwischen den genannten Familien der Amphibien auf ihn zurückkommen werde. Dieser provisorische Kauapparat wird aus zweierlei verschiedenen Bildungen, aus Hornplatten und aus einzelnen papillenähnlichen Zähnchen zusammengesetzt. Die Hornplatten findet man schon an sehr jungen Froschlarven am Unter- und am Oberkiefer als zwei braun gefärbte Stücke mit oberem scharfem schneidendem Rande. Jede derselben wird von zwei kleinen Knorpeln getragen, welche Dugès als *Cartilages rostrales supérieurs* und *inférieurs* zuerst beschrieben und abgebildet hat. Parker nennt sie obere und untere Labialknorpel (*lower and upper labials*). Gegenbaur erblickt in ihnen Theile des ursprünglichen Visceralskelets, welche bei den höheren Wirbeltieren vollkommen rückgebildet sind und vergleicht sie mit den Labialknorpeln der Selachier. Am Oberkiefer liegen sie dem vorderen Rand der seitlichen Schädelbalken Rathke's und nach deren Verschmelzung dem vorderen Rande des Ethmoidalknorpels auf,

am Unterkiefer liegen sie vor dem Meckel'schen Knorpel. Die weiteren Bestandtheile des provisorischen Kauapparats, die Hornzähne, liegen in drei hintereinander stehenden Reihen nach aussen von den Hornplatten an dem oberen und dem unteren Rand der Mundöffnung. Die Hornplatten sowohl als die Hornzähne werden von Epidermiszellen gebildet. Sie sind einfache Cuticulaergebilde, und besteht daher zwischen ihnen und den Dentinzähnen kein genetischer Zusammenhang, wenn sich auch eine gewisse äussere Aehnlichkeit zwischen den Hornzähnchen und den echten Zähnchen der Urodelenlarven nicht verkennen lässt, insofern jedes Hornzähnchen von einer Epidermiszelle, ähnlich wie ein junges Dentinzähnchen von einer Bindegewebszelle ausgeschieden wird. Dieser provisorische Kauapparat verkümmert mit der Vollendung der Larvenmetamorphose und der beginnenden Zahnentwicklung.

Ausser der Ausbildung des Primordialcranium giebt uns, wie ich oben schon erwähnt habe, auch die Beschaffenheit des Geruchsorgans Anhaltspunkte zur Beurtheilung der zeitlichen Verschiedenheit in der Entstehung des knöchernen Schädels der Urodelen und Anuren. Bei den Urodelen bildet das Geruchsorgan, wenn das Dentale und Angulare schon vorhanden sind, noch ein kleines Grübchen jederseits am oberen Mundhöhlenrand; bei den Anuren dagegen hat es schon mehr oder minder die definitive Gestaltung erlangt. Am Ethmoidalknorpel finden sich geräumige Nasenhöhlen und münden dieselben beim erwachsenen Thiere jederseits durch eine Oeffnung an der Decke der Ethmoidalregion in die Mundhöhle.

Die angeführten Thatsachen zeigen, dass zur Zeit, wo das Mundhöhlenskelet auftritt, der Ausbildungsgrad der Urodelenlarven im Ganzen weit weniger als bei den Anuren vorgeschritten ist. Bei jenen erfolgt mithin die Knochenbildung in der embryonalen Reihenfolge der Organe früher als bei diesen.

Die Deckknochen des Batrachierschädels, zu deren Entwicklung und ersten Lagerung ich jetzt übergehe, entstehen insgesamt auf die gleiche Weise. In einem sehr zellenreichen Gewebe entwickeln sie sich zwischen Epithel- und Primordialcranium von beiden durch eine mehr oder minder starke Gewebsschicht getrennt. In demselben findet man ausgezackte Balken und Nadeln einer verkalkten Substanz, welche zum Theil unter einander zusammenhängen und dadurch ein Netzwerk bilden. Den Knochennadeln sind Osteoblasten angeschmiegt und trifft man häufig Zellen ganz oder theilweise in

die osteoide Substanz eingeschlossen. Durch Zunahme der letzteren verschmelzen die einzelnen Bälkchen mehr und mehr mit einander und so entsteht eine zusammenhängende Knochenlamelle, in welcher Knochenkörperchen in nicht geringer Anzahl eingelagert sind.

Von allen Deckknochen der Mundhöhle entwickelt sich in der geschilderten Weise am frühesten das Parasphenoid. Man bemerkt es bei Larven, deren vorderes Beinpaar noch nicht hervorgesprosst ist, in der Mitte der Decke der Mundhöhle als ein dünnes langes Blättchen, welches sich leicht vom Primordialcranium ablösen lässt.

Dem Parasphenoid folgen in der Entwicklung das Intermaxillare und Maxillare, das Dentale und Angulare. Sie erscheinen erst in einem späteren Stadium der Larvenmetamorphose, welche dadurch charakterisirt ist, dass an den Larven durch das Abwerfen der Epidermis die vorderen Beinpaare frei geworden sind. Auch der provisorische Kauapparat hat sich rückgebildet, indem die Hornkiefer und Hornzähne als Cuticularegebilde bei der Häutung mit abgestreift wurden. An Stelle der oberen und unteren Labialknorpel findet man fasriges Bindegewebe, in welches die Knorpel wahrscheinlich sich umgewandelt haben. Um diesen Zeitpunkt ungefähr können die genannten vier Knochen zum ersten Male mit Deutlichkeit wahrgenommen werden und zwar besitzen sie gleich anfänglich dieselbe Lagerung und eine ähnliche Form wie im ausgebildeten Zustand. Am Maxillare und Intermaxillare kann man schon früh die drei im anatomischen Theil beschriebenen Lamellen unterscheiden, den unter dem äusseren Integument liegenden Processus nasalis und die der Schleimhaut angehörigen Knochenlamellen, den Processus palatinus und dentalis.

Ein Operculare konnte ich an der Innenseite des Meckelschen Knorpels gleich den früheren Untersuchern zu keiner Zeit der Larvenentwicklung nachweisen. Dasselbe fehlt somit nicht allein dem ausgebildeten Thiere, sondern auch — und dies muss als wichtig für die Würdigung der hier geschilderten Verhältnisse besonders hervorgehoben werden — fehlt es den Larvenzuständen.

Zu dieser Zeit sind auch die ersten Spuren von den übrigen Knochen, vom Vomer, Palatinum und Pterygoid, als zerstreut im Gewebe liegende Knochenbälkchen aufzufinden; doch erkennt man dieselben mit Sicherheit erst auf einem folgenden Stadium, wenn der Schwanz sich rückbildet und die Larvenmetamorphose mithin vollendet ist. Auch diese Knochen nehmen von Anfang

gleich ihre definitive Lage und Gestalt mehr oder minder an. So treten zum Beispiel Palatinum und Pterygoid gleich als zwei getrennte Knochenstücke auf.

Alle Knochen der Mundhöhle sind bei den Larven der Anuren in ihrer embryonalen Entwicklung zahnlos. Sie gleichen hierin den Knochen aller höheren Wirbelthiere.

Die so angelegten Skelettheile erleiden weder in ihrer Form noch in ihrer Lagerung weiterhin eine eingreifende Metamorphose. Die einzige noch stattfindende Umgestaltung von Bedeutung, wenn wir vom allseitigen, gleichmässigen Wachsthum der Theile absehen, betrifft mehr das Primordialcranium und besteht in dem allmählich erfolgenden Zurückwandern des Quadratknorpels und der damit zusammenhängenden Vergrösserung des Meckel'schen Knorpels. Hierdurch rückt auch die vordere Spitze des Pterygoids etwas weiter nach aussen. Mit dem Zurückwandern des Quadratknorpels erfolgt gleichzeitig die Rückbildung des Kiemenapparates, eine Veränderung, deren Bedeutung für die Verlagerung des Quadratknorpels schon im vergleichend anatomischen Theil hervorgehoben worden ist.

2. Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren.

Ueber die Entwicklung der ersten Zähne der Anuren besitzen wir nur eine kurze Mittheilung von Sirena¹⁾. Derselbe hat in seiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien auch Froschlarven untersucht und an Zerpupungspräparaten gefunden, dass vom Epithel aus Schmelzkeime und von diesen wieder Schmelzorgane sich entwickeln. Die in Bildung begriffenen Zähne sollen weiterhin in Zahnsäckchen eingeschlossen werden.

Die ersten Anfänge der Zahnentwicklung beobachtete ich an Pelobateslarven mit vier Beinpaaren, deren Hornkiefer abgeworfen waren, deren Schwanz dagegen noch vollkommen erhalten war. Die später zahntragenden Knochen, Vomer, Maxillare und Intermaxillare waren bereits in allen ihren Theilen angelegt. Hier fand ich auf einer Reihe von Schnitten, dem inneren Rand der Kieferknochen und des Vomer parallel gelagert, eine Zellenwucherung, welche vom Mundhöhlenepithel aus eine kleine Strecke weit in das unterliegende, die genannten Knochen überziehende Bindegewebe hineindrang. Aus dem Umstand, dass man auf jedem Schnitte diese Wucherung an-

1) S. Sirena: Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne etc. Verhandlungen der Physic. med. Gesellschaft in Würzburg. 1871. S. 139.

trifft, folgt, dass sie die Form einer Leiste besitzt, und nicht aus einzelnen Zapfen gebildet wird. An dieser entstehen die Anlagen der primären Zähne, indem durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an ihrer Kante eine aus Zellen ohne Zwischensubstanz zusammengesetzte Papille, der Dentinkeim, sich bildet. Derselbe dringt in die Epithelmasse der Ersatzleiste hinein, welche einen kappenartigen Ueberzug über ihn bildet. Die der Papille unmittelbar aufliegenden Epithelzellen vergrössern sich, werden cylinderförmig und bilden eine Schmelzmembran, welche am Grund der Papille in die äusserste cubische Zellenschicht der Ersatzleiste sich continuirlich verfolgen lässt. Papille und Schmelzmembran werden durch ein zartes Häutchen, die Basalmembran, von einander geschieden. Ueber der Schmelzmembran liegen mehrere Lagen dünner plattgedrückter Epithelzellen, welche von den mittleren Zellen der Ersatzleiste abstammen (Taf. V Fig. 4).

Auf einem etwas älteren Stadium sieht man über der Papille ein dünnes Zahnscherbchen liegen, in welches die oberflächlichsten Zellen des Dentinkeims mit feinen Ausläufern eindringen. Das Scherbchen besteht, wie die nähere Untersuchung und Prüfung mit Salzsäure lehrt, aus Zahnbein und Schmelz. Das Zahnbein ist von der Papille, der Schmelz von der Schmelzmembran abgeschieden (Taf. V Fig. 6).

Während dieser Bildungsvorgänge hat die Zahnanlage ihren Platz verändert; sie hat sich nicht nur mit ihrer Basis von der Ersatzleiste abgeschnürt, wie ich dies bereits früher beim erwachsenen Thiere geschildert habe, sondern hat sich von derselben in der Richtung nach dem vorderen Rand der Kieferknochen weiter entfernt. Taf. V Fig. 6 veranschaulicht diesen Vorgang. Hier erblickt man über der Anlage des Maxillare eine Zellenwucherung E, die Ersatzleiste, und in einiger Entfernung von ihr ein junges Zahnschälchen. Dasselbe ist eingehüllt in eine Epithelscheide, welche mit dem Schleimhautepithel zusammenhängt, und an der Verbindungsstelle eingeschnürt ist (Hals der Epithelscheide). Man könnte versucht sein, dies Bild so zu deuten, dass das junge Zähnen nicht an der Ersatzleiste E, sondern an Ort und Stelle entstanden sei. Diese Deutung lässt sich bei näherer Prüfung nicht aufrecht erhalten. An den Schleimhautstellen nämlich, wo schon weiter ausgebildete Zähnen liegen, erblickt man nie, auch nicht auf jüngeren Stadien, aus Zellen allein bestehende Anlagen, welche man auf einer Reihe von Schnitten doch auch erhalten müsste, wenn Anlagen an diesen Stel-

len sich entwickelten. Dieselben findet man vielmehr stets nur an der Kante der Ersatzleiste E. Es ist daher für diese Befunde allein die oben gegebene Erklärung zulässig, dass die Zahnanlagen bei ihrer Ausbildung eine Lageveränderung erleiden.

Während der Zahn sich vergrössert und weiter nach aussen rückt, entstehen neue Papillen an der Kante der Ersatzleiste, welche ihre Lage unverändert beibehält. Dieses Stadium ist auf Tafel V Fig. 5 von einer Pelobateslarve, deren Schwanz bis auf einen Stummel sich rückgebildet hat, dargestellt. Hier ist die vollständig entwickelte Zahnkrone fast bis zur Kante des Processus dentalis hingerückt und dadurch von ihrer Ursprungsstelle (E) durch einen beträchtlichen Zwischenraum entfernt.

Die Verwachsung der Zahnkrone mit der Knochenplatte tritt sehr spät ein und findet man sie erst bei älteren Fröschen, welche man im Herbst eingefangen hat, vollzogen. Hier hat sich an der Basis der Zahnkrone der Sockel entwickelt, durch welchen die Verbindung mit dem Processus dentalis und die Verschmelzung der Nachbarzähne unter einander hergestellt wird. Die so entstandene mit dem Knochen verschmolzene Zahnreihe ist gleich von Anfang an eine einfache, im Gegensatz zu der primären vielreihigen Bezahlung der Urodelen. Ueberhaupt gewährt das Gebiss der jungen Fröschen einen gleichen Anblick wie beim erwachsenen Thiere. Die Zähnchen, welche der Grösse des Thieres entsprechend etwas kleiner sind, sind nach der Mundhöhle zu gekrümmt, die Spitze der Krone läuft in zwei Zinken aus, an der Innenwand des Sockels befindet sich eine grosse Oeffnung zum Eintritt der Zahnpulpa; in der Basis des Sockels und den verschmolzenen Seitenwänden zweier Nachbarzähne bemerkt man schon einzelne Knochenkörperchen.

Wenn man die hier mitgetheilten Thatsachen in ihrem Zusammenhang betrachtet, so erkennt man, dass die Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren im Allgemeinen derjenigen der Säugethiere gleicht. Wie dort entsteht zuerst am Kiefferrand eine Epithelleiste (der sogenannte Schmelzkeim), unsere Ersatzleiste. An der Kante derselben bilden sich die Zahnanlagen. Während dieselben aber bei den Säugethieren sich vom Dentinkeim völlig abschnüren, indem sie vom Bindegewebe umwuchert werden (Zahnsäckchen, Schmelzorgan), schnüren sie sich bei den Anuren nur theilweise von der Ersatzleiste ab, indem eine relativ breite Epithelbrücke sich bei ihnen erhält.

Dritter Abschnitt.

Vergleichung der im ersten und zweiten Abschnitt erhaltenen Resultate und weitere Folgerungen.

Wie die in den beiden Abschnitten des entwicklungsgeschichtlichen Theiles angeführten Thatsachen gezeigt haben, unterscheiden sich in der embryonalen Entwicklung ihres Mundhöhlenskelets und ihrer Zähne die Urodelen von den Anuren in einem höchst auffallenden Grade. Die aufgefundenen Verschiedenheiten zeigen sich nicht nur in untergeordneten Einrichtungen, sondern in der Entwicklung von Organen, welche, wie das Kopfskelet, eine hohe morphologische Bedeutung besitzen. Sie betreffen sowohl die Zeit, in welcher das Mundhöhlenskelet und die Zähne entstehen, als auch besonders die Art und Weise ihrer Entstehung.

Die Differenz in der Zeit des embryonalen Auftretens der genannten Organe äussert sich in zweifacher Weise, einmal darin, dass bei den Anuren im Vergleich zu den Urodelen die Entwicklung der Zähne und des Skelets unverhältnissmässig spät erfolgt, und zweitens darin, dass bei ihnen die Reihenfolge, in welcher dieselben sich anlegen, eine veränderte ist. Bei den Urodelen entwickeln sich die Zähne und die Deckknochen der Mundhöhle noch in den Eihüllen, wenige Wochen nach der Befruchtung des Eies, zu einer Zeit, wo das Primordialcranium noch wenig vom umgebenden Gewebe gesondert ist und wo das Geruchsorgan als ein kleines Grübchen wahrzunehmen ist; bei den Anuren dagegen geschieht die Knochen- und Zahnbildung ziemlich spät während des Larvenlebens. Bei ihnen hat sowohl das Primordialcranium einen hohen Grad der Ausbildung erlangt, als auch ist bereits das Geruchsorgan mit seinen Nebenhöhlen vollständig angelegt. Während ferner bei den Urodelen die Zähne früher als ein Theil der Deckknochen der Mundhöhle, als Vomer, Palatinum und Operculare, als Pterygoid und Parasphenoid sich entwickeln, findet bei den Anuren die Zahnentwicklung weit später als die Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle Statt. Man beobachtet sie erst bei Larven, welche schon seit Monaten die Eihüllen verlassen haben. Bis zum Erscheinen der Zähne besitzen

die zahnlosen Froschlarven einen provisorischen Kauapparat (Hornkiefer und Hornzähne), welcher den Urodelen fehlt.

Mit der Verschiedenheit im embryonalen Auftreten der Organe hängt eine weitere Differenz, eine verschiedene Entwicklungsweise zusammen und zwar ist dieselbe vom vergleichend anatomischen Gesichtspunkt aus die bei Weitem wichtigste. Bei den Urodelen bilden sich Vomer, Palatinum und Operculare durch Verschmelzen von Zähnen; ihr Knochengewebe ist seiner Genese nach Zahncement. Ebenso lässt sich der Processus palatinus und Dentalis vom Maxillare, Intermaxillare und Dentale in seiner Entstehung aus einer Verschmelzung von Cement vielreihig und später einreihig stehender Zähne ableiten. Bei den Anuren dagegen entwickeln sich die genannten Knochentheile gleich den übrigen Deckknochen unabhängig von Zahnbildungen durch eine Verknöcherung von Bindegewebslagen. Bei den Urodelen bilden Palatinum und Pterygoid ursprünglich ein Knochenstück; ihre Trennung erfolgt im Laufe des Larvenlebens, und erfahren sie nach der Trennung eine beträchtliche Lageveränderung; bei den Anuren erscheinen beide von Anfang an als zwei getrennte Skelettheile und nehmen sie bei den Larven fast die gleiche Lage wie beim erwachsenen Frosche ein. Während ferner bei den Perennibranchiaten ein Operculare, welches auch späterhin noch nachweisbar ist, sich entwickelt und bei den Salamandrinen ein solches embryonal angelegt wird und während des Larvenlebens sich rückbildet, kömmt dasselbe bei den Anuren gar nicht zur Entwicklung.

Nicht minder wichtige Verschiedenheiten treten in der Beschaffenheit der ersten Bezahnung in den beiden Ordnungen der Amphibien hervor. Bei den Urodelen sind die primären Zähne einfach zugespitzte gradgestreckte Kegel, und bildet sich bei ihnen erst später die zweizinkige Zahnform aus, bei den Anuren enden die primären Zähne schon in zwei Endzinken. Während bei jenen die Zähne der Gaumenknochen und des Operculare in sehr zahlreichen Reihen, die Zähne der Kieferknochen in mehreren Reihen hintereinander stehen und sich erst allmählich aus der vielreihigen die einreihige Stellung beim erwachsenen Thiere entwickelt, stehen bei diesen die Zähne von Anfang an in einer einfachen Reihe. Dort ist die Verbindung der Zähne mit den Knochen eine primäre, hier ist sie eine secundäre.

Wie haben wir den hier zusammengestellten, zum Theil tief greifenden Verschiedenheiten gegenüber uns zu verhalten? Sollen

wir annehmen, dass der verschiedene ontogenetische Entwicklungsgang auch Ausdruck einer ursprünglich verschiedenen phylogenetischen Entwicklung ist, dass namentlich der Vomer und das Palatinum der Urodelen und die gleichnamigen Knochen der Anuren, da sie embryonal sich abweichend bilden, auch unabhängig von einander entstanden sind, dass sie einander nicht homolog, weil nicht von gemeinsamen Vorfahren ererbt sind, oder sollen wir uns für die einzige ausserdem noch existirende Möglichkeit entscheiden, dass in einer der beiden Ordnungen die embryonale Entwicklung eine nachträgliche Abänderung erfahren hat und daher nicht mehr der Ausdruck früherer Verhältnisse ist?

Zunächst müssen wir entschieden die Annahme von der Hand weisen, dass der verschiedene ontogenetische Entwicklungsgang auch Ausdruck einer ursprünglich verschiedenen phylogenetischen Entwicklung sei. Denn durch eine vergleichend anatomische Betrachtung lässt sich mit Sicherheit eine Homologie des Mundhöhlenskelets und der Zähne bei den Urodelen und Anuren begründen. So zeigt namentlich der Vomer durch seine Lage und durch seine Beziehung zur inneren Nasenöffnung, zu deren Begrenzung er theilweise beiträgt, eine auffallende Uebereinstimmung in beiden Ordnungen. Die vorhandenen Verschiedenheiten in der Bezahnung und in der Lagerung der Gaumenknochen lassen sich, wie ich im ersten Theil durchgeführt habe, durch Uebergangsformen mit einander verknüpfen und als später erfolgte Differenzirungen von einer gemeinsamen Stammform ableiten. Ebenso müssen wir trotz der verschiedenartigen embryonalen Entwicklung das Pterygoid und den Processus dentalis und palatinus der Kieferknochen aus vergleichend anatomischen Gründen für beide Ordnungen der Amphibien als homologe Theile erklären. Somit drängt uns Alles zur Annahme, dass ursprünglich bei den Urodelen und Anuren eine gleiche ontogenetische Entwicklung vorgelegen, dieselbe aber weiterhin in einer der beiden Ordnungen Abänderungen erfahren hat.

So entsteht die Frage, in welcher Amphibienordnung haben wir die ursprünglicheren Verhältnisse vor uns? Hier kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass die Urodelen in ihrem gesammten anatomischen Bau uns mehr Anknüpfungspunkte als die Anuren an die tiefer stehenden Wirbelthierclassen bieten. Ich erinnere nur an die Persistenz der Kiemenathmung bei den Perennibranchiaten,

der Kiemenspalten bei den Derotremen, und an die Erhaltung des Ruderschwanzes, welcher den Anuren während ihrer Metamorphose verloren geht. Je niedriger aber ein Thier entwickelt ist, um so mehr spiegelt sich auch im Allgemeinen in seiner ontogenetischen Entwicklung die phylogenetische ab, ein Satz, dessen allgemeine Gültigkeit nicht anzuzweifeln ist.

Von diesem Standpunkt aus lässt es sich daher von vornherein erwarten, dass bei den Urodelen, als der tiefer stehenden Amphibienordnung, auch die Ontogenese am wenigsten abgeändert ist. Da indessen die Möglichkeit nie ausgeschlossen werden kann, dass ausnahmsweise ein einzelnes Organ in einer im Ganzen höher organisirten Thierclassen auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als bei tiefer stehenden Classen sich erhält, so ist eine Prüfung im Einzelnen erforderlich, um mit Sicherheit zu entscheiden, wo die ursprünglicheren Verhältnisse gegeben sind. Eine solche Prüfung zeigt uns nun, dass in jedem Punkte die Entwicklung der Urodelen ein treueres Abbild der Phylogenese liefert, als die Entwicklung der Anuren, dass letztere im Vergleich zu ersterer eine stark abgeänderte ist. Wenn z. B. bei den Urodelen die Zähne früher als die Deckknochen der Mundhöhle, bei den Anuren aber später als jene angelegt werden, so müssen wir den ersten Fall als die normale Entwicklung betrachten, da die Zähne, wie die Beschaffenheit der Selachier lehrt, phylogenetisch ältere Organe als die Kopfknochen sind. Wenn ferner bei den Urodelen Palatinum und Pterygoid embryonal sich zuerst als ein Knochenstück anlegen und ihre Trennung erst im Laufe der Larvenmetamorphose erfolgt, bei den Anuren dagegen die beiden Knochenstücke gleich als zwei getrennte entstehen, so liegt es auf der Hand, dass die erstere Entstehung eine ursprünglichere sein muss. Denn dem secundären Zustand, wo ein getrenntes Palatinum und Pterygoid vorhanden sind, geht hier noch ein primärer Zustand voraus, welcher den Anuren fehlt. In ganz demselben Sinne erweisen sich aber auch, wie eine kurze Zusammenstellung zeigen wird, die meisten übrigen Verschiedenheiten bei den Anuren als secundär erworbene. Bei den Salamandrinen wird ein Operculare, welches bei den Perennibranchiaten ein bleibendes Skeletstück ist, embryonal angelegt und schwindet später, bei den Anuren gelangt es gar nicht zur Entwicklung; bei jenen liegen die Gaumenknochen zunächst in einem Bogen parallel den Kieferknochen und verschieben sich später, bei diesen nehmen sie gleich die definitive Lagerung, wie beim ausge-

wachsenen Thiere ein; hier sind die Zähne ursprünglich in mehreren Reihen angeordnet, und entwickelt sich erst allmählich aus der vielreihigen die einreihige Zahnstellung, dort sind die ersten Zähne gleich in einer einfachen Reihe auf dem Kieferrand und auf dem Vomer aufgepflanzt; hier laufen die Larvenzähne in eine einfache Spitze aus und entsteht erst aus der einzinkigen weiterhin die zweizinkige Form, dort tritt gleich am Anfang die zweizinkige Zahnform auf. In allen diesen Fällen geht bei den Urodelen in der Entwicklung dem späteren noch ein früherer Zustand voraus, welcher bei den Anuren ausfällt. Mithin ist ihre Entwicklung in allen angeführten Fällen die ursprüngliche, diejenige der Anuren die abgeänderte.

Was endlich die so verschiedenartige Bildungsweise vom Vomer und Palatinum etc. in den beiden Amphibienordnungen anbetrifft, so müssen wir auch hier bei den Urodelen das ursprüngliche Verhalten suchen. Denn hier knüpft die Entstehung der genannten Knochen an ein schon gegebenes älteres Organ, an die Zähne an, bei den Anuren dagegen entwickeln sie sich als etwas ganz Neues ohne Zusammenhang mit früheren Einrichtungen, so dass uns ihre Entstehung und ihre Herkunft unverständlich und räthselhaft erscheinen muss.

Nachdem ich so nachgewiesen habe, in welcher Amphibienordnung die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne am wenigsten abgeändert ist, gilt es, eine Erklärung für die abweichenden Bildungsvorgänge bei den Anuren aufzufinden.

Der Satz, dass die Ontogenese eine Recapitulation der Phylogenese ist, erfährt in Wirklichkeit vielfache Einschränkungen. Denn überall bemerken wir, dass die Recapitulation keine vollständige, sondern eine ungemein lückenhafte ist, indem viele Entwicklungsstufen aus der Stammesgeschichte in der Ontogenese allmählich ganz ausfallen und übersprungen werden. Dies ist im Allgemeinen um so mehr der Fall, je höher organisirt eine Thierspecies ist, indem bei derselben die einzelnen Organe einen immer directeren Entwicklungsweg einschlagen. In dieser Weise erklärt sich die grösste Anzahl der bei der Entwicklung der Anuren beobachteten Verschiedenheiten. Bei ihnen sind die primären Zustände der Urodelen, (das Entstehen des Operculare, das Pterygopalatinum, die bogenförmige Lage der Gaumenknochen, die vielreihige Stellung der Zähne etc.) ausgefallen, und erreichen die genannten Theile auf einem directeren Weg den definitiven Zustand.

Eine eingehendere Erklärung verlangt die in beiden Amphibienordnungen so durchaus verschiedenartige Entstehung des Vomer und Palatinum und die bei den Anuren relativ so spät erfolgende Entwicklung der Zähne. Da beide Verhältnisse in einem innigen Zusammenhang mit einander stehen, so werde ich sie auch gemeinschaftlich zu erklären versuchen.

Einen Anknüpfungspunkt zur Erklärung bieten die Urodelen, welche ja auch hier den ursprünglichen Zustand aufweisen, in den Veränderungen, welche im Laufe der Larvenmetamorphose am Vomer und Palatinum vor sich gehen. Ich habe bereits im ersten Abschnitt des entwicklungsgeschichtlichen Theiles geschildert, wie sich an den zahntragenden Gaumenknochen allmählich ein Gegensatz zwischen dem Cement und den übrigen Zahngeweben herausbildet. Während ursprünglich beide gleichmässig beim Zahnwechsel resorbirt werden, bleibt weiterhin das Cement zum Theil erhalten, indem von den Zähnen nur das Zahnbein und der Schmelz vollständig sich auflösen. Das Cement wächst selbständig weiter und vergrößert sich; so entsteht aus dem Zahnknochen ein Skelettknochen, eine durch die Zahnbildung phylogenetisch veranlasste, aber später von ihr unabhängig gewordene Bildung. Wenn so zwei ursprünglich innig zusammengehörige Theile eines Organes durch Differenzirung eine Selbständigkeit allmählich erlangt haben, dann ist auch die Möglichkeit gegeben, dass, während der eine Theil sich ganz rückbildet, der andere erhalten bleibt.

Wenn man diese Folgerungen annimmt, so erklärt sich die abweichende Entstehungsweise der Knochen bei den Anuren in einfacher Weise. Bei ihnen haben sich die primären Zahnanlagen rückgebildet, die durch letztere im unterliegenden Schleimhautgewebe auf einem früheren phylogenetischen Stadium veranlasste Knochenbildung tritt aber trotzdem ein, da Zahn- und Knochenbildung eine divergente Entwicklungsrichtung bereits eingeschlagen hatten und letztere daher in die Rückbildung der ersteren nicht mit hineingezogen werden konnte. Die Knochenbildung war im Schleimhautgewebe gewissermaassen stabil geworden, als die Rückbildung der Zahnanlagen in der Larvenentwicklung erfolgte.

Ausser den bereits angeführten Gründen, welche sich auf Entwicklungsvorgänge bei den Urodelen stützen, lassen sich für

die gegebene Erklärung noch eine Reihe weiterer Beweise führen, indem wir die Annahme motiviren können, dass bei den Anuren die primären Zahngenerationen in der Entwicklung unterdrückt sind. Für diesen Vorgang spricht sowohl der Zeitpunkt, in welchem die ersten Zähne gebildet werden, als auch die Stellung und Form der erst gebildeten Zähne. Wenn bei den Urodelen die Zähne vor den Skeletknochen, bei den Anuren erst lange nach der Anlage des Mundhöhlenskelets zur Entwicklung gelangen, so kann diese Verschiedenheit wohl nicht anders als durch ein Ausfallen von primären Zahngenerationen gedeutet werden. Zu dem gleichen Schlusse führen uns die Thatsachen, dass die ersten Zähne der Frösche in einer einfachen Reihe angeordnet sind und in zwei Spitzen auslaufen. Denn wie wir durch vergleichend anatomische Betrachtung gefolgert haben, und wie die Entwicklung der Salamandrinen bestätigt hat, ist die Zahnstellung bei den Amphibien ursprünglich eine vielreihige und die ursprüngliche Zahnform ein grad-gestreckter Kegel mit einfacher Spitze; es müssen diese Stadien bei den Anuren mithin nicht mehr zur Entwicklung gelangen.

Zu Gunsten dieser Erklärung spricht ferner nicht wenig der Umstand, dass sich ursächliche Momente in der Entwicklung der Anuren nachweisen lassen, welche jene Veränderungen veranlassen können. Wie ein langes Eileben zu einer Abkürzung, so prädisponirt ein langes Larvenleben zu einer Fälschung der ontogenetischen Entwicklung. Auf die noch unausgebildeten Larven wirkt ja die Aussenwelt in gleichem, ja vielleicht in noch höherem Maasse als auf die erwachsenen Thiere umgestaltend ein. Hierdurch kann der directe Entwicklungsgang mannichfache Störungen erleiden, indem selbst neue Organe während des Larvenlebens sich bilden. Um so eher wird dieser Fall eintreten können, wenn zugleich auch die Lebensweise der Larven eine vom erwachsenen Thiere verschiedene ist, Verhältnisse, welche Fritz Müller¹⁾ in überzeugender Weise auseinandergesetzt hat. Bei den Anuren ist aber ihr Larvenleben ein relativ sehr langes, da sie weit früher und unfertiger als die Urodelen die Eihüllen abstreifen. Als Gewährsmann für diese Thatsache führe ich Reichert an, der in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erklärt: »Kein Wirbelthier äussert sein freieres Auftreten durch Bewegungen so

1) Fritz Müller. Für Darwin. Leipzig 1864.

frühzeitig und bei so geringen Entwicklungen des ganzen Organismus als der Frosch. Kaum sind die ersten Visceralfortsätze vorhanden und die Wirbelabtheilungen des Rumpfes erkennbar, so verlassen seine Embryonen die Eihüllen, und von der schwarzen Umhüllungshaut geschützt, sitzen sie mit den Saugnäpfchen schaarenweise an den Grashalmen fest, nur dann und wann eine seitliche Bewegung vollziehend, bis etwas später erfolgreiche Schwimmbewegungen eintreten können ¹⁾.

In engem Zusammenhang mit dem frühzeitigen Verlassen der Eihüllen und dem hierdurch herbeigeführten längeren Larvenleben hat sich nun bei den Batrachiern ein Organ entwickelt, in welchem sich die directe Ursache für die Rückbildung der ersten Zahngenerationen erblicken lässt. Dieses Organ sind die schon früher beschriebenen Hornkiefer und Hornzähne der Froschlaven. Im Vergleich zu den echten Dentinzähnen sind dieselben eine erst secundär erworbene Bildung. Sie sind ein provisorischer Kauapparat, welcher sich während des Larvenlebens entwickelt hat und auch ausschliesslich ein Larvenorgan bleibt, da er bei beginnender Metamorphose sich rückbildet. Dies lehrt die nur auf die Anuren beschränkte Verbreitung. Bei den das Ei sehr früh verlassenden Fröschen haben sich die Hornkiefer schon zu einer Zeit entwickelt, wo die Zähne überhaupt noch nicht angelegt werden konnten. Durch diesen provisorischen Kauapparat, welcher für das Larvenleben vielleicht sogar bessere Dienste als eine Zahnbewaffnung leistete, wurden die sich später entwickelnden Zähne ausser Function gesetzt und bildeten sich bei ihnen in gleicher Weise zurück, wie bei Siren lacertina die Kieferzähne völlig verschwunden sind, da Hornkiefer dauernd ihre Rolle eingenommen haben. Wenn nun bei älteren Larven der provisorische Kauapparat, wahrscheinlich in Folge veränderter Lebensweise, seine Bedeutung verliert und in Folge dessen rudimentär wird, fällt das Moment weg, welches die Zahnentwicklung bisher unterdrückt hat. Die jetzt zur Entwicklung gelangenden Zahnanlagen sind indessen nicht mehr die primären, sondern Ersatzzähne und zwar von jener Zahngeneration, welche dem erlangten Entwicklungsstadium des betreffenden Thieres entspricht.

Nach dieser Beweisführung glaube ich für die Entstehung des

1) Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. S. 80.

Vomer und Palatinum der Anuren Folgendes annehmen zu dürfen. Wie bei den übrigen Amphibien sind dieselben phylogenetisch durch eine Verschmelzung von Schleimhautzähnen entstanden. Auf einem späteren Stadium reducirte sich der vielreihige Zahnbesatz in der früher durchgeführten Weise und bildete sich durch unvollständige Resorption des Cements und selbständige Weiterentwicklung desselben ein Skeletknochen mit einer einfachen Reihe von Zähnen. Auch in der Ontogenese der Anuren hat dieser Process sich einstmals wie noch jetzt bei den Urodelen abgespiegelt, späterhin aber hat er eine Abänderung erfahren, als bei den früh ausschlüpfenden Larven Hornkiefer noch vor dem Erscheinen der Zähne sich ausbildeten. Denn durch sie wurden die primären Zähne ausser Function gesetzt und rückgebildet. Von diesem Rückbildungsprocess wurde indessen die Knochenbildung nicht betroffen, da sie nach anderer Richtung dem Organismus von Nutzen war und da schon vorher Zahn und Knochen (ursprünglich zusammengehörige Theile) nach divergenten Richtungen sich entwickelt hatten, und die Verknöcherung im Schleimhautgewebe sich befestigt hatte.

An die hier durchgeführten Reflexionen, durch welche wir die abweichenden Verhältnisse bei den Anuren auf die Urodelen zurückzuführen im Stande sind, reihe ich eine kurze Betrachtung über die Stellung, welche die Ontogenie der Anuren zu der Phylogenie des Amphibienstammes einnimmt.

Für die Urodelen habe ich schon durch eine Vergleichung gezeigt, dass sich bei ihnen bis in Einzelheiten die gesetzmässige Parallele zwischen Ontogenie und Phylogenie nachweisen lässt. Die Metamorphosen, welche das Skelet der Mundhöhle und das Zahnsystem bei ihnen erleidet, können wir, um mit Fritz Müller zu reden, als ererbte bezeichnen, als solche, welche in der Phylogenese des Amphibienstammes ihre Begründung finden.

Bei den Anuren giebt uns indessen die ontogenetische Entwicklung nicht mehr ein getreues Abbild der phylogenetischen. Hier ist das Abbild bis zur Unkenntlichkeit verwischt. Diese Verunstaltung ist theilweise durch eine Fälschung, theilweise durch eine Abkürzung der Entwicklung hervorgerufen worden. Gefälscht ist die Entwicklung dadurch, dass die Larven während ihres freien Lebens im Kampfe um's Dasein ein provisorisches Larvenorgan, welches beim ausgebildeten Thiere nie in Function tritt, sich erworben haben, und dass durch die Erwerbung der Hornkiefer die ererbte

Zahnbildung in ihrer Entwicklung gehemmt und zurückgedrängt worden ist. Abgekürzt ist die Entwicklung, indem die Zahl und die Lage der einzelnen Knochen der Mundhöhle von Anfang an bei den Larven derjenigen des erwachsenen Thieres gleicht, alle jene Metamorphosen mithin wegfallen, welche ich für die Urodelen im III. Abschnitt geschildert habe. Die Metamorphosen der Anuren können wir im Gegensatz zu denjenigen der Urodelen, zum Theil als erworbene, (F. Müller) bezeichnen, indem sie nicht durch die Phylogenese, sondern durch äussere Einflüsse, welche auf die Larven eingewirkt haben, hervorgerufen sind.

So liefert uns die Genese der Zähne und des Mundhöhlenskelets der Anuren, verglichen mit der Genese der gleichen Theile bei den Urodelen ein treffendes Beispiel für die ontogenetische These, welche Fritz Müller¹⁾ in seiner ideenreichen Schrift: Für Darwin, aufgestellt und durch eine Anzahl von Beispielen illustriert hat: »Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmählich verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben²⁾.«

Durch den Vergleich der Entwicklung der Anuren mit denjenigen der Urodelen sind wir zu der Annahme geführt worden, dass

1) Fritz Müller. Für Darwin. Leipzig 1864. S. 77.

2) Haeckel hat in seiner generellen Morphologie (B. II S. 300) die theils auf Abkürzung, theils auf Fälschung beruhende Verwischung der Parallelen zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Entwicklung in folgenden zwei Sätzen zusammengefasst:

Ontogenetische These 43. »Die vollständige und getreue Wiederholung der phylogenetischen durch die biontische Entwicklung wird verwischt und abgekürzt durch secundäre Zusammenziehung, indem die Ontogenese einen immer geraderen Weg einschlägt; daher ist die Wiederholung um so vollständiger, je länger die Reihe der successiv durchlaufenen Jugendzustände ist.«

Ontogenetische These 44. Die vollständige und getreue Wiederholung der phyletischen durch die biontische Entwicklung wird gefälscht und abgeändert durch secundäre Anpassung, indem sich das Bion während seiner individuellen Entwicklung neuen Verhältnissen anpasst; daher ist die

ein Knochen, welcher ursprünglich durch Verschmelzung von Zähnen entstanden ist, später unabhängig von denselben sich entwickeln kann. Durch diese Annahme ist uns die Möglichkeit gegeben, die Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle überhaupt von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurtheilen. Die Deckknochen der Urodelen hatte ich nach der verschiedenen Weise ihrer Entstehung in drei Gruppen eingetheilt, erstens in Knochen, welche durch Verschmelzung von Zähnen entstehen (Vomer, Palatinum, Operculare), zweitens in Knochen, die nur theilweise so entstehen, zum Theil eine Integumentossification sind (Maxillare, Intermaxillare, Dentale), drittens in Knochen, die unabhängig von Zahnbildungen durch eine Sklerosirung und Verkalkung von Bindegewebslagen gebildet werden. (Pterygoid, Parasphenoid, Angulare.)

Im vergleichend anatomischen Theile wurden die Gründe angeführt, welche es wahrscheinlich machen, dass einst alle Deckknochen der Mundhöhle (Maxillare, Intermaxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid, Parasphenoid, Dentale, Operculare,) gleichmässig mit Zähnen besetzt waren. Wenn wir hiermit das für die Entstehung des Vomer und Palatinum der Frösche gewonnene Resultat verknüpfen, so gelangen wir durch Berücksichtigung dieser beiden Momente zum weiteren Schluss, dass ursprünglich auch das Pterygoid und Parasphenoid — mit einem Worte, alle Deckknochen der Mundhöhle der Amphibien — durch Verschmelzen von Zähnen sich gebildet haben, und dass ihre jetzt zu beobachtende Entwicklung in derselben Weise, wie die Entstehung vom Vomer und Palatinum bei den Anuren, zu beurtheilen ist. Die Schleimhautknochen der Amphibien lassen sich also von einer gemeinsamen Quelle, von Schleimhautzähnen, ableiten, und diese bieten uns wieder an die Selachier Anknüpfungspunkte dar¹⁾.

Wiederholung um so getreuer, je gleichartiger die Existenzbedingungen sind, unter denen sich das Bion und seine Vorfahren entwickelt haben.◊

1) Der Processus nasalis des Maxillare und Intermaxillare, sowie der den Unterkiefer einschneidende äussere Theil des Dentale und endlich das Angulare können nicht zu den Schleimhautossificationen gerechnet werden, da sie dem äusseren Integument angehören. Die Stellung des Angulare könnte seiner Lage nach zu Zweifeln Veranlassung geben. Da es aber in keiner Thierklasse zahntragend gefunden wird und da es am embryonalen Unterkiefer der Urodelen auch mehr an der unteren als an der

Zusammenfassung der im vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Theil erhaltenen Resultate.

Im Laufe der Untersuchung, auf welche ich am Endziel angelangt noch einmal einen kurzen Rückblick werfe, sind wir mit verschiedenen Gruppen von Thatsachen bekannt geworden und haben durch Vergleichung derselben eine Anzahl Schlüsse gezogen; die einzelnen Schlüsse haben wir weiter mit einander verknüpft und auf diesem Wege endlich ein Gesamtergebnis erhalten, welches uns die einzelnen Beobachtungen zu einem Bild zusammenzufassen erlaubt. Die Verschiedenheiten, welche wir an den lebenden Repräsentanten der Amphibien beobachtet haben, können wir jetzt aus einfacheren Verhältnissen als eingetretene Differenzirungen ableiten und zwar als Differenzirungen, welche in verschiedenem Grade und theils auch in verschiedener Weise bei den einzelnen Ordnungen sich vollzogen haben. Die Entwicklungsvorgänge und Metamorphosen des Zahnsystems und des Mundhöhlenskelets, welche sich Schritt für Schritt haben verfolgen lassen, können wir zum Theil als eine Wiederholung der Stammesentwicklung erklären, zum Theil als Abänderungen deuten, welche im Kampfe um's Dasein, den auch die Larven zu bestehen haben, eingetreten sind.

Von dem so gewonnenen einheitlichen Gesichtspunkt aus stelle ich die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen, die Ergebnisse des vergleichend anatomischen und des entwicklungsgeschichtlichen Theiles, die hauptsächlichsten objectiven Befunde und die an sie angeknüpften Schlüsse, in kurzen Sätzen übersichtlich zusammen. Bei dieser Zusammenstellung will ich die Ergebnisse so anordnen, dass sie uns zugleich ein klares Bild entwerfen von der Art und Weise, wie die phylogenetische Entwicklung des Zahnsystems und des Mundhöhlenskelets im Amphibienstamme sich vollzogen hat und wie die einzelnen Stadien dieser Entwicklung in der Organisation der jetzt lebenden Repräsentanten im ausgebildeten Zustand und in ihrer ontogenetischen Entwicklung sich widerspiegeln.

inneren Seite des Meckel'schen Knorpels liegt, glaube ich seinen Ursprung auf eine Integumentossification und seine spätere Lage auf eine erworbene Verlagerung zurückführen zu müssen. Ueber die Genese der Integumentossificationen soll im allgemeinen Theile gehandelt werden.

I. Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung des Zahnsystems der Amphibien.

a) Phylogenetischer Ursprung und Vertheilung der Zähne.

1. Die Zähne der Amphibien sind phylogenetisch ältere Bildungen als das knöcherne Cranium, besonders aber als die Deckknochen der Mundhöhle; das heisst: zur Zeit, als die Zahnbildung im Wirbelthierreich eintrat, existirten nur Wirbelthiere mit einem Primordialcranium.

2. Ein niedrig entwickeltes Amphibium, welches uns dieses alte Entwicklungsstadium des Stammes noch jetzt dauernd erhalten zeigt; besteht nicht mehr.

3. In der Ontogenese der Urodelen hat sich dieses Stadium vorübergehend erhalten, da bei ihnen die Zahnanlagen früher gebildet werden, als die Knochen der Mundhöhle. In der Ontogenese der Anuren ist dagegen dieses Stadium ausgefallen, da bei ihnen die Zähne später als das knöcherne Cranium sich entwickeln.

4. Das ontogenetisch späte Erscheinen der Zähne bei den Anuren lässt sich aus einer Fälschung der Entwicklung und zwar aus einer Rückbildung der primären Zahngenerationen erklären, welche dadurch herbeigeführt worden ist, dass bei den freilebenden Larven ein provisorischer Kauapparat (Hornkiefer und Hornzähne) in Anpassung an veränderte Existenzbedingungen entstanden ist und die Bildung der wahren Zähne unterdrückt hat. Hierdurch ist die Zahnentwicklung in ein späteres Stadium der Larvenentwicklung (Rückbildung der Hornkiefer) verlegt worden.

5. Die Dentinzähne der Amphibien sind ursprünglich über die gesammte Mund- und Kiemenhöhle gleichmässig verbreitet gewesen.

6. Im Laufe der Stammesentwicklung ist in der Verbreitung der ursprünglich über die Schleimhaut gleichmässig vertheilten Zähnchen eine Differenzirung eingetreten und zwar noch vor der Entwicklung des Mundhöhlenskelets. Während auf einzelnen Strecken der Mundschleimhaut die Zähnchen sich rückgebildet haben, haben sie sich auf anderen Strecken zu voluminöseren Gebilden entwickelt und eine bestimmte regelmässige Lagerung eingenommen.

Die jetzt zahntragenden Strecken der Mundschleimhaut sind folgende: Zwei Streifen von Zähnen umgürten von unten her den Eingang der Mundöffnung, ein Streifen auf dem oberen Rand des

Meckel'schen Knorpels, ein anderer auf seiner inneren Fläche. Denselben entsprechen an der Decke der Mundhöhle zwei entsprechende Streifen von Zähnen, welche bogenförmig angeordnet dicht hintereinander liegen, ein äusserer Bogen von Kieferzähnen und ein innerer Bogen von Gaumenzähnen. Ausserdem aber finden sich an der Decke der Mundhöhle noch regellos in Haufen dicht beisammenstehende Schleimhautzähnchen, welche den Raum nach innen und hinten von dem Gaumenzahnstreifen einnehmen (Sphenoidalzähne).

7. Die Ursache, durch welche auf einzelnen Strecken der Mundschleimhaut Zähne sich rückbilden, auf andern dagegen höher sich entwickeln, mit andern Worten, das der beschränkteren Localisirung der Zähne zu Grunde liegende ursächliche Moment ist in der ungleichen Lage der Zähne zu suchen. Denn nach der Lage wird sich mehr oder minder die Betheiligung der Zähne beim Nahrungserwerbe bestimmen. Es werden Zähne, welche an Skelettheilen (Meckel'scher Knorpel, Palatoquadratknorpel, Labialknorpel (?) etc.) bei ihrer Action eine Stütze finden, in wirksamerer Weise verwandt werden, als solche, welchen eine Stütze fehlt. Ferner werden die am Mundhöhleneingang gelegenen Zähne eine im Ganzen vortheilhaftere Lage zum Nahrungserwerb, als die weiter einwärts gelegenen besitzen. Die stärker gebrauchten Organe werden eine höhere Ausbildung erlangen, die in gleichem Maasse weniger in Action gesetzten Zähnchen werden sich rückbilden.

8. Die aus vergleichend anatomischen Gründen erschlossene Vertheilung der Zähne, wie sie auf einem frühen Stadium der Stammesentwicklung der Amphibien durch Differenzirung eingetreten ist, hat sich in der ontogenetischen Entwicklung der Urodelen (Salamandrinen- und Axolotllarven) zum Theil erhalten. Hier finden sich am Ober- und Unterkiefer je zwei einander parallele Zahnstreifen vor, nur die Sphenoidalzähne haben sich rückgebildet¹⁾.

b) Bau und Entwicklung der Zähne.

9. Die ursprüngliche Form der Amphibienzähne lässt zwei Theile unterscheiden, einen geradgestreckten Kegel, der in eine einfache scharfe Spitze ausläuft, und eine im Schleimhautgewebe hori-

1) Vielleicht liefert hierin die Ontogenese von *Plethodon glutinosus* ein noch treueres Abbild der Stammesentwicklung, da derselbe Sphenoidalzähne besitzt.

zontal liegende Cementplatte, welcher der Kegel (die Zahnkrone) aufsitzt. Diese Form zeigen uns noch jetzt annähernd die Zähne von *Siren lacertina* (?) und die Gaumen- und Opercularzähne von Axolotl. Auch ontogenetisch finden wir diese Zahnform in den primären Larvenzähnen der Urodelen wieder.

10. Von der ursprünglichen Grundform sind die Zähne der jetzt lebenden Amphibien nur wenig abgewichen, wie sie überhaupt nach der Species sehr wenig variiren. Der Zahnkegel ist nach einwärts gekrümmt und endet in zwei Endzinken. An ihm unterscheidet man einen oberen aus Schmelz und Dentin und einen unteren aus Cement bestehenden Theil, eine Zahnkrone und einen Zahnsockel. Letzterer ist in Anpassung an eine besondere Befestigungsweise an seiner Basis schräg abgestutzt und besitzt an seiner Innenwand eine grosse Oeffnung, die Pulpaöffnung.

11. Die Zähne der Amphibien bestehen, wie überhaupt die Dentinzähne aller Wirbelthiere, histologisch aus drei Geweben, aus Zahnbein, Schmelz und Cement. Die Oberfläche des Schmelzes und des Dentins wird von einem sehr resistenten Häutchen überzogen, der Zahncuticula (Schmelzoberhäutchen genannt, soweit es den Schmelz überkleidet).

12. An der Bildung der Zähne der Amphibien, wie überhaupt aller Wirbelthiere, betheiligen sich sowohl Zellen des oberen als auch des mittleren Keimblattes. Erstere bilden eine Cylinderzellenschicht (Schmelzmembran), welche den Schmelz abscheidet, letztere eine zellige Papille, auf deren Oberfläche das Dentin abgeschieden wird (Odontoblastenschicht). Das Cement entsteht theils direct als Abscheidung einer zelligen Anlage (Cementmembran), theils durch Verknöcherung des den Zahn umgebenden Bindegewebes.

13. Ursprünglich haben sich die Zähne der Amphibien durch Verknöcherung freistehender Papillen der Schleimhaut entwickelt, wie dies bei den Placoidschuppen der Selachier (homologen Bildungen) noch jetzt der Fall ist. Die Einsenkung der Zahnanlagen in die Tiefe der Schleimhaut ist ein erst später erworbener Entwicklungsmodus.

14. Mit der Differenzirung in der Vertheilung der Zähne, der theilweisen Reduction derselben auf einzelne Streifen von Zähnen, hängt die Entwicklung eines besonderen zahnbildenden Organes, der Ersatzleiste, zusammen. Dieselbe ist ein lamellenartig in die Tiefe gewucherter Theil des Mundhöhlenepithels, von welchem allein die Bildung neuer Zähne ausgeht. Da sich vier Zahnstreifen am Ein-

gang der Mundhöhle vorfinden, entwickeln sich dem entsprechend auch vier Ersatzleisten, je eine zur Bildung der Zähne des Oberkiefer-, des Gaumen-, des Unterkiefer- und des Opercularzahnstreifens ¹⁾.

15. Der Ersatz der Zähne ist bei den Amphibien ein unbeschränkter.

16. Die Zahnresorption wird gleich der Knochenresorption durch vielkernige Zellen, durch Ostoklasten, vermittelt. Hierbei ist eine mechanische Einwirkung des sich entwickelnden auf den functionirenden Zahn, durch welche dessen Resorption herbeigeführt werden könnte, nicht wahrzunehmen.

17. Die rasch eintretende Zahnresorption und die so häufig erfolgende Neubildung von Zähnen, mit einem Wort, der unbeschränkte Zahnwechsel der Amphibien ist aus früheren Verhältnissen zu erklären, wo die Zähne locker in der Schleimhaut festsassen und daher rascher sich beim Nahrungserwerbe abnutzten. Der unbeschränkte Zahnwechsel ist daher eine ererbte Einrichtung.

II. Ergebnisse über das Mundhöhlenskelet der Amphibien.

a) Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle.

18. Das Skelet der Mundhöhle der Amphibien ist ursprünglich ein Zahnskelet. Als solches ist es aus einzelnen Zahnplatten zusammengesetzt, welche phylogenetisch durch Verschmelzung von Schleimhautzähnen mit ihren Cementtheilen (Basalplatten) entstanden sind. Aus verschmolzenen Sphenoidalzähnen ist das unpaare Parasphenoid an der Decke der Mundhöhle herzuleiten. Aus dem Streifen der Gaumenzähne haben sich jederseits zwei Knochenstücke entwickelt, ein Vomer und ein rückwärts bis zum Quadratknorpel reichendes Pterygopalatinum. Der Streifen der Opercularzähne am Unterkiefer hat jederseits einem Operculare Entstehung gegeben. Aus dem Streifen der Ober- und Unterkieferzähne haben sich nur Theile von Skeletstücken entwickelt, indem hier die Ossifikationen der Mundhöhle mit Integumentknochen zur Bildung des Maxillare, Intermaxillare und Dentale verschmolzen sind.

¹⁾ Ueber die Entstehung der Ersatzleiste siehe Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. S. 386.

19. Die Entstehung von Zahnplatten durch Verschmelzung von Schleimhautzähnen lässt sich aus einer Volumszunahme der letzteren erklären. Diese aber lässt sich auf den stärkeren Gebrauch der Zähne beim Nahrungserwerb zurückführen. Das Zahnskelet wird um so eher sich erhalten und befestigt haben, als untereinander zu Platten verbundene Zähnen bessere Werkzeuge zur Nahrungszerkleinerung abgeben, als locker in der Schleimhaut befestigte isolierte Zähnen.

20. Das ursprüngliche Zahnskelet unterliegt denselben Veränderungen durch Wachsthum und Resorption, wie die Zahnstreifen, aus denen es entstanden ist. Das Wachsthum erfolgt an der Innenseite der Zahnplatten durch Anfügung neuer Zähne, welche an der Ersatzleiste entstanden sind. An der Aussenseite werden die ältesten Theile der Zahnplatten durch Ostoklasten resorbirt. Die Zahnplatten vollziehen somit in toto dieselbe Lageveränderung, welche früher die einzelnen Zähne erlitten, indem sie an der Ersatzleiste entstanden allmählich weiter nach auswärts gerückt sind.

21. Die Entstehung einzelner Knochen durch Verschmelzung von Zähnen lässt sich ontogenetisch in der Entstehung von Vomer, Palatinum und Operculare, sowie der Theile des Maxillare, Intermaxillare und Dentale, welche der Mundhöhle angehören, bei den Larven der Urodelen nachweisen. Die genannten Knochen sind eine Zeit lang Zahnplatten, welche an ihrer Innenseite wachsen, an der Aussenseite dagegen resorbirt werden.

22. Auf einem späteren Stadium der phylogenetischen Entwicklung haben sich die Zahnplatten in zahntragende Knochenplatten umgewandelt dadurch, dass am äusseren Rande die daselbst stattfindenden Resorptionsvorgänge nur die Zahnkegel betroffen, Cementgewebe aber übrig gelassen haben, welches unabhängig von der Zahnbildung weiter wächst und sich vergrössert, mithin eine selbständige Entwicklungsrichtung einschlägt. Aus einer ursprünglich einheitlichen Bildung sind so durch Differenzirung zwei Bildungen, Zahn und Knochen, entstanden.

23. Im weiteren Verlauf der Stammesentwicklung erleidet die eine dieser zwei Bildungen, die Zähne, vielfach eine vollständige Rückbildung und entsteht hierdurch ein einfacher Skeletknochen ohne Zahnbesatz.

24. Der Process, durch welchen phylogenetisch Knochengewebe entstanden ist, (unvollständige Resorption des Cements und Weiter-

entwicklung desselben) vollzieht sich noch jetzt in der embryonalen Entwicklung des Vomer und Palatinum der Urodelen, indem hier während des Larvenlebens Zahnplatten in Knochen mit einem einreihigen Zahnbesatz sich umwandeln.

25. Der Entstehungsprocess der Skeletknochen (Verschmelzen von Zähnen, unvollständige Resorption des Cements, später erfolgende Rückbildung der Zähne) ist in vielen Fällen ontogenetisch abgekürzt, indem die Zähne überhaupt gar nicht zur Entwicklung gelangen und nur die Verknöcherung im Schleimhautgewebe eintritt. Dies ist der Fall bei dem Parasphenoid und Pterygoid der Urodelen und bei allen Deckknochen der Anuren.

26. Mit Knochen, deren embryonale Entwicklung abgekürzt ist, können weiterhin noch Zähne in Verbindung treten, wie dies beim Vomer, Maxillare und Intermaxillare der Anuren der Fall ist.

27. Die embryonal getrennte Entstehung von Zähnen und Knochen erklärt sich aus unvollständiger Rückbildung der Bezahnung der Art, dass die frühesten Zahngenerationen ausfallen, die Ersatzzähne aber später noch zur Entwicklung gelangen. Bei den Anuren ist die Rückbildung der frühesten Zahngenerationen hauptsächlich durch die Entstehung eines provisorischen Larvenorgans, der Hornkiefer und Hornzähne, verursacht worden.

28. Das Ergebniss über die phylogenetische und über die ontogenetische Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle bei den Amphibien lässt sich kurz dahin zusammenfassen: Phylogenetisch sind alle Deckknochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Schleimhautzähnen und durch Metamorphose der so gebildeten Zahnplatten entstanden, ontogenetisch dagegen entwickeln sie sich auf zweifache Weise, welche wir als primäre und secundäre unterscheiden wollen. Die primäre Entwicklung recapitulirt die phylogenetische, die andere ist durch Abkürzung aus ihr hervorgegangen und daher nicht mehr ein Abbild der Phylogenese. Im ersten Fall entstehen die Knochen embryonal durch Verschmelzen von Zähnen, im zweiten Fall entstehen sie durch directe Verkalkung von Theilen der Schleimhaut. Bei den Urodelen werden in ihrer Ontogenese ein Theil der Deckknochen in primärer, ein anderer Theil in secundärer Weise gebildet; bei den Anuren dagegen werden alle Deckknochen secundär angelegt.

b) Ueber die primäre Zahl, Lage und Form der Deckknochen des Mundhöhlenskelets der Amphibien und die späterhin nach den einzelnen Ordnungen erfolgten Differenzirungen desselben.

1. Anzahl der Knochenstücke.

29. Ursprünglich besaßen die Amphibien an der Decke der Mundhöhle vier paarige und einen unpaaren Deckknochen und zwar 1) jederseits zwei Oberkieferknochen: ein Maxillare und ein Intermaxillare; 2) jederseits zwei Gaumenknochen: ein Vomer und ein Pterygopalatinum; 3) einen unpaaren Knochen, das Parasphenoid. Der Unterkieferknorpel wurde von drei Belegknochen, einem Dentale, Operculare und Angulare eingeschleidet.

30. Die ursprüngliche Anzahl der Knochen der Mundhöhle hat nach den einzelnen Amphibienarten Veränderungen erfahren, entweder durch eine erfolgte Trennung eines ursprünglich einfachen Knochenstückes, oder durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Knochenstücke oder durch totale Rückbildung eines Knochenstückes.

31. Durch Trennung eines ursprünglich einfachen Knochenstückes in zwei Theile ist bei den meisten jetzt lebenden Amphibienarten aus dem Pterygopalatinum ein Palatinum und ein Pterygoid entstanden und sind hierdurch aus den ursprünglichen zwei Paar Gaumenknochen drei Paar geworden. Nur Proteus und Menobranchus zeigen uns in dem Besitz eines einfachen Pterygopalatinum das phylogenetisch ursprüngliche Verhältniss dauernd erhalten. Dasselbe tritt auch vorübergehend in der Ontogenese der Urodelen zu Tage, deren Palatinum und Pterygoid aus einem embryonal einfach angelegten Knochenstück durch Trennung während des Larvenlebens sich bilden.

32. Durch Verschmelzung zweier Knochenstücke entsteht bei den Tritonen ein unpaares Intermaxillare, welches embryonal bei ihnen gleichfalls paarig angelegt ist. Ferner verschmelzen bei ihnen Vomer und Palatinum zu einem Vomeropalatinum. Der als Palatinum zu deutende Theil des Vomeropalatinum der Tritonen hat nach seiner Verbindung mit den übrigen Gaumenknochen drei Stadien durchlaufen, welche sich in der Entwicklungsgeschichte der Tritonen noch erkennen lassen. Im ersten Stadium bildet das Palatinum einen Theil des Pterygopalatinum; im zweiten Stadium ist es ein selbständiger Skeletknochen, der mittlere der Gaumenreihe, im

dritten Stadium hat es sich mit dem Vomer zum Vomeropalatinum verbunden.

33. Bei einigen Amphibienspecies ist dieser oder jener der aufgeführten Knochen durch Rückbildung verloren gegangen. Am häufigsten wird das Operculare hiervon betroffen. Dauernd besitzen dasselbe nur die niedrig stehenden Amphibien, wie Siren und Siredon. Bei den Salamandrinen (Triton, Salamandra) wird es embryonal zwar noch angelegt, bildet sich aber während der Larvenmetamorphose zurück. Bei den Anuren gelangt es überhaupt nicht mehr zur Entwicklung. Das Maxillare fehlt bei Proteus und Menobranchus, das Pterygoid bei Siren lacertina, das Palatinum bei Menopoma, Cryptobranchus und Plethodon.

2. Lage der Knochenstücke.

34. Ursprünglich sind die Belegknochen bei den Amphibien folgendermaassen gelagert. Die Oberkiefer- und die Gaumenknochen bilden zwei Bogen, die dicht hintereinander gelegen parallel verlaufen und den Eingang zur Mundhöhle begrenzen. Das letzte Knochenstück des Gaumenbogens reicht bis an den Quadratknorpel, welcher sehr schräg nach vorn gerichtet ist. Zum Theil innerhalb, zum Theil rückwärts vom Gaumenbogen liegt das unpaare Parasphenoid.

35. Die primäre Lagerungsweise hat sich bei den Perennibranchiaten (Siren, Axolotl) erhalten; bei den Urodelen tritt sie nur in der embryonalen Entwicklung vorübergehend hervor, und wird späterhin erheblich gestört, indem die Gaumenknochen tiefgreifende Verschiebungen erleiden; bei den Anuren endlich ist sie auch in ihrer Ontogenese nicht mehr nachweisbar, indem die Knochenstücke gleich ihre definitive Lage mehr oder minder einnehmen.

36. Die wichtigste und am meisten auffallende Verschiebung erfährt das Pterygoid, dessen vordere Spitze nach auswärts rückt.

37. Die bei den Salamandrinen und Anuren erfolgten Verschiebungen der Gaumenknochen stehen in ursächlichem Zusammenhang mit einer Reihe gleichzeitiger Veränderungen an andern Organen: mit der voluminöseren Gestaltung der Nasen- und der Augenhöhlen, mit der Rückbildung des Kiemenapparates und dem wahrscheinlich hierdurch bedingten Rückwärtswandern des Quadratknorpels.

3. Veränderung im Zahnbesatz der Knochen.

38. Bei einer frühen Stammform der Amphibien sind alle Deckknochen der Mundhöhle über und über mit kleinen Zähnen dicht bedeckt gewesen. Ein vollständiger Zahnbesatz hat sich noch bei einigen wenigen Amphibien erhalten, auf dem Vomer und Palatinum von Siren, auf dem Parasphenoid von *Plethodon glutinosus*. Ontogenetisch wird dieses Stadium wiederholt in der Entwicklung der Urdelenlarven, deren Vomer, Palatinum und Operculare vollständig bezahnt sind.

39. Bei allen lebenden Repräsentanten des Amphibienstammes ist eine Reduction des Zahnbesatzes eingetreten und findet sich bei den meisten Species auf zahntragenden Knochen nur eine einfache Reihe von Zähnen vor. Eine Uebergangsstufe in der Art der Bezahlung zeigen die Gaumenknochen und das Operculare von *Siredon*, wo die Zähne in zwei alternirenden Reihen gestellt sind.

40. Die Rückbildung des Zahnbesatzes kann auf jedem Knochen eine vollständige werden, und ist dieselbe im Amphibienstamme auf einzelnen Knochen je nach ihrer Lage verschieden häufig eingetreten. Bei keinem Amphibium haben sich Pterygoidzähne, und nur in wenigen Fällen Sphenoidzähne (*Plethodon glutinosus*) erhalten.

41. Die Ursachen, durch welche die Reduction und die gänzliche Rückbildung der Zähne auf einzelnen Knochen herbeigeführt worden ist, sind dieselben, welche auch die Differenzirung des ursprünglich gleichmässigen Zahnbesatzes der Mundschleimhaut bewirkt haben, nämlich die verschiedene Betheiligung der Zähne beim Nahrungserwerb je nach ihrer verschiedenen Lage.

42. Durch die Reduction der vielreihigen in die einreihige Zahnstellung wird die Beschaffenheit der Knochenoberfläche verändert. Auf den Gaumenknochen von *Siredon* entsteht durch unvollständige Resorption des Cements der alternirend gestellten Zähne ein Knochenstreifen, welcher oft nur locker mit dem Skeletknochen zusammenhängt. Bei den einreihig gestellten Zähnen entwickelt sich eine regelmässig beschaffene Leiste, welche den Ersatzzähnen zur Befestigung dient. Die Leiste ist an den Kieferknochen mächtiger entwickelt und bildet den als *Processus dentalis* bezeichneten Theil. Wie der *Processus palatinus* des Maxillare und Intermaxillare durch Verschmelzung des Cements neben einander stehender Zähne,

ist der Processus dentalis durch Verschmelzung des Cements einreihig gestellter aufeinander sich folgender Zähne phylogenetisch gebildet.

Die durch vergleichend anatomische und durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erhaltenen und in den vorhergehenden Sätzen kurz zusammengestellten Resultate lassen sich zu dem Hauptergebniss zusammenfassen.

Das Mundhöhlenskelet der Amphibien ist aus Zahnbildungen durch Wirkung mechanischer Ursachen entstanden.

Allgemeiner Theil.

In dem speciellen Theil dieser Untersuchung habe ich eines-
theils eine möglichst objective Darstellung meiner Beobachtungen
zu geben versucht, andertheils habe ich in den Reflexionen, welche
ich an die objectiven Befunde anknüpfte, mich soweit es zulässig
war, allein auf das vorliegende Untersuchungsmaterial beschränkt
und es vermieden, ähnliche Erscheinungen aus dem Wirbelthier-
stamme mit in den Kreis der Betrachtungen hineinzuziehen. In-
dessen sind durch diese Untersuchung einige Resultate erzielt wor-
den, welche von allgemeinerer Bedeutung sind und dann erst im
rechten Licht erscheinen, wenn wir sie nicht auf die Amphibien be-
schränken, sondern auf die Wirbelthiere überhaupt auszudehnen
suchen. Dieser Umstand liess es mir nothwendig erscheinen,
an den speciellen die Untersuchung umfassenden Theil noch einen
allgemeinen Theil anzuknüpfen, in welchem das Verhältniss der von
mir gewonnenen Resultate zu den herrschenden Anschauungen und
zu den anderweit im Wirbelthierstamme bekannt gewordenen ähn-
lichen Thatsachen erörtert werden soll.

Das Neuerworbene mit dem überkommenen wissenschaftlichen
Besitz in einen möglichst innigen Zusammenhang zu bringen, halte
ich überhaupt für eine Hauptaufgabe einer jeden ausgedehnte-
ren Untersuchung. In unserem wissenschaftlich so ungemein pro-
ductiven Jahrhundert häufen sich die Einzeluntersuchungen bei der
Leichtigkeit der Veröffentlichung in einem solchen Maasse an, dass
es immer schwieriger wird, in der Summe der Beobachtungen und
oft zusammenhangslosen Thatsachen den leitenden rothen Faden her-
auszufinden. Daher sollte man stets eine Erscheinung nicht für sich
betrachten, sondern versuchen dieselbe verwandten Erscheinungen

anzureihen. Eine solche Betrachtungsweise scheint mir einen um so sichereren Erfolg zu versprechen, als ja naturgemäss durch jedes Neuerworbene auch manchem schon Bekanntem eine neue Seite sich abgewinnen, Manches auch besser und einfacher sich wird darstellen lassen.

In der vorliegenden Untersuchung ist es besonders ein Ergebniss, welches uns nicht befriedigen kann, wenn wir bei der Amphibienklasse stehen bleiben. Ich meine die für die Amphibien aufgefundenene Genese des Mundhöhlenskelets, das Resultat, dass bei denselben alle Deckknochen der Mundhöhle auf Zahnbildungen zurückzuführen und aus einer eingetretenen Verschmelzung derselben ursprünglich entstanden sind. Hierbei wird sich einem jeden die Frage aufdrängen, ob in diesem Entwicklungsmodus eine auf die Amphibien beschränkte Erscheinung vorliegt, oder ob sich derselbe in dem Wirbelthierstamm noch anderweitig nachweisen lässt, mit andern Worten, ob überhaupt eine solche Genese allgemein für das Mundhöhlenskelet der Wirbelthiere aufgestellt werden kann.

Eine gründliche Beantwortung dieser Frage würde natürlich eine sehr ausgedehnte Untersuchung, welche alle Wirbelthierclassen umfasste, erfordern. Da ich dieselbe bis jetzt nicht habe vornehmen können, so muss ich mich darauf beschränken, die in der Literatur nach der Richtung bekannt gewordenen Thatsachen zusammenzustellen. Durch Verwerthung derselben und durch an sie angeknüpfte Schlussfolgerungen, hoffe ich, wird es mir auch jetzt schon gelingen, ein für die Wirbelthiere überhaupt gültiges allgemeines Resultat für den angeregten Gegenstand zu erzielen.

Noch eine Anzahl weiterer allgemeiner Fragen in Bezug auf die Entstehung des Kopfskeletes hängen mit dem aufgefundenen Entwicklungsmodus des Mundhöhlenskelets zusammen. Da dem Primordialcranium wie in der Mundhöhle so auch von aussen Deckknochen aufgelagert sind, so bleibt das Verhältniss, in welchem diese beiderlei Bildungen namentlich in ihrer phylogenetischen Entwicklung zu einander stehen, näher zu untersuchen. Es bleibt zu entscheiden, ob die Deckknochen, wie man bisher angenommen hat, in ihrer Gesammtheit von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus beurtheilt werden können, oder ob sie ihrer Genese nach nichts Gemeinsames darbieten. Daran schliesst sich weiterhin die Frage nach dem Verhältniss, in welchem die Deckknochen des Primordialcranium zu den enchondrostotischen Verknöcherungen desselben stehen, ob letztere, wie neuerdings Gegenbaur und Vrolik versucht haben,

von ersteren abzuleiten sind, oder ob dies nicht möglich ist, mithin jener Gegensatz in Wirklichkeit besteht, welchen Dugès, Jacobson, Kölliker aufgestellt und die meisten Forscher angenommen haben.

Der allgemeine Theil gliedert sich hiernach zunächst in folgende drei Abschnitte.

1) In welchem Verhältniss steht die Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien zur Genese des Mundhöhlenskelets der übrigen Wirbelthiere?

2) In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen der Mundhöhle zu den übrigen Deckknochen des Schädels (zu den Integumentossificationen)?

3) In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen zu den enchondrostotischen Verknöcherungen des Primordialcranium?

Hieran knüpfe ich noch einen vierten Abschnitt, in welchem ich die auf dem vorgezeichneten Wege gewonnenen Anschauungen in ihrer Stellung zur Wirbeltheorie des Schädels beleuchten und zum Schluss ein zusammenhängendes Bild von der Genese des Schädels entwerfen, kurz: eine Theorie des Schädels der Wirbelthiere geben will.

I. In welchem Verhältniss steht die Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien zur Genese des Mundhöhlenskelets der übrigen Wirbelthiere.

Um den in dieser Untersuchung erhaltenen Resultaten über die Genese der Schleimhautossificationen des Schädels eine weitere Fassung zu geben, ziehe ich das Mundhöhlenskelet der übrigen Wirbelthiere mit in den Kreis der Betrachtung und suche die Frage zu beantworten, in wie weit sich hier eine ähnliche Entstehung nachweisen lässt oder angenommen werden muss. Da die niederen Classen der Wirbelthiere (Teleostier, Dipneusten etc.) eine weit innigere Beziehung des Knochen- zum Zahnsystem darbieten, als die höheren Classen, die Amnioten, bei welchen beide Bildungen einander fremdartig zu sein scheinen, so werde ich beide für sich gesondert betrachten und mit den niederen Wirbelthieren, den Anamnia, beginnen, da bei ihnen voraussichtlich die ursprünglicheren Zustände zu finden sind.

a) Mundhöhlenskelet der Knorpelfische, der Dipneusten und der Knochenfische.

Wenn man in die Genese des Mundhöhlenskelets einen Einblick gewinnen will, kann man zwei Wege einschlagen, den vergleichend anatomischen und den entwicklungsgeschichtlichen.

Bei einer vergleichend anatomischen Behandlung sind, um die Deckknochen der Mundhöhle auf Zahnbildungen zurückführen zu können, hauptsächlich vier Punkte zu entscheiden. 1. Sind die Zähne bei den niederen Wirbelthieren phylogenetisch ältere Bildungen als die Schleimhautverknöcherungen? 2. Ist bei ihnen die Verbreitung der Zähne eine solche, dass aus ihrer Verschmelzung alle Knochen der Mundhöhle hervorgehen können? 3) Ist bei ihnen zwischen Zahn und Knochenbildung eine nähere Beziehung wahrzunehmen? 4. Lassen sich bei einzelnen Wirbelthieren Vorgänge nachweisen und Bildungen auffinden, wie wir sie bei der embryonalen Entstehung von Vomer und Palatinum der Urodelen kennen gelernt haben?

Die zunächst aufgeworfene Frage, ob die Zähne phylogenetisch ältere Bildungen als die Skeletknochen sind, bedarf gar keiner Discussion. Denn bei den Selachiern trägt bereits die gesammte Mundschleimhaut einen reich entwickelten Zahnbesatz. In ihren Schleimhautzähnen, welche aus Schmelz, Dentin und Cement bestehen, und namentlich in dem plattenartig in der Schleimhaut ausgebreiteten Cementtheil derselben ist uns das Baumaterial gegeben, aus welchem knöcherne Belegplatten für das knorpelige Primordialcranium bei den Wirbelthieren mit knöchernem Schädel sich gebildet haben.

Was den zweiten Punkt, die Verbreitung der Zähne anbetrifft, so spricht dieselbe bei den fischartigen Wirbelthieren noch mehr als bei den Amphibien für die von mir aufgestellte Genese. Bei den Selachiern ist die ganze Mundschleimhaut bis zum Anfang des Oesophagus mit Zähnen besetzt. An sie schliessen sich die Teleostier nahe an, deren Schlund- und Kiemenhöhle an jenen Stellen, wo Knochen in der Schleimhaut liegen, sehr reich bezahnt ist. Bei den Knochenfischen lässt sich kein einziger Deckknochen in der Mundhöhle namhaft machen, der nicht bei dieser oder jener Species Zähne trüge. So hat man Zähne auf dem Maxillare und Intermaxillare, auf dem Vomer, Palatinum, Pterygoid, auf dem Parasphenoid, auf dem Dentale und Operculare des Unterkiefers, auf dem Linguale, den Ossa pharyngea und den Kiemenbögen beobachtet. Es giebt

sogar Fische, bei welchen die genannten Knochen insgesamt und gleichzeitig eine reiche Zahnbewaffnung tragen, wie *Sudis gigas*, *Engraulis* etc. Im Vergleich zu den Selachiern haben sich allgemein bei den Teleostiern die Zähne auf den zwischen den Deckknochen gelegenen Schleimhautpartien rückgebildet.

Zwischen dem Knochen- und Zahnsystem besteht in den niederen Wirbelthierclassen — dies ist der dritte Punkt der Beweisführung — noch ein weit innigerer Zusammenhang als bei den Amphibien. Während bei diesen die Zähne meist in einer Reihe angeordnet sind, ist bei jenen die ganze Knochenoberfläche in der Regel mit dicht gedrängt stehenden, verschieden geformten Zähnen bedeckt; die bei den Salamandrinen nur vorübergehend zu beobachtende vielreihige Zahnstellung (raspelike, Owen) tritt hier dauernd auf. Nicht minder zeigt sich bei den Knochenfischen auch in der Befestigung der Zähne ihre enge Beziehung zu den sie tragenden Skeletknochen. Wie bei den Amphibien sind die Zähne gewöhnlich mit dem Knochen verwachsen. Eine lockere Verbindung, sei es durch Ligamente oder durch Alveolenbildung findet sich nur ausnahmsweise.

Ich komme jetzt zur Untersuchung des vierten Punktes, welcher als der bei weitem wichtigste uns auch am längsten beschäftigen wird: Lassen sich bei einzelnen Wirbelthieren Vorgänge nachweisen und Bildungen auffinden, wie wir sie bei der embryonalen Entstehung vom Vomer und Palatinum der Urodelen kennen gelernt haben.

Die Vorgänge, welche bei den Urodelenlarven zur Entstehung von Knochen führen, sind Verschmelzungen von Zähnchen. Auf solchem Weg entstandene Gebilde finden sich nun, wie durch die Untersuchungen von Cuvier und Owen bekannt ist, bei den niederen Wirbelthieren ziemlich zahlreich vor, so bei einzelnen Rochenarten, bei *Cestracion*, bei *Chimaera* und *Dipneusten*, bei fossilen Fischen, bei *Gymnodonten* und *Scaroiden*. Da dieselben uns für Vorgänge, welche ich beim Larvenskelet der Urodelen geschildert habe, ein näheres Verständniss eröffnen, und da sie in der Richtung noch wenig gewürdigt sind, so theile ich die Befunde zunächst kurz mit, alsdann werde ich sie mit den Ergebnissen der Untersuchung der Urodelenlarven vergleichen und in ihrem Zusammenhang zu deuten versuchen.

Bei den Rochen ist am Zahnsystem im Vergleich zu den Hai-fischen eine Reihe von Veränderungen eingetreten, welche zur

Verschmelzung von Zähnen führen. Während bei den Haifischen mit Ausnahme der Cestracionten die Zähne meist in grösserer Entfernung von einander in der Mundschleimhaut stehen, sind dieselben, wie Owen¹⁾ beschreibt, bei den Rochen einander genähert, sie haben weniger Beweglichkeit und sind in einzelnen Fällen durch feine Nähte vereinigt, sodass sie eine Art von Mosaikpflaster auf dem Ober- und Unterkieferknorpel bilden. Bei den Adlerrochen ist am Ober- und Unterkieferknorpel sogar eine thatsächliche Verschmelzung einer grösseren Anzahl von Zähnen erfolgt und sind hierdurch mehrere grössere Zahnplatten entstanden. Jede dieser Platten ist zusammengesetzt aus einem Aggregat von dünnen, langen, gewöhnlich sechsseitigen prismatischen Zähnchen, welche vertical zur Kaufläche gestellt sind. Am Unter- und Oberkiefer liegen mehrere solcher langen Zahnplatten hinter einander (Vergleiche Owen Odontography Taf. 25. Fig. 1. Fig. 4). Während die vordersten Zahnplatten resorbirt werden, entstehen an der Innenseite der Kieferknorpel an einer Ersatzleiste zahlreiche kleine und dicht gedrängte Zahnpapillen, welche während des Verknöcherungsprocesses mit einander verschmelzen und der Art eine neue Zahnplatte zusammensetzen.

Aehnliche Verschmelzungen von Zähnchen zu grösseren „zusammengesetzten Zähnen“ kommen auch bei den Cestracionten vor²⁾.

In ganz besonderem Grade aber verdient das Gebiss der Chimaeren und der Dipneusten mit Rücksicht auf die Lehre von der Entstehung von Knochen aus verschmolzenen Zähnen eine eingehendere Betrachtung. Die Chimaeren³⁾ besitzen ein knorpliges Cranium, mit welchem der Palatoquadratknorpel verschmolzen ist. Isolirte Schleimhautzähnchen fehlen; dagegen wird die Decke der Mundhöhle von 4 und der Unterkiefer von 2 grossen Platten bedeckt. Von den 4 oberen Platten liegt ein Paar nach vorn an der Mundöffnung, das andere schliesst sich nach hinten an das vordere an. Die hinteren Platten sind sechsmal so gross als die vorderen und stossen mit ihrem hinteren Ende an das Unterkiefergelenk.

1) Owen. Odontography S. 43. S. 46—49.

2) Owen. Odontography S. 49—64.

3) Cuvier. Le Règne animal. 1829 T. II. S. 381.

Owen. Odontography. S. 64—68.

Huxley. The elements of comparative anatomy S. 197.

Jede dieser Knochenplatten besteht aus einer Verschmelzung langer und einfach cylindrischer Zähne. Die Zerstörung, welcher diese Platten an ihrem äusseren vorderen Rande ausgesetzt sind, wird durch eine Neubildung von Zahnpapillen am inneren hintern Rande ausgeglichen. Cuvier und Huxley deuten die unteren Platten, weil sie unmittelbar unter dem Boden der Nasenkammern liegen, als zusammengesetzte Vomerzähne, die hinteren grösseren Stücke als Gaumen- oder Palatopterygoidzähne.

Die Dipneusten¹⁾, jene so interessante Uebergangsgruppe von den Fischen zu den Amphibien, besitzen in der Art ihrer Be-zahnung mit den Chimaeren, in der Beschaffenheit ihres übrigen Mundhöhlenskelets mit den Amphibien viel Gemeinsames. Bei Lepidosiren und dem jüngst entdeckten *Ceratodus* ist das Primordialcranium noch sehr mächtig entwickelt. Wie bei den niedrigsten Amphibien ist der Quadratknorpel sehr schräg nach vorn gerichtet, so dass die Articulationsfläche für den Unterkiefer in die Mitte des Cranium zu liegen kömmt. An der Decke der Mundhöhle liegt in der Mitte dem Knorpel ein grosses Parasphenoid auf, welches keine Zähne trägt. Ein knöcherner Kieferbogen (Maxillare, Intermaxillare) fehlt; dagegen ist ein Gaumenbogen vorhanden, welcher dem vorderen Rand des Parasphenoids aufliegt und jederseits aus 2 Knochenstücken besteht. Das vordere ist eine kleine schneidende Zahnplatte, welche unter dem knorpeligen Boden der Nasenhöhle einwärts von der inneren Nasenöffnung lagert. Während Owen es als Intermaxillar-Zahn deutet, erblicken Huxley und Günther in ihm einen Vomerzahn, eine Deutung, für welche die Lage des Knochens spricht. Das hintere weit grössere Knochenstück stösst mit seinem hinteren Rand an den Quadratknorpel. Seine hintere Hälfte ist unbezahnt, seine vordere dagegen ist eine Zahnplatte. Nach Owen soll dieses Stück die Elemente des Maxillare, Palatinum und Pterygoids combiniren. Huxley und Günther deuten es, da es vom Vomer bis zum Quadratknorpel reicht, mit vollem Recht als Pterygopalatinum, und zwar ist als Palatinum der bezahnte, als Pterygoid dagegen der zahnlose Abschnitt anzusprechen. Eine ähnliche Zahnplatte wie am Pterygopalatinum, findet sich an der Innenseite des Unterkiefer-

1) Owen. *Odontography* S. 166.

Huxley. *Elements etc.* S. 208—209.

Günther. *Description of Ceratodus.* *Philosophical Transactions* 1872.

knorpels. Wie die von Owen und Günther mitgetheilte mikroskopische Untersuchung der Zahnplatten lehrt, besteht jede derselben, wie die gleichen Gebilde von Chimaera, aus innig untereinander verschmolzenen röhrenförmigen Zähnchen. Da dieselben zum Zermahlen und Zermahlen von Nahrungsmitteln angewandt werden, so werden die Platten am äussern Rand und der oberen Fläche abgerieben und scheint dieser fortschreitende Verlust, wie Owen bemerkt, durch eine correspondirende Hinzufügung neuen Materials an der Innenseite ersetzt zu werden.

Die von einzelnen Knorpelfischen und Dipneusten hier beschriebenen Zahnplatten, welche durch Verschmelzung einer grösseren Anzahl röhrenförmig gestalteter Zähnchen entstanden sind, sind in reicher Anzahl versteinert besonders in den triasischen und jurasischen Schichten aufgefunden worden. In ihrer äussern Form zeigen diese sogenannten „zusammengesetzten Zähne“ eine grosse Mannichfaltigkeit, wie die Abbildungen in Agassiz Poissons fossiles und in Owen's Odontography zeigen. Die ausgestorbenen Thierspecies, von welchen diese Zahnformen herrühren, haben die genannten Forscher als Acrodus, Ptychodus, Psammodus, Cochliodus, Ceratodus, Ctenodus etc. beschrieben und in ihnen ausgestorbene Verwandte der Knorpelfische, besonders der Cestracienten erblickt.

Unter den Teleostiern besitzen die Gymnodonten und Scaroiden eigenthümliche durch Verschmelzung von Zähnen entstandene Bildungen, deren ich hier gleichfalls kurz gedenken will. Schon Cuvier¹⁾ handelt in seinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie eingehender von denselben wegen ihres so eigenthümlichen Baus. Am ausführlichsten hat sie Owen²⁾ in seiner Odontography beschrieben und zugleich Abbildungen von ihnen gegeben.

Bei den Gymnodonten bestehen die hervorragenden Ränder der knöchernen Ober- und Unterkiefer, welche zum Zernagen dienen, aus einer zusammenhängenden Zahnmasse, aus einer Zahnplatte. Dieselbe wird aus Lamellen zusammengesetzt, welche horizontal und rechtwinklig zur vorderen Fläche des Kiefers liegen und vollständig durch Cement miteinander verschmolzen sind. Jede Lamelle besteht wieder aus verschmolzenen Zähnchen. In demselben Maasse als die obersten Lamellen abgerieben und zerstört werden, entwickeln

1) Cuvier. Vorlesungen über vergleichende Anatomie III. S. 130—133 und S. 112.

2) Owen. Odontography S. 77—82 und S. 112—119.

sich am entgegengesetzten Rand aus Zahnpapillen neue Lamellen, welche mit den jüngst gebildeten zu einer compacten Masse verschmelzen.

Ausser diesem Kaurand trifft man bei Diodon an der Innenseite des Unterkieferknochens noch eine zweite Zahnbildung an, nämlich zwei zum Kauen dienende Erhabenheiten, welche die Form einer rundlichen Scheibe besitzen, in der Mittellinie des Unterkiefers aneinanderstossen und mit demselben an ihrer Basis verschmolzen sind. Jede dieser scheibenförmigen Zahnplatten besteht wiederum aus einer grossen Anzahl dünner Lamellen, welche parallel zum Kieferrand aneinander geschichtet und durch Cement verbunden sind. Auf der mahlenden Oberfläche der Scheibe rufen sie eine parallele Querstreifung hervor. Die Lamellen werden wieder durch Verschmelzung röhrenförmiger Zähnchen gebildet. In demselben Maasse, wie am vorderen Rande Lamellen zerstört werden, bilden sich solche am inneren Rande wiederum neu.

Bei den Scaroiden haben die Ränder der Kieferknochen eine ähnliche Beschaffenheit wie bei den Gymnodonten, und verweise ich Betreffs des näheren Verhaltens auf die Beschreibungen von Cuvier und Owen. Ausserdem haben aber auch noch bei den Scaroiden die Zähne an der Zusammensetzung der Pharynxknochen einen bedeutenden Antheil. Die Pharynxknochen sind nämlich Knochentäfelchen, deren Oberfläche mit regelmässig angeordneten und mit einander verschmolzenen breiten Zähnen dicht bepflanzt ist, oder mit anderen Worten, es sind Zahnplatten, deren Basis durch Knochengewebe verdickt und verbreitert ist. An einem Rande nutzen sich dieselben ab, am anderen Rande wachsen sie wieder.

Wenn wir auf die mitgetheilten Thatsachen zurückblicken und uns fragen, worin ihre Bedeutung für die Genese des Kopfskelets besteht, so müssen wir bei der Beurtheilung zweierlei unterscheiden: erstens den Vorgang, durch welchen die beschriebenen Bildungen entstanden sind, und zweitens die Producte, zu welchen der Vorgang geführt hat.

Wenn wir zunächst den ersten Punkt in das Auge fassen, so gleichen die hier beschriebenen Bildungen sich in der Art ihrer Entstehung. Indem sie aus Verschmelzung von Zähnchen hervorgehen, veranschaulichen sie uns Vorgänge, welche auch in erster Linie die Entstehung des Mundhöhlenskelets bei den Urodelen einleiten. Sie zeigen uns, wie diese Vorgänge in niedrigen Wirbelthier-

classen sich häufig vollzogen haben und gewinnen hierdurch für die Genese des Kopfskelets eine Bedeutung.

Was den zweiten Punkt, die Producte, welche der Verschmelzungsprocess von Zähnen geliefert hat, anbetrifft, so unterscheiden sich dieselben in vielfacher Hinsicht und lassen sich dieselben in zwei Abtheilungen bringen, von welchen die eine weitere Anknüpfungspunkte für die Beurtheilung der Genese des Kopfskelets, die andere deren keine gestattet. Zu letzterer Abtheilung rechne ich Zahngebilde, die durch Verschmelzung einer geringen Anzahl von Schleimhautzähnen entstanden sind und die daher in grösserer Menge neben und hintereinander in der zahntragenden Schleimhaut sich vorfinden. Hierher gehören die Zahnbildungen von *Myliobates*, von den *Cestracionten*, von vielen fossilen ausgestorbenen Fischgenera. Die Verschmelzung der Zähnen ist eine sehr innige, die neuentstandene Bildung gleicht einem Zahn, der grösser und höher entwickelt ist, und behalte ich daher für sie die alte Bezeichnung, zusammengesetzter Zahn, bei.

Die zweite Abtheilung umfasst alle jene Bildungen, welche durch Verschmelzung von Zähnen in grösserer Anzahl entstanden die Form von Platten besitzen und indem sie auf bestimmte Stellen von der Schleimhaut bei ihrer Verbreitung beschränkt sind, durch Grösse und Form den Werth von Skelettheilen erlangen. Hierher rechne ich die Zahngebilde der *Chimaeren*, *Dipneusten*, *Gymnodonten*, *Scaroiden*. Von den zusammengesetzten Zähnen unterscheide ich sie als Zahnplatten. Dieselben bieten uns an embryonale Entwicklungszustände, wie wir sie für die Deckknochen der Mundhöhle der Urodelen kennen gelernt haben, weitere Anknüpfungspunkte. Von besonderem Interesse ist in der Beziehung der Kauapparat der *Chimaeren* und in zweiter Reihe das Mundhöhlenskelet der *Dipneusten*.

Wie ich im vorhergehenden Abschnitt glaube nachgewiesen zu haben, müssen wir die Gaumenknochen der Amphibien aus zwei paarigen Zahnplatten ableiten, einem vorderen kleineren Paar, welches wir als *Vomer*, und einem hinteren grösseren Paar, welches wir als *Pterygopalatinum* bezeichnen können. Diese Platten werden an ihrem Aussenrande, gleich den Zahnreihen, aus welchen sie entstanden sind, resorbirt, und wachsen am Innenrand, an welchem eine Ersatzleiste liegt. Bei den *Chimaeren* decken nun vier solcher Zahnplatten, wie ich sie als Grundlage für das Gaumenskelet der

Amphibien annehme, die untere Fläche ihres Primordial-Cranium. Dieselben nehmen die gleiche Lage wie die Gaumenknochen der übrigen Wirbelthiere ein und werden von Huxley daher auch als Vomer- und Pterygoplatin-Zahn gedeutet. Das vordere Stück ist kleiner, das hintere bedeutend grösser und stösst mit dem hinteren Ende an den Quadratknorpel. Sie werden am Aussenrande resorbirt und wachsen an der Innenseite. Wenn wir alle diese Verhältnisse in Betracht ziehen und in Rechnung bringen, wie dieselben mit Zuständen übereinstimmen, welche wir phylogenetisch für das Gaumenskelet der Amphibien voraussetzen müssen, dann wird es gerechtfertigt sein, wenn wir in den Zahnplatten der Chimaeren Bildungen finden, welche zu gleich gelagerten Skelettheilen höherer Wirbelthiere überleiten und zu ihnen in naher verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Ich deute daher die vordere Platte als Vomer und die hintere als Pterygoplatinum, und erblicke in ihnen daurend bei den Chimaeren das erste phylogenetische Entwicklungsstadium des Gaumenskelets erhalten, welches in der Ontogenie der Urodelen zum Theil (für Vomer und den vorderen Theil des Pterygoplatinum) recapitulirt wird. — Die Zahnplatte, welche bei den Chimaeren jederseits an der Innenseite des Unterkiefers liegt, kann in gleicher Weise als erste Anlage eines Operculare gedeutet werden.

Mit noch weit grösserer Sicherheit lässt sich das Gaumenskelet der Dipneusten mit einem frühen Entwicklungsstadium, welches wir in der Ontogenie der Urodelen kennen gelernt haben, vergleichen. Wie bei letzteren, besteht auch bei Lepidosiren und Ceratodus das Gaumenskelet aus je 2 Knochen; von diesen ist der vordere, der Vomer, eine aus Verschmelzung von Zähnen entstandene Zahnplatte, das hintere Stück dagegen, das Pterygoplatinum, zeigt im vorderen und im hinteren Abschnitt ein verschiedenes Verhalten, indem ersteres eine Zahnbildung, letzteres ein echter Skeletknochen ist. Wie bei den Urodelenlarven, werden auch bei den Dipneusten die Zahnplatten einer Resorption und Neubildung in gleicher Weise unterworfen. Das Gaumenskelet der Dipneusten verharrt also auf jener Entwicklungsstufe, welche von den Urodelen in ihrer Ontogenie rasch durchlaufen wird. Bei ihnen bleiben Skeletstücke der höheren Wirbelthiere weiter nichts als Zahnplatten. — Die an der Innenseite des Unterkiefers gelegene Zahnplatte der Dipneusten ist wieder dem Operculare der übrigen Wirbelthiere homolog.

Wenn in der durchgeführten Weise die Dipneusten in ihrem

Mundhöhlenskelet an dasjenige der Amphibien sich anschliessen, so bieten sie in entgegengesetzter Richtung auch Anknüpfungspunkte an niedriger stehende Fischclassen, an die Selachier, denn bei den Dipneusten, Chimaeren und Cestracionten stimmt der Bau der Zahnplatten fast vollkommen überein. Diese Uebereinstimmung ist so bedeutend, dass Agassiz und Owen fossile Zähne, welche ausgestorbenen Dipneusten angehört haben, als Haifischzähne beschrieben haben. Erst neuerdings haben Krefft¹⁾ und Günther²⁾ gezeigt, dass dieselben mit mehr Recht für Dipneustenzähne zu bestimmen seien, indem sie die Zahnplatten des neuentdeckten *Ceratodus Foersteri* genauer untersucht und ihre völlige Identität in Bau, Form und Grösse mit einer Anzahl fossiler Zahnbildungen dargethan haben.

Wie auch bei den Knochenfischen Skelettheile durch Verschmelzung von Zähnen entstehen, zeigen uns die Gymnodonten und Scaroiden. Die Zahnplatte an der Innenseite des Unterkiefers von *Diodon* ist durch Verschmelzung von Opercularzähnen entstanden, und kann daher als Operculare benannt werden. Dasselbe ist an seiner Basis mit dem knöchernen Unterkiefer verwachsen. Ebenso sind bei den genannten Fischen nicht unbedeutende Theile der Kieferknochen einzig und allein aus verschmolzenen Zähnen zusammengesetzt. Die Pharyngealplatten von *Scarus* endlich repräsentiren uns jenes Entwicklungsstadium des Zahnskelets, in welchem das Zahn cement nur unvollkommen resorbirt wird und selbständig weiter sich entwickelt. Der Hauptmasse nach sind sie verschmolzene Zähne, an der Seite und an der Basis dieser Zahnplatten sitzt aber noch eine verhältnissmässig unbedeutende Menge Knochensubstanz, in welcher ich weiter entwickelte Cementtheile früherer, unvollständig resorbirter Zähne erblicke.

Wenn wir auf die angeführten Thatsachen und die an sie angeknüpften Betrachtungen einen Rückblick werfen, so finden wir, dass die phylogenetische Entstehung der Zähne, ihre Vertheilung in der Mundhöhle, ihre Befestigung und Anordnung auf den Deckknochen für die vorgetragene Genese des Mundhöhlenskelets sprechen. Wir finden weiter, dass in der Classe der Fische vielfältig Verschmelzungsprocesse von Zähnen, wie sie auch der Entstehung von

1) Krefft. Beschreibung eines gigantischen Amphibiums aus der Verwandtschaft der Gattung *Lepidosiren* etc. Archiv für Naturgeschichte 1871.

2) Günther. Description of *Ceratodus*. Philosophical Transactions 1872.

Knochen bei den Amphibien zu Grunde liegen, sich vollziehen und wie ein Theil dieser Bildungen mit Skelettheilen höherer Wirbelthiere verglichen werden kann. Die nach der Richtung angeführten Beispiele verdienen um so mehr Beachtung, als in ihnen eine Reihe von Entwicklungsstadien sich erkennen lässt, wie wir sie zum Theil in der ontogenetischen Entstehung des Mundhöhlenskelets der Urodelen aufgefunden, zum Theil vorausgesetzt haben. Die einzelnen Entwicklungsstadien sind hierbei auf die einzelnen Wirbelthierabtheilungen der Art vertheilt, dass die weiter vorgeschrittenen auch in der systematisch höherstehenden Abtheilung sich vorfinden. Den Ausgangspunkt der Entwicklungsreihe bilden die eigentlichen Squali in den über die Schleimhaut vertheilten, isolirt stehenden Zähnchen. Aus diesen haben sich durch Verschmelzung eine Anzahl sehr verschiedenartig beschaffener zusammengesetzter Zahnbildungen entwickelt, wie wir sie im Gebiss der Cestracienten und Rochen (*Myliobates*) sowie in den aufgefundenen Resten ausgestorbener Familien von Knorpelfischen vor uns haben. In einer Familie der Knorpelfische, den *Holocephalen*, erlangen diese Zahnbildungen durch Reduction ihrer Anzahl, durch Volumszunahme einzelner und durch constante Lagerung eine höhere morphologische Bedeutung. Zahnplatten werden zu Skelettheilen. Von den Einrichtungen der Chimaeren leiten weiter die *Dipneusten*, in sofern ihr Mundhöhlenskelet theils aus Zahnbildungen theils aus reinem Knochen besteht, direct zu den Amphibien über.

So führt uns eine vergleichend anatomische Untersuchung zu einem doppelten Endergebniss. Einmal zeigt sie uns, wie in den verschiedenen Abtheilungen der Fische zahlreiche Thatsachen für eine Genese der Knochen aus Zähnen sprechen, und zweitens lehrt sie uns, dass sich das knöcherne Cranium der Amphibien durch eine Reihe von Uebergangsstufen mit Einrichtungen, welche die Knorpelfische uns darbieten, verknüpfen lässt.

In noch reicherm Maasse als durch vergleichend anatomische Studien wird sich, wie ich glaube, durch ontogenetische Untersuchungen bei den Fischen ein ausgedehntes Material herbeschaffen lassen, durch welches die Entstehung von Knochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Zähnchen nachgewiesen wird. Zur Zeit ist mir nur eine an Fischembryonen durch Carl Vogt¹⁾

1) Carl Vogt. Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.

gewonnene entwicklungsgeschichtliche Thatsache bekannt, welche sich in der Richtung verwerthen lässt.

Carl Vogt beschreibt in seiner Embryologie des Salmones, dass die Mundhöhle der Forellenembryonen gegen die Zeit, wo sie die Eihüllen abstreifen, eine Zahnbewaffnung aufweist. Die Zähnchen, welche conisch und hakenförmig nach rückwärts gebogen sind, sitzen locker in der Schleimhaut fest und dienen zum Ergreifen kleiner Crustaceen. Zwei grosse Zähne liegen an der Decke der Mundhöhle unmittelbar hinter dem Maxillare, ein oder zwei finden sich an der Wurzel jeden Kiemenbogens und mehrere endlich auf dem Arcus pharyngeus und zwar sowohl unten als oben, so dass der Eingang in das Darmrohr vollständig von Zähnen umringt ist.

Ausser dem Dentale und Maxillare sind zu der Zeit in der Mundhöhle keine Knochen angelegt. Wie bei den Larven der Urodelen, werden demnach auch bei den Forellenembryonen die Zähne früher gebildet.

Durch eine an Forellenbrut von mir gleichfalls vorgenommene Untersuchung bin ich in den Stand gesetzt diese Mittheilungen Vogt's zu bestätigen und zu vervollständigen.— In ihrer Form gleichen die Zähnchen der Forellen ungemein den Larvenzähnchen der Urodelen. Wie diese, sind sie spitz zulaufende dünnwandige Kegel, wie diese verbreitern sie sich an ihrer Basis in dem Schleimhautgewebe plattenartig. Wie dort enthält nur der obere Theil Zahnbeinröhrchen, der untere dagegen ist völlig homogen; wie dort besteht die Spitze des Kegels aus Schmelz. Gleich den Larvenzähnchen der Urodelen sind mithin auch die Zähnchen der Forellen aus drei Geweben, aus Zahnbein, Schmelz und Cement zusammengesetzt. Ihr Verhältniss zum späteren Skelet der Mundhöhle habe ich nur für das Dentale des Unterkiefers, für das Linguale und die Ossa pharyngea näher untersucht. Das Dentale ist auf dem frühesten Stadium, eine zahnlose dünne Knochenlamelle an der Aussenseite des Meckelschen Knorpels, demnach eine Integumentossification. Mit ihrem oberen Rande treten die sich in der Schleimhaut etwas später bildenden Zähne in Verbindung, und gleicht sich daher die Entstehung des Dentale bei den Urodelen und Forellen in jeder Beziehung. Ebenso entwickelt sich das Linguale und die Ossa pharyngea wie dort Vomer, Palatinum und Operculare, und habe ich die Vorgänge Schritt für Schritt wie dort verfolgen können. Einander nahe liegende Zähnchen verschmelzen mit ihren Basal-

plättchen. Neu sich entwickelnde Zähne schliessen sich bei älteren Larven an ihre Vorgänger an. So entstehen Zahngruppen in der Schleimhaut, welche durch eine dünne Knochenlamelle verbunden sind.

Auf der knorpligen Copula des Zungenbeinbogens fand ich bei den jüngsten der untersuchten Forellenlarven nahe der Medianlinie jederseits zwei ausgebildete, an der Basis verbundene Zähnchen und nach vorn und nach hinten von denselben je ein in der Entwicklung begriffenes Spitzchen. An älteren Larven waren diese mit den zwei älteren in Verbindung getreten, und bestand jetzt das Linguale jederseits aus 4 in einer Reihe stehenden Zähnen.

Auf dem knorpligen sechsten Kiemenbogen beobachtete ich am Eingang in das Darmrohr vier Zahngruppen, von welchen zwei im oberen Theil, (*Ossa pharyngea superiora*) und zwei im unteren Theile des Knorpelbogens (*Ossa pharyngea inferiora*) nahe der Medianlinie lagen. An den jüngst untersuchten Larven bestand jede Gruppe aus etwa 3 verbundenen Zähnchen und einigen medianwärts von ihnen lose in der Schleimhaut liegenden unentwickelten Zahnspezchen. Das Bild glich in hohem Maasse demjenigen, welches auf Taf. IV. Fig. 18 vom Vomer einer Axolotllarve dargestellt ist. An älteren Larven konnte ich wahrnehmen, wie mit diesen Gruppen ein viertes, fünftes und sechstes Zähnchen successive verschmolz, wie ein solches oftmals einen Vorsprung am Knochenblättchen bedingte¹⁾, wie in anderen Fällen die Basalplatte eines vollständig entwickelten Zahnes nur durch eine dünne Verbindungsbrücke mit der übrigen Zahngruppe zusammenhing. An den ältesten Larven, welche ich untersucht habe, waren auf diese Weise auf dem Arcus pharyngeus vier Knochenblättchen entstanden, deren jedes 6—8 Zähne trug. Dieselben sind vom Vomer oder Operculare einer Urodelenlarve (Tafel IV. Fig. 3 u. 13.) kaum zu unterscheiden.

Schon aus diesen wenigen hier mitgetheilten entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen geht hervor, dass bei den Fischen die Zähne für die Genese einzelner Knochen (*Linguale*, *Ossa pharyngea superiora* und *inferiora*) dieselbe Rolle wie bei den Urodelen spielen. Eine bei einer grösseren Anzahl von Fischen vorgenommene Untersuchung wird die Anzahl dieser Beispiele voraussichtlich stark vermehren und wird es wahrscheinlich möglich sein, an verschiedenen Species für jeden einzelnen Knochen eine Entstehung aus Zahnbildungen

1) Vergleiche Taf. IV. Fig. 4 u.

nachzuweisen. Somit gelangen wir durch vergleichend anatomische Betrachtung und durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtung zu dem gleichen Resultate, dass auch das Mundhöhlenskelet der Knochen-Fische und Dipneusten aus Zahnplatten abzuleiten ist.

b. Mundhöhlenskelet der Amnioten, der Reptilien, Vögel, Säugethiere.

Bei den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, lässt sich weder in der Beschaffenheit ihres Mundhöhlenskelets, noch in der Entwicklungsgeschichte desselben eine Thatsache auffinden, welche zu Gunsten einer Entstehung der Deckknochen aus Zahngebilden spräche. Wenn wir von den Reptilien absehen, so besteht bei ihnen gar keine nähere Beziehung zwischen den Knochen und Zähnen, vielmehr scheinen dieselben während des ganzen Lebens einander völlig fremdartig zu sein. So sind bei den Säugethieren die Zähne, welche sich überhaupt nur auf den Kieferrändern vorfinden, lose in Höhlungen der Knochen befestigt, ohne innigere Verbindung; bei den Schildkröten und Vögeln fehlen endlich die Zähne vollständig. Wenn wir die Entwicklungsgeschichte befragen, erhalten wir dieselben negativen Resultate. Sie zeigt uns, dass die Deckknochen der Mundhöhle durch Verknöcherung eines zellenreichen bindegewebigen Stroma entstehen und dass die Zähne, wenn sie überhaupt vorhanden sind, erst weit später auftreten.

Es kann daher nicht wunderbar erscheinen, dass man bis jetzt Knochen und Zähne als zwei einander fremdartige Bildungen betrachtet hat und dass man an die Verhältnisse der höheren Wirbelthiere gewöhnt und in den durch sie hervorgerufenen Vorstellungen befangen auch in dem Skelet der niederen Wirbelthiere die enge Beziehung nicht erkannt hat, in welcher hier die Zähne und die Knochen der Mundhöhle fast überall zu einander stehen.

Angesichts dieser Thatsachen drängt sich uns naturgemäss die Frage auf: In welchem Verhältniss steht die Entwicklung des Mundhöhlenskelets der Wirbelthiere zu der aufgefundenen Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien?

Die vergleichende Anatomie weist nach, wie die Knochen der Amphibien denjenigen der Reptilien und diese wiederum den Knochen der Vögel und Säugethiere homolog sind. Da nun homologe Knochen auf gleiche Weise einst entstanden sein müssen, so müssen wir auch die Knochen der höheren Wirbelthiere phylogenetisch von Zahnbildungen ableiten, wenn die Knochen der niederen Wirbelthiere

diesen Ursprung haben. Wollte man für erstere eine solche Entstehung nicht einräumen, so würde man vor die Alternative gestellt sein, entweder die bis jetzt angenommene Homologie der einzelnen Skelettheile der Amnioten und der Anamnia fallen zu lassen oder die für letztere hier entwickelte und in mehrfacher Hinsicht begründete Genese der Schleimhautossificationen als falsch zu verwerfen.

Aus diesem Dilemma werden wir uns retten, wenn es uns gelingt Gesichtspunkte aufzufinden, welche es ermöglichen die für die Amnioten hervorgehobenen Verschiedenheiten als secundär entstandene Veränderungen aufzufassen. Da für die Genese der Knochen aus Verschmelzung von Zähnen ein directer Beweis sich hier nicht beibringen lässt, so müssen wir wenigstens einen indirecten Beweis zu liefern versuchen, wir müssen nachweisen, dass gegen die Annahme einer Genese der Knochen aus Zähnen auch für die Amnioten kein triftiger Einwand sich erheben lässt; dass die Annahme vielmehr nothwendiger Weise Gültigkeit besitzen muss, so lange die Homologie der Skelettheile der höheren und niederen Wirbelthiere nicht widerlegt ist.

Es tritt mithin die Aufgabe an uns heran, in Erwägung zu ziehen, ob und in welcher Weise sich die Verschiedenheiten, welche wir im Bau und in der Entwicklung des Mundhöhlenskelets und des Zahnsystems bei den höheren Wirbelthieren im Vergleich zu den niederen beobachten, von ursprünglicheren Zuständen ableiten lassen, ferner Momente aufzufinden, durch welche die ursprünglichen Verhältnisse verwischt worden sein können.

Den Angelpunkt zur Lösung der vorliegenden Frage bildet die Erklärung der bei den Amnioten so abweichenden Beschaffenheit des Zahnsystems. Wenn es hier möglich ist die Verschiedenheiten auf frühere Zustände zurückzuführen, dann ist auch die Aufgabe, das Mundhöhlenskelet der höheren Wirbelthiere genetisch als Product von Zahnbildungen zu erklären, der Hauptsache nach gelöst.

Die Verschiedenheiten, welche zwischen der Bezahnung der Amnioten und derjenigen der Anamnia bestehen, äussern sich besonders nach drei Richtungen: in der Verbreitung, in der Befestigung und in der embryonalen Entwicklung der Zähne.

Was die Verbreitung der Zähne anbetrifft, so habe ich schon in einer früheren Arbeit die Gründe angeführt, welche uns die Annahme nahe legen, dass von den Selachiern an alle Wirbel-

thierclassen von Stammformen abstammen, deren ganze Mundhöhle einen Zahnbesatz trug. Dass diese Annahme nicht unbegründet ist, zeigt uns ausser den dort bereits angeführten Gründen namentlich eine vergleichende Betrachtung des Zahnsystems im Wirbelthierreich. Wir finden dann, dass bei den am niedrigsten stehenden Formen, den Selachiern, die ganze Mundhöhle zahntragend ist, dass bei den Knochenfischen die Bezahnung nur auf einzelnen Strecken, nämlich überall, wo Knochen sich entwickelt haben, erhalten ist. Weiter finden wir, dass bei den Amphibien und Reptilien eine beschränkte Anzahl von Knochen Zähne besitzt und dass, während bei den Fischen meist die ganze Knochenoberfläche von ihnen bedeckt war, hier die Zähne nur in einer einfachen Reihe stehen. Bei den Säugethieren sind nur noch die Kieferränder bezahnt, bei den Schildkröten und Vögeln endlich ist die Zahnbildung ganz verloren gegangen. Je mehr wir somit in der Wirbelthierreihe aufsteigen, um so mehr macht sich eine Abnahme in der Anzahl der Zähne mit gleichzeitiger Zunahme der Ausbildung des Einzelzahns geltend. Die Zahnstellung der Säugethiere bildet somit nur das Endglied einer Entwicklungsreihe, innerhalb deren zahlreiche Uebergangsstufen von einer vollkommenen zu einer sehr beschränkten Bezahnung der Mundhöhle überleiten. Derselbe Process, welchen ich für die Classe der Amphibien bereits ausführlicher geschildert habe, vollzieht sich in noch höherem Maasse am Zahnsystem im ganzen Stamm der Wirbelthiere, ein Process, der einestheils auf eine Beschränkung der Zahl der Zähne, andererseits auf eine höhere Ausbildung des Einzelzahns hinwirkt. Die vollständige Rückbildung der Zähne bei den Vögeln und Schildkröten erklärt sich, wie bei Siren lacertina, aus der Entwicklung eines neuen Kauwerkzeuges, der Hornkiefer.

Wie in der Verbreitung, so können wir auch in der Befestigung der Zähne, vornämlich bei den Säugethieren, nicht mehr das ursprüngliche Verhalten erblicken; vielmehr zeigen uns die niederen Thierclassen, dass die Verwachsung der Zähne mit den Skeletknochen der primäre, die lockere Verbindung mit denselben oder das Ausbleiben der Verwachsung ein erst nachträglich erworbener secundärer Zustand ist. Bisher hat man das Verhältniss gerade umgekehrt aufgefasst, aus dem einfachen Grunde, weil man durch die Befestigung der Zähne bei den Säugethieren an diese Betrachtungsweise gewöhnt war. — Der secundäre Zustand lässt sich aus dem primären nicht unschwer ableiten. Da ja die Zähne auf

den Knochen durch Ersatz wechseln, und bei den sich entwickelnden Ersatzzähnen die Krone früher als der Sockel gebildet wird, so ist bei allen Wirbelthieren ein Zeitabschnitt da, in welchem der junge ziemlich entwickelte Zahn mit dem Knochen in keiner Verbindung steht, und ist hier die Möglichkeit gegeben, dass mechanische Momente von aussen auf ihn einwirken, und seine Verwachsung nicht zu Stande kommen lassen. Ueber die Art und Weise, wie an den Skeletknochen Alveolen zur Aufnahme der Zähne sich gebildet haben, darüber wird voraussichtlich ein eingehenderes Studium der so mannichfaltigen Befestigungsweise der Zähne bei den Reptilien uns Aufklärung verschaffen können.

Es bleibt uns jetzt noch der dritte Punkt, die spät erfolgende embryonale Entwicklung der Zähne bei den Säugethieren, zu betrachten übrig. Während die phylogenetische Reihenfolge der Organe uns erwarten lässt, dass die Zähne früher als die Kopfknochen sich bilden sollten, findet hier gerade die umgekehrte Reihenfolge statt. Es theilen die Säugethiere dieses verspätete Auftreten der Zähne mit den Anuren. Bei letzteren konnte ich die Abänderung auf ein Ausfallen der primären Zahngenerationen zurückführen, und war es mir daselbst gelungen in der Form und Stellung der Zähne, in der Entwicklung eines provisorischen Kauapparates eine Anzahl von Momenten aufzufinden, welche einen derartigen Process ausser Zweifel stellten. Es ist insofern die Entwicklung der Skeletknochen und der Zähne bei den Anuren von hoher Bedeutung, da sie uns noch Spuren eines ausserordentlich wichtigen Vorgangs erkennen lässt. Wenn es erlaubt ist die Verhältnisse bei den Säugethieren nach Analogie zu beurtheilen, so müssen wir, wie bei den Anuren, die spät erfolgende Entwicklung der Zähne bei ihnen gleichfalls aus einer Rückbildung primärer Zahngenerationen erklären. Wie dort, so spricht auch hier die hohe Ausbildung der Milchzähne für eine solche Annahme. Dagegen müssen die Ursachen, welche die Rückbildung der primären Zähne bewirkt haben, bei den Säugethieren andere als bei den Anuren gewesen sein. Während bei diesen ein veranlassendes Moment sich in dem Entstehen von Hornscheiden und Hornzähnen erblicken liess, finde ich ein solches bei den Amnioten und vornämlich bei den Säugethieren in der längeren Dauer ihres embryonalen Lebens. Dass durch ein solches oft tiefgreifende Veränderungen in der Entwicklungsweise der Organe hervorgerufen werden, lehrt uns die

Ontogenie der höheren Thiere durch eine Fülle von Beispielen. Auch lässt sich ungefähr ein Einblick in die Art und Weise gewinnen, wie das embryonale Leben auf die Zähne rückbildend eingewirkt haben mag. — Wenn die Ontogenese die Phylogenese recapituliren sollte, so müssten bei den Säugethieren die Zähne auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium in entsprechender Kleinheit entstehen, sie müssten während des verlängerten Eilebens häufig wechseln, an Grösse zunehmen und ihre Form verändern, wie dies in der Entwicklung der Zähne bei den das Ei früher verlassenden Urodelenlarven der Fall ist. Durch ein langes embryonales Leben müssen aber in diesem Entwicklungsgang vielfache Abänderungen hervorgerufen werden, 1. weil die ganze Eientwicklung eine sehr rasche und abgekürzte ist, 2. weil während des Eilebens die Ursachen hinwegfallen, welche bei freilebenden Thieren den Zahnwechsel herbeiführen, 3. weil andere sich entwickelnde Organe das gegebene Dottermaterial erfordern. Alle diese Momente werden eine Reduction der sich ersetzenden Zahngenerationen herbeiführen können und werden von der Rückbildung die primären Zahngenerationen zunächst betroffen werden, da sie während des Eilebens völlig nutzlose Organe sind.

Durch die angestellte Betrachtung habe ich anzudeuten gesucht, in welcher Weise man das Zahnsystem der Amnioten von niederen Zuständen ableiten kann, und habe ich zur Stütze dieser Vorstellung eine Anzahl Gründe beigebracht. Ich kehre jetzt zum Ausgangspunkt zurück, zu der Frage, ob auch das Mundhöhlenskelet der höheren Wirbelthiere phylogenetisch aus dem Zahnsystem abgeleitet werden muss?

Wenn wir zur Annahme berechtigt sind, dass bei den Amnioten die beschränkte Bezahnung durch Rückbildung herbeigeführt worden ist, dass die Befestigung der Zähne nicht mehr eine primäre, sondern eine secundäre ist und dass in der embryonalen Entwicklung die primären Zahngenerationen unterdrückt worden sind, so halte ich die Schwierigkeiten für gehoben, welche der Genese ihres Mundhöhlenskelets aus Zahnbildungen entgegenstehen. Die höheren Wirbelthiere stehen dann in der ontogenetischen Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle zu den niederen Wirbelthieren in einem ähnlichen Verhältniss, wie die Anuren zu den Urodelen. Die getrennte Entstehung von Knochen und Zahn erklärt sich dann aus denselben Ursachen, aus denen ich die Entwicklung des Pterygoids

und Parasphenoids der Urodelen und aller Schleimhautknochen der Anuren zu erklären versucht habe.

Auf diesem Wege erhalten wir von der Genese der Schleimhautossificationen für alle Wirbelthierclassen eine einheitliche Auffassung. Dieselbe lässt sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

Die Deckknochen der Mundhöhle sind im ganzen Wirbelthierstamm phylogenetisch durch Verschmelzung von Zähnen entstanden. Dieser Entstehungsmodus wird in der Ontogenese der unteren Wirbelthierclassen zum Theil noch recapitulirt, in der Ontogenese der höheren Wirbelthierclassen dagegen ist er durchgehends abgekürzt, indem Knochen auf directem Wege in der Schleimhaut sich bilden. In letzterem Fall erscheinen die ursprünglich zusammengehörigen Bildungen (Zähne und Knochen) einander von Anfang an ganz fremdartig zu sein, indem der ursprünglich bestandene Zusammenhang durch stattgehabte tiefgreifende Differenzirung vollständig verwischt und aufgehoben ist.

2. In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen der Mundhöhle zu den übrigen Deckknochen des Schädels (zu den Integumentossificationen)?

Da es uns im vorhergehenden Abschnitt gelungen ist, die Deckknochen der Mundhöhle aller Wirbelthiere mit knöchernem Cranium von phylogenetisch älteren Bildungen abzuleiten, so liegt es nahe, über das Verhältniss nachzudenken, in welchem zu ihnen die übrigen Deckknochen des Schädels stehen. Um uns hierüber Klarheit zu verschaffen, müssen wir in die Entstehung der letzteren einen Einblick zu gewinnen suchen und prüfen, ob es möglich ist, sie gleichfalls auf einfachere Verhältnisse zurückzuführen.

Von besonderer Wichtigkeit scheinen mir zur Aufklärung des vorliegenden Gegenstandes zwei Arbeiten zu sein, eine Arbeit von Leydig¹⁾: »Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir«

1) Leydig. Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie v. Siebold und Kölliker. B. V. Leipzig 1853,

und eine zweite Arbeit von Williamson¹⁾: »über die mikroskopische Structur der Schuppen und Hautzähne einiger Ganoid- und einiger Placoidfische.«

Die hauptsächlichsten Resultate dieser Untersuchungen, soweit sie unseren Gegenstand betreffen, theile ich hier im Auszug mit, da sie uns eine Grundlage für weitere Betrachtungen liefern.

Durch eine vergleichende histologische Untersuchung der Schuppen und der Deckknochen des Schädels von *Polypterus bichir* gelangt Leydig zu dem Ergebniss, dass alle Kopfknochen desselben, welche ein schmelzähnliches, glänzendes Aussehen haben, wie das Nasale, Frontale, Parietale, die Knochen, welche die Klappe über dem Spritzloch bilden, die *Ossa intercalaria* zwischen Stirnbein und Vordeckel, die Schilder in der Hinterhauptsgegend, das Operculum, Praeoperculum und Suboperculum, die Schilder am Oberkiefer bis Vordeckel, die Knochenplatte an der Stelle der Kiemenhautstrahlen, endlich die Knochen unter dem Schultergürtel als — »Verknöcherungen der Lederhaut« und zwar als »Schuppen des Kopfes oder Metamorphose der Schuppen« zu betrachten sind. Zu dieser Auffassung wird Leydig hauptsächlich durch folgende Punkte bestimmt.

1) »Die Nasen-, Stirn- und Scheitelbeine decken nicht unmittelbar den Knorpel des Primordialcranium, sondern zwischen letzterem und den genannten Knochen liegt noch eine dünne pigmentirte Haut, die sich als Lamelle vollständig abziehen lässt, und die man vielleicht der unter den Schuppen übriggebliebenen Lederhaut vergleichen und damit als Rest der nicht verknöcherten Kopfhaut bezeichnen darf.«

2) Wie bei den Schuppen, so liegt auch an den Kopfknochen die Epidermis unmittelbar ihrer Oberfläche auf.

3) Im histologischen Bau herrscht zwischen den genannten Kopfknochen und den Schuppen des übrigen Integuments die vollkommenste Uebereinstimmung.

4) Die Knochen des Kopfes haben dieselbe äusserst charakteristische Beschaffenheit der Oberfläche, dasselbe schmelzähnliche

1) Williamson. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. *Philosophical Transactions* 1849.

Williamson. On the structure and development of the scales and bones of Fishes. *Philosophical Transactions* 1851.

glänzende Aussehen, welches die Schuppen auszeichnet. Ihre oberflächlichste Schicht ist »ebenso wie bei den Schuppen durch Furchen in Tafeln zerfallen, und von homogener Beschaffenheit.«

In dem zuletzt angeführten Punkte muss ich die Angaben Leydig's ergänzen und kann ich hier zu den übereinstimmenden Verhältnissen, welche Schuppen und Knochen zeigen, noch ein weiteres ganz besonders wichtiges Merkmal hinzufügen. Leydig bestreitet nämlich die Anwesenheit von wirklichem Schmelz auf den Schuppen von *Polypterus* und lässt die schmelzähnliche Beschaffenheit derselben dadurch entstehen, dass die oberste Lage mehr homogen ist. „Die äusserste Lage der Lederhaut soll nach ihm bei der Verkalkung zum sogenannten Schmelz werden.“ Für die Schuppen habe ich schon an einem andern Ort¹⁾ nachgewiesen, dass sie einen wirklichen Schmelzüberzug gleich den Placoidschuppen besitzen und hierdurch die Reissner'schen²⁾ Angaben bestätigt. Da nun die Oberfläche der Kopfknochen dieselbe schmelzähnliche Beschaffenheit wie die Schuppen zeigt, — eine Beschaffenheit, welche schon bei oberflächlicher Betrachtung als etwas sehr Charakteristisches in die Augen springt, — so folgt daraus, dass auch die Kopfknochen von einer Schmelzlage bedeckt sind, dass sie mithin Schmelzknochen sind. Diese Uebereinstimmung erscheint mir von um so grösserer Bedeutung als der Schmelz eine besonders charakteristische morphologische Bildung ist, welche sich sonst nur auf Schuppen und Zähne vorfindet.

Eine nicht minder wichtige Grundlage für die Beurtheilung der Genese der Deckknochen der Schädeloberfläche wird uns durch die Untersuchungen von Williamson gegeben, durch welche wir in die Entstehung von zusammengesetzteren Integumentossificationen, in die Entstehung von Hautknochen, einen Einblick erhalten.

Williamson führt uns in seiner Arbeit theils von lebenden theils von ausgestorbenen Fischen eine Reihe von Knochenplatten vor, an denen sich nachweisen lässt, wie sie aus einer mehr oder minder innigen Verschmelzung ursprünglich isolirter placoidschuppenähnlicher Hautzähnen entstanden sind. So bestehen die Hautknochen von *Macropoma* wie die Basalplatte der Haifischschuppchen

1) Ueber Bau und Entwickl. der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 1874 B. VIII. S. 346 Anmerk.

2) *Archiv f. Anat. und Physiologie v. J. Müller* 1859.

aus verknöcherten sich kreuzenden Bindegewebslamellen. Mit der Oberfläche dieses Knochengewebes sind zahlreiche kleine zahnähnliche Gebilde fest verwachsen. Wie die letzteren in Form und Bau vollkommen dem frei vorstehenden Theil der Placoidschuppen gleichen, so entsprechen die gekreuzten Bindegewebslamellen des Hautknochens den untereinander verschmolzenen Basalplatten der letzteren.

Eine Modification dieser Bildung findet sich bei den Panzerwelsen, bei *Hypostomus* und bei *Loricaria*. Auf den Hautknochen, welche die Panzerbekleidung dieser Fische zusammensetzen, stehen kleine zahnähnliche Spitzchen, welche aus Dentin und einem dünnen Schmelzüberzug gebildet sind. Diese Spitzchen sind indessen mit der Knochenoberfläche nicht fest verwachsen, sondern durch eine Art von Kugelgelenk auf niedrigen Fortsätzen der Knochenoberfläche mittelst Bindegewebsfasern befestigt ¹⁾.

Von diesen Hautknochen, deren Entstehung durch Verschmelzung von Placoidschüppchen ziemlich klar ausgesprochen ist, lassen sich nun, wie Williamson gezeigt hat, durch Uebergangsstufen die Knochenschilder mit glatter Oberfläche anderer Ganoiden ableiten. Bei *Dapidius granulatus* zum Beispiel ist die Schuppenoberfläche nicht mit vorspringenden zahnähnlichen Spitzen sondern mit breiteren Höckern bedeckt. Jeder dieser Höcker enthält aber in seinem Innern noch eine Pulpahöhle, von welcher zahlreiche Dentinröhrchen ausstrahlen, so dass uns im Höcker das Aequivalent einer Placoidschuppe gegeben ist. Bei *Megalichthys*, *Diplopterus* und *Holoptychius* ist die Schuppenoberfläche vollkommen glatt. Auf einem Durchschnitt zeigt sich indessen, wie die oberflächliche Schicht der Schuppen dicht beisammen stehende regelmässige Höhlungen enthält, von welchen nach oben und seitlich Dentinröhrchen entspringen, und folgert hieraus Williamson mit Recht, dass diese Hautknochen aus Verschmelzung gedrängt stehender Placoidschuppen entstanden sind, indem jede Höhlung mit ihren Dentinröhrchen einem ursprünglich isolirten conischen „Hautzahn“ entspricht. Wie schon bei *Dapidius* der Zahn zu einem Höcker geworden ist, so hat

1) Williamson. On the structure and development of the scales and bones of fishes. *Philosophical Transactions* 1851 S. 658.

Heinecke. Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. *Zeitschrift f. wissensch. Zool. v. Siebold und Kolliker* 1873. S. 587.

Heinecke hat auf den Zähnen des Panzers Schmelz nachgewiesen.

sich hier seine Oberfläche noch mehr verbreitert, die Verschmelzung mit den umgebenden Zähnen ist eine vollständigere geworden, bis so durch Verschmelzung und Umwandlung die glatte Oberfläche entstanden ist.

Wenn wir die Ergebnisse der beiden mitgetheilten Untersuchungen zusammenfassen, so hat uns Williamson gezeigt, wie durch Verschmelzung von Placoidschuppen ähnlichen Bildungen im Integument zusammengesetzte Knochen tafeln oder Schuppen entstehen; Leydig hat dann weiter dargethan, dass bei *Polypterus bichir* die äussern Deckknochen des Primordialcranium mit den Schuppen des Integumentes völlig übereinstimmen.

Das Verdienst, diesen Befunden eine allgemeine Fassung gegeben zu haben, hat sich Gegenbaur erworben. In seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie¹⁾ betrachtet er „die kleinen Knochenplättchen in der Haut der Selachier als den Ausgangspunkt einer in den übrigen Abtheilungen reichen Hautknochenentfaltung“ und lässt er „dieselben sich bei den Ganoiden ziemlich allgemein in grössere Knochenplatten umwandeln“. Ueber die Beziehung dieser Ossificationen zu den Deckknochen des Primordialcranium äussert sich Gegenbaur in folgenden Sätzen: »Von besonderer Wichtigkeit werden die Ossificationen des Integumentes an jenen Körperstellen, wo Theile des inneren Skelets an die Oberfläche treten. Den Knorpeloberflächen des inneren Skeletes legen sich an jenen Stellen Ossificationen auf, welche dem Integumente angehören, indem sie in demselben entstehen, ganz wie Knochentafeln an anderen Stellen der Körperoberfläche. Sie bilden unter bestimmter Anordnung erscheinende Knochenplatten, die besonders am Kopfe mit Beständigkeit auftreten und dort die Anfänge des knöchernen Schädels, zunächst des Schädeldaches vorstellen. Diese Hautknochen gehen durch Vererbung auf alle mit knöchernem Schädel versehenen Wirbelthiere über und verbinden sich mit Ossificationen, welche später selbstständig am Knorpelschädel auftreten. Das erste Auftreten dieses Verhaltens trifft sich bei den Ganoiden mit knorpligem Skelet. Neben den grossen Knochentafeln, die theilweise schon bei den

1) Gegenbaur. Grundzüge der vergleich. Anat. 1870. 2. Aufl. S. 591—594. S. 640.

Gegenbaur. Grundriss der vergleich. Anat. 1874. S. 426—428. S. 469.

Teleostiern ihre oberflächliche Lagerung einbüßen, finden sich zahlreiche kleinere vor, von denen der grösste Theil nicht typisch wird.“

Gegen die Deutung von Deckknochen des Schädels als Hautknochen sind von verschiedenen Seiten Einwände gemacht worden, welche ich hier nicht unberührt lassen will.

So erklärt Joh. Müller¹⁾, dass Knochen, welche irgendwo unter der Hautschichte liegen, nicht zu dem Hautskelet gerechnet werden können. Denselben Satz stellt Kölliker²⁾ auf und findet noch einen weiteren Einwand darin, dass die Deckknochen des Schädels der Knochenfische nicht nur einen dicken Hautüberzug oftmals besässen, sondern dass diese Haut auch wie bei *Brama*, *Sciaena*, *Chaetodon*, *Holocanthus*, *Diodon* etc. Schuppen und Stacheln tragen könne. „Wer könnte“, fügt Kölliker hinzu, „in einem solchen Falle, wo ein Stirnbein, das ganz bestimmt Belegknochen ist, von einer mit gewöhnlichen Schuppen versehenen Haut überzogen erscheint, noch daran denken, dasselbe für einen Hautknochen, für eine Art Schuppe des Schädels, wie sie die Störe allerdings besitzen, zu halten?“

Keiner dieser Einwände scheint mir bei genauerer Prüfung stichhaltig zu sein. Der erste Einwand, dass ein Knochen, der einen dicken Hautüberzug besässe, nicht Hautknochen sein könne, wird hinfällig, aus dem einfachen Grunde, weil im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ein oberflächlich entstandener Knochen eine tiefere Lage einnehmen kann. Von den gewiss sehr zahlreichen Ursachen, welche eine solche Verlagerung herbeiführen können, will ich nur eine besonders hervorheben, den Umstand nämlich, dass von der Oberfläche her neue nicht verknöchernde Gewebsschichten sich entwickeln. Ich verweise in der Beziehung auf das schon früher angeführte Beispiel, dass bei den Amphibien die aus gekreuzten Bindegewebslamellen bestehende Gewebsschicht, welche bei den *Petromyzonten* unmittelbar unter der Epidermis liegt, noch von einer die Hautdrüsen enthaltenden, nicht geschichteten Bindegewebslage bedeckt ist.

Ebenso lässt es sich recht wohl erklären, wie in dem Integument,

1) Archiv f. Anat. u. Physiologie 1845. S. CCXL.

2) Kölliker. Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zoot. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

welches Hautknochen überzieht, Schuppen und Stacheln entstehen können. Wie die Zähne, Haare, Federn etc., sind die Schuppen einem Ersatz unterworfen. Auf Schuppen- und Zahngenerationen, welche einem Knochen Entstehung gegeben haben, und solchen, welche weiterhin mit ihm in feste Verbindung getreten sind, können Generationen folgen, welche sich nur lose mit ihm verbinden und so kann allmählig der Zusammenhang zwischen Knochen einerseits und Zähnen und Schuppen andererseits gelöst werden.

Weitere Einwände, welche man aus der ontogenetischen Entstehung der Deckknochen herleiten könnte, lösen sich in derselben Weise, wie ich es bereits früher für die zahnlosen Deckknochen der Mundhöhle durchgeführt habe, und unterlasse ich es daher hier noch einmal auf die schon dort erörterten Fragen zurückzukommen.

Da somit die gemachten Einwände sich als unhaltbar erweisen, so glaube ich, gestützt auf die wichtigen Untersuchungen von Leydig und von Williamson und im Anschluss an Gegenbaur für die Integumentossificationen eine ähnliche Genese wie für diejenigen der Schleimhaut annehmen zu müssen. Die Belegknochen der Schädeloberfläche aller Wirbelthiere sind phylogenetisch durch Verschmelzung von Schuppenbildungen in gleicher Weise wie die Knochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Zähnen entstanden.

Ein besonderes Verhalten zeigen die so entstandenen Deckknochen am Rande der Mundhöhle. Hier vereinigen sich Ossificationen des Integumentes und der Schleimhaut zur Bildung von Skelettheilen, und so entstehen die Kieferknochen, welche gemischter Abstammung sind. Schon bei den Larven der Urodelen habe ich auf den verschiedenen Ursprung hingewiesen, welcher z. B. an dem Maxillare und Intermaxillare der Processus nasalis einerseits und der Processus palatinus und dentalis andererseits erkennen lassen. Ein besonders prägnantes Beispiel liefert uns in der Beziehung das Kopfskelet des *Lepidosteus osseus*¹⁾. Hier befinden sich dem oberen Rand der Mundöffnung entlang eine ziemlich beträchtliche Anzahl vierseitiger schuppenartiger Knochenstücke, welche an ihrem Mundhöhlen-

1) Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. Atlas T. I. Vol 2. Taf. B' Fig. 3, Taf. B'' Fig. 9.

Stannius, Handb. der Anatomie der Wirbelthiere S. 76.

rand und auf ihrer inneren Fläche grössere und kleinere Zähne tragen (Taf. I Fig. 1 u. 2). Jedes zahntragende Knochenstück gleicht vollständig einer Schuppe, wie sie der Hautpanzer des Thieres enthält. Seine Oberfläche ist vollkommen glatt, spiegelnd und von jener eigenthümlichen Beschaffenheit, wie sie nur ein Schmelzüberzug verleiht. Als Aequivalent des Maxillare anderer Wirbelthiere finden wir also bei *Lepidosteus osseus* Schuppen, welche Zähne tragen, mithin Integument- mit Schleimhautossificationen verbunden.

Eine wie grosse Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Arten von Schleimhaut- und von Integumentossificationen im Wirbelthierstamm besteht, zeigt uns eine Vergleichung derselben, welche ich hier für einige Fälle durchführen will.

Wie in der Schleimhaut Gruppen von Zähnen, so verschmelzen im Integument Gruppen von Placoidschuppchen mit einander. Den von Zahnkegeln bedeckten Knochenplatten von *Siren lacertina*, von den Urodelenlarven und von den meisten Fischspecies entsprechen die Hautschilder von *Macropoma* mit ihren frei vorstehenden Stacheln. Den zusammengesetzten Zähnen von *Myliobates* und *Cestracion* und den Zahnplatten der Dipneusten und Chimären entsprechen die Knochenschilder von *Megalichthys* etc. An beiden Bildungen ist bei Betrachtung der glatten aus Schmelz bestehenden Oberfläche die Zusammensetzung aus verschmolzenen Zähnen oder Placoidschuppen nicht mehr zu erkennen, dagegen lehrt solche die mikroskopische Untersuchung von Durchschnitten, indem bei den Zahnplatten die röhrenförmige Structur, bei den Knochenschildern die Pulpahöhlen der ursprünglich isolirten Placoidschuppen zu Tage treten.

Wie in der Schleimhaut die Ersatzzähne, so können im Integument die Ersatzschuppen mit den Deckknochen in eine lockere Verbindung treten, und kann auf diesem Wege endlich sogar der Zusammenhang zwischen den beiderlei Bildungen so vollständig aufgehoben werden, dass sie einander völlig fremdartig zu sein scheinen. In beiden Fällen ist die lockere Befestigungsweise der Zähne und der Schuppen eine erst später erworbene secundäre. Zähne und Schuppen können hierbei die mannichfaltigsten Umbildungen erleiden. Es sind in der Beziehung den Gaumenknochen des Hechts, deren Zähne durch Ligamente und daher beweglich mit der Knochenoberfläche verbunden sind, die Panzerplatten von *Loricaria* mit ihren beweglichen zahnähnlichen Spitzen zu vergleichen. Den Kiefer-

knochen der Säugethiere mit ihren vom Knochen völlig abgelösten Zähnen entsprechen die Deckplatten des Schädels von *Brama*, *Sciaena*, *Chaetodon* etc., welche noch von einer dicken, schuppentragenden Haut überzogen sind.

Wie endlich in der Mundhöhle der Zahnbesatz, so kann im äusseren Integument der Schuppenbesatz der Deckknochen sich ganz rückbilden. Dies ist bei den höheren Thieren für alle Knochen, die Ober- und Unterkiefer ausgenommen, der Fall.

Der hier angestellte Vergleich wird bei eingehenderen anatomischen und auch besonders entwicklungsgeschichtlichen Studien voraussichtlich noch weiter in Einzelheiten sich durchführen lassen.

Die grosse Uebereinstimmung, welche die Verschmelzungsproducte von Zahn und Schuppe im Wirbelthierstamm aufweisen und welche aus den wenigen hier angeführten Beispielen deutlich genug hervortritt, wird uns nicht in Erstaunen setzen, wenn wir bedenken, dass Zähne und Placoidschuppen morphologisch gleichwerthige homologe Bildungen sind, ein Satz, den frühere Forscher und namentlich *Gegenbaur*¹⁾ aufgestellt und welchen ich in einer ausgedehnteren Untersuchung nach verschiedenen Richtungen zu begründen versucht habe²⁾.

Unter Zuhülfenahme dieses Satzes und unter Zusammenfassung aller angeführten Momente gelangen wir zu einer einheitlichen Auffassung betreffs der Genese der Deckknochen des Schädels, derjenigen der Mundhöhle und des Integuments. Alle Deckknochen des Schädels sind gemeinsamer Abstammung und finden ihre Uranlage in gleichartigen Theilen eines Hautpanzers, welcher einst bei den Vorfahren der Fische, Dipneusten, Amphibien und aller Amnioten bestanden hat und welcher nicht nur die Körperoberfläche, sondern auch die Mundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus bedeckt hat. Von dieser Stammgruppe, welche allen Wirbelthieren mit knöchernem Cranium gemeinsam ist, sind die Selachier in ihrem Schuppenpanzer nur wenig abgewichen und zeigen uns dieselben daher in ihren Placoidschuppen am meisten noch

1) *Gegenbaur*, Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig. Engelmann 1872. S. 11.

2) *Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss.* 1874 Bd. VIII.

ein Abbild derjenigen Hautverknöcherungen, durch deren Concrescenz die Deckknochen des knöchernen Schädels entstanden sind ¹⁾).

III. In welchem Verhältniss stehen die perichondrostotischen oder Deckknochen zu den enchondrostotischen Knochen?

Schon in der allgemeinen Charakteristik des Amphibienschädels habe ich hervorgehoben, wie sich bei oberflächlicher Betrachtung an demselben zwei Arten von Knochen unterscheiden lassen. Von diesen liegen die einen dem Primordialcranium oberflächlich auf, so dass sie ohne dasselbe zu beschädigen entfernt werden können, (Deckknochen, perichondrostotische, secundäre) die anderen dagegen sind integrirende Theile des Primordialknorpels und lassen sich von demselben nicht trennen (enchondrostotische, primäre Knochen). Zu letzteren gehören das Ethmoid, das Petrosium, Quadratum, Occipitale laterale und das Articulare der Amphibien.

Die Deckknochen haben wir aus Theilen eines Hautskeletes ableiten können. Es fragt sich nun, in welchem Verhältniss stehen zu diesem Entwicklungsmodus die enchondrostotischen Verknöcherungen, muss für dieselben eine verschiedene Genese angenommen werden.

Ehe ich diesen Punkt zu beantworten suche, gebe ich zuvor ein kurzes Resumé über die geschichtliche Entwicklung und den derzeitigen Stand der Frage über die Bedeutung einer Eintheilung der Kopfknochen in secundäre und primäre.

Für das Verständniss des knöchernen Schädels haben sich Dugès und Jacobson kein geringes Verdienst erworben, als sie zuerst die erwähnten beiden Kategorien von Knochen, der eine für

1) Wie zutreffend Gegenbaur (das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere S. 10—23) die Stellung der Selachier im System der Wirbelthiere charakterisirt hat, dafür liefert besonders ein eingehendes Studium der Integumentossificationen einen schlagenden Beweis. Die Bedenken, welche Heinecke (Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. v. Siebold und Kölliker. Band XXIII. S. 587.) gegen die Folgerungen Gegenbaur's über die Verwandtschaft von Zähnen und Cutisverknöcherungen anstellt, lassen sich in keiner Beziehung aufrecht erhalten und beruhen auf einer einseitigen Vergleichung und Beurtheilung.

den Schädel der Amphibien¹⁾, der andere für den Schädel der Säugethiere²⁾ mit Bestimmtheit unterschieden. Die auf sie folgenden zahlreichen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zeigten, wie an dem knöchernen Kopfskelet aller Wirbelthiere diese Unterscheidung sich durchführen liess, und brach sich so immer mehr die Ansicht Bahn, dass diese beiden Arten von Schädelknochen principiell von einander unterschieden seien, zumal als die histologische Untersuchung ergab, dass die perichondrostotischen Knochen aus einem bindegewebigen Blastem, die enchondrostotischen dagegen durch Verknöcherung einzelner Parteeen des Primordialcranium in verschiedener Weise sich entwickeln. Wohl am klarsten und bestimmtesten hat Kölliker³⁾ für eine scharfe Trennung der verschiedenen Kopfknochen sich ausgesprochen, indem er den Grundsatz aufstellte, dass alle Schädelknochen im ganzen Thierreich in zwei besondere und scharf getrennte Gruppen zerfallen, die genetisch sich von einander unterscheiden, sowie dass vom morphologischen Gesichtspunkte aus nur Deckknochen mit Deckknochen und primordiale Knochen mit solchen in Vergleichung gezogen werden dürfen.

Eine unentschiedene Stellung in dieser Angelegenheit hat Huxley⁴⁾ eingenommen, indem er es noch nicht für ganz sicher gestellt hält, dass zwischen primären und secundären Knochen ein scharfer Unterschied bestände. In seinen Elementen der vergleichenden Anatomie wirft er die Frage auf: Besteht eine klare Trennungslinie zwischen peri- und enchondrostotischen Knochen? Entstehen bestimmte Knochen primär immer aus Knorpel und andere ebenso bestimmt aus bindegewebiger Grundlage? Und weiter, wenn ein Deckknochen an der Stelle gefunden wird, welche gewöhnlich ein Knorpelknochen einnimmt, muss man ihn als analog und nicht als homolog dem letzteren betrachten? Mit anderen Worten, ist die histologische Entwicklung ein ebenso sicherer Zeuge für Homologie wie die morphologische Entwicklung?

Huxley giebt auf diese Fragen keine entschiedene Antwort,

1) Dugès, l. c.

2) Jacobson, Archiv für Anatomie und Physiologie v. J. Müller 1844. S. 36—38.

3) Kölliker, Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. Zoot. Anstalt zu Würzburg 1849.

4) Huxley, The elements of comparative anatomy S. 296.

doch ist er mehr geneigt, sie zu bejahen als zu verneinen. Es ist ihm sehr wahrscheinlich, dass durch die Wirbelthierclassen bestimmte Knochen genetisch immer enchondrostotische und andere ebenso bestimmt immer perichondrostotische sind.

Dagegen haben Gegenbaur¹⁾ und nach ihm Vrolik²⁾ dieser Unterscheidung die principielle Bedeutung abzusprechen versucht.

In seiner Schrift über primäre und secundäre Knochenbildung sucht Gegenbaur den Nachweis zu liefern, »dass ursprünglich alle primären Knochen aus einer perichondralen Ossification auf dem Primordialcranium entstehen und insofern Belegknochen desselben seien«. Erst nachdem der Knorpel einen, wenn auch nur theilweisen, knöchernen Ueberzug erhielt, soll die Zerstörung des Knorpels und die Substitution durch Knochengewebe oder die sogenannte Verknöcherung des Knorpels beginnen und soll dieser Vorgang von der Bedingung abhängig sein, dass der bezügliche Knorpelabschnitt von einer Knochenlamelle umwachsen wird. Daher sollen jene Abschnitte des Cranium, welche Durchtrittsstellen für Nerven etc. besitzen, für jene Texturveränderung die günstigsten Verhältnisse darbieten. »Der erwähnte Vorgang, dass anfänglich nur aus Belegknochen bestehende Schädeltheile erst später den von ihnen umwachsenen Knorpel ossificiren lassen, verwischt nach Gegenbaur's Ansicht zugleich die bisher angenommene Verschiedenheit zwischen sogenannten primären (aus Knorpelossification entstehenden) und secundären (aus Bindegewebe gebildeten) Skelettheilen. Die Bezeichnungen (primärer und secundärer Knochen) sollen keine fundamentalen Verschiedenheiten, sondern nur bestimmte Zustände ausdrücken, die sich besser als Entwicklungsphasen betrachten lassen.«

Für diese Anschauung hat Vrolik durch Untersuchung ausgebildeter und junger Lachs- und Hechtschädel weiteres Beweismaterial herbeizubringen versucht und hat er gezeigt, wie das Primordialcranium bei jungen Thieren von der Oberfläche, vom Perichondrium, aus verknöchert.

Wenn die Ansicht von Gegenbaur und Vrolik richtig ist,

1) Gegenbaur, Ueber primäre und secundäre Knochenbildung etc.

Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Band III.

Gegenbaur, Grundzüge der vergleich. Anatomie. 2. Aufl. S. 641.

2) Vrolik, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländisches Archiv für Zoologie v. Selenka. Bd. I. Heft 3.

wenn zwischen primären und secundären Knochen kein Unterschied besteht, indem erstere aus letzteren sich ableiten lassen, so liegt die Annahme nahe, dass beide auch eine gleiche Genese haben müssen, dass mithin auch die sogenannten primären Knochen einstmals aus Verschmelzung von Zähnen oder Schuppen entstanden sind. Man müsste annehmen, dass die Knochen ihre ursprüngliche Beziehung zu Integument- und Schleimhautgebilden aufgegeben hätten und in die Tiefe gerückt wären, dass sie dann im Wachsthum Nerven und Blutgefäßen folgend, einen Knorpelschwund bedingt hätten.

Gegen die Annahme eines derartigen Substitutionsprocesses des Knorpels durch Schleimhaut- und Integumentossificationen lassen sich eine Anzahl gewichtiger Gründe geltend machen.

1. Es ist kein einziger Fall bekannt, dass ein primärer Knochen Zähne oder Schuppen bei irgend einem Wirbelthiere trägt, während von allen Deckknochen eine enge Beziehung zu den angeführten Integumentgebilden in dieser oder jener Wirbelthierclassen sich nachweisen lässt.

2. Die Lage der primären Knochen ist eine derartige, dass für sie eine Genese aus Zähnen und Schuppen, wie für die secundären Knochen nicht angenommen werden kann. Denn fast alle sind von Deckknochen überlagert, so dass sie vollkommen erst nach Entfernung derselben zu Tage treten.

3. Das Gewebe, in welchem die primären und die secundären Knochen sich entwickeln, ist ein verschiedenes. Während letztere durch Verknöcherung der Schleimhaut oder des Integuments entstehen und durch eine Gewebsschicht vom Primordialcranium getrennt sind und von ihm daher leicht abgelöst werden können, entstehen die primären Knochen, wenigstens bei den Amphibien, unmittelbar auf dem Primordialcranium. Das Perichondrium desselben wird zu ihrem Periost. Da keine trennende Bindegewebsschicht zwischen der Ossification und dem Knorpel liegt, beide vielmehr continuirlich in einander übergehen, ist eine Trennung derselben auch nicht möglich.

Durch die Untersuchungen von Gegenbaur und Vrolik finde ich daher nur die eine Thatsache bewiesen, dass das Primordialcranium von der Oberfläche her, also zunächst perichondral verknöchert; einen Zusammenhang zwischen der perichondralen Ossification mit Integument- oder Schleimhautossificationen finde ich dagegen durch dieselben nicht dargethan. Vrolik hebt auch aus-

drücklich hervor, dass die Worte *enchondrostotisch* und *perichondrostotisch* nur das Massenverhältniss zwischen Knorpel und Knochen ausdrücken sollen.

Die hier angeführten Gründe bestimmen mich, an der von Kölliker durchgeführten scharfen Trennung zwischen Deckknochen und Knorpelossificationen, zwischen secundären und primären Knochen festzuhalten. Zwischen beiden giebt es kein Uebergang. Während die Deckknochen aus einer Verschmelzung von Zähnen und Schuppen abgeleitet werden können, ist dies für die primären Knochen nicht möglich. Dieselben sind vielmehr von vornherein ossificirte Abschnitte des Primordialcranium und stellen sich hinsichtlich ihrer Genese auf eine gleiche Stufe mit den Verknöcherungen der Wirbelsäule, indem sie wie jene im Anschluss an eine knorpelige Grundlage entstehen. Auf die verschiedenen histologischen Eigenschaften denke ich in einer besonderen Arbeit über Knochenbildung später zurückzukommen.

IV. Theorie des Schädels der Wirbelthiere.

In den vorhergehenden Abschnitten haben wir die verschiedenen Gruppen von Kopfknochen betreffs ihrer Genese einer Beurtheilung unterzogen. Die Grundlage für dieselbe bildete die für das Mundhöhlenskelet der Amphibien im speciellen Theil der Untersuchung aufgefundene Genese. Von ihr ausgehend haben wir uns erstens über die Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle aller Wirbelthiere, zweitens über die Entstehung der übrigen Deckknochen des Schädels eine Auffassung gebildet; in einem dritten Abschnitt endlich haben wir das Verhältniss der secundären zu den primären Knochen des Schädels geprüft und haben wir für letztere eine andere Art der Entstehung aufgefunden. Es tritt jetzt zum Schluss die Aufgabe an uns heran, die so erhaltenen Resultate zu einem Gesamtbild zu vereinigen, indem wir die Genese der einzelnen Knochen in ihrer Beziehung zur Genese des gesammten Kopfskelets einer Betrachtung unterwerfen. Hierbei muss ich nothwendiger Weise die Frage nach der Wirbelzusammensetzung des Schädels mit in den Kreis dieser Untersuchung hineinziehen.

Seitdem durch Goethe und Oken¹⁾ zum ersten Male der Satz aufgestellt worden war, dass der Schädel aus einer Anzahl knö-

1) Oken, Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807.

cherner Wirbel zusammengesetzt sei, ist diese Wirbeltheorie der Ausgangspunkt fast für eine jede Untersuchung geworden, welche sich mit dem Bau des Schädels eingehender beschäftigt hat. In wie hohem Grade diese Theorie seit vielen Decennien den Geist der Morphologen gefesselt und zu stets erneuten Untersuchungen ange-regt hat, lehrt nicht allein eine zu grossem Umfang angewachsene Literatur, sondern besonders auch noch der Umstand, dass wohl jeder vergleichende Anatom seit Oken's Zeit an der Lösung des Problems mitgearbeitet hat.

Wenn ich in den vorhergehenden Blättern, in welchen die Ge-nese des knöchernen Schädels eingehender behandelt wurde, mit keinem Wort die Frage nach der Bedeutung der Knochen für die Wirbelzusammensetzung desselben berührt habe, so liegt dies daran, dass in der letzten Zeit die Theorie in einer den früheren Ansichten ganz entgegengesetzten Richtung gelöst worden ist.

Je mehr man seit dem Erscheinen von Goethe's und Oken's epochemachenden Schriften mit der Beschaffenheit des Cranium niederer Wirbelthiere und mit der Ontogenese des Schädels bekannt wurde, um so grössere Schwierigkeiten stellten sich der alten Theorie entgegen. Anstatt dass niedere Entwicklungszustände dieselbe end-gültig beweisen sollten, wurde im Gegentheil mehr und mehr dar-gethan, dass sie in ihrer alten Form nicht mehr aufrecht zu halten war.

Durch eine vergleichende Untersuchung hat zuerst Huxley¹⁾ die Unhaltbarkeit der Wirbeltheorie in jeder Beziehung klar bewiesen. In seinen Croanian Lectures kommt derselbe durch eine kritische Vergleichung der Schädel aller Wirbelthierclassen und durch ent-wicklungsgeschichtliche Thatsachen zu dem Endergebniss, dass man in keinem einzigen Schädelknochen eine Modification eines Wirbels erblicken dürfe, dass mithin das knöcherne Cranium keine Wirbel-zusammensetzung erkennen liesse.

Während Huxley aber auf diesem negativen, die Wirbeltheorie ablehnenden Standpunkt stehen bleibt, hat Gegenbaur²⁾ die von Goethe und Oken in richtiger Weise gestellte, aber aus Unkennt-niss der Thatsachen falsch beantwortete Frage: ist der Schädel nur

1) Huxley, Elements of comparative anatomy. S. 278—303.

2) Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier: ein Beitrag zur Er-kenntniss der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig 1872.

ein modificirter Theil des Axenskelets, wieder aufgegriffen und dieselbe, wie mir scheint, endgültig gelöst in seiner bahnbrechenden Untersuchung: Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Gegenbaur bestreitet auf der einen Seite wie Huxley, dass die Schädelknochen von Wirbeln ableitbare Bildungen seien, auf der anderen Seite zeigt er, wie das Problem, die Vergleichung des Cranium mit der Wirbelsäule nur am Primordialcranium gelöst werden könne und wählt daher zum Untersuchungsobject den Schädel der Selachier, um auf breiter Grundlage die Frage zu erörtern: ist das Primordialcranium aus einer Anzahl den Wirbeln homodynamer Metameren zusammengesetzt. Durch einen Vergleich des Cranium mit der Wirbelsäule weist er nach, wie zwischen beiden eine Reihe von wichtigen Uebereinstimmungen besteht. Solche findet er in dem Umstand,

1) dass die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis einen Abschnitt des Cranium in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule durchsetzt,

2) dass »sämmliche an diesem Abschnitte austretenden Nerven sich mit Rückenmarksnerven homodynam verhalten«,

3) dass »die Bogen des Visceralskelets dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen und dass diese eine Homodynamie mit unteren Bogen erkennen lassen«;

4) dass auch an anderen Abschnitten der Wirbelsäule bei einzelnen Wirbelthieren in Anpassung an äussere Verhältnisse eine Concrescenz von Metameren eingetreten ist.

Die Verschiedenheiten, welche das Cranium von der Wirbelsäule besitzt, erklärt Gegenbaur aus Anpassungen, theils aus der Entfaltung des Gehirns, theils aus der Beziehung zu Sinnesorganen, welche in das Primordialcranium eingebettet werden.

Gegenbaur gelangt auf dem angedeuteten Wege zu dem Endergebniss, dass das Primordialcranium aus Concrescenz einer Summe von Wirbeln einstmals entstanden sei. Eine solche Entstehung nimmt er aber nur für den von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Cranium an, in welchem auch allein die austretenden Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmen. Er trennt daher diesen Theil des Cranium als vertebralen von dem vorderen oder evertebralen, der keine Beziehung zu Wirbeln erken-

nen lässt und deutet den letzteren als secundäre vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung.

Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel bestimmt Gegenbaur in ihrem Minimum auf neun, indem er von der Anzahl der dem Primordialcranium angehörenden unteren Bogen ausgeht. Doch vermuthet er, dass die Anzahl der verschmolzenen Wirbel wohl noch eine grössere gewesen sein muss, weil auf eine Rückbildung von Visceralbogen, welche bei den Vorfahren der Selachier bereits stattgefunden hat, mehrfache Thatsachen hinweisen.

Die Bedeutung der Gegenbaur'schen Untersuchung für die Genese des knöchernen Schädels besteht nun darin, dass in derselben unzweifelhaft der Beweis geliefert ist, dass die Frage nach der Metamerenbildung des Schädels von der Frage nach der Verknöcherung desselben abgetrennt werden muss. Gegenbaur hat deutlich gezeigt, wie die das Kopfskelet bildenden Metameren des Axenskelets tief greifende Umänderungen erlitten und mit einander zu einer continuirlichen Masse verschmolzen sind, noch ehe die Knochenbildung am Schädel eingetreten ist. Hieraus folgt, dass kein einziger Schädelknochen einem Wirbel oder einem Theil eines solchen homodynam sein kann.

Durch Verknüpfung der Resultate der Gegenbaur'schen Untersuchung und der Ergebnisse dieser Arbeit, welche in mehrfacher Hinsicht an erstere sich anschliesst, glaube ich von der Genese des Schädels der Wirbelthiere folgende Theorie entwerfen zu können.

Der Schädel der Wirbelthiere ist aus dem vordersten Abschnitt des Axenskelets durch Concreescenz einer grösseren Anzahl von Metameren hervorgegangen, zu einer Zeit, als das Axenskelet noch keine Verknöcherungen aufwies. Die den einzelnen Metameren zugehörigen unteren Bogen bilden das Visceralskelet. Durch die stärkere Entwicklung des Gehirns, durch Beziehung zu Sinnesorganen und zum Eingang des Nahrungskanals hat der Kopftheil eine vom übrigen Axenskelet sehr abweichende Gestalt erhalten. Einen derartigen frühen Entwicklungszustand des Schädels, wie er in der Ontogenese der höheren Wirbelthiere vorübergehend auftritt, zeigen uns die Selachier. Ihr Schädel ist eine zusammenhängende Knorpelkapsel mit Höhlungen zur Aufnahme der Sinnesorgane, ein Primordialcranium, dessen Zusammensetzung aus früher getrennten Metameren nur noch aus dem Verhalten der austretenden Nerven und der ihm zugehörigen Visceralbogen erschlossen werden kann.

Bei den Ganoiden, Teleostiern, Dipneusten, Amphibien und allen Amnioten ist das Primordialcranium durch Knochenbildung in sehr mannichfacher Weise umgestaltet worden.

Die Knochen des Schädels sind auf zwei verschiedenen Wegen entstanden.

Ein Theil derselben lässt sich von einem Hautskelet und zwar von Bildungen ableiten, welche bei den Vorfahren der genannten Wirbelthierclassen, als Schüppchen oder Zähnchen über die gesammte Körperoberfläche und über die gesammte Mundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus einen zusammenhängenden Panzer bildeten. Ein derartig wenig verändertes ursprüngliches Hautskelet besitzen noch jetzt die Selachier und finden wir daher schon in dieser Classe Anknüpfungspunkte an das knöcherne Kopfskelet der höher stehenden Vertebraten. Durch Verschmelzung von Zähnen sind zunächst in der Mundschleimhaut Zahnplatten, durch Verschmelzung von Schuppen in dem das Primordialcranium überziehenden Integument Schuppenplatten hervorgegangen. Durch mannichfache Umwandlungsprocesse, namentlich durch Rückbildung des Dentin und Schmelztheils der Hautossificationen und durch Weiterbildung des Cementtheils derselben sind allmählich die Zahn- und Schuppenplatten in Knochenplatten umgeändert worden. Indem dieselben weiterhin eine tiefere Lage eingenommen haben, sind sie zum Primordialcranium in immer nähere Beziehung getreten und sind allmählich Theile des äussern zu Theilen des inneren Skelets geworden. Die so entstandenen Knochen unterscheidet man als secundäre oder als Belegknochen des Primordialcranium (membrane bones).

Der übrige Theil der Schädelknochen, die sogenannten primären oder enchondrostotischen, (cartilage bones) sind ossificirte Abschnitte des Primordialcranium selbst. Ihre Genese hängt mit Verknöcherungsprocessen zusammen, welche das gesammte ursprünglich knorpelige Axenskelet betroffen und an demselben zur Entstehung der knöchernen Wirbel geführt haben.

Von dem Primordialcranium erhalten sich bei den Amnioten meist nur sehr geringe Reste, indem einestheils die enchondrostotischen Verknöcherungen an Ausdehnung zunehmen, anderntheils die Belegknochen Theile des Primordialcranium, welche sie bedecken, zum Schwund bringen und ersetzen.

Erklärung der für sämtliche Tafeln gültigen Bezeichnungen.

A) Bezeichnungen am Primordialeranium.

- Eth. = Ethmoidal-region.
- Or. = Orbital-region und Orbita.
- La. = Labyrinth-region.
- Oc. = Occipital-region.
- C. M. = Cartilago Meckelii.
- C. p. = Cartilago palatina.
- C. pt. = Cartilago pterygoidea.
- C. qu. = Quadratknorpel.
- C. n. = Cavum narium.
- S. B. = Seitlicher Schädelbalken Rathke's.
- Ch. = Chorda.
- Ch. E. = Chordaepithel.
- Ch. S. = Chordascheide.
- K. = Knorpel.
- * = Articulationsfläche für den Unterkiefer.

B) Bezeichnungen der Knochen.

1. Der enchondrostotischen (primären) Knochen.

- O. eth. = Os ethmoideum. Gürtelbein.
- O. qu. = Os quadratum.
- O. quj. = Os quadratojugale.
- O. pe. = Os petrosum.
- O. o. l. = Os occipitale laterale.
- Co. = Columella.

2. Der perichondrostotischen (secundären) Knochen, der Deckknochen.

- O. i. = Os intermaxillare.
- O. m. = Os maxillare.
- O. v. = Os vomeris.
- O. p. = Os palatinum.
- O. pt. = Os pterygoideum.
- O. vp. = Os vomeropalatinum.
- O. ptp. = Os pterygopalatinum.
- O. ps. = Os parasphenoideum.
- O. d. = Os dentale.
- O. a. = Os angulare.
- O. o. = Os operculare.
- O. ar. = Os articulare.

C. Fortsätze an Knochen.

- P. d. = Processus dentalis.
- F. = Processus dentalis.
- P. n. = Processus nasalis.
- P. p. = Processus palatinus.
- P. m. = Processus maxillaris.

D. Bezeichnungen an den Zähnen.

- D. = Dentin. Zahnbein.
- S. = Schmelz.
- C. = Cement.
- So. = Zahnsockel.
- P. = Pulpa.
- O. = Schmelzoberhäutchen.
- H. = Epithelscheide um die Zähne.
- R. = Reservezahn.

E. Bezeichnungen an der Zahnanlage.

- D. K. = Dentinkeim.
- M. S. = Schmelzmembran.
- B. = Basalmembran.
- E. = Ersatzleiste.
- R. = Reservezahn.

F. Weitere Bezeichnungen. (Alphabetisch geordnet.)

- F. = Zahnfortsatz. Processus dentalis der Knochen.
 H. = Epithelscheide um die Zähne.
 K. = Knorpel des Primordialcranium.
 N. = Nerv.
 a. = Blutgefäß.
 b. = Nahtlinie.
 c. = Schleimzellen.
 d. = Hautdrüsen.
 e. = Ostoklasten.
 f. = foveolae Howshipianae.
 g. = Verbindungsstrang zwischen Epithelscheide der Zähne und Epidermis resp. Ersatzleiste.
 h. = Unverkalkte Stellen zwischen Zahnsockel und Zahnkrone.
 i. = Ringförmige Einschnürung zwischen Zahnsockel und Zahnkrone an getrockneten Zähnen.
 k. = Kugelförmige Vorsprünge an der Innenfläche des Dentins und an der ringförmigen Einschnürung zwischen Krone und Sockel.
 m. = Oeffnung im Zahnsockel.
 n. = Interglobularräume im Dentin.
 o. = Zweiter Zahnfortsatz, an welchen die Ersatzzähne sich befestigen.
 p. = Längsriefung an der Zahnoberfläche.
 r. = Knochenkörperchen im Cement.
 s. = Kreise durchschnittener Bindegewebsfasern.
 t. = Löcher in der Basalplatte der Zähne.
 u. = An den Knochenrand neu zugefügter Zahn mit Basalplatte.
 v. = Vollständig ausgebildeter, mit dem Knochenrand noch nicht verwachsener Zahn mit Basalplatte.
 w. = Unterer noch nicht verkalkter Theil des Zahnes.
 x. = Zahn, dessen Spitze gebildet ist.
 y. = Dotterplättchen.
 z. = Knorpelige Schädelbasis.
 α. = Durch Resorption abgelöste Zahnspitzchen.
 β. = Odontoblast.
 γ. = Innere Nasenöffnung.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

- Fig. 1. Eine Schuppe vom Oberkiefer von *Lepidosteus osseus*, von der Mundhöhlenseite aus gesehen. Einige Male vergr. (Nach Agassiz.)
- Fig. 2. Vier Schuppen, wie sie in grösserer Anzahl den Oberkiefer von *Lepidosteus osseus* zusammensetzen, in ihrer Verbindung, von oben gesehen.
- Fig. 3. Mundhöhlenskelet eines jungen Landsalamanders von 6,2 Cm. Länge, nach Aufhellung durch Natronlauge gezeichnet. 4fach vergr.
- Fig. 4. Mundhöhlenskelet eines jungen *Triton igneus* von 4 Cm. Länge, nach Aufhellung durch Natronlauge gezeichnet. 4fach vergr.
- Fig. 5. Mundhöhlenskelet eines *Triton cristatus*. 3fach vergr.
- Fig. 6a. Mundhöhlenskelet von *Siren lacertina* nach Cuvier.
- Fig. 6b. Vomer und Palatinum von *Siren lacertina* isolirt, nach Cuvier.
- Fig. 7. Unterkiefer von *Siredon pisciformis*, von aussen gesehen. 2mal vergr.
- Fig. 8. Unterkiefer von *Siredon pisciformis*, von innen gesehen. 2mal vergr.
- Fig. 9. Unterkiefer vom Frosch, von aussen gesehen. 2mal vergr.
- Fig. 10. Dentale und Meckelscher Knorpel vom Frosch. 2mal vergr.
- Fig. 11. Dentale vom Frosch. 2mal vergr.
- Fig. 12. Angulare vom Frosch. 2mal vergr.
- Fig. 13 und 14. Durchschnitt durch den Primordialknorpel an der Schädelbasis einer vierbeinigen Larve mit Schwanzstummel von *Pelobates fuscus*. 500mal vergr.
- Fig. 15. Durchschnitt eines Unterkieferzahns von *Mustelus laevis*. Einige Male vergr.
- Fig. 16. Ansicht des Primordialeranium von *Siredon pisciformis* von unten nach Entfernung der Belegknochen. Nach Friedreich und Gegenbaur.
- Fig. 17. Isolirte Unterkiefertheile von *Salamandra maculata*. 2mal vergr.
- Fig. 18. Unterkiefer einer vierbeinigen geschwänzten Larve von *Pelobates fuscus*. 3mal vergr.
- Fig. 19. Zerlegter Unterkiefer von *Triton cristatus*. 2mal vergr.
- Fig. 20. Skelet der Mundhöhle vom Frosch. Auf der linken Seite sind die Belegknochen entfernt. (Nach Parker.)
- Fig. 21. Vomer vom Frosch. 2mal vergr.
- Fig. 22. Vomeropalatinum von *Triton cristatus*. 2mal vergr.

- Fig. 23. Vomer von *Salamandra maculata*. 2mal vergr.
 Fig. 24. Palatinum von *Salamandra maculata*. 2mal vergr.
 Fig. 25. Skelet der Mundhöhle von *Siredon pisciformis* nach Friedreich und Gegenbaur.
 Fig. 26. Pterygoid vom Frosch. 2mal vergr.
 Fig. 27. Pterygoid von *Triton cristatus*. 2mal vergr.
 Fig. 28. Palatinum vom Frosch. 2mal vergr.
 Fig. 29. Parasphenoid von *Triton cristatus*. 2mal vergr.
 Fig. 30. Gaumenzahnreihe mit ihren Ersatzzähnen von einem jungen 4,4 Cm. langen *Triton igneus* nach Aufhellung durch Natronlauge. 110mal vergr.
 Fig. 31. Decke der Mundhöhle einer frisch ausgeschlüpften Axolotllarve nach Aufhellung durch Natronlauge. 4mal vergr.
 Fig. 32. Unterkiefer derselben. Einige Male vergr.
 Fig. 33. Skelet der Mundhöhle einer 3,5 Cm. langen Larve von *Triton taeniatus* nach Aufhellung durch Natronlauge. 4mal vergr.
 Fig. 34. Skelet der Mundhöhle von *Menobranthus lateralis* nach Hoffmann.
 Fig. 35. Skelet der Mundhöhle von *Plethodon glutinosus* nach Owen.
 Fig. 36. Skelet der Mundhöhle von *Salamandra maculata*. 2mal vergr.
 Fig. 37. Intermaxillare von *Salamandra maculata*. 2mal vergr.
 Fig. 38. Maxillare von *Triton cristatus*. 3mal vergr.
 Fig. 39. Maxillare vom Frosch. 2mal vergr.
 Fig. 40. Intermaxillare von *Triton cristatus* von aussen gesehen. 3mal vergr.
 Fig. 41. Intermaxillare von *Triton cristatus*, von der Mundhöhle aus gesehen. 3mal vergr.
 Fig. 42. Intermaxillare vom Frosch. 2mal vergr.
 Fig. 43. Frontalschnitt durch den Schädel vom Frosch. Der Schnitt ist durch die innere Nasenöffnung gelegt. 2mal vergr.
 Fig. 44. Frontalschnitt durch den Schädel vom Frosch dicht hinter der inneren Nasenöffnung. 2mal vergr.

Tafel II.

- Fig. 1. Senkrechter Durchschnitt durch den Vomer des Frosches. 22mal vergr.
 Fig. 2. Senkrechter Durchschnitt durch das Palatinum von Triton. 45mal vergr.
 Fig. 3. Horizontalschnitt durch die Kieferzahnreihe vom Frosch, nahe der Spitze der Zähne. 45mal vergr.
 Fig. 4. Senkrechter Durchschnitt durch das Intermaxillare vom Frosch. 22mal vergr.
 Fig. 5 und 6. Senkrechter Durchschnitt durch den Vomer vom Frosch. 22mal vergr.
 Fig. 7. Fast völlig entwickelter Ersatzzahn vom Frosch. Der mit blauer Farbe grundirte Zahnsockel ist noch nicht verkalkt. 110mal vergr.

- Fig. 8. In der Entwicklung begriffener Ersatzzahn vom Frosch. 110mal vergr.
 Fig. 9. Knochenkörperchenartige Räume im Zahnbein vom Frosch (Interlobularräume). 500mal vergr.
 Fig. 10. Zahnbein- und Schmelzröhrchen vom Frosch. 500mal vergr.
 Fig. 11. Senkrechter Durchschnitt durch das Maxillare vom Frosch. 20mal vergr.
 Fig. 12. Senkrechter Durchschnitt durch das Palatinum von *Siredon pisciformis*. 44mal vergr.
 Fig. 13. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer von *Siredon pisciformis*. 44mal vergr.
 Fig. 14. Horizontaler Durchschnitt durch die Kieferzahnreihe vom Frosch. Derselbe ist durch die Zahnsockel gelegt. 44mal vergr.
 Fig. 15. Ein Stück des Maxillare mit Zähnen von Innen gesehen. 20mal vergr.
 Fig. 16. Dasselbe von Aussen gesehen. 44mal vergr.
 Fig. 17. Frontaler Durchschnitt durch die Kieferzahnreihe des Frosches. 44mal vergr.
 Fig. 18. Horizontaler Durchschnitt durch die Unterkieferzahnreihe von *Salamandra mac.* Der Schnitt ist durch die Zahnsockel gelegt. 44mal vergr.

Tafel III.

- Fig. 1. Zahn von *Salamandra maculata*. 140mal vergr.
 Fig. 2. Zahn von *Siredon pisciformis*. 45mal vergr.
 Fig. 3. Zahn vom Frosch. 45mal vergr.
 Fig. 4. Senkrechter Durchschnitt durch einen Oberkieferzahn vom Frosch. 70mal vergr.
 Fig. 5. Zahnanlage von *Triton cristatus*. 140mal vergr.
 Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt durch den Oberkiefer von *Siredon pisciformis*. 45mal vergr.
 Fig. 7. Ostoklast aus dem Zahn von *Siredon pisciformis*. 500mal vergr.
 Fig. 8. Ein Stück des Operculare von *Siredon pisciformis*. Einige Male vergr.
 Fig. 9. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer von *Salamandra maculata*. 140mal vergr.
 Fig. 10. Ostoklasten von *Siredon pisciformis*. 500mal vergr.
 Fig. 11. Epithelschicht an der Innenseite des Cements von *Salamandra maculata*. 500mal vergr.
 Fig. 12. Höhlen der Knochenkörperchen aus dem Cement des Froschzahns. 380mal vergr.
 Fig. 13. Durchschnitt durch die Seitenwand eines Zahnes von *Salamandra maculata* in ihrer Verbindung mit dem Kieferknochen. 140mal vergr.
 Fig. 14. Stück eines Durchschnittes vom Unterkiefer von *Salamandra maculata*. 500mal vergr.
 Fig. 15. Ostoklast von dem Oberkiefer des Frosches. 380mal vergr.
 Fig. 16. Zahnanlage von *Salamandra maculata*. 500mal vergr.

- Fig. 17. Senkrechter Durchschnitt durch das Intermaxillare vom Frosch. 110mal vergr.
 Fig. 18. Schmelzschichte auf dem Zahn vom Frosch. 500mal vergr.

Tafel IV.

- Fig. 1. Vomer von einer 2,5 Cm. langen Axolotllarve. 45mal vergr.
 Fig. 2. Palatinum vom Pterygoid abgelöst von derselben Larve. 45mal vergr.
 Fig. 3. Operculare von einer 1,4 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 4. Operculare von einer 1,6 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 5. Operculare von einer 0,9 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 6. Palatinum von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 7. Erste Anlage des Vomer von derselben von der rechten Seite. 110mal vergr.
 Fig. 8. Erste Anlage des Vomer von derselben von der linken Seite. 110mal vergr.
 Fig. 9. Gaumenzahn einer 1 Cm. langen Axolotllarve im Durchschnitt. 380mal vergr.
 Fig. 10. Dentale von der Mundhöhle aus gesehen von einer 1,3 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 11. Maxillare von einer 2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 12. Intermaxillare von einer 1,3 Cm. langen Axolotllarve von der Mundhöhle aus gesehen. 110mal vergr.
 Fig. 13. Vomer von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 14. Intermaxillare von derselben isolirt. 110mal vergr.
 Fig. 15. Palatinum mit einem Theil des Pterygoids von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 16. Intermaxillare von einer 1,2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 17. Vomer von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 18. Operculare von einer 0,9 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
 Fig. 19. Vomer, Palatinum mit Pterygoid von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 20. Dentale von derselben. 110mal vergr.
 Fig. 21. Frontalschnitt durch den Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
 Fig. 22. Sagittalschnitt durch den Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
 Fig. 23. Schnitt durch das Operculare einer 1 Cm. langen Axolotllarve. 380mal vergr.
 Fig. 24. Sagittalschnitt durch die Chorda in der Schädelbasis von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
 Fig. 25. Frontalschnitt durch eine Zahnanlage am Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
 Fig. 26. Sagittalschnitt durch den Gaumen einer 1 Cm. langen Axolotllarve. 200mal vergr.

- Fig. 27. Sagittalschnitt durch die Ersatzleiste der Gaumenzähne einer 2,2 Cm. langen Tritonlarve. 200mal vergr.
- Fig. 28. Frontalschnitt durch die Schädelbasis hinter den Augen von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 110mal vergr.
- Fig. 29. Unterkiefer einer Tritonlarve. Mehrfach vergr.
- Fig. 30. Schnitt durch eine Zahnanlage des Operculare einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
- Fig. 31. Stück vom Dentale einer 2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.
- Fig. 32. Aeusserer und hinterer Rand des Vomer von derselben. 110mal vergr.
- Fig. 33. Aeusserer Rand des Palatinum von derselben. 110mal vergr.
- Fig. 34. Frontalschnitt durch eine Zahnanlage des Palatinum von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.
- Fig. 35. Frontalschnitt durch den Schädel einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 22mal vergr.
- Fig. 36. Decke der Mundhöhle einer 2,5 Cm. langen Axolotllarve in Natronlauge aufgehell. Mehrere Male vergr.
- Fig. 37. Decke der Mundhöhle einer 1,8 Cm. langen Axolotllarve in Natronlauge aufgehell. 10mal vergr.

Tafel V.

- Fig. 1. Durchschnitt durch den Unterkiefer einer 3,6 Cm. langen Tritonlarve. 70mal vergr.
- Fig. 2. Durchschnitt durch den Vomer einer 5,5 Cm. langen Salamandra maculata. 70mal vergr.
- Fig. 3. Zahnbein mit einem Ostoklasten von einer 5,5 Cm. langen Salamandra maculata. 380mal vergr.
- Fig. 4. Schnitt durch die Ersatzleiste des Vomer von einer Pelobateslarve mit 4 Beinen, deren Schwanz in Rückbildung begriffen ist. 380mal vergr.
- Fig. 5. Schnitt durch den Zwischenkiefer einer Pelobateslarve mit rückgebildetem Schwanz. 45mal vergr.
- Fig. 6. Schnitt durch den Oberkiefer einer Pelobateslarve mit Schwanzstummel. 45mal vergr.
- Fig. 7. Durchschnitt durch einen Belegknochen (Frontale) von Siredon pisciformis. 380mal vergr.
- Fig. 8. Durchschnitt durch den Vomer einer Pelobateslarve mit Schwanzstummel. 45mal vergr.
- Fig. 9. Epidermis einer Tritonlarve von 0,8 Cm. Länge. 380mal vergr.

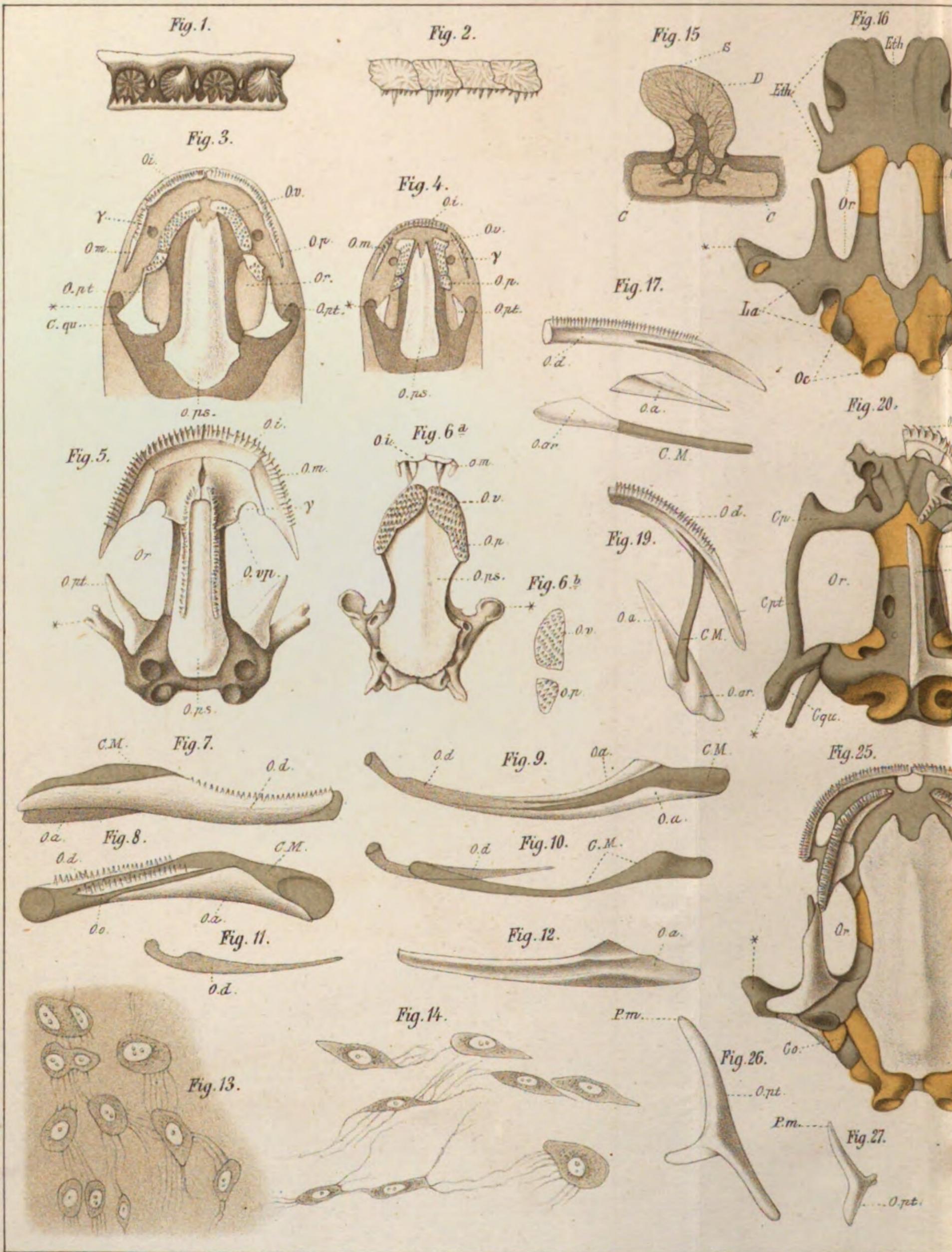


Fig. 30.

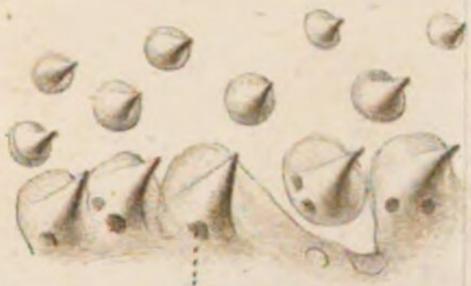


Fig. 31.

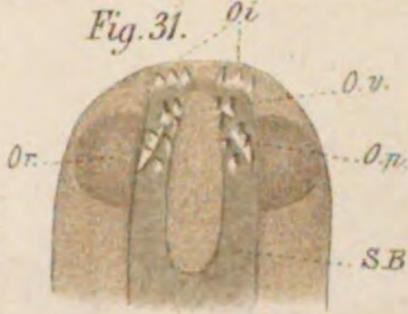


Fig. 32.



Fig. 34.

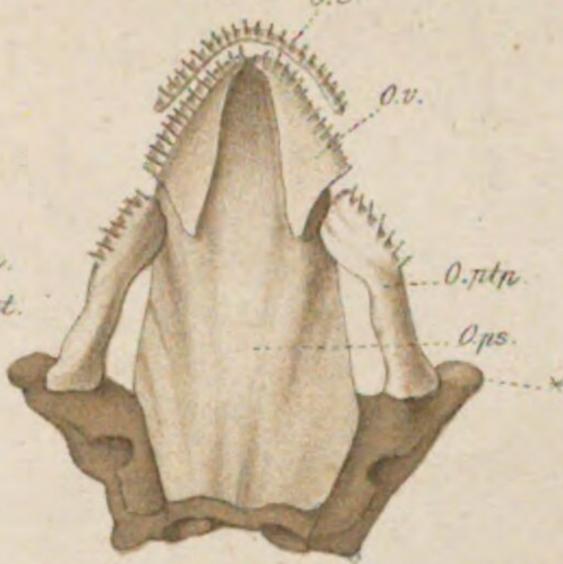


Fig. 33.



Fig. 35.

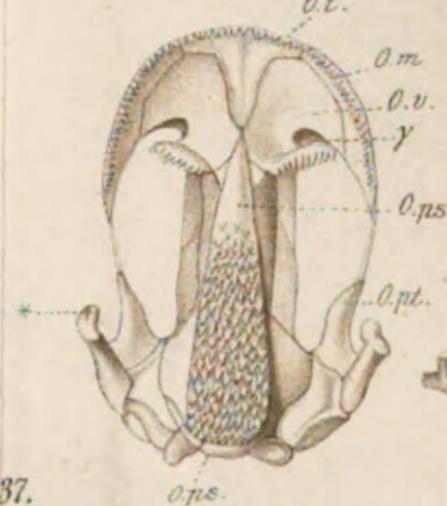


Fig. 36.

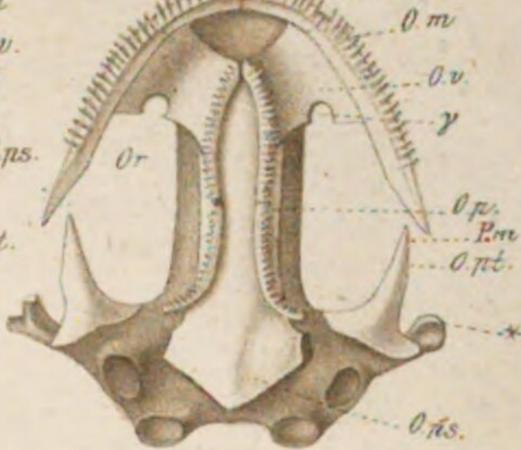


Fig. 21.

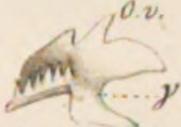


Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 29.



Fig. 28.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 40.



Fig. 41.

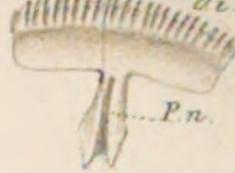


Fig. 42.

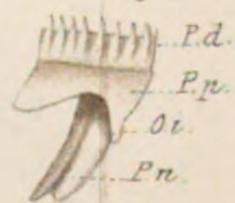


Fig. 39.



Fig. 43.

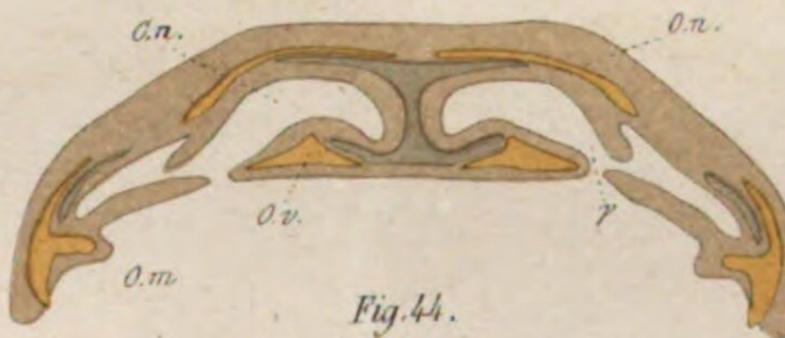
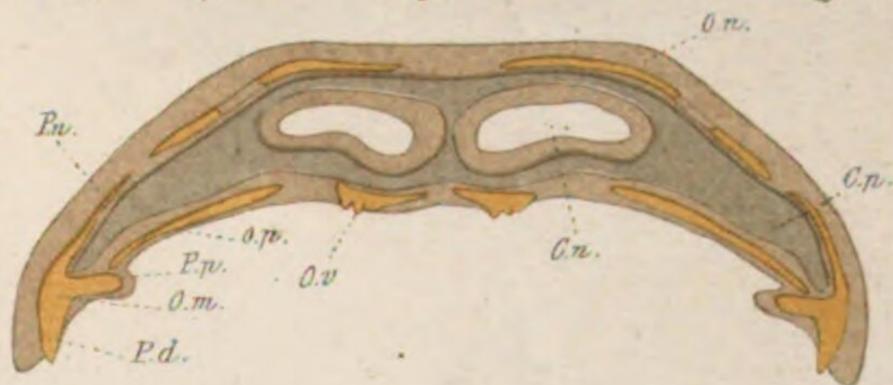
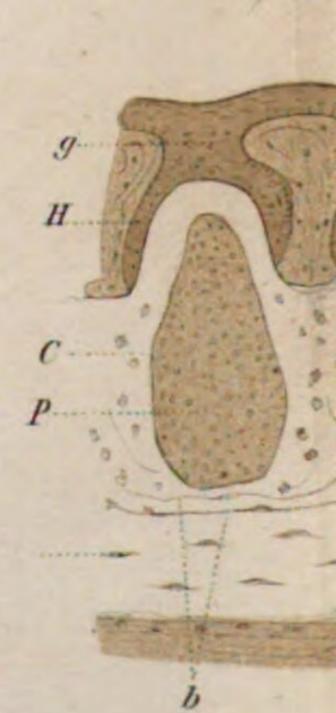
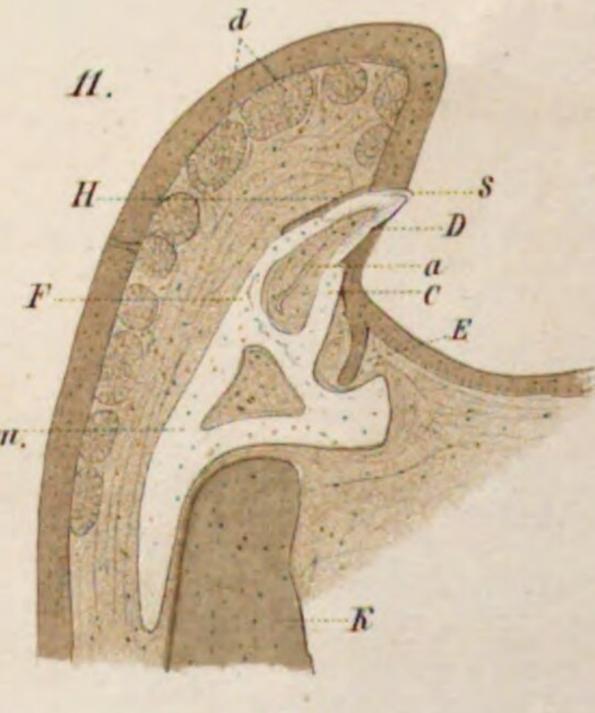
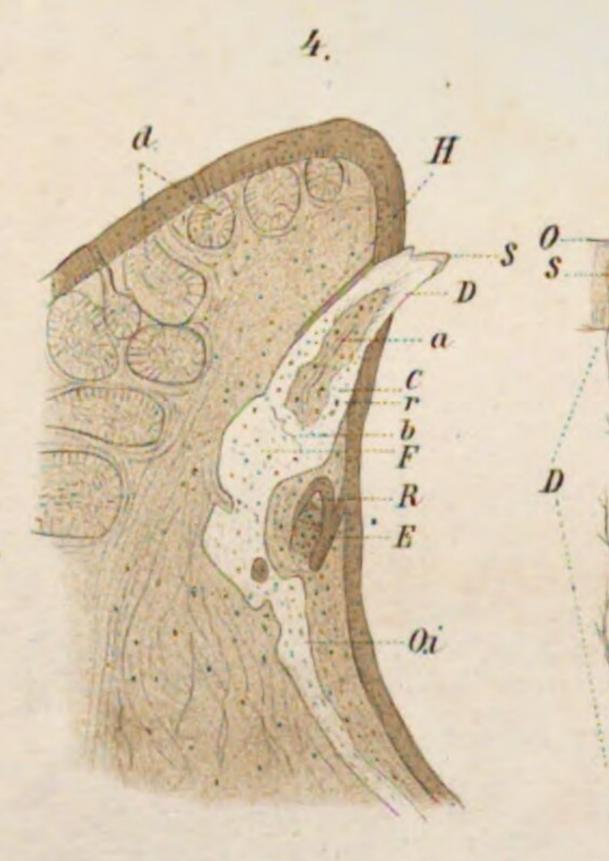
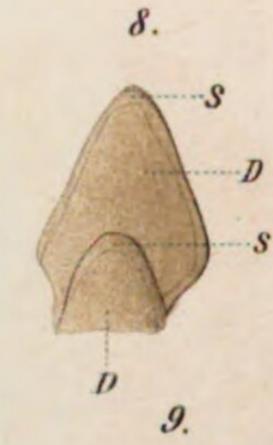
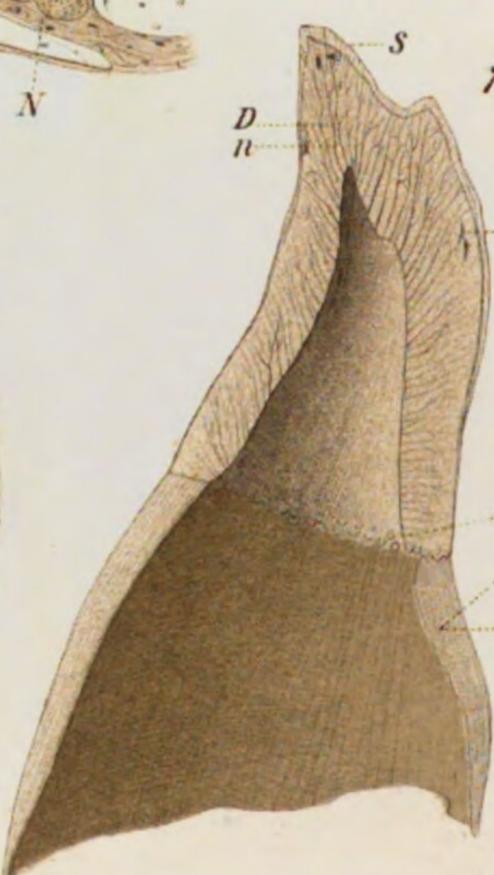
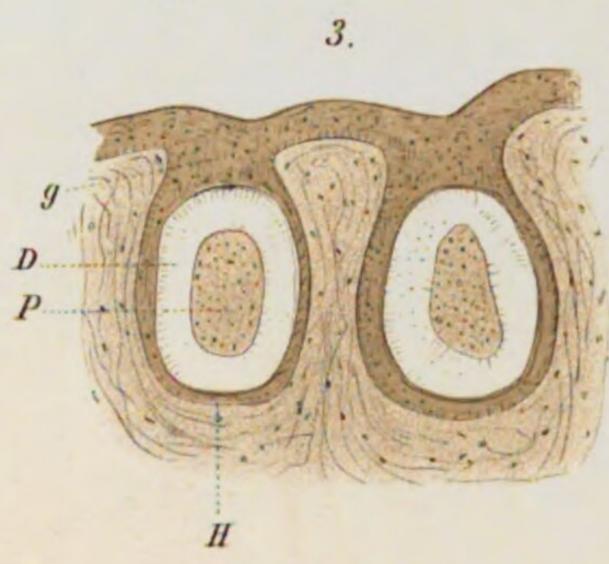
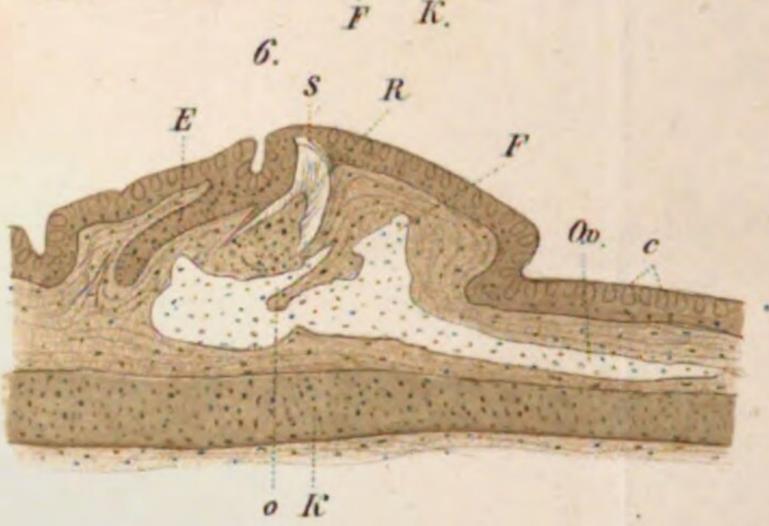
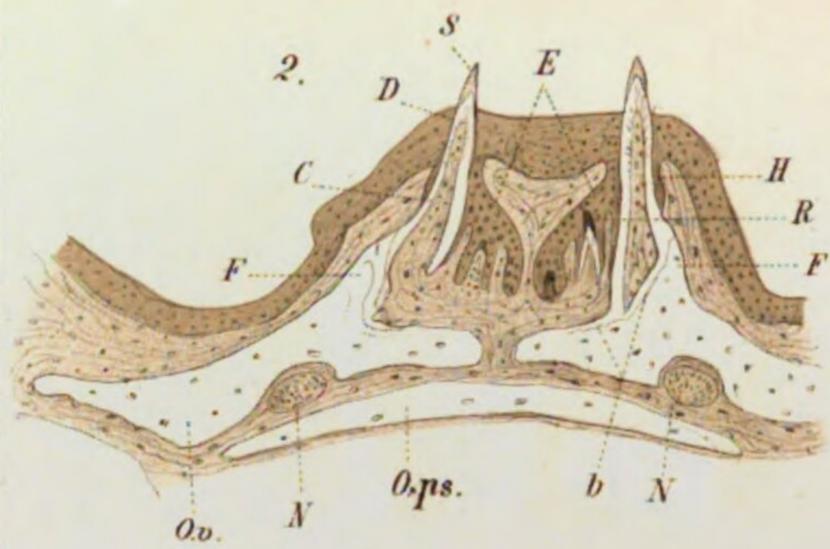
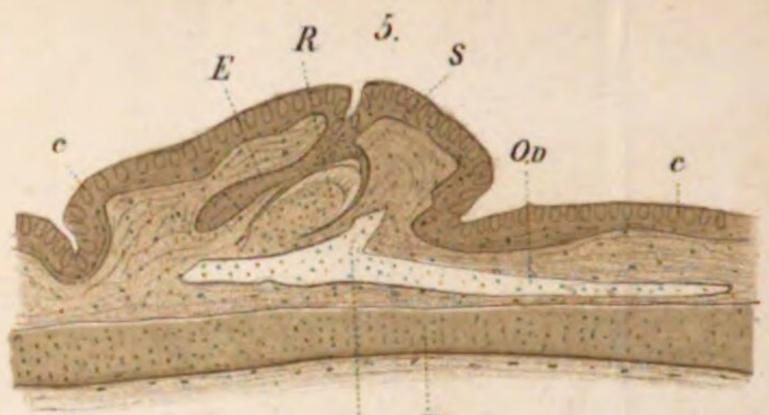
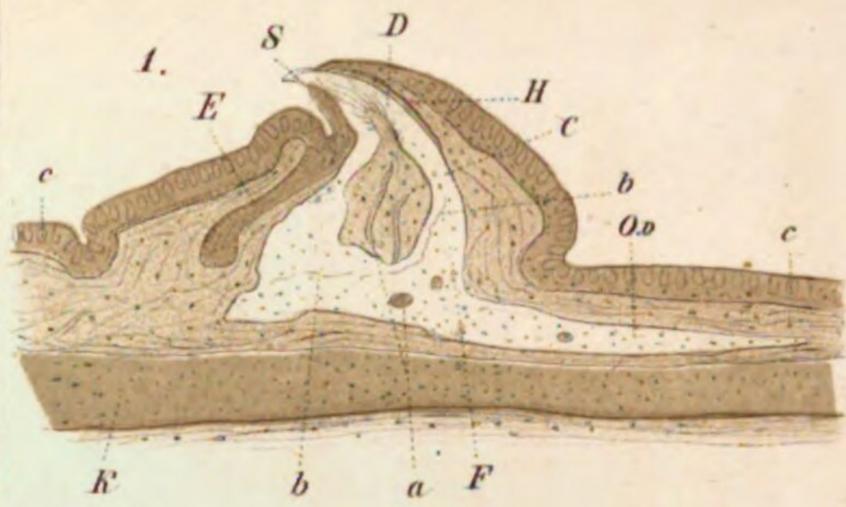
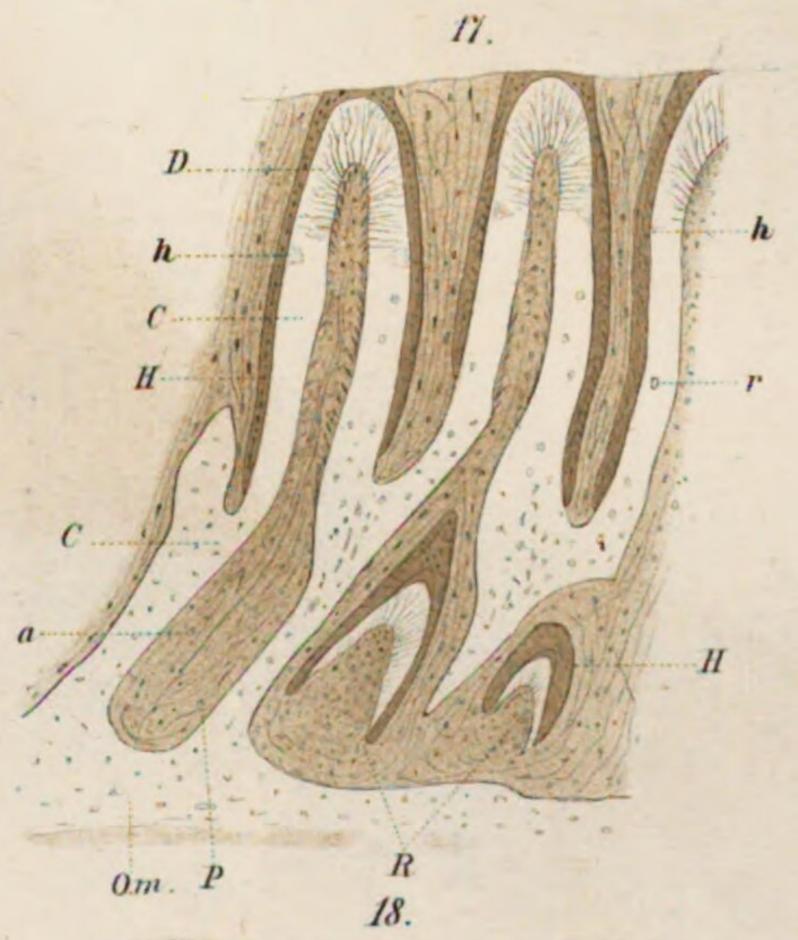
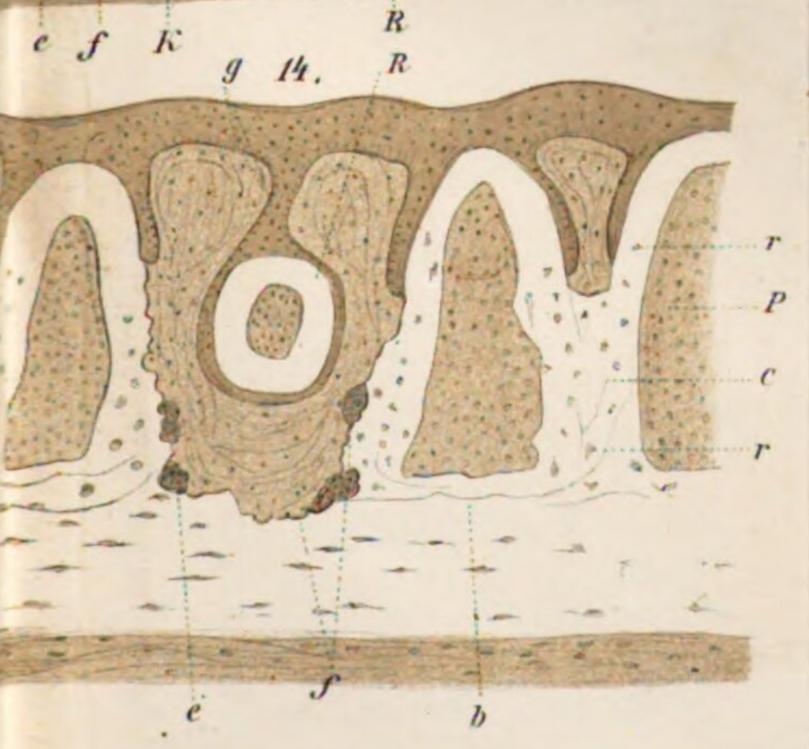
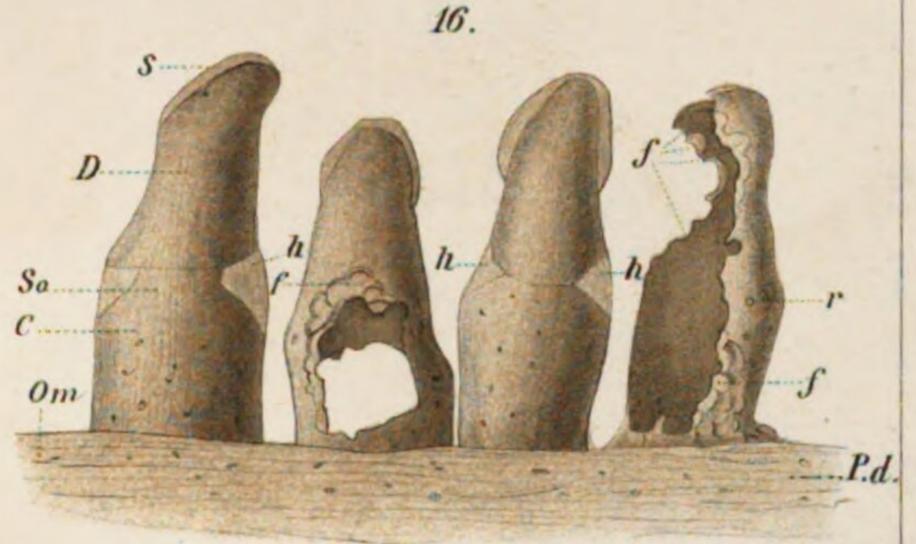
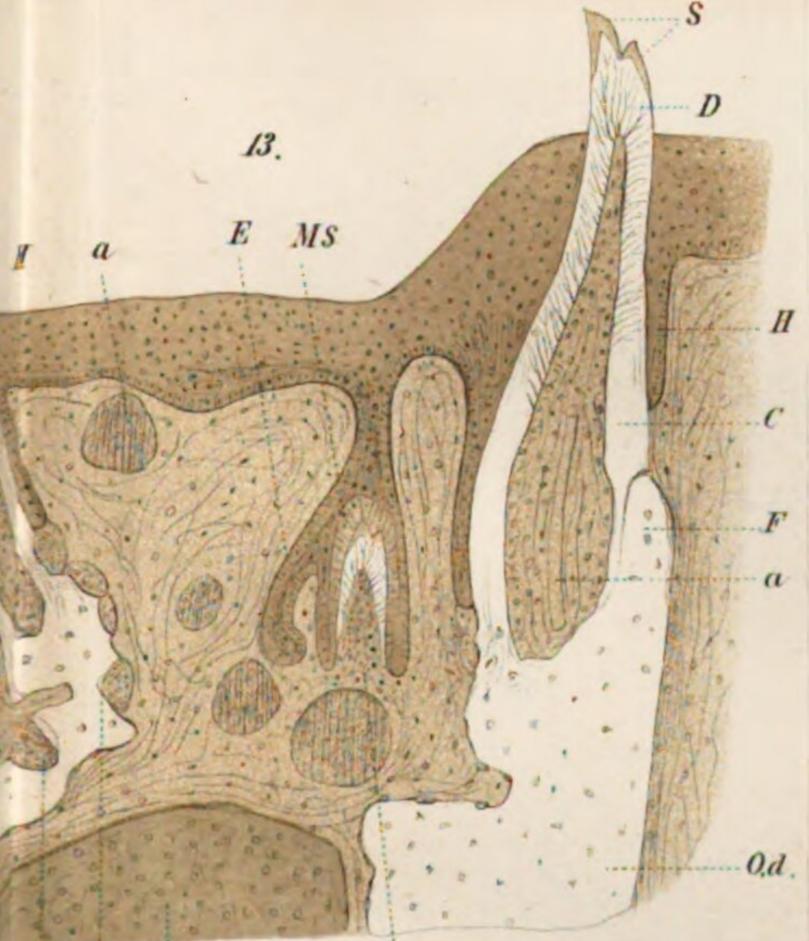
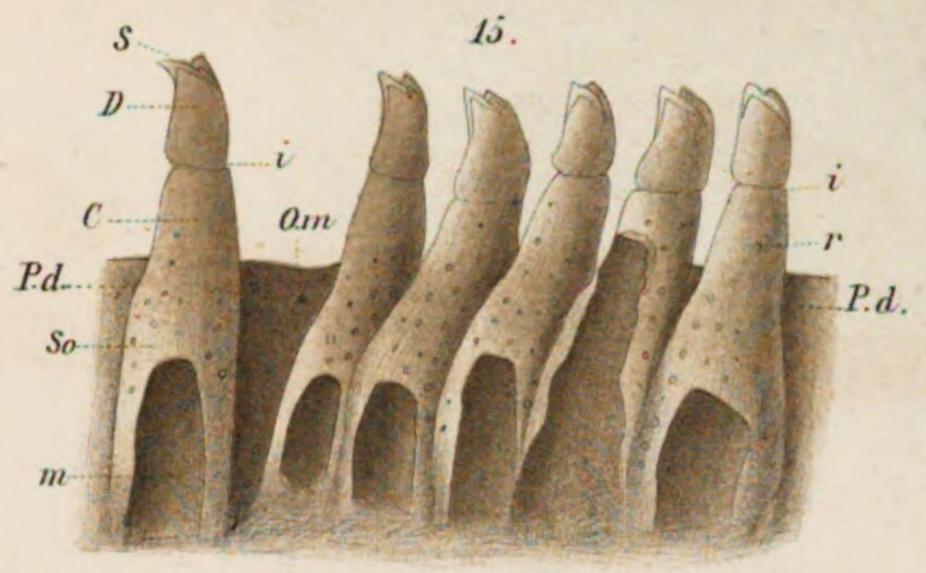
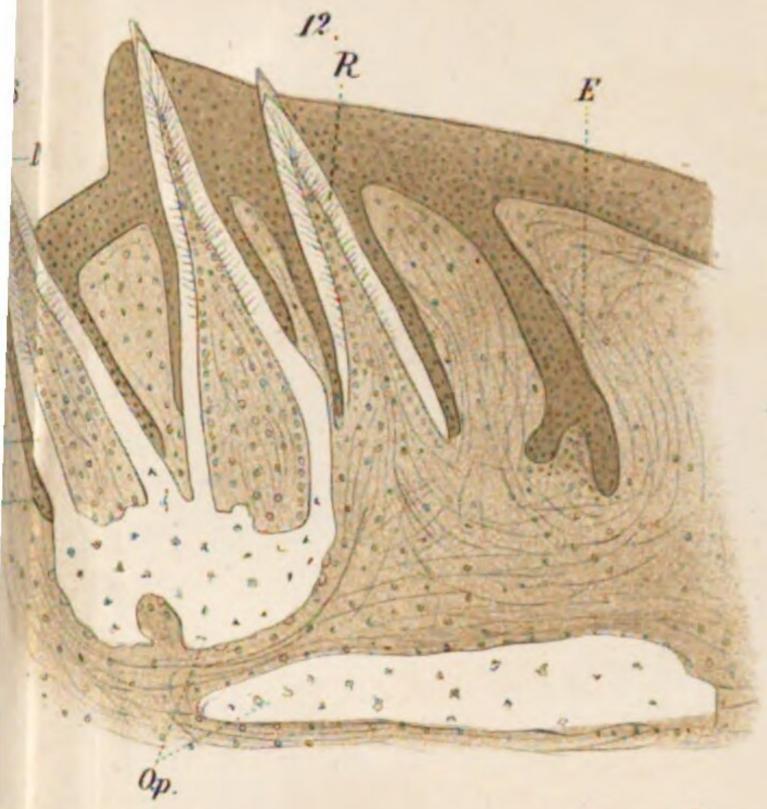


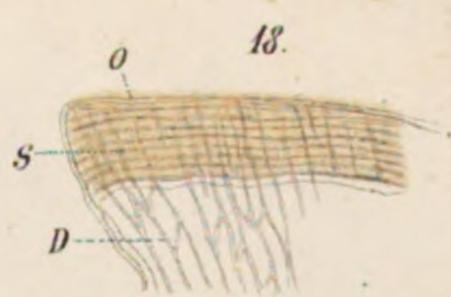
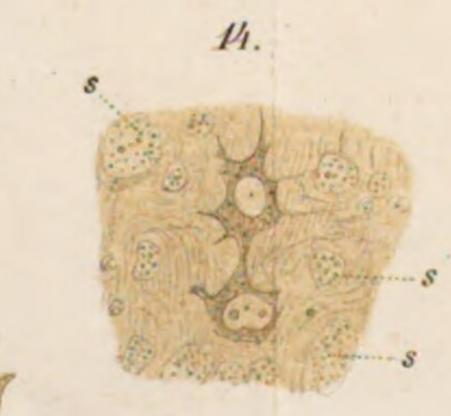
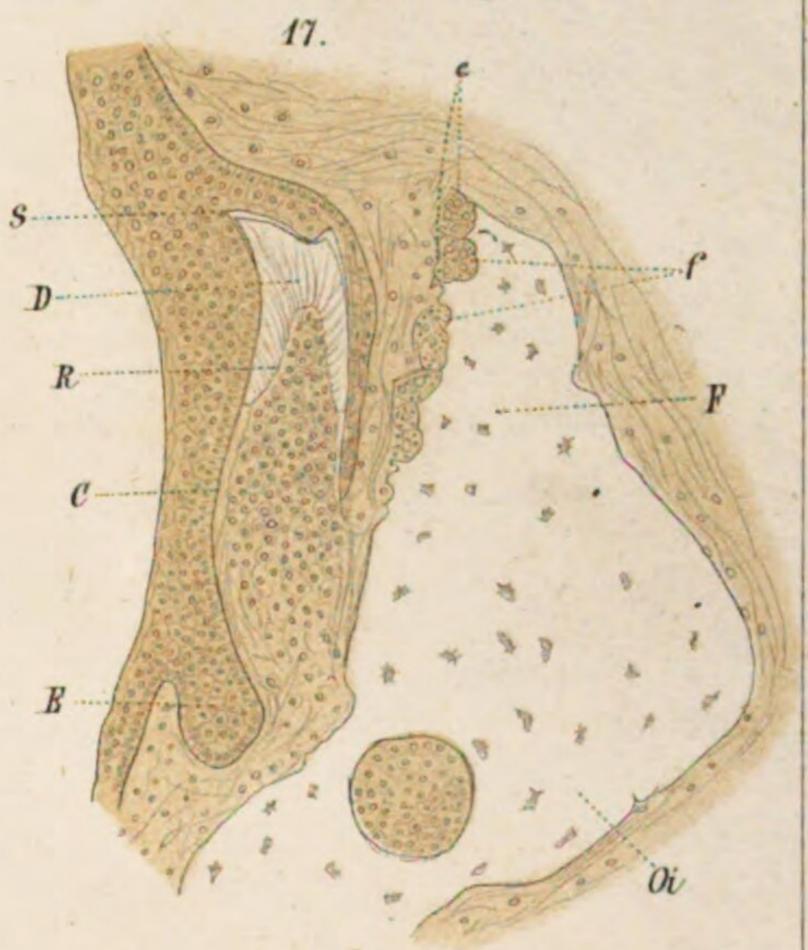
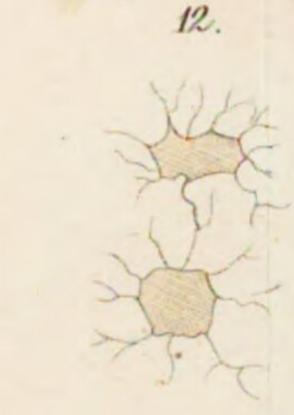
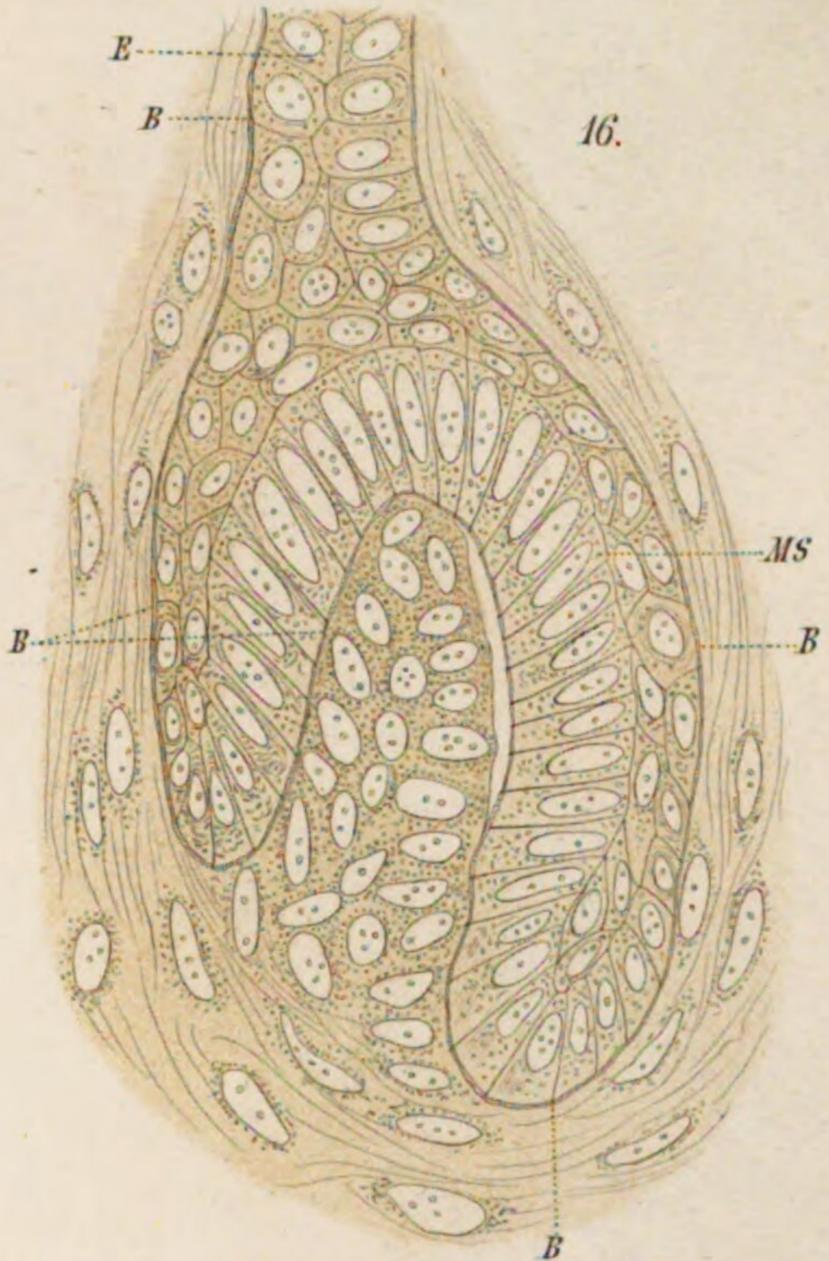
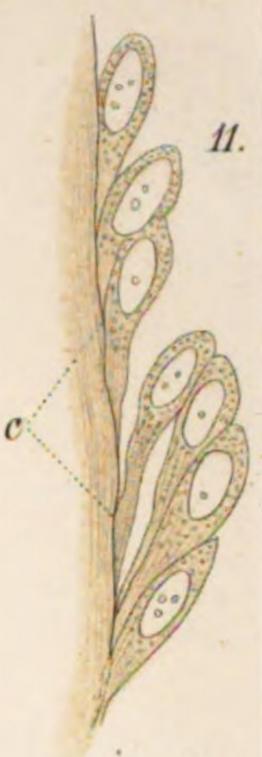
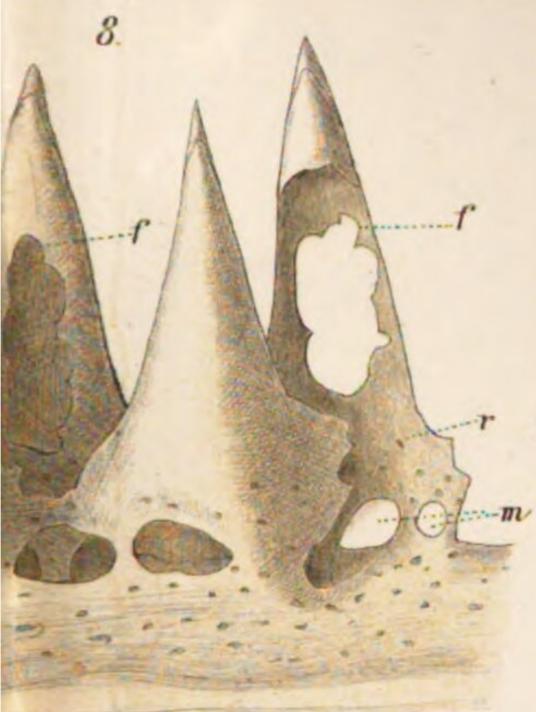
Fig. 44.

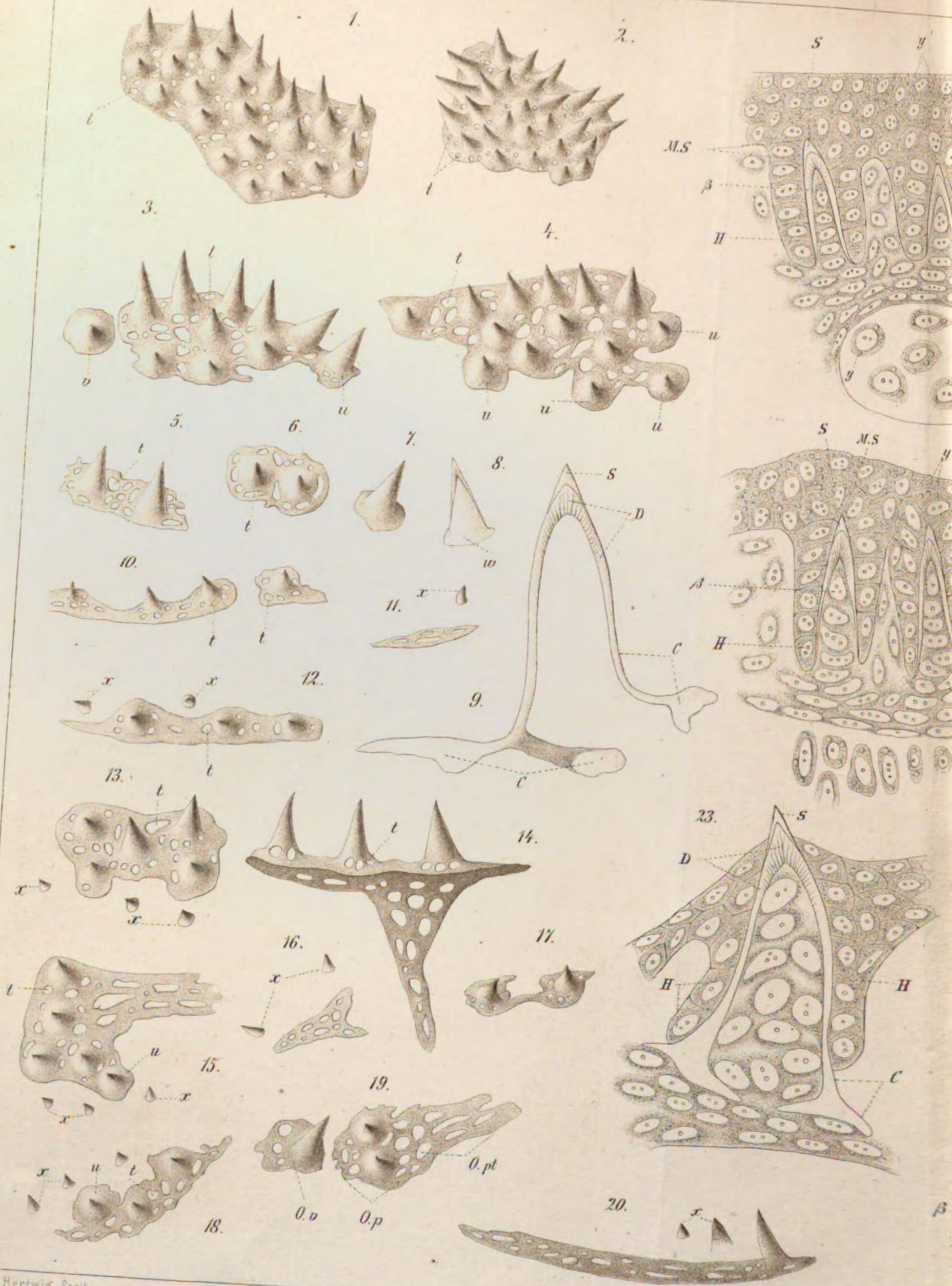




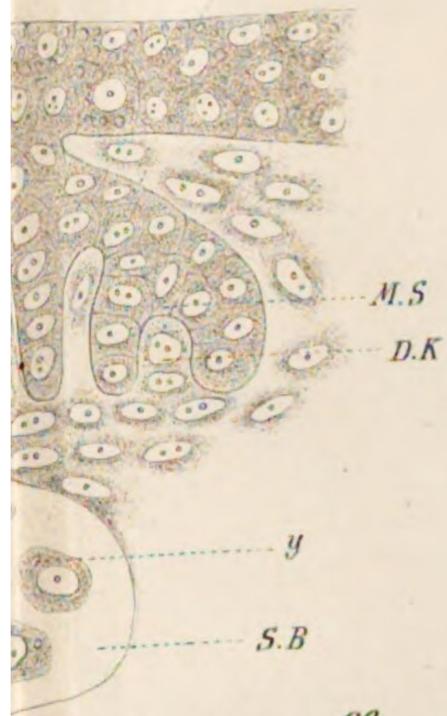




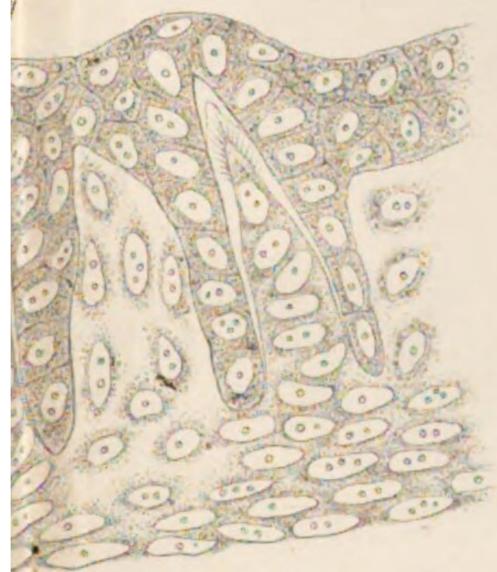




21. E

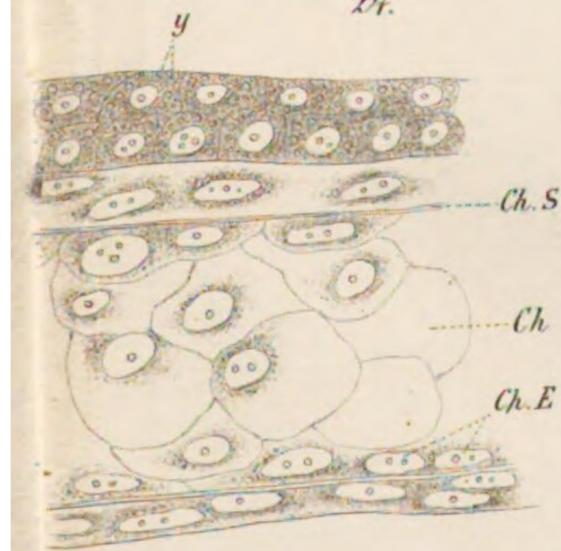


22.

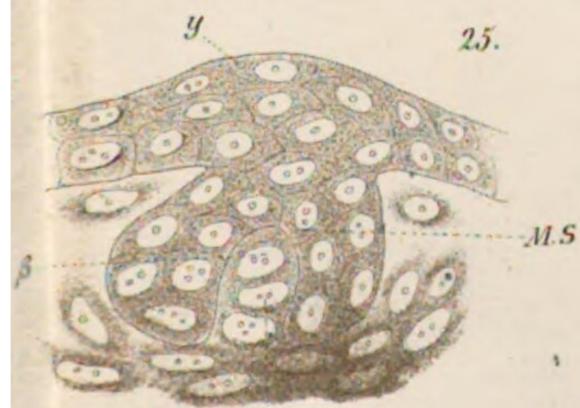


S.B

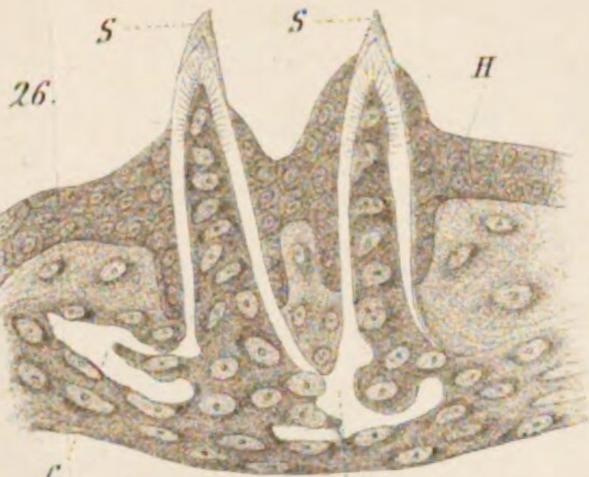
24.



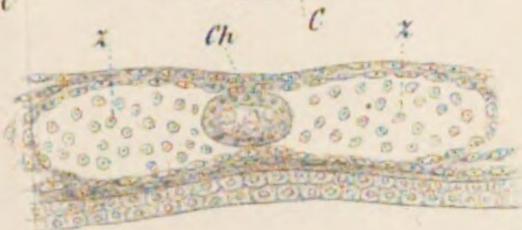
25.



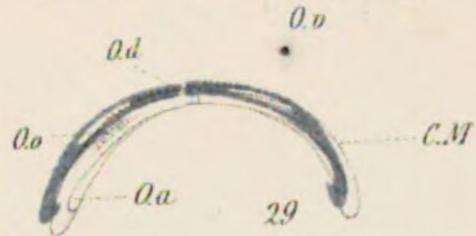
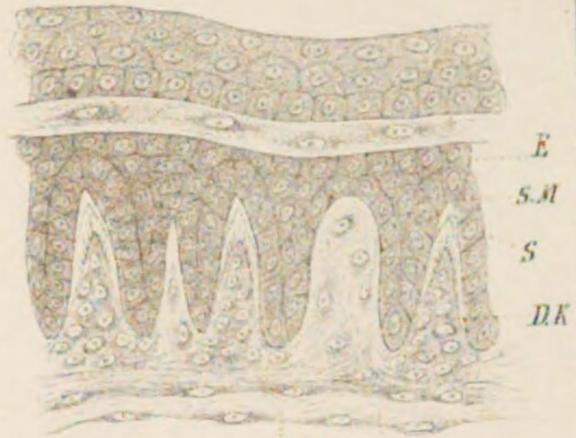
D.K



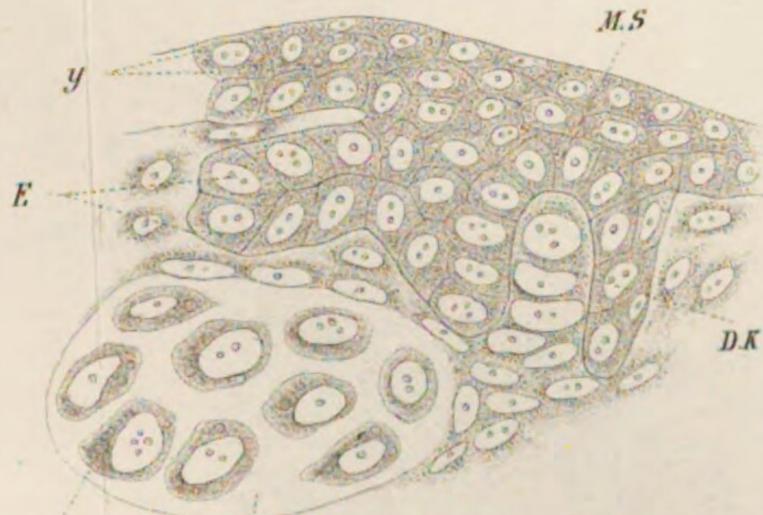
28.



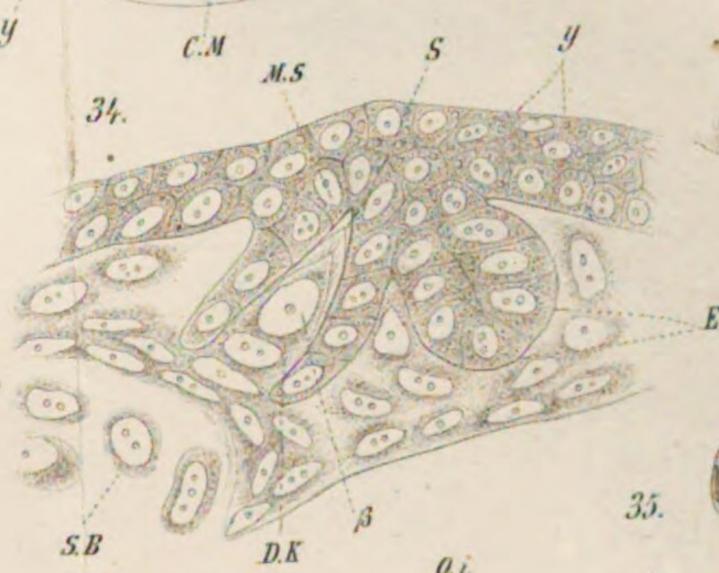
27.



30.



34.



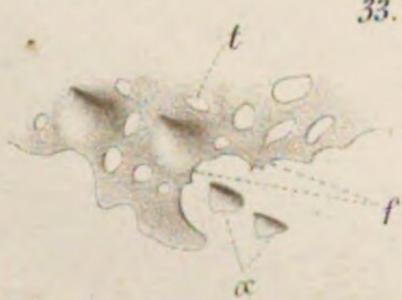
31.



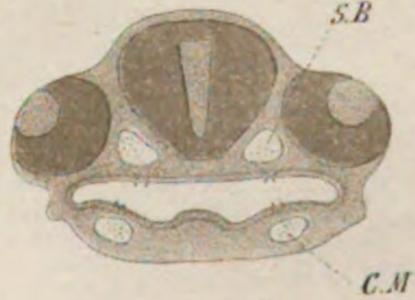
32.



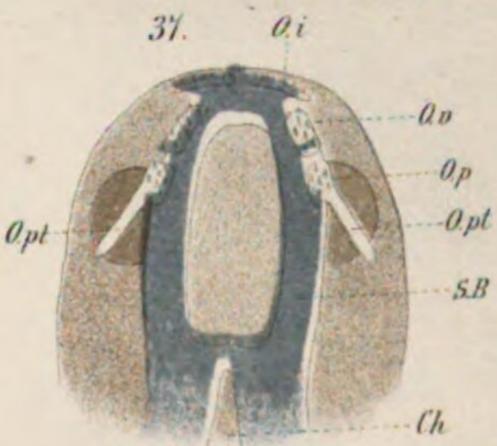
33.



35.



37.



36.

