

Lebensraum "Meer"

Heft 15

Sonderdruck

for the

11th ANNUAL CONFERENCE OF THE ECS

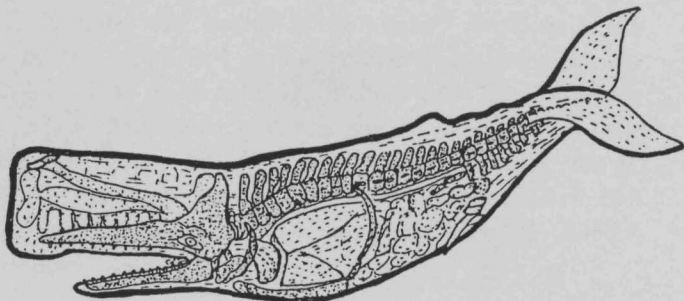
STRALSUND 1997

PHYLOGENESE UND ODONTOLOGIE DES
HOMODONTEN GEBISSES DER ZAHNWALE
(*ODONTOCETI*)

PHYLOGENY AND ODONTOLOGY OF THE
HOMODONTAL SET OF TEETH OF TOOTHED WHALES
(*ODONTOCETI*)

von

Günther Behrmann



Nordseemuseum Bremerhaven
Am Handelshafen 12
D-27570 Bremerhaven
Germany

PHYLOGENESE UND ODONTOLOGIE DES HOMODONTEN
GEBISSES DER ZAHNWALE (*Odontoceti*)

von

Günther Behrmann,

Vorwort

Die Zähne der *Triconodonten*, *Prototheria*, *Theria* und *Euteria* entstehen nach einem gleichen Muster, welches sich auf einen gemeinsamen, phylogenetisch älteren Bautyp zurückführen läßt (Carroll, 1993). Der Urtyp ist ein einkeimiger, kegelförmiger Reptilienzahn (Stark, 1982). Die mehrkronigen Zähne der Säugetiere, wie auch die dreispitzigen Zähne der *Triconodonten*, sind ein Verschmelzungsprodukt mehrerer Zahnkeime. Sie haben deshalb auch mehrere Wurzeln, wodurch sie sich von den mehrkronigen Zähnen der Reptilien unterscheiden, die nur einen Zahnkeim und eine Wurzel haben (Peyer, 1937).

Im Eozän besaßen die Urwale (*Archaeoceti*) ein heterodontes Gebiß (verschiedene Zahnformen), das nach seiner Zahnformel für eozäne *Carnivoren* charakteristisch ist. In der folgenden Zeit evoluierte das heterodonte in ein homodontes Gebiß (gleichförmige Zähne) mit kegelförmigen Zähnen. Allen Säugetieren wachsen zwei Gebisse, Walen nur eines. Ob die Urwale ein Milchgebiß (*Dentes decidui*; al. *D. lacteales*) besessen haben, ist nicht bekannt. Bei den rezenten Zahnwalen wurde bis heute kein zweites Gebiß nachgewiesen.

Die Zufallsfunde von miozänen Pottwalarten (*Physeteridae*) und rezenten Pottwalzähnen (*Physeter macrocephalus* Linné, 1758) und genauere Untersuchungen der Kiefer, der Zähne und des peridental Gewebes von jungen Schweinswalen (*Phocoena phocoena* Linné, 1758) ergaben vollkommen neue Erkenntnisse zur Odontologie. Daraus

entstand eine Hypothese zur Phylogenie der unterschiedlichen Gebißformen bei Zahnwalen.

Einleitung

In den ersten Monaten der Ontogenese faltet sich bei den Säugern aus dem ektodermalen Epithel (EP) der späteren Kiefferränder eine Zahnleiste (DL) und wächst in die Tiefe. Medial an der Zahnleiste (Abb. 1) entstehen zunächst in den Zahnsäckchen (DS; al. Zahnpapillen) die Zahnanlagen (DA; al. Zahnkeime) der Milchzähne. Danach wächst die Zahnleiste über die Anlage der Milchzähne linguad weiter vor und bildet die Ersatzzahnanlagen (Fleischhauer, 1985). Diese ruhen zunächst bis zu ihrer Reaktivierung und werden dann zum zweiten Gebiß (*Dentes permanentes*).

Bei den Reptilien entsteht die Zahnanlage auf gleiche Weise, nur liegen die Ersatzzahnanlagen unter den ersten herauswachsenden Zähnen und bleiben länger erhalten, so daß die verbrauchten Zähne kontinuierlich ersetzt werden können (Edmund, 1969).

In den Zahnpapillen entstehen nun oberhalb der *Basalmembran* des *Ectomesenchyms* die Schmelzbildner (*Adamantoblasten*) und bilden das Schmelzorgan (SO). Unterhalb der *Basalmembran* wachsen zunächst die Dentinbildner (*Odontoblasten*). Nach der Ausbildung der Zahnanlagen (DA), auch Zahnkeim genannt (Peyer, 1937), wird die Zahnleiste weitgehend absorbiert. In den aus dem Zahnsäckchen stammenden Bindegewebszellen (*Cementoblasten*), die den Zahnhals und die Zahnwurzel umgeben, kommt es zur Bildung des Zahnzements (*Substantia ossea*). Um die Zahnpapillen herum wächst nun der knöcherne Kiefer, wobei die Alveolen entstehen. Gleichzeitig wachsen die mit einer dicken Schmelzkrone überzogenen Milchzähne heraus (Abb. 2).

Alle Säugerzähne bestehen aus Zahnbein (*Dentin*). Im Zentrum, ventral des Zahnkeimes, liegt die Zahnhöhle (*Pulpa*), in der die Gefäße zur Zahnversorgung und die Zahnerven enden. Der freistehende, distale Teil des Zahnes ist mit einer Schmelzkrone (*Substantia adamantina*) bedeckt, die bei Milchzähnen nicht resorbiert und abgestoßen wird. Der proximale Teil des Zahnes ist mit Zahnzement überzogen. Eine besonders strukturierte Form des Zahnzements ist das kontinuierlich weiter wachsende Elfenbein (Abb. 3 und 7).

Material und Methoden

Von Pottwalen *Physeter macrocephalus* L., 1758, standen zur Verfügung: zwei Incisiven eines ausgewachsenen weiblichen Tieres, zwei Oberkieferzähne, nach ihrer Lage Praemolaren eines alten Bullen, sowie Gewebeproben aus einer Unterkieferalveole eines jüngeren Bullen. Von kleineren Zahnwalen konnten die Zähne eines adulten Schwertwals *Orcinus orca* (Linné, 1758), mehrerer Großtümmler *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) und von juvenilen und adulten Schweinswalen *Phocoena phocoena* (Linné, 1758) untersucht werden.

Die Zähne wurden in verschiedenen Ebenen geschnitten, poliert und mittels Lichtmikroskop, RE-Mikroskop und einem speziellen Röntgengerät untersucht. Durch die langen Bestrahlungszeiten (40 KV, 45 - 60 Min.), die notwendig waren, um die Kernzähne zu dokumentieren, gingen die Konturen der Zähne verloren, so daß sie wesentlich kleiner erscheinen als sie in Wirklichkeit sind. Analysiert wurden die Zahnsegmente über REM Emissions- und Absorbtiionsmessungen (Edax), wobei Calciumphosphat-Kristalle zur Standardisierung verwendet wurden.

Die Kiefer eines Schweinswalembryos und eines juvenilen Schweinswals wurden gefroren, in Längsrichtung geschnitten, fixiert, aufgehellt und in Kunstharz eingebettet.

Befunde

Im Oberkiefer eines juvenilen Schweinswals, dessen Zähne kurz vor dem Durchbruch stehen, wurde eine Reihe Alveolen (*Alveoli*) des zweiten Gebisses entdeckt, die vom Knochen noch nicht vollkommen eingebettet waren. Nur in einer Alveole lag ein Zahnrudiment (**Abb. 4**). Zwei Zahnsäckchen enthielten noch Zahnrudimente, die anderen jedoch nur noch die für Zähne typischen Nervenbündel, Gefäße und *Odontoblasten*. Bei den Schweinswalen wird also das Milchgebiß zum bleibenden Gebiß. Die Zähne der Groß Tümmler und der Schweinswale sind mit den einwurzeligen Säugetierzähnen vergleichbar. Sie bestehen aus Dentin (**DD**), das distal von einer auffällig dicken Schmelzkrone (**S**) und proximal von Zahnzement (**Z**) überlagert ist. Dentin und Zahnzement aller untersuchten Zahnwale werden in Perioden konzentrisch angelegt und erhalten so die Elfenbeinstruktur. Die periodischen Ablagerungen sind von den zahnbildenden Zellen (*Odontoblasten*, *Osteoblasten*) abhängig, deren Wachstum beschränkt ist. Nach dem Absterben der Zellen müssen erst neue gebildet werden, wobei die helleren Lagen entstehen. Durch die dunklen, radiär auswachsenden Fortsätze der Zellen erhält dann die daraufliegende Schicht eine dunklere Färbung.

Etwas anders verläuft die Zahnbildung bei den Pottwalen. Deren Zähne entstehen in den Zahnsäckchen, linguad und unterhalb der Zahnleisten (**Abb. 2**). Die vielen Zahnanlagen stehen sehr eng, so daß oft einzelne Zähne zusammenwachsen und zu mehrkronigen Zähnen werden (**Abb. 5 und 8**). Diese werden dann später vom Elfenbein der bleibenden Zähne eingeschlossen. Sowohl in Quer- und Längsschnitten, als auch in Röntgenaufnahmen sind solche Zähne gut erkennbar.

Die meisten sichtbaren, kegelförmigen Pottwalzähne sind ein Konglomerat verschiedener Zahnformen. Mehrere

Zentimeter lang und über einen Zentimeter breit könnten die im oberen Drittel des Kegelzahnes liegenden Kernzähne (*Dens reliquus*, DR) sein. Sie bestehen aus einem bräunlichen Dentin und haben eine verhältnismäßig dicke Schmelzkappe. Das darüberliegende Elfenbein des bleibenden Zahnes verbindet sich nicht mit der Schmelzkappe des Kernzahnes, so daß im Falle eines Bruchs, diese oft auch mehrkronigen Zähne gut erhalten sichtbar werden (Abb. 5). Die großen Kernzähne sind etwa halb so groß wie die darüberwachsenden Permanentzähne. An diese lagert sich nun im Bereich der Zahnwurzel Zahnzement an, der bei Schwert- und Pottwalen aufgrund seiner Struktur Elfenbein genannt wird. Weil die Anlagerung des elfenbeinartigen Zahnzements kontinuierlich fortgeführt wird, können die Pottwalzähne sehr groß und schwer werden (bis zu 5 kg). An abgenutzten oder abgebrochen Elfenbeinzähnen, in Längs- und Querschnitten, zeichnen sich die Kernzähne durch ihre braune Farbe und ihre Schmelzkronen klar ab (Abb. 8).

Weitere rudimentäre Zahngenerationen wurden bei Pottwalen, entweder vom Elfenbein eingebettet, oder im peridental Gewebe gefunden. Besonders viele rudimentäre Zähne liegen in oder unterhalb der Pulpa (Abb. 9). Meistens handelt es sich hierbei nur um bis zu einem Zentimeter große, ein- oder mehrkronige Zähnchen, die aber nach ihren Wachstumsringen meistens nicht viel jünger sind als die darüberliegenden Permanentzähne (Abb. 7). Die meisten dieser rudimentären Ersatzzähne (DR) werden im Laufe des Wachstums vom Elfenbeinzahn vereinnahmt. Weil aber diese oft länglichen und dünnen Zähnchen alle eine Schmelzkronen tragen (Abb. 8 und 9), zeichnen sie sich in Schnitten und Röntgenbildern deutlich ab. In den Schnitten wird auch deutlich erkennbar, daß jeder Zahn einen eigenen Kern hat.

Diskussion

Nach den bisherigen Erkenntnissen gibt es bei Säugern nach der Ausbildung des zweiten Gebisses keine weitere Zahnbildung mehr.

Die Befunde ergaben, daß bei juvenilen Schweinswalen die Anlagen für ein zweites Gebiß pränatal vorhanden sind. Ein zweites Gebiß wurde aber bisher nicht nachgewiesen, so daß man davon ausgehen kann, daß dieses postnatal zurückgebildet wird. Die vorhandenen Rudimente des zweiten Gebisses erlauben den Rückschluß, daß die Praemolaren zweiwurzellig angelegt werden.

Die vielen Zähne der Delphine sind aber ein Hinweis dafür, daß mehr Zahnanlagen vorhanden sein müssen, als Zähne herauswachsen, und dieses ist für Säugetiere einmalig, nicht aber für Reptilien; "The dentitions of most reptiles are not static, but are constantly being replaced, a process which begins before hatching and continues throughout the life of the animal." (Edmund, 1969, p. 120). Bei den Reptilien sind also mehr Zahnanlagen vorhanden als benötigt, und so können verbrauchte Zähne bis zu einem bestimmten Alter laufend ersetzt werden.

Abweichungen der Dentination bei Pottwalen von der allgemein bekannten Säugetiernorm wurden schon früher von Boschma (1938, 1951) und Scheffer & Myrick, (1980) erkannt und beschrieben. Bei den Pottwalen sind neben den oft mehrkronigen Elfenbeinzähnen (Boschma, 1938) noch mehrere Zahngenerationen erkennbar. Die großen bleibenden Zähne bestehen hauptsächlich aus Elfenbein und haben keine Schmelzkrone. Die in den bleibenden Zähnen eingebetteten Kernzähne bestehen aus Dentin und haben eine dicke Schmelzkrone. Die dritte und weitere rudimentäre Zahngeneration (*Dentis reliquii*), und dies ist für Säugetiere einmalig, haben ebenfalls eine reflektierende Schmelzkrone, sind also echte Zähne. Bei den Pottwalen

bleibenden Zähne bestehen hauptsächlich aus Elfenbein und haben keine Schmelzkrone. Die in den bleibenden Zähnen eingebetteten Kernzähne bestehen aus Dentin und haben eine dicke Schmelzkrone. Die dritte und weitere rudimentäre Zahngeneration (*Dentis reliquii*), und dies ist für Säugetiere einmalig, haben ebenfalls eine reflektierende Schmelzkrone, sind also echte Zähne. Bei den Pottwalen könnte, wie auch bei den anderen Zahnwalen, das Milchgebiß zum permanenten Gebiß evoluiert sein, dann wären die Kernzähne die verkümmerten Reste des zweiten Gebisses. Die ein- oder mehrkronigen rudimentären Zähne der Pottwale ähneln sehr den Zähnen, die Kükenthal (1889-1893) bei Bartenwalen entdeckt und dort für rudimentäre Milchzähne gehalten hat.

Bei den Walen sind weit mehr anatomische Merkmale ihrer Vorfahren erhalten (Behrmann, 1995) als beim Menschen, woraus man schließen kann, daß die im peridental Gewebe liegenden Zähnchen ebenfalls Rudimente ihrer Vorfahren sind. Die Anlagen weiterer Zahngenerationen der Pott- und Schwertwale, die vom wachsenden Elfenbein eingebettet werden können oder unterhalb der Elfenbeinzähne im peridental Gewebe liegen bleiben, erinnern sehr an die Odontologie der Reptilien (Peyer, 1969). Alle mehrkronigen Zähne der Zahnwale haben auch mehrere Zahnkeime (Abb. 6), sind also säugetierartig.

Wie bei den Reptilien liegen auch bei den Pottwalen viele Ersatzzahnanlagen unter den bleibenden Zähnen. Rein theoretisch wären die Pottwale also auch heute noch in der Lage, Ersatzzähne zu bilden und ausfallende Zähne durch neue zu ersetzen. Der erste nachgewachsene Ersatzzahn wurde 1998 entdeckt, weitere werden nun bestimmt folgen

Kernzähne im oberen Drittel der Permanentzähne wurden auch bei Schwertwalen gefunden und als "Pulp stones" bezeichnet, die während der Pubertät entstanden sein

Die Zahl der Zuwachsringe, die in den rudimentären Zähnen der Pottwale gefunden wurden, sind sehr unterschiedlich und können so keiner besonderen Entwicklungsperiode zugeordnet werden.

Das Wachstum der Zähne wird vom Nahrungsangebot beeinflusst. Besonders deutlich wurde dies bei den Zähnen eines in Gefangenschaft gehaltenen Großtumlers, die nach der Gefangennahme keine elfenbeinartigen Zuwachsringe mehr zeigten. Andererseits entstanden bei einem Schwertwal während der Gefangenschaft innerhalb eines Jahres mehrere Zuwachsringe (Albert et al., 1988). Die Zuwachsringe der Zahnwalzähne können also nicht als Jahresringe angesehen werden. Bessere Altersdatierungen ergeben nur Zähne weiblicher Tiere, in denen während der Tragzeit weniger Kalk in den Zähnen eingelagert wird. Weil die großen Dentinzähne vom Elfenbein ummantelt sind, müssen die ersten Zuwachsringe vor dem Durchbruch der Zähne entstanden sein. Da niemand sagen kann, wieviel Zuwachsringe schon vor dem Durchbruch oder in einem Jahr entstanden sind, bleiben alle Alterbestimmungen hypothetisch.

Die warmblütigen Reptilien werden als die Vorfahren aller Säugetiere genannt (Thenius, 1979). Die mehrkronigen Praemolaren und Molaren der Säugetiere sind durch die Verschmelzung einzelner kegelförmiger Reptilienzähne (haplodonte Zähne) entstanden (Starck, 1982). Hiermit wäre nun auch erklärbar, wie das heterodonte Gebiß der Urwale entstanden ist.

Die mesozoischen Ahnen der Wale wurden von den Ichthyosauriern aus dem Meer verdrängt und mußten in den Küstenbereichen amphibisch leben. In dieser Zeit begann die Entwicklung zum Säugetier. Dabei stellte sich auch das Gebiß auf terrestrische Nahrung ein und die Kiefer verkürzten sich, was zu mehrkronigen Zähnen führte. Die

Entwicklung zum Landtier endete, als die Ichthyosaurier ausstarben und die ökologische Nische im Meer wieder frei wurde. Weil die Entwicklung der Wale zum terrestrischen Tier noch nicht vollkommen abgeschlossen war (Behrmann, 1995), konnten sie sofort wieder ins Meer zurückkehren und sich schnell auf die aquatische Lebensweise umstellen. Das heißt, die Gebisse paßten sich wieder der aquatischen Nahrung an, wobei die Kiefer sich wieder rostral verlängerten. Mit dem Rostrum verlängerte sich auch die Zahnleiste; die Zahnanlagen wurden dabei so weit voneinander getrennt, daß es nicht mehr zur Verschmelzung von Zahnkeimen kam. Wenn ausreichend Platz vorhanden ist und viele Zahnanlagen vorhanden sind, können diese aktiviert werden; und so entstand das mit über 280 Zähnen bestückte reusenartige Gebiß der Delphine *Delphinus delphis* L,1758).

Literatur

- Albert, C. & Jr. Mykrick, K. Pamela, Y. and L. H. Cornell, 1988:** Toward calibrating denteal layers in captive killer whales by use of tetracycline labels. In: J. Sigurjónson & S. Leatherwood (eds.): North Atlantic Killer Whales. Journal of the Marine Research Institute, Reykjavik, Vol. XI: 285-296. **Barge, J.A.J., 1937:** Mundhöhle und ihre Organe. In: Bolk et al. (Eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere III: 29-47. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin und Wien. **Bargmann, W., 1964:** Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Georg Thieme Verlag Stuttgart: 433-455. **Behrmann, G., 1995:** Evolution der Wale, 3. Auflage. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Nordseemuseum Bremerhaven: 1-105. **Boschma, H., 1938:** On the teeth and some other particulars of the sperm whales (*Physeter macrocephalus* L.). Temminckia Leiden, Vol. III: 151- 278. **Boschma, H., 1951:** Remarques sur le Cétacés à dents, et en particulier sur le cachalot. Bulletin de L'institut

en particulier sur le cachalot. Bulletin de L'institut Océanographique, Monaco, Vol 48, 991: 1-28. **Carroll, R. L., 1993:** Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. (Übersetzt von W. Maier und D. Thies). Georg Thieme Verlag, Stuttgart-New York, 1-499. **Edmund, A. G., 1969:** Dentition. In: C. Gans (ed.): Biology of the Reptilia, Vol. V: 117-200. Academic Press London-New York. **Edmund, A. G., 1962:** Sequences and rate of tooth replacement in the crocodilia. R. Ont. Mus., Life Sci. Contr. 56: 1-42. **Fleischhauer, K., 1985:** Der Verdauungsapparat. In: A. Benninghoff (Ed.): Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Menschen, B 2: 153-170. Verlag Urban und Schwarzenberg, München-Wien-Baltimore. **Junqueira, L. C., J. Carneiro & R. O. Kelley, 1992.** Basic Histology. Springer-Verlag, Heidelberg: 1-518. **Kükenthal, W., 1889-1893:** Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Jenaische Denkschr. III: Taf. XXV. **Lockyer, Ch., 1993:** A Report on Pattern of Deposition of Dentin and Cement in Teeth of Pilot Whales, genus *Globicephala*. In: G. P. Donovan (ed.) Biology of the Northern Hemisphere Pilot Whales. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 14: 137-161. Cambridge. **Peyer, B., 1937:** Zähne und Gebiß. In: Bolk et al. (Eds.): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere B 3: 49-90. Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien. **Peyer, B. 1968:** Comparative Odontology. University of Chicago Press: 1-347. **Scheffer, V. B. & A. C. Myrick, 1980.** A Review of Studies to 1970 of Growth Layers in the Teeth of Marine Mammals. Rep. Int. Common Special Issue 3: 51-63. **Starck, D., 1982:** Darmkanal. In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, B 3: 716-748. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. **Thenius, E., 1979:** Die Evolution der Säugetiere, Die Wale: 174-181. Fischer Verlag, Stuttgart-New York.

PHYLOGENY AND ODONTOLOGY OF THE
HOMODENTAL SET OF TEETH OF TOOTHED
WHALES (*ODONTOCETI*)

by

Günther Behrmann

Foreword

Teeth of Triconodonts, Prototheria, Theria and Eutheria are formed in the same manner, and are based on a common phylogenetic primary type (Carrol, 1993). The prototype of these teeth is a cone-shaped reptile tooth with one tooth bud (Stark, 1982). The polycrowned teeth of Triconodonts and mammals are amalgamations of several tooth buds; therefore such teeth have more roots. This is in contrast to the polycrowned teeth of reptiles, which possess only one bud and one root (Peyer, 1937). The Archaeocetes of the Eocene possessed a heterodental set of teeth, comparable to the one of carnivores.

During evolution the heterodental set of teeth became a homodental set of cone-shaped teeth. Unknown are the milk-teeth (*dentes decidui; al. d. lacteales*) of the Archaeocetes and also of the recent cetaceans.

A discovery of sperm whale teeth (fig. 5) with destroyed tooth tips led to new knowledge about the tooth phylogeny and the odontology of cetaceans.

Introduction

In the early months of gestation, from the oral ectodermal epithelium (EP) the dental lamina is formed near the edges of each jaw. It proliferates into the underlying ectomesenchym, and subsequently in outgrowths of the dental lamina dental papillae (DS) appear (Figs. 1). In these dental papillae first the tooth buds (DA) of the milk-teeth develop. Then the dental lamina grows again towards the tongue and forms the dental papillae for the

second set of teeth (*dentis permanentes*) (Fleischhauer, 1985). In each dental papilla above the basal lamina an enamel organ (SO) develops, and below the producers of dentin (*odontoblasts*). In the tissue cells of the tooth papilla originate simultaneously the producers of tooth cementum (*cementoblasts*; *al. osteoblasts*). The cementum overgrows the dentin below the enamel crown and forms the tooth root, thus being the origin of the tooth anlage (Peyer, 1968). The tooth anlagen of the permanent teeth rest enclosed until their resuscitation. After the formation of all tooth anlagen the dental lamina disappears (Fig. 2).

To supply the tooth, nerves and capillares enter the pulp from the root canal. The root is inserted in the bony socket (*alveolus*) of the jaw.

Material and methods

Three tooth sets of sperm whales (*Physeter macrocephalus* Linné, 1758), samples of peridental tissue collected in alveoles of the lower jaw of a male sperm whale, sets of teeth from killer whales (*Orcinus orca* Linné, 1758), bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821), and harbour porpoises (*Phocoena phocoena* Linné, 1758) have been examined.

Parts of an upper jaw of a harbour porpoise (neonatus) was deep-frozen, then sectioned, fixed, and impregnated with resins.

The teeth were cut in different plains and examined in using light microscopy and X-ray photographs (40 KV, 45 - 60 min.) (Fig. 6). To distinguish the single regions of the teeth, they were analysed by X-ray emission and absorption methods (EDAX) (Fig. 3).

Results

In the upper jaw of the young harbour porpoise, the teeth of which having just before penetrated the jaw skin, a

second series of alveoles was found somewhat deeper in the jaw. Some of the alveoles contained one rudimental tooth (Fig. 4). Two alveoles contained tooth anlagen. The other alveoles of the second set of teeth contained only nerve-bundles, blood vessels and odontoblasts.

The teeth of harbour porpoises and bottlenosed dolphins have all one germ and one root. The analyses (Fig. 3) proved the dentin (DD) to be similar in all toothed whales, containing only somewhat less sulphur than the ivory (E). The enamel (S) does not contain any noteworthy quantity of sulphur. Cementum (Z) or ivory (E) covering the tooth roots, contains a little bit of sulphur. Only in the structural lamination of the dentin there exists a difference between terrestrial mammals and toothed whales. The dentin of toothed whales is built up in concentric layers, and therefore exhibits an ivory structure. Only the tooth bud containing a remarkable quantity of sulphur, is quite different from all the other tooth regions.

The construction of the teeth depends on the periodical growth rates of the odontoblasts, or the cementoblasts for ivory. When the growing of the processes of these cells ends, the formation of the new cells starts. During this time the concentric growth rings look more brightly. Because of the dark radially outgrowing processes of the cells, the subsegment layer gets a darker colouring.

The odontology of sperm whales is different from the one of dolphins. Like in other toothed whales, the teeth originate lingually below the dental lamina in dental papillae (Fig. 2). The first mono- or polycronic teeth have a brownish dentin covered by a thick layer of enamel (Fig. 5 and 8). They have a length of several centimetres and a thickness of nearly 1,5 centimetre. The dentin teeth will be covered from the continuously growing ivory (Figs. 5, 7 and 9) and get a cone-like shape (Fig. 6, B). Because the ivory

grows at the outer side of the tooth root, the tooth becomes very big and can have a weight of up to 5 kg.

Besides this way of dentation, tooth anlagen of sperm whales can also arise below the dental lamina, and build the tooth anlagen of the second and the following tooth generations (Fig. 6). All tooth anlagen stand very close together and several germs merge into polycrownic teeth. This sort of core teeth (*dentis reliqui*; DR), and the teeth situated in the peridental tissue below the tooth root, may have a length of up to three centimetres.

The permanent ivory teeth grow very rapidly and overgrow most of the following tooth generations (Figs. 7 and 8). Therefore they were not noted before, however they become clearly visible in X-ray photographs and in tooth sections. Some of the third generation of core teeth remain in the peridental tissue below the roots of the ivory teeth. Such core teeth (Fig. 9) have an oval shape. Their outfit is the same as is found in the large teeth, and the number of growth-rings is very similar to the number of growth-rings of the permanent teeth.

Discussion

In all mammals two sets of teeth are developed, but up to now the second set of archaeocetes and cetaceans was unknown. Boschma (1938a) discovered at first rudimental tooth generations in sperm whales. He also found the swerves from the normal dentination of mammals in a longitudinal section through one tooth of the lower jaw: "On peu observer une formation intéressante d'ostéodentine dans une dent d'origine inconnue qui se présente ici en coupe longitudinale." (Boschma, 1951, p. 10). But he did not note, that more than two tooth anlagen were not mammal-like.

The examination of the so-called toothed whale species proves that in dolphins the mammal like vestigial set of

milk-teeth becomes the permanent set of teeth, and that the second set is very poor and disappears in the postnatal phase. The second set of the harbour porpoise shows praemolares with two supplying nerves and two teeth anlagen like poly-crowned teeth, which is a heritage from the ancient whales. The great number of teeth in the common dolphin (*Delphinus delphis* Linné, 1758) seems to be an evidence of the presence of many tooth anlagen, which can be resuscitated if there is enough place in the jaw.

The quantitative analyses of the elements contained in the single tooth regions, are mammal-like. But more tooth anlagen than necessary are found in the jaws of toothed whales. The development of the set of teeth in sperm whales with a great number of polycronic teeth (Boschma, 1938b) shows many relationships to the archaeocetes and to their ancestors, and remind us of the development of teeth in reptiles (Peyer 1968). In contrast to mammals the tooth buds of the replacement teeth of reptiles originate below the first tooth buds (Edmund 1969). Secondly, in reptiles many more tooth anlagen are formed than in mammals. The set of teeth in sperm whales presents a transitional stage, where the replacement teeth do not grow out. However, they are preserved and may become very large. Because the teeth of the second sets in sperm whales were enclosed in the permanent teeth like a core, they were named core-tooth. The following sets of teeth, mainly situated in or below the pulp have been called pulp-stones (Boschma, 1938) or osteodentine (Scheffer and Myrick, 1980). This is similar to the pulp-stones which Lockyer (1993) used for the description of enclosures in the teeth of killer whales.

The polycrownic core teeth of the sperm whales have a shape comparable to those which Kükenthal (1889) discovered in embryos of baleen whales (*Mysticeti*). The thick layer of enamel (fig.6 and 7) covering the dominant

and polycrownic teeth is comparable to the thick enamel cover of the milk-teeth in mammals. But the existence of core teeth below the roots of sperm whale teeth is only known from reptiles.

The determination of age in toothed whales by means of the growth-rings of the teeth is not possible. The teeth of bottlenosed dolphins, captured for long time, do not form any more growth-rings from the moment on of their imprisonment. The formation of the growth-rings depends on food or life periods, which was confirmed by Albert et al. (1988) who studied a captured killer whale.

Now, how does the homodontal set of teeth of the recent whales originate? The polycrowned teeth of mammals arise from cone-like teeth of reptiles through unification of tooth anlagen (Stark 1982). The ontogeny of the sperm whale teeth shows all transitional stages from reptile to mammal. The ancient archaeocetes possessed a homodontal set of teeth. At times when ichthyosaurians controlled the sea, the ancestors of the archaeocetes went on land, became mammals and got smaller jaws. With the reduction of the jaws the tooth buds united and polycrownic tooth developed; the heterodontal set of teeth of the archaeocetes came into being. After the disappearance of the ichthyosaurians the archaeocetes returned into the sea. The adaption to life in the sea and to seafood prolonged the jaws and thus gave room for more tooth anlagen; the homodontal set of teeth appeared again.

When more tooth anlagen were formed more teeth grew out, but many tooth anlagen remained. As these relics can be resuscitated if teeth find a place, sets with more than 280 teeth of the common dolphin came into being.

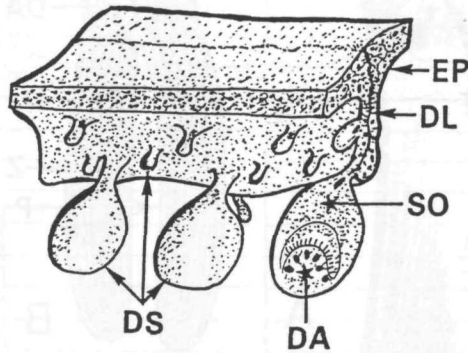


Abb. 1. Schematisierte Darstellung einer Zahnleiste (DL) aus dem Unterkiefer eines Zahnwals. Zahnkeim (DA), Zahnpapille/Zahnanlage (DS), Kieferepithel (EP), Schmelzorgan (SO).

Fig. 1. Schematic pattern of the dental lamina (DL) in the lower jaw of a toothed whale. Tooth bud (DA), dental papilla/tooth anlage (DS), oral ectoderm (EP), enamel organ (SO).

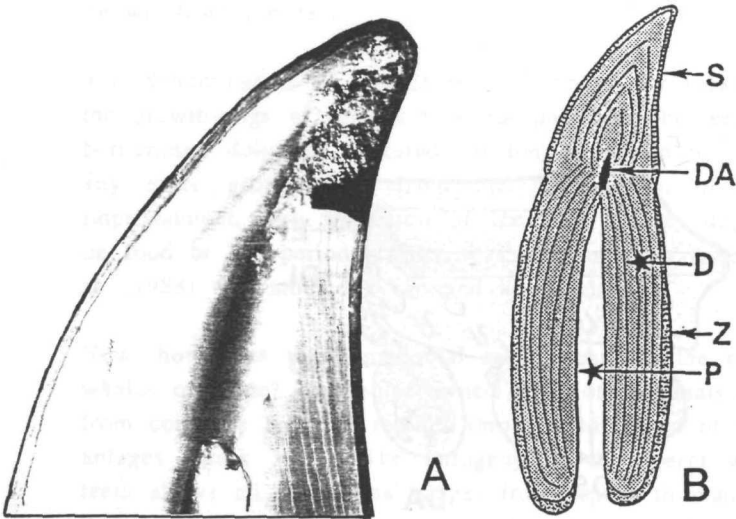


Abb. 2. A: Sagittalschnitt durch eine Walzahnkrone (Großtümmler), Vergr. 10 x.

B: Modell eines kegelförmigen Walzahnes.
Dentin (D), Zahnkeim (SA), , Zahnhöhle (P),
Schmelz (S) Zahnzement (Z).

Fig. 2. A: Sagittal section through the tooth crown (Bottlenose dolphin).magn. 10 x.

B: Model of a cone-like whale tooth.
Dentin (D), tooth anlage (DA), pulp (P),
enamel (S), cementum. (Z).

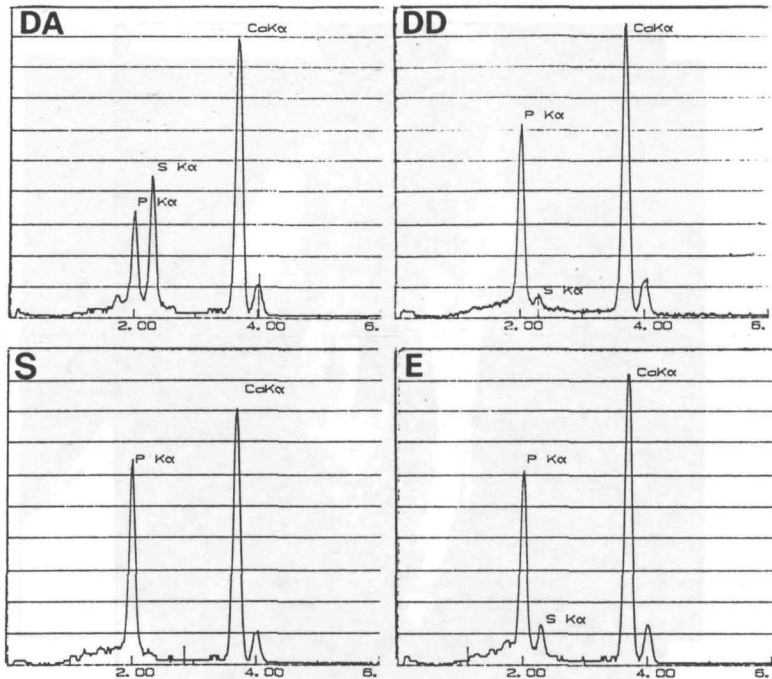


Abb. 3. Die qualitativen Elementanalysen (EDAX) der einzelnen Zahnregionen. Der Zahnkeim (DA) enthält viel Schwefel. Unterschied zwischen Dentin (DD) und Elfenbein (E) ist sehr gering. Schmelz (S) besteht hauptsächlich aus Kalziumphosphat, alle anderen Elemente sind nicht bemerkenswert.

Fig. 3. The qualitative analyses of the elements (EDAX) of the single dental tooth regions. The tooth bud (DA) contains much sulphur phosphorus. The differences between dentin (DD) and ivory (E) is very small. Enamel (S) contains mainly calcium-phosphate; other elements are insignificant.

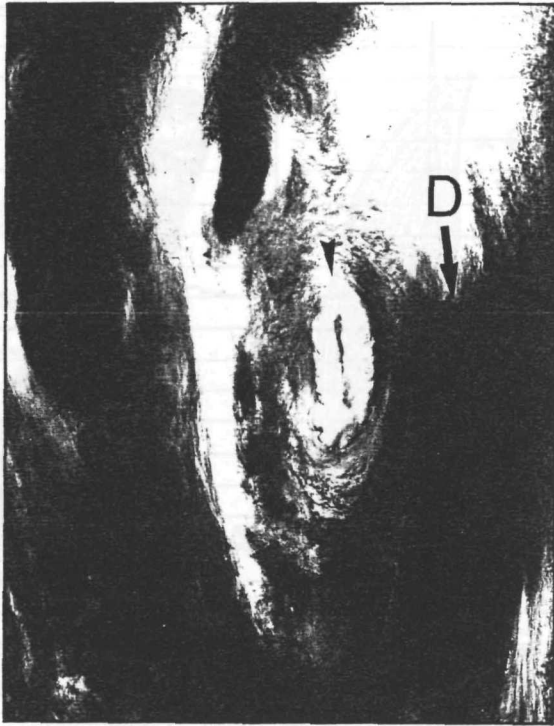


Abb. 4. Schweinswal: eine Alveole des zweiten Gebisses mit einem rudimentären Zahn im Zentrum und einem bleibenden Zahn (D) im Hintergrund, Vergr. 25 x.

Fig. 4. Harbour porpoise: one alveolus of the second set of teeth containig a rudimental tooth in the centre, and a permanental tooth (D) in the background, magn. 25 x.

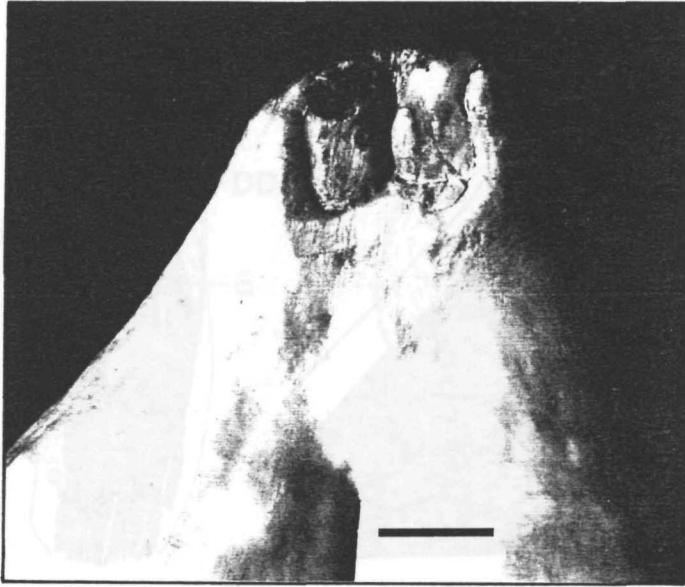


Abb. 5. Weiblicher Pottwal: zwei zusammengewachsene Incisiven, Maßstab 1cm. In jedem Elfenbeinzahn liegt ein mehrkroniger Kernzahn.

Fig. 5. Femal sperm whale: two incisivi grown together, scale 1 cm. A polycrownic core-tooth is situated in each ivory incisivus.

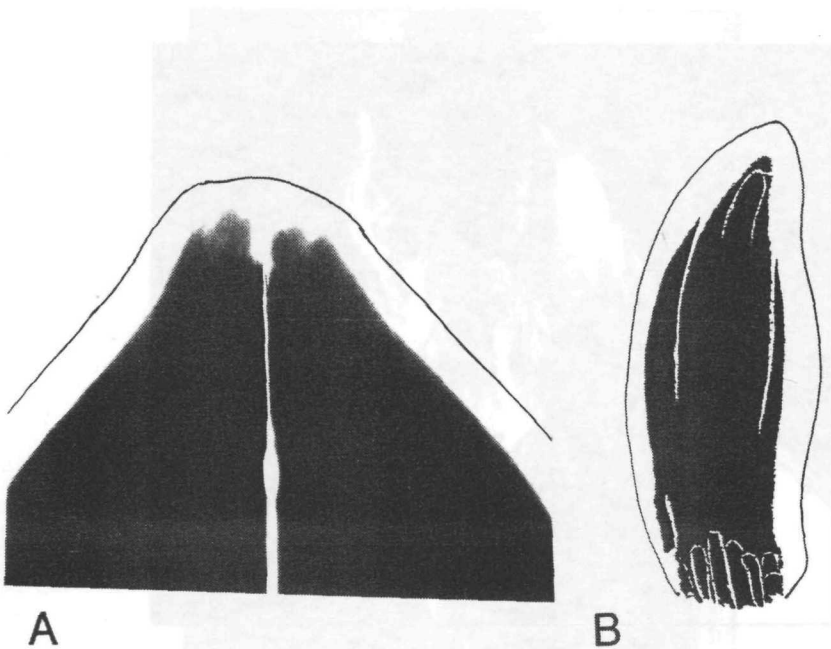


Abb. 6. Weiblicher Pottwal. A: Röntgenaufnahme der Incisiven (s. Abb. 5), Bestrahlung 40 KV, 45 Min.

B: Röntgenaufnahme eines Molaren mit rudimentären Kernzähnen (s. Abb. 7), Bestrahlung 40 KV, 60 Minuten.

Fig. 6. Female sperm whale. A: X-ray photograph of both incisivi (fig. 5), irradiation 40 KV, 45 min.

B: X-ray photograph of a molar with rudimental core teeth (fig. 7), irradiation 40 KV, 60 min.

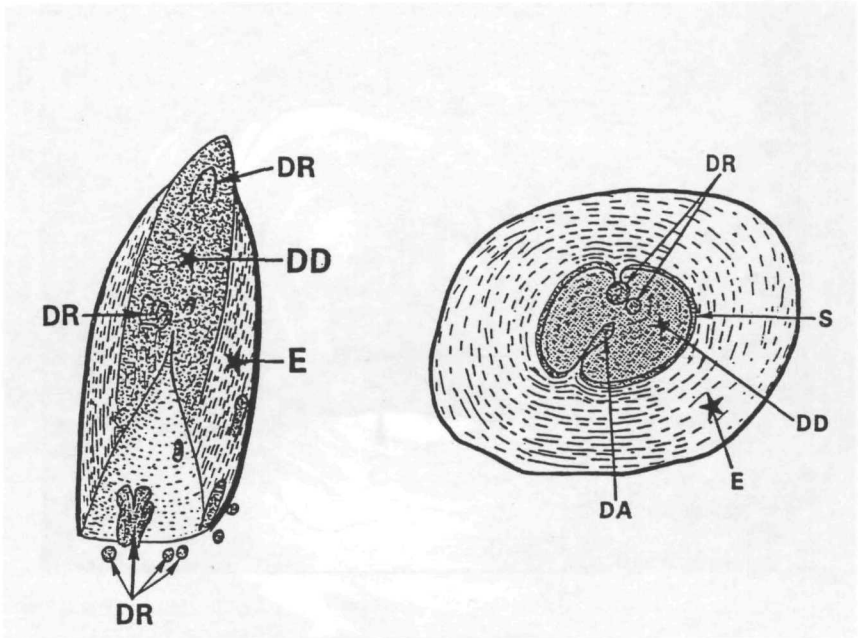


Abb. 7 Pottwal: schematisierte Längs- und Querschnitte durch einen Unterkieferzahn. Zahnkeim (DA), Dentinzahn (DD), rudimentäre Kernzähne (DR), Schmelzschicht (S), Elfenbeinzahn (E).

Fig. 7. Sperm whale: schematic longitudinal and cross sections through a tooth of the lower jaw. Tooth bud (DA), dentin (DD), rudimental core teeth (DR), enamel (S), ivory (E).

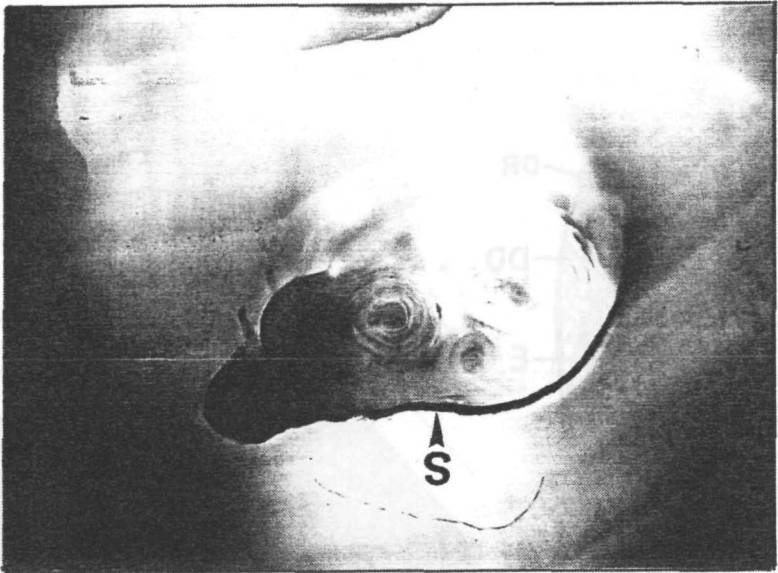


Abb. 8. Pottwalbulle: Querschnitt durch einen mehrkronigen Kernzahn mit einer dicken Schmelzkrone (S), Maßstab 1 mm.

Fig. 8 . Male sperm whale: cross section through a polycrownic core tooth with a thick enamel crown (S), scale 1 mm.

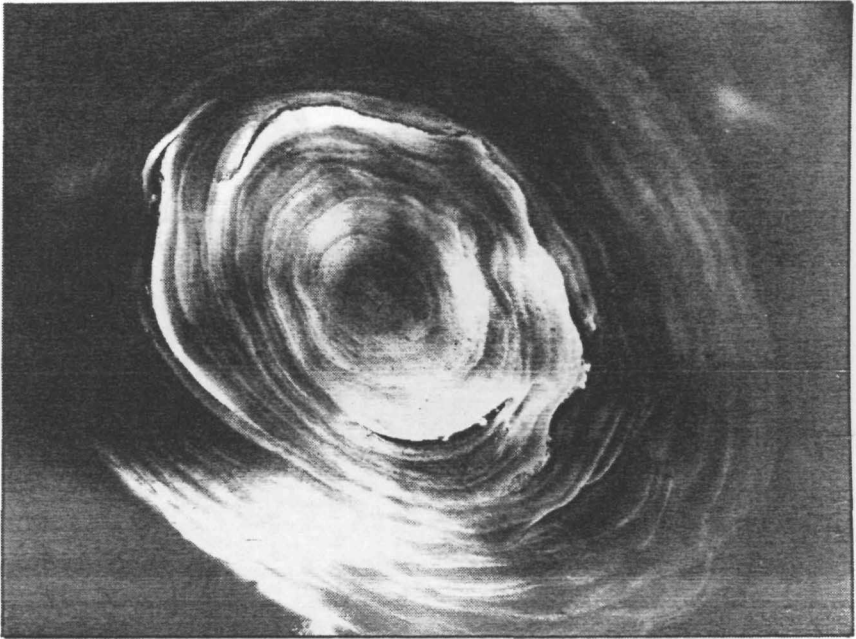
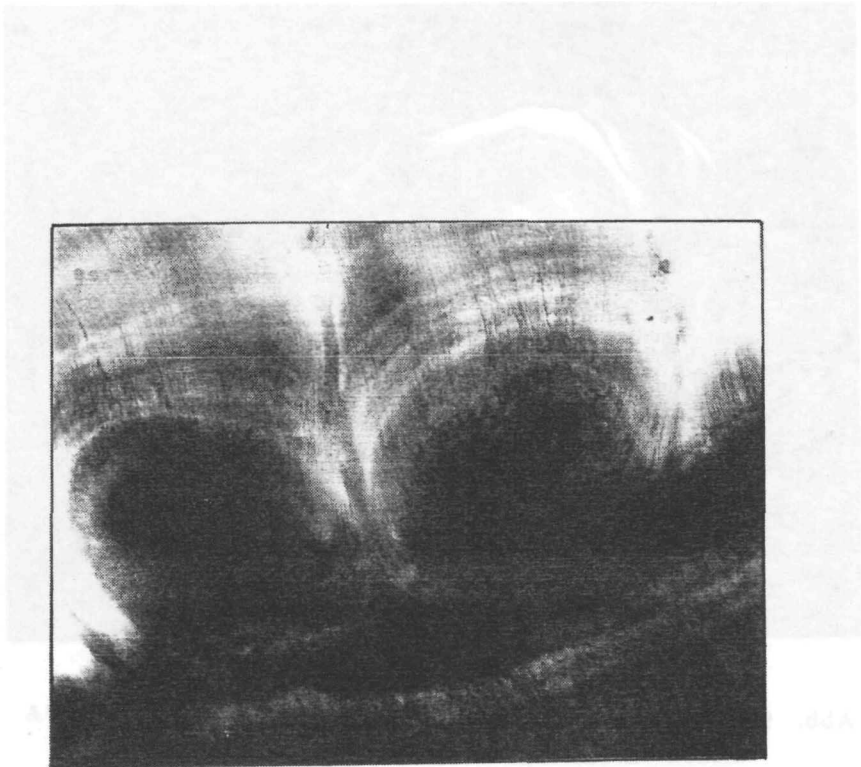


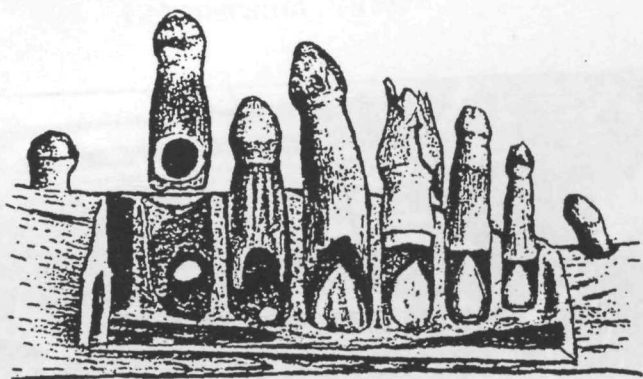
Abb. 9. Pottwalbulle: Querschnitt durch einen 6 mm dicken Ersatzzahn aus dem peridental Gewebe unterhalb eines bleibenden Unterkieferzahns, Vergr. 10 x.

Fig. 9. Male sperm whale: cross section through a replacement tooth with a diameter of up to 6 mm, found in the peridental tissue of the lower jaw, below the permanent tooth, magn. 10 x.

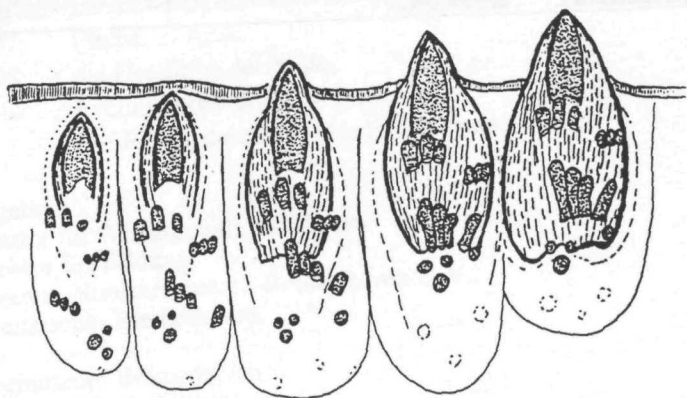


Pottwal: zwei Zahnalagen von zweikronigen Molaren.

Sperm whale: two tooth-anlagen of two crowned molares.



Pl. 56b Portion of the lower jaw of an alligator, seen from the outside, partially opened to demonstrate tooth replacement. Note that openings through which replacement teeth enter the interiors of their predecessors lie on the lingual side of the teeth. From Owen (1840-45).



Alligator
Pottwal



1950

1950

Alligator

Ball

Serie Schule und Museum:
Lebensraum "Meer"

Heft Nr.:

1. 1979: Arbeitmappe Schule und Museum I
2. 1980: *Evolution der Wale*, 1. Aufl.
3. 1980: Gliederfüßer - Krebse
4. 1982: Fische.
5. 1982: Evolution
6. 1985: *Evolution der Wale*, 2. Aufl.
7. 1985: Arbeitsmappe Schule und Museum II
8. 1988: *wie orientieren sich die Wale?* 3. Aufl.
9. 1987: *Evolution der Wale*. 3. Aufl.
10. 1996: *Zur Anatomie der Wale*.
11. 1996: *The nervous system of cetaceans*.
12. 1997: *Das akustische Orientierungssystem der Zahnwale*.
13. 1997: *Anatomie des Zahnwalkopfes*
14. 1997: *Evolution*. 2. Aufl.
15. 1997: *Gebisse der Zahnwale*.
16. 1997: *Interessantes aus dem Nordseemuseum*.
17. 1997: *Fische*. 2. Aufl.
18. 1998: *die Hautfarbe der Wale*.
19. 1998: *Evolution der Wale*. 4. Aufl.
Ein Führer durch das Nordseemuseum.

Herausgeber:

Der Senator für Wissenschaft und Kunst,
Der Senator für Bildung,
Förderverein Nordseemuseum Bremerhaven e. V.,
Nordseemuseum Bremerhaven.

Nordseemuseum Bremerhaven
Wissenschaftliche Sammlung
des Alfred-Wegener-Instituts
für Polar und Meeresforschung
Am Handelshafen 12
D-27570 Bremerhaven
Telf. 0471 4831 536 / 402
Tel-Fax: 0471 4831 425

