

Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren (Mammalia)

Anordnung und Prismenverlauf*

Wighart v. Koenigswald¹ und Hans Ulrich Pfretzschner²

¹ Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Friedensplatz 1, D-6100 Darmstadt, Bundesrepublik Deutschland

² Zoologisches Institut, Universität Kaiserslautern, Erwin Schrödinger Straße, D-6750 Kaiserslautern, Bundesrepublik Deutschland

Zusammenfassung. Hunter-Schreger-Bänder (HSB) sind eine auffällige Struktur im Schmelz von Säugetierzähnen, die als Bruchsicherung verstanden werden kann. Eine einfache Methode zur Beobachtung der Bänder wird beschrieben. Die hellen und dunklen Bänder werden durch die unterschiedliche Orientierung der Schmelzprismen hervorgehoben. Die häufige Aufgabelung der HSB sowie der regelmäßige Übergang der Schmelzprismen von einem Band zum nächsten, der mit einem Richtungswechsel der Prismen verbunden ist, wird beschrieben. Da dieser Richtungswechsel einer strengen Regel unterliegt, kann ein Strukturmodell entworfen werden, das sowohl den Lauf der Prismen wie die Vergabelung der HSB deutet. Eine frühere Strukturanalyse von Shellis und Poole (1979) zum Schmelz von *Daubentonia* kann nicht bestätigt werden.

Hunter-Schreger bands in the enamed of mammalian teeth Arrangement, orientation of the prisms

Summary. Hunter-Schreger bands (HSB) are a remarkable structure of the enamel in many mammalian teeth. This structure prevents cracks in the enamel. A simple method for observation of this structure is introduced. The light and dark bands are due to differences in the orientation of the enamel prisms. The frequent bifurcation of the HSB and the regular transition of prisms from one band to the next, which implies bending of the prisms, is described. Since this bending is strictly regulated, a structural model can be presented to explain both the course of the prisms and the mode of bifurcation of the HSB. An earlier structural interpretation of the enamel of *Daubentonia* is not confirmed.

A. Einleitung

Im Schmelz der Säugetiere sind schon bei geringer Lupenvergrößerung helle und dunkle Bänder mit einer Breite von etwa 0,05 mm sichtbar (Abb. 1 und 2). Dieses Phänomen wird als Hunter-Schreger-Bänder (HSB) bezeichnet. Manche der frühen Autoren sahen den Grund hierfür in einem Materialwechsel, aber inzwischen ist hinreichend geklärt, daß diese Struktur lediglich auf der unterschiedlichen Aus-

richtung der in Lagen angeordneten Prismen beruht (Osborn 1968a–c). Die Prismen wirken dabei als Lichtleiter.

Die biologische Bedeutung der HSB liegt in der biomechanischen Verfestigung des Schmelzes durch die Überkreuzung von Schmelzprismen welche die Bruchgefahr bei Überlastung mindern. Diese von Lehner und Plenck (1936) gegebene Deutung dürfte allgemein gelten, auch wenn bisher nur für Einzelfälle, etwa die Incisiven von Rodentia oder Molaren von Arvicolidae, die unmittelbare Kohärenz von Belastungsplan und morphologischer Struktur sicher nachgewiesen werden konnte (Koenigswald 1980, 1985).

In der Zahl der Prismenquerschnitte je Band liegt ein gewisser systematischer Wert (Kawai 1955; Korvenkontio 1934), weswegen sich die Beschreibung der HSB bisher im wesentlichen auf die Querschnitte durch den Schmelz beschränkte. Die vorliegende Studie geht zwei Fragestellungen nach. Sie versucht zum einen die räumliche Anordnung der HSB auf der Zahnkrone und zum anderen das Verhältnis des Prismenverlaufes zu den HSB zu klären.

Es ist schwierig die HSB über größere Bereiche der Oberfläche eines Zahnes zu verfolgen. Lediglich Osborn (1968a–c) gibt eine Skizze der HSB an der Spitze eines menschlichen Zahnhöckers. Er nimmt eine grundsätzlich ringförmige Anordnung der HSB an. Fortelius (1985) hingegen sieht eine spiralige Anordnung als primär an. Beide Autoren lassen ein weiteres Phänomen, nämlich die regelmäßige Aufgabelung der HSB, die auffälligerweise stets nur in eine Richtung erfolgt, außer acht. Andere Autoren sehen in der Vergabelung lediglich Fehlstellen (Risnes 1979). Wir versuchen an geeignetem Material die den Vergabelungen zugrunde liegenden Prinzipien zu erklären.

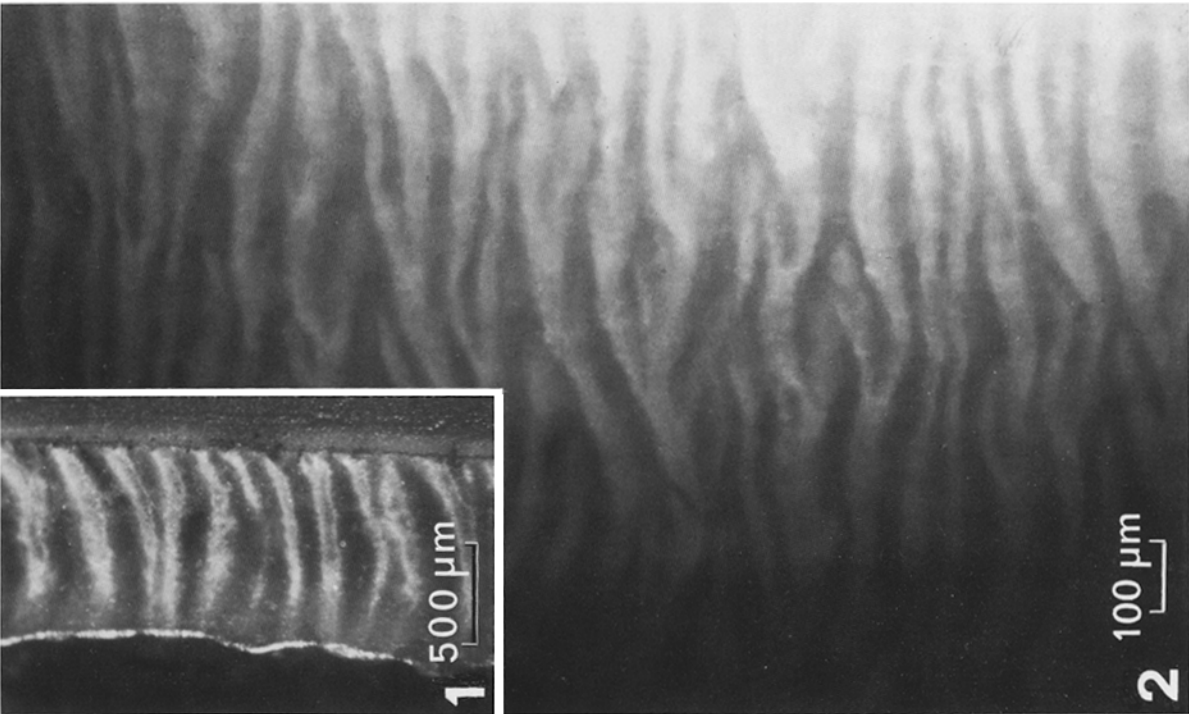
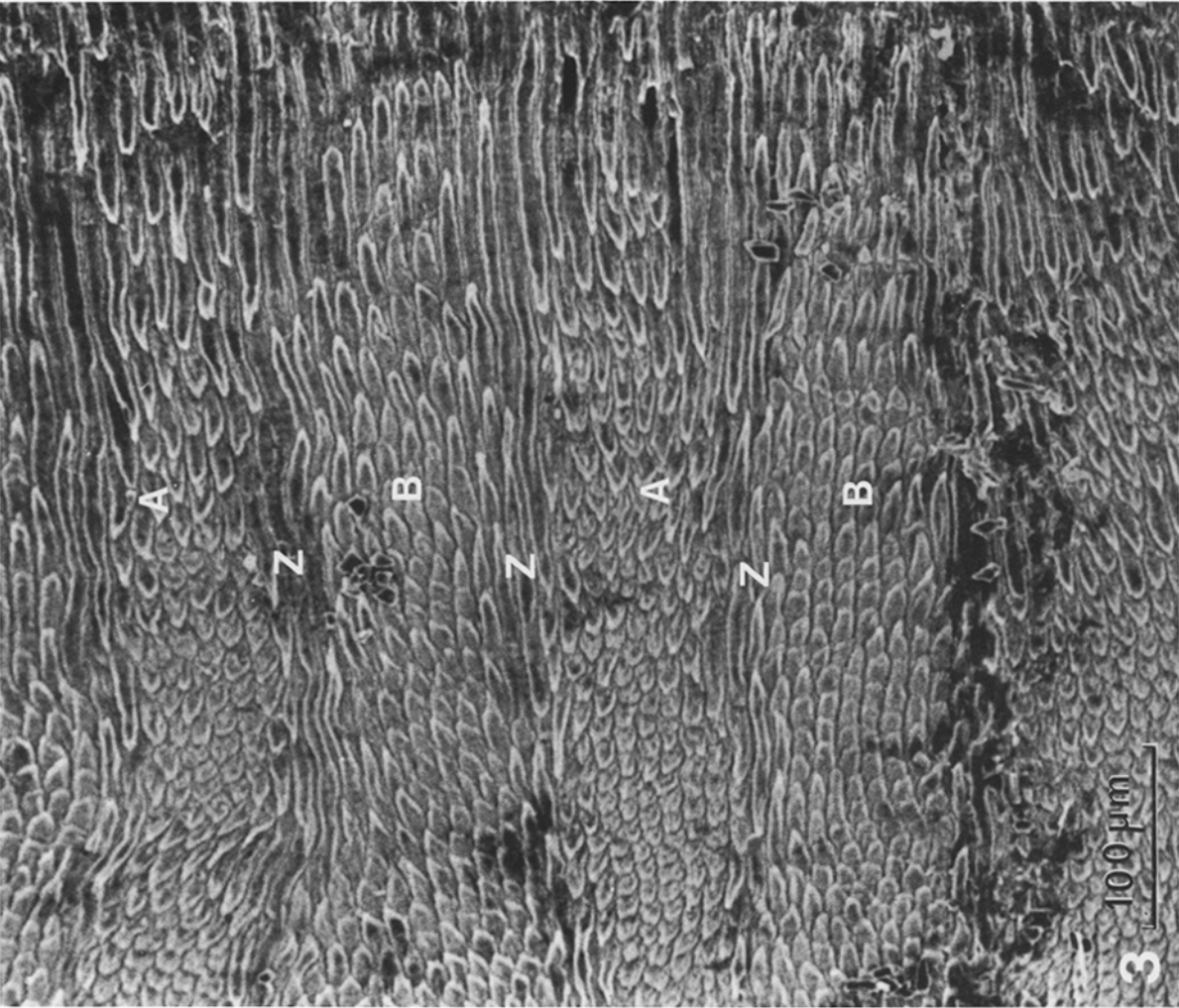
Bezüglich der Prismenführung konnte Osborn (1968b) an der Seitenwand menschlicher Zähne zeigen, daß die Zahl der Biegungen eines Prismas der Zahl der von ihm durchquerten HSB entspricht. Diese aufgrund unserer Untersuchungen allgemein geltende Regel, regt zu der Frage an, welche Prismenführungen möglich sind und wie deren Limitierung die Art der Verzweigung der HSB bestimmt.

Es ist somit nicht das Ziel dieser Arbeit besondere Verhältnisse bei einzelnen Spezies möglichst exakt zu beschreiben, sondern ein allgemein gültiges Modell zu entwerfen, mit dem sich die morphologische Vielfalt der HSB in den verschiedenen Säugetiergruppen besser verstehen läßt.

B. Material und Methoden

Strukturell sind Hunter-Schreger-Bänder (HSB) Lagen von Schmelzprismen, die zwar untereinander parallel angeord-

* Gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ko 627/7-1 und Pf 167/2-1)



net sind, aber zu den benachbarten Lagen einen deutlichen Winkel, bis zu 90°, einschließen (Abb. 3). Die Prismen haben vorzügliche Lichtleiter-Eigenschaften (Abb. 4). Das bedeutet, daß Licht, das in Prismenrichtung einfällt, kaum reflektiert, sondern vorwiegend in die Tiefe abgeleitet wird. Im Gegensatz dazu wird etwa im rechten Winkel zur Prismenrichtung einfallendes Licht größtenteils reflektiert (Lester 1965). Daher erscheinen Schmelzbereiche, in denen die Prismen-Richtung mit der des Lichtes übereinstimmt dunkel, während die übrigen Bereiche umso heller aufleuchten, je größer die Winkeldifferenz ist (Rensberger und Koenigswald 1980). Obwohl bei der Umkehr der Beleuchtungsrichtung auch eine Umkehr des hell-dunkel-Musters erfolgt, empfiehlt es sich, zwischen hellen und dunklen Hunter-Schreger-Bändern zu unterscheiden. Es bestehen keine qualitativen Unterschiede, jedoch ist die Prismenrichtung verschieden.

Die Lichtleiter-Eigenschaften lassen sich zur Strukturanalyse bei Zähnen nutzen, bei denen die HSB bis dicht an die Oberfläche hin ausgebildet sind. Das Licht soll streifend in der Ebene der HSB einfallen. Eine Vergrößerung von 50- bis 100-fach erlaubt den besten Einblick. Dabei ist allerdings stets nur ein kleiner Bereich an der Schattengrenze der gekrümmten Zahnoberfläche gut zu überblicken. Für eine kontinuierliche Beobachtung ist es angebracht, den Zahn langsam rotieren zu lassen. Um ausreichend Zeit für eine zeichnerische oder fotografische Dokumentation zu haben, hat es sich bewährt, den Zahn auf die Verlängerung der Stundenachse eines Uhrwerks zu montieren. Die Beobachtung ist bei konischen Zähnen relativ einfach, gelingt aber auch bei komplizierter aufgebauten Zähnen, dort allerdings oft nur in Teilbereichen. Da die HSB schichtenartig den Schmelz durchziehen, wirkt die Kontrastierung durch die Lichtleiter-Eigenschaften nicht nur in der Fokus-Ebene des Mikroskops sondern auch in den darüber und darunter gelegenen Schmelzbereichen. Die Grenzen der HSB erscheinen deshalb auf den Aufnahmen immer etwas verwaschen (Abb. 2 und 6).

Zur Beobachtung angeätzter sagittaler Schriffe oder Brüche kann der Kontrast zur lichtoptischen Beobachtung durch Färbung mit einer Silbernitratlösung und anschließender Belichtung verbessert werden. Hierzu wird der geschliffene Zahn zunächst mit 2n HCl ca. 4–8 s lang geätzt, dann mit destilliertem Wasser chloridfrei gewaschen und anschließend 1 min in eine konz. AgNO₃-Lsg. gelegt. Durch die Bildung von Silberphosphat (Ag₃PO₄) färbt sich der Zahn gelb. Die Silberfärbung muß unter Licht-Abschirmung vorgenommen werden. Anschließend wird der Zahn mit destilliertem Wasser silberfrei gewaschen und in einer 0,6% Hydrochinonlösung belichtet. Nach Abschluß der Reduktion des Silbers wird mit einer 5%igen Natriumtiosulfatlösung (Na₂S₂O₃) das restliche ionisiert vorliegende Silber komplexiert und abgewaschen (30 s). Nach Abspülung erhält man ein dauerhaftes Präparat zur Beobachtung im schrägen Auflicht bzw. im Dunkelfeld-Auflicht.

Zur Beobachtung unter dem Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) wurden die Zähne je nach Größe zuvor in Kunstharz eingebettet. Die zu beobachtenden Flächen werden fein angeschliffen und für etwa 2–5 s mit 2 n HCl angeätzt und gewaschen bevor sie für das REM bedampft wurden (Koenigswald 1980). Der Prismenverlauf wird durch stärkeres Anätzen deutlich sichtbar (Abb. 3). Dabei werden aber Teile des Interprismatischen Matrix (IPM) und wahrscheinlich auch der Rand der Schmelzprismen herausgelöst. Deswegen sind an diesen Präparaten Aussagen über die Form der Prismenscheide und der damit verbundenen Frage, wie viele Ameloblasten an der Bildung der Interprismatischen Matrix außerhalb der Prismenscheide beteiligt sind, nicht zu beantworten.

Für die Klärung der Anordnung der HSB wurde der Eckzahn eines kleinen Raubtiers (*Martes foina* Erxleben, 1777) als Beispiel eines Zahnes mit einfacher Zahnmorphologie ausgewählt. Außerdem sind bei *Martes* die HSB bis dicht unter die Schmelzoberfläche gut ausgebildet. Überprüfungen an den Eckzähnen anderer Carnivora (Beispiel: *Panthera leo* Linnaeus, 1758) und komplizierterer Zähne, etwa den Molaren von Bovidae oder der einseitige Schmelzbelag der kontinuierlich wachsenden Incisiven von *Daubentonia madagascariensis* Gmelin, 1788 (Primates).

Zur Darstellung der Prismenführung wurden die Incisiven von *Daubentonia* gewählt, weil sich hier der Prismenverlauf an Hand geeigneter Schriffe im REM besonders gut verfolgen läßt. Zum Vergleich werden Einzelbefunde an *Hippopotamus amphibius* Linnaeus, 1758, *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) und *Discrotonyx torquatus* (Pallas, 1779) herangezogen (Koenigswald, 1980, 1985).

C. Ergebnisse

1. *Martes foina* und *Panthera leo*

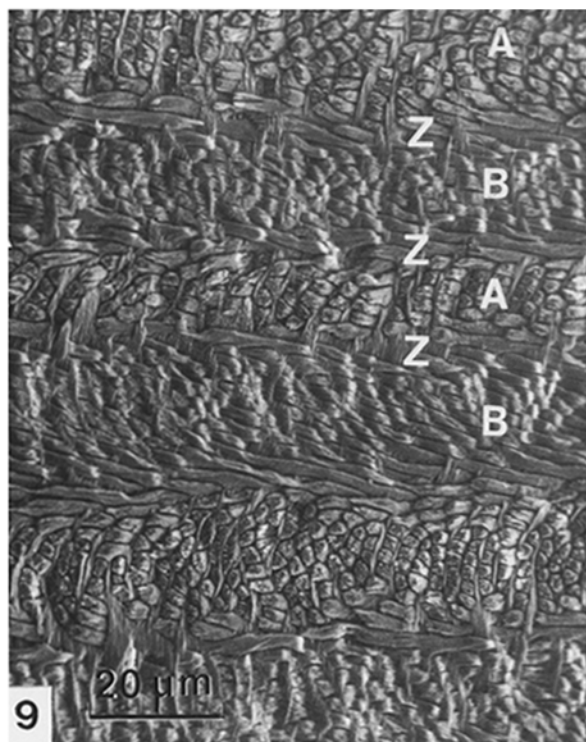
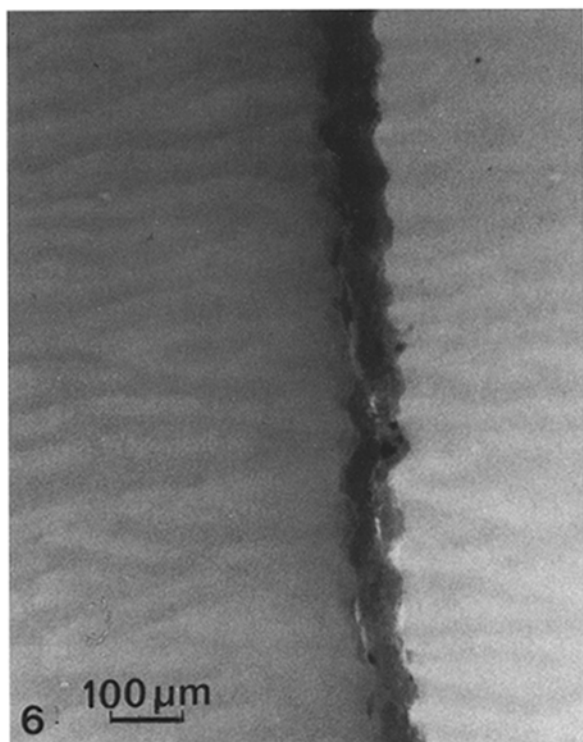
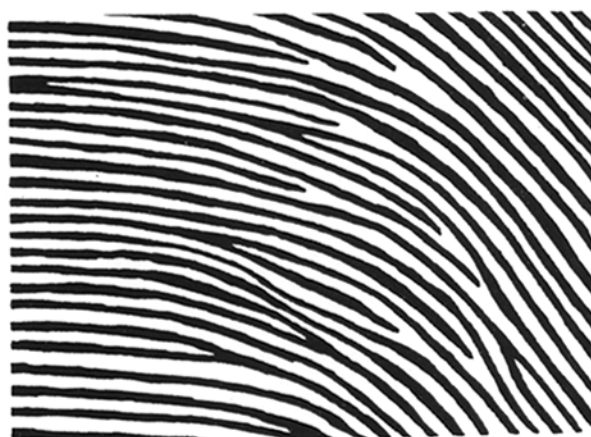
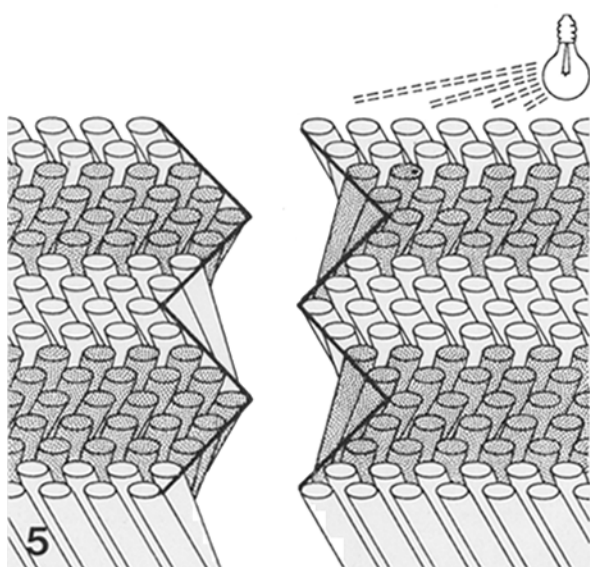
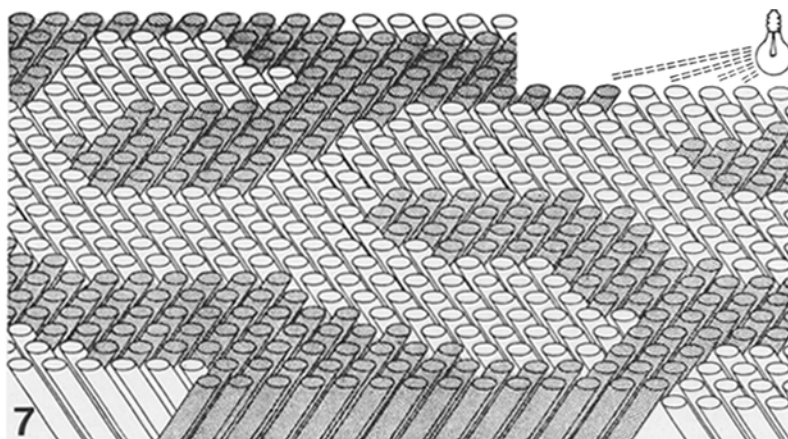
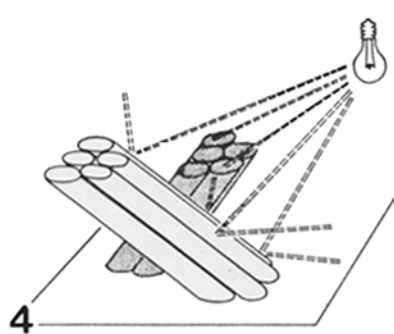
Am Caninus der Carnivoren, einem wenig spezialisierten Zahn, lassen sich die HSB rund um den Zahn verfolgen. Damit kann die generelle Anordnung von HSB und deren Verzweigungsmodus geklärt werden.

In der Aufsicht auf den Schmelz sind die HSB wie bei vielen Säugetierzähnen etwa horizontal angeordnet. Sie verzweigen sich vielfach, wobei sich das Postulat (Koenigswald 1980) bestätigt, daß sich die hellen HSB stets in einer Richtung (nämlich zur Lichtquelle hin) in einem recht spitzen Winkel aufgabeln, während die dunklen HSB sich ausnahmslos in der entgegengesetzten Richtung spalten (Abb. 2 und 7). Damit bilden die dunklen HSB ein komplementäres Muster zu den hellen. Die mehrfach überprüfte Kartierung der HSB am Eckzahn von *Martes foina* (Abb. 10) ergab, daß einzelne HSB sowohl der hellen wie der dunklen Schar den ganzen Zahn umlaufen und in sich selbst zurückkehren. Diese geschlossenen Bänder sind aber weder durch die Dicke noch durch eine besondere Position

Abb. 1. Hunter-Schreger-Bänder (HSB) sind als helle und dunkle Streifen bei Lupenvergrößerung zu erkennen, hier im Längsschnitt durch einen Incisiven von *Hippopotamus amphibius* (Jungpleistozän, England)

Abb. 2. HSB mit zahlreichen Vergabelungen bei streifendem Auflicht (Lichtmikroskop) in der unbehandelten Zahnoberfläche eines Caninus von *Martes foina* (rezent)

Abb. 3. HSB im Querschnitt. REM zeigen Lagen von Prismen in unterschiedlicher Orientierung (A und B). Im Grenzbereich gibt es Zwischenzonen (Z). Sagittal geschnittener Caninus von *Panthera leo* (rezent)



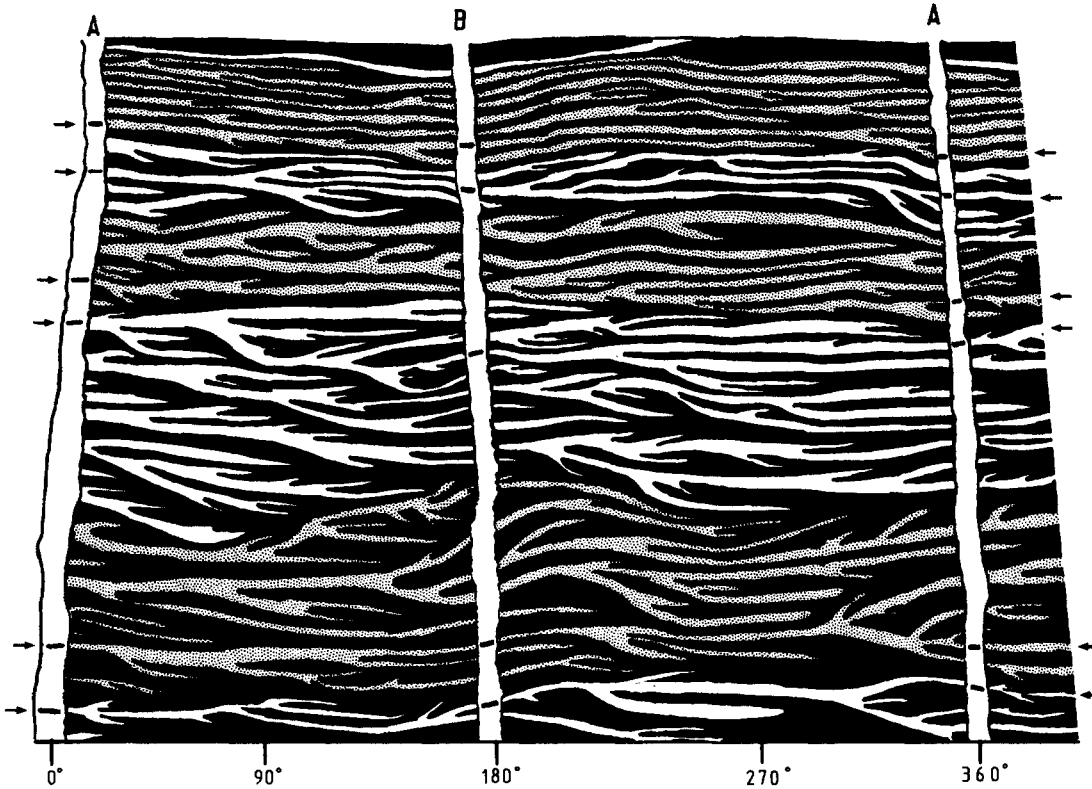


Abb. 10. Vollständige Verzweigungsmuster der HSB an der Spitze eines Caninus von *Martes foinea* (rezent). Durch die Zylinderprojektion der parabolischen Zahnspitze treten gewisse Verzerrungen auf, der komplementäre Verzweigungsmodus der hellen und dunklen Bänder wird aber deutlich. Die Kombination von umlaufenden Bändern (durch Pfeile gekennzeichnet) und spiralen Bändern gliedert die hellen HSB in zusammenhängende Zonen (gerastert)

in den einzelnen Zonen gekennzeichnet. Von einem solchen geschlossenen Band zweigen sowohl apical wie cervical Seitenäste ab, die sich weiter verzweigen und spiralgig den Zahn umlaufen. Im vorliegenden Fall betrachtet man ein fünf-faches Umlaufen. Während die Dicke der einzelnen HSB relativ konstant bleibt, ist die Breite der Zonen offensichtlich sehr variabel.

Im sagittalen Querschnitt durch den Schmelz zeigen sich die HSB ebenfalls als helle und dunkle Streifen. Auch hier sind Aufgabelungen zu erkennen. Diese Aufgabelungen zeigen an, daß die HSB auch in dieser Richtung keine durchgehenden Lagen bilden müssen. Wie die HSB im Bereich der Gabelungen durch ein Umbiegen der Prismen ineinander übergehen, wird weiter unten gezeigt.

Schon bei geringer Vergrößerung am unbearbeiteten Sammlungsmaterial läßt sich demonstrieren, daß die HSB nicht nur eine „optische“ Struktur darstellen, sondern sich auch auf das mechanische Verhalten des Zahnschmelzes deutlich auswirken (Abb. 5 und 6). Die oft an Sammlungsmaterial vorhandenen Trockenrisse zeigen einen undulierenden Verlauf, dessen Auslenkungen streng mit den HSB korreliert ist, da Risse sich im Zahnschmelz interprismatisch und damit parallel zum Prismenverlauf ausbreiten.

2. *Daubentonia madagascariensis*

Das Paar kontinuierlich wachsender Incisiven von *Daubentonia* besitzt, wie bei den Rodentia, nur eine einseitige

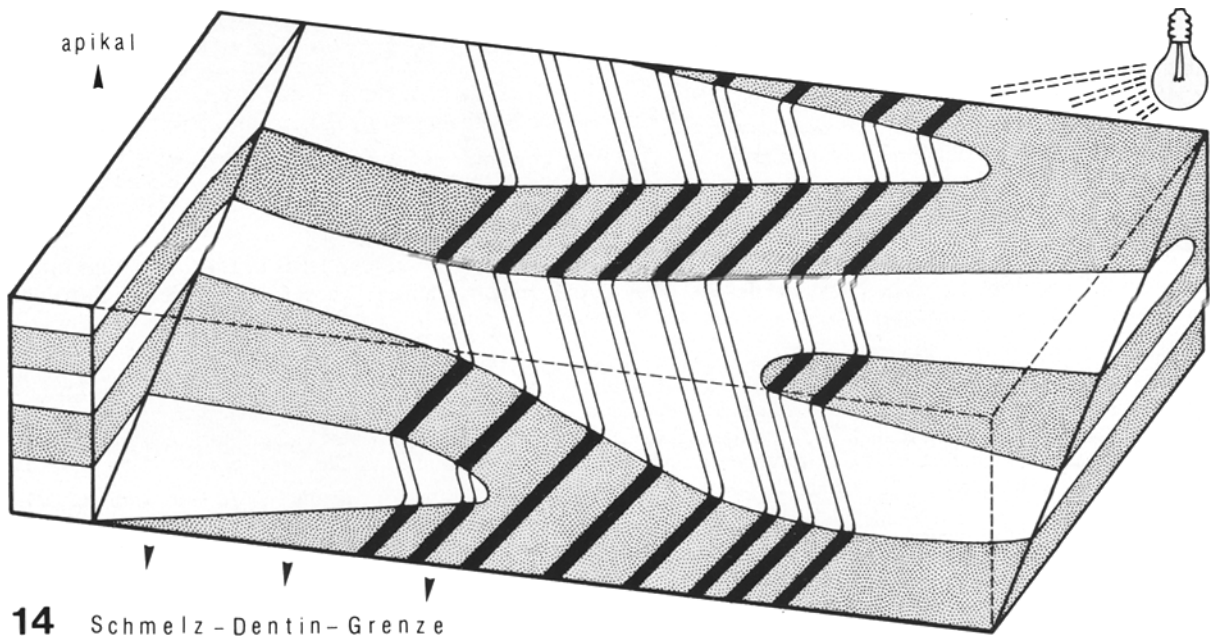
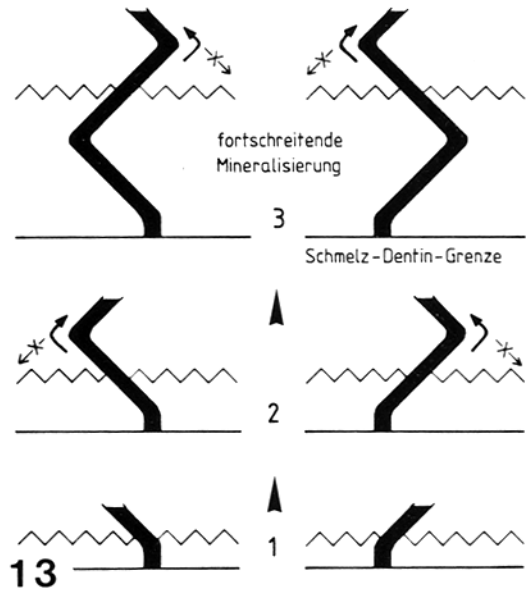
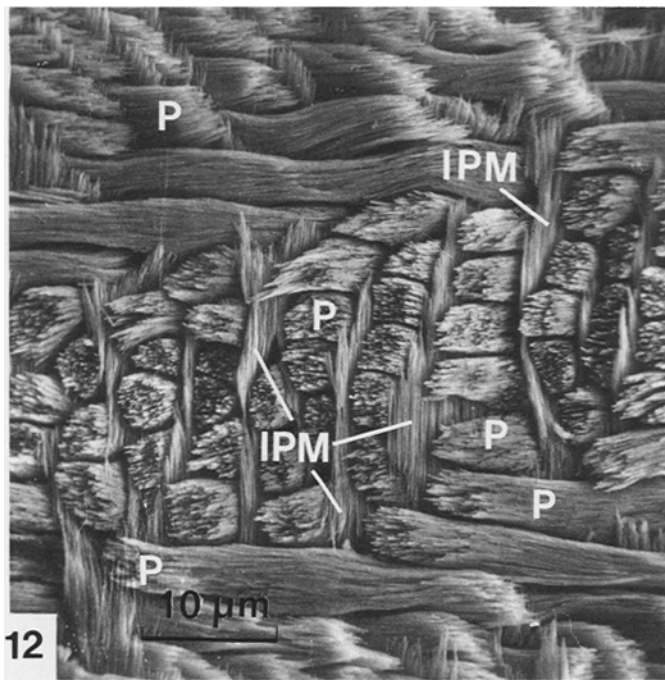
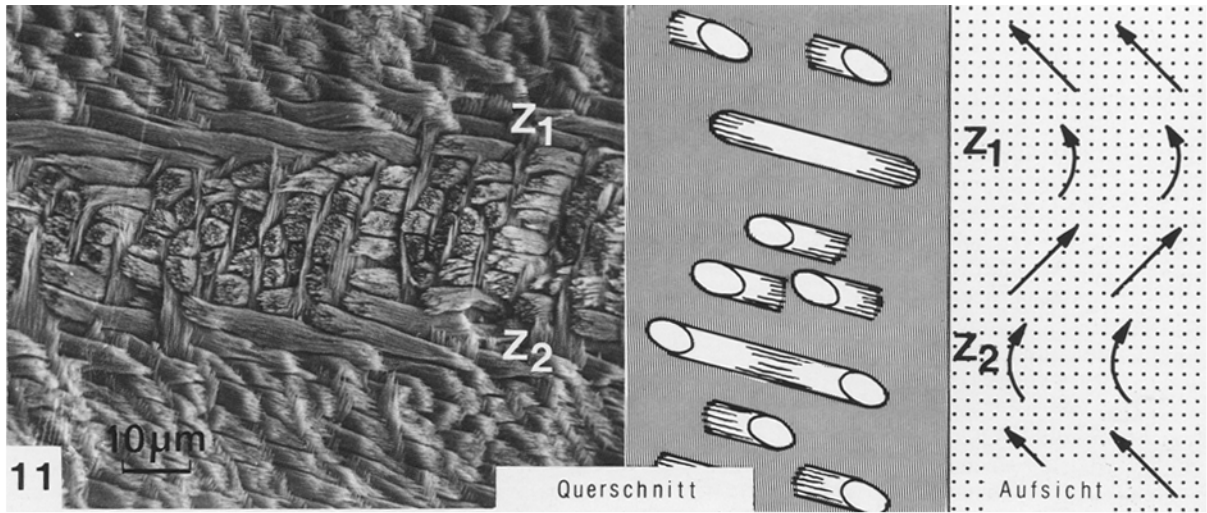
Abb. 4. Schmelzprismen als Lichtleiter. Von der Seite einfallendes Licht wird reflektiert, während das auf den Querschnitt treffende Licht abgelenkt wird. Damit läßt sich durch geeignete Ausleuchtung die Prismenrichtung auch bei geringer Vergrößerung bestimmen

Abb. 5–6. Trockenrisse an Zähnen zeigen einen den HSB entsprechenden wellenförmigen Verlauf, da der Schmelz in Prismenrichtung leichter bricht als quer zu den Prismen. *Martes foinea* (rezent)

Abb. 7. Schematische Darstellung des Zusammenhanges zwischen den Aufgabelungen der HSB und der Prismenrichtung (vergl. Abb. 2)

Abb. 8a, b. Verlauf und Aufzweigungsmuster der HSB in einem unteren Schneidezahn von *Daubentonia madagascariensis* (rezent, SMF 1583). **a** Aufsicht auf den Schmelz, links die labiale Kante. **b** Übersicht mit Querschnitt durch den Zahn. Das Muster entspricht grundsätzlich dem von *Martes foinea*, auch wenn hier der Schmelz den Zahn nur auf einer Seite bedeckt

Abb. 9. Sagittalschnitt durch den Schmelz eines Incisivus von *Daubentonia madagascariensis* (rezent – SMF 1583). Die Prismen beider Scharen von HSB (*A* und *B*) durchdringen die Bildebene, während die Prismen der breiten Zwischenzonen (*Z*) nahezu tangential getroffen sind



Schmelzaufgabe (Abb. 8b). Der Schmelz weist in der Aufsicht sehr deutliche Scharen von hellen und dunklen HSB auf (Abb. 8a, b).

Sie verzweigen sich mit einem äquivalenten Grundmuster, wie es für HSB bei *Martes foina* demonstriert wurde. Die HSB liegen im Bereich der stärksten Biegung auf der labialen Seite des Zahnes nahezu horizontal und verzweigen sich wenig. Auf den Flanken fallen die HSB in Wurzelrichtung ab und verzweigen sich häufiger (Abb. 8). Im Vergleich zu *Martes foina* sind die Verzweigungen aber selten und die abzweigenden HSB halten länger aus. Die Dicke der HSB ist auffallend gleichbleibend.

Im Längsschnitt (Abb. 11–12) sind die Prismen entsprechend der Ausrichtung der HSB unter unterschiedlichen Winkeln angetroffen: Die Prismen (P) haben meist einen ovalen Querschnitt (Abb. 12), der aber zwickelartig zwischen benachbarte Prismen und der Interprismatischen Matrix (IPM) modifiziert sein kann. Zwischen den Prismen liegt die IPM, ebenfalls aus Apatit-Kristalliten gebildet, hauptsächlich in Lagen und quer zur Richtung der Prismen. Sie fächert am Rand der HSB zwischen die einzelnen Prismen auf. Darin werden die „interrow sheets“, wie sie bei Ungulaten und Marsupialiern vorkommen, modifiziert (Boyde 1965, Kozawa 1984).

Die Prismen, die an der Schmelz-Dentin-Grenze entspringen und zur Außenseite des Schmelzes streben, steigen nahezu gleichmäßig gegen die Kau-Fläche hin an, in der Regel etwas steiler als die Hunter-Schreger-Bänder (Abb. 11). Daraus ergibt sich, daß jedes Prisma in einem HSB relativ zur Bandedebene ansteigend dessen Oberkante erreicht. Dort muß es unter einer Biegung in die Richtung des nächsthöheren HSB einschwenken (Abb. 13 und 14). In Ausnahmefällen, z.B. gelegentlich im Bereich von Gabelungen, steigen die HSB auch steiler an als die Prismen, sodaß Prismen auch in das untere Band übertreten. Der Richtungswechsel der Prismen bewirkt eine Übergangszone zwischen den HSB. Bei günstiger Schnittlage (Abb. 12) werden die Prismen beider Scharen von HSB in einem schrägen Winkel geschnitten, jedoch steigen die einen aus der Bildtiefe von rechts auf, die anderen tauchen nach links ein. Das bedeutet, daß in den Übergangszonen zwischen den HSB einmal die Prismen mit zwei offenen Enden zu sehen sind (Abb. 12, Z₂), nämlich dort wo ein Prisma von rechts eintauchend in die Richtung nach links aufsteigend umbiegt. Zwischen den beiden Schnittstellen ist das Prisma muldenartig eingetieft. Das umgekehrte Bild ist in der nächsthöheren Übergangszone (Abb. 12, Z₁) zu sehen, wo die Prismen von links aufsteigend sattelartig aufgewölbt wieder nach rechts unten verschwinden. Beide Enden sind dann bedeckt.

Daraus ergibt sich zwingend, daß die Prismen auf einem zick-zackförmigen Pfad von HSB zu HSB ständig aufstei-

gen. Weiter ergibt sich daraus, daß die Prismen als Individuen nur jeweils über eine gewisse Strecke zu einem bestimmten HSB gehören, nicht aber auf Dauer (Abb. 11).

D. Diskussion

Schmelz-Untersuchungen können auf verschiedenen Ebenen erfolgen, die je nach der Fragestellung auszuwählen sind. Eine Verwechslung der Aspekte hatte zu Mißverständnissen geführt.

Bei der biomechanischen Interpretation der Anordnung der HSB sowie der Prismenführung liegt das Hauptinteresse auf dem Verlauf des Prismenkernes als mechanisch belastbare Struktur und weniger auf der spezifischen Querschnittsform der Prismen. Der Prismenkern wird jeweils nur von einem Ameloblasten gebildet und zeichnet dessen Wanderweg nach. Ebenso interessiert die Ausrichtung der Kristallite der Interprismatischen Matrix mehr als die Frage, welche Ameloblasten an deren Bildung beteiligt sind (Abb. 12).

1. Zonale Anordnung und Dicke der HSB

Die Kartierung der HSB an dem Eckzahn von *Martes foina* (Abb. 10) erlaubt eine Antwort auf die Frage, ob die HSB spiralg angeordnet sind (Fortelius 1984, 1985) oder, wie traditionell angenommen wurde, in konzentrischen Ringen (Osborn 1968c, 1970). Keinem der beiden stark vereinfachten Modelle kann zugestimmt werden, weil darin die Verzweigungen der HSB nicht berücksichtigt werden. Die Kartierung hat gezeigt, daß immer wieder in sich zurückkehrende HSB den Zahn umlaufen, was dem Ringmodell entspricht. Von diesen durchgehenden HSB zweigen apikal wie cervical Bänder ab, die sich erneut verzweigend spiralg um einen begrenzten Zahnabschnitt winden.

Die in sich selbst zurückkehrenden, ringförmigen HSB, die die Dicke der Zonen bestimmen, erfahren keine Bevorzugung und werden nicht vorzeitig gebildet. Daher ist die Rückkehr eines Bandes in sich selbst als Zufall zu betrachten. Damit ist eine Unterscheidung von Zonen zwar zum Verständnis der Geometrie hilfreich, biologisch aber nicht relevant.

Nach unseren Beobachtungen sind HSB in der Regel in loser Ordnung ringförmig um den Zahn angelegt. Ein Selektionsdruck liegt nicht auf der Breite der durch umlaufende HSB abgegrenzten Zonen, sondern auf der Dicke der einzelnen HSB (Abb. 15). Aufgabelungen sind bei den HSB sowohl in tangentialer wie in sagittaler Ebene zu beobachten. Es sind normale Erscheinungen, die nicht als Aberrationen gewertet werden können.

Um die Topographie der HSB ontogenetisch zu interpretieren, muß beachtet werden, daß dieser Entwick-

Abb. 11–12. Sagittalschnitt durch den Schmelz eines Inzisiven von *Daubentonia madagascariensis* (rezent – SMF 1583). **Abb. 11.** Die Prismen der unteren Zwischenzone (Z₁) treten mit den beiden Enden durch die Bildebene, während die Enden der Prismen in der oberen Zwischenzone (Z₂) beidseitig verdeckt sind. Daraus folgt, daß die Prismen in der Aufsicht einem zickzackförmigen Lauf folgen. **Abb. 12.** Zwischen den Prismen (P) unterschiedlicher Richtungen ziehen die ungebündelten Apatitkristallite der interprismatischen Matrix (IPM) als verfestigende Struktur hindurch

Abb. 13. Schema der möglichen Umbiegungen von Prismen an den Grenzen der HSB, im Verlauf fortschreitender Amelogenese

Abb. 14. Schematischer Verlauf der Prismen mit mehreren Umbiegungen, das heißt bei dem Durchdringen mehrerer HSB. Aus den eingeschränkten Möglichkeiten der Umbiegungen ergibt sich das auffallende Vergabelungsmuster (Abb. 2 und 7), nachdem sich die hellen Bänder stets zum Licht hin, die dunklen aber komplementär aufgabeln

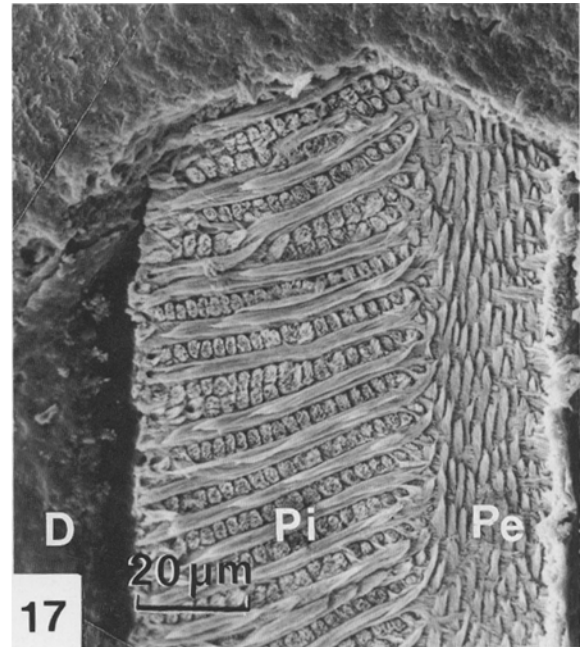
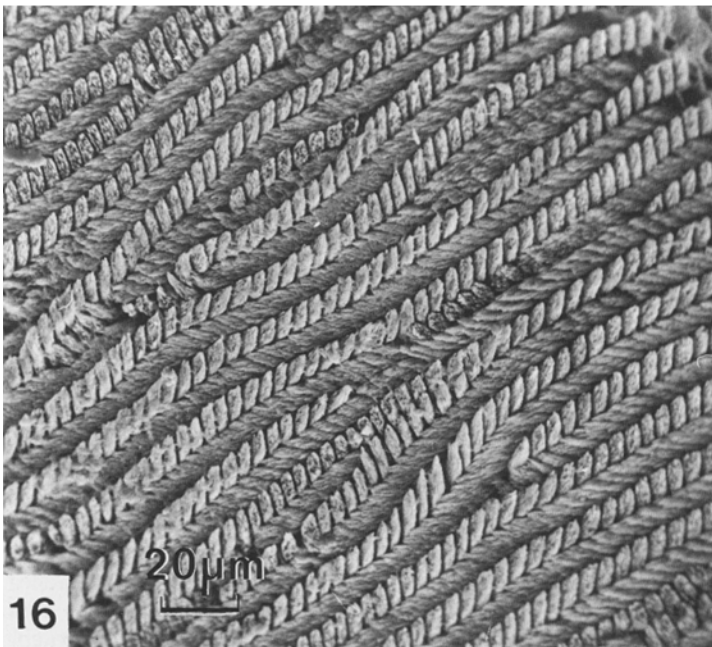
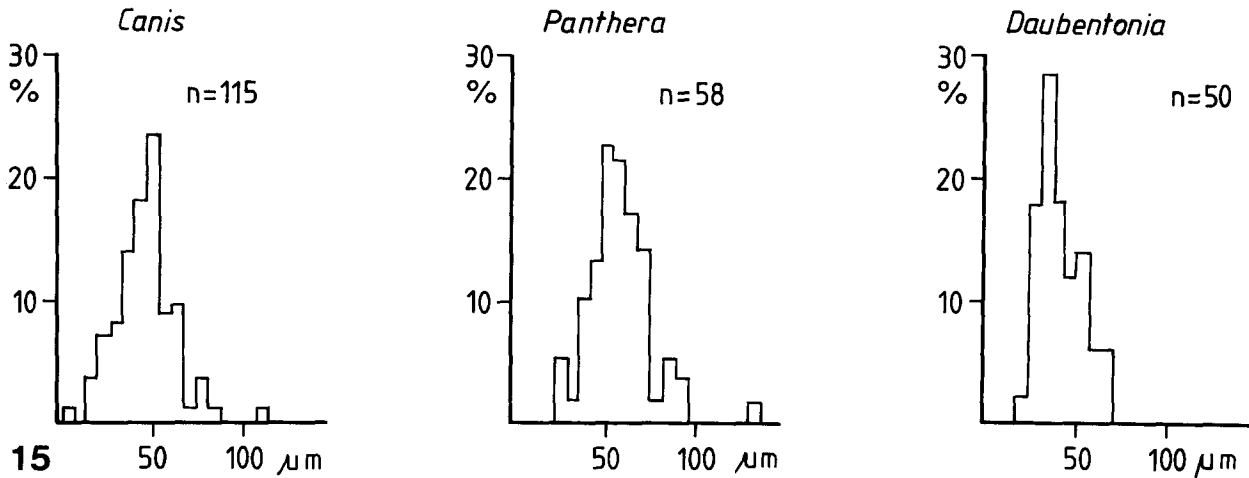


Abb. 15. Variabilität der Dicke in den HSB. Ausgemessen wurden Canini von *Canis lupus familiaris*, *Panthero leo* und *Daubentonia madagascariensis*

Abb. 16. Tangentialer Schliff durch einen Incisivus (Portio interna) von *Arvicola terrestris* (Jung-Pleistozän) mit uniserialen HSB, die den charakteristischen Modus der Aufgabelung beibehalten haben

Abb. 17. Längsschnitt durch die Spitze eines Incisivus von *Dicrostonyx torquatus* (rezent) mit der Kombination verschiedener Schmelztypen: Portio interna (Pi) mit uniserialen HSB und Portio externa (Pe) mit radialem Schmelz. (D=Dentin)

lungsprozeß senkrecht dazu abläuft. Der Schmelz eines Zahnes wird von der Spitze her abwärts gebaut. Die Mineralisierungsfront ist stets an der Basalmembran (Dentin-Schmelz-Grenze) bereits weiter nach unten fortgeschritten als an der Außenseite.

Theoretisch muß diese Wachstumszone an dem beschriebenen Eckzahn von *Martes* über den in Abb. 10 gegebenen Ausschnitt von oben nach unten wandern, so ergibt sich, daß die HSB kontinuierlich angelagert werden. Wenn ein Band eine gewisse Dicke erreicht, wird offensichtlich ein komplementäres Band gebildet. Die beobachteten mehrfachen Verzweigungen lassen sich im Detail schwer mit der Bildungshypothese von Osborn (1970) in Einklang bringen.

Man kann annehmen, daß eine gewisse Variabilität in

der kritischen Dicke der HSB zu einem asynchronen Start neuer HSB führt. Daher können komplementäre HSB in der gleichen Bildungsebene auftreten. Stoßen diese Bänder seitlich aneinander, so endet ein Band zugunsten des anderen. Dies ist nur durch ein Umlenken der Prismenrichtung möglich, ohne daß hohle Zwickel übrigbleiben (Abb. 14). Solche Stellen erscheinen im fertigen Schmelz als Gabelungen der HSB nach dem oben beschriebenen Muster.

2. Prismenführung

Hier kann nicht die Bildungsweise des Schmelzes exakt beschrieben werden, aber es ist zu postulieren, daß die Ameloblasten von der Schmelz-Dentin-Grenze fort, leicht gegen

die Zahnschmelzspitze ansteigend, wandern und dabei die Prismen bilden. Das belegt Abb. 9 für *Daubentonia*, die Ausnahme gilt aber auch für andere Säugetiere. Damit geraten die Prismen aber zwangsläufig an die Obergrenze der HSB, wo die Ameloblasten sukzessive von der nächsthöheren Lage erfaßt und in das nächste HSB incorporiert werden. Das ist aber nur mit einer Richtungsänderung möglich, die sehr scharf sein kann oder gelinde – wie bei *Daubentonia* (Abb. 9, Z). Damit wird die Beobachtung von Osborn (1968 b) an *Homo sapiens* bestätigt, daß die Zahl der Richtungsänderungen der Zahl der durchlaufenen HSB entspricht. In den niederkronigen Zähnen des Menschen sind die HSB allerdings weniger regelmäßig und stärker gebogen als in den mechanisch viel stärker belasteten Schneidezähnen von *Daubentonia*. Bei den Richtungsänderungen bleibt der nachbarliche Verband der Ameloblasten weitgehend erhalten. Die Richtungsänderung kann aber stets nur in einem Freiheitsgrad erfolgen. Sind die Ameloblasten (in der Aufsicht) diagonal von links nach rechts gegangen, können sie nur nach links abbiegen, also von der Schmelz-Dentin-Grenze weg (Abb. 13). Ein Abbiegen in der entgegengesetzten Richtung würde die Ameloblasten wieder zurück auf die Schmelz-Dentin-Grenze zuführen und damit in die bereits mehr oder weniger vollständig mineralisierten Prismen hinein. Ein Abbiegen von der Schmelz-Dentin-Grenze fort erfordert dagegen nur Ausweichbewegungen unter den mobilen Ameloblasten.

Dieses Übertreten der Prismen von einem HSB zum nächsthöheren konnte sehr häufig beobachtet werden, unabhängig davon, ob eine Übergangszone (wie bei *Daubentonia*) vorhanden ist, oder ob der Richtungswechsel sehr plötzlich zu erfolgen hat, z.B. wenn die HSB sehr dünn sind.

Shellis und Poole (1979) haben bei *Daubentonia* diese Umbiegungszonen ebenfalls gesehen, auf eine helicoide Struktur geschlossen und relativ ähnliche Bilder mit Schnitten durch entsprechende Plastilin-Modelle gewonnen. Zwar ist eine spirale Anordnung dem hier beschriebenen Zickzackweg nicht unähnlich, setzt aber neben dem wechselseitigen Abbiegen in der Horizontalen auch ein Auf- und Absteigen in der Vertikalen voraus. Das gleichmäßige Ansteigen kann beobachtet werden, nicht aber das für die Spirale ebenfalls notwendige regelmäßige Absteigen. Aus einer helicoiden Anordnung würden sich auch keine HSB ergeben, wie sie hier lichtoptisch nachzuweisen sind. Damit können wir die Annahme von Shellis und Poole, daß hier eine für Säugetiere einmalige (helicoide) Prismenordnung vorläge, nicht bestätigen. Vielmehr sind die HSB bei *Daubentonia* normal ausgebildet, haben jedoch relativ breite Zwischenzonen.

Die Dauer der Zugehörigkeit der Prismen zu einem Band ist einerseits von der Dicke der HSB und andererseits von der Winkeldifferenz zwischen Prismen- und Bandrichtung abhängig. Bei dünnen Bändern erhöht sich zunächst die Anzahl der Richtungswechsel. Bei extrem dünnen HSB, etwa den uniserialen Bändern in den Incisiven der Rodentia, bleiben die Prismen aber in ihren Bändern, da sie weitgehend in demselben Winkel ansteigen wie diese. Allerdings konnten auch hier einzelne Richtungswechsel nach dem gegebenen Schema beobachtet werden (Risnes 1979; Koenigswald 1980, Abb. 96), was verdeutlicht, daß selbst diesen extremen Abwandlungen noch dasselbe Strukturmodell zugrunde liegt.

Mit diesem Strukturmodell läßt sich als logische Folge-

rung auch die auffällige Vergabelung der HSB erklären, die wie oben beschrieben, stets einseitig erfolgt (Abb. 10). Die Gabelung kann als ein vorzeitiges Umwenden der Prismen in der beschriebenen Weise verstanden werden (Abb. 14).

Welche Faktoren während der Amelogenese ein vorzeitiges Umbiegen bewirken, entzieht sich unserer Methodik. Auffallend ist jedoch, daß es durch die Aufgabelungen möglich ist, die Dicke der Bänder zu korrigieren und in gewissen Grenzen zu halten, ohne die Zahl der Prismen je Band von vornherein festzulegen.

Die Umbiegung der Prismen hat auch noch einen biomechanischen Aspekt, der im Zusammenhang mit der Bruchicherung seine Berücksichtigung findet.

3. Bruchicherung durch HSB

Die HSB wurden von Lehner und Plenk (1936) als Bruchicherung gegen Haarrisse angesehen. Tatsächlich zeigen die Bruchflächen im Zahnschmelz, daß Risse weitgehend der Prismenrichtung folgen. In diesem Fall sind es nicht die mechanischen Eigenschaften des Prismen-Materials selbst, sondern die – geringere – maximale Belastbarkeit der IPM, die in der älteren Literatur auch als „Kittsubstanz“ (z.B. Preiswerk 1895) bezeichnet wurde, die die Festigkeit des Zahnschmelzes bestimmt (Boyde 1976). Ein Überkreuzen der Prismen, wie es durch HSB gegeben ist, hemmt somit das Fortschreiten von Rissen, deren Ebene in einem großen Winkel zur HSB-Ebene liegen.

Solche in einem Zahn meridional verlaufenden Risse werden durch horizontale Zugkräfte hervorgerufen, die unter den unterschiedlichsten Belastungssituationen am Zahn auftreten können. In Zähnen ohne HSB stehen diese horizontalen Kräfte senkrecht auf der Prismenrichtung und führen damit leichter zum Bruch. Der Einbau von HSB mindert die Bruchgefahr: die Kraftkomponente, die in einem Band senkrecht zum Prismenverlauf steht, wird von den benachbarten Bändern in Prismenrichtung aufgenommen. Dabei muß naturgemäß Kraft über die Grenzflächen der HSB auf das Nachbarband übertragen werden. Dies geschieht einerseits durch die Interprismatische Matrix, andererseits aber auch durch jene Prismen, die von einem Band in das Nachbarband überwechseln (Pfretzschner im Druck).

Es kann dabei umso mehr Kraft übertragen werden, je größer die Zahl der „Grenzflächen“ im Verhältnis zum Volumen ist. Dünnere HSB wirken daher stärker verfestigend. Maximale Stützfunktion kann deswegen im Lamellenschmelz der Schneidezähne von Nagetieren erwartet werden, wo die HSB auf die Dicke eines einzigen Schmelzprismas ausgedünnt sind. Mikrorisse werden im Wachstum dadurch behindert, daß sie in den einzelnen HSB in unterschiedlichen Richtungen weiterlaufen müssen. Die Anpassung der Schmelzstruktur an den Selektionsdruck erfolgt über das Genom, da während der Zahnbildung keine funktionalen Kräfte auf den Zahnkeim einwirken.

4. Evolutive Aspekte der HSB

Die Dicke der HSB schwanken nach Kawai (1955) und gemäß Abb. 15 nur in engen Grenzen. Am Beispiel der Rodentia-Schneidezähne, wo eine extrem dünne Schmelzaufgabe besonders hohen Kräften ausgesetzt ist, kann eine sukzessive Ausdünnung der HSB vom multiserialen

Schmelztyp bis zum Lammellen-Schmelz erschlossen werden (Koenigswald 1980, 1985; Wahlert 1983). Sogar bei diesen extrem dünnen HSB in Nagetier-Schneidezähnen bleibt sowohl das Phänomen der Hell-Dunkel-Streifung erhalten, als auch die Aufgabelung der HSB nach dem oben beschriebenen Muster (Abb. 16). Risnes (1979) hat diese Aufgabelungen an Ratten-Schneidezähnen als Aberrationen klassifiziert. Unsere Beobachtungen an *Martes* und *Daubentonia* sowie an vielen anderen Eutheria und Marsupialia (z.B. *Vombatus ursinus* (Shaw, 1800)) belegen, daß es sich bei den Aufgabelungen um ein so weitverbreitetes Phänomen handelt, daß man es zu den diagnostischen Charakteren von HSB rechnen kann.

Obwohl HSB unter Säugetieren weitverbreitet sind, handelt es sich sicherlich nicht um eine einmalige „Erfindung“ früherer Formen. Wegen des Fehlens von HSB bei den meisten Insectivora sind sie zumindest bei den Marsupialia unabhängig (Beier 1981) und wahrscheinlich auch im Rahmen der Placentalia mehrfach entstanden.

Eine Reduktion der HSB kommt als Alternative nicht in Betracht, da das einem Festigkeitsverlust gleich käme. Wie unsere Untersuchungen an Mustelidae zeigen, besitzen sie, trotz ihrer sekundär geringen Körpergröße, noch sehr gut ausgebildete HSB. Es gibt lediglich das Beispiel der Zahnwale (Odontoceti), bei denen die Archaeoceti des Eozän wohlausgebildete HSB besaßen (Ishiyama 1984, Sahni 1984), die rezenter dagegen nicht mehr. Dabei wurde jedoch der Schmelz vollständig reduziert, so daß im Laufe der Evolution Dentinzähne entstanden sind. Deswegen ist der Verlust der HSB und z.T. auch der Schmelzprismen ein Beispiel echter Degeneration einer Struktur, die durch Funktionswandel zu erklären ist.

Wenn Hunter-Schreger-Bänder eine nahezu ideale Adaptation an die Krafteinwirkung des Kauvorganges sind, fällt es auf, daß diese HSB in der Regel keineswegs durch die Dicke des ganzen Schmelzes zu verfolgen sind. Die beiden beschriebenen Beispiele *Martes* und *Daubentonia* erleichtern zwar die Beobachtung, weil hier die HSB bis dicht unter die Zahn-Oberfläche ausgebildet sind, aber dieser Zustand ist keineswegs häufig bei Säugetier-Zähnen. In den Schneidezähnen der Rodentia (aber nicht der Lagomorpha) wird die innere Zone mit HSB von radialem Schmelz überlagert (Abb. 17), einem sehr ursprünglichen und bruchgefährdeten Schmelztyp. Bruchsicherung ist wichtig im Schmelz, aber nicht der einzige bedeutende Faktor. Auch die Resistenz gegenüber dem Abrieb ist von Bedeutung, und der Abrieb ist höher wenn die Prismen, wie in den meisten HSB, nahezu horizontal liegen. Als widerstandsfähiger hat sich der radiale Schmelz erwiesen, in dem die Prismen steil stehen (Rensberger und Koenigswald 1980; Fortelius 1984, 1985). Diese beiden sich widerstrebenden Aspekte werden in der Natur durch die räumliche Kombination von verschiedenen Schmelztypen mit unterschiedlichen mechanischen Eigenschaften in einem Schmelzmuster gelöst (Koenigswald 1980).

Danksagung. Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Förderung dieser Studien im Rahmen der Projekte Ko 617/7-1 und Pf 167/2-1. sowie Frau I. Lehnen, Darmstadt, für die Fertigung der Zeichnungen und Frau S. Watt, Kaiserslautern für die Reinschrift. Besonders sind wir Herrn Dr. G. Storch, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, zu Dank verpflichtet für die Möglichkeit, an einem Schädel von *Daubentonia* eine Schmelzprobe zu entnehmen.

Literatur

- Beier K (1981) Vergleichende Zahnuntersuchungen an *Lasiiorhinus latifrons* OWEN, 1845 und *Vombatus ursinus* SHAW, 1800. Zool Anz 207:288–299
- Boyde A (1965) The structure of developing mammalian enamel. In: Stark MV, Fearnhead RW (eds) Tooth enamel. Wright, Bristol, pp 163–194
- Boyde A (1976) Enamel structure and cavity margins. Oper Dentist 1:13–28
- Fortelius M (1984) Vertical decussation of enamel prisms in lophodont ungulates. In: Fearnhead RW, Suga S (eds) Tooth enamel, Vol. IV. Elsevier, Amsterdam, pp 427–431
- Fortelius M (1985) Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. Acta Zool Fenn 180:1–76
- Ishiyama M (1984) Comparative histology of tooth enamel in several toothed whales. In: Fearnhead RW, Suga S (eds) Tooth enamel, Vol. IV. Elsevier, Amsterdam, pp 432–436
- Kawai N (1955) Comparative anatomy of bands of Schreger. Okajimas Folia Anat Jpn 27:115–131
- Koenigswald W v (1980) Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). Abh. senckenberg Naturforsch Ges 539:1–129
- Koenigswald W v (1985) Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In: Luckett WP, Hartenberger J-L (eds) Evolutionary relationships among rodents: a multi-disciplinary analysis. Plenum, New York, pp 403–422
- Korvenkontio VA (1934) Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. Ann Zool Soc Zool Bot Fenn Vanamo, 2:1–274
- Kozawa Y (1984) The development and the evolution of mammalian enamel structure. In: Fearnhead RW und Suga S (eds) Tooth enamel Vol IV. Elsevier, Amsterdam, pp 437–441
- Lehner J, Plenk H (1936) Die Zähne. In: Möllendorff W v (ed) Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 5/3. Springer, Berlin, S 407–708
- Lester KS (1965) The bands of Schreger: The role of reflexion. Arch Oral Biol 10:361–377
- Osborn JW (1968a) Evaluation of previous assessments of prism directions in human enamel. J Dent Res 47:217–222
- Osborn JW (1968b) Directions and interrelationships of enamel prisms from the sides of human teeth. J Dent Res 47:223–232
- Osborn JW (1968c) Directions and interrelationship of prism in cuspal and cervical enamel of human teeth. J Dent Res 47:395–402
- Osborn JW (1970) The mechanism of ameloblast movement: A hypothesis. Calc Tiss Res 5:344–359
- Pfretzschner HU (in press) Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In: Proceedings of the seventh International Symposium on Dental Morphology. Mem Mus nat Hist natur, Paris
- Preiswerk G (1895) Schmelzstruktur und Phylogenie. Verh Anat Ges 9:227–231
- Rensberger JM, Koenigswald W v (1980) Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. Paleobiology 6:477–495
- Risnes S (1979) A scanning electron microscope study of aberrations in the prism pattern of rat incisor inner enamel. Am J Anat 154:419–436
- Sahni A (1984) The evolution of mammalian enamels: evidence from Multituberculata (Allotheria, extinct); primitive whales (archaeocete Cetacea) and early rodents. In: Fearnhead RW, Suga S (eds) Tooth enamel, Vol. IV. Elsevier, Amsterdam, pp 457–461
- Shellis P, Poole DFG (1979) The arrangement of prisms in the enamel of the anterior teeth of Aye-Aye. Scan Electron Microsc 11:497–506
- Wahlert JH (1983) Multiserial enamel and the antiquity of hystricognath rodents (abstract). Am Soc Mamm 63rd annual meeting, Gainsville.

Eingegangen am 27. Dezember 1985