

Aus dem Institut für Anatomie  
der Universitätsmedizin der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Phylogenese und Ontogenese des Organum orobasale  
(Ackerknecht-Organ)

-

Eine systematische Literaturstudie über ein ungewöhnliches Organ der Mundhöhle

Inauguraldissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades der  
Zahnmedizin  
der Universitätsmedizin  
der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Vorgelegt von

Moritz Stäber  
aus Wittlich

Mainz, 2023

Wissenschaftlicher Vorstand:

1. Gutachter:

2. Gutachter:

Tag der Promotion:

13. April 2023

Teile dieser Arbeit wurden als Poster vorgestellt:

**Staeber M**, Storsberg SD, Schumann S (2022) The orobasal organ (of Ackerknecht) in mammals – evolutionary considerations about a neglected organ. 116<sup>th</sup> Annual Meeting of the Anatomische Gesellschaft: Posternummer 076.

Meinen Eltern in Liebe gewidmet

# Inhaltsverzeichnis

I.	Abkürzungsverzeichnis.....	V
II.	Abbildungsverzeichnis.....	VI
III.	Tabellenverzeichnis.....	VII
1	Einleitung.....	8
1.1	Rudimentäre Organe und Atavismen.....	8
1.2	Mikroskopischer Aufbau der Mundhöhle.....	9
1.3	Rudimentäre Organe der Mundhöhle.....	11
1.4	Ackerknecht-Organ (Organum orobasale).....	12
1.5	Eberhard Ackerknecht.....	14
1.6	Systematik der Säugetiere.....	14
2	Ziel der Dissertation.....	17
3	Material und Methoden.....	18
3.1	Ablauf der systematischen Literaturrecherche.....	18
3.2	Systematische Auswertung.....	19
4	Ergebnisse.....	20
4.1	Untersuchte Literatur.....	20
4.2	Veröffentlichungszeitraum.....	22
4.3	Sprache der Veröffentlichungen.....	22
4.4	Anzahl und Alter der untersuchten Individuen.....	23
4.5	Geschlecht der untersuchten Individuen.....	24
4.6	Taxonomie der untersuchten Individuen.....	27
4.7	Untersuchte Primates.....	31
4.8	Untersuchungen bei <i>Homo sapiens</i> .....	34
5	Diskussion.....	36
6	Zusammenfassung.....	42
7	Literaturverzeichnis.....	43
8	Danksagung.....	50
9	Tabellarischer Lebenslauf.....	51

## I. Abkürzungsverzeichnis

%	Prozent
Abb.	Abbildung
bzw.	beziehungsweise
Dr. med. vet.	Doctor medicinae veterinariae [Doktor der Tiermedizin]
et al.	et alia [und andere]
Gl.	Glandula [Drüse]
Gll.	Glandulae [Drüsen]
k.A.	keine Angabe(n)
M.	Musculus [Muskel]
N.	Nervus [Nerv]
PRISMA	Preferred Reporting Items for Systemtic Reviews and Meta-Analyses
Tab.	Tabelle
z.B.	zum Beispiel

## II. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Ackerknecht-Organ eines zweieinhalbjährigen Hengstes.....	13
Abbildung 2: Systematik der Mammalia.....	15
Abbildung 3: Fließschema über die systematische Literaturrecherche zum Thema Ackerknecht-Organ. ....	18
Abbildung 4: Zeitliche Übersicht der Veröffentlichungen über das Ackerknecht-Organ. ....	22
Abbildung 5: Anzahl und Alter der untersuchten Individuen. ....	24
Abbildung 6: Geschlechterverteilung der untersuchten Individuen. ....	25
Abbildung 7: Geschlechtsdimorphismus im Auftreten des Ackerknecht-Organ. ....	26
Abbildung 8: Vorkommen des Ackerknecht-Organ in der Klasse der Säugetiere.....	30
Abbildung 9: Vorkommen des Ackerknecht-Organ bei Primates. ....	33
Abbildung 10: Prozentuale Verteilung des Ackerknecht-Organ bei prä- und postnatalen Menschen.....	35
Abbildung 11: Prä- und postnatales Vorkommen des Ackerknecht-Organ beim Menschen. .....	35
Abbildung 12: Potenzielles Ackerknecht-Organ eines 61-jährigen Körperspenders.....	40

III. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht über die Primärarbeiten zum Ackerknecht-Organ..... 21

Tabelle 2: Untersuchung des Ackerknecht-Organs bei *Homo sapiens*..... 34

## 1 Einleitung

### 1.1 Rudimentäre Organe und Atavismen

Als rudimentäre Organe werden Strukturen bezeichnet, die bei Lebewesen im Laufe der Evolution ihre ursprüngliche Funktion aufgrund von veränderten Lebensweisen verloren haben. Zwar können rudimentäre Organe weiterhin bestimmte Aufgaben erfüllen, die Ausübung ihrer ursprünglichen Hauptfunktion ist allerdings nicht mehr möglich (Kutschera 2008).

Als Beispiele für rudimentäre Organe können die Beckenknochen bei Walen aufgeführt werden. Diese dienten ursprünglich als Träger für die Hinterextremitäten, heute stellen sie lediglich Ansatzstellen der Beckenbodenmuskulatur dar. Die Augen einiger unterirdisch lebender Tiere, z.B. die des europäischen Maulwurfes (*Talpa europaea*), werden ebenfalls als rudimentäre Organe betrachtet. Die Bestandteile der Augen sind zwar noch vorhanden, können aber aufgrund ihrer inkongruenten Anordnung zueinander die Sehfähigkeit nicht gewährleisten (Storch *et al.* 2013).

Als Atavismen werden zufällig wiederauftretende anatomische Merkmale bei Lebewesen bezeichnet, die sich im Laufe der Evolution zurückgebildet haben (Lehmann 2014). Beispiele für Tiere mit Atavismen sind dreizehige Pferde (Storch *et al.* 2013) oder Schlangen, die verkümmerte Extremitäten besitzen (Rieppel 1984).

Auch der Mensch weist rudimentäre Organe und Atavismen auf, die im Folgenden exemplarisch vorgestellt werden sollen.

Als Plicae semilunares conjunctivae werden die halbmondförmigen Bindehautfalten im nasalen Augenwinkel bezeichnet, die die Konjunktiva mit der Karunkel verbinden (Dartt 2006). Bei höheren Primaten, zu denen auch der Mensch gehört, weisen sie keine Funktion mehr auf und verbleiben als Rudiment der bei fast allen anderen Säugetieren vorhandenen Nickhaut (Murube 2009). Die Nickhaut dient diesen Säugetieren zur Verteilung von Tränenflüssigkeit und dem Schutz des Augapfels (Williams und Miller 2006). Ebenso wie der Plica semilunaris conjunctivae werden dem Organum vomeronasale (Jacobson-Organ oder Vomeronasalorgan) des Menschen Eigenschaften eines rudimentären Organs zugeschrieben. Das Vomeronasalorgan wurde erstmalig im Jahre 1703 von dem niederländischen Chirurgen und Anatomen Frederik Ruysch beim Menschen als Vertiefung der Nasenschleimhaut im vorderen Nasenseptum entdeckt (Knecht *et al.* 2003). Während bei vielen Säugetieren die Funktion des Vomeronasalorgans bereits beschrieben wurde, ist sie beim Menschen

noch ungeklärt. Es wird vermutet, dass es eine Rolle in der Verarbeitung von Pheromonen (Døving und Trotier 1998) und damit verbundenen Hormon- und Verhaltensveränderungen bei Menschen spielen könnte (Knecht *et al.* 2003). Das Vomeronasalorgan setzt sich aus Drüsen, Blutgefäßen, Bindegewebe und dem Ductus vomeronasalis zusammen (Salazar *et al.* 1997). Während beim menschlichen Embryo ein Ductus vomeronasalis nachgewiesen werden kann, gibt es bei adulten menschlichen Individuen unterschiedliche Auffassungen bzw. Angaben über die Häufigkeit und Ausprägung seines Auftretens. Dies erklärt sich durch die Anwendung unterschiedlicher diagnostischer Verfahren (z.B. anteriore Rhinoskopie oder Endoskopie) (Knecht *et al.* 2003). In den Untersuchungen von Knecht *et al.* konnte bei 65% der untersuchten Probanden ein unilateral ausgebildeter Ductus vomeronasalis festgestellt werden. 41% dieser Probanden zeigten sogar eine bilaterale Ausprägung (Knecht *et al.* 2003). Als Beispiele von Atavismen bei Menschen können die Vollbehaarungen des gesamten Körpers (Hypertrichose) oder die Bildung von mehr als zwei Papillae mammae genannt werden (Storch *et al.* 2013).

## 1.2 Mikroskopischer Aufbau der Mundhöhle

Die Mundhöhle lässt sich in einen Mundvorhof (Vestibulum oris), eine Haupthöhle (Cavum oris proprium) und die Schlundenge (Isthmus faucium) einteilen (Ptok *et al.* 2016). Die Lippen, Wangen, Alveolarfortsätze und Zähne bilden die Begrenzungen des Vestibulum oris. Lingual und palatinal der oberen und unteren Zahnreihe folgt die Cavitas oris propria. Das Dach der Cavitas oris propria bilden der harte und weiche Gaumen (Palatum durum bzw. molle). Das weiche Diaphragma oris, welches größtenteils vom M. mylohyoideus gebildet wird, bildet den Boden der Mundhöhle. Der Isthmus faucium stellt die Verbindung zum Oropharynx her. Die Mundhöhle ist von Schleimhaut ausgekleidet. Eine Ausnahme stellen dabei die Zahnkronen dar (Claassen 2018).

Die Schleimhaut der Mundhöhle lässt sich aufgrund unterschiedlicher Beanspruchungen in drei Schleimhauttypen untergliedern, es werden die mastikatorische, die auskleidende und die spezialisierte Mundschleimhaut unterschieden (Orban und Sicher 1945). Die mastikatorische Schleimhaut, die am meisten mechanisch beansprucht wird und unverschieblich auf ihrer Unterlage befestigt ist, findet sich im Bereich des Zahnfleisches und des harten Gaumens. Ihr Epithel besteht aus mehrschichtig verhorntem Plattenepithel, welches para- oder

orthokeratinisiert sein kann (Lüllmann-Rauch und Asan 2015). Die Ortho- bzw. Parakeratinisierung des Epithels unterscheidet sich in ihrem Schichtaufbau. Während orthokeratinisiertes mehrschichtiges Plattenepithel aus den vier Schichten Stratum basale, spinosum, granulosum und corneum besteht, fehlt dem parakeratinisierten mehrschichtigen Plattenepithel ein Stratum granulosum. Orthokeratinisiertes mehrschichtiges Plattenepithel ist mechanisch widerstandsfähiger (Steiniger *et al.* 2010). Eine auskleidende Schleimhaut befindet sich im Bereich von Lippen, Wangen, Mundboden, Zungenunterseite und weichem Gaumen. Ihr Plattenepithel ist mehrschichtig unverhornt. Die spezialisierte Schleimhaut, die auf dem Zungenrücken lokalisiert ist, enthält Zungenpapillen für Tast-, Geschmacks- und Temperaturwahrnehmung (Lüllmann-Rauch und Asan 2015).

Die Alveolarschleimhaut geht in das Zahnfleisch (Gingiva) über. Den Übergang, an dem die alveoläre Mundschleimhaut (Mukosa) in die befestigte (attached) Gingiva übergeht, bezeichnet man als mukogingivale Grenzlinie (Hellewege 2018). Die befestigte Gingiva ist stets verhornt (meist parakeratinisiert). Von der mukogingivalen Grenzlinie aus reicht die Gingiva bis zum Margo gingivalis (Gingiva-Rand). Zahnwärts des Margo gingivalis befindet sich der Sulcus gingivalis, eine ca. 0,5 mm tiefe Rinne, deren Wand vom oralen Sulkusepithel begrenzt ist (Lüllmann-Rauch und Asan 2015; Müller 2012). Ein weiterer histologischer Unterschied zwischen Alveolarschleimhaut und Gingiva liegt in der Verzahnung des Epithels. Im Gegensatz zur Alveolarschleimhaut ist die Gingiva unverschieblich mit der Lamina propria verbunden. Die Alveolarschleimhaut ist aufgrund von vielen elastischen Fasern in der Lamina propria gegenüber dem Knochen verschieblich (Steiniger *et al.* 2010).

Die Speicheldrüsen der Mundhöhle sind exokrine Drüsen. Ihr Aufbau lässt sich in ein Endstück, welches für die Sekretproduktion verantwortlich ist, und das Gangsystem, bestehend aus Schaltstück, Streifenstück und Ausführungsgang unterscheiden. Die Aufgabe des Gangsystems liegt in der Modifikation und im Abfluss des Sekrets. Die Speicheldrüsen der Mundhöhle lassen sich in kleine und große Speicheldrüsen unterscheiden. Zu den kleinen Speicheldrüsen (Glandulae salivariae minores) zählen beispielsweise die Spüldrüsen der Geschmackspapillen (Ebner-Spüldrüsen), welche rein serös sind, sowie die mukösen oder gemischten Drüsen im Bereich der Lippen (Gll. labiales), der Wangen (Gll. buccales), des Gaumens (Gll. palatinae) und des Rachens (Gll. pharyngeae). Zu den großen Speicheldrüsen (Glandulae salivariae majores) zählen die rein seröse Ohrspeicheldrüse (Gl. parotidea), die

seromuköse Unterkieferspeicheldrüse (Gl. submandibularis) und die mukoseröse Unterzungenspeicheldrüse (Gl. sublingualis) (Welsch und Deller 2018).

### 1.3 Rudimentäre Organe der Mundhöhle

Auch die Mundhöhle des Menschen und ihre Grenzstrukturen enthalten rudimentäre Organe. Als Beispiele können das juxtaorale Organ, die Rugae palatinae sowie die Plicae fimbriatae linguae genannt werden.

Das juxtaorale Organ (Organum juxtaorale) wurde erstmals im Jahre 1885 vom dänischen Anatomen Johan Henrik Chievitz als dünne longitudinale Epithelformationen in der Nähe des Ausführungsganges der Glandula parotidea (Ductus parotideus) in menschlichen Embryonen entdeckt (Suárez-Quintanilla *et al.* 2020). Beim erwachsenen Menschen wurde es 1953 erstmals als ein regelmäßig auftretendes Organ beschrieben (Zenker und Halzl 1953). Die Funktion des Organum juxtaorale ist bis heute nicht abschließend geklärt, diskutiert wird aufgrund der engen Beziehung zum N. buccalis eine Rezeptorfunktion. Obwohl seine Funktion unbekannt ist, ist die Kenntnis der Existenz dieser Struktur von klinischer Bedeutung, da das juxtaorale Organ mit pathologischen Strukturen wie Tumoren verwechselt werden kann (Benninghoff und Fleischhauer 1985).

Die Rugae palatinae (Plicae palatinae transversae) treten am Palatum durum als quer verlaufende Wellungen der Schleimhaut auf (Sanderink *et al.* 2022). Im Vergleich zu anderen Säugetieren ist die Anzahl und Ausprägung der Rugae palatinae beim Menschen gering. Im Laufe der menschlichen Evolution sind die Rugae palatinae degeneriert (Dohke und Osato 1994). Während sie bei anderen Säugetieren eine essentielle Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme haben (Barten der Bartenwale, Gaumenstaffel der Huftiere) (Retzius 1906), wirken sie beim Menschen unterstützend beim Kauen und bei der Artikulation (Mattoo und Arora 2014).

Die Plicae fimbriatae linguae finden sich an der Facies inferior linguae als gelappte Längsfalten. Evolutionär stellen sie vermutlich den Rest einer Unterzunge, wie sie beispielsweise bei Lemuren ausgebildet ist, dar (Greig 1925). Beim Menschen können sie ebenfalls stark ausgebildet sein (Benninghoff und Fleischhauer 1985) und in diesem Zusammenhang mit Mundhöhlenpathologien verwechselt werden (Bruch und Treister 2010).

Während diese Beispiele von rudimentären Organen in der Mundhöhle bereits einer Vielzahl von wissenschaftlichen Untersuchungen unterzogen wurden, ist das Ackerknecht-Organ beim Menschen weitestgehend vernachlässigt worden.

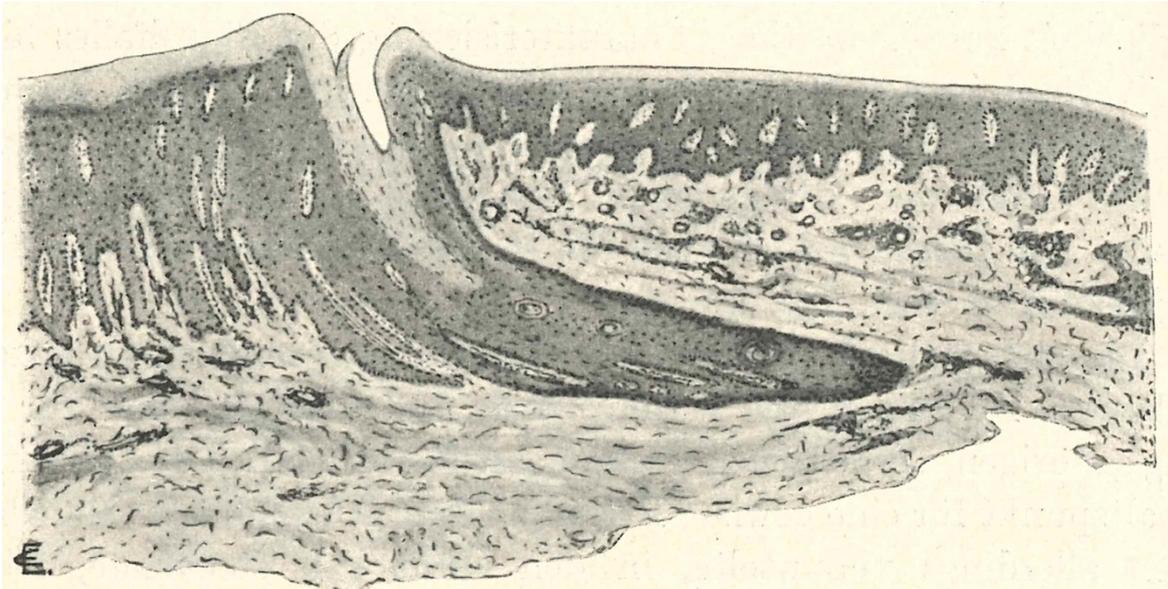
#### 1.4 Ackerknecht-Organ (Organum orobasale)

Der Name Ackerknecht-Organ bezieht sich auf den Entdecker und deutschsprachigen Veterinäranatomen Eberhard Ludwig August Ackerknecht. Im „Wörterbuch der Veterinärmedizin“ von 1991 (Wiesner und Ribbeck 1991) wird ebenso die lateinische Bezeichnung Organum orobasale, die Aufschluss über die Lokalisation des Organs gibt, geführt (Schneider 2001).

Während seiner akademischen Zeit in Zürich fiel Ackerknecht im Jahre 1912 bei der Untersuchung an Kiefern von Pferden das „regelmäßige Vorhandensein zweier eigentümlicher, oft symmetrisch, oft ungleich ausgebildeter Öffnungen auf, welche im Unterkiefer je hinter I<sub>1</sub> [...] in der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens ihren Sitz haben“ (Ackerknecht 1912) auf.

In insgesamt drei Veröffentlichungen von Ackerknecht wurden nicht nur Pferde, sondern auch Maultiere, Esel, Rinder, Ziegen, Schafe, Rehe, Schweine, Hunde, Katzen und jeweils ein Exemplar eines Schnabeltiers und eines Gürteltiers untersucht. Sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch beschrieb Ackerknecht das Vorhandensein, die Lage, die Form und die Symmetrie dieser Epithelformation (Schneider 2001).

Ackerknechts histologische Aufarbeitung des Organum orobasale beim Pferd, bei welchem seinen Untersuchungen zu Folge das Organ am besten ausgebildet ist, ergab „einen blind endenden Gang mit unterschiedlich stark eingestülptem Epithel, welches verschieden reichlich entwickelt ist und sich im Bogen zungenwärts in die Schleimhaut einschiebt“ (Abb. 1) (Ackerknecht 1912).



**Abbildung 1: Ackerknecht-Organ eines zweieinhalbjährigen Hengstes.** Das Ackerknecht-Organ präsentiert sich als epithelialer Zapfen, der sich zwischen Gingiva (links im Bild) und auskleidender Mundschleimhaut (rechts im Bild) in die Lamina propria vorschiebt. Das Oberflächenepithel am Ackerknecht-Organ ist eingesenkt. Entnommen aus: (Ackerknecht 1912).

Keller vergleicht das Ackerknecht-Organ in seiner Veröffentlichung „Über ein rudimentäres Epithelorgan im präfrenularen Mundboden der Säugetiere“ mit der bei Reptilien auftretenden Glandula sublingualis anterior. Die Lage der vorderen Drüsenpakete stimmt laut Keller mit der des Ackerknecht-Organ überein (Keller 1922). Oppel beschreibt die Glandula sublingualis anterior bei Lacertiden (Echte Eidechsen) als eine Speicheldrüse, die „unpaar in der Mittellinie dicht hinter den Zähnen des Unterkiefers“ beginnt und „mit zahlreichen Ausführungsgängen zunächst in der Mittellinie und zu den beiden Seiten derselben in eine Furche“ mündet (Oppel 1900). Ein Zusammenhang zwischen der Glandula sublingualis anterior und dem Ackerknecht-Organ wird von Fahrenholz dagegen kritisch bewertet, da es seiner Meinung nach nicht möglich sei, „Homologien einzelner Drüsen bei unterschiedlichen Wirbeltierklassen zu suchen“ (Bolk *et al.* 1937). Zudem findet sich beim Menschen an der besagten Stelle ebenfalls eine kleine Speicheldrüse, die Glandula incisiva (Bolk *et al.* 1937).

Eine Funktion des Ackerknecht-Organ ist bis zum heutigen Zeitpunkt nicht bekannt.

## 1.5 Eberhard Ackerknecht

Eberhard Ludwig August Ackerknecht (1883-1968) studierte von 1902 bis 1906 Veterinärmedizin an der Tierärztlichen Hochschule Stuttgart. Nach Abschluss seines Studiums arbeitete er am Pathologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule Stuttgart unter Friedrich Lüpke. 1911 wechselte Ackerknecht als Prosektor an das Veterinär-Anatomische Institut Zürich unter der Leitung von Otto Zietzschmann (Schneider 2001).

Ebenfalls 1911 wurde Ackerknecht mit der Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Marks der Röhrenknochen beim Pferd“ mit Auszeichnung zum Dr. med. vet. promoviert (Schneider 2001).

Drei Jahre später habilitierte er sich mit der Schrift „Die Papillarmuskel des Herzens. Untersuchungen am Carnivorenherzens“. 1933 erhielt Ackerknecht einen Ruf an das Veterinär-anatomische Institut Leipzig, dem er folgte. 1945 kehrte er nach Zürich zurück, und erhielt 1952 einen Ruf nach Berlin. Bis zu seiner Emeritierung 1954 leitete Ackerknecht das Veterinär-anatomische Institut der Freien Universität Berlin (Boschung 2001).

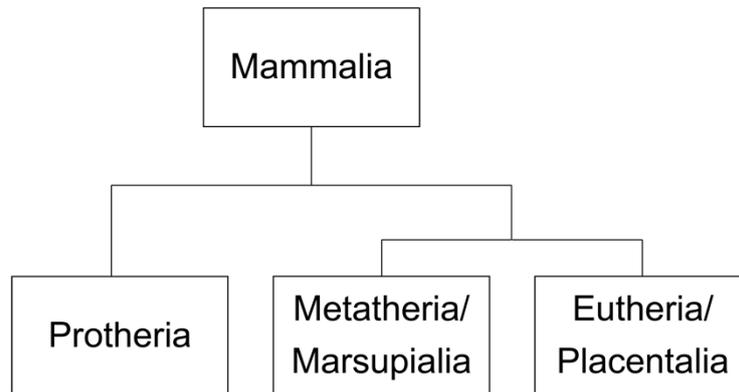
Während seiner akademischen Laufbahn betreute Ackerknecht zwei Habilitationen und 73 Dissertationen, darunter vier Dissertationen, die sich mit dem Ackerknecht-Organ auseinandergesetzt haben: Keller, Ackermann, Eberle und Tanner (Keller 1922; Ackermann 1924; Eberle 1925-26; Tanner 1926).

## 1.6 Systematik der Säugetiere

Da sich die Untersuchungen am Ackerknecht-Organ auf verschiedene Säugetiere beziehen, soll im Folgenden die Systematik der Säugetiere vorgestellt werden.

Die Säugetiere (Mammalia) sind Wirbeltiere (Vertebrata), die ihre Jungtiere mit Milch säugen, eine konstante Körpertemperatur aufweisen und ein Haarkleid sowie drei Gehörknöchelchen besitzen (Thenius 2007).

Die Klasse Mammalia lässt sich in die Unterklassen Protheria (Ursäuger), Metatheria bzw. Marsupialia (Beuteltiere) und Eutheria bzw. Placentalia (Höhere Säugetiere) unterteilen (Abb. 2) (Wilson und Reeder 2005).



**Abbildung 2: Systematik der Mammalia.** Die Klasse Mammalia gliedert sich in die Unterklassen Protheria, Methatheria und Eutheria. Metatheria und Eutheria können gemeinsam als Schwestertaxon Theria den Protheria gegenübergestellt werden.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Protheria ist bis heute nicht abschließend geklärt. Fest steht allerdings, dass die Ursäuger lange vor ihrer Schwestergruppe Theria (Marsupialia und Placentalia) entstanden sind. Von den Protheria sind gegenwärtig nur noch das Schnabeltier und der Ameisenigel, die der einzigen Ordnung Monotremata zugehörig sind, in Australien, Neuguinea und Tasmanien vertreten (Thenius 2007).

Die Theria unterscheiden sich von den eierlegenden (oviparen) Protheria durch ihre Viviparie, die Frühentwicklung der Theria findet also im Mutterleib statt. Die Marsupialia (Beuteltiere) unterscheiden sich von den Placentalia dadurch, dass die Jungen der Marsupialia nach kurzer Tragezeit in einem sehr unreifen Zustand geboren werden (Westheide und Rieger 2015). Aufgrund ihrer heutigen Verbreitung, die sich auf die Kontinente Amerika und Australien beschränkt, untergliedert man die Unterklasse der Marsupialia in die Überordnung Ameridelphia (in Süd-, Mittel- und Nordamerika heimischen Beuteltiere) und Australidelphia (in Australien heimische Beuteltiere). Zur Überordnung Ameridelphia gehören die beiden Ordnungen Didelphimorphia (Beutelrattenartige) und Paucituberculata.

Die Australidelphia lassen sich in die Ordnungen Microbiotheria, Notoryctemorphia (Beutelmulle), Dasyuromorphia (Raubbeutlerartige), Peramelemorphia (Nasenbeutler) und Diprotodontia untergliedern.

Die Placentalia (Höhere Säugetiere) sind mit 94 % aller heutzutage lebenden Arten die dominierende Unterklasse der Säugetiere. Sie besiedeln alle Lebensräume auf allen Kontinenten. Eine Besonderheit ist, dass die Eutheria als einzige Unterklasse

Ordnungen stellen, die ausschließlich wasserlebend oder aktiv flugfähig sind (Cetacea und Chiroptera) (Westheide und Rieger 2015). Die Placentalia lassen sich in die Überordnungen Afrotheria, Xenarthra (Nebengelenktiere), Euarchontoglires und Laurasiatheria untergliedern. Die Ordnungen der Afrotheria sind: Afrosoricida (Tenrekartige), Macroscelidea (Rüsselspringer), Tubulidentata (Röhrenzähler), Hyracoidea (Schliefer), Proboscidea (Rüsseltiere) und Sirenia (Seekühe). Während sich die Xenarthra in die Ordnungen Cingulata (gepanzerte Nebengelenktiere) und Pilosa (Zahnarne) untergliedern lassen, gehören die Ordnungen Scandentia (Spitzhörnchen), Dermoptera (Riesengleiter), Primates (Primaten), Rodentia (Nagetiere) und Lagomorpha (Hasenartige) zur Überordnung Euarchontoglires. Die letzte und größte Überordnung der Placentalia, die Laurasiatheria, lässt sich in die Ordnungen Eulipotyphla (Insektenfresser), Chiroptera (Fledertiere), Pholidota (Schuppentiere), Carnivora (Raubtiere), Perissodactyla (Unpaarhufer), Artiodactyla (Paarhufer) und Cetacea (Wale) untergliedern.

## **2 Ziel der Dissertation**

Ziel der vorliegenden Dissertation ist die Durchführung einer systematischen Literaturstudie über das Ackerknecht-Organ.

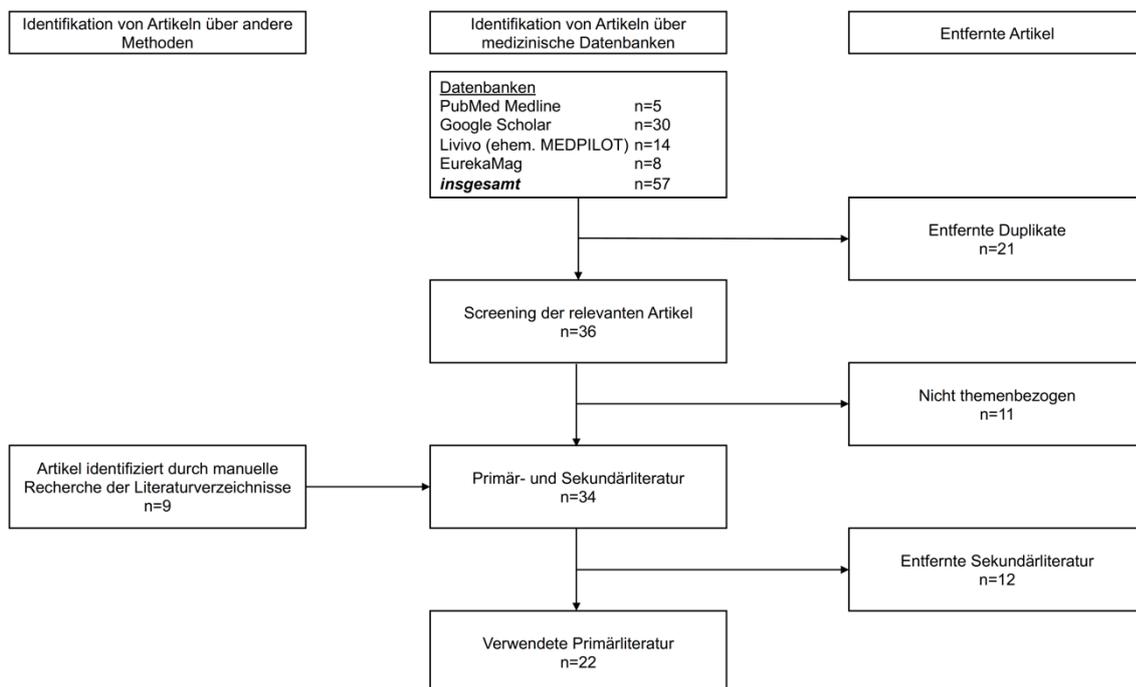
Im Detail sollen dabei insbesondere folgende Aspekte ausgewertet werden:

1. Welche Originalarbeiten wurden über das Ackerknecht-Organ bislang veröffentlicht?
2. Welche Spezies und wie viele Individuen wurden in diesen Publikationen bezüglich des Ackerknecht-Organ untersucht?
3. Kommt das Ackerknecht-Organ beim Menschen vor?
4. Wie entwickelt sich das Ackerknecht-Organ?

### 3 Material und Methoden

#### 3.1 Ablauf der systematischen Literaturrecherche

Zum Thema Ackerknecht-Organ wurde im Zeitraum von Dezember 2020 bis Dezember 2021 eine systematische Literaturrecherche, angelehnt an das PRISMA 2020 Flow Statement, auf den Datenbanken PubMed Medline, Google Scholar, Livivo (ehemals MEDPILOT) und EurekaMag durchgeführt (Abb. 3).



**Abbildung 3: Fließschema über die systematische Literaturrecherche zum Thema Ackerknecht-Organ.**

Für die Literaturrecherche wurden in der Datenbank PubMed Medline folgende Suchbegriffe verwendet und mit den Bool'schen Operatoren AND und OR verknüpft: (Ackerknecht AND organ) OR (Ackerknecht'sches AND organ) OR (organ AND of AND Ackerknecht) OR (Organ AND von AND Ackerknecht) OR (organum AND orobasale) OR (Ackerknecht'schen AND Organs). In den Datenbanken Google Scholar und Livivo wurden folgende Suchbegriffe verwendet: "Ackerknecht organ" OR "Ackerknecht'sches organ" OR "organ of Ackerknecht" OR "Ackerknecht Organ" OR "Organ von Ackerknecht" OR "organum orobasale" OR "Ackerknecht'schen Organs".

In der Datenbank EurekaMag wurde der Suchbegriff: Ackerknecht AND organ verwendet. Der Zeitraum des Erscheinens der Veröffentlichungen wurde nicht eingegrenzt.

Insgesamt wurden über PubMed Medline fünf Artikel, über Google Scholar 30 Artikel, über Livivo 14 Artikel und über EurekaMag acht Artikel zum Thema Ackerknecht-Organ gefunden.

Nach Gegenüberstellung der 57 Artikel wurden 21 Duplikate entfernt. Die verbliebenen 36 Artikel wurden im Anschluss auf ihre Brauchbarkeit untersucht. Von den 36 Artikeln konnten acht Artikel als Volltext sofort über Google Scholar online abgerufen werden. Die übrigen 28 Artikel konnten weder als Abstract noch als Volltext online abgerufen werden und mussten manuell über die Bibliothek der Johannes Gutenberg-Universität als Volltext bezogen werden. Nach abgeschlossenem Volltext-Screening konnten elf nicht themenbezogene Artikel entfernt werden. Übrig blieben nach Entfernung der elf nicht themenbezogenen Artikel und Ergänzung von neun Artikeln, die durch manuelle Recherche der Literaturverzeichnisse identifiziert und über die Bibliothek der Johannes Gutenberg-Universität als Volltext bezogen wurden, 34 Primär- und Sekundärartikel. Als Primärartikel wurden Publikationen definiert, in denen die Autorinnen und Autoren eigene makroskopische und / oder mikroskopische Untersuchungen am Ackerknecht-Organ durchgeführt haben. Auf Grundlage dieser Definition konnten zwölf Sekundärarbeiten entfernt werden.

### 3.2 Systematische Auswertung

Die verbleibenden 22 Primärarbeiten wurden systematisch auf folgende Fragen hin untersucht:

- Welche Spezies wurden untersucht?
- Wie viele Individuen der einzelnen Spezies wurden untersucht?
- In wie vielen Fällen konnte ein Ackerknecht-Organ makroskopisch und / oder mikroskopisch nachgewiesen werden?
- Welches Geschlecht hatten die einzelnen untersuchten Individuen?
- Handelte es sich um pränatale oder postnatale Individuen?

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Untersuchte Literatur

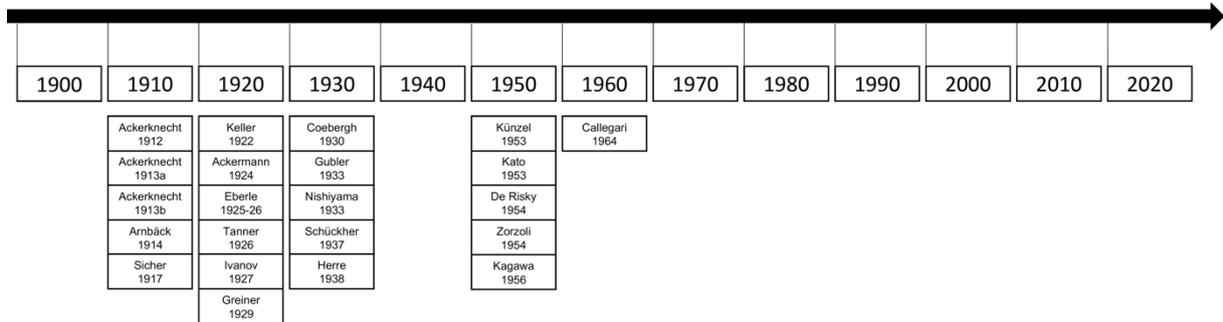
Insgesamt standen für die Auswertung 22 Primärarbeiten zur Verfügung (Tab. 1).

Autor	Jahr	Titel	Zeitschrift	Sprache
Ackerknecht, E.	1912	Ein eigenartiges Organ im Mundhöhlenboden der Säugetiere	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Ackerknecht, E.	1913	Neue Beobachtungen im präfrenularen Mundabschnitt von Säugetieren	Berliner tierärztliche Wochenschrift	Deutsch
Ackerknecht, E.	1913	Zur Topographie des präfrenularen Mundhöhlenbodens vom Pferde; zugleich Feststellungen über das regelrechte Vorkommen parakarunkulären Tonsillengewebes (Tonsilla sublingualis) und einer Glandula paracaruncularis beim Pferde	Archiv für Anatomie und Physiologie	Deutsch
Arnbäck-Christie-Linde, A.	1914	Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu den Säugetieren	Morphologisches Jahrbuch	Deutsch
Sicher, H.	1917	Die Entwicklung des Gebisses vom <i>Talpa europea</i>	Anatomische Hefte	Deutsch
Keller, E.	1922	Über ein rudimentäres Epithelorgan im präfrenularen Mundboden der Säugetiere	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Ackermann, O.	1924	Neues über das Vorkommen des Ackerknecht'schen Organs in der Säugetierreihe	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Eberle, W.	1925-26	Zur Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Tanner, C.	1926	Die Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs beim Schaf	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Ivanov, I.; Hbahob, D.	1927	Развитие органа Аckerknecht'a у крупного рогатого скота	Repts Siberian Vet Inst Omsk Ussr	Russisch
Greiner, E.	1929	Zur Entwicklungsgeschichte des Gebisses von <i>Tarsius spectrum</i>	Zeitschrift für anatomische Entwicklungsgeschichte	Deutsch

Coebergh, H.	1930	Das Organ von Ackerknecht bei Bradypodidae	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Gubler, R.	1933	Die Mundbodenorgane des Wildschweines	Anatomischer Anzeiger	Deutsch
Nishiyama, Y.	1933	Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs	Keizyo journal of medicine	Deutsch
Schückher, R.	1937	Embryologische Untersuchung über das Ackerknechtsche Organ bei Ratte und Mensch	Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung	Deutsch
Herre, W.; Metzdorff, H.	1938	Über das Ackerknechtsche Organ einiger Primaten	Zoologischer Anzeiger	Deutsch
Künzel, E.	1953	Das Ackerknecht'sche Organ beim Syrischen Goldhamster	Berliner und Münchner tierärztliche Wochenschrift	Deutsch
Kato, K.	1953	人胎児の歯牙の初期発生, 特に歯堤と唇溝堤の成立機転に関する発生学的研究	Shigaku	Japanisch (englischer Abstract)
De Risky, S.	1954	Rilievi sull'organo di Ackerknecht nella specie umana	Rassegna odontotecnica	Italienisch
Zorzoli, E.	1954	Contributo allo studio dell'organo di Ackerknecht negli animali e nell'uomo	Biologica Latina	Italienisch
Kagawa, G.	1956	人の歯牙の発生の最初期に就いて.	Archivum histologicum japonicum	Deutsch (Titel und Zusammenfassung in japanisch)
Callegari, E.; Sagri, PD.	1964	Sullo svolgimento dell'Organo di Ackerknecht in Bos taurus	Archivio Italiano di Anatomia e di Embriologia	Italienisch

**Tabelle 1: Übersicht über die Primärarbeiten zum Ackerknecht-Organ.**

## 4.2 Veröffentlichungszeitraum



**Abbildung 4: Zeitliche Übersicht der Veröffentlichungen über das Ackerknecht-Organ.** Die erste Originalarbeit wurde 1912 veröffentlicht, die letzte 1964.

Insgesamt erstreckt sich der Veröffentlichungszeitraum der Originalarbeiten von 1912 bis 1964 (Abb. 4). Die erste Untersuchung zum Ackerknecht-Organ wurden 1912 vom späteren Namensgeber Eberhard Ackerknecht veröffentlicht. Die letzte veröffentlichte Primärarbeit zu diesem Thema stammt aus dem Jahre 1964 von Emilio Callegari und Pier Domenico Sagri. In den Jahren 1939 bis 1953 wurden keine Originalarbeiten über das Ackerknecht-Organ veröffentlicht.

## 4.3 Sprache der Veröffentlichungen

17 der 22 Primärarbeiten wurden, bezogen auf den Haupttext, auf Deutsch verfasst (77,3 %). Drei Primärarbeiten zum Ackerknecht erschienen auf Italienisch (13,6 %), eine auf Japanisch (4,5 %) und eine auf Russisch (4,5 %) (Tab. 1).

#### 4.4 Anzahl und Alter der untersuchten Individuen

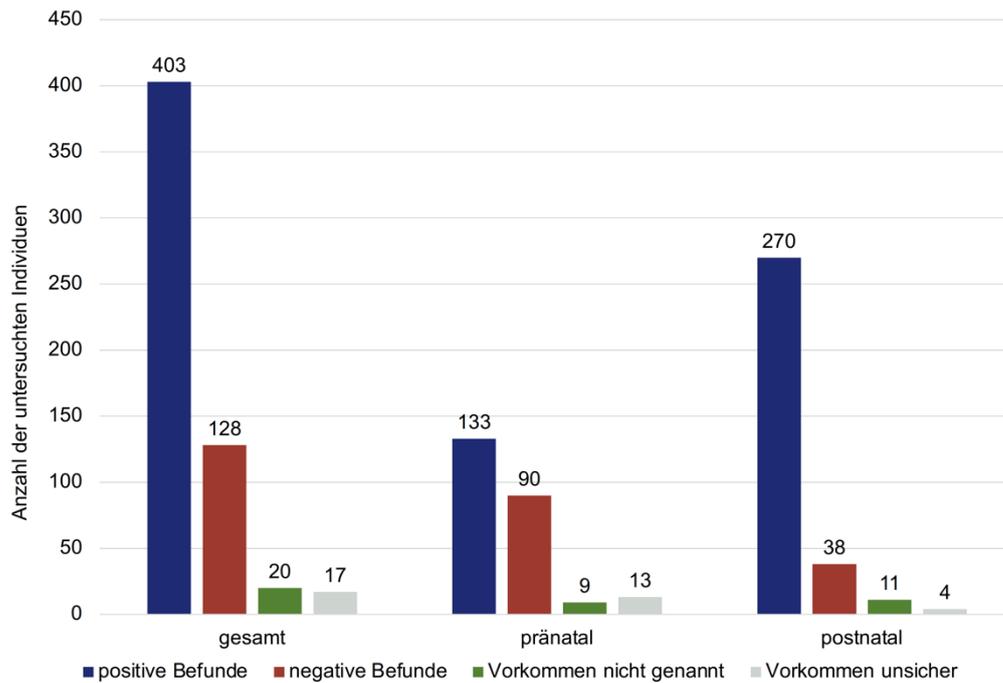
Insgesamt wurden in den 22 veröffentlichten Primärarbeiten mindestens 568 Individuen auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Da in vier Publikationen (Ackerknecht 1912; Nishiyama 1933; Künzel 1953; Callegari und Sagri 1964) die Fallzahl bei einigen Untersuchungen nicht angegeben wurde, konnte lediglich eine Mindestanzahl bestimmt werden, jedoch keine absolute Anzahl.

Das Ackerknecht-Organ wurde bei den einzelnen Individuen entweder zweifelsfrei nachgewiesen (positive Befunde), seine Existenz zweifelsfrei ausgeschlossen (negative Befunde) oder sein Vorhandensein war unsicher (Vorkommen unsicher). In einigen Fällen wurde nicht näher auf das Vorhandensein oder Fehlen des Ackerknecht-Organs eingegangen (Vorkommen nicht genannt). Bezogen auf die 568 untersuchten Individuen, die in der Literatur identifiziert werden konnten, wurde das Ackerknecht-Organ bei 403 Individuen sicher nachgewiesen, was 71 % der Fälle entspricht. Bei 128 Individuen konnte das Ackerknecht-Organ nicht nachgewiesen werden (22,5 %), bei 20 wurde das Vorkommen nicht erwähnt (3,5 %) und bei 17 war die Diagnose unsicher (3 %).

Die 568 untersuchten Individuen lassen sich wiederum in 245 pränatale (43,1 %) und 323 postnatale Individuen (56,9 %) gliedern.

Von 245 pränatalen Individuen wurden 133 positiv (54,3 %) und 90 negativ (36,7 %) befundet. Bei 9 Individuen (3,7 %) wurde das Vorkommen nicht erwähnt und bei 13 Individuen (5,3 %) konnte das Organ nicht sicher identifiziert werden.

Von 323 postnatal untersuchten Individuen wurden 270 positiv (83,6 %) und 38 negativ (11,8 %) befundet. Bei 11 Individuen (3,4 %) wurde das Vorkommen nicht genannt und bei 4 Individuen (1,2 %) konnte das Vorkommen nicht sicher identifiziert werden (Abb. 5).

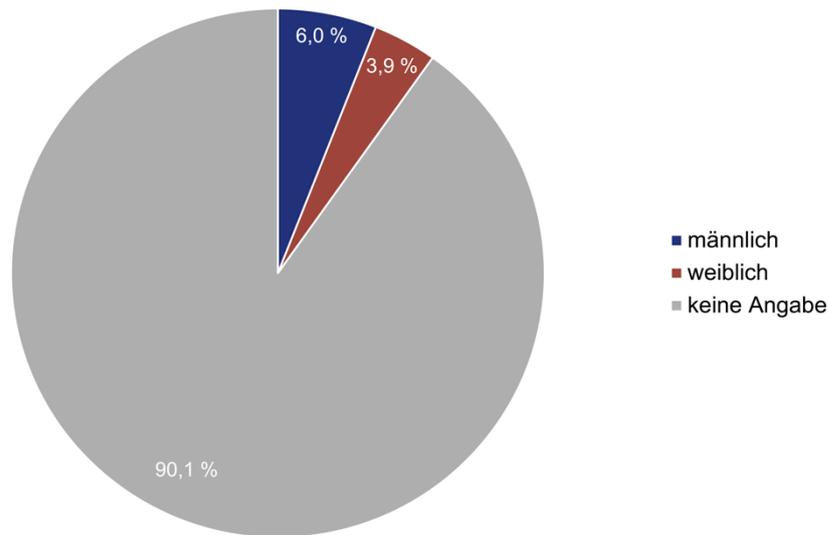


**Abbildung 5: Anzahl und Alter der untersuchten Individuen.** Das Ackerknecht-Organ konnte in mehr als 403 Fällen eindeutig nachgewiesen werden.

#### 4.5 Geschlecht der untersuchten Individuen

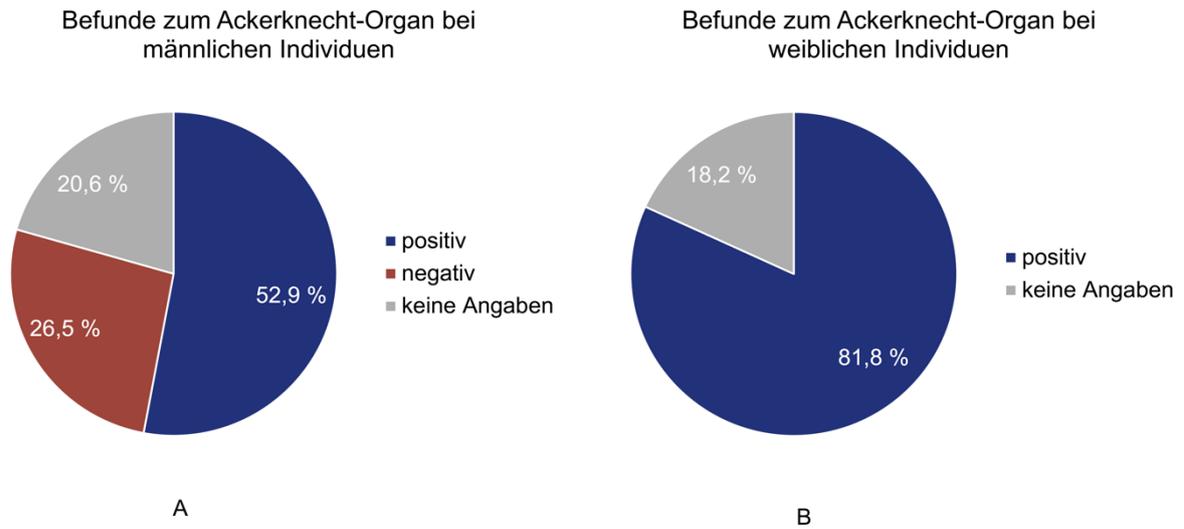
34 untersuchte Individuen konnten als männlich und 22 als weiblich identifiziert werden. Für den Großteil der untersuchten Individuen (512) wurde das Geschlecht nicht angegeben (Abb. 6).

## Geschlecht der untersuchten Individuen



**Abbildung 6: Geschlechterverteilung der untersuchten Individuen.** 6 % der untersuchten Individuen waren männlich, 3,9 % weiblich. In 90,1 % wurden keine Angaben zum Geschlecht gemacht.

Bei 18 der 34 männlichen Individuen (52,9 %) konnte das Ackerknecht-Organ nachgewiesen werden (Abb. 7A). Bei neun untersuchten männlichen Individuen konnte das Ackerknecht-Organ nicht nachgewiesen werden (26,5 %). Keine Angaben zum Ackerknecht-Organ wurden bei sieben männlichen Individuen gemacht (20,6 %). Bei 18 der 22 untersuchten weiblichen Individuen (81,8 %) konnte die Anlage eines Ackerknecht-Organ nachgewiesen werden (Abb. 7B). Bei vier der 22 untersuchten weiblichen Individuen wurde keine Angabe zum Ackerknecht-Organ gemacht (18,2 %). Kein weibliches Individuum wurde negativ auf das Auftreten des Ackerknecht-Organ hin befundet (0 %).



**Abbildung 7: Geschlechtsdimorphismus im Auftreten des Ackerknecht-Organs.** Während das Ackerknecht-Organ bei 52,9 % der männlichen Individuen nachgewiesen werden konnte (A), war dies bei 81,8 % der weiblichen Individuen möglich (B). Ein eindeutiges Fehlen des Ackerknecht-Organs wurde ausschließlich bei männlichen Individuen beobachtet.

#### 4.6 Taxonomie der untersuchten Individuen

In den untersuchten Publikationen wurden ausschließlich Säugetiere auf das Auftreten des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Eine Zuordnung der Untersuchungsergebnisse zu definierten Säugetierspezies war dabei nicht in allen Fällen möglich, da die entsprechende Spezies teilweise nicht genannt wurde. Zusätzlich wurde die Systematik der Säugetiere in den letzten Jahrzehnten aufgrund neuer Erkenntnisse immer wieder überarbeitet und angepasst, sodass einige in den Publikationen genannte Artbezeichnungen nicht eindeutig in das heutige System übertragen werden konnten. Aus diesem Grund erfolgte eine Auswertung auf der taxonomischen Stufe der Ordnung, was eine eindeutige Zuordnung erlaubte.

Eine gesonderte Auswertung erfolgte für die Ordnung Primates und insbesondere für unsere eigene Art, *Homo sapiens*.

Insgesamt wurden mindestens 568 Individuen der Klasse Mammalia auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht (Abb. 8). Bei der Untersuchung zum Ackerknecht-Organ an *Mesocricetus auratus* (Künzel 1953), *Homo sapiens* (Nishiyama 1933) sowie an Schafembryonen (Ackerknecht 1912) und *Bos taurus* (Callegari und Sagri 1964) wurde keine genaue Information über die Anzahl der untersuchten Individuen gegeben. Dementsprechend können für die Ordnungen Rodentia, Artiodactyla und Primates keine sicheren Zahlen genannt werden.

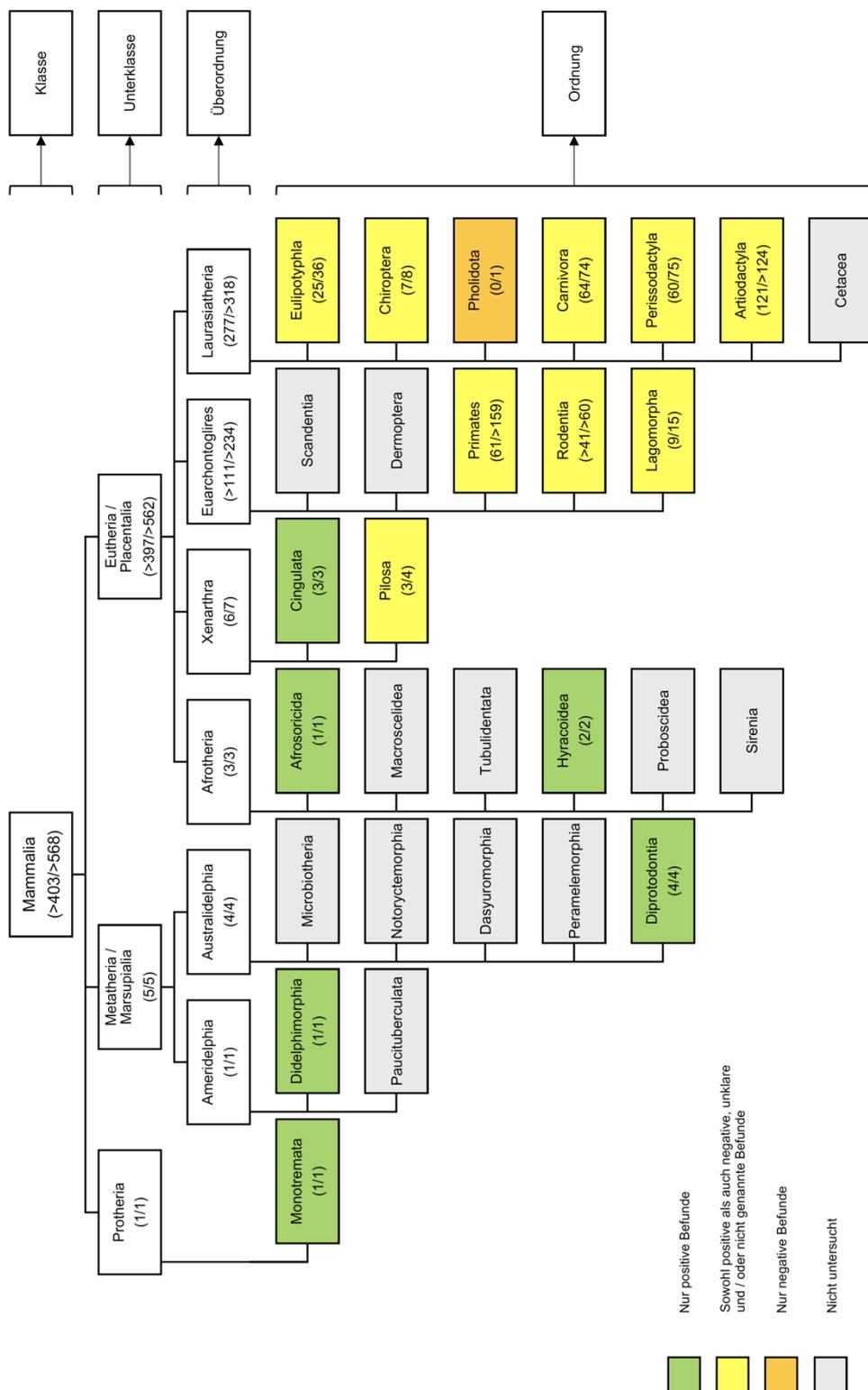
Die Klasse Mammalia (Säugetiere) unterteilt sich in die Unterklassen Protheria (Kloakentiere), Metatheria bzw. Marsupialia (Beuteltiere) und Eutheria bzw. Placentalia (Höhere Säugetiere). Die Unterklasse der Protheria wurde stellvertretend durch die Ordnung der Monotremata auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Dabei wurde ein Individuum untersucht und positiv befundet (100 %).

Die Unterklasse der Metatheria lässt sich wiederum in die Überordnungen Ameridelphia und Australidelphia unterteilen. Zur Überordnung der Ameridelphia gehören die Ordnungen Didelphimorphia (Beutelrattenartige) und Paucituberculata (Opossummäuse). Während bei einem untersuchten Individuum der Ordnung Didelphimorphia das Ackerknecht-Organ nachgewiesen wurde, wurde die Ordnung Paucituberculata nicht untersucht. Die Überordnung Australidelphia lässt sich in die Ordnungen Microbiotheria, Notoryctemorphia, Dasyuromorphia (Raubbeutlerartige), Peramelemorphia (Nasenbeutler) und Diprotodontia unterteilen. Bei der Ordnung Diprotodontia wurden bei vier untersuchten Individuen vier positive Befunde des

Ackerknecht-Organ erzielt (100 %). Die übrigen vier Ordnungen wurden nicht auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organ hin untersucht.

Die Unterklasse der Eutheria lässt sich in die Überordnungen Afrotheria, Xenarthra (Nebengelenktiere), Euarchontoglires und Laurasiatheria untergliedern. Die Überordnung der Afrotheria lässt sich weiter in die Ordnungen Afrosoricida (Tenrekartige), Macroscelidea (Rüsselspringer), Tubulidentata (Erdferkel), Hyracoidea (Schliefer), Proboscidea (Rüsseltiere) und Sirenia (Seekühe) untergliedern. Aus der Ordnung der Hyracoidea wurden bei zwei Individuen auf das Ackerknecht-Organ hin untersucht und bei beiden wurde das Vorkommen als positiv befundet (100 %). Bei der Ordnung Afrosoricida wurde das Vorkommen des Ackerknecht-Organ bei einem Individuum untersucht und positiv befundet (100 %). Die weiteren vier Ordnungen (Macroscelidea, Tubulidentata, Proboscidea und Sirenia) wurden nicht untersucht. Zur Überordnung Xenarthra gehören die Ordnungen Cingulata (gepanzerte Nebengelenktiere) und Pilosa (Zahname). Sowohl Cingulata als auch Pilosa wurden auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organ hin untersucht. Während von den Cingulata drei Individuen untersucht wurden und alle drei Individuen positiv befundet wurden (100 %), wurden bei Pilosa vier Vertreter untersucht und davon drei positiv befundet (75 %). Die Überordnung der Euarchontoglires lässt sich in die Ordnungen Scandentia (Spitzhörnchen), Dermoptera (Riesengleiter), Primates, Rodentia (Nagetiere) und Lagomorpha (Hasenartige) untergliedern. Die Lagomorpha wurden an 15 Individuen auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organ hin untersucht. Neun Individuen wurden als positiv befundet (60 %). Bei den Rodentia wurde das Ackerknecht-Organ bei mindestens 41 von mindestens 60 untersuchten Individuen nachgewiesen (68,3 %). In der Ordnung Primates wurde bei 61 von mindestens 159 untersuchten Individuen das Ackerknecht-Organ nachgewiesen (38,4 %). Die Ordnungen Scandentia und Dermoptera wurden nicht auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organ hin untersucht. Die vierte Überordnung der Eutheria, Laurasiatheria, lässt sich in die Ordnungen Eulipotyphla (Insektenfresser), Chiroptera (Fledertiere), Pholidota (Schuppentiere), Carnivora (Raubtiere), Perissodactyla (Unpaarhufer), Artiodactyla (Paarhufer) und Cetacea (Wale) untergliedern. Bei der Ordnung Eulipotyphla wurde das Vorkommen des Ackerknecht-Organ bei 36 Individuen untersucht und an 25 Individuen nachgewiesen (69,4 %). Bei sieben der acht untersuchten Individuen der Ordnung Chiroptera wurde das Ackerknecht-Organ ebenfalls nachgewiesen (87,5 %). Von 74 untersuchten Vertretern der Ordnung Carnivora wurden 64 positive Befunde erzielt (86,5 %). Die Ordnung der

Perissodactyla wurde an 75 Individuen untersucht und davon 60 positiv befundet (80 %). Bei der Ordnung der Artiodactyla konnte das Ackerknecht-Organ bei 121 von mindestens 124 untersuchten Individuen das Ackerknecht-Organ nachgewiesen (97,6 %) werden. Bei keinem der untersuchten Vertreter der Ordnung Pholidota konnte das Ackerknecht-Organ nachgewiesen werden (0 %). Die Ordnung Cetacea wurde nicht auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organ hin untersucht.



**Abbildung 8: Vorkommen des Ackerknecht-Organes in der Klasse der Säugetiere.** Die erste Zahl in Klammern entspricht der Anzahl (eindeutig) positiver Befunde, die zweite Zahl der Gesamtzahl untersuchter Individuen. In Fällen, in denen aufgrund fehlender Informationen die Anzahl nicht eindeutig bestimmt werden konnte, wurde der Zahl ein „>“ vorangestellt. Einteilung verändert nach: (Bininda-Emonds *et al.* 2007).

#### 4.7 Untersuchte Primates

Primates (Affenartige) sind eine Ordnung der Klasse Mammalia (Säugetiere) und lassen sich weiter in die Unterordnungen Strepsirrhini (Feuchtnasenprimaten) und Haplorhini (Trockennasenprimaten) unterteilen (Abb. 9).

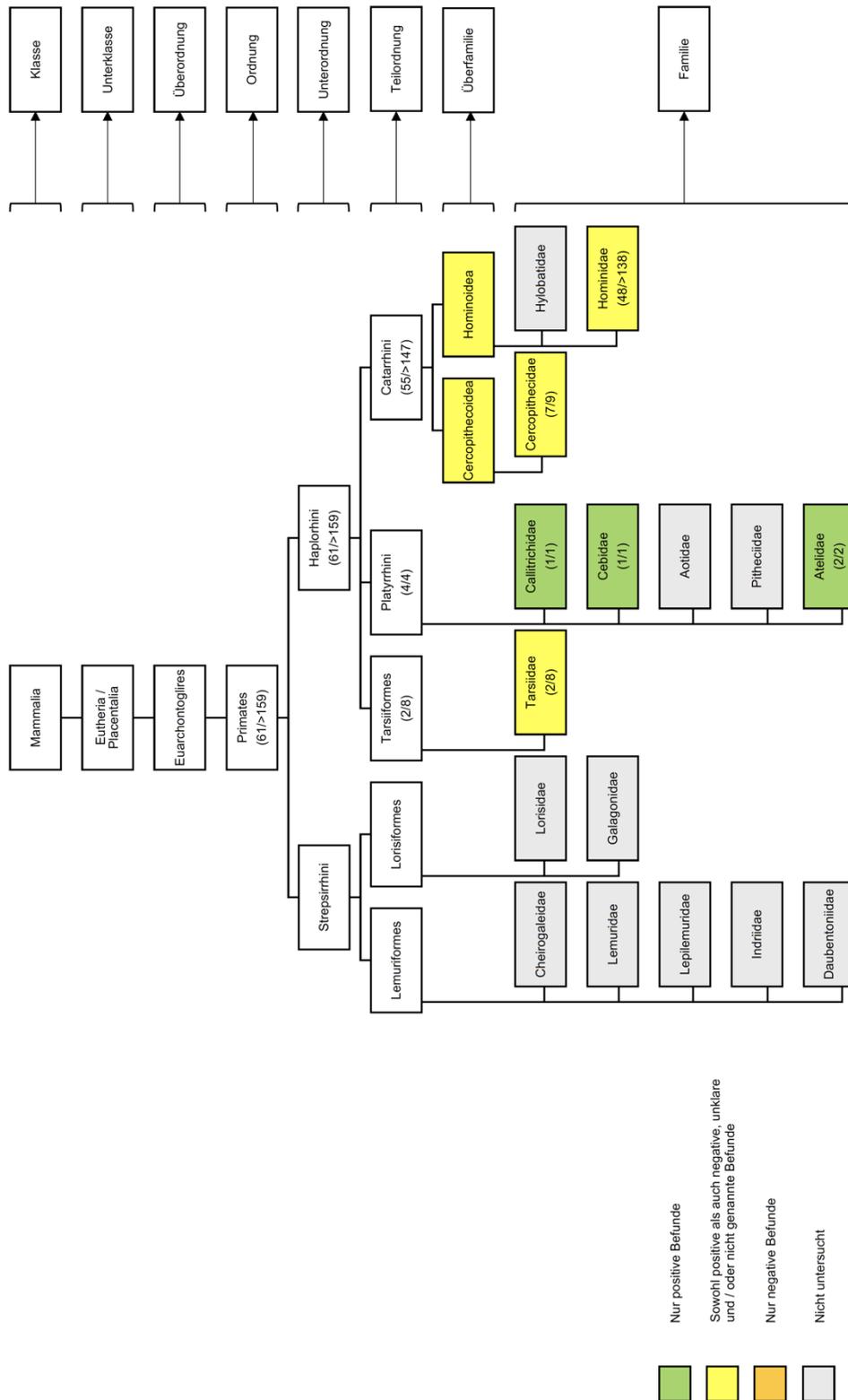
Die Strepsirrhini untergliedern sich weiter in die Teilordnungen Lemuriformes (Lemuren) und Lorisiformes (Loriartige). Zur Teilordnung der Lemuriformes gehören die Familien Cheirogaleidae (Katzenmakis), Lemuridae (Gewöhnliche Makis), Lepilemuridae (Wieselmakis), Indriidae (Indriaartige) und Daubentoniidae (Fingertiere). Keine der Familien der Teilordnung Lemuriformes wurde auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Die Teilordnung Lorisiformes lässt sich in die Familien Lorisidae (Loris) und Galagonidae (Galagos) untergliedern. Diese beiden Familien wurden ebenfalls nicht auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs untersucht.

Die Unterordnung Haplorhini gliedert sich weiter in die Teilordnungen Tarsiiformes, Platyrrhini (Neuweltaffen) und Catarrhini (Altweltaffen). Als Vertreter der Tarsiiformes wurde die einzige Familie dieser Teilordnung, die Tarsiidae (Kobaldmakis), auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs hin untersucht und dieses konnte bei zwei von acht untersuchten Individuen nachgewiesen werden (25 %). Die Teilordnung der Platyrrhini lässt sich weiter in die Familien Callitrichidae (Krallenaffen), Cebidae (Kapuzineraffen), Aotidae (Nachtaffen), Pitheciidae (Sakiaffen) und Atelidae (Klammerschwanzaffen) untergliedern. Bei Atelidae konnte bei zwei von zwei untersuchten Individuen das Ackerknecht-Organ nachgewiesen werden (100 %). Bei den Familien Callitrichidae und Cebidae wurde das Ackerknecht-Organ bei jeweils einem untersuchten Individuum nachgewiesen (100 %). Die Familien Aotidae und Pitheciidae wurden nicht auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs hin untersucht.

Die Teilordnung der Catarrhini lässt sich weiter in die Überfamilien Cercopithecoidea (Geschwänzte Altweltaffen) und Hominidea (Menschenartige) untergliedern.

Die einzige Familie der Cercopithecoidea, die Cercopithecidae (Meerkatzenverwandte), wurde anhand von neun Individuen auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Dabei wurden sieben Individuen als positiv befundet (77,8 %). Die Überfamilie Hominidea lässt sich in die Familien Hylobatidae (Gibbons) und Hominidae (Menschenaffen) untergliedern. Während die Hylobatidae nicht auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht wurden, wurde bei

den Hominidae das Ackerknecht-Organ bei 48 von mindestens 138 untersuchten Individuen nachgewiesen (34,8 %).



**Abbildung 9: Vorkommen des Ackerknecht-Organs bei Primates.** Die erste Zahl in Klammern entspricht der Anzahl (eindeutig) positiver Befunde, die zweite Zahl der Gesamtzahl untersuchter Individuen. In Fällen, in denen aufgrund fehlender Informationen die Anzahl nicht eindeutig bestimmt werden konnte, wurde der Zahl ein „>“ vorangestellt. Einteilung verändert nach: (Westheide und Rieger 2015).

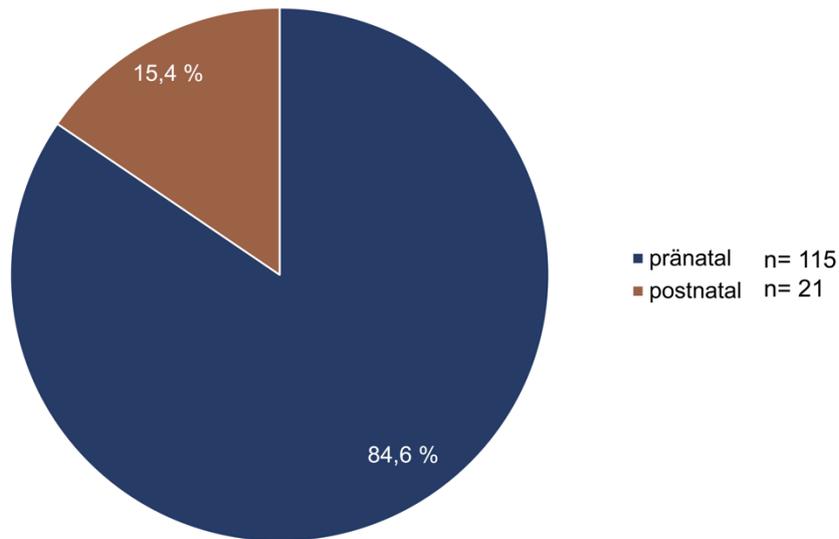
#### 4.8 Untersuchungen bei *Homo sapiens*

Von 22 veröffentlichten Primärarbeiten untersuchen sieben Arbeiten das Vorkommen des Ackerknecht-Organs bei *Homo sapiens* (Tab. 2).

Quelle	Untersuchte Fälle	Untersuchung pränatal	positive Fälle	Untersuchung postnatal	positive Fälle
Eberle, 1925-26	n=15	n=15	n=0	n=0	n=0
Nishiyama, 1933	k.A.	n=0	n=0	k.A.	n=0
Schückher, 1937	n=46	n=46	n=6	n=0	n=0
Kato, 1953	n=31	n=31	n=20	n=0	n=0
De Risky, 1954	n=15	n=0	n=0	n=15	n=13
Zorzoli, 1954	n=19	n=13	n=1	n=6	n=1
Kagawa, 1956	n=10	n=10	n=5	n=0	n=0

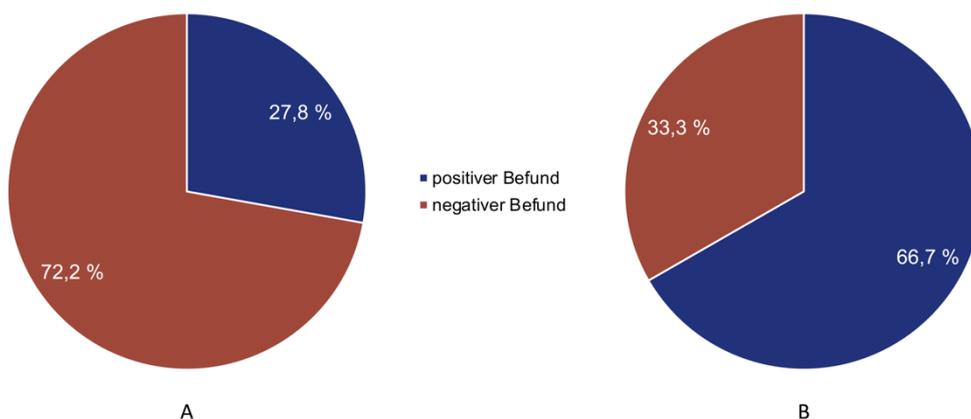
**Tabelle 2: Untersuchung des Ackerknecht-Organs bei *Homo sapiens*.**

In einer Arbeit werden keine Angaben über die Anzahl der untersuchten Individuen gemacht (Nishiyama 1933). Erste Untersuchungen bei *Homo sapiens* wurden 1925-26 von Walter Eberle durchgeführt (Eberle 1925-26). Letztmalig wurde *Homo sapiens* auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs im Jahre 1956 von Gaiji Kagawa hin untersucht (Kagawa 1956). Die fünf weiteren Veröffentlichungen stammen von Salvatore De Risky (De Risky 1954), Robert Schückher (Schückher 1937), Emanuele Zorzoli (Zorzoli 1954), Yukio Nishiyama (Nishiyama 1933) und Kinji Kato (Kato 1953). Es wurden mindestens 136 Vertreter der Spezies *Homo sapiens* untersucht, was einem Anteil von 23,9 % der untersuchten Individuen (568) entspricht. Dieses Material gliedert sich in 115 pränatale Individuen (84,6 %) und 21 postnatale Individuen (15,4 %) (Abb. 10).



**Abbildung 10: Prozentuale Verteilung des Ackerknecht-Organes bei prä- und postnatalen Menschen.**

Von 115 pränatalen Individuen wurden 32 positiv (27,8 %) und 83 negativ (72,2 %) befundet (Abb. 11A). Die postnatale Untersuchung des Ackerknecht-Organes bei *Homo sapiens* ergab bei 21 Individuen 14 positive (66,7 %) und 7 negative (33,3 %) Befunde (Abb. 11B).



**Abbildung 11: Prä- und postnatales Vorkommen des Ackerknecht-Organes beim Menschen. A: Prozentuale Verteilung bei *Homo sapiens* (pränatal). B: Prozentuale Verteilung bei *Homo sapiens* (postnatal).**

## 5 Diskussion

Im Rahmen dieser Dissertation konnte gezeigt werden, dass unser aktuelles Wissen über das Ackerknecht-Organ (Orobasalorgan, Organum orobasale) auf 22 Originalarbeiten zurückzuführen ist. Der Veröffentlichungszeitraum erstreckt sich von 1912 bis 1964. Auffallend ist hierbei, dass im Zeitraum von 1938 bis 1953 keine Arbeiten zu diesem Thema erschienen sind. Es ist der längste Zeitraum, in dem zwischen Erstveröffentlichung und Letztveröffentlichung keine Publikation erschienen ist. Der wahrscheinlichste Grund hierfür ist der Beginn des Zweiten Weltkrieges im Jahre 1939. Dieser erstreckte sich über einen Zeitraum von sechs Jahren bis 1945. Die anatomischen Institute in Deutschland und Österreich erfuhren in diesem Zeitraum einen erheblichen Personalmangel aufgrund von Wehrdienstverpflichtungen. Dadurch kam es zu Einschränkungen in Forschung und Lehre (Hildebrandt 2013).

Ein Großteil der veröffentlichten Primärarbeiten zum Ackerknecht-Organ wurden auf Deutsch verfasst (77,3 %). Ein möglicher Grund dafür liegt in der Entdeckung des Ackerknecht-Organs durch den deutschsprachigen Anatomen Eberhard Ackerknecht im Jahre 1912. Ackerknecht veröffentlichte in den Jahren 1912 und 1913 drei Arbeiten über das Orobasalorgan. Als Betreuer wiederum vergab Ackerknecht vier Dissertationen zum Orobasalorgan an deutschsprachige Doktoranden (Keller 1922; Ackermann 1924; Eberle 1925-26; Tanner 1926). Ein weiterer Doktorand und späterer Mitarbeiter Ackerknechts, Erich Künzel, widmete Ackerknecht im Jahre 1953 anlässlich seines 70. Geburtstages eine weitere Veröffentlichung zu diesem Thema (Künzel 1953). Damit stehen acht der 16 deutschsprachigen Veröffentlichungen zum Ackerknecht-Organ im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Entdecker Eberhard Ackerknecht.

In den 22 Originalarbeiten wurden mehr als 568 Individuen untersucht. In mehr als 403 Fällen konnte das Ackerknecht-Organ eindeutig nachgewiesen werden. Betrachtet man die pränatal und postnatal untersuchten Individuen, fällt auf, dass der Anteil positiver Befunde bei pränatalen Individuen mit 54,3 % niedriger war als der Anteil positiver Befunde bei postnatalen Individuen (83,6 %). Ein möglicher Erklärungsansatz ist, dass sich das Ackerknecht-Organ erst spät im Laufe der vorgeburtlichen Entwicklung ausbildet. Dass sich Strukturen der Mundschleimhaut zu unterschiedlichen Zeitpunkten ausbilden, ist ein bekanntes Phänomen. So konnte beispielsweise gezeigt werden, dass sich die Papillae fungiformes und vallatae bei Schafs- und Schweineföten zu einem früheren Zeitpunkt bilden als die Papillae

filiformes (Tichy 1992). Da bezüglich des Ackerknecht-Organes verschiedenste vorgeburtliche Entwicklungsstadien untersucht wurden, ist es möglich, dass Entwicklungsstadien untersucht wurden, bei denen die Ausbildung des Ackerknecht-Organes zum Untersuchungszeitpunkt noch nicht begonnen hatte.

Lediglich in 56 Fällen (9,9 %) wurde eine Angabe zum Geschlecht des untersuchten Individuums gemacht. Es ergibt sich eine Verteilung von 34 männlichen zu 22 weiblichen Individuen. Bei 18 der 34 männlichen Individuen war das Ackerknecht-Organ ausgebildet (52,9 %), während es in neun Fällen nicht nachgewiesen werden konnte (26,5 %). Bei den übrigen sieben männlichen Individuen wurden keine Angaben zur Ausbildung eines Ackerknecht-Organes gemacht (20,6 %). Beim weiblichen Geschlecht konnte das Ackerknecht-Organ bei 18 der 22 untersuchten Individuen nachgewiesen werden (81,8 %). Bei vier der 22 untersuchten weiblichen Individuen wurde keine Angabe zur Ausbildung eines Ackerknecht-Organes gemacht (18,2 %). Während also bei neun männlichen Individuen die Existenz eines Ackerknecht-Organes ausgeschlossen werden konnte, erbrachte die Untersuchung weiblicher Individuen keinen eindeutig negativen Befund. Zwar beschrieb Ackerknecht, dass das Geschlecht keinen Einfluss auf das Orobasalorgan habe (Ackerknecht 1912), allerdings bemerkte Schückher, der Untersuchungen an Menschen und Ratten durchführte, „dass in allen Fällen, in denen das Geschlecht der Tiere nachgewiesen werden konnte, jene Embryonen, welche das Ackerknecht-Organ aufwiesen, Weibchen waren“ (Schückher 1937). Ob es sich beim Ackerknecht-Organ um eine sexualdimorphe Struktur handelt, müssen zukünftige Untersuchungen klären. Bislang wurden ausschließlich Säugetiere auf das Auftreten des Ackerknecht-Organes hin untersucht. Bei den Placentalia handelt es sich um die zahlenmäßig größte untersuchte Unterklasse (>562). Auffallend ist, dass nur wenige Vertreter der Afrotheria (3) und der Nebengelenktiere (7) im Vergleich zu den Euarchontoglires (>234) und Laurasiatheria (>318) auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organes hin untersucht wurden. Individuen der Überordnung Afrotheria sind, wie im Namen ersichtlich, hauptsächlich in Afrika angesiedelt (Westheide und Rieger 2015), wohingegen Tiere der Überordnung Xenarthra hauptsächlich in Nord-, Mittel- und Südamerika zu finden sind (Kraft 1995). Der Lebensraum der Euarchontoglires breitet sich über alle Kontinente aus (Burda *et al.* 2014). Die Laurasiatheria spalteten sich vermutlich vor 82 bis 85 Millionen Jahren auf der Nordhalbkugel im Bereich des damaligen Kontinents Laurasia ab und verbreitete sich im Laufe der Geschichte bis zur heutigen Zeit über alle Kontinente (Hu *et al.* 2012). Daher liegt die Vermutung nahe,

dass sich die Beschaffung und anschließende Untersuchung von Vertretern der Afrotheria und Xenarthra zum Zeitpunkt der Untersuchungen als schwieriger erwies als die Beschaffung und Untersuchung von in Europa ansässigen Vertretern der Euarchotheria bzw. Laurasiatheria.

Lediglich fünf Vertreter der Unterklasse Metatheria / Marsupialia und ein Vertreter der Protheria wurden auf das Vorhandensein des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Ein möglicher Erklärungsansatz ist, dass die Metatheria / Marsupialia, die sich weiter in die Überordnungen Ameridelphia und Australidelphia untergliedern lassen, ausschließlich in Süd-, Mittel- und Nordamerika bzw. in Australien angesiedelt sind (Westheide und Rieger 2015) und sich somit die Beschaffung des Untersuchungsmaterials für anatomische Studien im europäischen Raum ebenfalls als umständlich erwies.

Der einzige untersuchte Vertreter der Ordnung Monotremata, ein Schnabeltier, welches normalerweise in Australien beheimatet ist (Westheide und Rieger 2015), wurde Ackerknecht aus dem Züricher Institut für Anatomie zur Verfügung gestellt (Ackerknecht 1913).

Einige Säugetierordnungen wiesen ausschließlich positive (Monotremata, Didelphimorphia, Diprotodontia, Afrosoricida, Hyracoidea und Cingulata) und die Ordnung der Schuppentiere ausschließlich negative Befunde auf, wobei die übrigen untersuchten Säugetierordnungen sowohl positive als auch negative, unklare und / oder nicht genannte Befunde aufwiesen (Abb. 8). Bei genauer Betrachtung fällt auf, dass die Säugetierordnungen mit ausschließlich positiven oder negativen Befunden nur ein bis vier untersuchte Individuen pro Ordnung aufwiesen. Im Gegensatz dazu wiesen Ordnungen mit sowohl positiven als auch negativen, unklaren und / oder nicht genannten Befunden vier bis über 159 untersuchte Individuen pro Ordnung auf. Aufgrund der geringen Anzahl an untersuchten Individuen der Ordnungen Monotremata, Didelphimorphia, Diprotodontia, Afrosoricida, Hyracoidea und Cingulata lässt sich nicht ableiten, dass das Ackerknecht-Organ in diesen Ordnungen immer ausgebildet ist. Ebenso kann auch an einem untersuchten Individuum der Ordnung Pholidota nicht abschließend bewiesen werden, dass das Ackerknecht-Organ in dieser Ordnung regelhaft fehlt.

Nach Curt Fahrenholz wurde von Pouchet und Beaugard (Pouchet und Beaugard 1892) bei Pottwalen bereits 1892 eine Struktur beschrieben, die dem später entdeckten Ackerknecht-Organ entsprechen könnte (Bolk *et al.* 1937). Weiterhin gibt Fahrenholz an, dass er diesen Befund bei Phocaena, einer Gattung der Schweinswale,

bestätigen könne. Da eine entsprechende Originalarbeit im Rahmen der vorliegenden Dissertation allerdings nicht identifiziert werden konnte, bleibt das Auftreten des Ackerknecht-Organs in der Ordnung Cetacea allerdings ungeklärt.

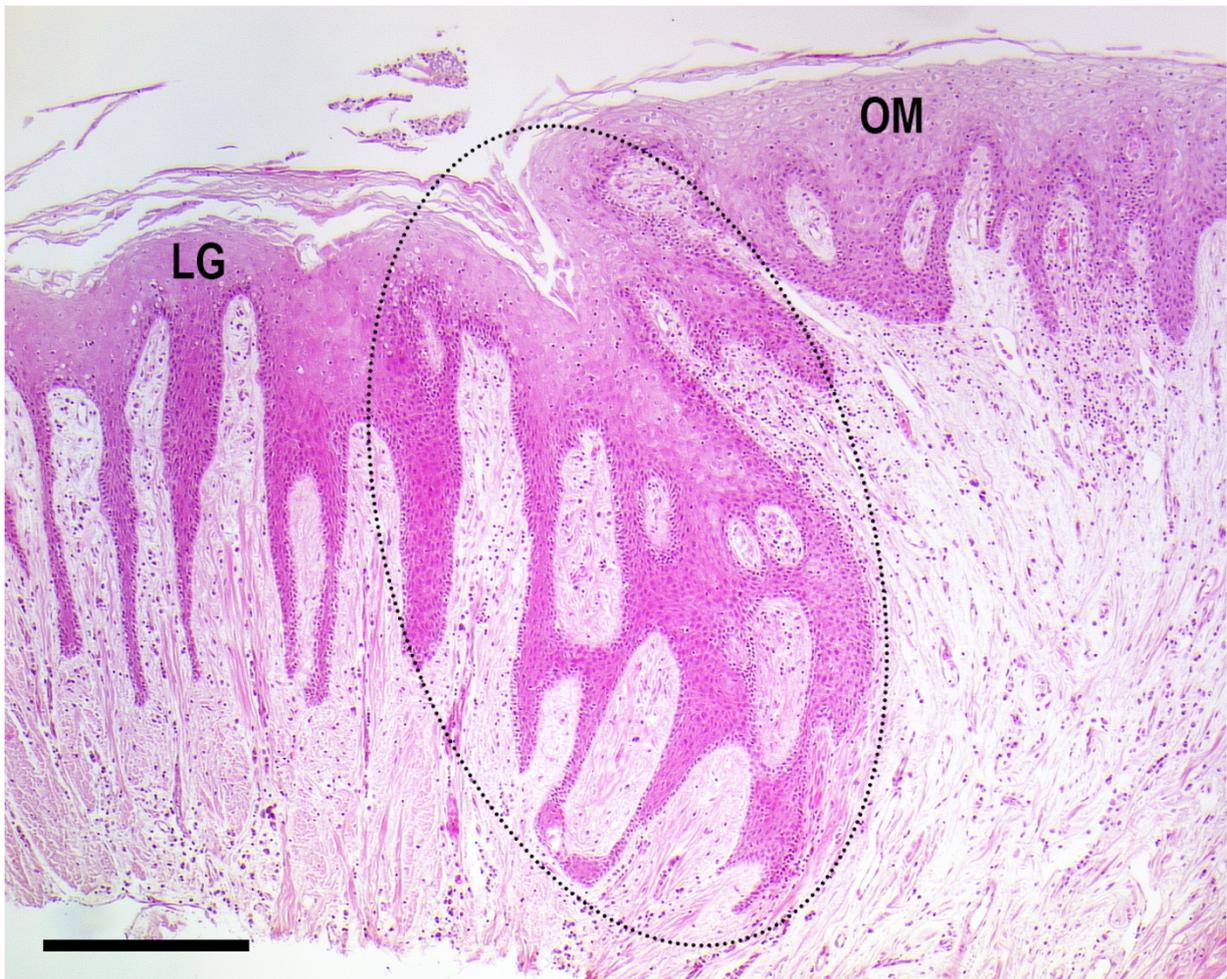
Primates stellen mit >159 untersuchten Individuen die Ordnung mit den meisten nachweisbar untersuchten Individuen dar. Primates lassen sich in die Unterordnungen Strepsirrhini und Haplorhini untergliedern. Es wurden keine Individuen der Unterordnung Strepsirrhini auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin untersucht. Strepsirrhini lassen sich weiter in die Teilordnungen Lemuriformes und Lorisiformes untergliedern. Während die Lemuriformes sich in fünf Familien untergliedern lassen, sind lediglich die Familien der Lorisidae und der Galagonidae den Lorisiformes zugehörig. Alle fünf Familien der Lemuriformes sind auf der Insel Madagaskar ansässig, während die Lorisiformes sowohl in Afrika als auch in Asien zu finden sind (Westheide und Rieger 2015). Der Bestand der Lemuriformes ist nach der Kolonialisierung der Insel Madagaskar im Jahre 1896 drastisch zurückgegangen und ist bis heute bedroht (Burda *et al.* 2014; Westheide und Rieger 2015), was einen möglichen Grund für die Nichtberücksichtigung dieser Teilordnung bei den Untersuchungen darstellt. Ebenso sind von der Teilordnung Lorisiformes, die in Afrika und Asien beheimatet ist, wenige, ausschließlich nachtaktive Vertreter erhalten geblieben, was die Beschaffung von Untersuchungsmaterial sicherlich deutlich erschwert hat (Westheide und Rieger 2015).

Alle untersuchten Individuen sind somit der Unterordnung Haplorhini zugehörig. Vertreter der Familien Callitrichidae, Cebidae und Atelidae wurden ausschließlich positiv auf das Vorkommen des Ackerknecht-Organs hin diagnostiziert, wohingegen die Vertreter der Familien Tarsiidae, Cercopithecidae und Hominidae sowohl positive als auch negative, unklare und / oder nicht genannte Befunde aufweisen. Da in den Familien mit ausschließlich positiven Befunden allerdings maximal zwei Individuen untersucht wurden, lässt auch hier keine Gesetzmäßigkeit ableiten.

Die meisten untersuchten Individuen (>138) gehören zur Klasse Hominidae. Es wurden je ein Vertreter der Gattungen Pongo und Pan, sowie mehr als 136 Vertreter der Spezies *Homo sapiens* untersucht. Die Frage nach dem Vorkommen des Ackerknecht-Organs bei unserer eigenen Spezies dürfte ausschlaggebend dafür gewesen sein, dass *Homo sapiens* die am ausführlichsten untersuchte Art darstellt.

Insgesamt haben sich sieben Primärarbeiten mit der Untersuchung des Ackerknecht-Organs beim Menschen beschäftigt. In sechs der sieben Publikationen konnte eine epitheliale Struktur nachgewiesen werden, die als Ackerknecht-Organ interpretiert

wurde (Eberle 1925-26; Schückher 1937; Kato 1953; De Risky 1954; Zorzoli 1954; Kagawa 1956). Da das Ackerknecht-Organ beim Menschen sowohl prä-, als auch postnatal, als auch von verschiedenen Arbeitsgruppen nachgewiesen werden konnte, kann als gesichert gelten, dass es sich beim Ackerknecht-Organ um eine physiologische Bildung der menschlichen Mundhöhle handelt. Mit welcher Häufigkeit das Ackerknecht-Organ beim Menschen ausgebildet ist, müssen weiterführende Untersuchungen klären. 2022 konnte unsere Arbeitsgruppe einen Fallbericht über ein potenzielles Ackerknecht-Organ bei einem 61-jährigen Körperspender veröffentlichen (Abb. 12) (Staeber und Schumann 2022). Sollten weiterführende Untersuchungen unsere Diagnose bestätigen, wäre dies der 49. Nachweis eines Ackerknecht-Organ beim Menschen.



**Abbildung 12: Potenzielles Ackerknecht-Organ eines 61-jährigen Körperspenders.** Das potenzielle Ackerknecht-Organ präsentiert sich als epitheliale Einsenkung (umkreist) zwischen linguale Gingiva (LG) und oraler Mukosa (OM). Hämatoxylin-Eosin-Färbung, Messbalken = 250  $\mu$ m. Entnommen aus: (Staeber und Schumann 2022).

Aufgrund des Auftretens des Ackerknecht-Organs in allen drei Unterklassen der Säugetiere, liegt die Vermutung nahe, dass es sich beim Ackerknecht-Organ um eine evolutionär alte Struktur handelt, die bereits zu Beginn der Entstehung der Säugetiere vorhanden war. Zukünftige Untersuchungen müssen klären, ob das Ackerknecht-Organ auch bei anderen Wirbeltierklassen ausgebildet ist.

Ob das Ackerknecht-Organ eine Funktion besitzt, lässt sich zum aktuellen Zeitpunkt nicht eindeutig beantworten. Die meisten Autoren gehen davon aus, dass es sich um eine funktionslose, rudimentäre Struktur handelt, möglicherweise ein Überbleibsel der *Glandula sublingualis anterior*, einer Speicheldrüse, die bei Reptilien zu finden ist (Keller 1922; Lehner und Plenk 1936). Für die Funktionslosigkeit des Ackerknecht-Organs spricht, dass es im Gegensatz zu anderen oralen oder perioralen Strukturen wie dem Juxtaoralorgan oder den oralen neuroepithelialen Körpern (Cheng *et al.* 2016) routinehistologisch keine Merkmale zeigt, die auf eine Sekretions- oder Rezeptorfunktion (Malinovsky *et al.* 1996). Immunhistochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen könnten diesbezüglich neue Informationen liefern. Aufgrund seiner Lage an der Grenze zwischen Gingiva und auskleidender Mundschleimhaut könnten mechanische Belastungen dieser Region die Entwicklung des Ackerknecht-Organs beeinflussen. Ähnliche Beobachtungen machten Wu *et al.* in ihren Untersuchungen zu Bindegewebspapillen in der menschlichen Mundschleimhaut. Sie fanden heraus, dass die Morphologie der Bindegewebspapillen, die als Verzahnung zwischen Epithel und Lamina propria in Erscheinung treten, durch einwirkenden Kaudruck verändert werden kann (Wu *et al.* 2013). Obwohl dem Ackerknecht-Organ bislang keine Funktion zugeordnet werden konnte, ist das Wissen um das potenzielle Auftreten dieser Struktur beim Menschen von klinischem Interesse, um Verwechslungen, z.B. mit oralen Präkanzerosen, auszuschließen. Ob das Ackerknecht-Organ selbst an der Entstehung von Dermoidzysten des Mundbodens (Ungerecht 1951), allerdings wird diese Hypothese nicht mit experimentellen oder klinischen Befunden untermauert. Da an ähnlicher Position kleine Speicheldrüsen ausgebildet sein können (*Glandulae incisivae*) (Merkel 1890), muss zudem ausgeschlossen werden, dass Pathologien dieser Speicheldrüse (z.B. Entzündungen) als Pathologien des Ackerknecht-Organs fehlinterpretiert werden.

## 6 Zusammenfassung

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation konnte nachgewiesen werden, dass das Wissen über das Vorkommen und die Anatomie des Ackerknecht-Organ (Organum orobasale, Orobasalorgan) auf 22 Originalarbeiten zurückzuführen ist, die im Zeitraum zwischen 1912 und 1953 veröffentlicht wurden. Dabei stehen acht dieser Publikationen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Erstbeschreiber Eberhard Ackerknecht. Über 568 Säugetiere wurden in diesen 22 Studien untersucht. Dabei konnte das Ackerknecht-Organ in allen drei Unterklassen der Säugetiere (Protheria, Metatheria und Eutheria) nachgewiesen werden, was für eine phylogenetisch frühe Entwicklung dieser Struktur während der Säugetierevolution spricht. Zwar wurde nur in 56 Fällen das Geschlecht des untersuchten Individuums angegeben, ein eindeutiges Fehlen des Ackerknecht-Organ wurde allerdings ausschließlich in männlichen Individuen beschrieben. Inwieweit ein Geschlechtsdimorphismus bezüglich des Auftretens des Ackerknecht-Organ vorliegt, muss in zukünftigen Untersuchungen geklärt werden. Da das Ackerknecht-Organ von verschiedenen Forschergruppen sowohl prä- als auch postnatal beim Menschen beschrieben wurde, kann als gesichert gelten, dass es sich beim Ackerknecht-Organ um eine physiologische Bildung der menschlichen Mundhöhle handelt. Zukünftige Untersuchungen müssen klären, mit welcher Häufigkeit das Ackerknecht-Organ beim Menschen auftritt.

## 7 Literaturverzeichnis

Ackerknecht E (1912) Ein eigenartiges Organ im Mundhöhlenboden der Säugetiere. Anatomischer Anzeiger 41: 434-449.

Ackerknecht E (1913a) Neue Beobachtungen im präfrenularen Mundabschnitt von Säugetieren. Berliner tierärztliche Wochenschrift 19: 344-345.

Ackerknecht E (1913b) Zur Topographie des präfrenularen Mundhöhlenbodens vom Pferde; zugleich Feststellungen über das regelrechte Vorkommen parakarunkulären Tonsillengewebes (Tonsilla sublingualis) und einer Glandula paracaruncularis beim Pferde. Archiv für Anatomie und Physiologie: 93-156.

Ackermann O (1924) Neues über das Vorkommen des Ackerknecht'schen Organs in der Säugetierreihe. Anatomischer Anzeiger 57: 449-473.

Arnbäck-Christie-Linde A (1914) Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugetieren. Morphologisches Jahrbuch 44: 201-296.

Benninghoff A & Fleischhauer K (1985) Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Menschen. Kreislauf und Eingeweide. München: Urban & Schwarzenberg.

Bininda-Emonds OR, Cardillo M, Jones KE, Macphee RD, Beck RM, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL & Purvis A (2007) The delayed rise of present-day mammals. Nature 446: 507-512.

Bolk L, Göppert E, Kallius E & Lubosch W (1937) Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 3. Band. München: Urban & Schwarzenberg.

Boschung U (2001) "Ackerknecht, Eberhard", in: Historisches Lexikon der Schweiz (HLS) [zitiert am 08.12.2022].

URL: <https://www.hls-dhs-dss.ch/de/articles/043620/2001-03-26/>.

- Bruch JM & Treister NS (2010) *Clinical Oral Medicine and Pathology*. Totowa: Humana Press.
- Burda H, Zrzavý J & Bayer P (2014) *Humanbiologie*. Stuttgart: UTB.
- Callegari E & Sagri PD (1964) Sullo svolgimento dell'Organo di Ackerknecht in *Bos taurus* [On development of the organ of Ackerknecht in *bos taurus*]. *Arch Ital Anat Embriol*, 69: 321-340.
- Cheng E, Cohen MA & Scognamiglio T (2016) Neuroepithelial structure resembling the juxtaoral organ of Chievitz: usual morphology in an unusual location. *International Journal of Surgical Pathology*, 24: 721-722.
- Claassen H (2018) *Kompaktwissen Kopf- und Halsanatomie: für Zahnmedizin studierende, Zahnärzte, Kiefer-, Oral-, Kopf- und Halschirurgen, Kieferorthopäden, Zahntechniker*. Berlin: De Gruyter Verlag.
- Coebergh H (1930) Das Organ von Ackerknecht bei *Bradypodidae*. *Anatomischer Anzeiger* 69: 12-18.
- Dartt D (2006) *The Conjunctiva - Structure and Function*. *Duane's Foundations of Clinical Ophthalmology*, 2.
- De Risky S (1954) Rilievi sull'organo di Ackerknecht nella specie umana [The organ of Ackerknecht in humans]. *Rass Odontotec*, 35: 61-67.
- Dohke M & Osato S (1994) Morphological study of the palatal rugae in Japanese I. Bilateral differences in the regressive evolution of the palatal rugae. *Japanese Journal of Oral Biology*, 36: 126-140.
- Døving KB & Trotier D (1998) Structure and function of the vomeronasal organ. *The Journal of experimental biology*, 201: 2913-2925.
- Eberle W (1925-26) Zur Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs. *Anatomischer Anzeiger* 60: 263-279.

- Greig DM (1925) Schistoglossus and double tongue. *Edinburgh Medical Journal*, 32: 4.
- Greiner E (1929) Zur Entwicklungsgeschichte des Gebisses von *Tarsius spectrum*. *Zeitschrift für anatomische Entwicklungsgeschichte* 89: 102-122.
- Gubler R (1933) Die Mundbodenorgane des Wildschweines. *Anatomischer Anzeiger* 77: 129-168.
- Hellewege KD (2018) Aufbau des gesunden Zahnfleischsaums. *Die Praxis der zahnmedizinischen Prophylaxe*. 7., aktualisierte und erweiterte Auflage ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Herre W & Metzdorff H (1938) Über das Ackerknechtsche Organ einiger Primaten. *Zoologischer Anzeiger* 124: 103-111.
- Hildebrandt S (2013) Anatomie im Nationalsozialismus: Stufen einer ethischen Entgrenzung/*Anatomy in National Socialism: stages of an ethical transgression*. *Medizinhistorisches Journal*: 153-185.
- Hu J, Zhang Y & Yu L (2012) Summary of laurasiatheria (mammalia) phylogeny. *Zoological Research*, 33: 65-74.
- Ivanov I & Hbahob D (1927) Развитие органа Аckerknecht'a у крупного рогатого скота [The development of the organ of Ackerknecht in large horned cattle]. *Repts Siberian Vet Inst Omsk Ussr* 9: 197-211.
- Kagawa G (1956) 人の歯牙の発生の最初期に就いて [Über das früheste Stadium der Entwicklung der Zähne des Menschen]. *Archivum histologicum japonicum*, 10: 483-523.
- Kato K (1953) 人胎児の歯牙の初期発生, 特に歯堤と唇溝堤の成立機転に関する発生学的研究 [Embryological studies on the development of the tooth in human embryo, with special reference to the formation of the tooth band and the lip furrow band.]. *Shigaku*, 41: 3-54.

- Keller E (1922) Über ein rudimentäres Epithelialorgan im präfrenularen Mundboden der Säugetiere. *Anatomischer Anzeiger* 55: 265-285.
- Knecht M, Witt M, Abolmaali N, Hüttenbrink KB & Hummel T (2003) Das vomeronasale Organ des Menschen. *Der Nervenarzt*, 74: 858-862.
- Kraft R (1995) *Xenarthra*. Berlin: De Gruyter Verlag.
- Künzel E (1953) Das Ackerknecht'sche Organ beim Syrischen Goldhamster. *Berliner und Münchner tierärztliche Wochenschrift*: 175-176.
- Kutschera U (2008) *Evolutionsbiologie*. Ulm: UTB.
- Lehmann U (2014) *Paläontologisches Wörterbuch*. Heidelberg: Springer-Spektrum.
- Lehner J & Plenk H (1936) Die Zähne In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen Bd. V/3*. Berlin: Springer Verlag.
- Lüllmann-Rauch R & Asan E (2015) *Taschenbuch Histologie*. 5., vollständig überarbeitete Auflage. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Malinovsky L, Umlauf R, Cavallotti C, Malinovska V, Hees H & D'andrea V (1996) Sensory systems around cavum oris in man. *Deutsche Zeitschrift für Akupunktur*, 39: 136-139.
- Mattoo K & Arora P (2014) Duplicating palatine rugae in complete denture prosthesis to enhance the relationship between food and taste receptors. *Medico Research Chronicles*, 1: 150-155.
- Merkel FS (1890) *Handbuch der Topographischen Anatomie, zum Gebrauch für Ärzte*. Braunschweig: Vieweg Verlag.
- Müller HP (2012) Gingiva. In: Müller HP (ed.) *Checklisten der Zahnmedizin: Parodontologie*. 3., aktualisierte Auflage ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

- Murube J (2009) Basal, Reflex, and Psycho-emotional Tears. *The Ocular Surface*, 7: 60-66.
- Nishiyama Y (1933) Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs. *Keizyo journal of medicine*, 4: 417-433.
- Oppel A (1900) Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Orban B & Sicher H (1945) The oral mucosa. *J. dent. Educ.* 10: 94.
- Pouchet G & Beaugard H (1892) Recherches sur le cachalot. *Nouv. Arch. du Mus. d'Hist. nat.* III, Sér. 4: 1-90.
- Ptok M, Fox-Boyer A, Leonhardt A & Schönweiler R (2016) Sprache-Stimme-Gehör-Anatomische Grundlagen. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Retzius G (1906) Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Rieppel O (1984) Die Struktur wissenschaftlicher Theorien - der Ursprung der Schlangen. Auf Grenzpfaden der Biologie. Basel: Springer Verlag.
- Salazar I, Sánchez Quinteiro P, Cifuentes JM, Fernández P & Lombardero M (1997) Distribution of the arterial supply to the vomeronasal organ in the cat. *Anat Rec*, 247: 129-136.
- Sanderink R, Renggli HH & Saxer UP (2022) Mundhöhle. In: Sanderink R, Renggli HH & Saxer UP (eds.) *Orale Präventivmedizin*. 1. Auflage ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

- Schneider B (2001) Leben und Werk des Veterinäranatomen Eberhard Ackerknecht (1883-1968) [Dissertation]. Leipzig und Berlin: Aus dem Veterinär-Anatomischen Institut der Veterinärmedizinischen Fakultät der Universität Leipzig und dem Institut für Geschichte der Medizin der Freien Universität Berlin.
- Schückher R (1937) Embryologische Untersuchungen über das Ackerknechtsche Organ bei Ratte und Mensch. Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung 41: 558-568.
- Sicher H (1917) Die Entwicklung des Gebisses vom *Talpa europea*. Anatomische Hefte 54: 31-112.
- Staeber M & Schumann S (2022) The orobasal organ of Ackerknecht in a male body donor: A case report. Eur. J. Anat., 26: 237-239.
- Steiniger B, Schwarzbach H & Stachniss V (2010) Mikroskopische Anatomie der Zähne und des Parodonts. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Storch V, Welsch U & Wink M (2013) Evolutionsbiologie. Berlin: Springer Verlag.
- Suárez-Quintanilla J, Martín-Cruces J, Martín-Biedma B, Cobo JL, Mérida-García AJ, De Vicente JC, Junquera LM, Mérida-Velasco JR & Vega JA (2020) The juxta-oral organ of Chievitz (*organum yuxtaorale*) updated: Embryology, anatomy, function and pathology. Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger, 232: 151582.
- Tanner C (1926) Die Entwicklung des Ackerknecht'schen Organs beim Schaf. Anatomischer Anzeiger 61: 289-302.
- Thenius E (2007) Evolution der Säugetiere (Mammalia): Molekularbiologie versus Paläontologie. Denisia, 20: 723-744.
- Tichy F (1992) The Morphogenesis of selected lingual papillae in ovine and porcine fetuses observed by scanning electron microscopy. Acta Vet. Brno, 81: 3-10.

- Ungerecht K (1951) Zur Genese der Dermoidcysten am Mundboden. Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde, 160: 316-327.
- Welsch U & Deller T (2018) Histologie - Das Lehrbuch. München: Urban & Fischer Verlag/Elsevier.
- Westheide W & Rieger G (2015) Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- und Schädeltiere. Berlin: Springer Spektrum.
- Wiesner E & Ribbeck R (1991) Wörterbuch der Veterinärmedizin 3. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Williams DL & Miller TR (2006) Chapter 19 - Ophthalmology. In: Higgins AJ & Snyder JR (eds.) The Equine Manual (Second Edition). Edinburgh: W.B. Saunders.
- Wilson DE & Reeder DM (2005) Mammal Species of the World 3. Johns Hopkins University Press, 3: 2142.
- Wu T, Xiong X, Zhang W, Zou H, Xie H & He S (2013) Morphogenesis of Rete Ridges in Human Oral Mucosa: A Pioneering Morphological and Immunohistochemical Study. Cells Tissues Organs, 197: 239-248.
- Zenker W & Halzl L (1953) Development of Chievitz's organ in man. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 117: 215-236.
- Zorzoli E (1954) Contributo allo studio dell'organo di Ackerknecht negli animali e nell'uomo [Ackerknecht's organ in animals and man]. Biol Lat, 7: 585-597.

## **8 Danksagung**

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen Personen bedanken, die mich bei der Anfertigung der Dissertation begleitet und tatkräftig unterstützt haben:

## **9 Tabellarischer Lebenslauf**