

## XI.

# Ueber die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*.

Von August Rücker.

Hierzu Taf. III.

Die so überaus zierlichen und formenreichen Chitingebilde, welche wir unter der Bezeichnung Radula und Kiefer als Mundorgane der kopftragenden Weichthiere kennen, erregten schon in früher Zeit die Aufmerksamkeit thierkundiger Naturbeobachter. Geht doch Lebert in dem historischen Anhang seiner schönen Abhandlung über die Mundorgane einiger Gastropoden\*) bis auf Aristoteles zurück. Lovén\*\*) erweiterte die literarischen Nachweise Lebert's, bis endlich in der Einleitung zu seiner leider nicht vollendeten Monographie über das Gebiß der Schnecken Troschel\*\*\*) eine erschöpfende Behandlung der wissenschaftlichen Arbeiten auf diesem Gebiete lieferte.

Den Werth der Kiefer für die Klassifikation der Mollusken deutete schon 1828 Ehrenberg †) an. Osler wies auf

---

\*) Archiv für Anatomie und Physiologie 1846, S. 435 ff.

\*\*) Oefversigt af Kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar 1847, p. 175 bis 199.

\*\*\*) Troschel, das Gebiß der Schnecken, I. Bd., Berlin 1856 bis 63, S. 5 ff.

†) Ehrenberg, Symbolae physicae, Berlin 1828 bis 31. (Bei der Gattung *Helix*.)

die Benutzbarkeit der Mundorgane mariner Formen in demselben Sinne 1832 hin \*), während Troschel \*\*) zuerst ausdrücklich die Wichtigkeit der Mundorgane in systematischer Beziehung hervorhob.

Nachdem, namentlich durch die ausgedehnten und sorgfältigen Untersuchungen Lovén's und Troschel's, die nöthige Grundlage hierfür geschaffen, gestalteten Troschel \*\*\*) und Gray †) besonders das Gastropodensystem vollständig um, indem sie die Beschaffenheit der Radula zu einem wesentlichen Klassifikationscharakter erhoben. Den Arbeiten der genannten Forscher schließt sich, bis in die neueste Zeit hereinreichend, eine außerordentlich große Zahl von Publicationen an, in welchen die Mundtheile von Mollusken beschrieben und systematisch verwerthet werden.

Es ist eine eigenthümliche Erscheinung, daß trotz der hohen wissenschaftlichen Bedeutung, welche so die Radula der Mollusken erlangt hat, die Kenntniß ihrer Bildungsweise und der Art ihres Wachsthums noch höchst dürftig ist.

Troschel's in oben erwähntem Werke niedergelegte Ansicht ging dahin, daß die Bildung neuer Zähne, das Größerwerden der Radula, an deren hinterem, in der sogenannten Zungenscheide steckenden Rande erfolge. Es werden dort, so nimmt Troschel an, die Zähne der rinnenförmig aufgebogenen Radula gleich in gehöriger, also mit dem Gesamtwachstum des Thieres zunehmender Größe gebildet und in dem Maße, wie die vorderen allein zur Verwendung kommenden Partien der Radula durch den Gebrauch abgenutzt und untauglich werden, rückt sie selber aus ihrer Scheide, mit der

\*) Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1832, p. 497 bis 516.

\*\*) Ueber die Mundtheile einheimischer Schnecken. Archiv für Naturgeschichte 2. Jahrgang (1836), I. Bd., S. 257 ff. Ueber die Mundtheile einiger Heliceen. Dasselbst 15. Jahrgang (1849), I. Bd., S. 225 ff.

\*\*\*) Troschel und Ruthe, Handbuch der Zoologie. 5. Aufl. von Wiegmann's und Ruthe's Handbuch. Berlin 1859.

†) Gray, J. E., Guide to the systematic distribution of Mollusca in the British Museum. Part I. London 1857.

sie nicht verwachsen, nach. Troschel bezeichnet die hinteren Zahnreihen als die Reserven der vorderen. Ueber die Art und Weise der Bildung, die Entstehung der einzelnen Zähne, sowie der übrigen Theile der Radula, die Abhängigkeit derselben von den umgebenden Geweben und den Modus ihres Vorrückens giebt Troschel keine Auskunft.

Kölliker \*) suchte die angedeutete empfindliche Lücke unserer Kenntniss durch eine zu Ende des Jahres 1856 in der Würzburger physikalisch-medicinischen Gesellschaft vortragene Arbeit, wenigstens theilweise, auszufüllen. Er untersuchte den Schlundkopf von *Loligo todarus* der Untersuchung. Bei Querschnitten, die durch die Zungenscheide geführt wurden, fand er das in seiner Figur 14 festgehaltene Bild. Die Zungenscheide bildet einen ganz geschlossenen, cylindrischen, dünnwandigen Schlauch, dessen Hülle von zartem Bindegewebe gebildet wird, dem innen ein schönes Cylinderepithel aufsitzt. Von der oberen Mittellinie der Zungenscheide ragt in die Höhlung derselben ein Gebilde herein, das er Zungenkeim nennt und als Matrix der Zunge ansieht. Dasselbe trägt ebenfalls ein Cylinderepithel. Kölliker nimmt nun an, daß von dem äußeren Epithel nur die Grundmembran der Radula, dem Epithel des Zungenkeims dagegen die dieser aufsitzenden Zähne secerniert werden. Dieselben sollen in ihrer Form entsprechende Vertiefungen hinein und nicht an ihrer Basis, sondern an den Seiten wachsen. Ein Vorrücken der Radula in Folge des Druckes hinten neu entstehender Theile, wie dies Troschel annimmt, hält Kölliker nicht für wahrscheinlich, sondern mag die Ursache desselben eher in äußeren Momenten, wie in Muskeldruck u. s. w. erblicken.

In derselben Abhandlung rectificiert Kölliker eine früher \*\*) von ihm ausgesprochene Ansicht über die Ent-

\*) Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg, VIII. Bd. (1858), S. 52 ff.

\*\*) Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, Zürich 1844, S. 95.

stehung der Molluskenkiefer und erkennt in denselben chitinöse Cuticularbildungen.

Semper<sup>\*)</sup> wendet sich in einer 1858 publicirten Abhandlung gegen die ältere, von Troschel vertretene und gegen die Anschauung Kölliker's. Es ist nicht leicht, die Ausführungen Semper's kurz zu reproduciren. Ich will mich darauf beschränken, die von ihm vorgetragene Hypothese anzugeben. Dieselbe gipfelt darin, daß ein Nachwachsen der Radula in der Scheide nicht stattfindet, daß an deren Bildung nicht verschiedene Epithelschichten betheilt seien, sondern nur jene, der Kölliker die Abscheidung der Grundmembran zuschreibt; Semper nimmt eine periodische Erneuerung der Radula durch Häutung an.

In der mir zugänglichen neueren Literatur habe ich keine weiteren, die Bildungsweise der Radula behandelnden Publicationen gefunden. Es konnte dies ein Wink sein, daß die Bearbeitung der vorliegenden Frage mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft sei. Gleichwohl erschien es des Versuches werth, dieselbe ihrer Lösung näher zu bringen. Es unterlag keinem Zweifel, daß der in der Scheide eingeschlossene Theil der Radula in erster Linie berücksichtigt werden müsse. Hat doch schon Lebert<sup>\*\*)</sup> sich, wie er sagt, der Vermuthung nicht erwehren können, daß die Scheide der Reibmembran mit der Bildung und immer neuen Secretion derselben in näherer Beziehung stehe, ihr gleichsam als Matrix diene. Claparède giebt bei Besprechung der Entwicklungsgeschichte von *Neritina fluviatilis*<sup>\*\*\*)</sup> seiner Verwunderung darüber Ausdruck, daß das hintere Ende der Radula von den meisten Beobachtern gar nicht erwähnt werde. Er weist darauf hin, daß dieses Gebilde, von Lebert als Endpapille bezeichnet, die Matrix der Radula sei.

Das Material für meine Untersuchung bot mir *Helix*

<sup>\*)</sup> Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, IX. Bd. (1858), S. 270 bis 283.

<sup>\*\*)</sup> l. c. S. 457.

<sup>\*\*\*)</sup> Archiv für Anatomie und Physiologie 1857, S. 141.

pomatia. Die Mundorgane dieses Gastropoden wurden schon früh beachtet, so von Severino und Harder, Redi und Lister. Eine eingehendere Aufmerksamkeit schenkte denselben Swammerdam\*), der unermüdliche Zergliederer der Insecten und Weichthiere. Den Kiefer bildet er ziemlich gut ab, während ihm die Beschreibung und Abbildung der Radula nicht gelungen ist. Auch A. von Humboldt\*\*) beachtete, wenn auch nur ganz gelegentlich, das Gebiß der Weinbergsschnecke. Troschel hat in seiner schon oben erwähnten frühesten Abhandlung\*\*\*) auf diesem Gebiete die Mundtheile von *Helix pomatia* beschrieben und abgebildet. Endlich verweise ich noch auf eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung Fr. Wiegmann's †), in der namentlich auch auf die differente Form der Zähne in verschiedenen Entwicklungsstadien und das spätere Auftreten der mittleren Zahnreihe hingewiesen wird. Derselbe behandelt S. 209 *Helix pomatia*. Die Bildungsweise der Radula ist nicht berücksichtigt.

Ich beabsichtige nicht, auf die Bildungsverhältnisse des Schlundkopfes im Allgemeinen einzugehen und beschränke mich deshalb darauf, in Figur 1 die schematische Darstellung eines medianen Längsschnittes durch denselben zu geben, um die Lage der Radula zu veranschaulichen. Dieselbe ist mit  $r$ ,  $r^I$ ,  $r^{II}$ ,  $r^{III}$  bezeichnet. Von  $r$  bis  $r^I$  reicht derjenige Theil der Reibeplatte, welcher, in der Zungenscheide steckend, bei der Nahrungsaufnahme nicht in Activität tritt, von  $r^I$  bis  $r^{II}$  jener, der sich am Fressen betheiligt. Der Rest besteht aus

\*) Swammerdam, Joh., Bibel der Natur, Leipzig 1752, S. 48, Tafel IV und V. (Abhandlung von der Weinbergsschnecke mit saubern und getreuen Abrissen, S. 43 ff.)

\*\*) Humboldt, A. v., Versuch über die gereizte Muskel- und Nervenfasern, Posen und Berlin 1797, I. Bd., S. 261.

\*\*\*) Archiv für Naturgeschichte, 2. Jahrgang (1836), I. Bd., S. 257 ff.

†) Fr. Wiegmann, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibeplatte und der Kiefer bei den Landschnecken. Jahrbücher der deutsch. malakozool. Gesellschaft, 3. Jahrgang (1876), S. 193 bis 235.

Radulagliedern, die durch die Benutzung so sehr gelitten haben, daß sie als unbrauchbar zu bezeichnen sind.

Ein durch den hinteren Theil der Zungenscheide rechtwinkelig geführter Querschnitt bietet ein ähnliches Bild, wie das von Kölliker bei *Loligo todarus* erhaltene. Figur 2 stellt denselben dar und zeigt zu äußerst eine die rundliche Zungenscheide einhüllende Bindegewebsschicht, derselben aufsitzend ein Cylindrepithel und von diesem getragen die Grundmembran der Radula mit den aufsitzenden Zähnen. Weiter nach innen folgt eine zweite Epithelschicht, welche ihrerseits einer von oben in die Höhlung der Zungenscheide sich einsenkenden soliden Masse aufsitzt. Es zeigt dieselbe, von ihrer Eintrittsstelle in die Zungenscheide auslaufend, zarte Streifungen. Ich erwähnte bereits oben, daß Kölliker, der dieses Gebilde Zungenkeim nannte, darin die Matrix der Radula erblickt. Der Schnitt wiederholt so im Wesentlichen den Befund Kölliker's mit dem Unterschiede, daß bei *Helix pomatia* die relative Kleinheit der Zähne die Annahme gänzlich ausschließt, dieselben wüchsen in durch den Zungenkeim gewissermaßen gegebene Formen hinein. Eine Betheiligung der beiden vorhandenen Epithelschichten an der Bildung der Radula macht der Querschnitt in hohem Grade wahrscheinlich; mehr lehrt auch die eingehendste Betrachtung nicht. Auf die eigenthümliche, rinnenförmige Aufbiegung der Radula mache ich beiläufig aufmerksam.

Ein durch dieselbe Partie der Zungenscheide geführter medianer Längsschnitt gewährt bessere Auskunft. Das Bild eines solchen giebt Figur 3 wieder. Auch hier findet sich die umhüllende Bindegewebsschicht, derselben in ihrem unteren Verlaufe aufsitzend das die Grundmembran der Radula tragende Epithel, die Radula, ein oberes Epithel, welches vorhin als inneres erschien, der Zungenkeim. Außerdem aber erblicken wir das hintere Ende der Radula, eingefügt in einen länglich-runden Zellhaufen, die unzweifelhafte Bildungsstätte neuer Zähne und somit der Reibplatte. Es bildet diese Zellanhäufung einen nahezu ringförmig geschlossenen Wulst, in den sich der hintere Rand der rinnenförmig aufgebogenen Radula

einfügt und dessen Stärke in der Mitte, da wo der abgebildete Schnitt liegt, am beträchtlichsten ist. Seine Höhe beträgt dort bei einem Thiere mittlerer Gröfse 0,34 mm durchschnittlich. Nach oben respective aufsen verjüngt sich der Wulst, wie ja auch die Zähne der Radula nach dem Seitenrande hin kleiner und endlich gar rudimentär werden.

Figur 4 giebt bei stärkerer Vergröfserung den wesentlichen Theil der vorhergehenden, den quer geschnittenen Wulst und das Ende der Radula nebst umgebenden Geweben. Die verhältnismäfsig schmalen und langgestreckten Zellen des Wulstes sind nach einem dem Ende der Radula genäherten Raume gerichtet, der von Zellen selber frei bleibt; er ist in der Figur mit *f* bezeichnet. Dem Ende der Radula direct angelagert und theilweise unter dem letztgebildeten Zahne stehend, fallen alsbald einige Zellen von beträchtlicher Gröfse ins Auge. Man kann deren leicht fünf unterscheiden und habe ich dieselben mit den Buchstaben *α* bis *ε*, auch in den Figuren 5 und 6, bezeichnet. Die absolute Gröfse dieser Zellen ist eine variable. Sie hängt ab von der Gröfse des Thieres und wird wohl auch von der durch die äufseren Lebensbedingungen hervorgerufenen Energie des Wachstums beeinflusst werden. Immerhin ist aber ihr Ausmafs ein beträchtliches, wie aus den Zahlen 0,09 mm, der Höhe der Zelle *α*, 0,035 mm, dem Querdurchmesser von *γ*, hervorgeht; Angaben, die sich auf normale Thiere mittlerer Gröfse beziehen.

Von diesen Zellen nimmt, das kann keinen Augenblick zweifelhaft sein, die Bildung des Zahnes nebst der zugehörigen Partie der Grundmembran ihren Ausgang und zwar wird an der Zahnbildung zunächst die Zellgruppe *α* bis *γ* betheilt sein.

Ich legte mir die Frage vor, ob aufser den genannten drei noch andere in die engere Gruppe der odontogenen Zellen gehören möchten und suchte dieselbe direct, d. h. an der Hand von Schnitten zu beantworten. Es gelang mir diefs nicht. Sehr wahrscheinlich aber ist die Zahl keine gröfsere, als der Längsschnitt sie zeigt. Die gegenseitigen Mafsverhältnisse des Zahnes und der Zellen, die seine Bildung be-

wirken, lassen diese Annahme als naheliegend zu. Ich habe angegeben, daß der Querdurchmesser der Zelle  $\gamma$  0,035 mm durchschnittlich betrage. So groß stellt sich, unter sonst gleichen Voraussetzungen, der Querdurchmesser des Basaltheles eines der jüngsten Reihe angehörenden Zahnes dort dar, wo der Schnitt liegt. Die Zelle  $\gamma$  ist nun, wie ich weiter unten darthun werde, an der Secretion des basalen Theiles des in Bildung begriffenen Zahnes direct betheilt und da ich eine ungewöhnliche Form der Zelle nicht voraussetze, darf ich wohl folgern, daß sie innerhalb der odontogenen Gruppe, der sie angehört, keinen seitlichen Nachbar habe.

Gilt dies für  $\gamma$ , dann dürften die Zellen  $\beta$  und  $\alpha$ , entsprechend ihrer Rolle beim Zahnbildungsprocesse, ebenfalls seitlicher Nachbarschaft entbehren. Ich nehme also für die folgenden Erwägungen an, daß zunächst und unmittelbar an der Zahnbildung nur die genannten Zellen betheilt seien, möchte aber ausdrücklich hervorheben, daß eine größere Zahl derselben, welche immerhin denkbar ist, auf den Modus der Zahnbildung kaum wesentlichen Einfluß haben kann.

Um die Bildungsweise der Radula zu verstehen, wird die Kenntniß des Werdens eines einzelnen Zahnes unerläßlich sein. Figur 5 stellt einen solchen in möglichst jugendlichem Stadium dar. Die Zellen  $\alpha$  und  $\beta$ , deren Scheitelflächen unter einem ziemlich stumpfen Winkel sich berühren, geben den Anstoß zur beginnenden Zahnbildung. An der beiden Zellen gemeinschaftlichen Kante nimmt die Secretion ihren Anfang. Die dort sich bildende Chitinleiste breitet sich allmählich mehr aus, so daß bald die Scheitelflächen der Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  von dem Secretionsproducte bedeckt sein werden. So wird ohne Zweifel die erste Anlage des Zahnes von den genannten Zellen herrühren. Sehr bald aber nehmen an dem eingeleiteten Bildungsvorgange noch andere und, wie es scheint, recht zahlreiche Zellen Theil. Aus dem Mittelraume des Wulstes, aus  $f$ , ziehen sich zarte Zellfäden nach dem werdenden Zahne hin und über demselben gelegene Zellen senden gleichfalls höchst feine Fortsätze ihm zu. Es erfolgt so ein gewiß recht rasches Wachsthum des Zahnes, dessen Inneres die ur-

sprüngliche Zahnanlage, umhüllt von dem Secretionsproducte anderer Zellen, enthält.

In der That gelingt es, bei Zähnen der nächsten Entwicklungsstadien diesen in seiner eigenartigen Formung stets erkennbaren Kern durch die umhüllenden noch transparenten Schichten hindurch zu erblicken.

So wird der Zahn, den Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  aufliegend, sein Wachsthum fortsetzen, bis er mit dem Ausscheidungsproducte von  $\gamma$ , dem nachwachsenden Basaltheile des vor ihm gebildeten Zahnes und somit auch mit der durch die Zelle  $\delta$  erzeugten Grundmembran in innige Berührung kommt, die zu einer Verschmelzung führt. Die eigenartige Stellung der Zellen zu einander, namentlich aber die Wachstumsrichtung der Grundmembran, bedingen nun auf rein mechanischem Wege eine vollständige Aenderung der Situation. Ein Blick auf Figur 6 macht die dort bereits eingeleitete Aenderung alsbald verständlich. Es hebt sich der der Zelle  $\alpha$  aufliegende Theil des Zahnes, der zukünftige Haken desselben, von seiner Unterlage ab, der Zahn beginnt eine Viertelsdrehung, um allmählich aus der übergekippten in die normale Stellung überzugehen. Die von  $f$  herkommenden Zellfortsätze, die an den Zahn sich ansetzten, werden bei diesem Aufrichten desselben mit empor gezerzt und reißen wohl bei weitergehender Drehung bald vollständig ab. Die Zelle  $\alpha$  ist fortan außer jeglichem Zusammenhange mit dem Hakentheile des Zahnes, der ihr seine Entstehung und erste Form verdankt. Die Zelle  $\beta$  hingegen bleibt in Connex mit dem Zahne und hat Gelegenheit, die begonnene Bildung dessen Basaltheiles fortzusetzen. Sie übernimmt die Rolle von  $\gamma$ , während diese den Zusammenhang mit dem vorletzten Zahne aufgibt. Schon in seiner übergekippten, ursprünglichen Lage setzten sich über dem Zahne gelegene Zellen, wie ich bereits erwähnte, mit ihm in Verbindung. Bei seiner allmählichen Wendung und dem damit verbundenen Frei- und Größerwerden seines Basaltheiles bietet dieser zahlreiche Ansatzstellen. So sieht man denn auch die über dem Zahne gelegenen Zellen vorzugsweise dort ihre Insertionsstellen suchen. Es bilden diese Zellen und

solche, die an den Hakentheil des Zahnes sich ansetzen und denselben completiren, jenes innere oder auch obere Cylinder-epithel, das dem sogenannten Zungenkeime aufsitzt.

So weit ist, wie ich wohl annehmen darf, der Bildungsgang des Zahnes verständlich. Es soll jedoch mit dem vorläufigen Abschlufs der Entwicklung dieses jüngsten Gliedes kein Stillstand im Wachsthum der betreffenden Zahnreihe eintreten, es soll die Gesammtradula sich um weitere Querreihen vergrößern. Die Figur 6 zeigt aber, dafs die Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  die Bildung eines Zahnes nicht abermals einleiten können, denn  $\beta$  steht noch in Verbindung mit dem neugebildeten Zahne, dessen Basaltheil, wie erwähnt, ihr theilweises Secretionsproduct ist.

Soll die Entwicklung nicht ins Stocken gerathen, dann mufs eine der rückwärts gelegenen Zellen die Rolle von  $\alpha$  übernehmen, während diese mit jener von  $\beta$  sich befaßt. So kann man ein Weiterwachsen der Radula von hinten nach vorn, durch Anfügen neuer Querreihen, sich ohne Zwang erklären.

Ich habe schon oben angedeutet, dafs ich die Thätigkeit der odontogenen Zellen in erster Linie als eine anregende und die Form und Lage des Zahnes bestimmende auffasse, indem die überwiegende Masse desselben von anderen und kleineren Zellen geliefert wird. Haben jene diese ihre Mission erfüllt, dann kann ihre secretorische Thätigkeit der Bildung der Grundmembran dienen. Die durch die Zellen  $\alpha$  bis  $\epsilon$  repräsentierten Formen halte ich nur für Durchgangsstadien dem unteren Theile des Wulstes entstammender Zellen. Die bis zum Stadium  $\delta$  zunehmende Gröfse wird bedingt durch reichliche Zufuhr von Nahrung. Hat diese aufgehört oder aus anderen Gründen die Zelle sich erschöpft, dann wird ihre hervorragende Thätigkeit aufhören und sie in dem die Grundmembran tragenden Cylinderepithel aufgehen.

Die Grundmembran der Radula bildet eine ununterbrochene, dünne Platte, der die Zahnreihen aufsitzen. Es folgt hieraus für  $\delta$ , dafs diese Zelle mit ihr gleichwirkenden seitliche Fühlung hat, während für die Zellen  $\alpha$  bis  $\gamma$  seit-

lich separierte Thätigkeit anzunehmen ist. Dieser seitliche Anschluß würde in Folge der zunehmenden Größe der Zelle  $\delta$  leicht erreicht werden. Die von mir gemachte Annahme der durch  $\delta$  bewerkstelligten Secretion der Grundmembran, gleichen Schritt haltend mit dem Wachsthum der Zähne, an dem viele Zellen sich betheiligen, stellt an die secretorische Thätigkeit von  $\delta$  allerdings hohe Anforderungen. Die gebildete Grundmembran trägt nun aber unverkennbare Spuren dieser ihrer Entstehung an sich. Ihre Masse hebt sich scharf von der deutliche Schichtung zeigenden der Zähne ab und stellt sich als viel weniger dicht jener gegenüber dar. Es bestätigt diesen optischen Befund auch das Verhalten gegen Tinctionsmittel.

Ich will nicht versäumen, schon jetzt darauf aufmerksam zu machen, daß die erörterte Bildung einen innigen Zusammenhang der einer Reihe angehörenden Zähne bedingt. Die erwähnte Verschmelzung des in Bildung begriffenen Zahnes mit dem nachwachsenden Basaltheile seines Vorgängers bedeutet dessen Bildungsabschluß nach dieser Seite hin, vereint ihn aber innig mit seinem Nachfolger.

Wenn man sich vergegenwärtigt, daß die spätere Arbeitsthatigkeit der Zähne Widerstände zu überwinden hat, die ein Losreißen von der Grundmembran in der Längsrichtung der Radula möglich erscheinen lassen, wird man dieses Zusammenschweißen der Glieder einer Zahnreihe als eine wirksame Unterstützung ihrer Befestigung auf der Grundmembran, als eine Entlastung dieser selbst ansehen dürfen. Es liegt die Verwachsungsstelle bei normaler Lage unter dem Hakentheile des nachfolgenden Zahnes und verhindert dieser namhaftere Verdickung jener Partie der Zahnbasis bei späterem Wachsthum. Auf solche Weise geht, neben erhöhter Festigkeit, durch diese Verwachsung innerhalb derselben Zahnreihe deren später erforderliche leichte Biegsamkeit nicht verloren.

Ehe ich den neugebildeten Zahn in seiner fortschreitenden Entwicklung verfolge, verweile ich kurz bei dem schönen Cylinderepithel, das wir als den Träger der Grundmembran schon oben kennen gelernt und von dem Kölliker die Bil-

dung dieser, *Semper* aber die der gesammten Radula herleitete. Wie die Abbildung zeigt, ist weder das eine, noch das andere der Fall: Zahn und Grundmembran sind bereits gebildet, bevor dieses Epithel auftritt. Wenn die Bildung der Grundmembran durch das untere Epithel auch nicht stattfindet, so kann die Annahme einer Verstärkung derselben zunächst nicht zurückgewiesen werden. Die Untersuchung der in ihrer Bildung vorgeschrittenen Radula zeigt aber, daß dieß nicht der Fall ist. Das Epithel secerniert eine Schicht, die von der Grundmembran der Radula sich deutlich abhebt und auch leicht trennen läßt, eine Subradularmembran, identisch mit der elastischen Platte *Huxley's*.

Ueber die Natur dieses Gebildes befindet sich *Troschel*\*) in einem Irrthume, den *Keferstein*\*\*\*) mit ihm theilt. Beide sehen in der elastischen Platte nicht das Ausscheidungsproduct jenes Cylinderepithels, welches der unteren Wand der Zungenscheide aufsitzt, sondern vielmehr die untere Wand der Zungenscheide selber. Allerdings ist der Charakter dieses in seinem hinteren Theile so ausgeprägten Epithels in jener Region, in der die Radula, aus der Zungenscheide austretend, auf den Zungenträgern sich ausbreitet, etwas verwischt, aber immerhin noch erkennbar. Je näher dasselbe jedoch dem vorderen Rande der Radula kommt und in Folge dessen wieder in normalere Verhältnisse und namentlich bessere hinsichtlich der Ernährung tritt, ein um so besseres Aussehen gewinnt es. Es gleicht dort wieder, wie *Figur 11* zeigt, dem entsprechenden Epithel unter dem hinteren Theile der Radula und geht allmählich über in das so charakteristische und schöne Cylinderepithel, welches die Mundhöhle auskleidet.

Die Entwicklung des jüngsten Zahnes einer Reihe habe ich in der voraufgehenden Betrachtung verfolgt, bis er in seine normale Lage gelangte, im Wesentlichen also mit der

---

\*) *Das Gebiß der Schnecken*, I. Bd., S. 19 f.

\*\*) *Bronn*, *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, III. Bd., 2. Abtheilung, Leipzig 1862 bis 1866, S. 946 und 948.

Grundmembran parallel situiert erscheint. Um die Weiterbildung der Radula zu verfolgen, führe ich zunächst zwei Partien derselben, innerhalb der Zungenscheide gelegen, vor. Figur 7 zeigt den 15. bis 17. Zahn, vom Beginne der Reihe aus gezählt. Das untere Cylinderepithel erscheint sehr gleichmäfsig. Sein Ausscheidungsproduct hebt sich an dieser Stelle nicht scharf von der Grundmembran der Radula ab, ist aber an der horizontalen Schichtung, die dieser abgeht, immerhin zu erkennen. In dem über der Radula gelegenen, dem Zungenkeime aufsitzenden Epithel treten die einzelnen Zellen deutlich hervor und es zeigt die Schicht den Charakter eines Cylinderepithels. Bei vorliegendem Längsschnitte kann selbstverständlich nur eine beschränkte Zahl dieser Zellen zur Anschauung kommen und diese finden ihre Ansatzstellen vorzugsweise an dem Basaltheil des Zahnes. Sie werden jedoch nicht nur dort, sondern auch an anderen Stellen und namentlich den Seitenkanten des Hakens inserieren. Die Secretions-thätigkeit dieser Zellen allein führt den Zahn seiner Vollendung entgegen. Er zeigt dann, verglichen mit der unentwickelten Gestalt und weit geringeren Gröfse bei seiner Bildung, eine beträchtliche Zunahme seiner Masse, bestimmte Form und Sculpturverhältnisse des Hakentheiles, sowie scharfe Umrisse seiner basalen Partie, der sogenannten Grundplatte. Auch hier tritt deutlich jene schon oben von mir erwähnte Verschmelzung der einzelnen Glieder einer Zahnkette hervor.

Eine grofse Strecke der Zahnreihe übergehend, stelle ich in Figur 8 eine Zahngruppe dar, welche nahe jener Stelle gelegen ist, an der die Radula aus der Zungenscheide austritt und der Abschnitt derselben beginnt, welcher bei der Nahrungsaufnahme mitwirkt. Das Bild ist ein gänzlich verändertes. Das untere Epithel erscheint hier beträchtlich niedriger, sein Ausscheidungsproduct aber, das von der Grundmembran der Radula scharf sich abhebt, wesentlich verstärkt. Eine Verbindung beider Platten besteht, kann aber eine nur lose sein, da bei Herstellung von Dünnschnitten leicht Trennung eintritt. Der Zahn ist an dieser Stelle längst über die Zeit seiner Ausbildung hinaus, ein fertiges Product, geschickt,

seine Function zu übernehmen. Das Epithel, welches seine Fertigstellung besorgte, hat nach Erreichung dieses Zieles seine ausscheidende Thätigkeit nicht eingestellt. Seine Zellen, die jetzt vollständig in Form und Gröfse übereinstimmen, sind bedeckt mit einer mächtigen Cuticularschicht, die, der Radula sich anschmiegend, zwischen deren Zähne Papillen entsendet. Beachtenswerth ist die Stellung der Zellen beider Epithelien. Während dieselbe früher eine wesentlich senkrechte zur Fläche der Radula war, folgt nun ihr dieser zugewandter Theil augenscheinlich einem Zuge, der bestrebt ist, die Reibeplatte aus ihrer Scheide austreten zu lassen.

Bald nach ihrem Austritt aus der Zungenscheide macht, wie Figur 1 zeigt, die Radula, die nun mit der Subradularmembran auf dem Zungenträger, dem motorischen Theil dieses Fressapparates, ausgebreitet ist, eine scharfe Biegung nach vorn und unten. Hierdurch wird eine Schichtenstörung in dem jüngsten Theil der Subradularmembran veranlaßt. Die erwähnte Schicht erscheint nicht mehr parallel zwischen den älteren Theil der Membran und das hier sehr reducierte erzeugende Epithel gelagert, sondern mehr oder weniger schief zu beiden gestellt. Es wird dadurch das Epithel von der oberen Partie der Membran entfernt und scheinbar eine weitere Schicht eingeschoben. Bei genauerer Untersuchung ergibt sich leicht der angeführte Grund dieser auf den ersten Blick eigenthümlichen Erscheinung.

Durch den Gebrauch werden die Zähne der Radula abgenutzt und schliesslich untauglich — sie müssen durch nachrückende Querreihen ersetzt werden. Figur 9 zeigt einige Zähne dieser Art, denen man alsbald die vielfache Benutzung und in Folge dessen eingetretene Invalidität ansieht. Das untere Epithel zeigt sich hier schon wieder, verglichen mit vorhergehenden Stadien, wesentlich gekräftigt. Die scheinbare, nicht unbeträchtliche Verstärkung der Subradularmembran ist die Folge der erwähnten Schichtenstörung, die nothwendig von einer Auflockerung begleitet sein muß.

Figur 10 giebt ein Bild des vorderen Endes der Zahnreihe, die ich durch ihre verschiedenen Entwicklungsstadien

bis hierher verfolgt — ein Bild des Verfalls. Das Cylinder-epithel allein, welches bis dahin die Reibplatte getragen, bleibt erhalten und kräftigt sich, um in die epitheliale Auskleidung der vorderen Mundhöhle überzugehen, alle übrigen Theile der Radula zerbröckeln und werden entfernt. Auch hier noch besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen Radularmembran und Subradularmembran. Die dem Cylinder-epithel auflagernde Schicht ist eine erst neuerdings gebildete cuticulare Ausscheidung, nicht etwa ein Theil der Subradularmembran. Ich vermüthe, daß dieselbe zum Schutze unter ihr gelegener Gewebe, dem abbröckelnden Rande der Radula gegenüber, dient und beim Weiterwachsen, nachdem sie entbehrlich geworden, abgestoßen werden mag.

Der weitaus grössere Theil der Radula steckt in der Mundmasse, dort eine nach oben offene Rinne bildend. Diese Rinne ist, wie wir wissen, nicht hohl, sondern mit einer Füllung versehen, welche das Cylinder-epithel trägt, dem der Ausbau der Radula zugewiesen ist. Kölliker\*) zuerst achtete auf diese ausfüllende Masse. Er beschreibt dieselbe als eine bindegewebige Substanz und K e f e r s t e i n \*\*) schließt sich seiner Auffassung an, S e m p e r \*\*\*) dagegen ist der Ansicht, es sei die histologische Beschaffenheit eine andere, es überwiege Muskulatur. Bei näherer Untersuchung ergibt sich, daß die Natur dieser Einlagerung eine verschiedene ist, je nachdem man mehr dem Ende der Radula sich nähert oder mehr jener Stelle, an der ihr Austritt aus der Zungenscheide erfolgt. Für die der Bildungsstätte der Zähne genäherte Partie gilt unzweifelhaft die Auffassung Kölliker's, während in dem oberen, älteren und grösseren Theile der Einlagerung die Muskulatur allmählich überwiegt, um endlich allein vorhanden zu sein. Wenn ich auch der Meinung Kölliker's in Bezug auf die Natur jenes hinteren Theiles

---

\*) l. c.

\*\*) B r o n n, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, III. Bd., 2. Abtheilung, S. 947 f.

\*\*\*) l. c.

der Einlagerung beistimme, so kann ich die ihr zugewiesene Rolle als Matrix der Radula nur theilweise zutreffend erachten. Die Betheiligung dieser Bildung an der Radulaerzeugung beschränkt sich darauf, daß sie das die Zähne weiter bildende Epithel trägt und ernährt und wohl auch als Stützapparat überhaupt functioniert.

Eine sehr wesentliche Rolle scheint mir dem oberen, muskulösen Theil dieser Rinnenausfüllung zugewiesen zu sein. Ich vermuthete, daß derselbe in innigem Zusammenhange mit der Vorwärtsbewegung der Radula steht. Schon oben habe ich erwähnt, daß Troschel der irrigen Ansicht war, die Radula stecke lose in ihrer Scheide und werde durch den Druck der nachwachsenden Zähne vorgeschoben. Kölliker hält es dagegen für wahrscheinlich, daß äußere Ursachen dieß bewirken möchten. Er weist dabei auch auf den Zug hin, den die Ueberwindung des Widerstandes bei der Nahrungsaufnahme veranlasse. Es scheint mir aber die ganze Anlage der Radula, bei Gastropoden wenigstens, darauf hinzudeuten, daß dieser Einfluß möglichst abgeschwächt werde. Das beim Fressen nothwendig eintretende ruckweise Zerren würde sehr leicht zu Bildungsstörungen Anlaß geben können, wenn die Bildungsstätte nicht relativ weit, auch bei *Helix pomatia*, abgelegen wäre. Wo der Einfluß der Fressbewegung sich zerrend geltend machen mag, dort ist der Zahn längst ausgebildet.

Ich nehme an, daß im Wachsthum der Radula selber, in dem der umgebenden Gewebe die Tendenz des Vorschiebens liegt, daß dieß aber nicht entfernt ausreichen kann, die Vorwärtsbewegung zu erklären, erscheint selbstverständlich. Es handelt sich also um die Auffindung eines bestimmten, dem erwähnten Zwecke dienenden Apparates, den ich in der oberen Partie der Rinnenausfüllung glaube gefunden zu haben. In Figur 11 gebe ich das Bild eines medianen Längsschnittes durch jenes Gebilde. Das schon oben von mir erwähnte epitheliale Ausscheidungsproduct, welches sich bildet, nachdem der Zahn fertig gestellt ist, jener starke Cuticularsaum, der zwischen die Zähne sich erstreckte, setzt sich in die sehr

beträchtliche Falte fort, welche rückwärts von der Austrittsstelle der Radula aus ihrer Scheide, unter dem Eingange in den Oesophagus gelegen ist. Bei Untersuchung der innerhalb dieser Falte gelegenen Cuticularbildung ergibt sich, daß sie genau jene welligen Schichtenlagerungen zeigt, welche die in der Scheide befindliche Partie durch Anschmiegen an die Zähne und Lücken der Radula erhält. Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, daß jene Schicht innerhalb der Scheide gebildet wurde. Die Frage nach der Ursache des Rück- und Abwärtsbiegens derselben, nach der Ursache dieser Faltenbildung ist durch die Beschaffenheit der unterliegenden Muskelmasse beantwortet. Starke Muskelbündel setzen sich an die unter dem Cuticularsaume gelegenen Gewebe an, durchsetzen in etwas geneigter Richtung die Radularinne, um beträchtlich weiter hinten eine zweite Befestigungsstelle an den der Radula aufliegenden Gewebsschichten zu finden. Eine Verkürzung dieser Muskeln muß nothwendig in doppelter Weise wirken: einmal wird der obere Saum herunter- und von der Radula wegbewegt — dann wird der untere Theil der Radula gehoben werden müssen. Ohne Zweifel kommt hierbei die Rigidität dieser oberen Cuticularschicht in Betracht, vielleicht auch jene cuticularen Höcker zur Geltung, die zwischen die Zähne der Radula sich herein drängen. Daß die eigenthümliche Stellung der Epithelzellen zur Radula, die ich in Figur 8 zur Anschauung brachte, auf diesen Zug sich zurückführen läßt, halte ich für wahrscheinlich, doch könnte dort auch die zerrende Einwirkung der Fressbewegung die Ursache sein. Ein wenn auch mit geringer Stärke, aber stetig wirkender Zug dürfte genügen, ein langsames aber dauerndes Vorschieben der Radula, wie es durch die Abnutzung der Zähne sowie durch Zunahme der Gesamtgröße der Zunge bedingt ist, zu erklären. Bei weitergehendem Wachsthum schieben sich neue Muskelpartien zwischen der unteren Anheftungsstelle der Muskelbündel und der Radula ein und allmählich werden, im steten Anschluß an die sich vergrößende Faltenbildung, die Muskelmassen theilweise aus der Radularinne heraus und

nach rückwärts gedrängt werden, dort eine unter dem Oesophagus gelegene Verstärkung des Schlundkopfes bildend.

Eine dieser mit dem Alter wachsenden Falte entsprechende Bildung in dem vorderen Theile der Mundhöhle, gebildet von dem Epithel, welches die Subradularmembran erzeugte, vermisste ich, wenigstens in nennenswerther Größe. Es scheint dieses Epithel ohne derartige Faltenbildung in der unteren und vorderen Mundhöhle aufzugehen.

Ich gebe gerne zu, daß mit Vorstehendem die Vorwärtsschiebung der Radula, die einen ohne Zweifel complicierten Mechanismus erfordert, nicht erschöpfend behandelt ist, kann aber leider für den Augenblick auf diesen interessanten Punkt nicht näher eingehen. Vielleicht ist es mir möglich, ein anderes Mal eine erschöpfende Untersuchung dieser Bewegungsfrage durchzuführen.

Zum Schlusse meiner Betrachtung gebe ich in aller Kürze eine Zusammenstellung der von mir erhaltenen Resultate unter Hinweis auf ältere Beobachtungen und Theorien. Es ist mir gelungen, die Bildungsstätte der Radula in einer ihrem Ende sich anfügenden Zellanhäufung, welche wesentlich von dem umhüllenden Gewebe der Zungenscheide getragen wird, aufzufinden. Der Zahn wird separat gebildet und erst in einem bestimmten Entwicklungsstadium der gleichzeitig entstehenden Grundmembran aufgesetzt, mit dieser und dem vorher gebildeten Zahne verschmelzend. Kölliker nimmt ein Aufsetzen der Zähne auf die Radularmembran an, scheint dies aber in wesentlich anderem Sinne verstanden zu haben. Leuckart's Ansicht\*), daß durch Verdickung und Wucherung der sie tragenden Grundmembran die Zähne entstehen, ist unzutreffend. Der unfertig gebildete Zahn wird durch das dem sogenannten Zungenkeim aufsitzende Epithel weitergebildet und vollendet. Als Matrix der Radula, in dem Sinne wie Kölliker diese Bezeichnung gebraucht, ist der Zungenkeim nicht zu betrachten.

---

\*) Leuckart, Zoolog. Untersuchungen, Gießen 1853, 1854, III, S. 39.

Das Epithel, dem Kölliker die Bildung der Radularmembran zuschreibt, bildet nicht diese, sondern eine Subradularmembran, die identisch ist mit der elastischen Platte Huxley's. Die Ansicht Troschel's und die Keferstein's, daß diese Membran die untere Wand der Zungenscheide sei, ist nicht zutreffend.

Die Annahme Semper's, das letzterwähnte Cylinderepithel erzeuge die Grundmembran nebst den dieser aufsitzenden Zähnen, ist unhaltbar, eine Erneuerung der Radula durch Häutung ohne thatsächliche Unterlage.

Die Radularmembran gleitet nicht, wie Troschel angiebt, lose auf der Subradularmembran, sondern bleibt mit derselben stets, wenn auch schwach, verbunden.

Ein Vorrücken der Radula, die mit ihrer Scheide innig verbunden ist, findet Unterstützung in ihrer Wachstumsrichtung, wird aber bewerkstelligt durch einen Bewegungsmechanismus, welcher im oberen Theile der Radularinne sich bildet. Der Druck der fertig gebildeten Zähne, wie Troschel meint, ist nicht die Ursache, wohl auch nicht mechanisches Zerren beim Fressen.

Eine Folge dieses Vorwärtsschiebens der Radula in innigem Zusammenhange mit den anlagernden Geweben ist die Bildung einer starken Falte, hinter ihrer Austrittsstelle aus der Zungenscheide gelegen. Das Analogon derselben am vorderen Rande der Radula wird vermifst.

Ich zweifle nicht, daß die vorgeführten Resultate meiner Untersuchung, die ja zunächst nur für die Radula von *Helix pomatia* Geltung haben, sich verallgemeinern lassen und hoffe ich, daß es mir gelungen sein möge, die Kenntniß eines ebenso complicierten wie wichtigen und interessanten Organes gefördert zu haben.

Gießen, Zoologisches Institut, im März 1883.

### Erklärung der Abbildungen.

Figur 1. Medianer Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Helix pomatia*, um die Lage der Radula in demselben zu veranschaulichen. r r' r'' r''' Radula. Von r bis r' reicht der in der Zungenscheide eingeschlossene Theil derselben, von r' bis r'' der beim Fressen in Activität tretende und von r'' bis r''' endlich diejenige Partie, welche aus abgenutzten, nicht mehr brauchbaren Radulagliedern besteht. Zs Zungenscheide. F unter dem Oesophagus und hinter der Austrittsstelle der Radula aus der Zungenscheide gelegene Falte, welche bei dem Weiterwachsen der Radula entsteht und mit demselben sich vergrößert. Oe Oesophagus. O Mundöffnung. K Kiefer. T Träger der Radula. Vergrößerung  $\frac{4}{1}$ .

Figur 2. Rechtwinkelig zur Radula geführter Querschnitt durch den hinteren Theil der Zungenscheide. r rinnenförmig aufgebogene Radula. e Cylinderepithel, die Radula tragend, E Cylinderepithel, den Zähnen der Radula aufgelagert. B Bindegewebe. Zk der sogenannte Zungenkeim. Vergrößerung  $\frac{17}{1}$ .

Figur 3. Medianer Längsschnitt durch den hinteren Theil der Zungenscheide. r Radula. e unteres Epithel, E oberes Epithel. B Bindegewebe, der Träger des unteren Epithels. W im vorliegenden Schnitte länglichrund erscheinende Zellanhäufung, welche in ihrer Gesammtheit einen nahezu ringförmig geschlossenen Wulst bildend, die Bildungsstätte der Radula darbietet. M muskulöse Hülle der Zungenscheide. Zk Zungenkeim. Vergrößerung  $\frac{17}{1}$ .

Figur 4. Aus voriger Figur das hintere Ende der Radula nebst umgebenden Geweben bei stärkerer Vergrößerung. r Radula. e unteres, E oberes Epithel. B Bindegewebe. M Hülle der Zungenscheide. W Bildungsstätte der Radula, f in derselben von Zellen frei bleibender Bildungsraum,  $\alpha$  bis  $\epsilon$  die bei der Radulabildung zunächst beteiligten Zellen. Zk Zungenkeim. Vergrößerung  $\frac{130}{1}$ .

Figur 5. Die in voriger Figur mit  $\alpha$  bis  $\varepsilon$  bezeichneten Zellen nebst dem jüngst gebildeten Theile der Radula bei stärkerer Vergrößerung. Den Zellen  $\alpha$  und  $\beta$  aufgelagert, mit Z bezeichnet, die erste Anlage eines Zahnes, das Ausscheidungsproduct dieser Zellen. rm Radularmembran, vorzugsweise von  $\delta$  gebildet. Mit derselben in directem Zusammenhange ein gleichfalls mit Z bezeichneter Zahn, in der Bildung weiter vorgeschritten. Vergrößerung  $\frac{320}{1}$ .

Figur 6. Dieselben Gebilde wie in Figur 5, jedoch in weiter vorgeschrittenem Entwicklungsstadium. Der jüngste, beträchtlich größer gewordene Zahn hat sich von der Zelle  $\alpha$  eben abgehoben. Mit rm, der Radularmembran, ist derselbe in Verbindung getreten. Vergrößerung  $\frac{320}{1}$ .

Figur 7. Der 15. bis 17. Zahn einer Reihe, vom Beginn derselben aus gezählt. sb Subradularmembran, Bezeichnung sonst wie oben. Vergrößerung  $\frac{320}{1}$ .

Figur 8. Eine Partie derselben Zahnreihe, nahe der Austrittsstelle der Radula aus der Zungenscheide. C Cuticularbildung, Bezeichnung sonst wie oben. Vergrößerung  $\frac{320}{1}$ .

Figur 9. Zahngruppe, nahe dem Vorderende der Radula. sb<sup>1</sup> untere Schicht der Subradularmembran, Bezeichnung sonst wie oben. Vergrößerung  $\frac{320}{1}$ .

Figur 10. Vorderes abbröckelndes Ende einer Zahnreihe der Radula. Bezeichnung wie oben. Vergrößerung  $\frac{100}{1}$ .

Figur 11. Medianer Längsschnitt durch den oberen Theil der Zungenscheide, dort wo die Radula, aus derselben austretend, nach vorn und unten umbiegt. M Muskelbündel, Bezeichnung sonst wie oben. Vergrößerung  $\frac{34}{1}$ .



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bericht der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Rücker August

Artikel/Article: [Ueber die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 209-229](#)