

Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken.

Von

Dr. Richard Rössler in Leipzig.

Mit Tafel XXIV und XXV und einem Holzschnitt.

Eine der ersten Beschreibungen und eine allerdings nicht ganz glückliche Abbildung der Kiefer und Radula unserer Weinbergschnecke verdanken wir SWAMMERDAM¹. Viel später beschrieben LEBERT² und ALLMAN in ihren Arbeiten über die Mundorgane einiger Gastropoden die Radula, aber erst LOVÉN³ und vorzüglich TROSCHEL⁴ machten dieselbe zum Gegenstand eingehender Untersuchungen, aus denen eine neue, auf die verschiedene Gestalt und Gruppierung der Radulazähne begründete Gliederung des Gastropodensystems hervorging. Eigenthümlicherweise wurde bei den ausgedehnten und gründlichen Untersuchungen dieser Forscher die Frage nach Ort und Art der Bildung der Reibplatte nur oberflächlich berührt und allein festgestellt, dass die Radula in einem, unterhalb des Ösophagus liegenden Sacke, der sogenannten Zungentasche, verschwand. LEBERT² war der Erste, der seine Aufmerksamkeit dem hinteren, in der Scheide verborgenen Ende der Radula schenkte; auch sprach er bereits die Vermuthung aus, dass die Tasche mit der »Bildung der Chorda und der immer neuen Sekretion der Platten« in näherer Beziehung stehen möchte. TROSCHEL war ebenfalls der Ansicht, dass die Zahnplatten in der Zungenscheide gebildet würden — aus der sie in demselben Maße sich vorschöben, wie die vorderen Zähne sich abnutzten und untauglich würden — da er die hintersten Zähne immer farblos und viel weniger entwickelt fand, als ihre Vordermänner in der Mundhöhle.

¹ SWAMMERDAM, Bibel der Natur. Leipzig 1752.

² Archiv für Anat. und Physiol. 1846.

³ Oeversigt af Konigl. Vetenskaps Verh. 1847.

⁴ TROSCHEL, Das Gebiss der Schnecke. Berlin 1856.

Den Zahnbildungsprocess selbst erörtert er jedoch nicht; auch über Bau und Struktur der Scheide, die mit der Radula nicht in festem Zusammenhang stehen soll, finden sich bei ihm keine Angaben vor.

Erst KÖLLIKER¹ unterwarf diese Fragen bei seinen Untersuchungen über die Bildung der Radula von *Loligo todarus* einer eingehenderen Prüfung. Er beschreibt die Zungenscheide dieses Cephalopoden als einen cylindrischen, dünnwandigen Epithelschlauch, der von einer zarten Bindegewebslage umhüllt wird und von dessen oberer Wand ein länglicher, mit schmaler Basis angehefteter Wulst mit aufsitzendem Epithel, sein »Zungenkeim«, in dieselbe hinein hängt. Die Reibmembran sitzt direkt der Innenseite des Epithelschlauches auf, während die, an den Seiten wachsenden Zähne in entsprechenden Vertiefungen des Zungenkeimepithels entstehen und mit der Grundmembran verkittet werden. Ein Vorrücken der Radula in Folge des Druckes hinten neu entstehender Theile erscheint KÖLLIKER wenig wahrscheinlich, wohl aber hält er es für möglich, dass die Radula durch den Druck der Schlundkopfmuskulatur oder in Folge des Widerstandes der Nahrung beim Fressen veranlasst werden könne, aus ihrer Scheide auszutreten.

SEMPER² ist in einigen Punkten anderer Ansicht, denn er lässt nicht nur die Grundmembran, sondern auch die Zähne der Radula durch die Thätigkeit des äußeren, unter der Reibplatte liegenden Epithels entstehen. Ein Nachwachsen der Radula findet nach ihm nicht statt und erscheint unnöthig, da dieselbe durch eine von Zeit zu Zeit erfolgende Häutung erneut werden soll.

Die Ansicht SEMPER's über die Bildung der Radula, wenn auch nicht seine Hypothese über den Ersatz derselben, blieb eine lange Reihe von Jahren die herrschende, da Niemand sich die Mühe nahm, seine Angaben einer nochmaligen Prüfung zu unterziehen. Erst die neuere Zeit brachte eine Arbeit von TRINCHESE³, in welcher einige Beobachtungen über die Zahnbildung bei *Spurilla Neapolitana*, eines Opisthobranchiers, niedergelegt sind. Der italienische Forscher fand hinter dem letzten farblosen Zahne der Radula einige, in Querreihen angeordnete Schichten großer Zellen mit wohlentwickelten Kernen. Jede Reihe setzt sich nach ihm aus einer Anzahl von fünf bis sieben Zellen zusammen und bildet einen Zahn auf folgende Weise. »Der obere Theil des Körpers eines jeden Zahnes theilt sich in sehr viele kleine Stäbchen (*bastoncelli*), die Anfangs sehr kurz sind, sich aber allmählich verlängern, indem sie gegen den Nucleus hin vorrücken, der nach unten weiter befördert wird. Diese

¹ Verhandl. d. physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. VIII. 1857.

² Diese Zeitschr. Bd. IX. 1858.

³ Anatomia e Fisiologia della *Spurilla Neapolitana*. Bologna 1876.

Stäbchen sind die Zähnnchen« (die Zacken des einzigen, in jeder Querreihe befindlichen, kammförmigen Zahnes). »Der untere Theil der Zellen, welcher nicht an der Bildung der Zähne Theil nimmt, erzeugt in Gemeinschaft mit den entsprechenden Partien der benachbarten Zellen den Körper des Zahnes. Endlich verschwinden die Grenzen der verschiedenen Zellen und der Zahn ist somit gebildet. Die Kerne der odontogenen Zellen bleiben unter dem Zahne liegen, theilen sich und geben einer dicken Körnerschicht den Ursprung, die in dem Maße schwächer wird, als der Zahn von den anderen, nach und nach sich in der Matrix bildenden Zähnen vorgeschoben wird. Wenn die Zähne im Begriff sind aus der Scheide zu treten, beginnt unter ihnen durch die Thätigkeit der Körnerschicht die Bildung einer sehr widerstandsfähigen Cuticula, welche die Zähne auf den Rand der Zungenrolle befestigt. Diese verdickt sich um so mehr, je weiter der Zahn sich vorwärts schiebt, während die darunter liegende Körnerschicht dünner wird und sich erschöpft.«

Diese von den Befunden KÖLLIKER's und SEMPER's so abweichenden Angaben veranlassten mich, den Bildungsprocess der Radula einer eingehenden Prüfung zu unterziehen, und zwar studirte ich zunächst unsere einheimischen Land- und Süßwasserpulmonaten. Ich zerlegte die Zungentasche einer *Helix nemoralis* in eine Serie von Querschnitten, konnte jedoch die großen odontogenen Zellen, die TRINCHESE erwähnt, nicht finden, vielmehr machte der Schnitt die Ansicht KÖLLIKER's von der Bildung der Radula sehr wahrscheinlich. Ich schnitt nun das nämliche Objekt der Länge nach und hatte die Genugthuung, die gesuchten Zellen zu finden. Der Längsschnitt zeigte die bereits von KÖLLIKER und SEMPER beschriebenen Theile, also zu unterst eine dünne Bindegewebslage mit aufsitzendem Cylinderepithel, darüber die Radula, von einem zweiten Cylinderepithel überlagert, und obenauf der wieder von einer Bindegewebsschicht bedeckte Zungenkeim. Die beiden Epithelien standen im Grunde der Tasche durch einen Haufen regellos durch einander geworfener Zellen mit einander in Verbindung. Vor diesem Zellaggregat, unmittelbar unter dem letzten Zahne der Radula, fanden sich fünf große Zellen, die auf den ersten Blick ihre Beziehung zur Abscheidung der Reibplatte erkennen ließen.

Eben als meine Untersuchungen bis zu diesem Punkte gediehen waren, erhielt ich eine Publikation RÜCKER's¹, aus der ich ersah, dass dieselben Beobachtungen von ihm bereits an *Helix pomatia* gemacht worden waren, ein Umstand, der mich veranlasste, meiner Arbeit eine größere Ausdehnung zu geben und, so weit als möglich, sämtliche

¹ Über die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*. Berichte der Oberhäuser Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. 1883.

Gruppen der cephalophoren Mollusken in den Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen.

Ehe ich jedoch die von mir gewonnenen Resultate eingehender darlege, will ich zuvor die Arbeit RÜCKER's, der übrigens die Angaben von TRINCHESE nicht gekannt zu haben scheint, ihrem Inhalte nach kurz skizziren, indem ich sein Résumé ungefähr reproducire. Er fand im Grunde der Zungentasche ebenfalls die bereits erwähnten Zellen, durch deren sekretorische Thätigkeit die Bildung der Zähne sowohl als der Basalmembran eingeleitet wird. »Jeder Zahn wird separat gebildet und erst in einem bestimmten Entwicklungsstadium der gleichzeitig entstehenden Grundmembran aufgesetzt, mit dieser und dem vorher gebildeten Zahne verschmelzend. Der unfertige Zahn wird durch das dem sogenannten Zungenkeim aufsitzende Epithel weiter gebildet und vollendet. Das basale Epithel bildet nicht die Grundmembran, sondern nur eine dünne Subradularmembran, die mit ersterer nur in schwacher Verbindung steht. Das Vorrücken der Radula findet Unterstützung in ihrer Wachstumsrichtung, wird aber bewerkstelligt durch einen Bewegungsmechanismus, welcher im oberen Theile der Radularinne sich findet.«

Zu ähnlichen Resultaten betreffs der Zahnbildung gelangte SHARP¹, der seine Beobachtungen ebenfalls an einer *Helix* anstellte. Er lässt die Abscheidung eines jeden Zahnes von einer einzigen Zelle ausgehen, die nach Ausübung ihrer Funktion abstirbt und durch eine neue ersetzt wird.

Die meiner Darstellung zu Grunde liegenden Beobachtungen wurden zunächst an unseren einheimischen Pulmonaten und Prosobranchien angestellt und zwar untersuchte ich *Helix nemoralis* und *hortensis*, *Arion empiricorum* und *subfuscus*, *Limax agrestis*, *Limnaeus stagnalis*, *Planorbis corneus*, *Paludina vivipara* und *Neritina fluviatilis*. Von marinen Proso- und Opisthobranchien *Littorina littorea*, *Haliotis tuberculata*, *Patella vulgata*, *Murex trunculus* und *brandaris*, *Fusus syracusanus*, *Cerithium vulgatum*, ferner *Doris tuberculata*, *Pleurobranchaea Meckelii*, *Aplysia punctata*, *Bulla striata*, *Philine aperta*, so wie *Pterotrachea coronata*, *Chiton fascicularis* und *Chiton spec.?*, von Cephalopoden *Octopus vulgaris*. Dieses reichhaltige Material verdanke ich zum großen Theil der Freundlichkeit des Herrn Dr. SCHIEMENZ in Neapel, so wie der Güte der Herren Prof. Dr. LEUCKART und Dr. FRAISSE in Leipzig, und nehme ich an dieser Stelle gern die Gelegenheit wahr, genannten Herren, Geheimrath LEUCKART insbesondere für die Winke und Rathschläge, mit denen er mir bei meinen Untersuchungen im zoologischen Institute zur Seite stand, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

¹ Beiträge zur Anatomie von *Ancylus fluv.* Inaug.-Diss. Würzburg 1884.

Pteropodenmaterial stand leider nicht zu meiner Verfügung.

Zum Zwecke der Konservierung wurden die lebenden Thiere in eine mäßig heiße, konzentrierte Sublimatlösung geworfen und nach halbstündigem Verweilen in derselben die Schlundköpfe herauspräparirt und eine weitere halbe Stunde mit Sublimat behandelt. Nach gründlichem Auswaschen mit Wasser wurden die Objekte mit Pikro- oder Boraxkarmin, wohl auch mit Hämatoxylin gefärbt, schließlich in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Herstellung der Schnitte in möglichster Dünne ($\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{100}$ mm) hat mir große Schwierigkeiten bereitet und neben dem verspäteten Eintreffen des marinen Untersuchungsmaterials nicht wenig dazu beigetragen, dass ich erst jetzt die gewonnenen Resultate publiciren kann. Das Paraffin dringt nämlich nur äußerst schwer zwischen die einzelnen Zähnnchen der Radula ein und legt sich selten vollständig an dieselben an, so dass beim Schneiden die Chitintheile sich leicht von den umgebenden Geweben trennen und den Schnitt zerstören. Die besten Resultate habe ich schließlich noch mit gelbem Steinkohlenbenzol erzielt, in das ich die Objekte aus dem absoluten Alkohol brachte. Durch allmähliches Zusetzen von Paraffin — zuletzt in der Wärme — wird das Objekt nach und nach damit imprägnirt und schließlich in reines Paraffin übergeführt. Nach erfolgtem Aufkleben der Schnitte wird die Einbettungsmasse gleichfalls durch gelbes Benzol aufgelöst und entfernt. Behandlung der Objekte mit Terpentinöl ist durchaus nicht zu empfehlen, da das Chitin dabei sehr hart und spröde wird, so dass man, selbst mit den besten Mikrotomen und unter Beobachtung der größten Sorgfalt, keine genügend dünnen Schnitte in wünschenswerther Vollständigkeit erhält.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die anatomischen Verhältnisse des Schlundkopfes bei den einzelnen Gruppen eingehend darzustellen. Ich werde mich begnügen, den allgemeinen Bauplan desselben zu skizziren und nur die mit der Bildung und Bewegung der Radula in näherer Beziehung stehenden Theile ausführlicher behandeln.

Der Schlundkopf, von älteren Forschern auch Buccal- oder Mundmasse genannt, ist überall nach demselben Typus gebaut. Die Wandung lässt eine ziemlich mächtige Muskellage erkennen, die gegen die Leibeshöhle durch eine Bindegewebsschicht, gegen die Mundhöhle von einem Cylinderepithel begrenzt wird. Am Boden der Mundhöhle befindet sich die Zunge oder Rolle (Fig. 4 Zg), aus zwei oder vier symmetrisch gelegenen Theilstücken bestehend, die durch breite Muskelbänder zu einem Ganzen verbunden sind. — Ich bezeichne, in Übereinstimmung mit Troschel, mit dem Namen Zunge stets diesen motorischen, beim Fressen die Reibplatte (R) in Bewegung setzenden Apparat und nicht die letztere selbst, die ja nur als eine Bewaffnung der Zunge angesehen werden

kann. — Ein sehr ausgebildetes und zuweilen recht komplicirtes Muskelsystem (Fig. 4 *mr'* und *mp*) ermöglicht eine Verschiebung der Zunge nach verschiedenen Richtungen hin und gleichzeitig die Bewegung der aufliegenden Radula, die, wie Fig. 4 zeigt, am vorderen Rande der Zunge unter einem ziemlich spitzen Winkel nach abwärts gebogen ist. Der größte Theil der Reibplatte liegt jedoch nicht frei in der Mundhöhle, sondern in einem Sacke verborgen (*Rt*), der unterhalb der Eintrittsstelle des Ösophagus (*oe*) die stark muskulöse Schlundwand durchbohrt und mit seinem Hinterende in die Leibeshöhle hineinragt. Derselbe ist identisch mit der LEBERTSchen Endpapille, so wie der Zungentasche oder -scheide späterer Forscher, eine Bezeichnung, die ich aus oben angeführten Gründen lieber durch Radulatasche ersetzt sehen möchte. Diese cylindrische oder abgeflacht walzenförmige Tasche hat bei den einzelnen Gruppen sehr verschiedene Dimensionen. Kurz und dick ist sie bei den Pulmonaten und Opisthobranchien, schlank und langgestreckt bei Prosobranchien. Bei Patella und vor Allem bei Littorina erreicht sie eine geradezu erstaunliche Länge, die bei der letzteren Art die Körperlänge des Thieres bei Weitem übertrifft, so dass eine Aufrollung der Tasche zur Nothwendigkeit wird. Das hintere Ende der Radulascheide ist gerade abgestutzt, oft von oben nach unten gespalten, zuweilen auch in eine abwärts gebogene Spitze ausgezogen (Rhipidoglossen). Ihrer Entstehung nach ist die Radulatasche als ein plattgedrücktes Divertikel des Mundhöhlenepithels anzusehen, dessen Ränder, parallel der Längsachse des Thieres, nach oben aufgebogen sind, so dass der ganze Follikel die Gestalt einer Rinne angenommen hat. Das Lumen dieser letzteren wird ausgefüllt von einem als Stütz- und Ernährungsapparat fungirenden Bindegewebspfropf — der »Matrix« KÖLLIKER's —, der bei den einzelnen Gruppen verschiedene Struktur und Ausbildung zeigt. Bei den Prosobranchien besteht er in der Hauptsache aus Knorpel, während sonst gewisse blasige Bindegewebsformen vorherrschen, auf welche ich weiter unten nochmals zurückkommen werde.

Zwischen der oberen (*o.ep*) und unteren (*b.ep*), aus Cylinderepithelien gebildeten Divertikelwand liegt nun die ebenfalls rinnenartig nach oben gebogene Radula (*R*), deren Ende oder vielmehr Anfang man auf Längsschnitten, wie sie die meisten der Abbildungen darstellen, erblickt.

Hinter resp. über demselben wird die Kontinuität der beiden Epithellagen durch einen Haufen ziemlich regellos mit einander verbundener Zellen (*Z*) derart vermittelt, dass im Grunde des Follikels ein Hohlraum (*sp*) frei bleibt. Zwischen diesem Zellwulst und dem unter der Radula liegenden, basalen Epithel (*b.ep*) findet sich nun ein epitheliales Zellenpolster, durch dessen sekretorische Thätigkeit die Bildung der Radula

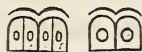
erfolgt. Die Zellen dieses Polsters, die ich Odontoblasten nennen will, sind den jüngsten Zähnen der Reibplatte direkt angelagert und nach zwei verschiedenen Typen ausgebildet. Entweder findet sich eine geringe Zahl großer plasmareicher Zellen mit mächtigen, ovalen Kernen zu einem fast ringförmig geschlossenen Wulste vereinigt, oder es scharen sich viele schmale Odontoblasten, die nur zuweilen die benachbarten Epithelien an Länge übertreffen, zu einem gemeinsamen, ungefähr halbkugelig gewölbten Polster zusammen. Die erstgenannte Ausbildungsweise der odontogenen Zellen tritt bei allen den Mollusken auf, die sich durch die Einheitlichkeit ihrer Zahnformen auszeichnen, also bei den Pulmonaten und Opisthobranchien, während die Prosobranchien, Heteropoden, Placophoren und Cephalopoden, bei denen die Radula sehr verschieden gestaltete Zähne aufweist, mit kleinen, schmalen Odontoblasten ausgerüstet sind.

Pulmonaten und Opisthobranchien.

Um die Bildung der Radula bei den Pulmonaten leicht verfolgen zu können, ist es von Vortheil, an die Betrachtung eines Längsschnittes durch den hinteren, unteren Theil der Radulascheide anzuknüpfen. Fig. 2 stellt, mit Weglassung der aufgelagerten Bindegewebstheile, einen solchen von Limnaeus stagn. dar. Wir sehen im Grunde den Zellenhaufen *F* mit seinen enorm großen Zellkernen, der direkt in das obere Epithel (*o.ep*) übergeht; sodann ein regelmäßiges Cylinderepithel (*b.ep*) und diesem aufliegend das Ende der Reibplatte mit zwei Zähnen und der hakenförmig nach unten gebogenen Spitze der Basalmembran (*BMB*). Unmittelbar unter dem letzten Zahn fällt eine Schar großer Epithelzellen ins Auge, die in Form eines halbkreisförmigen Wulstes hinter einander angeordnet sind. Es lassen sich fünf solcher Zellen unterscheiden, die durch ihr helles Plasma, ihre Größe, so wie die scharfen Konturen ihre Sonderstellung unter den benachbarten Epithelien bekunden. Ich will sie mit α , β , β' , γ , δ bezeichnen, um Übereinstimmung mit RÜCKER'S¹ Benennung herbeizuführen, der die Zelle β' übersehen hat. Die ersten vier Zellen vereinigen sich zur Bildung eines Polsters mit mehr oder minder gewölbter Oberfläche, an das sich nach vorn eine hakenartig gebogene fünfte Zelle anfügt. Die Größe der Zellen ist eine variable, jedoch ist bei den Pulmonaten α stets die größte, γ die niedrigste, aber breiteste, während die hakenartige Zelle wieder ziemlich die Größe von α erreicht, ja sie zuweilen übertrifft. Bei den Opisthobranchien tritt die halbkreisförmige Gestalt des Polsters noch mehr hervor (Fig. 8 und 10). Es setzt sich hier jedoch aus fünf Zellen zusammen, die sich seitlich theilweise umfassen. Die mittelste derselben übertrifft ihre Nächstbarn

¹ l. c.

bei Weitem an Größe, wogegen die der Pulmonatenzelle δ entsprechende ζ nur sehr schwach entwickelt ist, und höchstens ein Drittel der Höhe von γ erreicht (Fig. 10). Es kann nun durchaus keinem Zweifel unterliegen, wie RÜCKER ja bereits für *Helix pomatia* nachgewiesen hat, dass von diesen Zellen aus die Bildung neuer Zähne erfolgt, während von der theilweise isolirten, hakenartigen Zelle (δ resp. ζ) die Grundmembran abgeschieden wird. Dass sich an der Bildung eines Zahnes nur eine solche Zellenreihe betheiligt, habe ich bei Opisthobranchien direkt durch Schnitte nachweisen können, bei den Pulmonaten ist es mir nicht gelungen. Jedoch liegen hier Gründe vor, welche die Annahme einer Doppelreihe gerechtfertigt erscheinen lassen. Es treten nämlich bei der geringsten Veränderung der Fokaldistanz sofort neue Zellkerne und oft auch neue Zellgrenzen ins Gesichtsfeld, ohne dass die Konturen des den Odontoblasten aufliegenden Zahnes dabei irgend wie undeutlich werden. Ferner entspricht die Länge der beiden zunächst an der Bildung eines Zahnhakens betheiligten Zellen α und β der Breite der oberen Kante eines jungen Zahnes (*Helix*), während die Zelle γ , die den Basaltheil desselben zu liefern hat, der halben Breite der Zahnbasis nahe kommt. Haben also die Odontoblasten die gleiche Länge wie Breite, so sprechen diese Befunde für das Vorhandensein von doppelten Zellreihen, deren Scheitelflächen dachförmig an einander stoßen. Auf den Modus der Zahnbildung würde diese Anordnung, wie RÜCKER, der nur eine einfache Reihe annimmt, richtig bemerkt, kaum wesentlichen Einfluss haben, denn es ist vollständig gleichgültig, wie nebenstehende



Figuren zeigen, ob der Querschnitt des Odontoblastenpolsters eine oder zwei Zellen aufweist.

Die Bildung eines Zahnes beginnt mit der Abscheidung einer dünnen Cuticula, die in Form einer Kappe den Scheitelflächen der beiden Zellen α und β aufsitzt (Fig. 3, 4). Diese erste, in den älteren Zähnen noch deutlich erkennbare Anlage ist der konvexe, der Mundhöhle zugekehrte Zahnrücken mit anstoßenden Seitenflächen, gewissermaßen der Rahmen, in den die noch zu bildende Chitinsubstanz (k) sich einfügt. Derselbe tritt sehr früh mit dem Ausscheidungsprodukt der Zelle β' , dem Anfangstheil der Zahnbasis, in Berührung, während die Zelle γ noch mit der Weiterbildung des langen, dem vorhergehenden Zahne angehörigen Basalstückes beschäftigt ist (s. Fig. 2, 3, 5). Beide Produkte verschmelzen mit einander und der von δ abgeschiedenen Basalmembran, so dass bei fortschreitendem Wachsthum die Spitze des Zahnes von der Zelle α abgehoben wird; β hat jedoch Gelegenheit die Chitinausfüllung des Rahmens fortzusetzen, während β' den Fuß weiter bildet. Die Zelle γ fügt diesem schließlich das Endstück an, sobald sie den Basaltheil des

vorhergehenden Zahnes vollendet hat. Der Zahn hat jedoch damit sein Wachsthum noch nicht abgeschlossen, nur seine Gestalt ist, abgesehen von der feineren Skulptur seiner Oberfläche, die definitive.

Ehe ich jedoch die weitere Ausbildung der Zahnplatten schildere, möchte ich einige Punkte besprechen, in denen ich anderer Meinung bin als RÜCKER und SHARP¹. Was zunächst die erste Zahnanlage betrifft, so ließ RÜCKER die Abscheidung auf dem Scheitelpunkte der Zellen α und β beginnen, allmählich weiter nach rechts und links fortschreiten, und so nach und nach den kleinen, dreieckigen Zahnkörper (Fig. 2 und 5 *k*) entstehen, der auch in älteren Zähnen noch deutlich erkennbar ist. Die Weiterbildung, also die Abscheidung des von mir als Rahmen bezeichneten Zahntheiles, soll nicht von den Odontoblasten, sondern den Zellen *Z* im Grunde des Follikels ausgehen, die zu diesem Zwecke zarte Zellfäden nach dem werdenden Zahne entsenden. Wäre nun wirklich der kleine Zahnkern die erste Anlage, die durch Auflagerung neuer Theile von seiten des Zellwulstes *Z* bis zur Größe des vorhergehenden Zahnes heranwüchse, so würde der Abstand der beiden jüngsten Zähne, wenn anders RÜCKER's Zeichnungen Anspruch auf Genauigkeit erheben sollen, ein viel geringerer werden, als die Entfernung zwischen den beiden vorhergehenden Zähnen in seiner Fig. 6 beträgt. Außerdem entsenden die Zellen des Wulstes *Z* keine »Zellfäden« nach dem Zahne, die bei der Vorwärtsbewegung desselben abreißen, sondern sie scheiden ein farbloses, ziemlich dickflüssiges Sekret ab, das sich bei dem, durch die Wasserentziehung bewirkten Zurückweichen der Follikelwände, denen es anhaftet, und der Vergrößerung des ursprünglich sehr schmalen Spaltraumes oberhalb der Odontoblasten in Form von Fäden auszieht. Der wahrscheinliche Zweck dieses Sekretes dürfte der sein, die Zähne mit einer Art Glasur, einer harten Schmelzlage zu überziehen, um sie widerstandsfähiger gegen die Abnutzung zu machen.

Ein Zusammenstoßen der Scheitelflächen von α und β unter einem stumpfen Winkel, wie RÜCKER's Fig. 5 zeigt, so wie den dreieckigen Zahnanfang habe ich gleichfalls nie beobachten können, obgleich ich Hunderte von Schnitten darauf hin untersuchte, während das von ihm in Fig. 6 festgehaltene Bild sich sehr häufig darbietet. Überall war die erste Anlage eine langgestreckte Chitinleiste, der spätere Zahnrückens, der also nach RÜCKER's Ansicht das dem Alter nach jüngere Abscheidungsprodukt sein soll, als welches ich die Füllung (*k*) des Zahnes in Anspruch nehme. Die von mir bei Proso- und Opisthobranchien gesammelten Erfahrungen sprechen ebenfalls sehr für die Richtigkeit meiner Annahme. Allerdings scheint die Form des Zahnrückens der älteren

¹ l. c.

Platten oft nicht genau mit der Oberfläche des secernirenden Epithels übereinzustimmen; ich mache jedoch darauf aufmerksam, dass die junge Zahnleiste in Folge des Vorrückens der mit ihr verbundenen Basalmembran, zuerst mit ihrem über β' gelegenen Theile von dem Odontoblastenpolster abgehoben und dadurch etwas gestreckt wird. In anderen Fällen, wie sie Fig. 3—6 darstellen, ist die Übereinstimmung zwischen beiden eine ziemlich genaue, eben so in RÜCKER's Fig. 4. Merkwürdigerweise giebt RÜCKER auf jeder seiner Abbildungen der secernirenden Zelloberfläche einen anderen Kontur; ich konnte nur vollständig konvex gewölbte Umrisse, ohne irgend welche vorspringende Ecken beobachten.

Hat die Bildung des jüngsten Zahnes ihren vorläufigen Abschluss erlangt, so ist es nöthig, dass mit der Abscheidung eines neuen Zahnes begonnen wird. Nach RÜCKER können jedoch die Zellen α und β diesen Process nicht wieder einleiten, da β noch mit der zuletzt erzeugten Zahnplatte in Verbindung steht. »Es muss also eine der rückwärts gelegenen Zellen die Rolle von α übernehmen, während diese mit jener von β sich befasst.« Daraus ergibt sich, dass die Odontoblasten nur Durchgangsstadien von Zellen sind, die den unteren Schichten des Zellhaufens Z entstammen, und die nach Einstellung ihrer zahnbildenden Thätigkeit die Abscheidung der Grundmembran übernehmen und schließlich in dem die letztere tragenden Cylinderepithel aufgehen.

Natürlich kann eine Neubildung von cuticularer Substanz nicht eintreten, so lange α und β noch mit dem jüngsten Zahn in Verbindung stehen. In Folge des ziemlich bedeutenden Abstandes, den die einzelnen Zahnplatten haben, ist eine so frühe Einleitung des Abscheidungsprocesses aber gar nicht nöthig. Sie erfolgt noch rechtzeitig genug, wenn der zuletzt erzeugte Zahn nur noch mit γ oder β' zusammenhängt, und dann steht der Sekretion einer neuen Zahnlamelle auf dem Scheitel der Zellen α und β , wie Fig. 2 zeigt, durchaus kein Hindernis entgegen; ein Ersatz der Odontoblasten erscheint also nicht als Nothwendigkeit.

Fände wirklich ein Nachrücken von Zellen bei jeder Zahnneubildung statt, so müssten die drei odontogenen Zellen α , β , β' an der Bildung von drei auf einander folgenden Zähnen sich betheiligen, ehe sie die Abscheidung der Basalmembran übernehmen und schließlich in dem subradularen Cylinderepithel aufgehen könnten. Die Formveränderungen, die bei einem solchen Vorrücken der Zelle nöthig wären, ließen sich wohl noch durch die, allerdings etwas gesuchte Annahme veränderter Ernährungsbedingungen erklären, schwieriger jedoch der Übergang von γ zu δ , die in Gestalt und Größe, bei Limnaeus besonders, doch ziemlich bedeutend differiren. Außerdem würde aber bei diesem Zellersatz die Radula viel schneller wachsen und sich der Mundhöhle zu

bewegen, als das in seiner Bildung gleichfalls von den Odontoblasten abhängige, basale Epithel, denn die Länge dreier Zähne bis zur Basis des vierten, also das Produkt dreier Bildungsphasen, beträgt bei *Limnaeus* 0,140 mm, während die Zellen β' , β , α , die nach einander den Zahnbildungsprocess einleiten, zusammen an ihrer Basis nur 0,045 mm lang sind. Mit anderen Worten: Auf 3 mm von den Odontoblasten producirt Radula würden nur 4 mm von ihnen erzeugtes, basales Epithel kommen. Da aber beide in direkter, wenn auch schwacher Verbindung stehen, so müsste nothwendigerweise die Radula starke Falten werfen, ein Vorgang, welcher durch die Beobachtung nicht bestätigt wird; oder es müsste, da Radula und basales Epithel im Wachsthum gleichen Schritt halten, beim Übergang der Odontoblasten in die einfachen Cylinderzellen des basalen Epithels eine außerordentlich rege Zelltheilung eintreten, mit der eine bedeutende Volumenzunahme Hand in Hand geht. Unmöglich ist ein solcher Vorgang und damit der von RÜCKER angenommene Ersatz der Odontoblasten zwar nicht, nach den daraus entspringenden Konsequenzen aber unwahrscheinlich. Auch habe ich von einer solchen Theilung, die ja zunächst die Zelle δ betreffen würde, trotz der Untersuchung einer sehr großen Anzahl von Schnitten, nicht die geringste Andeutung wahrgenommen; im Gegentheil, ich konnte sehr oft einen, vielleicht künstlichen Spalt zwischen δ und der anstoßenden Zelle des basalen Epithels beobachten (siehe Fig. 2, 4, 5); der Zusammenhang zwischen beiden scheint also nicht gerade ein sehr inniger zu sein. Eine gegenseitige Trennung der Odontoblasten konnte ich jedoch nie bemerken. Ferner muss auch die Zusammensetzung des Plasmas bei den Zellen des basalen Epithels und den Odontoblasten eine verschiedene sein, wie ihr Verhalten gegen Tinktionen bezeugt. Die Odontoblasten färben sich mit BÖHMER'schem Hämatoxylin z. B. nur sehr schwach, während die Epithelien große Massen von Farbstoff in sich aufnehmen oder denselben sehr festhalten, da sie stets intensiv dunkelblau erscheinen.

Nach SHARP¹ geht die Bildung der Zähne von einer einzigen, β der Lage nach entsprechenden Zelle aus, die keilförmig zwischen α und β' eingeschoben ist, und ihre breite Basis dem Spaltraum (*sp*) und der Radula zukehrt. Sie allein erzeugt den Zahn, der von anderen, darüber liegenden Zellen weiter gebildet wird, und stirbt nach Fertigstellung desselben ab. Der neue Odontoblast für den folgenden Zahn geht durch Theilung aus der dahinter gelegenen Zelle α hervor. Ich habe diese Beobachtungen nicht bestätigen können, weiß allerdings nicht genau, ob die von SHARP untersuchte Species, deren Namen zu bestimmen er sich nicht die Mühe

¹ l. c.

genommen hat, mit *Helix nemoralis* identisch ist. Ich habe wohl ähnliche Bilder mit keilförmig eingeschobenen Zellen erhalten, stets aber erwiesen sich dieselben bei genauem Zusehen als Folgen von Schrägschnitten.

Meine Ansicht geht nun dahin, dass die fünf Odontoblasten sämtliche Zähne ein und derselben Längsreihe erzeugen und daher weder von hinten ergänzt werden, noch in das basale Epithel aufgehen, eine Annahme, mit der keine meiner Beobachtungen in Widerspruch tritt. Das basale Epithel, das, wie wir oben sahen, mit dem Wachsthum der Radula gleichen Schritt halten muss, vergrößert sich einmal durch einfache Volumenzunahme der Zellen, in der Hauptsache jedoch wird es an seinem Hinterende nachgebildet, und zwar durch die Thätigkeit der dem Odontoblast δ benachbarten Epithelzellen. RÜCKER zeichnet dort, vor δ , noch eine odontogene Zelle ε , schreibt ihr aber keine besondere Funktion zu. Diese Zelle, die in ansehnlicher Größe aber nur bei den Heliciden sich vorfindet (Fig. 4, 6), erzeugt durch fortgesetzte Proliferation neue, sich wieder theilende Cylinderzellen und ermöglicht so die Längenzunahme und das Wachsthum des basalen Epithels. Die Bildung der außerordentlich mächtigen Grundmembran geht, wie bereits oben erwähnt, von der Zelle δ und ihren seitlichen Nachbarn aus, die in Form einer fast ringförmig geschlossenen Leiste sich an den hinteren, tief konkaven Rand der natürlich gleichfalls rinnenförmig aufgebogenen Radula anlegen. Die Membran reicht deshalb bis in die unmittelbare Nähe der Odontoblasten γ und β' , welche die Basaltheile der Zahnplatten zu bilden haben. Diese Nachbarschaft führt aber zu inniger Verschmelzung der lang gestreckten Zahnfüße mit den gleichzeitig entstehenden Stücken der Grundmembran und bringt es mit sich, dass jeder Zahn mit einem großen Theil seines Körpers dem verlängerten Fuß seines Vordermannes aufsitzt und so theilweise erst durch diesen mit der Basalmembran in Verbindung steht. Diese Verankerung der einzelnen Zähne einer Längsreihe, die ganz allgemein bei sämtlichen Gruppen angetroffen wird (sehr schön auf Fig. 3 und 5 sichtbar), führt, wie RÜCKER bereits hervorgehoben hat, zu einer erhöhten Widerstandsfähigkeit der Zähne gegen das ruckweise Zerren beim Fressen und ermöglicht eine bedeutende Elasticität und Biegsamkeit bei Gestaltsveränderungen der Reibplatte.

Ein Beweis dafür, dass die Basalmembran nicht von dem darunter liegenden Epithel secernirt wird, wie KÖLLIKER und SEMPER annehmen, sondern ein Ausscheidungsprodukt von δ und deren seitlichen Nachbarn ist, liegt in der Thatsache, dass dieselbe im hinteren Theile der Radula-scheide viel dicker ist, als bei ihrem Austritt aus derselben. Eine Verstärkung durch eine von unten erfolgende Anlagerung neuer Theile auf

dem Wege zur Mundhöhle ist daher ausgeschlossen, es findet vielmehr eine bedeutende Verdichtung ihrer Masse statt. So ist z. B. die Basalmembran von *Helix* und *Limnaeus* in der Nähe der Odontoblasten mehr als doppelt so stark, wie beim Austritt aus der Radulatasche (*Helix nemoralis* 0,022 zu 0,009 mm, *Limnaeus stagnalis* 0,024 zu 0,0085 mm). Erst unter dem 15. bis 20. Zahne, von hinten gerechnet, ist sie bis zu ihrem normalen Durchmesser von 0,009 mm verdichtet. Sehr häufig tritt auch eine Spaltung der Grundplatte in zwei Schichten von verschiedener Stärke ein.

Nach SHARP betheiligen sich an der Bildung der Basalmembran die drei Zellen β' , γ und δ , und zwar soll δ die untere, β' die obere Seite bilden, während γ die abwärts gebogene, äußerste Spitze derselben produciren. Wie SHARP sich die Thätigkeit dieser Zelle γ neben der von β' denkt, ist mir unverständlich geblieben.

Wir hatten oben die Entwicklung des jungen Zahnes bis zu dem Stadium verfolgt, wo er sich von dem Odontoblastenpolster abgehoben und nach Verschmelzung mit der Basalmembran und dem Fuße seines Vordermannes eine horizontale Lage eingenommen hatte. Er zeigt dann allerdings bereits die Konturen eines ausgewachsenen Zahnes, jedoch hat er seine definitive Größe bei Weitem noch nicht erreicht. Der fernere Ausbau der Zahnplatten wird von dem über der Radula gelegenen Cylinder-epithel übernommen, das im Grunde der Tasche durch den Zellhaufen mit den Odontoblasten in Verbindung steht, während es vorn in das Epithel der unteren Schlundwand übergeht. Die Zellen dieses Epithels sind zu Gruppen vereinigt, welche die Zähne der Radula allseitig umfassen und so sämtliche Zwischenräume ausfüllen. Eine jede solche follikelartige Gruppe (Fig. 7) zeigt im Inneren drei bis fünf (*Limnaeus*) oder sechs bis acht (*Helix*) zusammengeballte, kleine Zellen mit runden Kernen, während die Wände derselben von langgestreckten Cylinderzellen gebildet werden, die sich mit ihren pinselartig zerfaserten Enden an die Oberfläche der Zähne, besonders an die Basis derselben ansetzen. Vornehmlich die central gelegenen Zellen scheiden nun ein wasserhelles Sekret aus, das die Zahnplatten in dünner Schicht überzieht, und schließlich zu einer ziemlich resistenten Glasur erstarrt. Es ist also Aufgabe des oberen Epithels, die von den Zellen *Z* begonnene Umhüllung der Zahnplatte mit einer Schmelzlage fortzusetzen und dadurch diese ihrer definitiven Größe entgegen zu führen. In den vom Odontoblastenpolster entfernteren Theilen des oberen Epithels treten die centralen Zellen immer mehr zurück, bis sich schließlich am vorderen Rande der Radulatasche nur noch langgestreckte, vollständig gleichartige Cylinderzellen vorfinden; dann ist aber der Ausbau der Zähne bereits vollendet. Dieses

allmähliche Verschwinden der im Inneren gelegenen Zellen scheint darauf hinzuweisen, dass ihnen die Hauptrolle beim Ausbau der Zähne zukommt, wenngleich die Pinselzellen auch das Ihrige zur Vergrößerung derselben beitragen dürften.

Die fertigen, mit einer Glasur überzogenen Zähne verhalten sich in optischer Hinsicht anders als die unausgebildeten, die noch von keiner oder nur einer sehr dünnen Schmelzschicht bedeckt sind. Erstere polarisieren nämlich das Licht ziemlich stark, während die Zahnplatten in der Nähe der Odontoblasten sich als optisch isotrop erweisen.

Das basale, die Grundmembran tragende Epithel zeigt überall denselben Charakter, wenngleich seine Ausbildung bei den verschiedenen Molluskenfamilien nicht die gleiche ist. RÜCKER schreibt ihm die Ausscheidung einer dünnen Platte, einer Subradularmembran zu, welche mit der eigentlichen Basalmembran in direktem, wenn auch nur schwachem Zusammenhang stehen soll. In der That lässt sich das Vorhandensein einer solchen Platte an den älteren Partien der Radula nachweisen, während in den recenten Theilen nichts Ähnliches zu bemerken ist. Die Zellen des basalen Epithels zeigen wohl im Grunde der Radulatasche, an ihren der Membran zugekehrten Enden, eine dünne Schicht (0,004 mm, *Limnaeus*) (Fig. 2, 5), die von senkrecht verlaufenden, parallelen Fasern gebildet wird, dieselbe verdankt jedoch einer fibrillären Metamorphose der Epithelzellen ihren Ursprung und ist kein Ausscheidungsprodukt, wie man bei den häufig eintretenden Kontinuitätsstörungen zwischen Epithel und Membran leicht erkennen kann. Allerdings scheint die Subradularmembran, die ungefähr in der Mitte der Radulatasche zuerst als dünne Cuticula auftritt, aus der modificirten Schicht des basalen Epithels hervorzugehen. Nach der Mundhöhle hin nimmt die Membran successive an Stärke zu und erreicht bei ihrem Austritt aus der Tasche ein Maximum von 0,003—0,005 mm Durchmesser. Ihr Konnex mit der zwei- bis dreimal stärkeren Basalmembran (0,009 mm) bleibt jedoch in Folge der späteren Auflagerung ein sehr schwacher.

Die Zahnbildung der *Opisthobranchien* unterscheidet sich nur wenig von dem entsprechenden Process bei den nahestehenden *Pulmonaten*, ja sie ist zum Theil noch einfacher. Das epitheliale, mehr oder minder gewölbte Zellenpolster (Fig. 8 und 10) findet sich bei diesen an derselben Stelle, zwischen die einfachen Cylinderzellen des Epitheldivertikels eingeschaltet, wie bei den Lungenschnecken. Es setzt sich aus fünf mächtig entwickelten Odontoblasten zusammen, die durch ihre bedeutende Größe und den meist vollständig runden, ansehnlichen Kern aus der Schar der benachbarten Epithelzellen auffällig hervortreten. Die Länge des Polsters beträgt bei *Pleurobranchaea* Meck. 0,35 mm bei

einer Breite von 0,07 mm. Seine größte Höhe von 0,42 mm übertrifft bei Weitem die des basalen Epithels, das nur 0,03 mm misst. Der mittelste der fünf Odontoblasten γ ist weitaus der größte, während je zwei der anstoßenden kleineren Zellen, $\beta\delta$ und $\alpha\epsilon$, sich hinsichtlich ihrer Dimensionen entsprechen. An der Bildung eines Zahnes beteiligt sich, wie man an Querschnitten durch das Polster deutlich erkennen kann, nur eine einzige Längsreihe von Odontoblasten; ein Befund, der durch einen Vergleich der Dimensionen des Zellenpolsters und eines erwachsenen Zahnes bestätigt wird; denn bei beiden steht die Länge zur Breite im Verhältnis von 5:4. Die Abscheidung der nur schwach entwickelten Basalmembran liegt, wie bei den Pulmonaten, der Zelle ζ und deren seitlichen Nachbarn ob.

Durch eine einfache Vorrichtung ist dafür Sorge getragen, dass die Sekretionsprodukte der einzelnen Zellgruppen nicht mit einander in Berührung kommen und verschmelzen können. Es findet sich nämlich, wie Fig. 9 zeigt, ein rinnenförmiger Einschnitt zwischen je zwei seitlich benachbarten Zellen, so dass die Kontinuität der abscheidenden Oberfläche unterbrochen wird. Die seitlich angelagerten, schmalen Zellstreifen mit homogen erscheinendem Plasma sind Theile einer davor oder dahinter liegenden Zelle, deren Ränder die vom Schnitt getroffenen Odontoblasten seitlich umfassen. In Folge der starken Wölbung seiner Matrixzellen erhält der Zahn (Pleurobranchaea Meck.) einander zugelegte Seitenränder und erscheint desshalb, besonders an seinem basalen Theile, ausgehöhlt.

Was nun die Betheiligung der einzelnen Odontoblasten am Zahnbildungsprocess anbetrifft, so dürfte die Zelle α , in Folge ihrer ungünstigen Lage bei Pleurobranchaea (Fig. 8) und vorzüglich bei Doris tub. (Fig. 10), kaum in dieser Richtung thätig sein, während β , γ , δ die Aufgabe zufällt, den Hakentheil des Zahnes schichtenweise abzusondern. Die Zelle ϵ befasst sich mit der Bildung des Zahnfußes, der auf einen großen Theil seiner Länge mit der gleichzeitig von ζ abgeschiedenen Basalmembran verschmilzt. Die Matrixzellen der letzteren sind im Verhältnis zur Größe der Odontoblasten bei den Opisthobranchien bedeutend kleiner als bei den Pulmonaten, ihr Sekretionsprodukt, die Basalmembran, in Folge dessen auch viel schwächer. Bei Doris tuberculata (Fig. 10) ist, der Zahnform entsprechend, die Odontoblastengruppe bedeutend stärker gewölbt und nicht so langgestreckt wie bei Pleurobranchaea. Die Zahnplatten erinnern sehr an die von Linnaeus und zeichnen sich durch ein sehr kräftiges Basalstück aus.

Der weitere Ausbau der Zähne und das Überziehen derselben mit einer Schmelzschicht erfolgt ebenfalls durch das, über der Radula

gelegene Epithel, das entweder in Form langer Schläuche zwischen die einzelnen Zahnplatten eindringt (Pleurobranchaea) oder Fortsätze mit einseitig ansitzenden Sekretionszellen dahin aussendet (Doris). Die Zellen Z im Grunde des Follikels sind bei den eben besprochenen Opisthobranchien im Vergleich zu den Odontoblasten außerordentlich klein und schließen die von RÜCKER vertretene Ansicht, nach der die odontogenen Zellen aus ihnen hervorgehen, beinahe vollständig aus. Bei einigen der von mir untersuchten Tectibranchien, nämlich bei *Philine aperta* und *Bulla striata*, finden sich die Matrixzellen der Radula nicht an der unteren Wand des Epithelfollikels, sondern bedecken das äußerste, abgerundete Ende derselben, wo wir sonst gewöhnlich das schon oft erwähnte Zellaggregat antrafen.

Die Radula von *Philine* hat nur zwei Zahnplatten in jeder Querreihe; in Folge dessen finden sich auch nur zwei symmetrisch zur Medianlinie gelegene Odontoblastengruppen, deren jede, fünf senkrecht über einander liegende Zellen für die Bildung der Zähne und eine kleinere Zelle für die Abscheidung der ziemlich schwachen Grundmembran enthält. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass am Aufbau der letzteren eine ganze Reihe und nicht nur zwei Zellen Theil nehmen. Ich kann leider darüber keine bestimmten Angaben machen, da ich das wenige mir zur Verfügung stehende Material nicht auch zur Herstellung von Querschnitten durch die Radulatasche benutzen konnte. Die Größenverhältnisse der einzelnen Zellen sind aus der beigelegten Abbildung eines Längsschnittes (Fig. 44) ersichtlich, in welchem die ziemlich breiten und mit feinen Spitzen besetzten Zahnplatten nur als schmale Leisten erscheinen. Der Zellhaufen Z ist hier sehr zurückgedrängt, so dass sich an die Odontoblasten fast unmittelbar die langen Zelltrauben anschließen, welche sich zwischen die einzelnen Zahnplatten erstrecken.

Bulla nähert sich im Bau ihrer Radula schon mehr den Prosobranchien, da die Uniformität der Zähne aufgegeben ist. Fig. 42 stellt einen Querschnitt durch die Radulascheide dieser Schnecke dar. Auf dem äußeren Epithel sitzt zunächst eine mächtige Basalmembran, mit welcher fünf Zähne fest verbunden sind. Eine kammförmige Mittelplatte, deren auf dem Schnitt als gerade Spitzen erscheinende Zacken in Wirklichkeit nach hinten umgebogen sind, wird jederseits von zwei mächtigen Zahnhaken flankiert, die fast das ganze Lumen des Epithelfollikels ausfüllen. Der frei bleibende Raum wird von dem, sich von oben zwischen die Zähne herabsenkenden Cylinderepithel eingenommen, dessen langgestreckte, regelmäßige Zellen, wie bereits bekannt, die Weiterbildung der jungen Zähne zu bewirken haben.

Die odontogenen Zellgruppen sind, der Ausdehnung und Lage der

einzelnen Zähne entsprechend, an der hinteren Wand des Epithelfollikels in Form eines Halbkreises angeordnet. Jedoch liegen dieselben nicht hinter einander in der Richtung der Längsachse des Thieres, sondern stehen neben einander quer zu derselben. Die beigefügte Abbildung (Fig. 13) giebt die odontogene Zellgruppe der kammförmigen Mittelplatten im Querschnitt wieder und zeigt, dass die Odontoblasten sich concentrisch umfassen. Ein Längsschnitt durch die Radulatasche gewährt ein wenig instruktives Bild und ist auch wegen der Dicke der Seitenplatten selten in genügender Vollständigkeit herzustellen.

Die bereits Eingangs erwähnte Darstellung TRINCHESE's¹, nach welcher die chitinogenen Zellen sich mit Ausschluss ihrer Kerne allmählich in die Zahnplatten umwandeln² sollen (also keine Sekretion!), beruht zweifelsohne auf einer unrichtigen Deutung der Verhältnisse. Ich habe zwar keine Aeolidier untersuchen können, ihre nahe Verwandtschaft mit Doris jedoch lässt solche große Verschiedenheiten in der Bildung homologer Organe sehr zweifelhaft erscheinen. Die Radula von *Spurilla* zeigt nur einen einzigen, kammförmigen Zahn in jeder Querreihe; es dürfte also eigentlich nur eine Odontoblastengruppe vorhanden sein; nach TRINCHESE finden sich jedoch deren sechs bis acht. Vorausgesetzt, dass diese Angabe richtig ist, so deutet sie mit Sicherheit darauf hin, dass der einzige Zahn durch Verschmelzung aus mehreren (sechs bis acht), kleineren entstanden ist, deren Odontoblastengruppen ihre seitlich separirte Thätigkeit aufgegeben und sich zur Bildung eines Gesamtproduktes vereinigt haben.

In anderen Fällen, wie bei *Pleurobranchaea* und *Philine* fehlen die Zahnplatten in der Medianlinie der Radula; es werden dann, wie nicht anders zu erwarten, die entsprechenden odontogenen Zellen vermisst. Schließlich sind noch bezüglich der Lage der einzelnen Odontoblastengruppen in der Radulatasche Verschiedenheiten zu beobachten, die in der Gruppierung der Zahnplatten in den Querreihen der Radula ihren Ausdruck finden. Bei allen denjenigen Opisthobranchien nämlich, wo die Zähne einer Querreihe keine gerade, sondern eine gebrochene, nach außen divergirende Linie bilden, liegen die Odontoblasten nicht in einer Vertikalebene, also nicht alle gleich weit vom hinteren Ende der Tasche, in Form eines Ringes angeordnet, wie bei den Pulmonaten, Bullen etc, sondern sie divergiren, wie Fig. 14 zeigt, von vorn unten nach hinten oben, so dass die Zähne der Mittelreihe bei *a*, die Seitenplatten

¹ l. c.

² »La parte superiore del corpo di ogni cellule se divide in tanti piccoli bastoncelli, i quali molto corti in principio si allungano man mano si avanzandosi in basso: i questi bastoncelli sono i dentini.«

dagegen im oberen, äußeren Theile der Radulatasche, bei *b*, entstehen. Die Abbildung stellt die Radulascheide von *Pleurobranchaea Meckelii*, nach Entfernung der umhüllenden Muskulatur, halb von unten gesehen, dar. Sie erscheint am Vorderende seitlich zusammengedrückt, während der nach oben gebogene, hintere Theil eiförmige Form zeigt. Der Wulst (*W*) ist ein Rest der abgetragenen Muskulatur des Schlundkopfes, der vom Ösophagus (*oe*) durchbrochen wird. Die äußere Schicht, welche nur die vordere Partie des oblongen Körpers bedeckt, wird von dem Epitheldivertikel gebildet, an dessen hinterem Rande die Odontoblasten (*od*) als zwei, in der Medianlinie der Unterseite zusammenstoßenden Reihen sichtbar sind. Die parallel dazu verlaufenden feinen Linien entsprechen den durchscheinenden Häkchenreihen der Radula. Der innere, eiförmige Bindegewebskern (*pf*), auf dessen Struktur wir weiter unten zurückkommen werden, dient hauptsächlich als Stützapparat.

Prosobranchien, Placophoren, Cephalopoden und Heteropoden.

Trotz der complicirten Zusammensetzung der Radula und der großen Formverschiedenheit ihrer Elemente ist die Bildung derselben eine viel einfachere, als bei den Pulmonaten und Opisthobranchien. Die Thätigkeit gewisser Regionen des Epithels der Radulatasche als Odontoblasten hat nur zu sehr geringen Formveränderungen derselben Anlass gegeben und nicht zur Differenzirung solch großer und mächtiger Epithelzellen geführt, von denen wir bei Pulmonaten und Opisthobranchien die Abscheidung der Radula ausgehen sahen. Die Odontoblasten haben hier in ihrer Ausbildung das Stadium einer gewöhnlichen Cylinderzelle kaum überschritten und zeichnen sich vor den benachbarten Epithelien höchstens durch besondere Länge aus, die allerdings ihre Breite zuweilen um das 20fache übertrifft. Das Protoplasma derselben lässt gewöhnlich eine homogene Randschicht erkennen, während die inneren Partien granulirt oder derart faserig differenzirt erscheinen, dass die Fibrillen senkrecht zur absondernden Fläche stehen. Die einzelnen Zellen sind von sehr verschiedener Stärke und durch den Kern oft bauchig aufgetrieben. Ihr Querdurchmesser schwankt bei *Paludina vivipara* z. B. zwischen 0,005—0,009 mm. Die Odontoblasten finden sich im äußersten Ende des Epithelfollikels in großer Anzahl zu einem, den Boden desselben bedeckenden Polster vereinigt, das sich unten direkt in das basale Epithel fortsetzt, während es oben mit der die Radula überlagernden Zellschicht in Verbindung steht. Dieses Polster zerfällt nun in so viele Unterabtheilungen, als Zähne in einer Querreihe der Radula vorhanden sind, deren Vielgestaltigkeit durch die wechselnde Oberfläche und die Höhenunterschiede der erzeugenden Zellengruppen bedingt wird.

Die Bildung einer einzelnen Zahnplatte werde ich zunächst an *Paludina vivipara* verfolgen, da das häufige Vorkommen dieses Vorderkiemers in der Umgegend von Leipzig mir ein gründlicheres Studium gestattete, als diejenigen Arten, von denen mir nur ein oder zwei konservierte Exemplare zur Verfügung standen. Fig. 45 veranschaulicht einen vorzüglich gelungenen, medianen Längsschnitt durch die äußere Spitze der Radulatasche einer erwachsenen *Paludina* und zeigt die jüngsten Zähne der Reibplatte in Beziehung zu den umliegenden Geweben. Die mit *od* bezeichnete Odontoblastengruppe enthält eine große Zahl schmaler Matrixzellen, die soeben die Bildung eines der Mittelreihe angehörigen Zahnes abgeschlossen haben.

Der Abscheidungsprocess beginnt mit der Sekretion einer dünnen Lamelle, die durch Auflagerung neuer Theile sich verstärkt, bis sie nach Erlangung einer bestimmten Größe sich von ihrer Unterlage abhebt. Der junge Zahn verschmilzt an seinem schwachen und ziemlich biegsamen Basaltheil mit der gleichzeitig gebildeten Grundmembran, die von den unterhalb der Odontoblasten gelegenen, ebenfalls schlanken Epithelzellen (α) abgeschieden wird. Die Basalmembran der Prosobranchien lässt im Gegensatz zu der der Pulmonaten eine sehr ausgesprochene Schichtung erkennen, die aber bei *Paludina*, der geringen Stärke der Membran wegen, nicht recht deutlich wird. Bei anderen Kiemenschnecken zeigt sich jedoch, dass das Protoplasma an der Spitze der Matrixzellen in eine Schar feiner Fibrillen zerspalten ist, die sich verlängern, seitlich an einander legen und sich so zur Grundmembran vereinigen. Es wird auf diese Weise ein kontinuierliches Wachsthum der Membran an ihrem Hinterende ermöglicht und gleichzeitig eine Schichtung derselben hervorgebracht, die aber, wie wir eben sahen, ebenfalls keiner lagenweisen Absonderung ihr Dasein verdankt. Die pinselartige Zerfaserung des Membranendes, wie sie Fig. 48 zeigt, stellt den Modus ihrer Bildung außer Zweifel; eben so die stets zu beobachtende Thatsache, dass die Membran mit ihrer Entfernung von der Bildungsstätte an Stärke abnimmt, eine Auflagerung neuer Theile also nicht erfolgen kann.

Das basale, bei *Paludina* auffallend vacuolenreiche Cylinderepithel ist am hinteren Ende sehr kräftig entwickelt, nimmt jedoch, wie die Basalmembran, schnell an Höhe ab. So misst es bei *Paludina* unterm 4. Zahn 0,12 mm auf 0,005—0,007 mm Basalmembran, unterm 10. Zahn ist sein Durchmesser bereits auf 0,08 resp. 0,003 mm, unterm 20. Zahn sogar auf 0,003 resp. 0,002 mm herabgegangen. In der Nähe der Odontoblasten zeigt es ganz allgemein jene eigenthümlichen, bereits oben erwähnten, fibrillär modificirten Enden (siehe Fig. 45), wodurch zwischen

basalem Epithel und Grundmembran scheinbar eine neue Schicht eingeschoben wird, die sich gegen letztere mit vollständig scharfen Konturen abhebt. Von dieser Schicht nimmt später die Bildung der Subradularmembran, die aber immer erst in einiger Entfernung von den Matrixzellen auftritt, ihren Ausgang. Ihr außerordentlich starkes Tinktionsvermögen lässt dieselbe als besonderes, von der Basalmembran verschiedenes Stratum erkennen. Diese beiden, die Zähne tragenden Chitinplatten zeigen gewöhnlich ziemlich regelmäßige Querfalten, weil die Zähne, wie die Radula von *Littorina* gut erkennen lässt (Fig. 49), um circa 90° aus ihrer ursprünglichen Lage, parallel dem Odontoblastenpolster, gedreht worden sind und dabei die Anfangs horizontale Lagerung der Membran gestört haben. Sogar das darunter liegende Epithel zeigt Spuren eines Druckes, der auf die Drehung der Zähne zurückzuführen ist. Die Bildung der Seitenplatten erfolgt in einer der oben besprochenen ganz analogen Weise.

Führen wir in der auf Fig. 45 durch den Strich angedeuteten Richtung¹ einen Frontalschnitt durch die Radulatasche, so erhalten wir das in Fig. 46 fixirte Bild. Von der oberen resp. hinteren Wand des Epitheldivertikels wölbt sich ein halbkugelförmiger Wulst hervor, der deutlich die den sieben Zahnplatten des tänioglossen Gebisses entsprechenden odontogenen Zellgruppen zeigt. Die größte derselben α , der in Fig. 45 im Längsschnitt reproducirten Abtheilung *od* entsprechend, befindet sich hier im unteren Theile des Odontoblastenpolsters. Sie erzeugt die Zähne der Mittelreihe (*mp*), während die anstoßenden Gruppen *b* die Abscheidung der etwas kleineren Zwischenplatten (*zp*) besorgen. Den oberen Zellkomplexen *cc'* liegt die Bildung der schmäleren, hakenartigen Zähne (*rp*) ob, die auf dem äußeren Rande der Radula befestigt sind. Diese Randplatten umfassen die zugehörigen Zellgruppen nicht von vorn, wie die anderen Zähne, sondern mehr von der Seite. Die beigefügte Abbildung der Paludinenradula (Fig. 47) wird das Verständnis der Lagenverhältnisse erleichtern. Die starke Neigung der Zähne und die Richtung, in welcher der Schnitt geführt ist (s. Fig. 45), macht es erklärlich, warum auf dem Querschnitt unter jeder Zellgruppe mehrere Zahnlamellen sichtbar sind.

Die Gruppierung und gegenseitige Lagerung der Odontoblastenpolster lässt sich auch sehr schön an Horizontalschnitten studiren. Fig. 20 stellt einen solchen, ungefähr in halber Höhe geführten Schnitt durch das äußerste Ende der Radulatasche einer *Patella vulgata* dar. In der Mitte der hinteren Wand sehen wir vier ziemlich gleich breite Zellkomplexe für die

¹ Der Strich in Fig. 45 ist nicht am richtigen Ort eingetragen. Er muss so weit, parallel zu sich, nach rechts verschoben werden, bis er den Stützknorpel *Pf* schneidet.

Abscheidung der Mittelplatten (*mp*), an die sich rechts und links je ein breiteres aber kürzeres Polster, die Matrix der Zwischenplatten (*rp*), anschließt. Die drei niedrigen Zellgruppen an den Seiten erzeugen die schmalen Randzähne (*rp*). Die sämtlichen Zahnplatten erscheinen natürlich im Querschnitt als schmale Leisten und bilden eine nach vorn gebrochene Linie. Die Abbildung, die BRÖNN in seinen Klassen und Ordnungen des Thierreiches von der Patellaradula giebt, ist demnach nicht richtig. Die dort reproducirten Zähne gehören zwei verschiedenen Querreihen an, wie sich aus der Form der Odontoblastengruppe ergibt. Da die Radulatasche von Patella an ihrem Hinterende viel breiter ist, als in ihren vorderen Partien, so müssen die Randplatten sich mehr und mehr nach oben biegen, je weiter sie sich von ihrer Matrix entfernen, um sich dem veränderten Querdurchmesser der Scheide anzupassen. Die in Fig. 20 noch dargestellten zwei Zahnreihen erscheinen in Folge dieser, nach vorn zunehmenden Krümmung der Radula viel schmaler als das jüngste, den Odontoblasten aufsitzende Glied. Ihre Zellumhüllung entspricht den von der Decke der Radulatasche zwischen die Zahnplatten herabhängenden Epithelzotten (Fig. 18 *f*¹ u. *f*²), die sämtliche Lücken ausfüllen und nur zwischen den beiden jüngsten Zähnen einen schmalen Spaltraum frei lassen (vgl. Fig. 15, 20). Diese Zellstränge entspringen aus jenem Zellhaufen Z, in den sämtliche Odontoblastengruppen an ihrem vorderen, oberen Rande übergehen (Fig. 15). Bei Paludina setzen sich dieselben aus sehr kleinen Sekretionszellen mit wohlentwickelten Kernen, aber undeutlichen Zellgrenzen zusammen, sind außerordentlich schmal und so langgestreckt, dass sie mit ihren Enden die Basalmembran berühren. Ihre Funktion beim Ausbau der Zähne ist bereits oben besprochen worden. Bei Mollusken, wie Pterotrachea und Octopus, deren Zähne sehr groß und dick sind und in Folge dessen fast das ganze Lumen der Radulatasche ausfüllen, ist das obere Epithel nur schwach entwickelt und aus sehr zarten, kleinen Zellen aufgebaut.

Die geringste Zahl odontogener Gruppen findet sich bei Gastropoden mit rhachiglossom Gebiss. Die Radula führt hier gewöhnlich eine kleine, mit Spitzen versehene, kammartige Mittelplatte, die von zwei größeren, rechen- oder hakenartigen Seitenzähnen flankirt wird (so bei Murex, Nassa, Buccinum, Fusus). Ein Längsschnitt durch die Radulatasche bietet nichts Neues, wir erhalten, abgesehen von der Verschiedenheit der Zahnformen, ungefähr dasselbe Bild wie bei Paludina. Ein Querschnitt giebt über die Zusammensetzung der Radula jedoch gute Auskunft und indicirt gleichzeitig die Lage der Odontoblasten, die der Ausdehnung und gegenseitigen Neigung der Zahnplatten entspricht. Fig. 21 stellt einen solchen Schnitt durch die nur 0,2 mm dicke, von einer Bindegewebslage umhüllte

Radulatasche von *Fusus syracusanus* dar. Einer zarten Membrana limitans externa sitzt ein außerordentlich schönes, großzelliges Cylinder-epithel (*b.ep*) auf, das in seiner ganzen Breite von einer ziemlich dicken, durch eine Subradularmembran (*SMB*) verstärkten Basalmembran (*BMB*) bedeckt wird. Der mittlere Theil derselben trägt die drei kammartigen Zahnplatten, deren Häkchen nach rückwärts gebogen sind. Dieselben entstehen in entsprechenden Vertiefungen der Odontoblastenpolster, die sich aus 0,004—0,006 mm breiten und 0,04 mm hohen Cylinderzellen zusammensetzen. Von oben ragt, gestützt von einem Bindegewebesträger (*pf*), eine Schar fächerförmig ausgebreiteter Epithelzellen (*o.ep*) zwischen die Zahnplatten hinein. Sie gehören dem oberen, ausbauenden Epithel an, stehen jedoch an der Stelle, wo der Schnitt geführt ist, nicht in seitlichem Zusammenhang mit demselben.

Am complicirtesten sind die Einrichtungen für die Erzeugung der Zahnplatten bei den Rhipidoglossen, die sich ja bekanntlich durch den Besitz einer großen Zahl dünner, hakenartiger Seitenzähne auszeichnen. Ein Querschnitt (Fig. 22) durch die Scheide einer *Neritina fluv.* zeigt die eigenthümlich aufgebogene Radula mit drei ziemlich niedrigen Zahnplatten an der Basalseite, die den Mittelzähnen sammt seitlichen Nachbarn entsprechen. In halber Höhe stehen zwei breite, schaufelartige Zähne, die als kurze, kräftige Haken erscheinen, und dem oberen Rande ist beiderseitig eine Reihe dünner Griffel eingefügt, die in der Abbildung zu breit und mit zu großen Abständen gezeichnet worden sind¹. Die Lage und Anordnung der einzelnen Zahnplatten lässt schon einen Schluss auf die Gestalt der Odontoblastengruppen ziehen, die nicht nur an ihrer Basis, sondern auch an ihren Seiten- und Rückenflächen zahnbildende Thätigkeit entfalten. Legen wir seitlich der Medianlinie einen Längsschnitt durch die Tasche, so erhalten wir das in Fig. 23 wiedergegebene Bild, das uns vorzüglich über die Odontoblastengruppen der Seitenhaken (*rp*) und Zwischenplatten Auskunft giebt. Den größten Theil des gekrümmten Taschenendes, von *a* bis *b*, nehmen die Matrixzellen der Seitenplatten ein, die zu einer großen Zahl sehr schmaler Gruppen (0,007 mm) vereinigt sind, deren jede auf ihrer konvexen Oberfläche eine dünne, lamellöse Platte von 0,006 mm Breite abscheidet. Da diese Platten nicht in der nämlichen Vertikalebene liegen, wie die Zähne der Rhachis, sondern sich in Form zweier Flügel nach oben und hinten erstrecken, so ist vom Schnitt zum Theil eine Anzahl hinter einander liegender Zahnreihen getroffen worden. Eine jede der schmalen Odontoblastengruppen scheint

¹ Die Wiedergabe der Originalzeichnungen auf Taf. XXV lässt überhaupt Vieles zu wünschen übrig.

nur eine Epithelzelle breit zu sein, wenigstens lässt sich im oberen Ende einer jeden mit Deutlichkeit nur ein Kern wahrnehmen, der in stark granulirtem Plasma eingebettet ist (Fig. 23). Vor und unterhalb dieser Region finden sich zwei weitere, aus sehr zarten Epithelzellen zusammengesetzte Gruppen; es sind die Matrixzellen (von *b* bis *c*) für die breiten, schaufelartigen Zwischenplatten *zp* und für die deutlich geschichtete Basalmembran (von *c* bis *d*). Das obere Epithel (*o.ep*) zeigt hier regelmäßige Cylinderzellen und keine schlauchartigen Zellstränge, da der Schnitt nicht durch die Mitte der Tasche geführt wird, von welcher das drüsige Epithel zwischen die Zähne herabhängt. Theile desselben sind übrigens zwischen den einzelnen Zahnplatten sichtbar.

Die Placophoren schließen sich in ihrer Zahnbildung so eng an die Vorderkiemer an, dass ich mir, bei dem vollständigen Mangel erwähnenswerther Abweichungen, ein Eingehen auf dieselbe ersparen kann.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Professor LEUCKART wurde ich in den Stand gesetzt, auch die Bildung der Cephalopodenradula an einem mir zur Verfügung gestellten *Octopus vulgaris* zu untersuchen und so die Angaben KÖLLIKER's¹ über die Zahnbildung des nahestehenden *Loligo todarus* einer vergleichenden Prüfung zu unterziehen.

Die Zungentasche dieses Octopoden wird von einer mächtigen Muscularis umhüllt und misst bei circa 2 mm Höhe 0,7—0,9 mm in der Breite. Fig. 24 stellt einen Querschnitt durch dieselbe dar. Von einer 0,5—0,7 mm starken Bindegewebslage eingeschlossen, zeigt sich das in bekannter U-Form aufgebogene Cylinderepithel, das einer dünnen Membrana limitans externa aufsitzt. Es trägt die in zwei Hörner auslaufende Radula mit ihren mächtigen Zahnplatten. Die Mittelreihe wird von 0,40 mm breiten und 0,30 mm hohen Zähnen (*mp*) gebildet, die an ihrer oberen Kante ausgeschweift und nach rückwärts gebogen sind (Fig. 25). Seitlich schließen sich zwei schwach entwickelte, balkenartige Zwischenplatten (*zp*) an, welche die Verbindung mit den hakenartig nach abwärts gebogenen Randzähnen (*rp*) herstellen. Die Radula zeigt also nicht sieben, wie gewöhnlich angenommen wird, sondern neun Zähne in jeder Querreihe. Die sämtlichen Lücken zwischen den einzelnen Zahnplatten werden von einer großen Schar sehr schmaler und langgestreckter Zellen (*o.ep*) ausgefüllt, die den Charakter eines Cylinderepithels nur in den oberen, äußeren Partien deutlich erkennen lassen, wo sie in das basale Epithel (*b.ep*) übergehen. Gestützt wird jenes innere Epithel von einer, in der Medianlinie der oberen Seite angehefteten

¹ l. c.

Bindegewebsleiste (*pf*), die mit der umhüllenden Bindegewebsschicht (*B.G*) in direktem Zusammenhang steht.

Nach KÖLLIKER's Befunden ist diese mit einem Epithel bekleidete und in longitudinale Blätter gespaltene Leiste die Matrix der Zähne, welche in ihrer Form entsprechende Vertiefungen hineinwachsen und an ihren Seiten durch Auflagerung neuer Schichten sich vergrößern. Die Basalmembran der Radula soll, wie bereits Eingangs erwähnt, von dem äußeren, regelmäßigen Cylinderepithel (*b.ep*) abgeschieden und mit den Zähnen verkittet werden. Der Querschnitt macht eine solche Bildungsweise allerdings ziemlich wahrscheinlich, jedoch scheinen die Vertiefungen eine zu wenig beständige Form für den Guss der Zähne zu sein, da sie nur von dem Epithel, nicht aber, wie KÖLLIKER annahm, zugleich von dem stützenden »Zungenkeim« (*pf*) gebildet werden. Ein Längsschnitt giebt auch hier über die wahre Bildungsweise schnelle Auskunft. Fig. 25 stellt einen solchen durch die Mitte der Radulatasche geführten Schnitt dar. Er zeigt zunächst die hintersten Zähne der Mittelreihe (*mp*) und, bedeckt von dem jüngsten derselben, die schmalen Odontoblasten. Diese sind zu einem Polster von annähernd 0,5 mm Länge und 0,45—0,48 mm größter Höhe vereinigt, das in seinem unteren Theil der Abscheidung der Zahnfüße, so wie der ziemlich schwach entwickelten Basalmembran dient. Die Erzeugung der Zahnplatten und der sie verbindenden Membran erfolgt nach dem bereits oben erörterten Bildungsmodus der Paludinenradula. Die durch die Art der Abscheidung bedingte Schichtung der Zahnplatten ist nicht überall gleich gut zu beobachten, aber so weit als möglich durch die Zeichnung wiedergegeben worden¹. Die unter den Mittelplatten der Radula am stärksten entwickelte Grundmembran erscheint in der Nähe ihrer Bildungsstätte dem basalen Epithel nicht direkt aufgelagert, sondern durch einen weiten, wahrscheinlich künstlichen Spalt von ihm getrennt, dessen Vorhandensein auf eine sehr schwache Verbindung beider hindeutet. Das basale Epithel wird nach der Mundhöhle zu immer niedriger und schrumpft schließlich zu einer dünnen Schicht von 0,045 mm Höhe zusammen. Die der Membran zugekehrten Enden seiner Cylinderzellen sind in jener, bereits oben erwähnten, parallelfaserigen Weise modificirt und haben sich zu einem besonderen Stratum vereinigt, das gegen die Membran sowohl als gegen das Epithel mit scharfem Kontur sich abhebt. Aus ihm geht in dem vorderen Abschnitt der Radulatasche die dünne Subradularmembran hervor.

Die Abstände zwischen den Zähnen einer Längsreihe sind sehr ge-

¹ Die Schichtungslinien sind in Fig. 25 mit viel zu großen Abständen gezeichnet.

ring, bieten also dem oberen, sich eindringenden Epithel wenig Anheftungspunkte, so dass ein Wachsthum der Zahnplatten durch Auflagerung nur an den nach hinten gebogenen Theilen, so wie an den Seiten derselben erfolgt. Die Größendifferenz zwischen alten und jungen Zahnplatten ist daher bei *Octopus* eine ziemlich geringe. Dieselben werden, wie wir auch bei den anderen Molluskenordnungen gesehen haben, gleich in ihrer definitiven Form abgeschieden. Mit dem Gesamtwachsthum des Thieres nehmen jedoch die Odontoblastengruppen und damit auch ihre Sekretionsprodukte an Größe zu. Trotzdem sind, in Folge der Thätigkeit des oberen Epithels, die älteren Zähne stets voluminöser, und viel schärfer konturirt, als ihre Hintermänner, da das Wachsthum des Thieres im Verhältnis zur Schnelligkeit der Erzeugung von Zahnplatten nur ein langsames ist. Bei *Pterotrachea* jedoch sind die Zähne in der Mundhöhle stets viel kleiner, als die der Radulatasche. So misst z. B. ein auf der Zungenspitze befindlicher Zahnhaken 0,55 mm in der Länge auf 0,15 mm Breite an seiner Basis, während der drittjüngste Zahnhaken bereits 0,90 mm lang und 0,22 mm breit ist. Da eine so schnelle Abnutzung der Zähne unmöglich ist und übrigens die in der Tasche befindlichen Platten einer solchen gar nicht ausgesetzt sind, so bleibt als Erklärung für diese Erscheinung nur das außerordentlich schnelle Wachsthum des Thieres und eine damit Hand in Hand gehende Größenzunahme des Odontoblastenpolsters übrig.

Die Radula von *Pterotrachea coronata* ist mit einer schmalen, in kleine Häkchen auslaufenden Mittelplatte (Fig. 26 und 30 *mp*) und breiten langgestreckten Zwischenplatten (*zp*) ausgerüstet, an deren äußeren Enden sich jederseits zwei neben einander liegende, ziemlich stark gebogene Hakenzähne inseriren, die in der Ruhe nach abwärts gebogen sind und der inneren Seite der Zwischenplatten aufliegen. Fig. 26 giebt einen Querschnitt durch die Radulatasche von *Pterotrachea* wieder und zeigt die schmalen Zähne der Mittelreihe, deren seitlich aufgebogene Ränder von zwei backenartigen Fortsätzen der fast senkrecht von unten nach oben gerichteten Zwischenplatten umfasst werden. Am oberen Ende derselben setzen sich die schmalen, durch ein chitinöses Band mit ihnen verbundenen Hakenzähne an, die sich mit ihren Spitzen bis in die Nähe der Mittelplatten, zu den in Fig. 26 mit * markirten Punkten erstrecken. Die Haken sind also in Wirklichkeit etwas länger als die Zeichnung sie wiedergiebt, in Folge ihrer starken Krümmung jedoch hat der Schnitt das äußerste Ende derselben in Wegfall gebracht.

Eine Basalmembran (*Bmb*) ist nur an den beiden Enden der Zwischenplatten (*zp*) wahrzunehmen, wo sie die Verbindung mit den Hakenzähnen herstellt; sie fehlt jedoch auf der äußeren Seite derselben, längs

des basalen Epithels (*b.ep*). Eine dünne Subradularmembran (*SMb*), die im oberen Theil auch die Köpfe der Haken umfasst, und sich wiederum durch ein sehr starkes Tinktionsvermögen auszeichnet, verstärkt die Grundmembran.

Hätte KÖLLIKER seine Untersuchungen an Pterotrachea angestellt und das eben geschilderte Bild erhalten, so würde er betreffs der Zahnbildung sicher zu ganz anderen Resultaten gelangt sein als bei *Loligo*. Denn, wenn sich auch die Bildung der Zwischenplatten dem äußeren Epithel (*b.ep*), und die des Zahnhakens *rp*² dem inneren Epithel (*o.ep*) zuschreiben ließe, so wäre doch die Abscheidung der dazwischen liegenden Chitinmasse (*rp*¹) nicht zu erklären. Es hätte dann nahe gelegen, eine Bildung der Radula von einer hinter den Zahnplatten gelegenen Matrix aus anzunehmen.

Die Lage und Ausdehnung der odontogenen Zellpolster lässt sich wieder aus der Anordnung der Zähne, wie der Querschnitt sie zeigt, ableiten. Es finden sich an der hinteren, schräg nach unten abfallenden Wand der Tasche sechs von oben nach unten verlaufende Zellgruppen von gleicher Länge aber verschiedener Breite. Bei einem Exemplar mittlerer Größe waren die Odontoblastengruppen für die Haken 0,05 mm, die der Zwischenplatten 0,45 mm breit und dabei auffallend niedrig; sie wurden von nur 0,07—0,12 mm langen, sehr schmalen Epithelzellen gebildet. Fig. 27 veranschaulicht die Abscheidung der Zwischenplatten, die bereits an ihrer Bildungsstätte die ansehnliche Stärke von 0,45 mm erreichen, demnach eine bedeutendere Mächtigkeit aufweisen als ihre Matrix. Ihr gegenseitiger Abstand beträgt nur 0,05 mm. Eine Basal- und Subradularmembran wird nicht nur am Fuße der Odontoblasten, sondern auch am oberen Ende derselben erzeugt. Den kleinen und niedrigen Mittelplatten mit ihren rückwärts gebogenen Zähnen entsprechen natürlich eben solche Odontoblasten in der Mitte der Radulatasche, die derart mit den Sekretionsprodukten der Matrixzellen vollgepfropft ist, dass das obere, die Zwischenräume ausfüllende Epithel sich nur sehr wenig entwickeln kann. Die Zähne erfahren in Folge dessen auch nur eine sehr geringe Vergrößerung auf ihrem Wege zur Mundhöhle.

Der Bindegewebspfropf (*pf*), welcher das innere resp. obere Epithel (*o.ep*) trägt, ist bei Pterotrachea auf ein schmales, längsverlaufendes Septum reducirt, das nur im vorderen Theile der Tasche, wo der U-Bogen der Radula sich immer mehr verflacht, eine größere Breite erreicht, zugleich sich aber sehr verkürzt, und beim Eintritt der Radula in die Mundhöhle ganz verschwindet. Es besteht aus einer gallertigen

Grundsubstanz, in welcher ziemlich spärlich vorhandene, langgestreckte Bindegewebszellen eingebettet liegen.

Die Gestalt und Struktur dieses Theiles der Radulatasche, der die Ausfüllung der Epithelrinne bewirkt und ihr so Halt verleiht, ist bei den einzelnen Gruppen eine sehr wechselnde. Bei Pulmonaten und Opisthobranchien tritt das Füllgewebe in Form eines mächtigen, cylindrischen Pfropfes (Fig. 4, 14) auf, während es bei Mollusken mit langgestreckter Radulatasche nur als schwache Lamelle vorhanden ist, die allein am Ende der Tasche, wo die Odontoblasten eine kräftige Stütze verlangen, eine stärkere Ausbildung zeigt (Fig. 15 *pf*). Die histologische Struktur ist gewöhnlich im hinteren Theile der Radulatasche eine andere, als in dem vorderen, der Mundhöhle zugekehrten Abschnitte. Bei den Landpulmonaten finden sich kleine, sternförmige Bindegewebszellen mit anastomosirenden Ausläufern einer homogenen Grundsubstanz eingebettet; außerdem treten spindelförmige, uni- oder bipolare Zellen von 0,005—0,02 mm Größe mit langen Fibrillen auf, die meist in bestimmten Richtungen parallel angeordnet sind. Im vorderen Theile des Pfropfes überwiegt das zellig-blasige Bindegewebe, dessen ovale oder rundliche Zellen 0,03—0,06 mm Länge und 0,015—0,024 mm Breite erreichen. Dieselben haben große runde, fast stets central gelegene Kerne, aber keine Ausläufer und sind, zu einzelnen Gruppen vereinigt, in homogener Intercellularsubstanz eingesprengt. Fibrilläre Elemente treten hier gänzlich zurück. Bei den Opisthobranchien (*Doris*, *Pleurobranchaea*) überwiegen sehr langgestreckte (0,2 mm), dünne (0,002 mm) Spindelzellen, deren Ausläufer zu einzelnen stärkeren Bündeln zusammengelegt sind, die sich mit ihren feinsten Enden an die, dem Pfropf aufsitzenden Epithelzellen anheften. Die peripherisch gelegenen Stränge vereinigen sich zur Bildung der *Membrana limitans externa* des basalen Epithels (Fig. 10). Selten finden sich sternförmige, größere Zellen (0,015 : 0,04 mm) mit körnigem Plasma und ganz kurzen Ausläufern.

Planorbis führt durch die Struktur des Füllgewebes seiner Radulatasche zu den Prosobranchien und Placophoren über, bei denen wir nur zellig-blasige Elemente antreffen, die im hinteren Theile des Pfropfes durch allmähliche Verdickung ihrer Zellwandungen in Knorpel übergehen. In der Nähe der Odontoblasten ist in Folge der massenhaft ausgeschiedenen Intercellularsubstanz das Knorpelgewebe am festesten (Fig. 15).

Bei *Octopus* ist, außer kleinen Knorpelzellen, ein dichtes Gewirr von Bindegewebsfasern vorhanden, während bei *Pterotrachea* deren nur wenige in einer hyalinen Grundsubstanz eingebettet liegen. Sehr häufig ist das Füllgewebe von interstitiellen Lücken durchbrochen, die der

Blutflüssigkeit, welche zugleich die beiden, der Radula anliegenden Epithelschichten sammt den Odontoblasten ernährt, eine ausgiebige Cirkulation gestatten. Bei Octopus findet sich sogar ein ziemlich dickwandiges Gefäß von beträchtlichem Lumen (Fig. 24 *Bl.G.*).

Der vordere Theil des Stütz- und Ernährungsapparates wird durch zwei sich kreuzende Muskelzüge (Fig. 4 *me*), deren linksseitige Fibrillen sich nach rechts wenden und umgekehrt, mit der unteren Schlundwand verbunden. Andere Muskelstränge sind dem, unterhalb der Einmündung des Ösophagus in die Mundhöhle befindlichen, fleischigen Wulst eingelagert, den TROSCHEL für ein Geschmacksorgan hielt. Dieselben (Fig. 4 *m*) erstrecken sich in schräger Richtung nach hinten, tief in das Gewebe des Pfropfes hinein, an dessen unterer, das Epithel (*o.ep*) tragender Wand sie sich anheften. Bei Prosobranchien verlaufen sie mehr peripher und dringen nicht so weit in das Füllgewebe ein. Über die entsprechenden Verhältnisse bei Opisthobranchien und Octopus kann ich leider keine Angaben machen, da das wenige mir zu Gebote stehende Material zur Feststellung des Zahnbildungsprocesses Verwendung finden musste. Ich habe in Folge dessen nur bei den Pulmonaten und einheimischen Prosobranchien, besonders aber bei *Helix*, genauere Untersuchungen vornehmen können, da sich hier auch der Herstellung von Dünnschnitten keine so großen Schwierigkeiten entgegenstellten.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass die Muskulatur des Füllgewebes bei der Vorwärtsbewegung der Radula, die wir weiter unten besprechen werden, eine Rolle spielt. Es werden nämlich durch Kontraktion der Muskeln *m* (Fig. 4) die oberen, unter dem Ösophagus gelegenen Partien der Radulatasche nach unten und hinten bewegt, während die als Elevatoren thätigen Muskeln (*me*) den ganzen Pfropf zu heben vermögen. Die Kontraktionswirkungen der eingelagerten Muskelstränge (*m*) manifestiren sich deutlich an dem zur Anheftung derselben dienenden Epithel, dessen Zellen aus ihrer zur Radula senkrechten Lagerung abgelenkt sind und der Zugrichtung folgen. Dieses Epithel, dem bekanntlich die weitere Ausbildung der Zahnplatten anheimgegeben war, hat nach Fertigstellung derselben seine sekretorische Thätigkeit nicht eingestellt, sondern nach Rückbildung der zwischen den Zähnen gelegenen Zellen (Fig. 28) von Neuem schichtenweise Cuticularsubstanz abgesondert, die sich jedoch den Zähnen nicht mehr aufgelagert hat, sondern mit ihrer Matrix in innigem Konnex geblieben ist; sie ragt nun in Form von Chitinzapfen zwischen die Zahnplatten hinein. Diese cuticularen Höcker, die ihre konkave Fläche, entgegengesetzt der Richtung der Zahnplatten, der Mundhöhle zukehren, nehmen nach und nach

an Größe zu, so dass sie auf dem Epithel, welches dem vorderen Rand der Radulatasche angehört und den Retraktormuskeln *m* als Ansatz dient, die Gestalt mächtiger Haken und Leisten haben (Fig. 29 *sh*, *Ch*), die zwischen die Zähne der Radula eingreifen. Natürlich erlangt der vordere Abschnitt der Radulascheide durch die Auflagerung solch mächtiger Cuticularbildungen eine bedeutende Formbeständigkeit und Elasticität.

Das untere Epithel (Fig. 29 *b.ep*), welchem die Subradularmembran ihre Entstehung verdankt, hat sich, wie die Abbildungen (Fig. 4, 29) zeigen, beim Austritt der Radula aus ihrer Tasche nicht, wie das obere Epithel, das sich zur Bildung des subösophagealen Wulstes nach hinten umbiegt, von der Reibplatte abgehoben, sondern es breitet sich mit derselben auf dem lokomotorischen Apparat, der Zunge (Fig. 4 *Zg*) aus und biegt sich am vorderen Rande derselben unter einem spitzen Winkel nach abwärts. Da wo es noch die untere Wand der Tasche bildet, dient es einem kräftigen Retraktormuskel (Fig. 4 und 29 *rm*) zur Anheftung, der sich mit seinem kolbigen Ende an der hinteren Basis der Zunge inserirt. Dieser Muskel sendet seine am Ende cuticularisirten Fasern bis zu den auf der Zungenspitze liegenden Partien des basalen Epithels (*b.ep*), an dessen Membrana limitans sie sich anheften und dieselbe so verstärken. Das basale Epithel zeigt hier ein ganz anderes Aussehen, als in der Nähe der Odontoblasten. Seine Zellen sind niedriger geworden, ihre Wandungen haben sich verdickt, ihre Kerne vergrößert, so dass dadurch viel Ähnlichkeit mit einem Pflasterepithel herbeigeführt, zugleich aber die Festigkeit der Epithelschicht bedeutend erhöht worden ist. Dieselbe entspricht der elastischen Platte Troschel's, nur betheiligt sich, bei *Helix* wenigstens, am Aufbau derselben nicht auch, wie dieser Forscher annimmt, die bindegewebige Grundlage, welche die äußere Umhüllung der Radulatasche bildet. In den unter der Zunge gelegenen Partien haben die Elemente des basalen Epithels wieder ein kräftigeres Aussehen und gehen ohne wahrnehmbare Grenzen in das regelmäßige Cylinderepithel der Mundhöhle über.

Beim Austritt der Radula aus der Scheide, ihrem Ausbreiten auf der Zunge und dem dabei erfolgenden Abwärtsbiegen, tritt eine Schichtenstörung ein, und zwar wird der Zusammenhang zwischen Subradularmembran und basalem Epithel gelockert und theilweise aufgehoben, so dass sich zwischen beide scheinbar eine neue Schicht schräg nach vorn geneigter Chitinfäden einschiebt. RÜCKER hat diese Erscheinung bereits beobachtet und beschrieben; sie erklärt sich durch eine Auflockerung der jüngsten Straten der Subradularmembran in Folge der Ablenkung aus ihrer ursprünglichen Richtung.

Die bei der Nahrungsaufnahme vor allen in Thätigkeit tretenden

Theile der Radula sind die auf der Zungenspitze befindlichen Zahnplatten. Dieselben erleiden durch die raspelnde Fressbewegung eine mehr oder minder starke Abnutzung ihrer schneidenden Kanten, werden in Folge dessen untauglich und müssen, wenn keine Störung in der Ernährung eintreten soll, durch andere, intakte Zähne ersetzt werden. Die Nothwendigkeit einer solchen Erneuerung macht natürlich ein Vorwücken der Radula zu unbedingtem Erfordernis.

Die Frage des Zahnersatzes und der damit Hand in Hand gehenden Bewegung der Reibplatte haben bereits die älteren Forscher, wie KÖLLIKER und SEMPER zu beantworten gesucht. Ersterer ist geneigt, den Druck der Muskelmassen, welche die Radulascheide umgeben, so wie die zerrende Fressbewegung als treibende Kraft in Anspruch zu nehmen, während er ein Vorwärtsschieben der Radula in Folge des Druckes hinten sich neu bildender Theile für unwahrscheinlich hält. Die Ringmuskulatur der Radulatasche ist aber bei den meisten Mollusken viel zu schwach entwickelt, um durch eine von den Odontoblasten nach der Mundhöhle fortschreitende Kontraktion die Reibplatte aus ihrer Scheide allmählich herauszupressen. Ferner wird bei dem Ergreifen der Nahrung zwar die Zunge mit aufliegender Reibplatte, so wie die ganze Radulatasche der Mundöffnung genähert, jedoch glaube ich nicht, dass diese Bewegung als eine heftig zerrende sich geltend macht. Sicher pflanzt sie sich nicht bis zur Bildungsstätte der Zähne fort, denn diese liegt, besonders bei den Prosobranchien, meist so weit ab von den bei der Mastikation thätigen und einem direkten Zug ausgesetzten Theilen und dabei ist die Verbindung zwischen Radula und dem oberen, die Lücken ausfüllenden Epithel eine so innige, dass die jüngeren Partien der Reibplatte kaum in Mitleidenschaft gezogen werden können. Es müssten dann auch die einzelnen Zähne aus ihren Epithellücken herausgezogen werden und in die ihrer Vordermänner einrücken. Dies würde jedoch die Bildung eines Epithelwulstes zur Folge haben, der aber nie vorhanden ist. Ganz ausgeschlossen ist ein derartiges Vorwücken der Radula bei den Prosobranchien, wo der in der Leibeshöhle liegende Abschnitt der Reibplatte zuweilen der Länge des Thieres gleich kommt. Schon leichter könnte bei den Pulmonaten die Radula während der Nahrungsaufnahme aus ihrer Scheide gezogen werden, da hier ein viel kleinerer Theil in der Tasche verborgen liegt, als bei den Prosobranchien; immerhin beträgt derselbe aber noch mehr als die Hälfte ihrer Gesamtlänge. Am günstigsten würden die Verhältnisse jedoch bei den Heteropoden liegen, denn bei einer Pterotrachea fanden sich 16 Zähne in der Mundhöhle, auf der Zunge, während nur 7 in der Tasche staken. Ein theilweises Herauszerren der Radula aus ihrer Scheide wäre also bei

Heteropoden und Pulmonaten vielleicht nicht ausgeschlossen, wenn hier nicht besondere Einrichtungen getroffen wären, um einen solchen Vorgang zu verhindern. Es treten hier die bereits oben erwähnten Cuticularhaken und Chitinleisten, welche das obere Epithel vor seinem Austritt aus der Radulatasche secernirt, in Thätigkeit. Sobald nämlich das Thier seine Zunge nach vorn und abwärts bewegt, kontrahirt sich gleichzeitig der, längs der unteren Taschenwand sich hinziehende Muskel (Fig. 1, 29 *rm*) und bewirkt, dass die dem Epithel — seiner Insertionsfläche — aufliegende Reibplatte und die, mit ihren Spitzen nach hinten gerichteten Zähne sich fest gegen die Vorderfläche der in entgegengesetzter Richtung geneigten Haken (Fig. 29 *sh*) anlegen, die ein Ausweichen nach hinten nicht gestatten. Ein Losreißen der Radula von den umgebenden Geweben und ein damit verbundenes, passives Vorrücken derselben während des Fressaktes ist somit vollständig ausgeschlossen, zumal die Reibplatte mit ihren seitlichen Rändern etwas nach oben gebogen ist und der, nach vorn und abwärts gerichtete Zug an diesen Theilen nicht mit der Richtung der Sperrhaken zusammenfällt. Der dicke Cuticularbelag, der sich bis auf die, unterhalb der Eintrittsstelle des Ösophagus in die Mundhöhle befindlichen Epithelien erstreckt (Fig. 1, 29 *Ch*), ist in Folge seiner federnden Eigenschaften sicher von großem Vortheil für dieselben, in so fern er Verzerrungen während des Fressens verhindert. Außerordentlich mächtig ist der cuticulare Sperrapparat bei Pterotrachea entwickelt, wo riesige Chitinplatten von 0,80 mm Höhe und 0,30 mm Breite sich bis zu den kleinen Zähnen in der Medianlinie der Radula herabsenken. Bei Paludina konnte ich einen solchen, wenigstens in deutlicher Ausbildung, nicht entdecken, auch scheint er hier weniger nöthig zu sein, als bei den Pulmonaten, da in Folge der langen Radulascheide ein Herausziehen der Reibplatte während des Fressaktes nicht zu befürchten ist.

Wie aus den vorstehenden Betrachtungen hervorgeht, ist es also nöthig, für den Zahnersatz einen anderen Modus zu finden, als ihn KÖLLIKER annimmt. Die Hypothese SEMPER's, nach der die Radula sich durch periodische Häutungen erneuert, entspricht so wenig den thatsächlichen Verhältnissen und ist so ohne alle Unterlage, dass ich nicht weiter auf dieselbe einzugehen brauche.

Es bleibt nun noch die von RÜCKER ausgesprochene Ansicht zu discutiren, dass in dem Wachsthum der die Radula umgebenden Gewebe die Tendenz des Verschiebens liege. RÜCKER erscheint es jedoch selbstverständlich, dass dieses nicht im entferntesten ausreichen könne, die Vorwärtsbewegung zu erklären, sondern er glaubt, dass der obere,

muskulöse Theil der Rinnenausfüllung und vielleicht auch die cuticularen Haken die Hauptrolle dabei spielen möchten.

Aus der ziemlich großen Zahl von Untersuchungen, welche ich bei den verschiedenen Gruppen der cephalophoren Mollusken angestellt habe, ergibt sich nun mit Bestimmtheit, dass die Radula nur im innigen Zusammenhang mit den umgebenden Geweben, in Folge des Wachsthum ihrer Scheide, aus derselben vorrückt. Die der vorderen Partie der Rinnenausfüllung angehörige Muskulatur tritt dabei unterstützend, als Hilfsorgan, in Thätigkeit, in so fern durch die Kontraktion der aufgelagerten Muskelbündel (Fig. 4 *me*) der gesammte Gewebsspross gehoben wird. Dabei legen sich die cuticularen Haken des oberen Epithels an die hintere, konkave Seite der Zähne an und üben so einen leisen, aber konstanten Druck auf dieselben aus, der bestrebt ist, sie aus ihrer Scheide herauszuschieben. Die Haken wirken hier also in entgegengesetztem Sinne, wie bei der Mastikation; die Hauptrolle spielen sie jedoch nicht, da sie, wie bereits erwähnt, nicht überall vorhanden sind. Das Wachsthum der Reibplatte und der aufgelagerten Gewebe nach der Mundhöhle zu würde allein jedoch kein Aufgeben ihres gegenseitigen Zusammenhanges bei ihrem Austritt aus der Radulascheide bedingen, wenn nicht bei der Kontraktion der schräg nach unten und hinten verlaufenden Muskelstränge (Fig. 4, 29 *m*), die sich an das obere Epithel (*o.ep*) ansetzen, dieses von der Radula abgehoben und die cuticularen Höcker aus den Lücken zwischen den Zahnplatten herausgezogen würden. Als Resultat jener Bewegung findet sich unterhalb der Einmündung des Ösophagus eine starke, mit dickem Cuticularbelag versehene Falte, welche durch die, bei fortschreitendem Wachsthum aus der Radulatasche austretenden Epithel- und Bindegewebstheile gebildet wird. Natürlich werden dabei auch die Muskel- und Bindegewebsmassen (*m*) aus der Scheide nach der hinteren Schlundkopfwand zu gedrängt, was eine konstante Neubildung derselben im hinteren Theil der Tasche zur Folge haben muss, wenn anders der Apparat immer in derselben Weise funktioniren soll. Eben so wird das obere Epithel, und zwar von Seiten des hinter resp. über den Odontoblasten gelegenen Zellhaufens (Fig. 2 *Z*) fortwährend ergänzt.

Das basale, unter der Radula gelegene Epithel muss in Folge des Wachsthum der Scheide auch nach vorn bewegt werden, da, wie Troschel annimmt, ein Gleiten der Radula auf ihrer Unterlage, der Submembran, in Folge der festen Verbindung beider nicht stattfindet. Wohl aber wird dabei der Zusammenhang zwischen Submembran und Epithel gelockert, das durch den, bei der Mastikation thätigen Retraktormuskel in seiner Bewegung gehemmt, nicht in demselben Maße vor-

rücken kann, wie die aufliegende Radula. Die Folge ist eine Spaltung der untersten Schichten der Submembran in feine Fibrillen, deren Richtung das schnellere Vorrücken der Radula kund giebt. Eine der Subösophagealfalte entsprechende Verdickung an der vorderen Basis der Zunge ist ebenfalls vorhanden, jedoch bedeutend schwächer entwickelt, da sie nur von dem basalen Epithel gebildet wird, dessen Zellen auf der Zunge ihr Volumen bedeutend verringern. Ein starker Chitinbelag findet sich dort ebenfalls vor. An ihm zerschellt die abgenutzte Radula nach vorhergegangener Auflockerung ihrer Basalmembran, Verhältnisse, die bereits von RÜCKER dargestellt worden sind.

Die Bewegung der einzelnen Zahnplatten auf der Radula während des Fressens ist je nach Bau und Größe derselben eine verschiedene. Am geringsten sind ihre Exkursionen bei Pulmonaten und vielen Opisthobranchien, deren kurze Zähne mit einem großen Theil ihres Körpers der Grundmembran eingefügt sind, während bei den Prosobranchien, besonders den Rhipido- und Taenioglossen, der dünn-lamellöse Zahnfuß eine sehr ausgiebige Beweglichkeit der Zahnplatten gestattet, so dass bei jeder Formveränderung der Zunge die gegenseitige Neigung der Zahnplatten eine andere wird. Zuweilen finden sich sogar besondere Apparate, durch deren Thätigkeit einzelne Zähne in ganz bestimmter Richtung aus ihrer Ruhelage abgelenkt und wieder in dieselbe zurückgeführt werden können. So sind z. B. bei Heteropoden Einrichtungen getroffen, mittels welcher die langen, hakenartigen Seitenzähne, die ja nur zum Ergreifen der Nahrung dienen, leicht aus- und eingestülpt werden können. Fig. 30 stellt einen Frontalschnitt durch die Mitte des Schlundkopfes einer Pterotrachea dar und zeigt zwei seitlich gelegene, aus großen polygonalen Zellen zusammengesetzte Zungenknorpel (*Zu*), und auf diesen ein Cylinderepithel (*b.ep*), das die Radula trägt. Die beiden, der Mittellinie zunächst gelegenen Zahnhaken (*rp*) jederseits sind mit ihren Spitzen nach unten gerichtet und liegen der inneren Seite der balkenförmigen Mittelplatten (*zp*) auf, mit denen sie beweglich verbunden sind. An ihre Basis setzt sich nun ein gekrümmter Chitinstab (*st*) an, der mit seinem verdickten Fuß sich zwischen Haken und Zwischenplatten einschleibt. Derselbe hat die Form eines zweiarmligen Hebels, mit sehr ungleicher Länge der Hebelarme, und ist ein Ausscheidungsprodukt des unter ihm liegenden, auch die Zunge überziehenden basalen Epithels, mit dem er in festem Zusammenhang steht. Sobald nun das Thier seine Zunge vorstreckt und mit Hilfe der Muskulatur (*m*) verflacht, wird der Chitinbelag des Epithels, dessen Verbindung mit ihr durch die kleinen Retraktoren (*rm*) gesichert ist, zugleich mit den Seitenrändern der Zunge nach abwärts bewegt. Der lange Hebelarm *a* dreht sich um den Punkt *c*,

der kürzere setzt in Folge dessen die Haken in Bewegung und führt ihre Spitzen nach oben und außen. Sobald die Zunge wieder ihre frühere konkave Form annimmt, bewegt sich der Hebelarm *a* in entgegengesetzter Richtung und drückt die Haken in ihre alte Lage zurück. So hat es das Thier durch einfache Formveränderung seiner Zunge in der Gewalt, die Druckhebel in Thätigkeit zu setzen und die Haken ihre greifenden und zur Erlangung der Nahrung zweckentsprechenden Bewegungen ausführen zu lassen.

Zum Schluss will ich die gewonnenen Resultate und Betrachtungen noch in wenig Worte zusammenfassen¹.

Die Bildungsstätte der Radula ist bei allen Mollusken in jener Papille zu suchen, die unterhalb des Ösophagus die hintere Schlundwand durchbohrt und mit ihrem Ende in die Leibeshöhle hineinragt. Diese Radulatasche ist ein rinnenförmig nach oben gebogenes Divertikel des Mundhöhlenepithels, dessen Lumen von einem als Stütz- und Ernährungsapparat thätigen Bindegewebspfropf ausgefüllt wird. Zwischen der oberen und unteren Divertikelwand liegt die Radula, deren Zahnplatten einer meist durch eine Subradularmembran verstärkten Grundmembran eingefügt sind. Dem Hinterende der Reibplatte angelagert, im Grunde des Follikels, findet sich eine Anzahl besonders entwickelter Epithelzellen, durch deren sekretorische Thätigkeit die Bildung der Zähne als auch der Basalmembran erfolgt, und zwar werden die Zahnplatten, deren konvexe, der Mundhöhle zugekehrte Fläche die ältere ist, gleich in ihrer definitiven Form und einer mit dem Gesamtwachsthum des Thieres zunehmenden Größe abgeschieden und mit der gleichzeitig entstehenden Grundmembran, so wie dem verlängerten Basaltheil des vorhergehenden Zahnes derselben Längsreihe verbunden. Der Abscheidungsprocess geht also weder vom oberen (KÖLLIKER), noch vom unteren Epithel (SEMPER) aus. Die Bildungszellen (Odontoblasten) treten in zweierlei Gestalt und Größe auf. Entweder ist eine geringe Zahl großer Zellen mit mächtigem Kern und hellem Plasma zu einem, fast ringförmig geschlossenen Wulste vereinigt (Pulmonaten, Opisthobranchien), oder es scharen sich sehr viele, schmale Odontoblasten, die nur zuweilen durch bedeutendere Länge sich von den benachbarten Epithelien unterscheiden, zu einem gemeinsamen, ungefähr halbkugelig gewölbten Polster zusammen (Prosobranchien, Placophoren, Heteropoden, Cephalopoden).

Bei Pulmonaten und Opisthobranchien, die sich durch Einheitlichkeit ihrer Zahnformen auszeichnen, betheiligen sich an der Bildung eines Zahnes zunächst vier resp. fünf, halbkreisförmig hinter einander angeordnete Zellen, während das unter jedem Zahn liegende Stück der Basal-

¹ Siehe: Vorl. Mittheilungen im Zool. Anzeiger Nr. 178 vom 6. Oktober 1884.

membran von einer einzigen Zelle abgeschieden wird, deren Größe zur Mächtigkeit der Grundmembran in direktem Verhältniß steht. Die Odontoblasten werden nach Bildung eines Zahnes nicht durch neue, von hinten nachrückende Zellen ersetzt, sondern die nämliche Zellgruppe erzeugt alle Zähne einer Längsreihe.

Bei den Prosobranchien, Placophoren, Heteropoden und Cephalopoden zerfällt das Odontoblastenpolster in so viele Einzelabtheilungen, als in einer Querreihe der Reibplatte Zähne vorhanden sind, deren Gestalt der Oberfläche der erzeugenden Zellgruppen genau entspricht. Die Bildung der geschichteten Basalmembran geht von den unteren Partien des Epithelpolsters aus, und zwar spalten sich die Enden der Matrixzellen in parallele Fasern, die sich verlängern und seitlich an einander legen. Es wird so ein kontinuierliches Wachsthum der Membran an ihrem Hinterende ermöglicht. Eine nachträgliche Verdickung derselben findet nicht statt, wohl aber eine ansehnliche Verdichtung ihrer Masse.

Die Fertigstellung der Zähne erfolgt durch das, die Radula überlagernde Epithel, dessen Zellen follikelartige oder langgestreckt traubige Gruppen bilden und ein zähflüssiges Sekret absondern, das auf den Zähnen zu einer Schmelzschicht erhärtet und dieselben widerstandsfähiger gegen die Abnutzung macht. Die für Farbstoffe schwer durchlässige Schmelzlage verhält sich optisch isotrop, während der von den Odontoblasten gebildete Zahnkern das Licht schwach polarisirt. Dieses Verhalten deutet auf verschiedenen Ursprung hin. Das basale, unter der Grundmembran gelegene Cylinderepithel secernirt eine dünne Subradularmembran, die nur sehr schwach mit der Radula verbunden ist. Eine Vorwärtsbewegung der Radula findet nur im Zusammenhang mit den umliegenden Geweben statt und ist als Wachsthumerscheinung aufzufassen. Die den vorderen Partien der Radulatasche angehörige Muskulatur tritt dabei unterstützend in Thätigkeit. Mechanisches Zerren der Radula während des Fressaktes wird bei den Mollusken, wo nur ein kleiner Theil der Reibplatte in der Scheide verborgen liegt, durch einen cuticularen Sperrapparat verhindert, sonst aber durch die Länge der Radulatasche paralysirt.

Leipzig, am 10. Oktober 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

„ β , β' , γ , δ , ε , ζ , Matrixzellen der Radula; *od*, Odontoblasten; *b.ep*, basales, *o.ep*, oberes Epithel; *f*, *f'*, Zellstränge des oberen Epithels; *BMb*, Basalmembran; *SMb*, Submembran; *mb.l.ext*, Membrana limitans externa; *R*, Radula; *Rt*, Radulatasche; *mp*,

Mittelplatten; *zp*, Zwischenplatten; *rp*, Randplatten; *k*, Zahnkern; *Z*, Zellhaufen; *sp*, Spaltraum; *pf*, Füllgewebe der Radulatasche; *B.G.*, Bindegewebe; *kn*, Knorpel; *m*, *me*, Muskeln; *mr*, *mr'*, Retraktormuskeln; *mp*, Protraktormuskeln; *mf*, Muskelfasern; *Bl.G.*, Blutgefäß; *Ch*, *Ch'*, Chitinbelag; *st*, Chitinstab; *sh*, Sperrhaken; *cut*, Cuticula; *mx*, Kiefer; *os*, Mund; *Mh*, Mundhöhle; *oe*, Ösophagus; *Zg*, Zunge; *sal*, Speicheldrüsen.

Tafel XXIV.

- Fig. 1. Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Helix nemoralis*. $\times 12$.
 Fig. 2. Die jüngsten Zähne der Radula mit ihren Bildungszellen und den umliegenden Epithelien. Längsschnitt durch das hintere Ende des Epitheldivertikels. *Limnaeus stagnalis*. $\times 440$.
 Fig. 3. In der Bildung begriffener Zahn. Längsschnitt. *Limnaeus stagn.* $\times 220$.
 Fig. 4. Dasselbe. Längsschnitt. *Helix nemoralis*. $\times 300$.
 Fig. 5. Ende der Radula mit den Odontoblasten. *Arion empiricorum*. $\times 300$.
 Fig. 6. Jüngster Zahn nach seiner Fertigstellung. *Helix nemoralis*. $\times 300$.
 Fig. 7. Drei Zahnplatten aus der Mitte der Radula mit anliegenden Epithelien. Längsschnitt. *Helix nemoralis*. $\times 280$.
 Fig. 8. Zahnbildung bei *Pleurobranchaea Meck*. Längsschnitt. $\times 60$.
 α — ϵ , Odontoblasten; ζ , Matrixzelle der Basalmembran.
 Fig. 9. Drei benachbarte, odontogene Zellgruppen im Querschnitt. *Pleurobranchaea Meck*. $\times 50$.
 Fig. 10. Zahnbildung bei *Doris tuberculata*. Längsschnitt durch das Ende der Radulatasche. $\times 100$.
 Fig. 11. Dasselbe bei *Philine aperta*. $\times 65$.
 Fig. 12. Querschnitt durch die Radulascheide von *Bulla striata*. $\times 60$.
 Fig. 13. Matrixzellen der Mittelplatten. *Bulla striata*. $\times 60$.
 Fig. 14. Radulatasche von *Pleurobranchaea Meck*, nach Entfernung des umhüllenden Bindegewebes. *w*, Rest der Schlundkopfmuskulatur. $\times 8$.
 Fig. 15. Längsschnitt durch das Ende der Radulatasche von *Paludina vivipara*. $\times 70$.
 Fig. 16. Querschnitt durch dieselbe, geführt rechts seitlich des schrägen Striches in Fig. 15. $\times 50$.
 Fig. 17. Querreihe der Paludinenradula.

Tafel XXV.

- Fig. 18. Bildung der Radula von *Patella vulgata*. Längsschnitt. $\times 100$.
 Fig. 19. Mittelplatten der Radula von *Littorina littorea* im Längsschnitt. $\times 270$.
 Fig. 20. Horizontalschnitt durch das Ende der Radulatasche von *Patella vulgata*, geführt in halber Höhe derselben. Zeigt die Odontoblasten und die drei jüngsten Zahnreihen. $\times 120$.
 Fig. 21. Querschnitt durch die Radulatasche von *Fusus syracusanus*. $\times 200$.
 Fig. 22. Querschnitt durch die Radulatasche von *Neritina fluviatilis*. $\times 140$.
 Fig. 23. Längsschnitt durch die Radulatasche von *Neritina fluviatilis*, seitlich der Medianlinie geführt. $\times 100$.
 Fig. 24. Radulascheide von *Octopus vulgaris* im Querschnitt. $\times 40$.
 Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch dieselbe. Bildung der Mittelplatten. $\times 60$.
 Fig. 26. Querschnitt durch die Radulasche von *Pterotrachea coronata*. $\times 40$.
 Fig. 27. Längsschnitt durch dieselbe. Bildung der Zwischenplatten. $\times 20$.
 Fig. 28. Vier Zahnplatten aus dem vorderen Abschnitt der Radulatasche von *Helix nemoralis*. Abscheidung der Chitinzapfen zwischen den Zähnen. $\times 200$.
 Fig. 29. Die Radula bei ihrem Austritt aus der Scheide mit ihrem cuticularen Sperrapparat. *Helix nemoralis*. Längsschnitt. $\times 60$.
 Fig. 30. Querschnitt durch die Mundhöhle von *Pterotrachea coronata*. Veranschaulicht den Bewegungsmechanismus der Seitenplatten. $\times 35$.

Fig. 1.

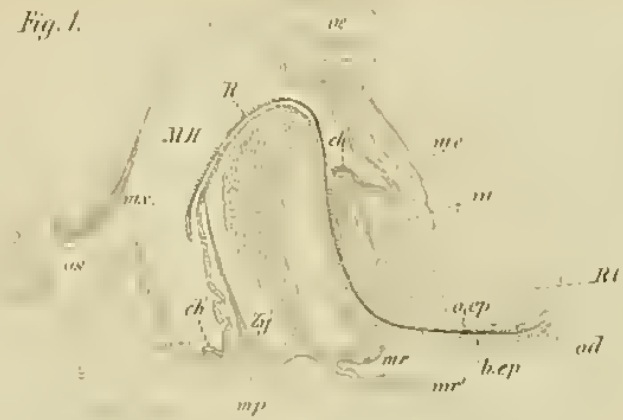


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

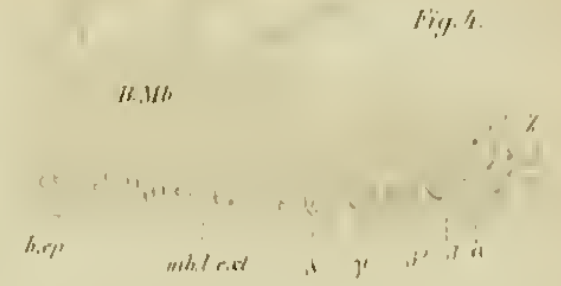


Fig. 5.

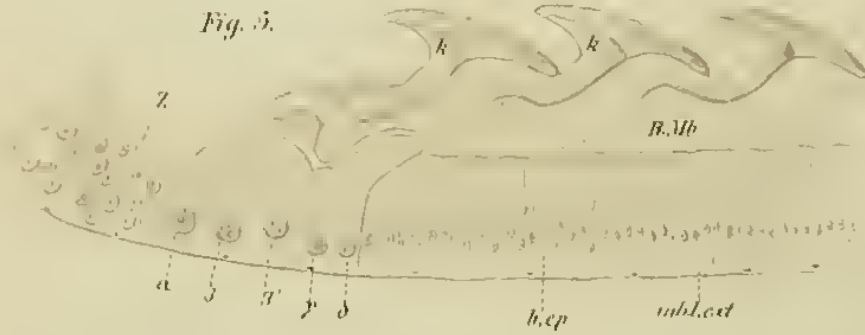


Fig. 6.

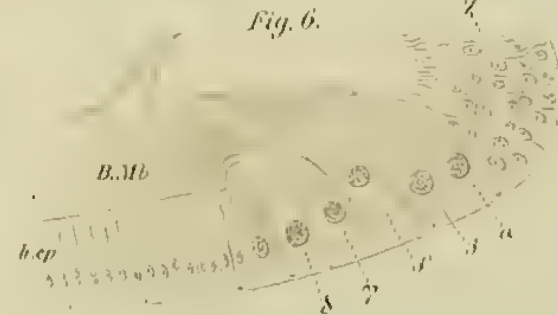


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

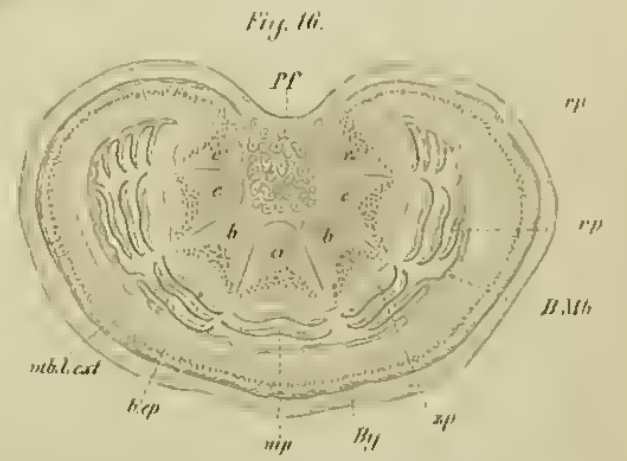


Fig. 10.



Fig. 12.



Fig. 14.



Fig. 15.

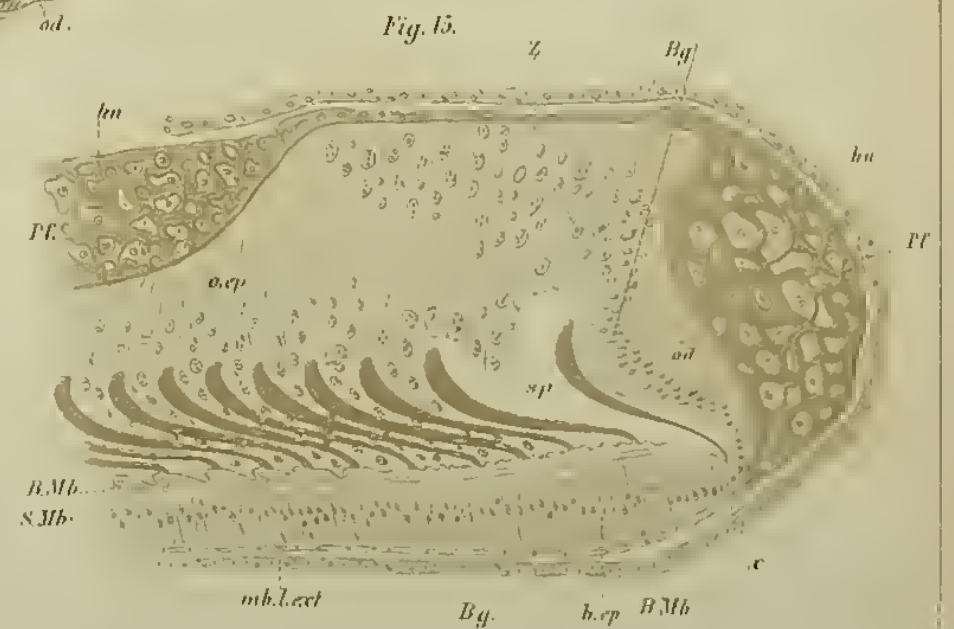


Fig. 7.



Fig. 11.



Fig. 13.

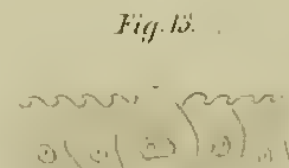


Fig. 17.

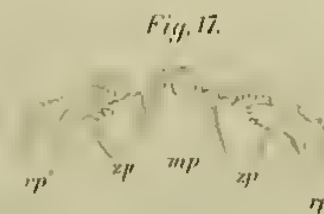




Fig. 18.

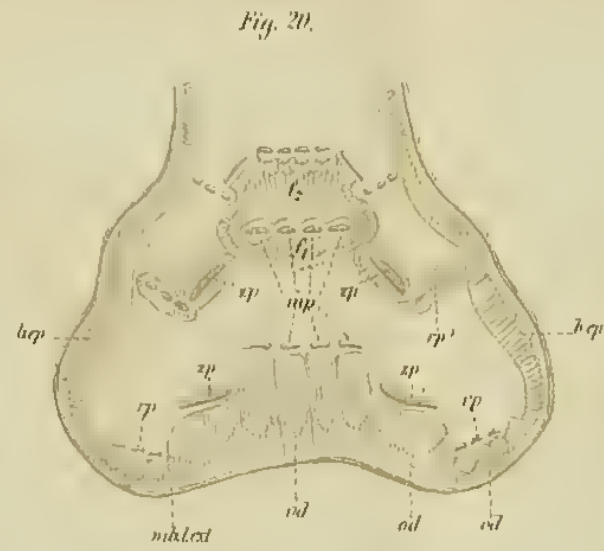


Fig. 20.

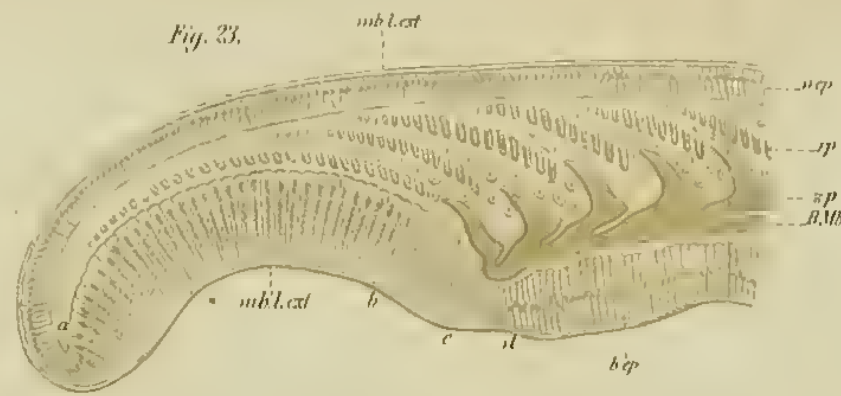


Fig. 23.



Fig. 21.

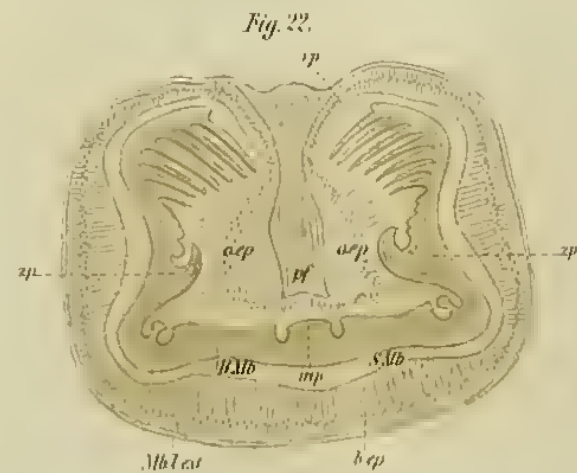


Fig. 22.

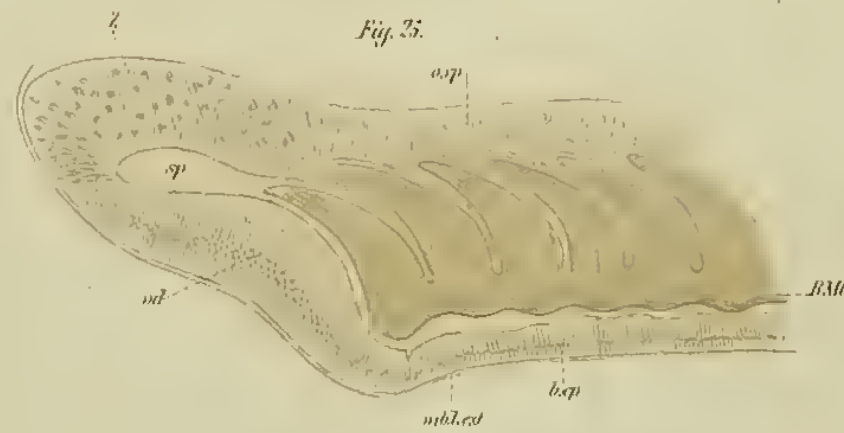


Fig. 25.

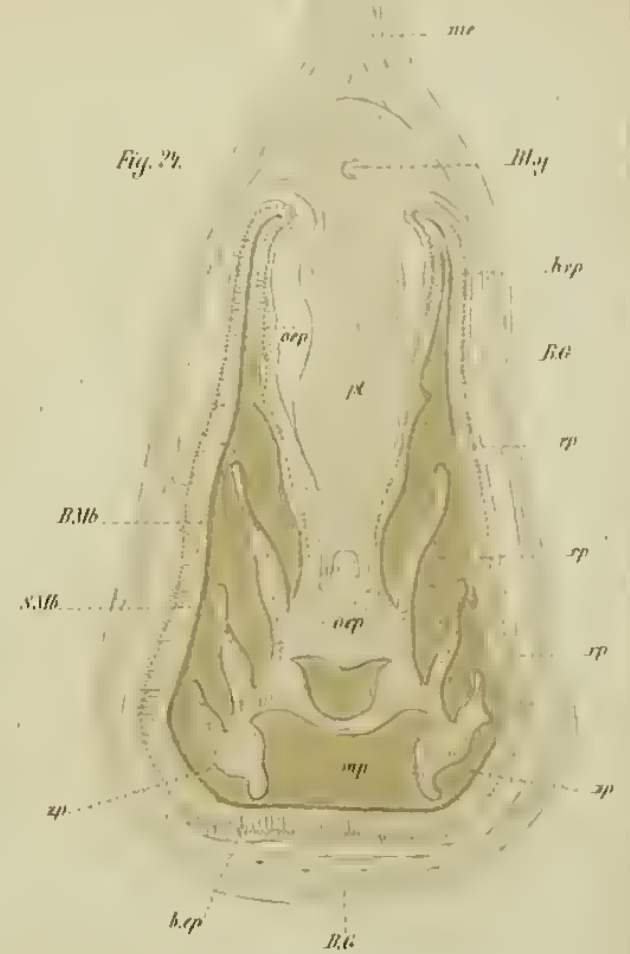


Fig. 24.



Fig. 19.

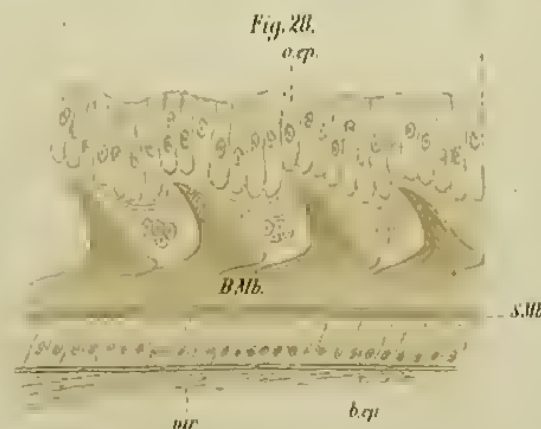


Fig. 28.



Fig. 30.

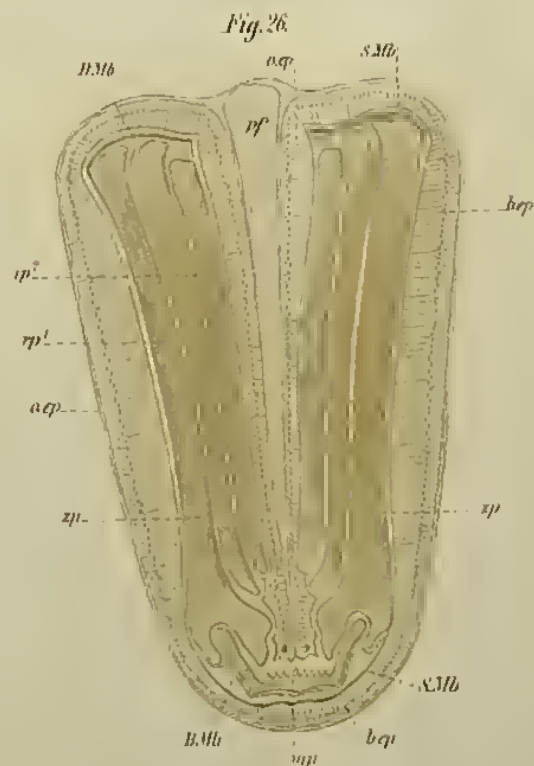


Fig. 26.

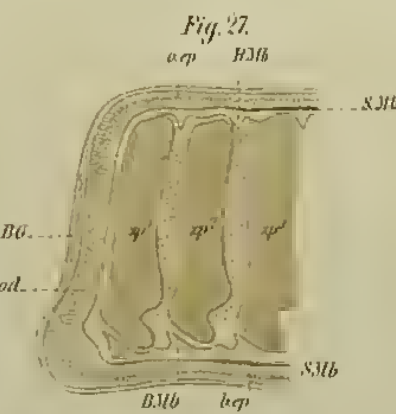


Fig. 27.

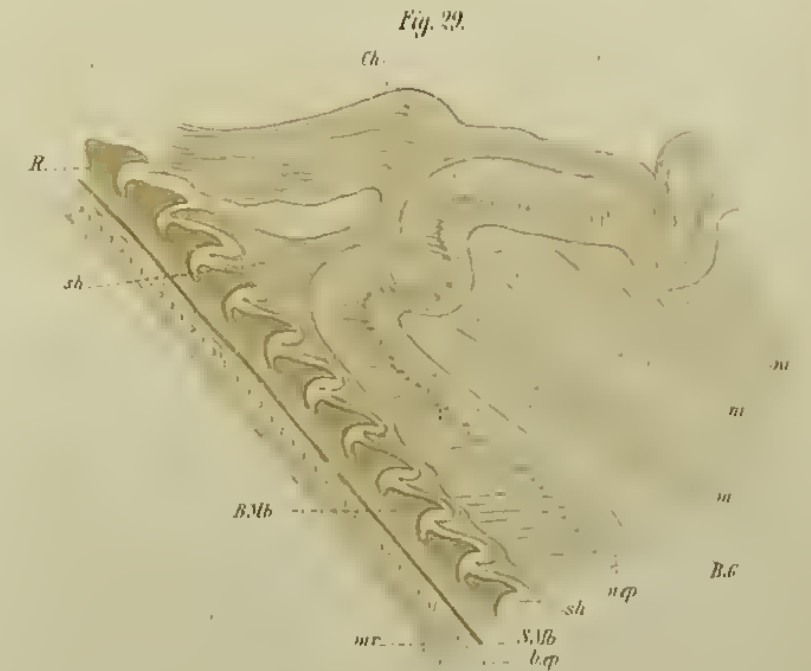


Fig. 29.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Rössler Richard

Artikel/Article: [Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. 447-482](#)