

Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken.

I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden.

Von

G. Rottmann aus Hamburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XI und XII und 4 Figuren im Text.

Die Veranlassung zu den vorliegenden Untersuchungen bot die Thatsache, dass unsere Kenntnisse von der embryonalen Entwicklung der Radula recht dürftige sind. Zwar besitzen wir einige sehr ausführliche und genaue Untersuchungen über die spätere Ausbildung und das Wachsthum der Radula beim erwachsenen Thier bezw. in schon fortgeschrittenen Stadien, aber die erste Anlage und das Auftreten der Zähne ist meines Wissens bisher überhaupt nicht bekannt geworden.

Allerdings ist eine Arbeit von BLOCH vorhanden, welche die Embryonalentwicklung der Radula eines Prosobranchiers (*Paludina vivipara*) behandelt, von ihr wird jedoch im II. Theil dieser Untersuchungen gezeigt werden, dass sie dem wirklichen Sachverhalt keineswegs entspricht. Ich versuchte an verschiedenen Objekten das thatsächlich früheste Auftreten der Radula festzustellen und erhielt bei den Cephalopoden recht günstige Resultate. Dieselben erwiesen sich für diese Untersuchungen als besonders geeignet durch die Form und beträchtliche Größe der Zähne, welche das Erkennen der betreffenden Vorgänge wesentlich erleichterten.

Mein Hauptuntersuchungsobjekt war *Loligo vulgaris*; außerdem studirte ich von Decapoden noch *Sepia officinalis* und von Octopoden *Octopus vulgaris* sowie *Eledone moschata*.

Von *Loligo vulgaris* wurden ganz junge Stadien und ältere Embryonen bis kurz vor dem Ausschlüpfen untersucht. Ich werde später zur Bezeichnung des Alters der Embryonen auf die Abbildungen im Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT und

HEIDER verweisen. Von den Embryonen der übrigen oben genannten Arten, die ich hauptsächlich deshalb heranzog, um festzustellen, ob die Entwicklungsvorgänge sich in entsprechender Weise wie bei *Loligo vulgaris* vollziehen, untersuchte ich nur mittlere und ältere Stadien. Zur Fixirung derselben war meist Sublimat und Chromosmiumessigsäure angewendet worden. Das gesammte Material war mir in liebenswürdiger Weise von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. KORSCHOLT zur Verfügung gestellt worden und sage ich demselben hierfür, sowie für die Anleitung bei meinen Untersuchungen meinen aufrichtigen Dank.

Methode.

Anfangs hatte ich einige Schwierigkeiten gute Schnittserien zu erzielen, da das Splittern des Dotters, zumal bei den jungen Embryonen sehr störend ist, doch ließ sich dasselbe durch Abkürzen der Behandlung vermeiden, da das längere Verweilen der Objekte in Xylol bezw. Chloroform und im Schmelzofen dieselben zu spröde und hart machte. Nachdem die Objekte 24 Stunden in Alkohol abgehärtet worden waren, brachte ich sie für 2 Stunden in Xylol, sodann im Schmelzofen auf eine halbe Stunde in eine Lösung von Xylol und Paraffin und schließlich nur eine Stunde in reines Paraffin. Diese Zeit genügte vollkommen zum Durchtränken und ließ sich der Dotter jetzt bedeutend besser schneiden. Nachdem die Schnitte auf den Objektträger geklebt waren, wandte ich die verschiedenen gewöhnlichen Färbemittel an, wie Boraxkarmin, Hämatoxylin und die HEIDENHAIN'sche Methode, erkannte jedoch bald, dass ich mit diesen Färbemitteln nicht die zur Feststellung der Zahnbildung in den jüngsten Embryonalstadien nöthige Differenzirung der Färbung erreichen würde. Abgesehen davon, dass die Präparate bei Anwendung der gewöhnlichen Färbungen nicht klar genug erschienen, nahmen gerade die neu abgeschiedenen Theile der Radula im Taschengrunde, auf die es mir ganz besonders ankam, zumeist keine Spur des Farbstoffs an, so dass sich Form und Struktur dieser jüngsten Partien der Radula nur höchst unsicher und jedenfalls ungenügend feststellen ließen. Daher kommt es wohl auch hauptsächlich, dass über die frühen Embryonalstadien der Radulabildung Sicheres bisher nicht bekannt wurde, bezw. dieselben überhaupt noch nicht beschrieben wurden. Um nach dieser Richtung einen Schritt weiter zu kommen, suchte ich nach Mitteln, die Zähne different vom Gewebe der Radulatasche zu färben. Von den verschiedenen Anilinfarben, welche ich

anwandte, erwies sich das Bismarckbraun als ganz besonders geeignet und führte nicht nur in den älteren, sondern auch in den jüngeren Stadien der Radulabildung eine vollständig genügende klare Differenzierung der zur Zahnbildung ausgeschiedenen Substanzen bezw. der Basalmembran etc. herbei.

Die von mir angewandte Färbungsmethode war nunmehr folgende. Ich färbte die Schnitte nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode vor und überführte sie dann in eine Lösung von Bismarckbraun in Alk. abs., in welcher sie einige Minuten verblieben. Sodann brachte ich sie nur für einen Moment in Alk. abs., um den Überschuss an Farbstoff zu entfernen, hierauf in Xylol und schloss sie in Kanadabalsam ein. Diese Methode, durch welche gerade die frisch abgesonderte Substanz der jüngsten Zähne intensiv gelbbraun gefärbt wurde, ermöglichte es mir, die geringste Spur einer Neubildung sofort zu erkennen. Außerdem gewannen die Präparate bedeutend an Klarheit.

Sehr wichtig ist eine genaue Orientirung der Embryonen beim Anfertigen der Schnitte, denn nur an gut orientirten Transversal- und Sagittalschnitten ist es möglich über die Bildung der Zähne zu völliger Klarheit zu gelangen. Ganz besonders gilt dies für die Sagittalschnitte, da die Radula bekanntlich mehrere Längsreihen von Zähnen aufweist und ein Abweichen von der medianen Schnittrichtung sofort unklare und schwer verständliche Bilder liefert.

Ich erwähne noch, dass die Untersuchungen, besonders wo sie sich auf die jüngste Anlage der Zähne beziehen, mit den besten ZEISS'schen Immersionssystemen ausgeführt wurden, die mich die betr. schwierig zu beurtheilenden Verhältnisse erst richtig erkennen lehrten.

Topographischer Überblick der in Frage kommenden Organe.

Die Mundmasse der Cephalopoden bildet einen dicken Bulbus von eiförmiger Gestalt, welcher hinten von dem Kopfknochen begrenzt wird und sich vorn in die von der Interbrachialhaut gebildete Vertiefung einsenkt. Zur Befestigung der Mundmasse dient eine zeltartig gespannte Haut, Mundhaut, welche nach vorn die Verbindung mit den Armen herstellt. Diese bildet am Eingang zur Mundhöhle zwei wulstige Falten, die Lippen, welche sich über der Mundmasse zusammenschließen können. Aus ihr hervor ragen die beiden bei allen Cephalopoden mächtig entwickelten Kiefer.

Die Begrenzungen der Mundmasse bilden muskulöse Wände, welche nach hinten durch Muskelbänder mit dem Kopfknochen verbunden sind. Der im Innern frei bleibende Hohlraum wird nun von einem äußerst complicirt gebauten Gebilde ausgefüllt. Ich will nur in so weit auf dasselbe eingehen, als es für meine Zwecke erforderlich ist. Der hauptsächlichste, ventrale Theil der Höhlung

Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I. 239

wird von einem weit in dieselbe vorspringenden Organ, der Zunge, eingenommen. In dem dicken, muskulösen hinteren Theil derselben eingeschlossen findet sich die Radulatasche. Dieselbe stellt einen dorsoventral abgeplatteten Schlauch dar, welcher an seinem hinteren, erweiterten Ende birnförmig verdickt ist. Nach vorn zu wird ihr Lumen bedeutend enger und öffnet sich dieselbe mit einem langen, bald mehr, bald weniger gebogenen Halse in die Mundhöhle. Die untere Wand dieser Tasche wird von einem Epithel ausgekleidet, welches die Radula trägt. Das Lumen der so entstandenen Höhlung wird von einem Bindegewebspfropf ausgefüllt, der ebenfalls von einem Cylinderepithel bekleidet ist. Der vordere, nicht in der Scheide steckende Theil der Radula breitet sich auf der Zungenspitze zu einer leicht konvexen breiten Platte aus, welche unter einem spitzen Winkel nach unten und hinten umbiegt, und so die freie Zungenspitze darstellt. Die hierdurch entstandene Falte pflegt passend als Sublingualfalte bezeichnet zu werden. Das obere Epithel der Radulatasche biegt hinten dorsalwärts um, um bald darauf eine Einbuchtung zu bilden (Subösophagealfalte), welche von zwei mächtigen, in der Medianlinie getrennten, Muskelpapillen überdacht wird. Diese beiden vor der Zungenspitze beginnenden und gegen die Speiseröhre rückwärts ziehenden Längswülste lassen vorn eine schmale Rinne zwischen sich, vereinigen sich aber etwas weiter hinten mit einander. Sie umgeben die gesammte Zungenanlage und setzen sich am Boden der Mundhöhle zu beiden Seiten an. Unmittelbar unter der Sublingualfalte befindet sich in einer wulstartigen Vertiefung die Austrittsstelle des gemeinsamen Ausführungsganges der hinteren Speicheldrüsen, welche als paariges Gebilde hinter dem Cerebralganglion gelegen sind. Die untere Fläche der Zunge grenzt sich durch eine schlauchartige Vertiefung von dem Unterkiefer ab. Man hat irthümlicherweise (so z. B. GRENACHER), angenommen, dass diese Vertiefung den Ausführungsgang der vorderen oder oberen Speicheldrüsen in sich aufnehme. Ich habe bei meinen Untersuchungen auch die Speicheldrüsen einer kurzen Untersuchung unterzogen und kann mich in mancher Hinsicht den früheren Autoren nicht anschließen.

Bislang nahm man meist an, dass die Octopoden zwei Paar Speicheldrüsen besäßen, ein vorderes an der Mundmasse und ein hinteres im Abdominalraum gelegenes; dieses erstere Paar fehlte bei den Decapoden. JOUBIN jedoch, dessen Arbeit über die Speicheldrüsen der Cephalopoden im Jahre 1887 erschienen ist glaubte auch bei den Decapoden das erstere gefunden zu haben, jedoch umgebildet zu einer einzigen medianen und unpaaren Drüse, welche unter dem Ösophagus gelegen sein sollte und sich stark mit Muskelbündeln vermischt hätte. Diese Drüse sei sehr wohl, was ihre Struktur sowohl als auch die Lage ihres exkretorischen Theiles beträfe, homolog den am Buccalbulbus gelegenen Drüsen der Octopoden. Ich habe nun mein gesamntes sehr reiches Material daraufhin untersucht, ohne ein derartiges Gebilde entdecken zu können.

Auch konnte ich mich bei Betrachtung seines Sagittalschnittes durch *Sepia elegans* (Fig. 7, Taf. II) des Eindruckes nicht erwehren, dass das gesammte Gewebe stark geschrumpft sei. So vermisste ich z. B. das gesammte obere Epithel der Radulatasche, welches doch alle Lücken zwischen den Zähnen ausfüllt.

Ich möchte nun bemerken, dass mir bei Untersuchungen des Schlundkopfes der Decapoden zwei kleine rundliche Gebilde aufgefallen sind, welche zu beiden Seiten der Mundmasse gelegen waren und je mit einem Ausführungsgange versehen waren, welcher jeder, nachdem er die oben erwähnte Muskelpapille durch-

bohrt, sich in die unter denselben liegende Einbuchtung eröffnete. Ich möchte annehmen, dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, es hier mit Gebilden zu thun zu haben, welche den vorderen Speicheldrüsen der Octopoden mindestens sehr ähnlich sind. Ich werde auf diese Drüsen bei Behandlung der Radulabildung von *Sepia officinalis* weiter unten nochmals kurz zurückzukommen haben (Fig. 22, Taf. XII).

Bau der Radula.

Was den Bau der ausgebildeten Radula bei den Cephalopoden anbetrifft, so ist dieselbe im Ganzen nach dem von den anderen Mollusken bekannten Typus gebaut. Die Reibmembran ist eine durchsichtige elastische Membran aus Chitin, welche stets länger als breit ist. Ihr größerer hinterer Theil ist rinnenförmig aufgebogen und von der Zungentasche eingeschlossen. Bald nach ihrem Austritt aus derselben erfährt sie eine Ausdehnung der seitlich von den Zahnreihen gelegenen Theile, so dass sie, wie schon oben erwähnt, die Zungenspitze in Gestalt einer leicht konvexen Platte bedeckt. Von der Oberfläche dieser Basalmembran nun erheben sich in äußerst regelmäßiger Aufeinanderfolge Zähne von sehr verschiedenartiger Gestalt. Unter diesen Zähnen ist die Basalmembran bedeutend verdickt. Dieselben sind immer in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet. Man pflegt die einzelnen Querreihen auch als Glieder zu bezeichnen. Stets lässt sich in jedem Gliede eine Mittelplatte unterscheiden, der sich dann jederseits andere Platten anschließen. Die der Mittelplatte zunächst liegenden bezeichnet man als Zwischenplatten, die darauf folgenden seitlichen als Seitenplatten.

Bei den Dibranchiaten sind nun stets 7 Längsreihen solcher Platten vorhanden, von denen die äußersten seitlichen immer zu langen Haken umgebildet sind (*Sepia*). Sehr häufig treten aber an den Seiten noch flache, nicht zahntragende Platten hinzu, so dass auch neun Platten in jedem Gliede nicht selten sind (*Eledone*, *Octopus*, *Loligo*). Die Zahnplatten einer jeden Querreihe zeigen mit ihrer bald mehr bald weniger ausgezogenen Spitze stets nach dem hinteren Ende der Tasche; außerdem sind die Zwischen- und Seitenplatten schief zur Mittelplatte geneigt. Die Form der Zähne zeigt die größte Mannigfaltigkeit, welche dadurch verursacht wird, dass die einzelnen Zahnplatten wieder in mehrere Spitzen oder Zähnelchen auslaufen. Am auffallendsten von allen anderen Cephalopoden weicht die Gattung *Sepia* ab, welche sich durch die Einfachheit ihrer Platten auszeichnet. Die Mittel-, Zwischen- und inneren Seitenplatten haben fast die gleiche dreieckige Gestalt; nur die äußeren Seitenplatten sind länger, mehr dornförmig und gekrümmter. Bezüglich der Angaben JATTA's, der die Radula von *Sepia officinalis* in seiner Monographie beschreibt und abbildet, muss ich bemerken, dass es sich wohl um ein Versehen handelt, wenn derselbe nur fünf Platten in jeder Querreihe annimmt. Schon SWAMMERDAM und später TROSCHEL haben sieben Reihen konstatiert, und kann ich ihre Angaben nur bestätigen, indem ich auf Fig. 23 und 24, Taf. XII verweise.

Litteraturübersicht.

Angaben über die Bildung der Radula bei den Cephalopoden sind nur verhältnismäßig wenige vorhanden, doch muss man hier etwas weiter greifen, da die Verhältnisse der Radulabildung bei den Cephalopoden mit denen bei den übrigen Mollusken in verschiedener Hinsicht sehr viel Übereinstimmendes bieten.

Bezüglich der älteren Angaben über die Radula und ihre Bildung verweise ich auf die Arbeiten meiner Vorgänger, welche die Verdienste von TROSCHEL, LEBERT, LOVÉN, KÖLLIKER, SEMPER, TRINCHESE, SHARP und RÜCKER entsprechend würdigen. Ich verweise ferner ausdrücklich nicht nur auf die Darstellung des Gegenstandes, sondern auch auf die ausführlichen Litteraturübersichten, welche RÖSSLER und BLOCH im Hinblick auf die Entstehungsweise der Radula gegeben haben und möchte meinerseits nur auf die richtigste und genaueste Untersuchung, welche wir über die Bildung der Radula besitzen, nämlich auf die von RÖSSLER etwas genauer eingehen, da sich meine eigenen Untersuchungen ganz besonders auf seine Resultate stützen.

Ich thue dies am besten, indem ich kurz die Ergebnisse seiner umfangreichen Untersuchungen zusammenfasse:

»Dem Hinterende der Radula angelagert finden 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, sowie dem verlängerten Basaltheil des vorhergehenden Zahnes derselben Längsreihe verbunden. 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 Epithelzellen 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 liegende Zellen, während das unter jedem Zahn liegende Stück der Basalmembran von einer einzigen Zelle abgeschieden wird, deren Größe zur Mächtigkeit der Grundmembran in direktem Verhältnis 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 sich seitlich an einander legen. Es wird so ein kontinuierliches Wachsthum der Membran an ihrem Hinterende ermöglicht. Die Fertigstellung der Zähne erfolgt durch das die Radula überlagernde Epithel, dessen Zellen ein zähflüssiges Sekret absondern, das auf den Zähnen zu einer Schmelzschicht erhärtet und dieselben widerstandsfähiger gegen die Abnutzung macht. Das basale unter der Grundmembran gelegene Cylinderepithel secernirt eine dünne Subradularmembran. 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.«

Die Theorie der Entstehung der Radula, welche von TRINCHESE, SHARP und RÜCKER aufgestellt und durch RÖSSLER befestigt wurde, ist dann in neuerer Zeit durch verschiedene Arbeiten im Princip wenigstens bestätigt worden, wenn dieselben auch in manchen Punkten abweichen. So unterwirft WIRÉN in seinen Studien über die Solenogastron auch die Frage der Radulabildung einer eingehenden Erörterung und kommt im Gegensatz zu obigen Autoren zu der Auffassung, dass die von TRINCHESE vertretene Ansicht die richtige sei, nämlich, dass die Zähne nicht durch Absonderung sondern durch Cuticularisierung der Odontoblasten, d. h. durch eine Art cuticularer Umwandlung eines Theils der Zellschubstanz gebildet werden (I, p. 43, II, p. 75). Er denkt sich die Sache folgendermaßen: »Wenn eine neue Zahnreihe entwickelt werden soll, wird zuerst von der undifferenzierten Zellenmasse an der Spitze der Radulatasche eine Querleiste von Odontoblasten (bezw. Querreihe von Papillen) gebildet, dann fängt die Cuticularisierung derselben an, und mehrere Zellen tragen gleichzeitig (nicht wie RÖSSLER angeht successive) zur Bildung eines jeden Zahnes bei. Nachdem die Zähne gebildet sind, entwickelt sich unter ihnen die Grundmembran, und die Odontoblasten werden zu Epithelzellen der Art wie die unter der Radula befindlichen. Dann entsteht eine neue Querleiste Odontoblasten.« »Die Radula ist also eigentlich ein Stück Cuticula«, wie er es ausdrückt.

Die gesammten bis jetzt angeführten Autoren beschäftigten sich, wie wir gesehen haben, ausschließlich mit der Neubildung der ausgebildeten Radula. Erst in neuerer Zeit behandelt BLOCH die embryonale Entwicklung der Radula, und zwar bei *Paludina vivipara*.

Nach den Angaben des genannten Autors beginnt die Entwicklung der Radula mit der Absonderung einer Basalplatte von ganz bedeutender Dicke, der erst später die Bildung von Zähnchen folgt. An diese Lamelle, welche von den gesammten unteren Zellen ausgeschieden wird, lagern sich später hinten neue Chitintheile an, welche durch neue Zellen abgesondert werden, während die ursprünglichen Matrixzellen durch allmähliche Erschöpfung in die niedrigen Zellen des basalen Epithels übergehen. Das obere Epithel nun soll schon lange vor dem Auftreten der Zähnchen follikelartige Zellgruppen bilden und auf die embryonale Basalplatte eine besondere Schicht auftragen.

BLOCH nimmt nun an, dass Basalmembran und Zähne als dieselbe Bildung anzusehen sind, also nicht gesondert ausgeschieden werden, da er keine Trennungslinie wahrnehmen kann, und zwar bilden sich die Zähnchen folgendermaßen: »in den tiefer gelegenen Zellen des Odontoplastenpolsters, welche die Basalplatte absondern, ist die Sekretion reichlicher als in den oberen, so dass letztere ihr nicht folgen kann. Dadurch nun, dass die neugebildeten Theile der Basalmembran die älteren nach vorwärts schieben, findet im oberen Theil, wo die Sekretion langsamer vor sich geht, ein Zerreißen oder Abheben von der Zellunterlage statt, d. h. die Chitinabsonderung bildet die auf der Basalplatte stehenden Zähnchen.«

Was mir nun an den Abbildungen BLOCH's besonders auffällig erscheint, ist zunächst die kolossale Dicke der vor Bildung der Zähnchen gebildeten Basalmembran. Sollte sich der Autor, welcher die Zähne und die Basalmembran nicht different gefärbt hat, vielleicht durch die die Radulatasche der Embryonen von *Paludina vivipara* ausfüllende Eiweißschicht haben täuschen lassen? Ferner erinnern die »follikelartigen Zellgruppen« ganz an das Aussehen stark geschrumpfter Gruppen von Epithelzellen. Ich habe BLOCH's Angaben nicht einer Nachprüfung

unterziehen können, glaube aber, dass eine erneute Untersuchung mit gut konserviertem Material und geeigneten Färbemitteln ein wesentlich anderes Resultat ergeben wird.

Zum Schluss wäre noch die Arbeit THIELE's zu erwähnen. Derselbe untersuchte die Radula der Solenogastren und fand, dass derselben häufig eine Basalmembran fehlt, sobald dieselbe mehr als eine Reihe von Zähnen hat. Das Vorrücken der Radula geschieht nach seiner Meinung nur durch ein Wachstum des Epithels der Scheide, so dass nicht bloß die Cuticularmasse, sondern auch die umgebenden Zellen vorgeschoben werden.

Kurzer Überblick über die Entwicklung des Vorderdarmes.

Um die allmähliche Ausbildung der Radulatasche im Zusammenhang mit den umliegenden Organen klarzulegen, gebe ich zunächst einen kurzen Überblick der Entwicklung des Vorderdarmes.

Die erste Anlage und weitere Ausbildung desselben ist übereinstimmend von den Autoren GREXACHER, RAY LANKESTER, BOBRETZKY, USSOW, WATASÉ, VIALLETON und in neuerer Zeit von KORSCHULT beschrieben worden, und kann ich die Angaben obiger Autoren bestätigen.

Der Vorderdarm wird zwischen und etwas vor den Augen in Form einer dorso-ventral abgeplatteten Ektodermeinsenkung angelegt. Aber ehe es zu dieser Einsenkung kommt, ist die Anlage bereits zu erkennen als eine Platte, welche aus ganz cylindrischen Zellen besteht. Bei fortschreitender Entwicklung senkt sich sodann diese Platte zur Bildung des Stomodäums ein. Noch außerhalb des letzteren tritt jedoch schon eine Einsenkung auf, welche die erste Anlage der hinteren Speicheldrüsen darstellt. Die MundEinstülpung senkt sich bald weiter ein, indem sie gegen den Gipfel des Dotters zu wächst, und wird in Folge dessen auch die Anlage der hinteren Speicheldrüsen mehr nach innen verlegt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten sodann in der Nähe des Mundes am Vorderdarmepithel verschiedene Erhebungen und Faltungen auf. So erscheint zunächst dicht hinter der hinteren Speicheldrüsenanlage eine leichte Aussackung der ventralen Vorderdarmwand, die erste Anlage der Radulatasche. Dieselbe senkt sich nach hinten und innen mehr ein, jedoch bleibt ihr Lumen auf diesem Stadium noch ziemlich weit. Hinzugekommen ist dann außerdem vor der Mündung des Speicheldrüsenanges eine weitere schwache Einsenkung.

Ein älteres Stadium zeigt uns folgendes Bild: die Radulatasche ist nicht mehr rundlich, sondern hat sich nach hinten bedeutend verlängert, das obere Epithel liegt dem unteren fest an. Parallel

zur Radulatasche verläuft nach hinten die Speicheldrüsenanlage, welche sich bedeutend verlängert hat. Die oben erwähnte Einsenkung vor ihrer Mündung hat sich schlauchförmig vertieft, und erscheint in Folge dessen die gesammte Zungenanlage mehr hervorgewölbt. Als weitere Differenzirungen kommen dann auf diesem Stadium noch hinzu: die Anlagen der beiden Kiefer, und zwar erscheinen dieselben als Hervorwölbungen der oberen und unteren Darmwand, hervorgerufen durch ein bedeutendes Längenwachsthum der Ektodermzellen. Die Kiefer selbst entstehen als cuticulare Abscheidungen dieser Zellen. Die Anlage für den Unterkiefer befindet sich unmittelbar vor der Mündung jener oben erwähnten, unter der Austrittsstelle des Speicheldrüsenanges gelegenen schlauchförmigen Einstülpung, während jene für den Oberkiefer weiter nach innen, der Speicheldrüsenmündung gegenüber erscheint.

Inzwischen ist die Vereinigung des Vorder- und Mitteldarmes bereits eingetreten. Nach einiger Zeit erscheinen zunächst am Eingang zur Mundhöhle unmittelbar vor den Kiefern als ektodermale Hervorwölbungen die beiden Lippen. Ferner hat sich einmal unter der Austrittsstelle der Radula eine Falte, die Sublingualfalte, gebildet, und weiter über derselben dorsalwärts eine weitere Einbuchtung eingestellt, in welche von rechts und links die beiden Ausführungsgänge der oben erwähnten Drüsen einmünden. Die Einbuchtung wird überdacht von zwei Muskelpapillen, welche seitwärts die gesammte Zungenanlage umschließen.

Die Entwicklung der Radula bei *Loligo vulgaris*.

1. Die Bildung der Basalmembran und der ersten Zähne.

Über die Entwicklung der Zungentasche wurde Orientirendes bereits im vorigen Abschnitt mitgetheilt und so weit sich meine Untersuchungen auf so frühe Stadien beziehen, bestätigen sie dies. Da diese Vorgänge von BOBRETZKY und KORSCHULT eingehend geschildert wurden, so beginne ich meine Darstellung mit den Stadien, in welchen bereits die erste Anlage der Radula zu bemerken ist. Diese findet sich nach meinen Erfahrungen zuerst im Stadium eines Embryos, wie er in Fig. 659 im Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT und HEIDER (Spec. Theil, pag. 1117) dargestellt ist. Die Tasche ist ein noch ziemlich kurzes, fast rundes Säckchen, welches mit einem engen Ausführungsgang vorn in die Mundhöhle einmündet; außen ist sie von einer bindegewebigen Hülle

(*bgw*) umschlossen. Der Hauptsache nach wird sie von einem ziemlich großzelligen Cylinderepithel gebildet (Fig. 1, Taf. XI).

Um die Beschreibung zu vereinfachen, wollen wir eine obere und untere Wand, d. h. eine obere, die Radula deckende (*o.ep*) und eine untere, basale Epithellage (*u.ep*) unterscheiden (Fig. 1—10, Taf. XI und Fig. 11—14, Taf. XII). Naturgemäß gehen die obere und untere Epithellage im Grunde der Tasche in einander über; hier bleibt zwischen beiden Schichten ein freilich nur unansehnlicher Zwischenraum. Nach vorn geht dann das basale Epithel in den Zungenrücken über, während das obere an der Mündung der Tasche rechtwinklig nach hinten umbiegt, um die untere Ösophaguswand zu bilden (Fig. 2, Taf. XI).

Die Kerne zeigen in beiden Zellschichten, welche sich an Höhe ungefähr gleichen, eine länglich ovale Form. Während nun auf einem nur wenig jüngeren Stadium, welches noch keinerlei Andeutung der Radulabildung erkennen lässt, sämtliche Zellen, was ihre Färbbarkeit anbetrifft, sich gleichmäßig verhalten, sehen wir jetzt und zwar auf allen den von mir dargestellten Entwicklungsstadien der Zungentasche, wie die Kerne der Zellen hinten unten im Taschen Grunde bedeutend mehr Farbstoff aufnehmen und sich intensiv dunkel färben (Fig. 1—10, Taf. XI), auch scheint die Anordnung der Kerne eine etwas unregelmäßigere geworden zu sein. Öfters sieht man zumal in den jüngeren Stadien dort, wo das untere Epithel hinten in das obere übergeht und etwas weiter vorn Kerntheilungsfiguren auftreten.

Was uns nun am bemerkenswerthesten erscheint, ist das Auftreten einer feinen Cuticula, der Basalmembran (*bm*), welche sich intensiv färbt und in Form einer an den Seiten leicht aufgebogenen Platte auf dem basalen Epithel ruht. Diese Membran erstreckt sich stets, sobald sie auftritt, durch die ganze Tasche bis auf den Zungenrücken; ich habe sie nie etwa nur im hinteren Theile gefunden (Fig. 1—5, Taf. XI), sie ist also durch cuticulare Abscheidung des gesammten basalen Epithels entstanden.

Hinten im Grunde der Tasche macht sich alsbald in Verbindung mit der Basalmembran eine neue Differenzirung bemerkbar. Es tritt nämlich nach Art einer lokalen Verdickung in der Medianlinie eine neue Sekretion von Seiten der unter der Basalmembran liegenden Zellen auf, wie dies besonders anschaulich die einen Querschnitt der Zungentasche darstellende (Fig. 11, Taf. XII) zeigt. Man erkennt wie durch die neue Substanzablagerung die Basalmembran selbst etwas

emporgewölbt wird. Es handelt sich hierbei um die Bildung des ersten Zahnes der Radula, der kleine Höcker stellt seine erste Anlage dar (Fig. 11, Taf. XII).

Dass die oben erwähnten dunkel gefärbten Zellen im innigsten Zusammenhang mit der Zahnbildung stehen, dürfte wohl nicht zweifelhaft sein, es sind dies die Odontoblasten. Sie haben in allen Stadien ungefähr die gleiche Ausdehnung, indem sie von der Mitte der hinteren Taschenwand beginnend, sich bis unter den jüngstgebildeten Zahn noch ein wenig nach vorn erstrecken. Für die Zahnbildung selbst kommen immer nur die mittelsten Zellen in Betracht, die man somit als die eigentlichen, zur Zeit funktionirenden Odontoblasten anzusehen hat.

Das jüngste Stadium der Radulabildung, die Anlage des ersten Zahnes sieht man auch in den Fig. 1 und 2 und zwar im Längsschnitt dargestellt. Ich habe in diesen und in den folgenden Figuren die Färbung der Präparate nach Möglichkeit genau wiedergegeben, was vor Allem auch die durch das Bismarckbraun hervorgerufene differente Färbung der Radula betrifft. Meines Wissens sind diese frühesten Stadien der Radulabildung bisher noch von keinem Mollusk bekannt geworden.

In den Figuren 1 und 2 sehen wir nun unmittelbar hinter dem Zahn und von seinem Fußtheil ausgehend, sich eine feine Lamelle rückwärts erstrecken, welche in Fig. 2 etwas mehr gewölbt erscheint als in Fig. 1. Sie bedeutet die erste Anlage für den nächstfolgenden zweiten Zahn. Dieser ist in Fig. 3 bereits vollständig gebildet. Er zeigt eine leichte hakenförmige Krümmung nach hinten und damit überhaupt schon mehr die nach oben zugespitzte Gestalt der definitiven Zähne (Fig. 3—5), während der erste Zahn eine viel weniger ausgeprägte Form zu haben pflegt (Fig. 1 und 2).

Das Alter des betreffenden Embryos entspricht der Figur 660 (Lehrb. von KORSCHULT und HEIDER). Die Tasche erscheint jetzt im Gegensatz zu Figur 1 und 2 ein wenig mehr in die Länge gestreckt. Während sich ihr hinteres Ende mehr herausgewölbt hat, ist ihr Ausführungsgang etwas länger und schlanker geworden. Vor dem zweiten Zahn befindet sich der erste, welcher hier eben so wie in Fig. 4 und 5 seitlich getroffen, bereits weiter vorgerückt auf dem Wege zum Ausgang der Radulatasche. Hinten lässt sich wieder die Anlage für den nächsten, dritten Zahn, erkennen, die wieder, wie vorher diejenige des zweiten Zahnes, als feine, von der Basis des davor stehenden Zahnes ausgehende Lamelle, den Kappen des ba-

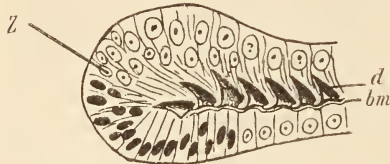
salen Epithels aufliegt (Fig. 3), wie dies noch deutlicher für die Bildung der nächstfolgenden Zähne in den übrigen Figuren der Tafel XI zu erkennen ist.

Die Bildung der folgenden Zähne geht dann nach demselben Modus weiter, indem immer neue Theile hinten ausgeschieden werden, während die bereits ausgebildeten nach vorn vorrücken. So sind in Fig. 4 drei Zähne vollständig gebildet und der vierte angelegt, hieran schließen sich dann Fig. 5—9 an, welche die weitere Entwicklung veranschaulichen.

Mit dem Wachsthum des Thieres nun muss sich naturgemäß auch die Radulatasche vergrößern; dieser Vorgang findet jedoch nicht derartig statt, dass sie sich einseitig nach hinten verlängert, sondern die gesammte Tasche, alle ihre Theile, wachsen im Zusammenhang mit den übrigen Organen der Mundmasse. Sie behält bei *Loligo vulgaris* durch alle Stadien stets eine im Verhältnis zu der Größe des Thieres gleiche Ausdehnung. Anders verhält es sich mit ihren Formverhältnissen. Aus dem Anfangs rundlichen Säckchen wird allmählich eine langgestreckte Tasche von birnförmiger Gestalt, welche sich nach vorn bedeutend verjüngt und mit einem engen Ausführungsgang mündet. Hierbei erleiden nun die Zellen des oberen und unteren Epithels eine bemerkenswerthe Veränderung. Anfangs (Fig. 1 und 2) sind beide Zellschichten einander noch fast gleich, was Größe der Zelle und Anordnung der Kerne anbetrifft. Die Odontoblasten gehen ganz allmählich, ohne ihre Form viel zu ändern, in das obere und untere Epithel über. Später jedoch mit dem Auftreten der Zähne findet auch eine Umwandlung der Zellen statt. So wird die Anordnung und Form der Kerne des oberen Epithels in Fig. 3 und 4 bereits eine unregelmäßigere. Sie sind größer geworden und haben eine mehr rundliche Form angenommen. Nach vorn zu nimmt dann das Epithel später bedeutend an Höhe ab und wird zu einer niedrigen Schicht mit großen runden Kernen. Ähnlich sind die Verhältnisse im basalen Epithel. Schon im Stadium der Fig. 5 beginnen seine Zellen allmählich ihre Form zu ändern, um sich später, Fig. 6—9, in die niedrigen basalen Zellen zu verwandeln, so dass sich dann im vorderen Abschnitt wieder beide Zellschichten gleichen.

Das obere Epithel bildet Anfangs, Fig. 1 und 2, eine durch die gesammte Tasche zusammenhängende Schicht. Mit dem Auftreten der Zähne beginnt es sich jedoch derartig umzubilden, dass es zwischen je zwei Zähne einen Zellfortsatz erstreckt, in welchem die Zellgrenzen allerdings nicht deutlich zu erkennen sind. Diese Fort-

sätze füllen die Zwischenräume genau aus. In Fig. 3—5 sind diese Vorgänge wegen der geringen Größe der Zähne nicht so auffallend, besser treten sie dagegen in den älteren Stadien hervor (Fig. 6—9). Es folgt dort in gesetzmäßiger Weise auf jeden neu ausgeschiedenen Zahn ein neuer Fortsatz, welcher sich zwischen diesen und seinen Nachfolger einschiebt. Dieser Zellfortsatz bleibt stets in inniger Verbindung mit beiden Zähnen und rückt gemeinsam mit denselben nach vorn vor. Was den Entstehungsort dieser Zellen anbelangt, so nehme ich an, dass sie sich eben so wie die Odontoblasten aus dem am



Textfig. 1.

äußersten hinteren Ende der Tasche gelegenen Zellhaufen Z (Textfig. 1) ergänzen. Nach RÖSSLER, welcher diese Zellgruppen an der ausgewachsenen *Paludina vivipara* und BLOCH, der dieselben am Embryo derselben beschreibt, berühren dieselben

die Zähne Anfangs nicht, sondern treten erst später weiter vorn mit den Zähnen in Verbindung. Dies ist bei *Loligo vulgaris* jedenfalls nicht der Fall, sie füllen sofort nach ihrem Auftreten den gesamten Zwischenraum zwischen den Zähnen aus.

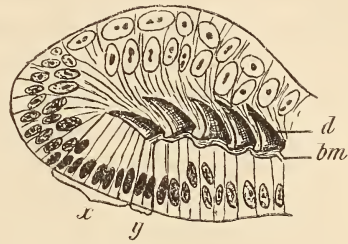
2. Der Process der Zahnbildung.

Wir haben bis jetzt die genaueren Vorgänge bei der Zahnbildung unberücksichtigt gelassen und die embryonale Entwicklung der gesamten Radula (Zähne und Platte) von ihren ersten Anfängen verfolgt; ich komme jetzt auf den eigentlichen Zahnbildungsprocess zu sprechen.

In Fig. 1, 2, 3, 4 und 8, besonders deutlich aber in Fig. 7 sehen wir, wie hinter dem soeben gebildeten jüngsten Zahne der Abscheidungsprocess für seinen Nachfolger mit der Ausscheidung der bereits erwähnten dünnen Lamelle durch das darunterliegende Odontoblastenpolster begonnen hat. Diese Lamelle, welche als eine feine Cuticula erscheint, bildet, wie Fig. 1 und 2 zeigen, nur die Fortsetzung der Basalmembran, in welche sie auch zu beiden Seiten übergeht (Querschnitt 1, Fig. 11, Taf. XII). Sie bildet den Zahnrücken. Es ist also erforderlich, dass für den jungen Zahn eine neue Basalmembran gebildet wird.

In Fig. 5 und 6 sehen wir ein weiteres Entwicklungsstadium. Die Lamelle ist durch Anlagerung neuer Substanz, welche sich durch

die hellere Färbung von ihr abhebt, verstärkt worden. In Fig. 9 endlich sehen wir den jungen Zahn fast völlig ausgebildet seinem Polster aufliegen. Diese Figur zeigt uns nun sehr deutlich, dass eine Arbeitstheilung der Odontoblasten stattgefunden hat. Die nebenstehende, etwas schematisirte Textfigur 2 soll uns diesen Vorgang noch klarer erkennen lassen. Wir ersehen aus derselben, dass die mit *x* bezeichneten Zellen den eigentlichen Zahnkörper (*d*) zu bilden haben, während die Zellen *y* die Ausscheidung der Basalmembran (*bm*) übernommen haben. Dieselbe entsteht also ungefähr gleichzeitig mit dem eigentlichen Zahnkörper und ist von Anfang an aufs innigste mit ihm verbunden. Sie hebt sich jedoch durch ihre dunkle Färbung scharf von demselben ab und zeigt eine deutliche Schichtung.



Textfig. 2.

Nach vorn steht sie in Verbindung mit dem Basaltheil des vorhergebildeten Zahnes. Der Zahn setzt sodann sein Wachstum fort, um nach erlangter völliger Ausbildung sich von seinem Polster abzuheben. Er beschreibt hierbei eine Drehung, durch welche er aus der horizontalen in die vertikale Lage übergeht.

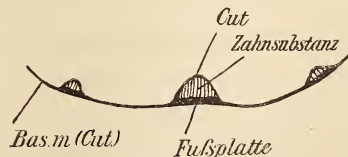
Aus der gegebenen Darstellung geht hervor, dass man die Zähne so zu sagen als eine Verdickung der Cuticula ansehen kann, welche die gesammte Tasche auskleidet, sie sitzen ihr also nicht auf und wir haben einen Unterschied zu machen

1) zwischen der (jener Cuticula entsprechenden) eigentlichen Basalmembran oder, was dasselbe ist, der gesammten Radulaplatte (Textfigur III *Bas.m.*),

2) dem Zahnkörper, in dessen Rücken die letztere übergeht und

3) der für jeden Zahn neu gebildeten Basalmembran.

Alle drei Bildungen sind verschiedenen Ursprungs, aber zu einem Ganzen verschmolzen. Die neugebildete »Basalmembran« des Zahnes ist stets von erheblicher Stärke und dürfte es zur Vermeidung von Verwechslungen angebracht sein, dieselbe als Fußplatte des Zahnes zu bezeichnen (cf. Textfigur. 3).

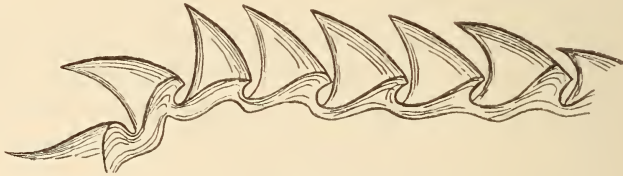


Textfig. 3.

Es ist hierbei noch besonders zu betonen, obwohl es aus der

hier gegebenen Schilderung der Zahnentwicklung ohne Weiteres hervorgeht, dass nämlich die »Basalmembran« (Fußplatte) des eigentlichen Zahnes derjenigen der ganzen Platte nicht entspricht, sondern die letztere in den Zahnrückten sich fortsetzt.

Die Verbindung der einzelnen Zähne einer Längsreihe findet dann später derart statt, dass die Fußplatte eines Zahnes um den verlängerten Basaltheil seines Vorgängers herum in einer scharfen Biegung verläuft und dort mit verschmilzt (Fig. 5—9). Hierdurch nimmt die Fußplatte in der gesammten Längsreihe einen welligen Verlauf, indem jeder Zahn, wie es schon RÖSSLER in ähnlicher Weise für die Pulmonaten und Opisthobranchien beschrieben hat, mit einem großen Theil seines Körpers der verlängerten Fußplatte seines Vordermannes aufsitzt und glaube auch ich mit ihm, dass durch diese Verlöthung der Zähne einer Längsreihe die Widerstandsfähigkeit bedeutend erhöht wird (cf. Textfig. 4).



Textfig. 4.

Wir verfolgten die Entwicklung eines einzelnen Zahnes so weit, bis derselbe sich nach erreichter Ausbildung von seinem Polster abzuheben begann. Ich betrachte seine Ausbildung hiermit für abgeschlossen. In dieser Hinsicht würden sich überraschenderweise die Cephalopoden anders als die übrigen Mollusken verhalten, wie sich wenigstens für die von mir untersuchten frühen und späteren Stadien der Embryonalentwicklung mit völliger Sicherheit ergibt und unter der Voraussetzung, dass die für die anderen Mollusken gemachten Angaben das Richtige trafen. Die sämtlichen Autoren (RÜCKER, SHARP, RÖSSLER und BLOCH) stimmen darin überein, dass die Zähne erst durch die sekretorische Thätigkeit der Zellen des oberen Epithels ihrer Vollendung zugeführt würden, wenn sie auch in einzelnen Punkten von einander abweichen. Ich habe niemals eine Spur irgend einer Sekretion der oberen Epithelzellen konstatiren können. Ich zweifle nicht, dass sich mir dieselbe, falls sie aufgetreten wäre, sofort durch ihre Färbung angezeigt hätte. Doch nichts von alledem; stets findet man den Zahnrückten bedeckend jene feine dunkel ge-

färbte Lamelle; von einer Kappe, Glasur oder etwas Ähnlichem habe ich in den von mir untersuchten Stadien, die sich bis zu den bereits ausgeschlüpften Embryonen erstreckten, niemals etwas konstatiren können.

Vergleicht man die zuerst entstandenen Zähne (Figg. 1—6) mit eben denselben in den älteren Stadien (Figg. 6, 9), wo dieselben schon fast durch die ganze Tasche vorgertückt sind, so ist von einem veränderten Aussehen dieser Zähne, wie es durch Auftragen neuer Substanz verursacht wäre, nichts wahrzunehmen.

Ich muss hier bemerken, dass auch mir Anfangs zu Beginn meiner Untersuchungen, als ich noch keine Doppelfärbungen anwandte, die hintersten Zähne in der Nähe der Odontoblasten stets völlig farblos erschienen, so dass ihre Kontouren nicht genau zu erkennen waren. Ich bildete mir damals ebenfalls die Ansicht, sie seien noch nicht völlig ausgebildet. Als ich jedoch später die Zähne mit Bismarckbraun nachfärbte, sah ich, dass dieselben (cf. Figg. 7, 8, 9) stets wohl entwickelt und immer hinten größer waren als weiter vorn. Die definitive Form und Größe hatten die Zähne stets; daraus, dass sie sich mit gewöhnlichen Färbemitteln nicht färbten, kann man schließen, dass sie noch nicht genügend erhärtet waren.

3. Verlagerung und Ersatz der Zähne.

Eine Frage, die noch zu erörtern bleibt und die recht schwierig zu beantworten ist, betrifft das Fortrücken der Zähne und deren damit Hand in Hand gehenden Ersatz. Diese Frage hat auch schon die älteren Autoren interessirt und sind darüber die verschiedensten Hypothesen aufgestellt worden. Ich bin nun bei meinen Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, dass die Vorwärtsbewegung der Zähne im direkten Zusammenhang mit dem Fortrücken der erzeugenden Zellen, der Odontoblasten, steht. Gleichwie bei den Zähnen findet auch hinten ein ständiger Ersatz der Odontoblasten vom blinden Ende der Tasche aus statt. Die älteren und abgebrauchten zahnbildenden Zellen rücken gemeinsam mit den Zähnen nach vorn vor, und verwandeln sich hierbei in die niedrigen Zellen des basalen Epithels.

Wie aus meinen Figuren 1—10, 20 u. 21 ersichtlich, können wir bei den Cephalopoden nicht ein scharf abgegrenztes Odontoblastenpolster unterscheiden, welchem allein die Zahnbildung obliegt, sondern die gesammten Zellen am hintern Taschengrunde und noch ein gutes Stück über die Bildungsstätte des jüngsten Zahnes nach vorn, zeigen

gleiche Gestalt und Färbung. Dieses Verhalten erscheint mir sehr bemerkenswerth. An der unmittelbaren Abscheidung eines Zahnes theilhaftig sich zur Zeit immer nur eine Anzahl nicht scharf abgegrenzter Zellen aus der Mitte dieses Komplexes und zwar gleichzeitig und nicht successive. Nachdem sich dieselben erschöpft haben, rücken sie nach vorn vor und verwandeln sich in die niedrigen Zellen des basalen Epithels. Diese Umwandlung geht jedoch ganz allmählich vor sich, wie wir sehen, indem sie noch eine Zeit lang ihre Form und Färbung beibehalten. Inzwischen sind die ebenfalls dunkel gefärbten Reservezellen vom Taschengrunde an die Stelle der Odontoblasten gerückt und haben ihre Thätigkeit begonnen.

Ich will versuchen an der Hand der Fig. 7 diesen Vorgang zu veranschaulichen. Wir sehen, wie dort die Abscheidung des jüngsten Zahnes soeben zum Abschluss kommt. Er hat sich mit seinem Körper bereits abgehoben und steht nur noch an seinem Fußtheile mit den unteren Epithelzellen in Verbindung. Die letzteren sind noch mit der Bildung des letzten Theiles seiner Fußplatte beschäftigt. Inzwischen haben weiter rückwärts gelegene Zellen bereits die Abscheidung eines neuen Zahnes, wie wir sehen, in Gestalt einer feinen Lamelle eingeleitet. Der Fußtheil dieses neuen Zahnes muss, wie aus der Figur hervorgeht, unzweifelhaft von weiter rückwärts, also anderen Zellen gebildet werden; mit anderen Worten, es findet ein Ersatz der Odontoblasten statt. Ich bin also der Ansicht, dass die gleiche Odontoblastengruppe nur einmal an der Zahnbildung theilhaftig ist, um sodann allmählich nach vorn vorrückend die Bildung des nachfolgenden Theiles der Fußplatte zu übernehmen, während inzwischen ein neues Polster an ihre Stelle gerückt ist.

Meine Ansicht weicht nun in verschiedenen Punkten von der der älteren Autoren ab. Die Hypothesen TROSCHEL's und eben so die von KÖLLIKER und SEMPER sind bereits von den nachfolgenden Autoren widerlegt worden. Unter den jüngeren Autoren stimme ich RÜCKER und BLOCH bei, in so fern als sie auch einen Ersatz der Odontoblasten für erforderlich halten. Dieser Ansicht steht RÖSSLER gegenüber; er glaubt, dass sämtliche Zähne einer Längsreihe durch dieselbe Odontoblastengruppe gebildet werden. Ich halte diese letztere Bildungsweise, wie ich auch oben schon angeführt habe, für unwahrscheinlich, weil eine derartige Arbeitsleistung an die Leistungsfähigkeit der betreffenden Zellen zu hohe Anforderungen stellt. So muss ich BLOCH beistimmen, wenn er es für ausgeschlossen hält, »dass

die gleichen odontogenen Zellen später größere Zähne abzusondern im Stande sind, dass ferner diese thätigen Zellen, trotzdem sie in überaus reichlicher Sekretion begriffen sind, immer noch größer werden.

Nicht beipflichten kann ich jedoch BLOCH (für die von mir untersuchten Objekte), wenn er glaubt, dass dieselbe Odontoblastengruppe sich durch mehrmalige Sekretion an der Zahnbildung betheilige. Er geht dabei von der Voraussetzung aus, dass die Sekretion der Odontoblasten eine permanente aber nicht gleichmäßige sei, sondern von Seiten der oberen Zellen eine schwächere sei, während die unteren stärker secernierend thätig sind. Diese Auffassung scheint mir mit den Thatsachen nicht recht vereinbar, da nach der von RÖSSLER für *Paludina* gegebenen Abbildung die Zähne an der Spitze bedeutend dicker sind als an der Basis, wie ich dies übrigens auch selbst und zwar nicht wie RÖSSLER an ausgebildeten Paludinen, sondern an deren Embryonen beobachten konnte.

Wenn BLOCH's Annahme richtig wäre, müsste die Aufeinanderfolge der Zähne eine viel schnellere sein, und man würde sich das Zustandekommen der Zwischenräume nicht recht zu erklären vermögen, auch müsste es zu ganz unregelmäßigen Bildungen kommen, da nicht zu ersehen ist, wesshalb der Zahn immer erst abreißen soll, wenn er völlig ausgebildet ist, da doch Zahn und Basalmembran stets verbunden sind. Nun nimmt BLOCH allerdings an, dass die Zähne sich schon frühzeitiger ablösen und in Folge dessen von unregelmäßiger Form sind, aber nach meinen Erfahrungen an den von mir studirten Objekten entspricht eine solche Auffassung in keiner Weise den Thatsachen, sondern die Zähne heben sich nur zu einer ganz bestimmten Zeit ab, wenn ihre Ausbildung abgeschlossen ist.

Mir scheint die Annahme höchst wahrscheinlich, dass die sekretorische Thätigkeit eines jeden Odontoblastenpolsters mit der Abscheidung eines Zahnes und des nachfolgenden Theiles seiner Fußplatte beendet ist, worauf dann ein neues Polster an seine Stelle tritt. Angenommen die Sekretion fände permanent statt, so ist es unerklärlich, wie die Abstände zwischen den einzelnen Zähnen zu Stande kommen sollen, wann und wo die Stücke der (Basalmembran) Fußplatte gebildet werden, welche die Zähne mit einander verbinden (Fig. 20, Taf. XI, eben so RÖSSLER's Fig. 15, Taf. XXIV).

Ich finde nun ferner sowohl bei RÜCKER wie bei RÖSSLER die Angabe, dass das obere Epithel der Radulatasche (bei bestimmten Formen) vorn einer dicken Cuticula den Ursprung giebt, die nach

ersterem Autor als starker Cuticularsaum, nach RÖSSLER als cuticulare Sperrhaken sich zwischen die Zähne erstreckt und durch deren Druck, — hervorgerufen durch die Kontraktion der Muskulatur der Rinnenausfüllung, — die Vorwärtsbewegung der Radula unterstützt würde¹. Da ich bei meinen Untersuchungen an Cephalopoden von derartigen Cuticularbildungen nichts habe entdecken können, muss ich annehmen, dass sich die Radula der von mir untersuchten Embryonen allein in der oben von mir angegebenen Weise vorwärts bewegt. Zur Stütze meiner Auffassung will ich noch die Beobachtung THIELE'S anführen. Derselbe fand nämlich, dass der Radula einiger *Solenogastren* die Basalmembran häufig fehlt und schloss daraus, dass das Vorrücken nur durch das Wachsthum des Epithels der Scheide verursacht würde.

Zuletzt möchte ich noch eine Frage kurz berühren, nämlich die, wie hebt sich der junge Zahn von seinem Polster ab?

Meines Erachtens lässt sich diese Frage mit Sicherheit überhaupt nicht entscheiden und dürfte man wohl nur auf Vermuthungen angewiesen sein. Ich habe soeben angegeben, dass RÜCKER und RÖSSLER den Cuticularbildungen des oberen Epithels bei der Vorwärtsbewegung der gesammten Radula eine Rolle zuertheilen. Dann müsste auch indirekt durch deren Zugwirkung das Abheben des Zahnes begünstigt werden. Ich habe nun, wie gesagt, bei den von mir untersuchten Embryonen derartige Bildungen nicht gefunden, glaube auch andererseits nicht, dass der Druck der nachwachsenden neugebildeten Theile den Zahn aufrichtet und vorwärts schiebt, da doch der Zahn in diesem Stadium noch unmöglich völlig erhärtet ist. Ich möchte mir nun den Vorgang folgendermaßen erklären: ich gehe zunächst von der Voraussetzung aus, dass sich die Odontoblasten während der Abscheidung des eigentlichen Zahnkörpers unbedingt in Ruhe befinden müssen. Erst nachdem dieser abgeschlossen, beginnt ihre Wanderung nach vorn, zunächst, um sich an der Bildung des nachfolgenden Theiles seiner Fußplatte zu betheiligen. Der Zahnkörper selbst ist also jetzt außer allem Kontakt mit irgend welchen secernirenden Zellen. Inzwischen ist vom Taschengrunde ein neues Polster vorgertickt, welches die Abscheidung eines neuen Zahnes unternimmt. Da dessen erste Anlage, jene feine Lamelle, jedoch stets mit dem Vorgänger verbunden ist, dieser aber durch die unter demselben befindlichen Zellen mit nach vorn genommen wird, während

¹ Die Funktion der »Sperrhaken« wäre also hier die entgegengesetzte wie beim Fressakt, bei welchem sie zum Fixiren der Radula dienen und deren Losreißen von ihrer Unterlage, d. h. dem sie umgebenden Gewebe verhindern sollen.

er selbst in Ruhe bis zu seiner Ausbildung verbleibt, so wird sein Vorgänger aus seiner horizontalen Lage emporgehoben, bis er seine aufrechte Stellung erreicht hat.

4. Die Entstehung der seitlichen Längsreihen der Radula.

Zum Schluss möchte ich noch die Entstehung der verschiedenen seitlichen Längsreihen der Radula kurz erörtern. Da die genaueren Angaben hierüber in der Litteratur ziemlich spärlich sind und von den Cephalopoden überhaupt noch nichts Näheres bekannt ist, so habe ich eine größere Anzahl Querschnittserien angefertigt und mich mit dieser Frage eingehend beschäftigt.

JOYEUX-LAFFUIE war die Thatsache bekannt, dass die Mittelplatten der Radula zuerst auftreten, sodann hat besonders STERKI eine größere Anzahl Mollusken im Embryonalzustand daraufhin untersucht. Er kommt zu den Resultaten, dass Anzahl und Gestalt der Zähne nach dem Alter verschieden sind, dass ursprünglich nur wenig Zähne vorhanden sind, und neue Längsreihen hinzugefügt werden, dass die Gesamtentwicklung schneller als die des Thieres ist. Ob die Hinzufügung neuer Zahnreihen oder ihre Metamorphose das ganze Leben hindurch dauert, lässt er unentschieden. STERKI's Angaben finden durch die meinigen in mancher Beziehung eine Bestätigung.

Es gelang mir, die allererste Anlage der Radulabildung auch im Querschnitt aufzufinden. So wie uns Fig. 1 und 2 den ersten Zahn im Längsschnitt, zeigt uns nun Fig. 11 denselben im Querschnitt; es entspricht also Fig. 11 im Alter genau Fig. 1 und 2. Im Querschnitt Fig. 11 zeigt die Tasche eine ovale, etwas abgeplattete Form. Die Kerne des unteren Epithels, der Odontoblasten (*od*), zeichnen sich wieder durch ihre dunkle Färbung vor den blassgefärbten mehr rundlichen Kernen des oberen Epithels aus. Es haben hier einstweilen nur die mittleren derselben ihre sekretorische Thätigkeit begonnen und den ersten Zahn der Mittelreihe ausgeschieden, während die seitlichen von der schwach aufgewölbten Basalmembran bedeckt sind. Die Fußplatte des Zahnes hebt sich auch hier durch ihre dunkle Färbung von dem helleren Zahnkörper ab. Da ich auf vorhergehenden und nachfolgenden Schnitten dieser Serie durchaus keine Spur einer Zahnbildung antrat, so besteht kein Zweifel, dass ich den ersten Zahn hier an seinem Entstehungsorte getroffen habe.

Fig. 12 veranschaulicht dann die weitere Entwicklung der Längsreihen, sie entspricht im Alter dem Embryo der Fig. 3. Der Schnitt zeigt ebenfalls die Reihen an ihrem Entstehungsort. Wie wir sehen,

sind zu der Mittelreihe zwei Seitenreihen hinzugekommen, im Übrigen hat sich das Bild nicht sehr verändert.

Fig. 13 zeigt uns nun dieselben drei Reihen nicht an ihrem Entstehungsort, sondern schon weiter nach vorn vorgerückt. Die Tasche zeigt im Querschnitt eine mehr rundliche Form und die Lagerung der Epithelzellen lässt erkennen, dass eine Art Einkrümmung der Seitentheile nach der Dorsalseite stattgefunden hat (Fig. 13). Dem entsprechend erscheint auch die Basalmembran mit ihren seitlichen Partien aufwärts gekrümmt. Die Kerne des unteren Epithels sind blassgefärbt, der Schnitt hat also die Odontoblasten nicht mehr getroffen.

Endlich sehen wir in Fig. 14 (an einem wieder etwas älteren Embryo), wie hinten am Entstehungsort zwei weitere Reihen hinzugekommen sind, es sind dort soeben fünf Reihen ausgeschieden.

Die Entwicklung geht also recht rasch von statten und zwar, wie schon STERKI betont, verhältnismäßig schneller als das Wachstum des Thieres. Zur Bestätigung mögen die Figg. 15—19 dienen. Diese Schnitte sind ein und derselben Serie von einem älteren aber noch nicht völlig ausgebildeten Embryo entnommen. Wir können hier sehr deutlich verfolgen wie die einzelnen Reihen auf einander folgen. Wie in Fig. 11 sehen wir auch hier in Fig. 15 den ersten Zahn, aber nicht an seinem Entstehungsorte, sondern weit vorgerückt in die Nähe des Ausgangs der Tasche. Hieran schließen sich dann die weiter nach rückwärts geführten Schnitte, Fig. 16 mit drei, Fig. 17 mit fünf, Fig. 18 mit sieben und endlich Fig. 19 mit sämtlichen neun Zähnen der entsprechenden Längsreihen. Der letzte Schnitt liegt in der Nähe des Entstehungsorts der Zähne.

Wir können an diesem Beispiel hier sehr gut die Formveränderungen verfolgen, welche die Zellen des basalen Epithels auf ihrem Wege zum Taschenausgang erleiden. Die Frage, welche STERKI offen gelassen, ob die Hinzufügung neuer Zahnreihen das ganze Leben hindurch dauere, lässt sich demnach für *Loligo vulgaris* sicher dahin beantworten, dass die Radula schon beim noch nicht völlig ausgebildeten Embryo neun Längsreihen zeigt, wie beim ausgewachsenen Thiere, eine Vermehrung derselben später also nicht mehr stattfindet.

Die Entwicklung der Radula bei einigen anderen Cephalopoden.

Wie erwähnt diente mir *Loligo* als hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt für das Studium der Radula-Entwicklung, doch zog ich zum Vergleich noch einige andere Cephalopoden heran, um festzustellen, ob sich diese Entwicklungsvorgänge bei den Tintenfischen

im Allgemeinen in der für *Loligo* festgestellten Weise vollziehen. Ich habe hier nicht die gesammte Entwicklung ins Auge gefasst, sondern nur einige Stadien herausgegriffen, welche mir zeigten, dass bei den betreffenden Species die Radulabildung in übereinstimmender Weise verläuft. Untersucht wurde von den Decapoden noch *Sepia officinalis*, von den Octopoden *Eledone moschata* und *Octopus vulgaris*.

Ich theile im Folgenden nur einige charakteristische Punkte meiner auf die genannten Formen bezüglichen Untersuchungen mit und beginne mit *Octopus*. Fig. 10 stellt einen Sagittalschnitt genau durch die Mittelreihe der Radula eines schon älteren Entwicklungsstadiums dar. Wir finden hier im Großen und Ganzen fast dieselben Verhältnisse wie bei *Loligo*. Die Form der Tasche ist sehr ähnlich, im Hintergrunde derselben finden wir wieder in derselben Anordnung die dunkel gefärbten Odontoblasten (*od*), welche nach vorn in das niedrige basale Epithel (*u.ep*) mit den großen runden Kernen übergehen. Dem Odontoblastenpolster liegt der jüngste Zahn auf, welcher seiner Vollendung soeben entgegengeht. Auffallend ist die eigenthümliche Form des Zahnrückens und die im Gegensatz zu *Loligo* geringe Stärke der Fußplatte. Die Form der Zähne, wie ich sie an den Embryonen von *Octopus vulgaris* beobachtete, ist eine recht verschiedene von derjenigen, welche die Figur RÖSSLER'S vom ausgewachsenen Thiere wiedergiebt (Fig. 25, Taf. XXV).

Nach RÖSSLER sollen bei *Octopus* in Folge der Thätigkeit des oberen Epithels die älteren Zähne stets voluminöser und viel schärfer kontourirt sein als ihre Hintermänner, da das Wachsthum des Thieres im Verhältnis zur Schnelligkeit der Erzeugung der Zahnplatten nur ein langsames ist. Abgesehen davon, dass ich auch beim Embryo von *Octopus* eben so wenig wie beim *Loligo* für eine sekretorische Thätigkeit des oberen Epithels irgend einen Anhalt habe, ist, wie Fig. 10 zeigt, das gerade Gegentheil der Fall, die jüngsten Zähne sind nämlich stets größer wie die älteren, und zwar aus den Gründen, die für *Loligo* bereits früher erörtert wurden.

Das von mir untersuchte Material von *Eledone moschata* war nicht besonders gut erhalten, immerhin ließ sich jedoch aus den Schnittserien ersehen, dass die Zahnbildung auch hier in der gleichen Weise erfolgt, wie bei *Loligo* und *Octopus*. Das Gleiche ist auch bei *Sepia* der Fall.

Fig. 20 zeigt einen Schnitt durch die Mittelreihe eines ziemlich jungen Embryos von *Sepia officinalis* mit sechs Zähnen. Der jüngste Zahn liegt auch hier dem Polster noch auf und schickt sich an, sich

von demselben abzuheben. Noch deutlicher ist dieser Vorgang zu erkennen in Fig. 21, welche einer Schnittserie eines Embryos derselben Art entnommen ist und die betreffende Partie bei stärkerer Vergrößerung zeigt. Bemerkenswerth ist die einfache plumpe Form der Zähne und der weite Abstand derselben von einander.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt das obere Epithel der Radulatasche. Während bei den anderen von mir untersuchten Arten nur der Plasmaleib der oberen Epithelzellen zwischen die einzelnen Zähne hineinragt und ihre Kerne mehr dem oberen Taschenrand genähert liegen, finden wir hier auch die Kerne zwischen die Zähne gelagert (Fig. 20 und 21), wobei allerdings erwähnt werden muss, dass die obere Epithelschicht hier dünner ist.

Dass der Zahnbildungsprocess bei sämmtlichen von mir untersuchten Cephalopoden nach demselben Modus verläuft wie bei *Loligo*, dürfte nach dem Mitgetheilten nicht mehr zweifelhaft sein, immerhin können gewisse Modifikationen auftreten, die wenigstens äußerlich das Bild etwas beeinflussen, so gilt dies z. B. von der Form der Zungentasche während der Radulabildung. In den Figg. 22—24 habe ich einige Querschnitte durch die Mundmasse und Radulatasche von *Sepia* wiedergegeben. Alle drei Schnitte gehören derselben Querschnittserie an. Der Schnitt Fig. 22 ist durch die Mundmasse in der Nähe des Ausganges der Zungentasche geführt. Wir erblicken in der Mitte die Radulatasche besetzt mit einer Querreihe von fünf Zähnen. Die Basalmembran (*bm*) liegt zu beiden Seiten stark aufgewölbt dem Epithel der Radulatasche auf und erstreckt sich aufwärts beiderseits über den Zungenrücken. Der Hohlraum in der Zungentasche wird durch den Bindegewebspfropf (*Pf*), welcher von oben hineinragt, ausgefüllt. Rechts und links von der Tasche liegen zwei knorpelartige Gebilde (*kn*), welche die Radulatasche stützen. Unter derselben, etwas unterhalb der Mitte der Zungenmasse, ist der gemeinsame Ausführungsgang (*usp*) der unteren Speicheldrüsen getroffen. Nach oben wird die ganze Zungenanlage helmartig umgeben von zwei mächtigen Muskelpapillen (*Mpp*), welche ich bereits im einleitenden Theile beschrieben habe. Dieselben werden durchbohrt von den Ausführungsgängen (*o.sp*) der beiden, bereits in der Einleitung erwähnten, kleinen drüsenartigen Gebilde, welche zu beiden Seiten der Mundmasse gelegen sind und von mir für die oberen Speicheldrüsen angesehen werden. Oben werden die gesammten Organe umgeben von dem mächtigen Oberkiefer (*okf*), eben so ist unten der Unterkiefer getroffen.

Fig. 23 ist ein Schnitt nur wenig weiter rückwärts geführt, wie Fig. 22. Wir finden hier im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie in Fig. 22. Neu hinzugekommen sind jedoch zwei weitere Seitenreihen der Radula, so dass wir hier bereits sämtliche sieben Reihen, wie beim erwachsenen Thier, vorfinden. In Fig. 24 endlich ist der hintere Theil der Radulatasche getroffen. Der Größenunterschied der Zähne ist bereits ein bedeutender, zumal die äußersten Randzähne zeichnen sich durch enorme Größe aus, während die Basalmembran stets verhältnismäßig dünn bleibt. Jedenfalls bestätigen auch diese Figuren das spätere Auftreten der Seitenreihen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Radulatasche entsteht als eine Ausstülpung des ektodermalen Vorderdarmes. Während sich die Radulafalte schon sehr frühzeitig anlegt, beginnt die Bildung der Radula erst später, wenn sich das Lumen durch Zusammenlegen der oberen und unteren Wand vollständig verengert hat, bezw. geschwunden ist.

Die Bildung der Radula beginnt mit der Ausscheidung einer feinen cuticularen Platte, der Basalmembran (oder Radularplatte), durch die gesammten Zellen des basalen Epithels. Hinten im Taschen Grunde, genau in der Medianlinie, erfährt dieselbe eine Emporwölbung, unter welcher eine Abscheidung neuer Substanz durch die Odontoblasten, d. h. die im Fundus der Tasche gelegenen Epithelzellen, erfolgt. Die weitere Entwicklung geht dann in der Weise vor sich, dass beständig hinten durch neue Odontoblastenpolster weitere Zähne ausgeschieden werden. Die verbrauchten Zahnpolster rücken gemeinsam mit den Zähnen nach vorn vor; hierbei verwandeln sich die Odontoblasten allmählich in die niedrigen Zellen des basalen Epithels.

Die Bildung eines jeden Zahnes beginnt mit der Abscheidung einer feinen Lamelle, welche nach vorn und zu beiden Seiten in die Basalmembran übergeht. Sie bildet den Zahn Rücken. Sodann folgt die Ausscheidung des eigentlichen Zahnkörpers und seiner Fußplatte (Basalmembran) durch die Odontoblasten, beide Theile entstehen gleichzeitig und sind von Anfang an innig verbunden.

Erst mit dem Auftreten der Zähne beginnt sich das obere Epithel der Tasche zu differenzieren. Während es vorher eine zusammenhängende Zellschicht bildete, folgt jetzt auf jeden neu gebildeten Zahn die Bildung eines Zapfens, welcher sich zwischen diesen und seinen Nachfolger einschiebt, derselbe füllt den gesammten Zwischenraum aus. Irgend welches Auftragen von Substanz durch diese Zellen findet nicht statt.

Die Bildung der seitlichen Längsreihen der Radula findet nach einander statt. Zuerst wird die Mittelreihe ausgeschieden, hierauf die beiden Seitenreihen, dann wieder zwei weitere Reihen u. s. f.

Die Fortbewegung der embryonalen Radula erfolgt nur im Zusammenhang mit dem Fortrücken der Odontoblasten, entsprechend der fortschreitenden Neubildung von Zähnen und dem Wachsthum der ganzen Zungentasche. Die Odontoblasten verwandeln sich hierbei in die niedrigen Zellen des basalen Epithels. Ein besonderer Bewegungsmechanismus ist nicht vorhanden.

Marburg, im Juli 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. J. SWAMMERDAM, Bibel der Natur. Leipzig. 1752.
2. EHRENBURG, Symbolae physicae. Berlin 1828 1831.
3. E. H. TROSCHEL, Über die Mundtheile einheimischer Schnecken. WIEGM. Arch. f. Naturg. 2. Jahrgang. Bd. I. 1836.
4. A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.
5. H. LEBERT, Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. MÜLLER'S Arch. 1846.
6. LOVÉN, Oeversigt af Konigl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar. 1847.
7. E. H. TROSCHEL, Das Gebiss der Schnecken. Berlin 1856.
8. A. KÖLLIKER, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza 1856. VII: Über sekundäre Zellmembranen, Cuticularbildungen und Porenkanäle in Zellmembranen. Verhandl. d. Physik.-Medic.-Ges. in Würzburg. Bd. VIII. 1858.
9. C. SEMPER, Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Diese Zeitschr. Bd. IX. 1858.
10. GRENACHER, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Diese Zeitschrift Bd. XXIV. 1874.
11. BOBRETZKY, Studien über die embryon. Entw. der Cephalopoden. 1877.
12. TRINCHESE, Anatomia e Fisiologia della Spurilla Neapolitana. Bologna 1876.
13. J. JOYEUX-LAFFUE, Organisation et développement de l'Oncidie (*Onchidium celticum* Cuv.) in: Arch. Zool. Expér. Gén. Tome X. 1882.
14. A. RÜCKER, Über die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*. XXII. Bericht der oberhess. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde. Gießen 1883.
15. SHARP, Beiträge zur Anatomie von *Ancylus fluviatilis*. Inaug.-Dissert. Würzburg 1883.
16. R. RÖSSLER, Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
- 17a. JOUBIN, Recherches sur la Morphologie comparée des Glandes salivaires. Arch. Zool. exp. gén. 2^e sér. T. V. Suppl. 1887—1890.
- 17b. S. WATASÉ, Observations on the development of Cephalopods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. VI. 1888.

18. AXEL WIRÉN, Studien über die Solenogastren. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. Stockholm 1892.
19. — Fortsetzung II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata. In: Svenska Akad. Handl. Bd. XXV. Nr. 6.
20. E. KORSCHULT, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1892.
21. KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte. 1893.
22. V. STERKI, Growth changes in the radula in Land Mollusks in: Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1893.
23. J. THIELE, Beiträge zur vergl. Anatomie der Amphineuren. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 2. Heft. 1894.
24. J. BLOCH, Die embryonale Entw. d. Radula von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXX. N. F. XXIII. 1896.
25. JATTA, Die Cephalopoden des Golfes v. Neapel. In: Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. IX. Bd. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

bgw, Bindegewebshülle; *bm*, Basalmembran; *kn*, Knorpel; *Mpp*, Muskelpapille; *od*, Odontoblasten; *oe*, Öffnung der Zungentasche; *okf*, Oberkiefer; *ukf*, Unterkiefer; *Pf*, Bindegewebspfort; *o.ep*, oberes Epithel; *u.ep*, unteres Epithel; *u.sp*, unterer Speicheldrüsenang; *o.sp*, oberer Speicheldrüsenang; *Rdt*, Radulatasche.

Die Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objektisches entworfen.

Tafel XI.

Figg. 1—9. Längsschnitte durch die Radulatasche von *Loligo vulgaris*. LEITZ, Ocular II, Obj. 9.

Figg. 1 u. 2. Jüngstes Stadium mit beginnender Radulabildung. Der erste Zahn fertig gebildet, die Anlage des zweiten erst als Cuticula erkennbar.

Fig. 3. Zwei Zähne gebildet, der dritte als Cuticula angelegt.

Fig. 4. Drei Zähne gebildet, der vierte angelegt.

Fig. 5. Vier Zähne gebildet, der fünfte angelegt.

Fig. 6. Neun Zähne gebildet, der zehnte schon etwas weiter in der Bildung begriffen.

Fig. 7. Zehn Zähne gebildet, die Anlage für den elften als feine Lamelle deutlich erkennbar.

Fig. 8. Schnitt durch den hinteren Theil der Radulatasche eines älteren Embryos. Erste Anlage des jüngsten Zahnes erkennbar.

Fig. 9. Zwölf Zähne ausgebildet, der dreizehnte fast völlig ausgebildet, liegt dem Odontoblastenpolster noch auf.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Radulatasche eines älteren Embryos von *Octopus vulgaris*, zeigt ebenfalls den jüngsten Zahn seinem Polster noch aufliegend. ZEISS, Comp. Oc. 4, Obj. E.

Tafel XII.

Figg. 11—19. *Loligo vulgaris*. 11—14 LEITZ Ocul. II, Obj. E.

Fig. 11. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt (Odontoblasten) der Radulatasche eines jungen Embryos, jüngstes Stadium (Anlage des ersten Zahnes) der Radulabildung im Querschnitt (vgl. Figg. 1 u. 2).

Fig. 12. Querschnitt durch die Bildungsstätte der Radula eines etwas älteren Embryos. Es sind zur Mittelreihe zwei Seitenreihen hinzugekommen.

Fig. 13. Zeigt dieselben drei Reihen schon etwas weiter vorgerückt zum Taschenausgang. Querschnitt durch den mittleren Theil der Radulatasche eines etwas älteren Embryos wie Fig. 12.

Fig. 14. Weiteres Entwicklungsstadium. Fünf Längsreihen an ihrem Entstehungsort getroffen.

Figg. 15—19. Fünf Schnitte aus einer Querschnittserie durch die Radulatasche eines älteren Embryos. LEITZ, Ocul. II, Obj. 9.

Fig. 15. Zeigt den ersten Zahn weit durch die Tasche vorgerückt.

Fig. 16. Querschnitt, weiter rückwärts geführt mit drei Zähnen.

Fig. 17. Dessgl. mit fünf Zähnen.

Fig. 18. Dessgl. mit sieben Zähnen.

Fig. 19. Querschnitt durch sämtliche neun Reihen in der Nähe ihrer Bildungsstätte.

Figg. 20—24. *Sepia officinalis*.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch die Radulatasche eines mittl. Embryos von *Sepia officinalis*. Fünf Zähne sind ausgeschieden, der sechste liegt fast entwickelt seinem Polster noch an. ZEISS, Ocul. I, Obj. E.

Fig. 21. Dessgl. Sagittalschnitt durch den hinteren Abschnitt der Radulatasche bei stärkerer Vergrößerung. ZEISS, Ocul. I, homog. Immersion 2 mm Ap. 1.30.

Fig. 22. Querschnitt durch den vorderen Theil der Mundmasse. In der Mitte die Radulatasche (*Rdt*), besetzt mit fünf Zähnen, ihre Höhlung ausgefüllt vom Bindegewebspfropf (*Pf*), unter der Radula der Ausführungsgang der unteren Speicheldrüsen (*u.sp*). Die ganze Anlage ist umgeben von den beiden Muskelpapillen (*Mpp*) mit den Ausführungsgängen der oberen Speicheldrüsen (*o.sp*), darüber der Oberkiefer (*okf*), ferner ist unten der Unterkiefer zweimal getroffen (*ukf*). ZEISS, Ocul. I, Obj. C.

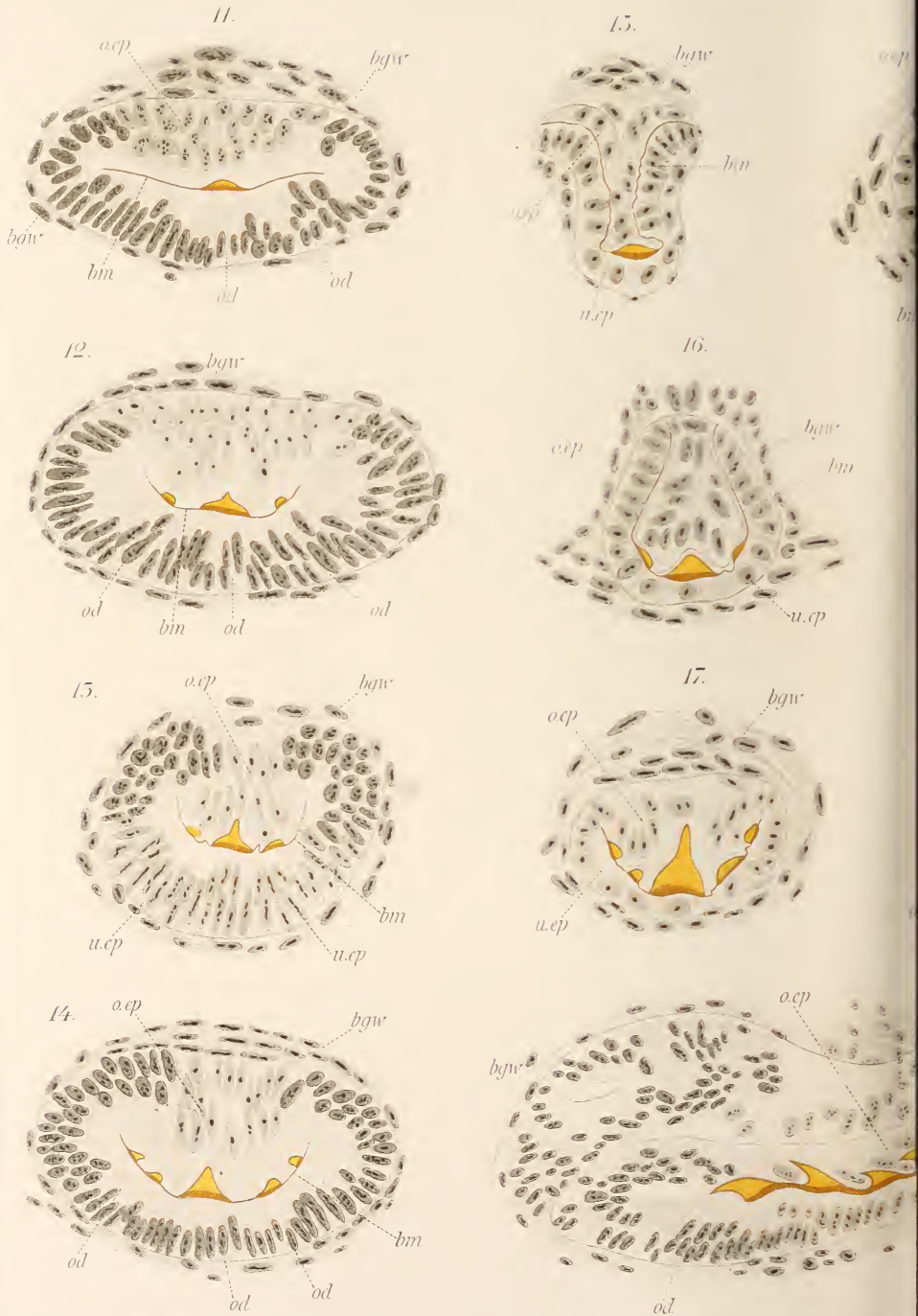
Fig. 23. Querschnitt durch denselben Embryo etwas weiter rückwärts geführt; es sind zwei weitere Reihen hinzugekommen. ZEISS, Ocul. I, Obj. E.

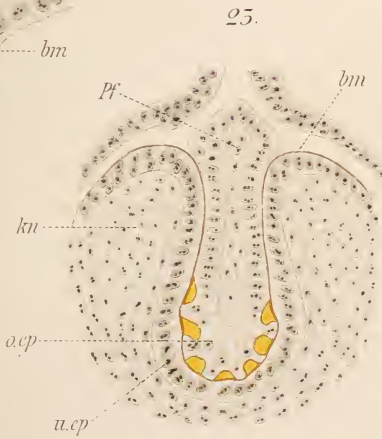
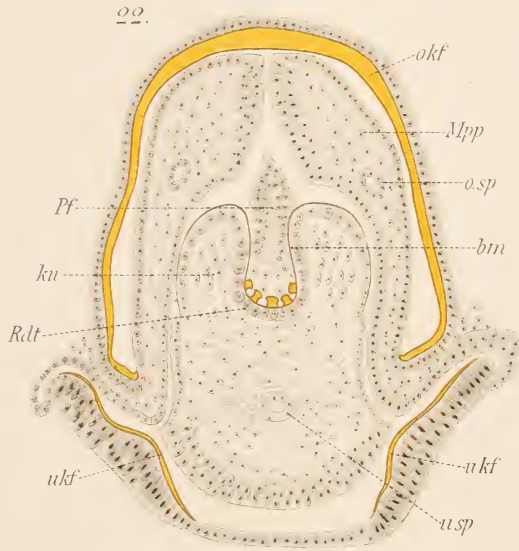
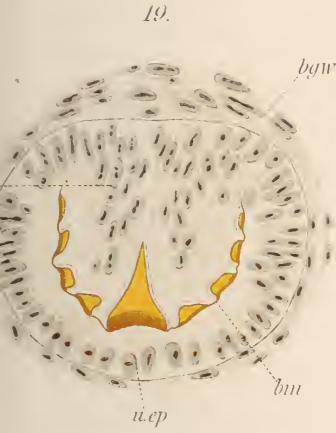
Fig. 24. Querschnitt ebenfalls durch denselben Embryo hinten durch die Radulatasche geführt. ZEISS, Ocul. I, Obj. Immersion.

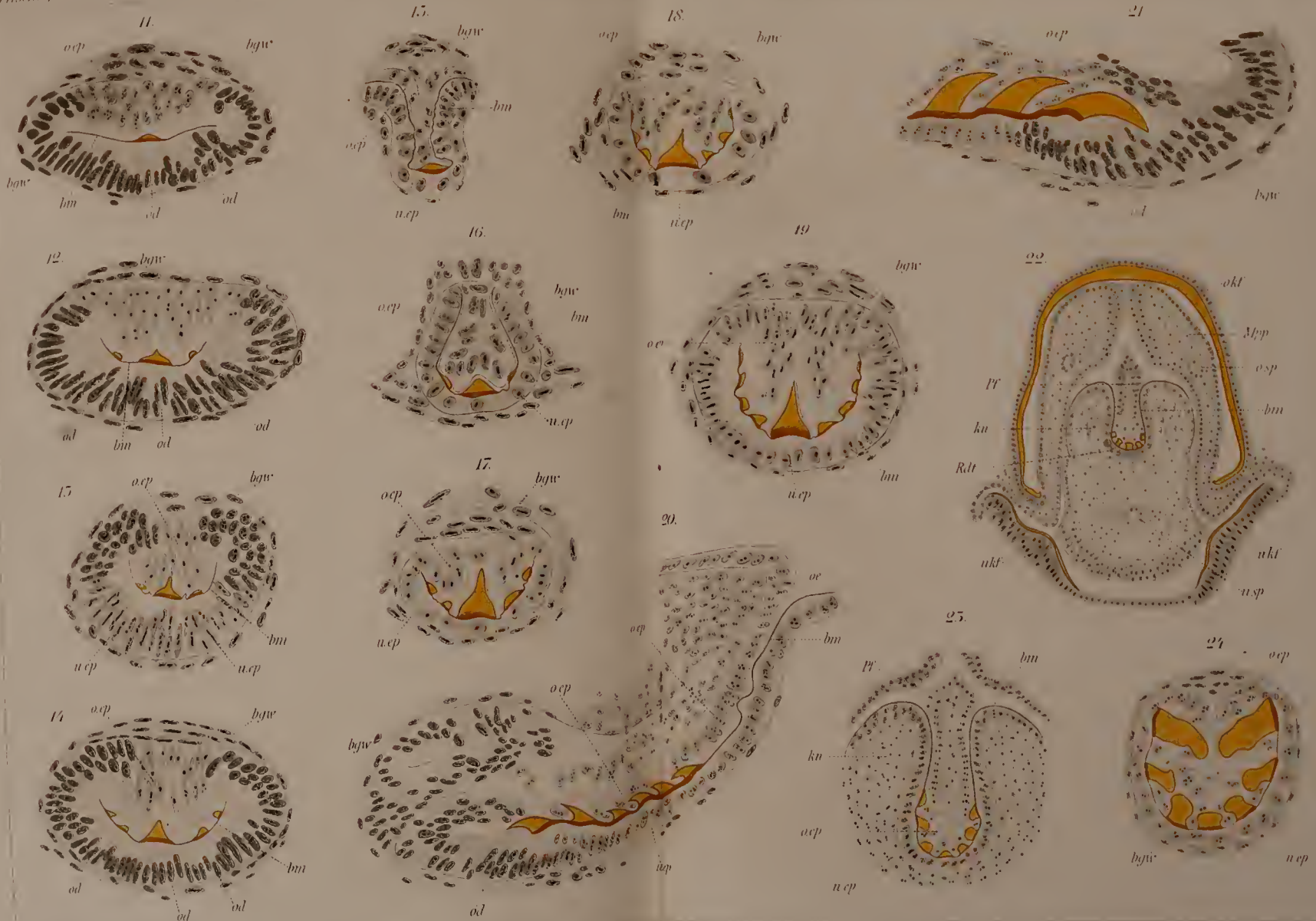












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [70](#)

Autor(en)/Author(s): Rottmann G.

Artikel/Article: [Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken.
I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. 236-262](#)