© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken.

II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden.

Von

H. Schnabel
aus Frankfurt a. Main.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXX—XXXII.

Einleitung, Material, Methode.

Vorliegende Arbeit ist die Fortsetzung der im 70. Band eben dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit von G. Rottmann über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Ich habe bei meinen Untersuchungen zunächst unsre einheimischen Gastropoden berücksichtigt, und zwar untersuchte ich von den Pulmonaten eingehend *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*. Außerdem zog ich von den Landpulmonaten folgende Formen zum Vergleich heran: *Helix pomatia, Limax maximus* und *Succinea putris*. Hierzu kam noch von den Prosobranchiern *Paludina vivipara* und außerdem von Pteropoden vergleichsweise *Pneumonoderma mediterraneum* und *Sponchiobranchaea australis*.

Den Verlauf der eigentlichen Zahnbildung studirte ich für die Pulmonaten im Wesentlichen an *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*, von denen mir in genügender Menge Material zu Gebote stand. Für die Untersuchungen betreffs des ersten Auftretens der Odontoblasten erwiesen sich in Folge ihrer bedeutend größeren Zellelemente die Landpulmonaten als günstigere Untersuchungsobjekte. Diese Verhältnisse studirte ich vornehmlich an *Succinea putris*. Bei *Paludina vivipara* konnte ich mich nicht nur auf Kontrolluntersuchungen beschränken, da bei ihr die Verhältnisse der Zahnbildung wesentlich anders liegen und außerdem eine eingehende, speciell die Radulabildung bezüglich deren Embryonalentwicklung behandelnde

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchung (von Bloch) vorliegt, deren Ergebnisse jedoch von Rottmann in Zweifel gezogen wurden.

Ich will gleich hier erwähnen, dass ich in Anbetracht dessen, dass Rottmann seiner Arbeit eine Litteraturübersicht vorausgeschickt hat, von einer solchen meinerseits abgesehen und mich darauf beschränkt habe, an den einzelnen Punkten die entsprechenden Ansichten der früheren Autoren anzuführen.

Zur Fixirung meines Materials erwies sich Hermann'sche Lösung als besonders günstig. Sublimat, in heißer sowohl wie in kalter Lösung, konnte ich hingegen nicht verwenden, da diese Konservirungsflüssigkeit stets starke Schrumpfungen hervorrief.

Außer an Sagittal- und Querschnitten stellte ich meine Untersuchungen auch an Totalpräparaten der herauspräparirten Radula an. Letztere gewann ich durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge, besonders aus dem mit Sublimat konservirten Material, bei dem sich das Herauspräpariren der Radula sehr einfach gestaltete, das sich aber zur Herstellung von Schnittpräparaten nicht eignete.

Um eine genaue Orientirung der Embryonen zu ermöglichen, die besonders zur Herstellung guter Sagittalschnitte ganz unbedingt nötig war, wandte ich die von R. W. Hoffmann im 15. Bande der »Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie« angegebene und im hiesigen Institut viel verwendete, äußerst brauchbare Nelkenölkollodiummethode mit Erfolg an. Zu diesem Zwecke hellt man die Objekte in Nelkenöl auf, bringt sie sodann auf ein kleines Glasplättchen und bedeckt sie vollständig mit einem Tropfen Nelkenölkollodium, das zu gleichen Theilen aus Nelkenöl und Kollodium besteht. Hierauf ertheilt man den Objekten mittels Präparirnadel unter dem Mikroskop die gewünschte Lage, die sie in Folge der zähflüssigen Beschaffenheit des Nelkenölkollodiums unverändert beibehalten, und bringt die Glasplättchen zum Erhärten der Einbettungsmasse in reines Xylol. In diesem verbleiben sie so lange, bis die Anfangs eintretende Trübung verschwindet und das Nelkenölkollodium sich wieder vollkommen aufhellt. Nunmehr kommen die Gläschen, das Objekt nach oben, in geschmolzenes Paraffin und bleiben einige Zeit im Ofen stehen. Um ein leichtes Ablösen der Glasplättchen von den eingebetteten Objekten zu ermöglichen, lässt man das eingebettete Material längere Zeit in kaltem Wasser stehen. Bei dem Ablösen der Glasplättchen ist jedoch jede Anwendung von Gewalt sorgfältig zu vermeiden, da sonst ein Ausspringen der Objekte aus dem Paraffin stattfindet und ein neues Einbetten nöthig wird.

Diese Einbettungsweise bereitete auch dem Schneiden keine Schwierigkeiten, so dass ich für meine gesammten Untersuchungen stets lückenlose Schnittserien von 5 μ herstellen konnte.

Die Färbungsmethode der Schnitte möchte ich etwas genauer angeben, da hierauf das Gelingen der Untersuchung beruht, wie schon Rottmann hervorgehoben hat. Ich bediente mich ebenfalls der von ihm angewandten Doppelfärbung. Hierbei färbte ich die Präparate mit gewöhnlichem alkoholischen Hämatoxylin oder nach der Heidenhain'schen Methode vor und brachte sie sodann auf 1 oder 2 Minuten in eine alkoholische Lösung von Bismarckbraun. Nur zur Feststellung der einfachen, noch nicht mit Zähnen besetzten Basalmembran von *Paludina vivipara* lieferte auch dieses Nachfärben mit Bismarckbraun noch keine genügenden Resultate, da es sowohl das Eiweiß wie auch die Substanz der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jungen Radula braun färbt. Ich wandte daher in diesem Fall eine von meinem Freunde Köhler ausprobirte Färbung mit wässrigem Pikronigrosin an, wobei sich die Radula selbst blau färbte, während das in der Radulatasche enthaltene und in vielen Fällen äußerst störend wirkende Eiweiß eine blassgrüne Färbung annahm.

An dieser Stelle möchte ich sodann noch kurz erwähnen, dass ich beim Vorfärben der Heidenhain'schen Methode unbedingt den Vorzug gebe gegenüber dem gewöhnlichen alkoholischen Hämatoxylin, da sie bedeutend klarere Bilder liefert. Während nämlich bei Verwendung von gewöhnlichem Hämatoxylin und darauffolgendem Nachfärben mit Bismarckbraun auch die Zellen selbst eine mehr oder minder intensive Braunfärbung annehmen, ist dies bei Anwendung der Heidenhain'schen Methode nicht der Fall, so dass in letzterem Fall die Zellgrenzen bedeutend schärfer hervortreten, was besonders bei den Untersuchungen über die Entstehung der Odontoblasten von Vortheil war.

Bau der Radula bei den Gastropoden.

Die für alle cephalophoren Mollusken, also auch für die Gastropoden so charakteristische Radula bedeckt als dünne, aus Chitin oder Conchin bestehende und die eigentlichen Zähne tragende Membran die muskulöse Zunge. Ihr hinteres Ende liegt nicht wie ihr Vorderende frei zu Tage, sondern ist in eine hintere Ausbuchtung der Pharyngealwand, die Radulatasche, eingeschlossen, deren hinteres Ende den eigentlichen Bildungsherd der Radula vorstellt. Die Radulatasche ist bei den meisten Mollusken kurz und ragt papillenartig aus der ventralen und hinteren Muskelwand des Pharynx hervor. Nur bei vielen Prosobranchiern finden wir eine lange, schmale und weit in die Kopf-, ja Leibeshöhle hineinragende Radulatasche, die zuweilen sogar länger als das ganze Thier sein kann.

Die Radula besitzt keine eigene Bewegung, sondern ist vollständig von den Bewegungen der ganzen Zunge, der sie aufliegt, abhängig.

Die Radula ist eine längliche, durchsichtige Membran, die stets länger als breit ist. So weit ihr hinteres Ende von der Radulatasche eingeschlossen ist, sind ihre seitlichen Ränder nach oben gebogen und bilden so einen Halbkanal oder eine Rinne. Ihr vorderer Theil dagegen bedeckt die Zungenspitze als eine leicht konvexe Platte. Der Oberfläche dieser Membran sitzen nun, mit ihr innig verbunden, die eigentlichen Zähne auf, deren Spitzen nach dem Taschengrunde gerichtet sind. An der Insertionsstelle jedes einzelnen Zahnes bemerken wir eine scharf kontourirte Platte, die Fußplatte. Die Zähne selbst sind in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet, von denen die letzteren, auch Glieder genannt, im Wesentlichen einander vollständig gleichen, während erstere meist stark von einander ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weichen. Nur die vordersten Querreihen unterscheiden sich in Folge der Abnutzung der Zähne beim Fressen ziemlich beträchtlich von den folgenden, indem sie stets stumpfe und abgenutzte Zähne besitzen. In gleichem Maße, wie sich vorn die Zähne abnutzen, werden hinten im Taschengrunde stets neue Zähne gebildet und nachgeschoben.

Die Zahl der Zähne in den einzelnen Gliedern und somit die Zahl der Längsreihen ist in der Regel eine ungerade, wobei dann die Mittelreihe auch im Bau ihrer Zähne Verschiedenheiten aufweist gegenüber den übrigen, symmetrisch zu ihr angeordneten Längsreihen. Fast immer zeigen die Zähne reine Hakenform und lassen eine meist eckige Basalplatte und einen vorn auf dieser entspringenden Haken erkennen, dessen Spitze stets nach hinten gerichtet ist. Die Haken selbst können ein- und mehrzackig sein.

Gehen wir nun genauer auf die Differenzen der verschiedenen Längsreihen unter einander ein, so finden wir zunächst, wie so eben erwähnt, gewöhnlich eine unpaare Mittelreihe. Ihre Zähne unterscheiden sich von denen der anderen Reihen meist durch geringere Größe und einfachere Form (Figg. 36 und 37 *aa*). Sie sind im Gegensatz zu den mehrzackigen Seitenzähnen gewöhnlich einzackig, nur *Planorbis* besitzt zweizackige Mittelzähne (Fig. 36 *a*). Auch betreffs der Größendifferenzen finden sich Ausnahmen, indem z. B. bei *Helix* und *Limax* die einfachen Mittelzähne fast vollkommen den Seitenzähnen an Größe gleichkommen.

Die Figuren 36 und 37 stellen beide Theile einer Querreihe aus der Mitte der Radula von *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis* vor. Bei *Limnaeus stagnalis* (Fig. 37), sehen wir den kleinen einfachen Mittelzahn *a*, an den sich beiderseits eine Anzahl zweizackiger Zähne *b* anschließen. Weiter nach außen nimmt dann die Zahl der Zacken schnell zu, *c* und *d*, bis schließlich ganz am Rande, wo ein ziemlich scharfer Knick in der Querreihe auftritt, die Zähne plötzlich wieder vollkommen einfach werden und nur noch einzackige, etwas schiefgestellte längliche Haken vorstellen, *e*. Bei *Planorbis corneus* (Fig. 36) ist der kleine Mittelzahn, wie bereits als Ausnahme hervorgehoben wurde, zweizackig, die nächsten Seitenzähne dagegen sind dreizackig, *b*, und die noch weiter nach außen liegenden mehrzackig, *c*. Die seitlichen einfachen Zähne, wie wir sie bei *Limnaeus* fanden, fehlen hier vollständig, wie auch nichts von dem scharfen Knick am Ende der Querreihe zu bemerken ist.

Im Anschluss an die beiden zuletzt erwähnten Thatsachen ist noch zu bemerken, dass die Querreihen bei den einzelnen Species

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

überhaupt die verschiedenste Anordnung aufweisen. Oft sind sie vollständig gerade, zuweilen besitzen sie in der Mitte einen Knick oder können schließlich gar mehrfach gewunden sein. Die Art der Anordnung der Zähne in den Querreihen übt nun, wie Thomson nachwies, einen bestimmenden Einfluss auf die Gestalt der Zähne aus. Je gerader die Querreihe verläuft, um so gleichförmiger ist die Gestalt ihrer Zähne. Bei gebogenen Querreihen findet eine allmähliche Formveränderung der Zähne statt, während bei dem Vorhandensein eines scharfen Knicks ganz plötzliche Formverschiedenheiten auftreten.

Bei den verschiedenen Species ist auch die Zahl der Zähne einer Querreihe sehr verschieden. So besitzt *Paludina vivipara* stets sieben Längsreihen, während die Pulmonaten deren eine sehr große Anzahl aufweisen. Nach Angabe von Thomson beträgt z. B. die Anzahl der Zähne einer Querreihe und somit die Zahl der vorhandenen Längsreihen bei *Arion* 110, *Limax maximus* 180, *Helix nemoralis* 100, *Helix pomatia* 150, *Succinea putris* 55 und bei *Limnaeus stagnalis* 110.

Gehen wir nun noch kurz auf die Bildung der Radula ein, so weit wir darüber Angaben bei den älteren Autoren finden. Die diesbezüglichen Ansichten weichen bedeutend von einander ab und stimmen nur für die Entstehung der Basalmembran überein. Dieselbe wird von den gesammten Zellen des unteren Taschenepithels auf einmal abgeschieden. Dies soll nach Semper auch bei den Zähnen selbst der Fall sein, so dass nach ihm die ganze Radula von dem gesammten basalen Epithel geliefert würde. Gegen diese Annahme wenden sich Rössler und Rücker, sowie Sharp. Nach diesen Autoren werden die Zähne von besonderen Zellen, den Odontoblasten, geliefert, die im basalen Theil des hinteren Taschenendes liegen. Doch sollen die Odontoblasten nicht den ganzen Zahn bilden, sondern nur den Kern desselben. Seine Fertigstellung erfolge durch die Zellen des oberen Epithels. Durch die Auflagerung eines zähflüssigen, bald zu einer Art Schmelzschicht erhärtenden Sekrets brächten die oberen Epithelzellen die Zähne erst auf ihre volle Größe und machten sie gleichzeitig dadurch widerstandsfähiger.

Betreffs der Odontoblasten finden wir bei den Gastropoden zwei verschiedene Typen. Die Pulmonaten, Opisthobranchier und Pteropoden besitzen deren nur eine geringe Anzahl, meist fünf für jede Längsreihe, die aber eine bedeutendere Größe als ihre Nachbarzellen aufweisen und in den meisten Fällen zu einem scharf differenzirten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Polster zusammentreten. Bei den Prosobranchiern hingegen finden wir, wie auch bei den Cephalopoden, eine stattliche Anzahl von Odontoblasten. Im Gegensatz zu den Cephalopoden bilden sie hier ein ringförmiges Polster und zeichnen sich durch beträchtlichere Größe und dunklere Färbung von Kern und Plasma vor den übrigen Epithelzellen aus. Letztere Eigenschaft kommt auch den Odontoblasten der Cephalopoden zu.

Entwicklung der Radulatasche. Erstes Auftreten der Odontoblasten.

Da Rottmann in seiner Arbeit bereits einen kurzen Überblick über die Entwicklung des Vorderdarms bei den Cephalopoden gegeben hat, kann ich mich über diesen Punkt kurz fassen. Ich will daher die Verhältnisse nur so weit rekapituliren, als sie sich auf die Entstehung der Radulatasche beziehen.

Der Vorderdarm entsteht als eine Ektodermeinsenkung, die eine Strecke gegen den entodermalen Mitteldarm vordringt und schließlich mit diesem verschmilzt. Schon frühzeitig geht von der unteren Wand des Vorderdarms eine kurze, hohle, blind endigende Aussackung aus, die Radulatasche, die sich nach hinten und unten richtet. Dieselbe tritt zuweilen bereits vor der vollständigen Einsenkung des Vorderdarms auf und liegt dann oberflächlich neben dessen Einstülpungsöffnung, wie dies die Figg. 621 und 622 in dem Lehrbuch von Korschelt und Heider für *Helix pomatia* zeigen. Andererseits erfolgt die Bildung der Radulatasche, wie auch die der übrigen Organe, erst nach dem frühzeitigen Verschmelzen des Vorderdarms mit dem Mitteldarm, stets aber ist sie sowohl wie auch der Vorderdarm selbst rein ektodermaler Herkunft.

Eine Zeit lang behält die Radulatasche ihre ursprüngliche Gestalt bei und nimmt nur an Länge zu, Figg. 1 und 2. Bald aber treten weitere Veränderungen auf. Die bis dahin noch weite Mündung in den Darm wird rasch verengert und gleichzeitig erfolgt durch einen Knick im vorderen Theil der Tasche eine Änderung der Lage, indem sie von nun an nicht mehr gerade gestreckt ist. Eben so wird die ganze Gestalt der Tasche eine andere. Während sie sich bis dahin nach hinten zu verjüngt, finden wir nunmehr ihren Vorderabschnitt halsartig verengt und das hintere Ende bauchig aufgetrieben. Die Verengung der Mündung geschieht durch allmähliches Aneinanderlegen der Taschenränder im vorderen Theil, wodurch nur eine enge Kommunikation zwischen Tasche und Darmhöhle bleibt, während sie in ihrem hinteren Ende noch ein weites Lumen behält. Indem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nun die gegenseitige Näherung der Ränder stetig von vorn nach hinten fortschreitet, wird das Lumen langsam verdrängt und verschwindet schließlich vollständig. Erst wenn letzteres erreicht ist, beginnt die eigentliche Zahnbildung, während die Basalmembran bereits vorher ausgeschieden wird, Figg. 4 und 5.

Nach Rabl erfolgt die Bildung der Radula in dem Stadium, in welchem die bleibende Niere nach außen durchbricht, oder doch nur wenig früher. Ein solches Stadium zeigt uns Fig. 619 in »Korschelt und Heider«. Die Radula stellt sich hier als ein zartes, glashell durchsichtiges, hyalines Häutchen dar, dem sich dann bald die Zähnchen aufsetzen.

Es ist mir nun gelungen, im Verlauf der eben beschriebenen Entwicklung der Radulatasche bei den Pulmonaten das Auftreten der Odontoblasten nachzuweisen, lange bevor an eine Bildung der Basalmembran oder gar der Zähne zu denken war. Bevor wir aber die Entwicklung der Odontoblasten verfolgen, ist es nöthig, kurz auf ihre besonders charakteristischen Eigenschaften einzugehen, um sie von den anderen Epithelzellen unterscheiden zu können. Zu diesem Zweck betrachten wir am besten Sagittalschnitte durch die Radulatasche von ausgewachsenen Thieren. Fig. 16 ist das Bild eines solchen Schnittes von *Planorbis corneus*. Es fallen uns hier im unteren Theil des Taschenepithels eine Anzahl größerer und hellerer Zellen auf, die Zahnbildner oder Odontoblasten. Diese besonders ausgezeichneten Zellen, deren meist fünf vorhanden sind, unterscheiden sich von den übrigen Epithelzellen, abgesehen von ihrer bedeutenderen Größe, hauptsächlich durch hellere Färbung von Plasma und Kernen. Auch die Gestalt ihrer Kerne ist auffallend. Während nämlich die Kerne der benachbarten Epithelzellen oval und verhältnismäßig klein sind, besitzen die Kerne der Odontoblasten bedeutendere Größe und kugelrunde Gestalt. Die hellere Färbung der Odontoblastenkerne ist zurückzuführen auf den scheinbaren geringeren Chromatingehalt. Ich erachte gerade diese besonderen Kernverhältnisse der Odontoblasten als ihre charakteristischsten Eigenschaften, so dass die bedeutendere Größe, die rundliche Gestalt und die hellere Färbung der Kerne die wesentlichsten Kennzeichen der Odontoblasten bildeten.

Untersucht man nun die früheren Stadien der Radulataschen-Einstülpung, so findet man auf Stadien, die noch vor dem in Fig. 1 dargestellten liegen, alle Kerne noch vollkommen gleich strukturirt, es ist noch keine besondere Differenzirung von Odontoblasten zu erkennen. Im Stadium der Fig. 1 dagegen zeichnen sich fünf Kerne am terminalen Ende der Tasche durch ihre rundlichere Gestalt vor

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den ihnen benachbarten Kernen aus. Eine Differenzirung in der Färbung ist noch nicht zu erkennen, sie ließe sich höchstens daraus feststellen, dass die Nucleolen dieser Kerne schärfer hervortreten als bei den Nachbarkernen. Im Stadium der Fig. 2 sind ebenfalls fünf terminale Zellen differenzirt. Sie weisen hier jedoch bereits eine Verschiedenheit der Färbung auf, indem die Kerne dieser fünf Zellen bedeutend heller gefärbt sind als die übrigen. Dies rührt davon her, dass das Chromatin weniger gleichmäßig in ihnen vertheilt ist, sondern zwischen Gruppen von Chromatinkörnern größere Zwischenräume vorhanden sind, Figg. 2 und 3. Auch sind ihre Kerne größer als die ihrer Nachbarzellen und haben im Gegensatz zu den übrigen Kernen eine rundliche Gestalt. Wir finden bei ihnen somit die drei Hauptmerkmale der Odontoblasten und dürfen sie demnach als solche ansprechen. Diese differenzirten Zellen finden wir dann auch auf den nächsten Bildern wieder, in Figg. 3 und 4 allerdings nur vier von ihnen.

Wenn wir nun auch diese differenzirten Zellen in Folge ihrer Kernverhältnisse als Odontoblasten ansehen können, so muss uns doch die Verschiedenheit ihrer Lage bei Embryonen und ausgewachsenen Thieren auffallen. Während wir sie bei letzteren ventral gelegen finden, liegen sie bei jenen terminal in der Radulatasche. Zur Beseitigung eventueller Bedenken trägt Fig. 5 wesentlich bei. Hier nehmen die Odontoblasten nicht mehr eine rein terminale Lage ein, sondern sind bereits mehr nach der ventralen Seite hin verlagert, d. h. ihrer endgültigen Lagerung mehr genähert.

Aus dem Vorhergehenden ergiebt sich also, dass die Odontoblasten schon sehr frühzeitig angelegt werden, weit früher jedenfalls, als man es zunächst erwarten sollte. Ich mache hierauf besonders aufmerksam, weil Rottmann bei den Cephalopoden in Folge des Fehlens so distinkt ausgebildeter Odontoblasten derartige Beobachtungen über die Entstehung der Odontoblasten nicht anstellen konnte. Wie gesagt entstehen sie terminal, werden aber allmählich ventral verlagert, bis sie schließlich die Lage einnehmen, die ihnen auch bei ausgewachsenen Thieren zukommt.

Die schon mehr ventral gelagerten Odontoblasten nach Ausscheidung der Basalmembran, aber noch vor der Bildung der Zähne, hat bereits Meisenheimer in seiner Entwicklungsgeschichte von *Limax* beschrieben, ohne indessen auf ihr füheres und späteres Verhalten näher einzugehen. Wie nun meine Untersuchungen ergaben, geht das Auftreten der Odontoblasten nicht nur der Bildung der Zähne, sondern auch der Ausscheidung der Basalmembran voraus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vielfach treten in Folge einer ungünstigen Schnittführung die Odontoblasten nicht scharf hervor; so ist dies auch bei einigen der hier gegebenen Figuren der Fall. In anderen dieser Figuren, z. B. Figg. 7 und 8 zeigen die Odontoblasten nichts Besonderes; von Wichtigkeit betreffs der Odontoblasten ist erst wieder Fig. 10. Bisher haben wir keine Verschiedenheiten der einzelnen Odontoblasten beobachten können. In dieser Figur fällt jedoch die letzte Odontoblastenzelle durch bedeutendere Größe und besondere Gestalt auf. Sie zeigt in der Mitte eine Einschnürung, am oberen Ende jedoch eine starke Verbreiterung. Das Odontoblastenpolster nähert sich hiermit der Gestalt, wie sie uns Fig. 16 von einem ausgewachsenen Thier zeigt, in der die äußerste Zelle eine hakenförmige Gestalt besitzt und sich scharf von den übrigen vier, ein halbkugliges Polster bildenden Odontoblasten absetzt. Auf die Bedeutung dieser hakenförmigen Odontoblastenzelle werde ich weiter unten zu sprechen kommen.

Bildung der Basalmembran und der Zähne.

a. Bei den Pulmonaten.

Das erste Auftreten der Basalmembran fällt in eine Zeit, zu der die Radulatasche schon bedeutend in die Länge gestreckt ist, und das dorsale und ventrale Epithel im vorderen Abschnitt bereits einander berühren, während im Fundus der Tasche noch ein ziemlich beträchtliches Lumen zurückbleibt. Wir finden auf diesen Stadien, Figg. 4 und 5, der Oberfläche des basalen Epithels aufliegend, eine dünne, intensiv braun gefärbte Cuticula, die erste Andeutung der Basalmembran. Trotzdem nun zu dieser Zeit, wie wir oben gesehen haben, die Odontoblasten bereits vorhanden sind, verdankt dennoch die Basalmembran nicht diesen ihren Ursprung. Fände nämlich ein Ausscheiden derselben durch die Odontoblasten statt, so müsste es möglich sein, Stadien zu finden, auf denen die Basalmembran erst theilweise, über ihnen oder in ihrer Nähe, ausgeschieden wäre. Dies ist aber nicht der Fall, sondern stets tritt diese, wie es auch Rottmann für die Cephalopoden nachgewiesen hat, im Bereich der ganzen Tasche gleichzeitig auf. Da also die Basalmembran nicht von den Odontoblasten ausgeschieden wird, müssen wir mit Rottmann annehmen, dass sie durch cuticulare Abscheidung des gesammten basalen Epithels entsteht. Darüber kann nach meinen Beobachtungen kein Zweifel obwalten.

Nachdem sich dann im Verlauf der weiteren Entwicklung die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Radulatasche vollständig geschlossen hat, tritt nun erst die Bildung der Zähne ein. Da die Zahnbildung bei den Gastropoden denselben Verlauf nimmt wie bei den Cephalopoden, so lasse ich hier die Worte folgen, mit denen Rottmann die Zahnbildung schildert. Er schreibt auf Seite 245: »Hinten im Ende der Tasche macht sich alsbald in Verbindung mit der Basalmembran eine neue Differenzirung bemerkbar. Es tritt nämlich nach Art einer lokalen Verdickung eine neue Sekretion von Seiten der unter der Basalmembran liegenden Zellen auf .... Man erkennt, wie durch die neue Substanzablagerung die Basalmembran selbst etwas emporgewölbt wird. Es handelt sich hierbei um die Bildung des ersten Zahnes, der kleine Höcker stellt seine erste Anlage dar.« Wie gesagt sind meine an Gastropoden angestellten Beobachtungen mit diesen an Cephalopoden-Embryonen gemachten übereinstimmend.

In den Figg. 6—10 können wir den genauen Verlauf der Zahnbildung für *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis* verfolgen.

Fig. 6 zeigt uns den ersten Zahn vollständig ausgebildet, sowie bereits die Anlage des zweiten. Wie schon Rottmann für die Cephalopoden ausdrücklich betont, haben die ersten Zähne noch nicht die Gestalt der späteren, vollkommen ausgebildeten. So zeigt auch in unserer Figur der erste Zahn noch nicht die charakteristische Hakenform, hat vielmehr die Gestalt eines kleinen Höckers. Der hintere kleinere Höcker, der von einem scharfen Kontour begrenzt wird, ist die Anlage des zweiten Zahns. Fig. 7 zeigt uns diesen zweiten Zahn vollständig fertiggestellt und die Anlage zum dritten. Der zweite Zahn besitzt hier schon ziemlich die Hakenform der späteren Zähne. Als Anlage zum dritten Zahn ist die dünne Membran hinter dem zweiten Zahn anzusehen. In dieser Figur tritt auch schon am Grunde der Zähne eine weitere Differenzirung auf, eine dunkel gefärbte Partie, die Fußplatte. Die Figg. 8—10 zeigen Schnitte durch ältere Embryonen, Fig. 8 z. B. ein Stadium mit vier Zähnen, wobei der jüngste Zahn vollständig ausgebildet auf dem Zellenpolster liegt und sich kurz vor dem Moment des Abhebens befindet. Figg. 9 und 10 sind Schnitte durch solche Embryonen, bei denen schon die ganze Tasche mit Zähnen erfüllt ist. Da aber in beiden Fällen die Schnittrichtung nicht genau sagittal ist, so fehlen in beiden Bildern die vordersten Zähne und sind erst auf den nächsten Schnitten sichtbar. Von diesen beiden Bildern zeigt wieder Fig. 9 eine dünne, etwas gewellte Basalmembran als Anlage des jüngsten Zahns, während in Fig. 10 die Zahnbildung durch weitere Sekretion der Odontoblasten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bereits weiter vorgeschritten ist. Der jüngste Zahn ist hier noch nicht vollständig ausgebildet und zeigt wieder sehr deutlich den scharfen Begrenzungskontour.

Im Anschluss an die Erklärung der gesammten Figuren möchte ich noch die Bemerkung machen, dass ich in den sämmtlichen Serien, die bereits Zähne aufwiesen, mindestens zwei Schnitte mit Zähnen vorhanden fand. So liefern die Embryonen, nach denen die Figg. 6, 7 und 8 angefertigt sind, zweimal dieselben Bilder, die in den einzelnen Fällen drei bis fünf Schnitte aus einander liegen. Es wären also bei diesen Stadien bereits zwei Zahnreihen angelegt, während wir bei den älteren Embryonen deren mehrere finden. Ich betone diese Thatsache desshalb ganz besonders, weil sie von den Befunden Rottmann's, zu denen dieser bei den Cephalopoden gelangte, abweicht. Er fand nämlich, dass bei Stadien mit einem Zahn stets auch nur eine Zahnreihe vorhanden sei, wie er dies auch in seinen Querschnittsfiguren 11 und 15 darstellt. Daraus war zu entnehmen, dass bei den Cephalopoden stets die Mittelreihe zuerst angelegt wird, während sich die Seitenreihen erst später anlegen. Bei meinen an Gastropoden angestellten Untersuchungen war es mir aber unmöglich, jemals ein Präparat zu finden, auf dem der erste Zahn oder die ersten Zähne nur einmal zu sehen gewesen wäre. Stets war bei den Pulmonaten die Anlage der ersten Zähne paarig, die unpaare Mittelreihe wird erst später dazwischen geschoben. Diese bisher nur an Sagittalschnitten gewonnenen Resultate werden durch Querschnitte und Totalpräparate der Radula bestätigt, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde. Die Abweichung in der Entstehung der Längsreihen bei Pulmonaten und Cephalopoden ist um so bemerkenswerther, als ich genau dieselben Verhältnisse auch bei *Paludina vivipara* wieder antraf. Auch hier wird zunächst mindestens ein Paar von Seitenreihen angelegt, zwischen die sich später dann die Mittelreihe einschiebt.

Gehen wir nun auf den eigentlichen Zahnbildungsprocess näher ein.

In den Figg. 7 und 9 bemerken wir hinter dem jüngsten Zahn auf dem Odontoblastenpolster eine dünne Membran. Wir haben es hier, wie schon Rottmann ganz richtig erkannte, mit der ersten Anlage eines neuen Zahns zu thun. Indem nun die Odontoblasten mit der Sekretion weiter fortfahren, kommt die neu ausgeschiedene Substanz unter die Basalmembran zu liegen und hebt dieselbe im weiteren Verlauf der Zahnbildung immer weiter empor. Die neu ausgeschiedene Substanz unterscheidet sich von der anfänglichen Membran durch ihre hellere Färbung. Die Membran selbst überzieht nun als scharf kon-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tourirte Kappe den oberen Theil des Zahns und bildet den eigentlichen Zahnrücken. Diese weitere Ausbildung der Zähne zeigen der Reihe nach die Figg. 6, 10 und 8 an dem letzten der auf ihnen vorhandenen Zähne.

In Fig. 6 ist die Zahnbildung noch nicht weit vorgeschritten. Wir bemerken hier nur eine schwache Verdickung. Bedeutend weiter ist der Zahn in Fig. 10 gebildet. Wie jedoch ein Vergleich mit den älteren, bereits vollständig ausgebildeten Zähnen ergiebt, ist die Zahnbildung aber auch hier noch nicht vollendet. Besonders auffallend in dieser Figur ist der scharfe Knick des Zahnrückens. Von einer besonderen Fußplatte ist hier bei dem jüngsten Zahn noch nichts zu bemerken. In Fig. 8 ist der jüngste, dem Polster noch aufliegende Zahn bereits vollendet. Er besitzt schon seine volle Größe und ebenso eine Fußplatte und steht kurz vor dem Moment des Abhebens von dem Odontoblastenpolster. Ein Vergleich der beiden jüngsten Zähne in den Figg. 8 und 10 ergiebt, außer betreffs der Fußplatte, noch einen weiteren Unterschied in ihrer Lage. Bei Fig. 10 liegt der scharfe Knick des Zahnrückens nach oben, während er in Fig. 8 mehr nach der Mündung der Tasche gerichtet ist. Es muss also im Verlauf der späteren Sekretion eine Verlagerung des Zahns erfolgen, ohne dass er sich dabei jedoch vom Polster abhöbe. Bei dieser Lageveränderung kommt der Theil des Zahnrückens von der Ansatzstelle auf der Basalmembran bis zu dem scharfen Knick auf das Polster zu liegen, worauf der Zahn jetzt erst die Fußplatte erhält. Hiermit ist der Zahn vollständig ausgebildet und hebt sich nun von dem Odontoblastenpolster ab, während sogleich die Abscheidung einer neuen Membran als Anlage eines neuen Zahns erfolgt (Fig. 9). Die Verbindung der einzelnen Zähne einer Längsreihe unter einander geschieht durch den unverdickt gebliebenen Theil der Basalmembran, die sich von der konkaven Seite des Vordermannes nach dem unteren Theil der Fußplatte des jüngeren Zahns hinzieht.

Wie auf sämmtlichen Bildern, die schon Zähne aufweisen, ersichtlich ist, reichen die oberen Epithelzellen unmittelbar bis an die Zähne heran und füllen auch die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zähnen vollständig aus. Sie lassen also nicht, wie Rössler bei den ausgewachsenen Thieren angiebt, im hinteren Ende der Radulatasche ein Lumen, in das die hinteren Zähne frei hereinragen. Es soll nun nach Rössler, Rücker, Sharp und Bloch diesen zwischen die Zähne tretenden Zellen die Aufgabe zufallen, durch Sekretion einer zähflüssigen Substanz die von den Odontoblasten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gelieferten Zähne mit einer Art Schmelzschicht zu überziehen, diese dadurch zu vergrößern und gleichzeitig widerstandsfähiger gegen Abnutzung zu machen. Zu dieser Annahme tritt Rottmann in direkten Gegensatz, indem er annimmt, dass die Zähne bei dem Abheben von dem Odontoblastenpolster bereits vollständig fertig gebildet seien. Eine Sekretion seitens der oberen Epithelzellen hat er niemals wahrnehmen können. Von einer Glasur oder etwas Ähnlichem war niemals etwas zu bemerken, stets war der Zahn von dem oben erwähnten dunkeln Kontour scharf begrenzt. Auch ein Vergleich der neugebildeten Zähne mit den entsprechenden Zähnen älterer Stadien ergab keine Größendifferenzen, die auf eine nachträgliche Zunahme in Folge der Sekretion der oberen Epithelzellen schließen ließen.

Die Frage, ob der Zahn einzig nnd allein von den Odontoblasten geliefert wird oder noch nachträglich eine Sekretion von den Epithelzellen und damit eine Verstärkung des Zahns stattfindet, ist zweifellos recht schwer zu entscheiden, doch muss auch ich mich nach meinen Untersuchungen an Gastropoden der für die Cephalopoden ausgesprochenen Ansicht Rottmann's anschließen. Ich pflichte ihm in sämmtlichen oben angeführten Punkten bei, die gegen eine Auflagerung von seiten der oberen Epithelzellen sprechen. Rottmann sucht die Abweichung seiner Befunde von denen der älteren Autoren durch deren nicht genügende Färbmethoden zu erklären. Durch die Anwendung seiner Doppelfärbung sei aber eine Täuschung seinerseits vollständig ausgeschlossen.

Man könnte nun leicht beide Ansichten in einfacher Weise in Einklang bringen wollen, da es sich in dem einen Fall um Embryonen, im andern um ausgewachsene Thiere handelt. Nach den übereinstimmenden Befunden von Rottmann und mir fehlt den Embryonen, bei denen die Zähne ja noch nicht in Aktion treten, jede Spur einer besonderen Schmelzschicht. Sollte es aber andererseits nicht möglich sein, dass bei den alten Thieren, bei denen in Folge der beim Fressen an sie gestellten Anforderungen die Zähne besonders widerstandsfähig sein müssen, ein nachträgliches Auftragen einer solchen Schmelzschicht durch die oberen Epithelzellen stattfände?

Ich habe nun eine ganze Anzahl von Präparaten ausgewachsener Thiere der verschiedensten Species, die alle nach der Rottmann'schen Methode gefärbt waren, auf diesen Punkt hin genau untersucht. Fig. 16 zeigt uns ein solches Bild von *Planorbis corneus*. Ich konnte auch hier nicht die geringsten Anhaltspunkte für die Annahme gewinnen, dass die älteren Zähne durch spätere Auflagerung verändert

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

würden, denn die Kontouren der Zähne sind hier ganz besonders scharf, bei den zuletzt ausgeschiedenen sowohl, als auch bei den älteren. Ich gelangte somit zu dem Resultat, dass weder bei den Embryonen, noch bei ausgewachsenen Thieren eine nachträgliche Veränderung der Zähne in Folge einer Sekretion durch die oberen Epithelzellen stattfindet, dass vielmehr die Zähne, wenn sie sich von dem Polster abheben, bereits vollständig ausgebildet sind.

Nachdem ich nun die Bildungsweise der Zähne bei *Planorbis* und *Limnaeus* festgestellt hatte, untersuchte ich dieselbe auch bei einigen Landpulmonaten. Zum Vergleich zog ich folgende drei Formen heran: *Helix pomatia*, *Limax maximus* und *Succinea putris*.

Die Verhältnisse liegen hier im Wesentlichen genau so wie bei den Wasserpulmonaten. Auch sie besitzen ein scharf begrenztes Odontoblastenpolster aus fünf Zellen, und die Bildung der Zähne geschieht nach demselben Modus wie bei jenen. Zuerst wird auf dem Polster eine dünne Membran abgeschieden, die im Verlauf der weiteren Sekretion seitens der Odontoblasten immer mehr emporgehoben wird und schließlich den Zahnrücken bildet, so dass die Neubildung einer Fußplatte erforderlich wird.

Für *Helix pomatia* (Fig. 11) und *Limax maximus* ist mit dieser kurzen Schilderung der ganze Zahnbildungsprocess erschöpfend behandelt. Etwas komplicirter liegen die Verhältnisse bei *Succinea putris*. Während bei *Helix* und *Limax* die Form der Zähne im Wesentlichen dieselbe ist wie auch bei *Planorbis* und *Limnaeus*, weicht sie dagegen bei *Succinea* Anfangs bedeutend von jenen ab. So zeigen die Zähne in Fig. 12 eine einfache hakenförmige Gestalt und sitzen ohne besondere Fußplatte auf der hier noch dünnen Basalmembran auf. Derartige Bilder finden wir noch bei Embryonen, die dicht vor dem Verlassen der Eischale stehen, ja sogar noch bei bereits ausgeschlüpften Thieren. Fig. 13 bezieht sich auf eine solche junge Schnecke, bei der sich die Verhältnisse schon geändert haben. Hier besitzen die vordersten Zähne noch genau dieselbe Gestalt wie die in Fig. 12. Die drei hintersten, also jüngsten Zähne zeigen dagegen an ihren vorderen freien Enden eine starke Verdickung, eine Erscheinung, die in so fern von Wichtigkeit ist, als sie als der Beginn einer durchgreifenden Gestaltsveränderung der Zähne anzusehen ist. Während nämlich bei den Embryonen die Zähne die eigentümliche länglich schmale Hakenform besitzen, unterscheiden sich dieselben an ausgewachsenen Thieren (Fig. 15) wieder fast gar nicht von denen der bisher behandelten Species. Wir können nun an der Hand der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Figg. 13 und 14 erkennen, wie die Gestaltsveränderung vor sich geht. Lassen wir nämlich die endständige Verdickung der letzten Zähne immer weiter fortschreiten, bis sie schließlich die Ansatzstelle auf der Basalmembran erreicht, so erhalten die Zähne schließlich eine Form, wie sie Fig. 15 darstellt, und die mit der in Fig. 16 für *Planorbis corneus* dargestellten fast vollständig übereinstimmt.

Vergleichen wir nun die Zähne verschiedener Altersstadien der Embryonen von *Succinea putris*, wie sie die Figg. 12—15 darstellen. Wir vermissen da zunächst auf Fig. 12 eine eigentliche Fußplatte. Auch auf dem Stadium der Fig. 13 können wir von einer solchen nicht sprechen, da die endständigen Verdickungen der drei jüngsten Zähne nicht deutlich von dem übrigen Theil der Zähne abgesetzt sind. Dies ist nun der Fall in Fig. 14, in der wir eine intensiv gefärbte untere Partie und davon scharf abgesetzt die dreieckigen helleren Verdickungen erkennen. Gehen wir nun weiter zu Fig. 15, in der die Zähne ihre endgültige Gestalt besitzen, so finden wir hier wieder eine scharf differenzirte Fußplatte, der dann erst der eigentliche Zahn aufsitzt. Die Fußplatte hat nun in diesem Fall dieselbe Gestalt wie der in den früheren Figuren intensiv gefärbte Theil der Zähne. Wir müssen daher auch dort diese Partie als Fußplatte ansprechen, so dass wir in Fig. 12 eigentlich nur die Fußplatten vorfinden. Höchstens wären die hakenförmigen Aufbiegungen an ihren freien Enden als die Anfänge der eigentlichen Zähne zu betrachten, die in den Figg. 13 und 14 dann bereits an Größe und Umfang zugenommen hätten.

Es ist nunmehr noch nötig, auf die Verschiedenheit der Basalmembran selbst in den einzelnen Stadien näher einzugehen. In den Figg. 6—13 stellt sich dieselbe als eine einfache, dünne Membran dar, während sie in den Figg. 15 und 16, welche beide Schnitte durch ausgewachsene Thiere darstellen, von auffallender Dicke ist. Ein Zwischenstadium zeigt Fig. 14, die nach einem zwar bereits ausgeschlüpften, aber noch lange nicht ausgewachsenen Thiere angefertigt wurde. Hier hat die Basalmembran, gegenüber den früheren Stadien, bereits an Dicke zugenommen, bei Weitem aber die endgültige Mächtigkeit noch nicht erreicht. Wir erkennen also aus dem eben Gesagten, dass die Dickenzunahme der Basalmembran erst während der postembryonalen Entwicklung stattfindet.

Von besonderem Interesse betreffs der Basalmembran ausgewachsener Thiere ist Fig. 16. Die Basalmembran umfasst hier vollständig die hakenförmige, isolirte Zelle des Odontoblastenpolsters und wird, wie Rössler schon erkannte, von ihr geliefert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei sämmtlichen Embryonen der zum Vergleich herangezogenen Formen ergaben sich für das obere Epithel dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei *Planorbis* und *Limnaeus* fanden. Wie bei jenen treten auch hier die Zellen unmittelbar an die Zähne heran und auch zwischen sie, ohne aber die Zähne mit einer Schmelzschicht zu versehen, so weit ich dies feststellen konnte. Selbst bei *Succinea putris*, wo ja im späteren Alter eine Veränderung der Zähne stattfindet, ist diese nicht auf eine sekretorische Thätigkeit der oberen Epithelzellen zurückzuführen, sondern auch dann werden die Zähne gleich in ihrer vollen, dem betreffenden Entwicklungsstadium entsprechenden Gestalt und Größe vom Polster ausgeschieden. Am deutlichsten lässt dies Fig. 13 erkennen, in der nur die drei hintersten, also die jüngsten Zähne eine Gestaltsveränderung aufweisen. Fände wirklich eine Sekretion seitens der oberen Epithelzellen statt, so müßten umgekehrt gerade die älteren Zähne die Formveränderung zeigen, da sie ja längere Zeit der Sekretion und in Folge dessen der Auflagerung neuer Substanz ausgesetzt wären.

In den Figg. 13 und 16 treten nun nicht mehr wie bei den Embryonen die oberen Epithelzellen an die Zähne heran, doch ziehen sich in beiden Fällen von dem Epithel her unregelmäßige Zellstränge nach den Zähnen hin und füllen theilweise auch ihre Zwischenräume aus. Diese Bilder machen nun aber keineswegs einen natürlichen Eindruck, vielmehr sind Lumen und namentlich die Zellstränge als Kunstprodukte anzusehen. Es ist dies um so eher anzunehmen, da in beiden Fällen als Konservirungsflüssigkeit Sublimat angewandt wurde, welches ja leicht Quellungen und Schrumpfungen hervorruft, wesswegen auch seine Anwendung beim Konserviren der zarten Embryonen vermieden wurde. Hermann'sche Lösung, mit der ich bei den Embryonen so gute Erfolge erzielte, konnte ich in Anbetracht der Größenverhältnisse der Schlundköpfe von ausgewachsenen Thieren, weil die Osmiumsäure nur sehr langsam eindringt, nicht anwenden und benutzte desshalb das ungünstigere Sublimat, das genauere histologische Untersuchungen hier nicht zulässt.

b. Bei Paludina vivipara.

Nach der Feststellung der Embryonalentwicklung der Radula bei den Pulmonaten untersuchte ich dieselbe auch bei *Paludina vivipara*. Ich muss mich im Verlauf meiner diesbezüglichen Darstellungen häufig auf die Arbeit von Bloch beziehen, besonders, da ihr von Rottmann der Vorwurf der Ungenauigkeit gemacht wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zunächst wollen wir auch hier kurz auf die Entwicklung der Radulatasche und der Odontoblasten eingehen. Die Radulatasche entsteht hier ebenfalls als Einstülpung des ektodermalen Vorderdarms, und zwar stets nachdem dieser mit dem entodermalen Mitteldarm verschmolzen ist. Die Bildung der Radulatasche entspricht bei *Paludina* der bei den Pulmonaten und ist eben so wie dort rein ektodermaler Herkunft. Anfangs ist nun das Epithel der Tasche vollkommen einschichtig. Die Kerne liegen hier dicht am Grunde der Zellen, d. h. an der der Leibeshöhle zugekehrten Seite derselben, und sind in Folge ihres reichen Chromatingehalts auffallend dunkel gefärbt. Im Verlauf der weiteren Einsenkung der Radulatasche tritt nun eine Differenzirung des Epithels auf, indem zunächst an seinem terminalen Ende die Kerne nicht mehr allein am Grunde der Zellen, sondern auch in deren Mitte und am oberen Ende zu finden sind. Es tritt so eine scheinbare Mehrschichtigkeit des Epithels ein, die auf einem Ineinanderschieben der Zellen und auf der verschiedenen Höhenlage der Kerne beruht.

Ich möchte nun gleich hier, um Irrthümern vorzubeugen, ausdrücklich bemerken, dass es sich hier nicht, wie es nach meinen Bildern von *Paludina* den Anschein hat, um mehrkernige Zellen handelt, sondern nur um eine scheinbare Mehrschichtigkeit des Epithels. Nur der Einfachheit halber und um die Bilder nicht zu kompliciren, habe ich einen Theil der Zellgrenzen weggelassen.

Diese Veränderungen am terminalen Ende der Tasche greifen nun auch nach dem hinteren Theil des oberen Epithels über, während das untere Epithel stets unverändert bleibt. Während nun die Kerne der terminalen Zellen, eben so wie die des basalen Epithels, sehr dunkel gefärbt sind, zeigen die Kerne des oberen Epithels eine bedeutend hellere Färbung. Gleichzeitig ist auch das Plasma der terminalen Zellen dunkler gefärbt als das der beiden Epithelien, wie dies auf meinen Bildern von älteren Stadien ersichtlich ist. Diese terminalen Zellen mit ihren dunkeln Kernen und dunklem Plasma sind die Odontoblasten. Gleichzeitig mit dem Längenwachsthum der Tasche tritt auch hier wieder eine Annäherung des dorsalen und ventralen Epithels an einander am vorderen Taschenende ein, so dass wir eine sehr enge Kommunikation mit dem Ösophagus haben, während der hintere Theil der Tasche ein weites Lumen aufweist, das im Gegensatz zu den Pulmonaten auch später nicht vollständig verschwindet.

Wir kommen nun zu dem ersten Auftreten der Basalmembran,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die hier ebenfalls von dem gesammten unteren Epithel auf einmal abgesondert wird. Wie Bloch angiebt, und es auch in seinen Figg. 3, 4, 5, 7 und 12 zu erkennen ist, ist dieselbe von ganz auffallender Dicke, Rottmann hingegen zieht das Vorkommen einer derartig dicken Basalmembran in Zweifel und glaubt an eine Täuschung des Verfassers. Er schreibt: »Was mir an den Abbildungen Bloch's besonders auffällig erscheint, ist zunächst die kolossale Dicke der vor der Bildung der Zähnchen gebildeten Basalmembran. Sollte sich der Autor, welcher die Zähne und Basalmembran nicht gefärbt hat, vielleicht durch die die Radulatasche der Embryonen von *Paludina vivipara* ausfüllende Eiweißschicht haben täuschen lassen? Ferner erinnert das Aussehen der ‚follikelartigen Zellgruppen' ganz an das Aussehen stark geschrumpfter Epithelzellen.« Rottmann glaubt daher, dass eine erneute Untersuchung mit gut konservirtem Material und geeigneten Färbemitteln ein wesentlich anderes Resultat ergeben werde.

Auch ich glaubte an einen Irrthum, der bei Bloch's Beobachtungen untergelaufen sei, ehe ich mich an die Untersuchung von *Paludina* begab. Hauptsächlich wurde ich, wie wohl auch Rottmann, dadurch zu dieser Annahme veranlasst, dass bei Cephalopoden und Pulmonaten niemals eine derartig kolossale Basalmembran vorkam. Ferner machte mir die Bloch'sche Arbeit auch in anderer Beziehung keinen besonders vertrauenerweckenden Eindruck, namentlich in Folge der »follikelartigen Zellgruppen«, die man ohne Weiteres als Schrumpfungserscheinungen ansprechen muss, wenn auch Bloch meint, dass sein Fixirungsmittel, als welches er Pikrinschwefelsäure verwandte, die Gewebe aufs schönste erhalten habe. Ich wandte meinerseits zur Fixirung der Embryonen wieder Hermann'sche Lösung an, die mir bei den Pulmonaten sehr gute Präparate geliefert hatte, und war auch in diesem Falle sehr mit ihr zufrieden. Zur Färbung verwandte ich die Rottmann'sche Doppelfärbung.

Zu meinem großen Erstaunen fand ich in zahlreichen Fällen Bilder, wie sie die Figg. 17 und 18 zeigen und die mit den Bloch'schen Bildern recht sehr übereinstimmen. Dem unteren Epithel aufliegend durchzieht hier die ganze Tasche eine breite, intensiv braun gefärbte Schicht, deren hinterer Theil das Lumen ungefähr zur Hälfte erfüllt, während sie, sich nach vorn verjüngend, weiter vorn den ganzen Zwischenraum zwischen dem oberen und unteren Epithel einnimmt. Die obere Seite der Schicht wird, so weit sie in dem Lumen verläuft, von einer schmalen, noch intensiver gefärbten Linie begrenzt, die aber dem vorderen Theil fehlt. Über dieser Schicht liegt, den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

übrigen Theil des Lumens ausfüllend, eine bedeutend heller gefärbte Eiweißmasse.

Trotz der Einheitlichkeit der unteren Schicht war ich Anfangs geneigt, doch nur die dünne, die Schicht überziehende Membran als eigentliche Basalmembran anzusehen, die sich von dem unteren Epithel abgehoben hätte, während die unter ihr gelegene Schicht ebenfalls nur Eiweiß sei, das in Folge seiner größeren Dichte dunkler gefärbt sei als das über ihr liegende. Ins Wanken gerieth diese meine Annahme jedoch durch die große Regelmäßigkeit, mit der die wiedergegebenen Bilder auftraten, und zweitens durch die Einheitlichkeit der unter dem Kontour gelegenen Schicht. Man wäre sonst zu der Annahme gezwungen, dass in meinen sämmtlichen Präparaten mit einfacher Basalmembran sich diese von dem unteren Epithel abgehoben hätte, worauf ein Theil des das Lumen erfüllenden Eiweißes sich darunter geschoben habe. Da jedoch die Präparate sonst in jeder Hinsicht gut konservirt waren, konnte ich nicht annehmen, dass gerade nur am Hinterende der Basalmembran eine Verschiebung aus der ursprünglichen Lage durch Abheben stattgefunden habe. Auch könnte niemals die unter dem Kontour gelegene Partie, wenn es sich bei ihr nur um daruntergeschobenes Eiweiß handelte, von solcher Gleichmäßigkeit sein, wie dies thatsächlich der Fall ist.

Trotzdem ich nun so schon an der Hand dieser Schlüsse zu der Annahme gelangt war, dass Bloch's Ansicht betreffs der Basalmembran richtig sei, suchte ich mir noch weiterhin Sicherheit über diesen Punkt zu verschaffen, indem ich nach einer Färbung suchte, die eine Differenzirung von Zahnsubstanz und Eiweiß zuließ. Ich wandte, wie bereits Eingangs erwähnt, eine wässrige Lösung von Pikronigrosin an, mit der ich die Präparate ca. 1 Stunde behandelte, worauf ich durch entsprechend langes Ausziehen mit 96 %igem Alkohol die gewünschte Differenzirung erhielt. Es waren dann Basalmembran und Zähne blau gefärbt, während Zellen und Eiweiß eine blassgrüne Färbung annahmen. Auf den derartig behandelten Präparaten von Stadien mit Basalmembran ohne Zähne erhielt ich diesmal eine breite blau gefärbte Schicht, die wieder von einem intensiv blauen Kontour begrenzt war. Über dem Kontour, zwischen diesem und dem oberen Epithel, liegt eine grün gefärbte Masse, die also nicht mit der unter dem Kontour befindlichen Substanz übereinstimmen kann. Es ist Eiweiß. Somit scheint mir die Frage nach der Beschaffenheit der Basalmembran in ihrem jüngsten Stadium endgültig zu Gunsten der Bloch'schen Ansicht beantwortet zu sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auffällig ist die kolossale Dicke der Basalmembran noch um so mehr, als wir auf den älteren Stadien niemals wieder eine Membran von solcher Mächtigkeit finden. Ihre Dicke nimmt vielmehr sehr bald ab, wie dies Figg. 20—22 zeigen. So ist sie in Fig. 20 schon bedeutend dünner als in den Figg. 17—19, und in den Figg. 21 und 22 ist diese Dickenabnahme noch weitergegangen.

Dem Beispiel von Rössler und Rücker folgend nimmt Bloch an, dass die einzelnen Theile der Radula nach ihrer Abscheidung seitens der secernirenden Zellen noch nicht vollendet seien, dass vielmehr noch eine Auflagerung von Sekreten seitens der oberen Zellen stattfinde. Dies soll sogar schon bei der einfachen, noch keine Zähne tragenden Basalmembran der Fall sein. In seinen Figg. 5, 7 und 12 sind die oberen Epithelzellen in unregelmäßig verlängerte Spitzen ausgezogen, die sich nach der Basalmembran hin erstrecken und diese, wie in Fig. 12, beinahe berühren. Nach ihm soll diesen Zellen die Aufgabe zufallen, die Basalmembran mit einer besonders resistenzfähigen Substanz zu überziehen. Dass diese Annahme auf einem Irrthum beruht, und dass die oberen Epithelzellen überhaupt nichts mit der Bildung der Basalmembran zu schaffen haben, folgt einfach daraus, dass der fransenartig ausgezackte Rand des oberen Epithels nur eine Folge mangelhafter Konservation ist. Auf keinem meiner Präparate war eine derartige Beschaffenheit des Epithelrandes zu konstatiren, überall bilden die Zellen vielmehr einen glatten, von einer zusammenhängenden, regelmäßigen Linie begrenzten Rand.

Wir kommen nunmehr auf die eigentliche Zahnbildung bei *Paludina vivipara* zu sprechen, die im Princip durchaus derjenigen bei den Pulmonaten entspricht.

Bevor ich jedoch diese Verhältnisse selbst behandle, möchte ich zuvor noch auf die Äußerung Bloch's eingehen, dass er trotz der großen Anzahl der von ihm untersuchten Embryonen niemals solche Präparate finden konnte, auf denen nur ganz wenige, die ersten Zähne angelegt waren. Meiner Meinung nach ist sein vergebliches Suchen nach solchen Stadien zunächst einmal auf seine ungünstige Färbungsmethode zurückzuführen. Zweitens aber besitzen die ersten Zähne bei *Paludina* eine ganz andere Gestalt als die späteren, so dass sie auch schwer als solche zu erkennen sind.

Fig. 18 entspricht wohl ungefähr der Fig. 7 in der Bloch'schen Arbeit. Bloch schreibt hierüber: »Oft sieht man schon an jüngeren Stadien die Basalplatte nicht an den unteren Matrixzellen enden, sondern sie besitzt noch einen aufgewölbten, scheinbar sich an den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

späteren Odontoblasten anschmiegenden Theil, und es sieht so aus, als hätten wir hier die Bildung des ersten Zahns vor uns.« Auch ich halte diese Aufbiegung der Membran, die ebenfalls wie die Membran selbst von dem scharfen Kontour begrenzt wird, für die Anlage des ersten Zahns, um so mehr, als wir in Fig. 19, in der der erste Zahn schon fertig ausgebildet ist, hinter diesem wieder dieselbe Aufbiegung erkennen können, die hier doch wohl zweifellos als Zahnanlage anzusehen ist. In Fig. 19, wie auch in den folgenden Figuren, finden wir die eigenthümliche Gestalt der ersten Zähne, die mit der für *Paludina* bekannten Zahnform auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit aufweist. Es sind dies plumpe Gebilde von gedrungener Gestalt, an ihrer Basis halsartig eingeschnürt, und an dem freien Ende kopfartig verbreitert. Sie sitzen, wie auch die späteren Zähne von *Paludina*, ohne besondere Fußplatten der Basalmembran auf und werden auf der Rückseite von einem scharfen Kontour begrenzt. Solche Zähne von plumper Form zeigt Fig. 19 einen, Fig. 20 drei und Fig. 21 sieben. Bei Fig. 21 beginnen die letzten Zähne schon, sich allmählich in die Länge zu strecken, der kopfartige Abschnitt setzt sich nicht mehr so scharf gegen den halsartigen Theil ab. Sehr instruktiv ist das Stadium der Fig. 22, auf welchem wir beide Zahnformen gleichzeitig vorfinden. Hier besitzen nur die fünf vordersten, also ältesten Zähne die eigenthümliche, plumpe Jugendgestalt, während die hinteren bereits die für *Paludina* charakteristische schlanke, stäbchenförmige Gestalt zeigen. Die drei mittleren Zähne sind als Übergangsformen aufzufassen, da ihre freien Enden noch eine deutliche Verdickung tragen.

In keinem der eben behandelten Fälle sind die jungen Zähne durch eine Begrenzungslinie von der unteren dunkel gefärbten Partie, die wir als die Basalmembran betrachtet haben, abgesetzt. Diese Thatsache spricht ihrerseits wieder dafür, diese ganze dunkle Schicht als Basalmembran anzusehen. Wäre sie nämlich nicht die Basalmembran, so müsste nothwendigerweise eine andere Membran vorhanden sein, der die Zähne aufsäßen, die also als Basalmembran funktionirte. Eine solche ist aber nicht vorhanden.

Suchen wir nun für die Thatsache, dass *Paludina* zwei vollständig verschiedene Zahnformen in ihrer Embryonalentwicklung besitzt, bei den Pulmonaten eine Analogie, so finden wir dieselbe Erscheinung auch thatsächlich bei jenen wieder, allerdings bei Weitem nicht so ausgeprägt wie hier. Wir haben früher gesehen, dass die ersten Zähne der Pulmonaten, meistens allerdings nur die beiden ersten, sich von den späteren unterscheiden, indem sie noch nicht die volle Größe und die charakte-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ristische Hakenform besitzen. Auch Rottmann fand bei den Cephalopoden die zuerst gebildeten Zähne von plumperer Form. Für diese Erscheinung lässt sich jedoch die einfache Erklärung geben, dass die Odontoblasten bei Beginn ihrer sekretorischen Thätigkeit noch nicht ihre volle Leistungsfähigkeit erlangt haben. Diese Erklärung ist bei *Paludina* nicht zulässig, da hier die Odontoblasten zu den ersten Zähnen bereits recht bedeutende Substanzmengen liefern. Wir können hier nur erkennen, dass nicht sämmtliche Odontoblasten in Aktion treten, oder vielmehr, dass noch bedeutend weniger Odontoblasten vorhanden sind als in den späteren Stadien. Wir finden nämlich, dass stets nur so weit, als die Zähne reichen, das Plasma der sie liefernden Zellen dunkel gefärbt ist, eine Eigenschaft, die wir, neben dem Chromatinreichthum ihrer Kerne für ein charakteristisches Kennzeichen der Odontoblasten ansehen müssen. Wenn nun auch nur verhältnismäßig wenig Zellen sekretorisch thätig sind, so ist doch ihre Sekretion eine ganz bedeutende, so dass wir ein kompaktes Sekretionsprodukt erhalten.

Wollen wir die Bildung der ersten Zähne näher verfolgen, so betrachten wir am besten die Figuren in der Reihenfolge 18, 21, 20. Bei Fig. 18 ist nur eine Aufbiegung der Basalmembran zu erkennen, die ich wie gesagt als Andeutung für die Bildung des ersten Zahns ansehen möchte, da ich dieselbe in anderer Weise niemals beobachten konnte. Fig. 21 zeigt den jüngsten Zahn etwas weiter ausgebildet. Besonders auffallend ist auf diesem Stadium der Zahnbildung der Zwischenraum zwischen Zahn und Polster am unteren Theil des noch aufliegenden Zahns. Die unteren Odontoblasten haben also bereits ihre Sekretion eingestellt, während eine solche am oberen Theil des Zahns noch weiterhin stattfindet. Auf diese Weise kommt die Bildung des dünnen Halses und des dickeren Kopfes zu Stande. In Fig. 20 ist der letzte Zahn bereits fertig ausgebildet und steht dicht vor dem Abheben vom Polster. Hier ist der Zwischenraum zwischen Zahn und Polster noch größer geworden, indem immer mehr Odontoblasten die Sekretion eingestellt haben, während die oberen Odontoblasten den Zahn fertig stellten. Bei Fig. 19 ist nun der Zahn vom Polster abgehoben, und es hat bereits die Anlage zu dem neuen Zahn stattgefunden. Während nun bisher die Zähne nur die plumpe Gestalt zeigten, besitzen in Fig. 21 die letzten Zähne bereits die Tendenz, sich mehr in die Länge zu strecken, aber auch hier ist noch eine Trennung in Hals und Kopf zu erkennen. In Fig. 22 sehen wir nun den allmählichen Übergang der Zähne von plumper Gestalt zu solchen von schlanker Form, indem nur die vier ersten Zähne die eigentliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

plumpe und gedrungene Gestalt aufweisen. Zahn 5 ist bereits bedeutend länger, zeigt auch nur eine geringe Verdickung des Kopfendes. Noch deutlichere Übergangsformen sind sodann die nächsten drei Zähne, die nur noch schwach verdickte Enden haben, während bei den hierauf folgenden überhaupt nicht mehr Kopf und Hals unterschieden werden kann.

Unterwerfen wir nun noch die Zähne in Fig. 21 unter einander einer vergleichenden Betrachtung, so fällt uns auf, dass die vordersten Zähne, so weit sie vollständig von dem oberen Epithel umgeben sind, eine eigenthümlich gekrümmte Lage einnehmen, während die hinteren, so weit sie in das Lumen der Tasche frei hineinragen, eine aufrechte Stellung zeigen. Diese Lageänderung muss also erst im weiteren Verlauf der Radulaentwicklung erfolgt sein und ist wahrscheinlich eine Folge des Drucks, den die umgebenden Epithelzellen auf die Zähne ausüben. Am deutlichsten veranschaulicht uns dies der drittletzte Zahn, der eben gerade an das obere Epithel stößt und auch schon eine kleine Lageverschiebung erkennen lässt. Dieselbe gekrümmte Lage nehmen die ersten Zähne auch in Fig. 22 ein, in der sie ebenfalls vollständig von den Epithelzellen eingeschlossen sind.

Der Einfluss der oberen Epithelzellen auf die Lage der Zähne führt uns andererseits auch weiter auf das Verhältnis dieser Zellen zu der Radula im Ganzen. In den Figg. 17—19 ist der Rand des oberen Epithels vollkommen glatt und zeigt keinerlei Ausbuchtungen, die erst in Fig. 20 auftreten. Hier treten dieselben im hinteren Theil der Tasche nur theilweise in die Zwischenräume der Zähne ein, dabei stets zwei Zähne berührend, weiter vorn füllen sie dagegen die Zwischenräume vollständig aus und reichen bis auf die Basalmembran. Niemals aber finden wir an diesen Zellfortsätzen eine so unregelmäßige Begrenzung, wie wir sie bei Bloch abgebildet sehen, auch kann nicht davon die Rede sein, dass sie, wie Bloch behauptet, nur die Rückenseiten der Zähne berührten, ihre Vorderseiten dagegen frei ließen. Übrigens kann ich auch bei *Paludina* den zwischen die Zähne eindringenden Zellkomplexen keinen Einfluss auf die Zahnbildung zuschreiben, denn stets zeigen die Zähne, wenn sie schon weiter nach vorn gerückt sind, dieselbe Gestalt, die sie bereits bei dem Abheben vom Odontoblastenpolster besaßen, und sind immer von dem scharfen, den Zahnrücken bildenden Kontour begrenzt. Es sind also nach meinen Beobachtungen auch bei *Paludina* die Zähne beim Abheben vom Polster bereits vollständig ausgebildet und unterliegen keiner weiteren Substanzauflagerung seitens der oberen Epithelzellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entstehung der Längsreihen der Radula bei den Gastropoden.

Wie ich bereits früher bei der Schilderung der Zahnbildung von *Planorbis* und *Limnaeus* bemerkte, wiesen meine Befunde betreffs der Entstehung der Längsreihen der Radula eine Differenz auf zu den von Rottmann für die Cephalopoden gemachten Angaben. Dasselbe gilt für die Angaben seiner Vorgänger, die sich mit der Radulabildung beschäftigten. So soll nach Troschel, Joyeux-Laffuie und Rottmann, bei Gastropoden sowohl als bei Cephalopoden, die unpaare Mittelreihe zuerst angelegt werden, der sich dann die paarigen Seitenreihen anschließen sollen. F. Wiegmann dagegen gelangte bei seinen Untersuchungen an Totalpräparaten der Radula von Pulmonaten-Embryonen, die er durch Behandlung mit Kalilauge gewann, zu dem Resultat, dass zuerst eine Anzahl paariger Seitenreihen angelegt werde und dann erst die Mittelreihe, die sich zwischen dieselben einschiebe.

Schon an den Sagittalschnitten der Pulmonaten-Embryonen war ich, noch ehe ich die alten Angaben von Wiegmann kannte, zu denselben Resultaten gelangt, indem ich auf den Präparaten, die nur wenige Zähne besaßen, stets zwei gleiche Bilder fand. Dasselbe gilt auch für *Paludina*, worauf ich bereits p. 626 hinwies. Da bisher noch keine Querschnitte von Gastropoden-Embryonen auf diese Verhältnisse hin genauer untersucht waren, habe ich eine größere Anzahl von Querschnittsserien angefertigt und an ihnen diese Verhältnisse eingehend studirt. Das Resultat dieser Untersuchung stimmte vollkommen mit dem an den Sagittalschnitten gewonnenen überein.

Als hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt diente mir hierbei *Paludina vivipara*, während ich *Planorbis* und andere Pulmonaten nur vergleichsweise heranzog.

Die Figg. 23 und 24 sind Schnitte durch die Radulatasche eines jungen *Paludina*-Embryos, der im Alter ungefähr demjenigen des Sagittalschnitts von Fig. 17 entspricht. In Fig. 23 ist der Schnitt durch die hintere Partie der Tasche geführt, wo die Basalmembran von beträchtlicher Dicke am Grunde des Lumens liegt, während der Schnitt von Fig. 24 mehr durch die vordere Taschenpartie geführt ist. Die Stärke der Basalmembran hat hier schon etwas abgenommen, und das obere Epithel reicht bis an die Membran heran, die hier viel stärker rinnenförmig aufgebogen ist als im hinteren Theil. Wie auch schon bei Beschreibung der Sagittalschnitte erwähnt wurde, unterscheiden sich beide Theile der Basalmembran auch noch dadurch,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass ihr hinterer, im Lumen liegender Theil einen intensiv gefärbten Kontour besitzt (Fig. 23), der dem vorderen Theil fehlt (Fig. 24). Ein etwas älteres Stadium zeigt Fig. 25, die ungefähr dem Sagittalschnitt der Fig. 18 entspricht. Wie ein Vergleich mit den vorhergehenden und folgenden Schnitten desselben Präparats ergiebt, haben wir es hier mit den jüngsten Zähnen zu thun. Die Basalmembran ist auch hier von bedeutender Dicke und trägt jederseits eine starke, unregelmäßige Anschwellung, die von dem scharfen Kontour begrenzt wird. Es handelt sich hier um die Anlage der ersten Zähne zweier Seitenreihen. Nunmehr folgen die von einem und demselben Embryo angefertigten Figg. 26—29. Der Embryo entspricht im Alter dem des Sagittalschnitts von Fig. 22, bei dem also bereits beide Zahnformen vorhanden sind. In Fig. 26, dem vordersten dieser vier Schnitte, sehen wir nur zwei Zähne. Fig. 27 zeigt uns deren sechs, ohne dass aber bisher etwas von einem unpaaren Mittelzahn zu bemerken wäre. Diesen finden wir erst in Fig. 28. Während nun in den drei letzten Figuren die Zähne noch die eigenthümliche Jugendform besitzen, ist in Fig. 29 die Gegend der Übergangsformen getroffen. Hier sind nur die beiden äußersten Zähne noch von plumper und gedrungener Gestalt, die übrigen sind schon mehr in die Länge gestreckt, besitzen aber noch ein dickes Kopfende. Der Zahn rechts neben dem Mittelzahn weist sogar schon die definitive stäbchenförmige Gestalt auf, wie wir sie dann auf älteren Stadien nur noch allein antreffen. Auf allen Schnitten, so weit sie nicht der hintersten Taschenpartie entstammen, finden wir das Taschenlumen vollständig verdrängt. Überall treten hier die oberen Epithelzellen zwischen die Zähne und erfüllen deren Zwischenräume vollständig bis zur Basalmembran.

Wir erkennen nun aus den eben erläuterten Bildern, dass thatsächlich zuerst die Bildung von Seitenreihen stattfindet, in diesem Fall von drei Paaren, bevor die Mittelreihe angelegt wird, die sich dann dazwischen schiebt. Zweitens ersehen wir, dass alle sieben Längsreihen, die *Paludina* besitzt, bereits sehr frühzeitig angelegt werden, so dass in diesem Fall keine Längsreihen mehr während der postembryonalen Entwicklung hinzukommen.

Bei den Pulmonaten, die wir nun betrachten wollen, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Figg. 30—32 sind Schnitte von *Planorbis corneus*, Fig. 33 von *Helix nemoralis*. Fig. 30 zeigt uns zwei auf der dünnen leicht rinnenförmig aufgebogenen Basalmembran aufsitzende Zähne, während in Fig. 31 seitlich noch die Anlage von je einem neuen Zahn zu erkennen ist. Einen Mittelzahn finden wir erst in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 32, auf der bereits im Ganzen sieben Zähne vorhanden sind, drei Seitenpaare und der unpaare mittlere Zahn. Die Zähne besitzen hier noch eine einfache hakenförmige Gestalt. Anders im Stadium der Fig. 33, die von einem Embryo von *Helix nemoralis* stammt, und auf der wir bereits eine stattliche Anzahl von Zähnen antreffen. Sie unterscheiden sich von den jüngeren Zähnen dadurch, dass sie mehrzackig geworden sind.

Bei den Pulmonaten treten die oberen Epithelzellen ebenfalls bis an die Basalmembran heran und lassen, im Gegensatz zu *Paludina*, nicht einmal im hinteren Taschenende ein Lumen frei.

Da die Pulmonaten, wie wir bereits früher auf p. 620 gesehen haben, eine ganz beträchtliche Anzahl von Längsreihen besitzen, so ist es von vorn herein ausgeschlossen, dass diese bereits alle während der Embryonalentwicklung angelegt werden können. Es werden also bei ihnen auch nach dem Verlassen der Eier noch neue Längsreihen gebildet. Auf jeden Fall steht es aber auch hier fest, dass die Mittelreihe nicht zuerst angelegt wird.

Haben wir nun so bereits an den Sagittalschnitten, erst recht aber an den Querschnitten den Nachweis für eine spätere Anlage der Mittelreihe führen können, so lässt sich dies auch noch an Totalpräparaten der Radula von Embryonen erkennen.

Derartige Untersuchungen an jugendlichen, durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge gewonnenen Reibeplatten wurden schon von F. Wiegmann angestellt. Er wies darauf hin, dass bei jungen Embryonen die Mittelreihe nicht die gleiche Länge besitzt als die ihr zunächst liegenden Seitenreihen, da sie sich nicht bis zur Zungenspitze fortsetzt, sondern schon früher endigt.

Wiegmann gelang es nur, Reibeplatten mit verhältnismäßig zahlreichen Längsreihen zu erhalten, er schreibt hierüber: »Im Hinblick darauf, dass es mir nicht gelang, in dem vorhandenen, allerdings noch immer beschränkten Materiale niedere Entwicklungsstufen der Reibeplatten aufzufinden, muss ich vorläufig annehmen, dass dieselbe gleich mit mehreren Zahnreihen auftritt und sich schnell weiter entwickelt.«

Die jüngsten Stadien, die Wiegmann erhielt, wiesen 15 Längsreihen auf. Nur in der Tabelle für *Helix arbustorum* führt er ein solches mit 12 Längsreihen auf, bei dem er aber trotz der geraden Zahl der Reihen eine Mittelreihe erwähnt. Bei der Betrachtung eines 15reihigen Stadiums von *Limax maximus* finden wir in der ersten Querreihe nur zwei rudimentäre Zähne, die durch eine Lücke von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einander getrennt sind, und die dem ersten Seitenpaar angehören. In der zweiten und dritten Querreihe ist das zweite Längsreihenpaar mit ebenfalls rudimentären Zähnen hinzugekommen, während die beiden entsprechenden Zähne des ersten Paares bereits an Größe und Ausdehnung zugenommen haben. Erst in der vierten Querreihe, in der bereits sieben Zähne vorhanden sind, tritt die Mittelreihe auf. Auch sie beginnt mit einem rudimentären Zahn. Verfasser giebt nun einige Tabellen für das Auftreten der Medianreihe, von denen ich hier nur die für *Limax maximus* wiedergeben möchte:

Die Mittelreihe reicht für Stadien mit

15	Längsreihen	bis	zur	4. Querreihe
15	»	»	»	2. »
31	»	»	»	3. »
33	»	»	»	Spitze
...	»	»	»	»
...	»	»	»	»
...	»	»	»	»
51	»	»	»	4. Querreihe

An den meisten Stadien, bei denen die Mittelreihe bereits bis zur Zungenspitze reichte, konnte Wiegmann keine rudimentären Zähne mehr zu Beginn der einzelnen Längsreihen beobachten. Er nimmt daher an, dass bereits im Ei ein theilweises Abstoßen der ersten Querreihen erfolge.

Um nun zu meinen eigenen diesbezüglichen Untersuchungen zu gelangen, so möchte ich zunächst bemerken, dass es auch mir nicht möglich war, die allerjüngsten Stadien aufzufinden, doch konnte ich wenigstens solche mit nur fünf Längsreihen erhalten. Die Annahme Wiegmann's jedoch, dass die junge Radula sogleich mit einer Anzahl von Zahnreihen auftrete, ist, wie ich an der Hand meiner Querschnitte gezeigt habe, nicht richtig. Dass es ihm sowohl wie mir nicht gelang, bei den Totalpräparaten die jüngsten Stadien zu erhalten, ist wohl allein der Kleinheit dieser Gebilde zuzuschreiben, die schon bei den Stadien mit fünf Reihen eine ganz beträchtliche ist.

Meine beiden Zeichnungen sind nach Präparaten von *Helix nemoralis* (Fig. 34) und *Planorbis corneus* (Fig. 35) angefertigt. Die Fig. 35 stellt ziemlich die ganze Radula eines Embryos von *Planorbis* dar, es fehlen hinten nur wenige Querreihen. Jedenfalls besitzt sie aber überhaupt nur sieben Längsreihen, während die Radula der Fig. 34 deren mehr besitzt, von denen die Figur jedoch nur neun

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeigt, da dieselbe nur den vorderen Theil der Radula darstellt, die weiteren Längsreihen aber erst auf dem fortgelassenen hinteren Theil beginnen. Die Radula der Fig. 35 ist also bedeutend weniger weit entwickelt als die der Fig. 34, was auch daran erkenntlich ist, dass bei ihr die Mittelreihe sich viel weniger weit nach vorn erstreckt als bei jener, und auch die einzelnen Längsreihen mit einer größeren Anzahl rudimentärer Zähne beginnen.

Beachten wir nun in beiden Figuren das Auftreten der Mittelreihe im Vergleich zu der Anzahl der vorhandenen Längsreihen. In Fig. 34 finden wir die beiden ersten Zähne der Mittelreihe, die allerdings nur die Gestalt ganz kleiner Höcker besitzen, in Querreihen mit nur fünf Zähnen. Der dritte Zahn, der bereits die definitive Gestalt der Mittelzähne besitzt, liegt in einer Querreihe mit sieben Zähnen. In Fig. 35 finden wir den ersten Mittelzahn in einer Querreihe mit sechs Zähnen, während der zweite ebenfalls wieder in einer Querreihe mit sieben Zähnen liegt. Dass hier die Querreihe, in der der erste Mittelzahn liegt, nur sechs Zähne aufweist, ist auf den asymmetrischen Bau dieser Radula zurückzuführen, da die rechte Reihe des dritten Seitenpaares bedeutend später angelegt wird als die linke, während sonst gewöhnlich beide zusammengehörigen Reihen gleichzeitig angelegt werden. Wie nun Wiegmann angiebt, und auch ich bei der Untersuchung der Querschnitte fand (vgl. p. 640 u. 641), tritt die Mittelreihe stets zu einer Zeit auf, zu der bereits drei seitliche Paare von Längsreihen vorhanden sind. Auch ist bei den Querschnitten nichts von einem rudimentären Bau der Mittelzähne zu bemerken. Wie sind nun diese Befunde mit den eben angeführten, an Totalpräparaten gewonnenen in Einklang zu bringen? Eine Erklärung lässt sich wohl darin erblicken, dass die ersten Zähne einen rudimentären Bau besitzen, indem sie nur in Gestalt von kleinen Höckern auftreten, die in den Querschnitten wohl nicht getroffen sind. Wir müssen also die bei der Untersuchung der Querschnitte aufgestellte Regel, dass die Mittelreihe stets zu einer Zeit auftritt, zu der bereits drei seitliche Längsreihenpaare vorhanden sind, dahin modificiren, dass die ersten Mittelzähne mit definitiver Gestalt zu einer Zeit zu finden sind, zu der bereits drei Seitenreihenpaare vorhanden sind, während die ersten, rudimentären Zähne schon etwas früher auftreten können.

Untersuchen wir nun noch die einzelnen Längsreihen der beiden Figuren in Bezug auf die Gestalt ihrer Zähne, so finden wir in Fig. 35 in der rechten Reihe des ersten Seitenpaares eine Zahnanlage ohne jeden Haken, die neun folgenden Zähne beider Reihen besitzen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur einen Haken, während vom zehnten Zahn an ein zweiter Haken auftritt. Da nun, wie Fig. 36 zeigt, die Zähne neben dem Mittelzahn bei *Planorbis* drei Zacken besitzen, so muss die Anlage dieses dritten Hakens später erfolgen. Bei dem zweiten Reihenpaar finden wir je sechs hakenlose Zahnanlagen, während vom siebenten bis zum zehnten Zahn ein Haken auftritt und vom elften Zahn an Zähne mit zwei Zacken sich finden. Die linke Reihe des dritten Reihenpaares besitzt überhaupt nur hakenlose Anlagen, während in der rechten Reihe auch einzackige Zähne anzutreffen sind. Etwas weniger deutlich sind diese Verhältnisse in Fig. 34. Suchen wir nun noch eine Erklärung dafür, dass in dem ersten Längsreihenpaar von Fig. 35 nur eine hakenlose Zahnanlage zu finden ist, während bei den anderen Längsreihen deren eine größere Anzahl vorhanden ist, so müssen wir annehmen, wie schon Wiegmann angiebt, dass auch das erste Längsreihenpaar früher deren mehr besessen hat, diese aber verloren gegangen sind, so dass also schon im Ei ein Abstoßen der vorderen Theile der Radula stattfinden muss. Auf dieselbe Weise dürfte auch die geringe Zahl der rudimentären Zähne in Fig. 34 zu erklären sein. Bei Stadien, bei denen die Mittelreihe bereits bis zur Zungenspitze reicht, finden wir in den ersten Seitenreihen überhaupt keine rudimentären Zähne mehr.

Nach dieser Darstellung kann also kein Zweifel mehr darüber herrschen, dass bei den Gastropoden die Mittelreihe erst verhältnismäßig spät angelegt wird. Da andererseits die Bilder Rottmann's die Möglichkeit einer Täuschung ausschließen, so müssen wir für die Cephalopoden annehmen, dass die Mittelreihe zuerst gebildet wird. Wir finden somit einen wesentlichen Unterschied in der Bildung der Radula bei Gastropoden und Cephalopoden, während im Übrigen in der Bildung der Zähne eine weitgehende Übereinstimmung herrscht.

Verlagerung und Ersatz der Zähne.

Es bleibt mir nun zum Schlusse noch übrig, auf Verlagerung und Ersatz der Zähne einzugehen, eine Frage, die auch schon die älteren Autoren beschäftigt hat. Es ist dies bei der ganzen Radulabildung zweifellos die am schwersten zu beantwortende Frage; leider ist man dabei fast ausschließlich auf theoretische Erwägungen angewiesen. Jedenfalls ist ein zwingender Beweis bisher für keine der aufgestellten Hypothesen erbracht worden. Ich muss dieselben zunächst kurz charakterisiren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sehr eigenthümlich klingt heute die Annahme Semper's, dass die Radula periodischen Häutungen unterliege, und dass nur während dieser eine Größenzunahme möglich sei. Dieser Erklärungsversuch hatte so wenig für sich, dass er alsbald von den nachfolgenden Autoren als zu unwahrscheinlich übergangen wurde.

Kölliker führt das Vorrücken der Radula zurück auf den Druck der umgebenden Muskelmasse, sowie auf zerrende Fressbewegungen. Auch diese Annahme ist wohl kaum zu halten. Schon Rössler hat bezweifelt, dass bei der großen Entfernung der Radulabildungsstätte von der Stelle, von der die Fressbewegung ausgeht, sich deren Wirkung bis zum hintersten Radulaende fortpflanzen könnte. Mindestens aber wäre meiner Meinung nach bei dieser Art der Fortbewegung der Radula ein unregelmäßiger Bau derselben zu erwarten. Nehmen wir nämlich eine stete,oder doch wenigstens in regelmäßigen Intervallen erfolgende sekretorische Thätigkeit der Odontoblasten an, so müsste in den Fällen, in denen ein Vorrücken der Radula nicht stattfindet, der jüngste, noch aufliegende Zahn, da er der Sekretion längere Zeit lang unterliegt, von weit bedeutenderer Größe sein als die Zähne, die nicht während einer solchen Ruhepause entstehen. Da aber in Wirklichkeit derartige Unregelmäßigkeiten im Bau nicht vorkommen, so dürfte man den Odontoblasten keine stetige oder periodische Thätigkeit zuschreiben. Man wäre vielmehr zu der Annahme gezwungen, dass die Odontoblasten nur dann secerniren, wenn sie in Folge der Fressbewegungen von den bisher auf ihnen ruhenden Chitinmassen befreit würden. Aber auch in diesem Falle wären Unregelmäßigkeiten unausbleiblich, da ja die Fressbewegungen selbst kaum stets regelmäßig erfolgen dürften, ganz abgesehen von dem Gezwungenen der ganzen Annahme.

Weit mehr Wahrscheinlichkeit als die vorherigen Ansichten besitzt diejenige von Troschel. Er nimmt an, dass die Radula nur in Folge von hinten her erfolgender Neubildung der Zähne nach vorn geschoben werde, wobei sie leicht über das basale Epithel, oder vielmehr über die von ihm ausgeschiedene Subradularmembran hinweggleite. Gegen diese Annahme spricht nur die geforderte vollkommene Unabhängigkeit von Radula und Subradularmembran, die in Wirklichkeit nicht vorhanden ist.

Wir kommen nun zu den Ansichten der modernen Autoren Rücker, Rössler, Bloch und Rottmann. Allen diesen ist gemeinsam, dass sie das Vorrücken der Radula mit dem Wachsthum der sie umgebenden und auch erzeugenden Geweben in unmittelbaren Zusammenhang bringen. Rücker modificirt allerdings diese Angabe dahin, dass das durch die Gewebe so verursachte Vorrücken keineswegs genüge, um die thatsächliche Vorwärtsbewegung zu erklären. Die Hauptrolle spielt nach ihm vielmehr die Muskulatur im oberen Epithel des vorderen Theils der Radulatasche, die sich an die von Rücker und Rössler erwähnten cuticularen Zapfen zwischen den Zähnen ansetzen. Bei Rössler spielen diese »Sperrhaken« mit ihrer Muskulatur nur eine untergeordnete Rolle bei der Bewegung der Radula, die Hauptrolle kommt vielmehr thatsächlich dem umgebenden Gewebe zu. Rottmann weist eine Betheiligung von Muskulatur vollständig von der Hand, und zwar desshalb weil bei seinen Embryonen die von Rücker und Rössler erwähnten cuticularen Sperrhaken, die jenen als Insertionsstellen dienen sollen, nicht vorkommen.

Eben so wie über das Vorrücken der Radula verschiedene Ansichten herrschen, so sind auch über die Dauer der sekretorischen Thätigkeit der Odontoblasten die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Meinungen getheilt. So nimmt Rössler an, dass dasselbe Odontoblastenpolster die sämmtlichen Zähne einer Längsreihe bilde. Ihm hält Bloch entgegen, dass man sich dann erstens nicht erklären könne, wie dieselben Odontoblasten später größere Zähne bilden könnten als Anfangs und zweitens, dass trotz reichlicher Sekretion keine Erschöpfung der Zellen eintrete, diese vielmehr noch an Größe zunähmen.

Die übrigen Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, nämlich Rücker, Bloch und Rottmann, nehmen einen Ersatz der Odontoblasten durch Zellen aus der hinter den Odontoblasten gelegenen Zellenmasse an. Dabei entscheidet sich Bloch dafür, dass ein Ersatz der Odontoblasten erst nach mehrmaliger Sekretion stattfinde, während die beiden andern Autoren den Odontoblasten nur eine einmalige Sekretion zuschreiben. Rottmann schreibt: »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 Gestalt 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.« Der letzten Bemerkung Rottmann's kann ich mich, sowohl nach meinen Befunden bei *Paludina vivipara* als auch nach denen an Pulmonaten vollkommen anschließen.

Auf Grund vorstehender Darstellung ergiebt sich also als wahrscheinlichste Hypothese die von Rottmann vertretene, dass ein Vorschieben der Radula nach vorn und ein Vorrücken der Zähne allein auf das Fortrücken der sie erzeugenden Zellen, der Odontoblasten, zurückzuführen ist, und dass die Odontoblasten regelmäßig nach einmaliger Sekretion durch frische ersetzt werden.

Bei meinen Untersuchungen an den Embryonen von Pulmonaten und *Paludina* gelangte ich zu demselben Resultat, ohne jedoch einen direkten und sicheren Beweis führen zu können. Auch für mich waren hierbei die oben angeführten theoretischen Erwägungen maßgebend. Eine Bestätigung für die Richtigkeit der Hypothese gewann ich erst durch das Studium der Pteropoden, bei denen Herr Dr. Meisenheimer gelegentlich seiner Untersuchungen an den Pteropoden der »Deutschen Tiefseeexpedition« bei einigen seltenen Objekten (*Spongiobranchaea australis*) interessante Verhältnisse der Radulabildung aufgefunden und mir dieselben freundlichst überlassen hatte.

Es standen mir zur Untersuchung dieser Verhältnisse bei den Pteropoden im Ganzen nur vier Präparate von ausgewachsenen Thieren zur Verfügung, zwei von *Spongiobranchaea australis* und zwei von *Pneumonoderma mediterraneum*, welche Gattung ich ebenfalls (an Material aus Neapel) vergleichsweise studiren konnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Zahnbildung selbst habe ich nicht genauer verfolgt, da hierzu das Material nicht ausreichte, doch scheint sie mir, so viel ich beobachten konnte, eben so wie bei den übrigen, hier besprochenen Formen zu verlaufen.

Fig. 38 stellt einen Sagittalschnitt durch die Radulatasche von *Spongiobranchaea* dar, auf dem allerdings die Zähne leider nur angeschnitten sind, so dass wir von ihnen nur die Fußplatten, verbunden durch eine dünne Membran, und Theile der Zahnspitzen sehen. Die Gestalt der Zähne selbst entspricht aber fast vollständig derjenigen von *Pneumonoderma*, wie sie in Fig. 39 dargestellt wurde.

In beiden Bildern, ganz besonders aber bei *Spongiobranchaea* (Fig. 38), hebt sich das Odontoblastenpolster scharf von dem übrigen Epithel ab. Man sieht, dass sich auch bei den Pteropoden die Odontoblasten von den gewöhnlichen Epithelzellen durch bedeutendere Größe, namentlich aber durch ihre größeren Kerne unterscheiden. Im Gegensatz zu den Pulmonaten (vgl. oben p. 622 und Figg. 2, 3, 4, 5, 10, 11, 13, 16) weisen die Kerne der Odontoblasten gerade einen größeren Chromatinreichthum auf. Die einzelnen Chromatinkörner sind verhältnismäßig groß und liegen ziemlich dicht an einander. Auch ist im Gegensatz zu den Pulmonaten das Plasma der Odontoblasten viel dunkler gefärbt als das der Epithelzellen, namentlich als der des basalen Epithels, während das Plasma der Zellen der umfangreichen dorsal gelagerten Zellenmasse ebenfalls dunkel gefärbt ist und sich von dem übrigen Theil des oberen Epithels absetzt. Auffällig ist nun in beiden Figuren das Verhalten der letzten Zelle des Polsters, die sich weit in das erste Polster des basalen Epithels hinein erstreckt und in Fig. 39 sogar den größten Theil dieses Polsters ausfüllt. Dass man sie trotzdem noch als Odontoblasten ansprechen muss, schließe ich daraus, dass sie wie diese dunkleres Plasma und einen chromatinreichen Kern von bedeutender Größe besitzt. Diese Zelle würde somit mit der »hakenförmigen Zelle« des Odontoblastenpolsters in Fig. 16 übereinstimmen, der nach Rössler die Bildung der Basalmembran zukommen soll. Namentlich das Odontoblastenpolster in Fig. 38 weist eine große Ähnlichkeit mit demjenigen von Fig. 16 auf.

Als für meine Betrachtungen am wichtigsten erscheint mir an beiden Bildern das eigenthümliche Verhalten des basalen Epithels. Während meines Wissens bei allen übrigen bisher darauf hin untersuchten Formen, Cephalopoden sowohl als Gastropoden, das basale Epithel ein einheitliches Epithel mit vollständig glatter Oberfläche darstellt, finden wir es bei den Pteropoden in lauter einzelne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Polster zertheilt, so dass seine Oberfläche einen wellenförmigen Eindruck hervorruft. Ein ähnliches Verhalten könnte möglicherweise auch bei den Opisthobranchiern vorliegen. Aus den Figg. 8, 10 und 11 der Rössler'schen Arbeit scheint hervorzugehen, dass hier das basale Epithel nicht mehr eine glatte Oberfläche besitzt, sondern vielmehr einen welligen Verlauf zeigt, worauf jedoch Rössler nicht besonders aufmerksam macht, und was ich, da ich die Objekte nicht selbst untersucht habe, nicht bestimmt behaupten kann. Die Ähnlichkeit dieser Verhältnisse bei Pteropoden und Opisthobranchiern ist um so interessanter, da beide Gruppen in näheren systematischen Beziehungen zu einander stehen.

Was nun speciell das Vorrücken der Radula betrifft, so ist es von vorn herein ausgeschlossen, dass die Annahme Troschel's auf die Pteropoden anwendbar sei. Ein Hingleiten der Radula, die sich vollkommen der welligen Oberfläche des basalen Epithels anschmiegt, über dieses erscheint hier recht wenig annehmbar, vielmehr hat man hier durchaus den Eindruck, dass die betreffenden Radulapartien zu den darunter liegenden Zellenpolstern gehören, und dass diese zugleich mit ihnen vorrücken. Die einzelnen Polster des basalen Epithels erscheinen alsdann als lauter ausgenutzte Odontoblastenpolster. Da hier sicher das ganze Polster auf einmal vorrückt, so ist es andererseits auch klar, dass die Odontoblasten nur zu einmaliger Sekretion gelangen.

Es scheint allerdings zunächst etwas unglaublich, dass Zellen mit so großen Kernen, wie sie die Odontoblasten aufweisen, in solche mit bedeutend kleineren Kernen übergehen sollen. Betrachten wir jedoch Fig. 39, in der die vier ersten Odontoblastenkerne sich von dem fünften durch eine sehr bedeutende Größendifferenz unterscheiden, so scheint ein Übergang von den Odontoblasten zu den basalen Epithelzellen keineswegs mehr so unmöglich zu sein. Bemerkenswerth ist fernerhin, dass in den Fällen, wie Fig. 39 einen darstellt, bei denen also die ersten Odontoblasten sich durch bedeutend kleinere Kerne von dem letzten unterscheiden, jedesmal der jüngste Zahn bereits fertig ausgebildet und von dem Polster abgehoben war, während bei Bildern, in denen der jüngste Zahn noch aufliegt, sämmtliche Odontoblastenkerne fast genau die gleiche Größe aufweisen. Es liegt also der Gedanke sehr nahe, dass thatsächlich bei der Bildung der Zähne die Odontoblasten verbraucht werden und durch Erschöpfung allmählich in die niederen basalen Epithelzellen übergehen.

Die Frage, woher der Ersatz der Odontoblasten beschafft wird,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beantworten die Autoren, die einen solchen Ersatz annehmen, ziemlich übereinstimmend dahin, dass die neuen Odontoblasten nur von der hinter den Odontoblasten gelegenen umfangreichen Zellenmasse geliefert werden können, indem die Zellen stark wachsen, und ihre Kerne an Größe bedeutend zunehmen. Dass wirklich der Ersatz in dieser Weise erfolgt und eine Größenzunahme der Kerne stattfindet, lässt sich in beiden Figuren (38 und 39) an der den Odontoblasten am nächsten gelegenen Zelle, bezw. an ihrem Kerne erkennen, der die übrigen Zellkerne des oberen Epithels an Größe bei Weitem übertrifft.

Wollen wir die betreffenden Verhältnisse der Pteropoden mit denen der übrigen Gastropoden vergleichen, so bieten sich zunächst die Pulmonaten zur Vergleichung dar, da bei ihnen, in Folge des ebenfalls scharf gesonderten Odontoblastenpolsters, die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei den Pteropoden. Um zu beweisen, dass auch bei den Pulmonaten, wie übrigens auch bei *Paludina*, die Radula nur gemeinsam mit den sie erzeugenden Zellen nach vorn rückt, benutzen wir am besten den Hinweis Bloch's, dass ein derartiges Vorrücken auch schon bei den Embryonen stattfindet. Von Seiten Bloch's war dieser Einwurf allein gegen Kölliker gerichtet, dessen Erklärungsversuch hier vollkommen versagt, da bei Embryonen nicht von zerrenden Fressbewegungen die Rede sein kann. Aber auch gegen die Annahme Rössler's und Rücker's spricht dieses Verhalten, wie schon Rottmann hervorhob. Nach der Annahme dieser beiden Autoren sollen ja die cuticularen Sperrhaken in der vorderen Partie des oberen Epithels vermittels der an ihnen festsitzenden Muskeln bei dem Vorschieben der Radula mit thätig sein. Nun konnten aber weder Rottmann noch Bloch bei den von ihnen untersuchten Embryonen etwas von diesen cuticularen Sperrhaken bemerken. Auch mir war dies weder bei den Pulmonaten noch bei *Paludina* möglich. Bei solchen Embryonen, bei denen die Zähne noch nicht die ganze Tasche ausfüllen, ist ihr Vorkommen übrigens von vorn herein ausgeschlossen, denn nach Rössler sollen sie ja erst dann von den oberen Epithelzellen ausgeschieden werden, nachdem diese die Zähne vollständig fertig gebildet hätten. Weiterhin kommt aber nach den übereinstimmenden Befunden von Rottmann und mir den oberen Epithelzellen überhaupt keine sekretorische Thätigkeit zu, also können sie auch gar nicht derartige Sperrhaken ausscheiden, die dann ihrerseits wieder irgend einen Einfluss auf die Bewegung der Radula ausüben könnten. Also müssen wir auch bei den Pulmonaten und *Paludina* ein Vorrücken der Radula nur in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verbindung mit den Odontoblasten annehmen und in Folge dessen auch hier einen fortwährenden Ersatz der verbrauchten Odontoblasten.

Es fragt sich nun, ob bei diesem Ersatz der Odontoblasten sogleich das ganze Polster auf einmal ersetzt wird, oder ob dies zellenweise geschieht, wie dies einige Bilder von Rössler und Rücker zu zeigen scheinen. So finden wir bei Rössler in Fig. 6 vor der Zelle δ noch eine weitere Zelle mit hellem Plasma und großem runden Kern, die sich in nichts von den Odontoblasten unterscheidet. Dieselbe Zelle finden wir bei Rücker in den Figg. 4, 5, 6; es ist hier die Zelle ε. Wie schon Rössler richtig bemerkt, hat Rücker zwischen β und γ eine Zelle β' übersehen, da die hakenförmige Zelle δ stets die fünfte ist. Demnach ist ε stets die sechste Zelle, die Rücker auch ohne Weiteres als Odontoblasten anspricht. In seiner Fig. 6 finden wir sogar noch vor ε eine eben solche, also eine weitere vor der hakenförmigen Zelle, so dass vor dieser zwei Zellen liegen und somit sieben größere Zellen vorhanden wären. Dass Rössler sich dagegen sträubt, diese Zellen als Odontoblasten anzuerkennen, ist wohl so zu erklären, dass er der hakenförmigen Zelle die Aufgabe zuschreibt, die Basalmembran zu liefern, vor ihr also keine weitere an der Bildung der Radula betheiligte Zelle mehr annehmen kann. Da er andererseits auch keinen Ersatz der Odontoblasten zulässt, so kann er das Auftreten einer der Odontoblasten ähnlichen Zelle vor der hakenförmigen Zelle nur durch die Annahme erklären, dass sie durch fortwährende Theilung das ganze basale Epithel liefere, eine kolossale Leistung für diese einzelne Zelle, die ja wohl eben so wenig wie die Odontoblasten ersetzt werden könnte. Bedeutend einfacher ist entschieden die Annahme, dass wir es in dieser Zelle mit einem verbrauchten Odontoblasten zu thun haben, der an Größe schon verloren hat und also im Begriff ist, sich in eine gewöhnliche Epithelzelle umzuwandeln. Es gewinnt somit die Annahme an Wahrscheinlichkeit, dass bei den Pulmonaten nicht das ganze Odontoblastenpolster auf einmal ersetzt wird, sondern dass der Ersatz zellenweise vor sich geht.

Eben so möchte ich auch für *Paludina* annehmen, dass nicht das ganze Odontoblastenpolster auf einmal ersetzt werde, weniger weil, wie Bloch angiebt, die Größendifferenzen zwischen Odontoblasten und Epithelzellen zu groß wären, sondern weil mir die Zahl der zu ersetzenden Zellen zu groß zu sein scheint.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) Die Radulatasche entsteht als Ausstülpung des ektodermalen Vorderdarms und besitzt zunächst eine weite Mündung, sich nach hinten allmählich verjüngend. Durch allmähliches Aneinanderlegen der Ränder von der Taschenmündung her wird ihr Lumen langsam verdrängt, bei den Pulmonaten vollständig (Figg. 1—6), bei *Paludina* bis auf einen kleinen Überrest (Figg. 17, 21, 23 und 25).

2) Noch bevor das Lumen vollständig verdrängt ist, findet die Ausscheidung der Basalmembran statt (Figg. 4 und 5). Die Zahnbildung selbst erfolgt bei den Pulmonaten erst dann, wenn die Tasche vollständig geschlossen ist (Figg. 6 und 7), während bei *Paludina* auch dann noch ein kleines Lumen vorhanden ist (Fig. 19 ff.).

3) Schon lange bevor die Radula auftritt, finden sich die sie bildenden Zellen, die Odontoblasten, zu einer Zeit, zu der die Tasche noch die weite Öffnung besitzt (Figg. 1—4). Sie werden ursprünglich rein terminal angelegt und erst später allmählich ventral verlagert (Figg. 1—10). Bei *Paludina* ist ihre Lage stets terminal (Figg. 17—22).

4) Die Bildung der Radula wird eingeleitet durch die Ausscheidung der Basalmembran. Trotzdem nun zu dieser Zeit die Odontoblasten schon vorhanden sind, wird sie doch nicht von diesen geliefert, sondern von dem gesammten basalen Epithel (Fig. 4). Bei den Pulmonaten ist die ursprüngliche Basalmembran eine ganz dünne Membran, die erst während der postembryonalen Entwicklung allmählich zu ihrer definitiven Mächtigkeit gelangt (Figg. 4—10 und 13—16). Bei *Paludina* hingegen ist sie Anfangs von auffallender Dicke, um dann im weiteren Verlauf der Radulabildung weit schwächer zu werden (Figg. 17—22).

5) Die Bildung der Zähne selbst erfolgt an dem hinteren Ende der Basalmembran. Man findet auf den Odontoblasten zunächst eine feine Lamelle, Anfangs als direkte Fortsetzung der Basalmembran, die in Folge der weiteren Sekretion allmählich emporgehoben wird und schließlich den eigentlichen Zahnrücken bildet (Figg. 6—9). Als Abschluss der Zahnbildung erfolgt sodann die Ausscheidung einer besonderen Fußplatte.

6) Bei den Pulmonaten sowohl als bei *Paludina* unterscheiden sich die ersten Zähne von den später gebildeten, bei den Pulmonaten jedoch nur in geringem Maße (Figg. 6—8). Sie besitzen hier nur noch nicht die volle Größe und eben so wenig ihre charakteristische Hakenform, bilden vielmehr nur kleine Höcker. Bei *Paludina* jedoch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gehören die Jugendzähne einem ganz anderen Typus an. Während die bisher bekannte Form der Zähne von *Paludina* lange, etwas geschwungene Gebilde darstellt, haben wir es bei den ersten Zähnen mit jungen Gebilden von gedrungener Gestalt zu thun, die an ihrem freien Ende kopfartig verbreitert, an der Basis halsartig eingeschnürt (Figg. 19 bis 22) sind.

7) Das obere Taschenepithel ist Anfangs vollständig glattrandig und sendet erst nach der Bildung von Zähnen Zellkomplexe aus, die in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zähnen eintreten (Figg. 5—10, 19—22). Bei den Pulmonaten werden auf diese Weise sämmtliche Zwischenräume vollständig bis an die Basalmembran ausgefüllt, während bei *Paludina* die Zellkomplexe nur theilweise in die ersten Zwischenräume eindringen. Eine sekretorische Thätigkeit der oberen Epithelzellen und somit eine Betheiligung an dem Aufbau der Zähne findet nirgends statt.

8) Im Gegensatz zu den Cephalopoden beginnt die Radulabildung bei den Gastropoden nicht mit der Anlage der unpaaren Medianreihe, sondern mit einer Anzahl paariger Seitenreihen (Figg. 25—32, 34 und 35). Die Mittelreihe tritt mit ihren ersten definitiv ausgebildeten Zähnen stets gleichzeitig mit dem dritten Seitenpaar auf, während ihre ersten rudimentären Zähne bereits etwas früher auftreten können Bei *Paludina* finden wir überhaupt nur sieben Längsreihen, während es deren bei den Pulmonaten eine große Anzahl giebt. Es tritt also bei *Paludina* im Verlauf der postembryonalen Entwicklung keine weitere Vermehrung der Längsreihen auf, was bei den Pulmonaten jedoch der Fall ist.

9) Die Vorwärtsbewegung der embryonalen Radula tritt, unabhängig von einem besonderen Bewegungsmechanismus, nur im Zusammenhang mit dem Vorrücken der sie erzeugenden Odontoblasten ein (Figg. 38 und 39). Die Odontoblasten verwandeln sich dabei allmählich in die niedrigen Epithelzellen und werden ihrerseits durch Zellen aus der kompakten Zellenmasse hinter den Odontoblasten ersetzt.

Marburg, im Januar 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteraturverzeichnis.

1. J. Bloch, Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXXI.
2. H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. Abth. 2. Malacozoa.
3. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.
4. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. III. Lieferung 1. Mollusken. 1900.
5. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. 2. Theil. Larvenperiode. Diese Zeitschrift Bd. LXIII. 1898.
6. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morpholog. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
7. R. Rössler, Die Bildung der Radula bei cephalophoren Mollusken. Diese Zeitschrift. Bd. XLI. 1885.
8. G. Rottmann, Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 1901.
9. A. Rücker, Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. XXII. Bericht der oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Gießen 1883.
10. F. H. Troschel, Das Gebiss der Schnecken. Bd. I. Berlin 1856.
11. F. Wiegmann, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibplatten und der Kiefer bei den Landschnecken. Jahrbücher der Malakozoologischen Gesellschaft. 3. Jahrgang.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1—16. Sagittalschnitte durch die Radulatasche von Pulmonaten.

Fig. 1—5. Anlage der Radulatasche. Erstes Auftreten der Odontoblasten. *Succinea putris.* Vergr. 730.

Fig. 1. Die Kerne der Odontoblasten unterscheiden sich von denen der Nachbarzellen nur durch ihre kuglige Gestalt.

Fig. 2. Die Kerne der Odontoblasten fallen durch ihre Chromatinarmut auf.

Fig. 3. Nur vier Odontoblasten vorhanden, die Radulatasche beginnt sich zu schließen.

Fig. 4. Vier terminale Odontoblasten. Es ist bereits eine einfache Basalmembran ausgeschieden.

Fig. 5. Fünf etwas ventral verlagerte Odontoblasten.

Fig. 6—10. Bildung der Zähne. *Planorbis corneus.* Vergr. 900.

Fig. 6. Der erste Zahn ist ausgebildet, die Anlage zum zweiten ist schon vorhanden.

Fig. 7. Der zweite Zahn ist ausgebildet und als Anlage des dritten Zahns

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden wir eine feine Lamelle. Der zweite Zahn besitzt bereits die eigenthümliche Zahnform, während der erste Zahn nur einen kleinen Höcker bildet.

Fig. 8. Es sind vier Zähne vorhanden; der vierte liegt vollständig ausgebildet auf dem Polster.

Fig. 9. Die ältesten Zähne sind nicht getroffen. Als Anlage zu einem neuen Zahn finden wir eine dünne Lamelle.

Fig. 10. Die ältesten Zähne sind hier ebenfalls nicht getroffen. Der jüngste Zahn ist schon ziemlich weit entwickelt. Es sind sechs Odontoblasten vorhanden, von denen der äußerste von hakenförmiger Gestalt ist.

Fig. 11. *Helix pomatia.* Vergr. 500. Es sind drei Zähne ausgebildet und als Anlage zum vierten finden wir eine einfache, dünne Lamelle.

Fig. 12—14. *Succinea putris.* Embryonen. Vergr. 660.

Fig. 12. Die Anlage des jüngsten Zahns ist wieder eine dünne Lamelle. Die Zähne besitzen eine einfache hakenförmige Gestalt.

Fig. 13. Die Bildung der jüngsten Zähne ist schon weiter fortgeschritten. Die drei letzten Zähne weisen eine endständige Verdickung auf.

Fig. 14. Mittlere Partie der Radula. Die Spitzen der Zähne sind deutlich gegen den übrigen Theil abgesetzt.

Fig. 15. *Succinea putris.* Ausgewachsenes Thier. Vergr. 500. Mittlere Partie einer Radula. Die Basalmembran ist stark verdickt. Die Zähne gleichen nunmehr im Wesentlichen denen der übrigen Pulmonaten.

Tafel XXXI.

Fig. 16. *Planorbis corneus.* Ausgewachsenes Thier. Vergr. 350. Das Odontoblastenpolster zeigt die typische Gestalt, indem die hakenförmige Zelle vollständig von der mächtigen Basalmembran umfasst wird.

Fig. 17—22. Sagittalschnitte durch die Radulatasche von *Paludina vivipara.* Vergr. 500.

Fig. 17 zeigt eine einfache dicke Basalmembran.

Fig. 18 lässt in der hinteren Aufbiegung der Basalmembran die erste Anlage zum ersten Zahn erkennen.

Fig. 19. Der erste Zahn ist fertig ausgebildet. Als Anlage des zweiten Zahns finden wir wieder eine Aufbiegung. Die Jugendform der Zähne von *Paludina* weicht bedeutend von der definitiven stäbchenförmigen Gestalt ab, indem sie deutlich eine halsartige Einschnürung und eine kopfartige Verbreiterung erkennen lassen.

Fig. 20. Es sind drei Zähne in der Jugendform vorhanden. Die Basalmembran hat an Stärke abgenommen.

Fig. 21 zeigt sieben Zähne, von denen die jüngsten bereits etwas in die Länge gestreckt sind.

Fig. 22. Übergänge der Zähne mit Jugendform in solche von stäbchenförmiger Gestalt.

Fig. 23—29. Querschnitte durch die Radulatasche von *Paludina vivipara.* Vergr. 500.

Fig. 23. Schnitt durch die hinterste Partie der Tasche. Weites Lumen und mächtige, von einem scharfen Kontour begrenzte Basalmembran.

Fig. 24. Schnitt durch die vordere Taschenpartie desselben Embryos. Die Basalmembran hat an Mächtigkeit schon bedeutend verloren, das Lumen ist vollständig verschwunden.

Fig. 25. Zwei Seitenreihen von Zähnen. Die Anlage der Längsreihen ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

paarig. Die Figur entspricht ungefähr dem Stadium der Fig. 18. Die Zähne sind noch nicht ausgebildet, sondern unregelmäßige Höcker.

Fig. 26—29. Schnitte aus einer Serie. Der Embryo entspricht dem Stadium der Fig. 22. Fig. 26 ist der vorderste, Fig. 29 der hinterste dieser vier Schnitte.

Fig. 26. Zwei Längsreihen mit Zähnen mit Jugendform.

Fig. 27. Sechs Längsreihen. Zähne besitzen ebenfalls noch die Jugendform.

Fig. 28. Sieben Längsreihen. Die Mittelreihe tritt hier zum ersten Mal auf. Jugendform der Zähne.

Fig. 29. Sieben Längsreihen. Übergangsformen der Zähne.

Fig. 30—32. Querschnitte durch die Radulatasche von *Planorbis corneus*. Vergr. 500. Fig. 30 zeigt zwei Längsreihen. Fig. 31 vier Längsreihen. Fig. 32 sieben Längsreihen. Erstes Auftreten der Mittelreihe.

Fig. 33. *Helix nemoralis*. Querschnitt. Vergr. 500. Die Basalmembran ist vollständig mit mehrzackigen Zähnen besetzt.

Tafel XXXII.

Fig. 34 und 35. Totalpräparate der jugendlichen Radula.

Fig. 34. *Helix nemoralis*. Die Zähne der Mittelreihe besitzen nur einen Haken, die der Seitenreihen sind mehrzackig. Die Mittelreihe beginnt mit ihren ersten rudimentären Zähnen in Querreihen mit nur fünf Zähnen, während die ersten Mittelzähne mit definitiver Gestalt in Querreihen mit sieben Zähnen auftreten.

Fig. 35. *Planorbis corneus*. Die Zähne der Mittelreihe sind zweizackig. Auch hier liegt der erste Mittelzahn, der definitiv ausgebildet ist, in einer Querreihe mit sieben Zähnen. Das zweite und dritte Längsreihenpaar beginnt mit einer Anzahl hakenloser Zahnanlagen.

Fig. 36 und 37. Die Glieder einer ausgewachsenen Radula von *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*. Fig. 36. *Planorbis corneus*. *a*, der kleine zweihakige Mittelzahn; *b*, dreihakige Seitenzähne; *c*, mehrhakige Randzähne. Fig. 37. *Limnaeus stagnalis*, *a*, der kleine einhakige Mittelzahn; *b*, zweizackige Seitenzähne; *c*, dreizackige Seitenzähne; *d*, handförmige Seitenzähne; *e*, einfache Randzähne.

Fig. 38. *Spongiobranchaea australis*. Sagittalschnitt durch die Radulatasche eines ausgewachsenen Thieres. Deutliches Odontoblastenpolster. Das basale Epithel ist in eine Anzahl von Polstern zerfallen, denen je ein Zahn aufsitzt. Die Polster sind verbrauchte und verlagerte Odontoblasten.

Fig. 39. *Pneumonoderma mediterraneum*, ausgewachsenes Thier. Die Verhältnisse liegen hier genau so wie bei *Spongiobranchaea*. Die Kerne der vier vordersten Odontoblasten unterscheiden sich merklich an Größe von dem fünften.

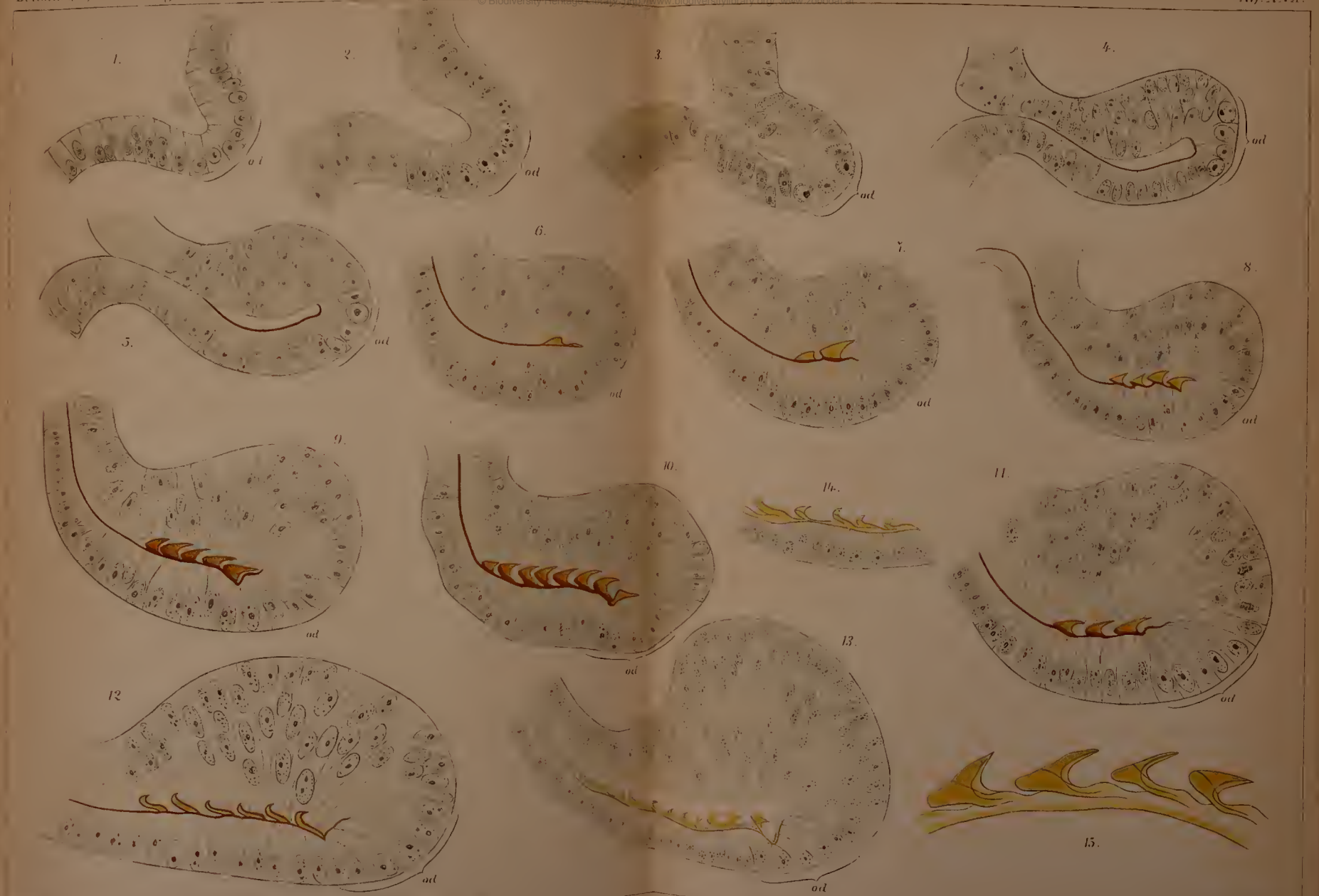
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilhelm E

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Wilhelm Engelmann

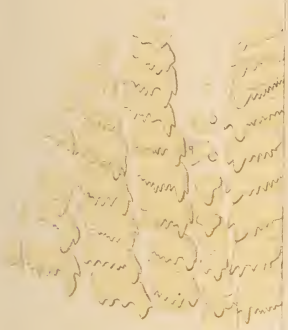
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilhelm Engelmann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

34.



36.

a

39.

od

Fig. 34–36 Kritisch gez. Fig. 36–39 H. S.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilhelm Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 74

Autor(en)/Author(s): Schnabel H.

Artikel/Article: Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken 616-655