

Zum feineren Baue der Molluskenzunge.

Von

Carl Semper.

Mit Taf. XII.

Angeregt durch den Widerspruch, welchen meine Angaben über den Bau der Zunge der Pulmonaten ¹⁾ kürzlich durch Herrn *E. Claparède* ²⁾ gefunden haben, unternahm ich eine nochmalige Prüfung derselben. Dabei kam ich denn allerdings zu Resultaten, die wohl ein theilweises Zugeständniss meinerseits nöthig machen; dagegen glaube ich die wesentlichsten Punkte meiner früheren Darstellung auch jetzt noch aufrecht erhalten zu können

In Folgendem gebe ich nun eine vergleichende Darstellung vom histologischen Baue der Molluskenzunge (d. h. der Reibplatte und der mit ihr in Verbindung stehenden Theile); eine Darstellung, die natürlich in ihrer ganzen Ausdehnung nur für die von mir untersuchten Gattungen Geltung hat und auch sicher noch mancher Erweiterung fähig ist. Dass ich überhaupt noch so ausführlich auf die aufgeworfenen Streitfragen eingehe, findet seine Erklärung in der Bedeutung, welche man dem Vorkommen des Knorpels bei den Mollusken beizulegen geneigt sein könnte und in dem Widerspruch, in welchen die *Troschel'sche* Bildungstheorie der Reibmembran mit unsern bisherigen Anschauungen von der Bildung structurloser chitinisirter Häute oder Cuticularbildungen geräth. Diesen Widerspruch suchte ich durch eine andere Theorie zu lösen, zu deren Sicherstellung mir freilich der schlagendste Beweis mangelt, nämlich die directe Beobachtung einer zeitweise statt habenden Häutung, welche zu behaupten mich die histologischen Verhältnisse der Reibplatte, deren Träger und der Zungenscheide veranlasst haben.

1) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 1856. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten.

2) Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. *Neritina fluviatilis* in Müller's Archiv 1856.

Bau der Zunge.

Dieser zeigt in allen von mir untersuchten Gattungen (*Doris*, *Aplysia*, *Siphonaria*, *Turbo*, *Trochus*, *Murex*, *Buccinum*, *Janthina*, *Ampullaria*, *Vaginulus*, *Limnaeus*, *Planorbis*, *Helix*, *Bulimus*, *Arion*, *Limax*, *Sepia*, *Loligo*) ganz denselben Typus, der sich leicht durch alle Variationen hindurch verfolgen lässt. Die ganze Muskelmasse der Zunge theilt sich nämlich in zwei Theile, einen oberen und einen unteren. Der letztere besteht immer aus einer mehr oder minder grossen Zahl einzelner Muskelpaare, deren Faserrichtung meist eine sehr verschiedene ist; ich übergehe ihn ganz, da er von geringerem Interesse für die aufgeworfene Frage ist. Der obere Theil besteht in seiner höchsten Ausbildung (bei den Pulmonaten und Cephalopoden) nur aus zwei Theilen, einem horizontal liegenden und einem in zwei symmetrische Hälften getheilten Muskel, dessen Faserrichtung bei den genannten Mollusken senkrecht auf der Oberfläche des Zungenträgers steht. Das Ganze ist dann umhüllt von einer bindegewebigen dünnen Schicht, die das Epithel trägt, welches dicht unter der Reibmembran liegt.

Durch die verschiedensten Veränderungen jenes paarigen Theiles, sowohl in Bezug auf seine histologische Structur, als auch auf die grösseren Verhältnisse, entsteht nun eine Reihe von Formen, deren Verständniss sehr leicht wird, sobald man nur von einem Punkte ausgeht, der etwa in der Mitte zwischen beiden Extremen jener Reihe liegt. Einen solchen Ruhepunkt bietet der Bau der Zunge von *Aplysia* (Fig. 4). Auf dem verticalen Querschnitt erkennt man drei Haupttheile, einen horizontalen unpaaren Muskel (Fig. 4 c) und einen paarigen Theil (Fig. 4 a), durch welchen die eigentliche Gestalt der Zunge bedingt ist und dessen beide Hälften fast ganz von einander getrennt sind. Jeder dieser beiden Theile a besteht nun theils aus Knorpelmasse (Fig. 4 d), theils aus Muskelfasern (g u. e), an welchen man zweierlei ganz verschiedene Richtungen erkennen kann. Die Hauptmasse derselben wird von Muskelfasern gebildet, welche ungefähr senkrecht gegen die Zungenoberfläche verlaufen und zum grössten Theile parallel der (senkrechten) Schnittebene liegen. In dieser Muskelmasse eingebettet liegen ungefähr 40 isolirte horizontal verlaufende Muskelbündel (Fig. 4 e), von denen man auf Fig. 4 nur die Querschnitte sieht. Der knorpelige Theil besteht bei d fast ganz aus reinen Knorpelzellen; weiterhin ziehen zwischen sie einzelne Muskelfasern, die allmählig überhand nehmen, sodass etwa auf der Mitte des ganzen Theiles fast gar keine Knorpelzellen mehr zu sehen sind. Hier tritt also eine, wenn auch nicht sehr scharf ausgesprochene Sonderung, in eine muskulöse und eine knorpelige Partio jenes oberen Theiles der Zunge ein. Der horizontal verlaufende Muskel enthält niemals Knorpelzellen.

Von hier aus sind die Verschiedenheiten im Bau der Zunge, z. B. der Ctenobranchiata und der Pulmonata leicht zu vereinigen. Durch noch schärfere Localisation der Knorpelmasse, verbunden mit einem gleichzeitigen Abnehmen oder Verschwinden der Muskelmasse entstehen die Formen, wie sie uns bei den Ctenobranchiaten (Fig. 2 von *Buccinum undatum*, Fig. 3 von *Murex*) entgegentreten, bei welchen die Knorpelmasse den grössten oder mitunter den ganzen Theil einnimmt, welcher morphologisch dem oben näher bezeichneten Theile *aa* von *Aplysia* entspricht. Bei den Gattungen *Buccinum*, *Turbo*, *Trochus*, *Murex*, *Siphonaria*, *Janthina*, *Doris* ist dieser Knorpel gänzlich frei von allen eindringenden Muskelfasern. Beiläufig will ich hier erwähnen, dass derselbe bei *Janthina bicolor* aus sechsseitigen Zellen besteht, welche etwa $\frac{3}{4}$ ''' lang und $\frac{1}{10}$ ''' breit sind; die Dicke der Knorpelplatte wird nur von einer einzigen solchen sechsseitigen Zelle gebildet. Die Knorpelkapsel ist verhältnissmässig dünn; der Kern ziemlich klein und niemals zeigen diese Zellen eine solche endogene Zellenbildung, wie sie uns *Claparède* von verschiedenen Mollusken kennen gelehrt hat. Ganz ähnliche Knorpelzellen kommen bei demselben Thiere in dem ziemlich stark ausgebildeten Lippenknorpel vor. Der muskulöse Theil, welcher dann immer gegen das obere, äussere Ende hingedrängt wird, besteht durchweg aus dicht nebeneinander liegenden Muskelfasern, welche auch an Spirituspräparaten leicht noch als solche nachzuweisen sind.

Auf der andern Seite sehen wir die Muskelfasern immer mehr überhand nehmen und zugleich den Knorpel sich verringern. Zuerst verschwindet der isolirte Knorpelkern und es vertheilen sich die einzelnen Knorpelzellen zwischen die Lücken in der Muskelmasse, wie es bei den Gattungen *Ampullaria*, *Vaginulus*, *Lymnaeus*, *Planorbis*, *Helix*, *Bulimus* und *Arion* der Fall ist. Die letztern nähern sich schon viel mehr den Gattungen *Limax*, *Sepia* und *Loligo*, insofern nämlich bei ihnen die Knorpelzellen ausserordentlich klein werden und auch viel von ihrer Knorpelnatur verlieren. Bei den drei letztgenannten Gattungen fehlen jedoch alle Knorpelzellen und es besteht hier die Zungenbasis lediglich aus parallel laufenden Muskelfasern. Bei der Gattung *Sepia* kommt darin ein Gewebe vor, welches ganz dem gleicht, wie ich es weiter unten aus der Zungenscheide beschreiben werde und welches ich ebenfalls für muskulös halten möchte; doch war es nicht gut genug conservirt, um darüber Etwas mit Sicherheit festzustellen. Mit dieser stärkeren Entwicklung der Muskelfasern tritt auch eine mehr oder minder weitgehende Vereinigung der beiden getrennten Theile *aa* zu einem einzigen ein, sodass man dann Durchschnitte erhält, wie sie Fig. 5 von *Limax maximus* zeigt.

Das Zugeständniss, welches ich zu machen habe, besteht also darin, dass ich jetzt das Vorkommen von Knorpelzellen auch bei den Pulmonaten nicht mehr leugnen kann, wengleich sich diese von echten Knorpelzellen immer noch weit genug entfernen. Trotzdem aber behaupte ich auch

jetzt noch das überwiegende Vorkommen von Muskelfasern in jenem Theile bei den meisten Pulmonaten und das ausschliessliche Vorkommen derselben ohne alle Spur von Knorpelzellen für die Gattungen *Limax*, *Sepia* und *Loligo*. Um hierüber zu einiger Klarheit zu kommen, muss man die Zunge frisch untersuchen, da in dem Zerfallen der Muskelfasern in einzelne Bruchstücke ein treffliches Mittel gegeben, diese auf das Sicherste nachzuweisen. Hat man sich dann durch Vergleichung frischer, gekochter und in Spiritus aufbewahrter Thiere an die Veränderungen gewöhnt, welche die Rindenschicht der Muskelfasern durch verschiedene Behandlung erleidet, so hält es nicht schwer, sich an Spiritusexemplaren z. B. von *Vaginulus*, *Ampullaria* etc. von dem unzweifelhaften Vorkommen zahlreicher Muskelfasern zwischen den Knorpelzellen (Fig. 6 von *Vaginulus*) zu überzeugen und ebenso leicht wird es dann, sich bei *Arion* von der Kleinheit der Knorpelzellen, bei *Limax* von dem gänzlichen Fehlen derselben zu vergewissern. Die Muskelfasern sind verschieden breit, je nach den verschiedenen Thieren, immer aber bedeutend breiter, als die Muskelfasern aus anderen Theilen desselben Thieres. An frischen Präparaten erkennt man deutlich ein feines Sarclemma und die beiden Schichten, in deren innerer die länglichen Kerne liegen. Jede einzelne Muskelfaser entspricht einer einzigen Zelle; sie durchsetzt die ganze Dicke der Muskelschicht und endigt sowohl oben wie unten mit einem sich verbreiternden Ende (Fig. 6 a), in welchem mitunter der Kern liegt. Niemals biegt sich eine solche Muskelfaser oben um, und ebenso wenig kommen Verstellungen derselben vor. Die Knorpelzellen sind am dichtesten angehäuft in der Mitte und nehmen gegen die Oberflächen hin ab, auf welchen man immer eine deutlich polygonale Zeichnung sieht, der Ausdruck der breiten Endigungen der Muskelfasern, welche sich hier ganz dicht aneinander legen (Fig. 6).

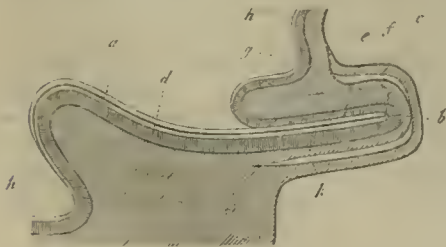
Dass wir es hier in der That mit Muskelfasern zu thun haben, davon kann man sich auch noch auf andere Weise überzeugen. Isolirt man nämlich die Zungenbasis junger Individuen, z. B. von *Planorbis marginatus*, und bringt sie unversehrt unter das Mikroskop, so sieht man Contractionen sowohl des ganzen Organes, als auch einzelner Theile desselben, welche nicht etwa durch Contractionen der angrenzenden Muskeln bedingt sind -- denn diese verlieren durch das Zerfallen ihrer Fasern sehr schnell ihre Contractionsfähigkeit -- sondern offenbar ihren Grund in den Organen selbst haben. Ob hierbei lediglich die Muskelfasern desselben wirken, oder ob sich auch die Zellen selbstständig contrahiren können, wage ich bis jetzt nicht zu entscheiden; jedenfalls würde im letzteren Falle die Deutung der Zellen als Knorpelzellen einen argen Stoss erleiden.

Bau der Zungenscheide und Bildungsweise der Reibmembran.

Der Bau der Zungenscheide ist bei allen Mollusken ein im Wesentlichen vollkommen gleicher. Auf Durchschnitten (Fig. 7 von *Aplysia* sp.?) sieht man zu äusserst eine muskulöse Hülle (Fig. 7 a), welche bei b mit einem Kerne in Verbindung steht, der sonst ganz frei in der von jener Hülle gebildeten Höhlung liegt und seinerseits erst die eigentliche Zungenscheide bildet. Dieser Kern lässt folgende Schichten erkennen: zu äusserst eine Muskelschicht c, welche das Epithel der Reibmembran d sammt den Zähnen trägt; die noch übrig bleibende Höhlung wird gänzlich ausgefüllt von einem Gewebe, welches *Kölliker*¹⁾ bindegewebig nennt, ich dagegen für wesentlich muskulös halten muss, und welches nach verschiedenen Autoren die Matrix der neu zu bildenden Zähne sein soll. An diesem mittleren Theile unterscheidet man zwei Schichten, welche immer vorhanden, aber sehr wechselnd an Dicke sind, eine innere hellere und eine äussere dunklere, welche bei *Aplysia* eine sehr bedeutende Dicke erlangt. Nach oben zu, dort wo bei f die mittlere Schicht mit dem äusseren umhüllenden Muskel in Verbindung steht, verschwindet die äussere Schicht allmählig; sie drückt die Formen der Zähne genau ab, indem sie in die zwischen den einzelnen Zähnen bestehenden Lücken Fortsätze hineinschiebt.

Die Zungenpapille nun oder die Zungenmatrix (Fig. 7 e) endigt ziemlich dicht vor dem Ursprung der hinteren Wand des Schlundes, jedoch ohne von der Reibmembran überzogen zu sein, wie ich es früher irrtümlich angegeben habe. Das Epithel, welches dieselbe überall überzieht, geht nach oben direct über in das des Schlundes und zugleich nach unten in das Epithel, welches dicht unter der Zunge liegt. Ganz in derselben Weise stehen auch die Cuticularschichten dieser verschiedenen Abschnitte der Epithelzellenlage mit einander in Zusammenhang. Ein schematischer Längsschnitt wird dies am besten deutlich machen. In der

nebenstehenden Skizze ist a die Reibmembran, welche bei b in der Zungenscheide c endigt; d ist das Epithel der Reibmembran, welches dort, wo diese bei b aufhört, umbiegt und in das Epithel e der Zungenmatrix f übergeht; letzteres setzt sich endlich bei g in das des Schlundes fort. Als äusserste Lage trägt das Epithel überall eine feine



1) *Kölliker* Mittheilungen zur vergl. Gewebelehre. Würzb. Verhandl. 1837. 4. Hft.

Cuticula *h*, welche nur an der sogenannten Zungenmatrix fehlt, und dort, wo die eigentliche Reibmembran aufritt, die Grundlage oder Grundmembran der Zähne bildet.

Das Epithel zeigt nun, je nach den verschiedenen Localitäten, grosse Verschiedenheiten. Im Schlunde finden sich Wimperzellen; im vorderen Ende der Zungenpapille sind sie eigenthümlich modificirt — worauf ich weiter unten zurückkommen werde — und tragen eine ziemlich dicke Cuticula; an der sogenannten Zungenmatrix sind sie sehr klein und ohne Cuticula und dicht hinter der Umbiegungsstelle bei *h* werden sie wieder ziemlich gross und entwickeln dann mächtige Cuticularschichten. Diese Lage hat für die aufgeworfene Frage das meiste Interesse. In der Regel — wenigstens bei den meisten der von mir bis jetzt untersuchten Mollusken — sind die Zellen dieser Partie gleich gross, doch sieht man auf gut gelungenen Durchschnitten leichte Ungleichmässigkeiten in der Dicke und zwar in der Weise, dass je einem Zahne eine geringe Verlängerung der unter ihm liegenden Zellen entspricht. Mitunter, namentlich bei kleineren Arten, ist das Epithel auch ganz glatt. Jene kleinen Hervorragungen können nun auch zu sehr grossen, bis tief in die Wurzeln der Zähne hineinragenden Papillen werden, wie dies z. B. bei *Janthina bicolor* der Fall ist (Fig. 7). Aehnliche, nur bedeutend kleinere Papillen kommen bei *Aplysia*, *Loligo* und *Sepia* vor. Sie werden bedingt durch ein Längenwachsthum der Zellen an diesen Stellen und nur an den grossen Papillen der *Janthina* sieht man auch an der Muskellage, welche das Epithel trägt, kleinere, jenen entsprechende Hervorragungen derselben.

Der feinere Bau der sogenannten Zungenmatrix ist mir trotz vielfacher Mühe nicht recht klar geworden. Der innere hellere Kern derselben besteht aus einer vollkommen durchsichtigen, homogenen, gelatinösen Grundsubstanz, in welcher eine Menge Fasern eingebettet liegen, die sich nach den verschiedensten Richtungen durchkreuzen (Fig. 8). Sie sind ausserordentlich wechselnd in Dicke, zeigen häufig Anschwellungen, in denen dann jedesmal ein Kern liegt, und bilden durch Anastomosen ein mehr oder minder weitmaschiges Netz, in dessen Hohlräumen sich jene Gallerte findet. Die dickeren dieser Fasern zeigen die beiden Schichten, wie sie von den Muskelfasern aus anderen Theilen bekannt sind. Bestimmte Richtungen derselben lassen sich nur an zwei Stellen auffinden, nämlich an dem vorderen Ende der Papille und an der oberen Kante, dort wo bei *f* (Fig. 6) die Verbindung mit dem äusseren umgebenden Muskel stattfindet. Hier sieht man, wie die einzelnen Muskelfasern des letzteren sich in den Kern hineinziehen und zwar treten dabei die Fasern der linken Seite auf die rechte, die der rechten auf die linke über, so dass dadurch eine Kreuzung derselben bei *f* entsteht; die einzelnen Fasern verzweigen sich dann gleichmässig nach allen Richtungen hin und gehen direct über in jene Fasern, welche ich eben beschrieben habe. Je näher man nun dem vorderen Ende der Papille kommt, um so dichter

und dicker werden die einzelnen Muskelfasern, bald nehmen sie eine bestimmte Richtung der Länge nach an, bis am vordersten Theile die homogene Grundmasse gänzlich verschwunden ist und die einzelnen Fasern dichtgedrängt gegen die Spitze zustreben. An jede derselben setzt sich eine einzige Epithelzelle an, und es scheint fast, als ob hier diese nur die Endigung der Muskelfaser sei. Die Zellen selbst sind länglich, mit einem Kern versehen und tragen eine deutliche, ziemlich dicke Cuticula, welche von der Fläche gesehen sehr fein punkirt erscheint: ob diese Punktirung von Poren herrührt, wage ich nicht zu entscheiden. Der vorderste Theil der Zelle ist ganz homogen und bricht das Licht ziemlich stark (Fig. 9).

Hier will ich eine Beobachtung einschalten, die vielleicht dazu dienen kann, die sonderbaren geschwänzten Epithelzellen, welche *Leydig* vom Magen der *Paludina cinipara* beschreibt, und die ich ebenfalls bei den Pulmonaten gefunden, aber als Kunstproducte angesehen hatte, zu erklären. Der Magen von *Murex brandaris* zeigt nämlich zu äusserst eine Ringfaserlage und darauf folgt eine homogene feinkörnige Schicht, welche von vielen parallel laufenden Fasern (Fig. 10) senkrecht durchzogen ist, die sich direct in die Epithelzellen des Magens fortsetzen. Der Kern liegt gewöhnlich in einer kleinen Anschwellung, die ganz gesondert ist von der eigentlichen Zelle, wodurch diese eine Form erhält, wie man sie auch bei andern Mollusken häutig zu sehen bekommt. Sind diese Fasern nun sehr dünn, was z. B. bei sämmtlichen Pulmonaten der Fall zu sein scheint, so reissen sie sicher leicht ab, namentlich wohl bei frischen Präparaten, und so mögen wohl jene geschwänzten Zellen entstehen. Ob man jene Fasern von *Murex* als Muskelfaser bezeichnen kann, muss ich dahingestellt sein lassen.

Die äussere Schicht der sogenannten Zungenmatrix bildet ganz allein die Papillen, welche zwischen die einzelnen Zähne hineinragen und von welchen nach *Kölliker* die Ausscheidung der letzteren vor sich gehen soll. Sie ist bei allen oben genannten Gattungen sehr dünn, mit Ausnahme von *Aplysia* (Fig. 6), und hat mich für jene in Bezug auf ihre Structur ganz im Unklaren gelassen. Bei *Aplysia* ist es mir nur gelungen, ihre Zusammensetzung aus grossen Zellen zu erkennen, welche von verschiedener Grösse in mehrfachen Lagen übereinander liegen und alle gegen den durchsichtigen Kern hin etwas zugespitzt sind und hier in irgend welchem Zusammenhange mit einander zu stehen scheinen. Ihr Aussehen erinnert sehr an das der Ganglienzellen; ehe sie jedoch als solche zu betrachten sind, müsste noch ihr zweifelloser Zusammenhang mit dem Nerven, welcher in die Zungenscheide eintritt¹⁾, nachgewiesen sein. Trotz vieler Mühe ist mir dies jedoch noch nicht möglich gewesen, festzustellen; da ich nun auf längere Zeit von solchen Arbeiten, wie die vorliegende,

1) *Troschel*, Das Gebiss der Schnecken. † Lief. S. 23.

Abschied nehmen muss, so kann ich nur die Hoffnung aussprechen, dass recht bald von anderer Seite her diese Lücke ausgefüllt werden möge.

Ich komme nun zur Beantwortung der vorliegenden Frage, ob nämlich die sogenannte Zungenmatrix wirklich die eigentliche Bildungsstätte der Zähne ist, oder nicht. Um dies genügend thun zu können, muss ich zunächst die Frage erledigen, auf welche Weise das Grösserwerden der einzelnen Zähne vor sich geht. Hier sind nur zwei Fälle möglich, da die Annahme, dass jeder Zahn fortwährend wachse, nicht weiter zu berücksichtigen ist. Einmal könnte man nun annehmen, dass, wie es auch *Troschel*, *Claparède* u. A. thun, die Reibmembran allmählig vorrücke und dadurch sowohl die vorderen untauglichen Zähne ersetzt würden, als auch eine Grössenzunahme der Zähne ermöglicht sei: oder man müsste eine von Zeit zu Zeit stattfindende Häutung annehmen, die letztere Annahme scheint mir die natürlichste.

Die erste Annahme stützt sich auf die, allerdings ganz wichtige Beobachtung, dass einmal die vordersten Zähne immer am Meisten abgenutzt erscheinen und dass zweitens die hintersten offenbar die am Wenigsten ausgebildeten Zähne sind. Der erste Fall namentlich beweist gar Nichts, denn daraus, dass die vordersten Zähne immer die am Meisten abgenutzten sind, folgt noch nicht, dass nothwendig ein allmähliges Vorrücken der Reibmembran stattfinden müsse; vielmehr scheint sich mir dieser Umstand auf viel leichtere, mit der Beobachtung genau übereinstimmende Weise erklären zu lassen. Der vorderste scharfe Rand der Reibmembran, der dadurch entsteht, dass sich diese aus ihrer horizontalen Lage fast unter einem Winkel 90° nach unten umbiegt, ist die Linie, welche beim Fressen zuerst den zu benagenden Theil berührt; er steht also um die ganze Dicke des Blattes vom Rande des Oberkiefers ab, je tiefer er aber in jenes einschneidet, um so mehr nähert sich die Reibmembran dem Oberkiefer, bis sich schliesslich beide, wenn das Blatt durchschnitten ist, berühren. Hiernach sind also auch die Zähne am scharfen Rande der Zunge der geringsten, dagegen die untersten Zähne der stärksten Einwirkung von Seiten des Oberkiefers ausgesetzt, und es wird also auch die Abnutzung der einzelnen Zähne um so grösser sein müssen, je mehr man sich dem vorderen Rande der Reibmembran nähert. Diese Art und Weise der Abnutzung enthält also noch durchaus kein zwingendes Moment in sich, ein allmähliges Vorschieben der Reibmembran anzunehmen.

Ebenso wenig nöthigend zur unbedingten Annahme jener Theorie scheint mir der zweite Grund zu sein. Zwar ist es ganz richtig, dass die hintersten Zähne immer weniger ausgebildet sind, als die vorderen, doch lässt sich dies auch durch das Wachsthum der Zungenscheide nach hinten erklären. Der Abstand des hinteren Endes der Reibmembran von dem der Zungenscheide ist in allen Lebensstadien ein annähernd gleicher; die Zungenscheide selbst aber nimmt sowohl an Länge, als an Dicke bedeu-

tend zu, es muss also auch das hintere Ende der Reibmembran nothwendig sich nach hinten zu verlängern und je näher man nun dem Ende derselben kommt, um so weniger ausgebildet werden dann auch die einzelnen Zähne sein können, ohne dass man nöthig hat, ein Vorrücken der Reibmembran anzunehmen.

Beide Fälle lassen somit auch noch andere ungezwungene Deutungen zu und so lange dies der Fall ist, darf man jene Theorie wenigstens nicht als feststehend annehmen.

Direct dagegen scheint mir nun eben das Verhalten der Grundmembran der Zunge zu den Cuticularschichten der umliegenden Theile und die Structur der sogenannten Zungenmatrix zu sprechen; gerade dies scheint auch Külliker veranlasst zu haben, sich gegen einen solchen Vorgang zu erklären. Wie ich schon oben angeführt habe, ist die Grundmembran der Zunge nichts weiter als die Cuticula des darunter liegenden Epithels, und fast gerade so, wie letzteres sich mit dem Epithel der benachbarten Theile, also der Schlundwandung, der seitlichen Zungentheile und des Bodens der Mundhöhle, verbindet, mit der Cuticula derselben Theile in so directem Zusammenhange, dass an ein Vorrücken derselben gar nicht zu denken ist. Wäre dies der Fall, so müsste man an irgend einer Stelle der unteren Fläche der Zunge oder des Bodens der Mundhöhle eine mächtige Cuticularfalte finden, welche um so grösser sein müsste, je älter das Thier wäre. Dies ist aber nie der Fall. An ein Vorrücken der Zähne auf der festliegenden Grundmembran ist bei der festen Verbindung beider ebenso wenig zu denken.

Dann scheint mir auch die Form der Zunge bei verschiedenen Mollusken gegen jene Theorie zu sprechen. Bei *Aplysia* ist jene so eigenthümlich gekrümmt, dass sich der vordere Theil der abgezogenen Reibmembran durchaus nicht in eine Fläche ausbreiten lässt, während der hintere aus der Zungenscheide herausgezogene Theil dies sehr leicht erlaubt. Bei der geringen Dehnbarkeit derselben — und selbst wenn sie auch noch so gross wäre — scheint mir nicht gut möglich, dass ihr vorderer Theil einmal in der Zungenscheide gesteckt haben sollte, da sie dann auch nicht gut die Fähigkeit verlieren könnte, sich in eine Fläche ausbreiten zu lassen; ausserdem scheint es mir unbegreiflich, wie sich der hintere breitere Theil der Reibmembran glatt über das vordere spitze Ende des Zungenträgers legen sollte. In diesem Falle müsste man wieder eine Cuticularfalte an den benachbarten Zungentheilen finden. Auch die Form, wie sie der *Orbis radulae* z. B. bei *Neritina fluviatilis* zeigt, spricht gegen jene Auffassung. Erkennt man nur den innigen Zusammenhang der Grundmembran mit den Zähnen und die Unmöglichkeit eines Vorrückens der letzteren auf jener an — und ich glaube, dass sich namentlich gegen das Letztere Niemand wird erklären können, selbst nicht Diejenigen, welche durch ihre eigene Theorie des Vorrückens der Reibmembran nothwendig zu einer solchen Annahme hätten kommen müssen — erkennt

man dies also an, so folgt daraus, dass, wenn man trotzdem das Vorrücken der ganzen Radula behaupten wollte, auf dem Orbis radulae eine scharfe Trennung zwischen den beiden zahnfreien Seitentheilen und dem zahntragenden Mitteltheile — der Radula — bemerkt werden müsste. Dies deutet *Claparède's* Zeichnung nicht an, und ich glaube auch nach dem innigen Zusammenhang, welcher bei allen von mir untersuchten Mollusken zwischen den verschiedenen Cuticularschichten herrscht, schliessen zu dürfen, dass auch bei den übrigen Cephalophoren eine ebenso innige Verbindung zwischen den einzelnen Abschnitten des Orbis radulae unter sich und mit den angrenzenden Cuticularbildungen statt hat.

Bei dieser Betrachtung habe ich noch immer das Epithel ausser Acht gelassen, welches alle Untersucher ohne Ausnahme als zu der Grundmembran der Zunge gehörig betrachten, insofern nämlich die letztere eine Ausscheidung — Cuticularbildung — der ersteren ist. Solche Cuticularbildungen bleiben immer mit den Zellen in Verbindung, durch deren ausscheidende Thätigkeit sie gebildet, so zwar, dass niemals ein seitliches Vorschieben auf dem Epithel, wohl aber ein durch neue Ausscheidungen bedingtes Abheben der älteren Schichten bewirkt wird. Ein Vorwärtsschieben der Grundmembran in der Seitenrichtung auf dem Epithel der Zunge würde danach ohne alle Analogie dastehen und ein Vorrücken der Membran mit dem Epithel selbst wird wohl Niemand annehmen wollen.

Endlich spricht auch noch die Art der Verbindung zwischen dem in der Scheide steckenden Zungentheile und der sogenannten Zungenmatrix gegen jene Theorie. Wäre sie richtig, ginge also auch die Absonderung der Zähne aus von dem Epithel der Zungenmatrix, so müsste bei dem Vorwärtsschieben der Zunge der Absonderungsprozess fortwährend unterbrechen werden, da ja durch das geringste Vorschieben die einzelnen Zähne aus ihren in der Zungenmatrix befindlichen Gruben heraus und über die Wälle hinweg gehoben werden, welche dadurch entstehen, dass die Zungenmatrix Fortsätze hineinschiebt in die zwischen den Zähnen befindlichen Lücken. Ein solches zeitweiliges Unterbrechen der Absonderung scheint mir sehr unwahrscheinlich. Würde derselbe continuirlich fortschreiten, so müssten bedeutende Ungleichmässigkeiten in der Ablagerung der einzelnen Schichten gefunden werden, was jedoch nie der Fall ist, oder es müsste sich die Zunge ruckweise über jene Wälle hinweg ziehen. Dazu müssten aber besondere Apparate vorhanden sein, die jedoch nicht da sind, während ein allmähliges Vorschieben sich sehr gut durch das Wachsthum am hintersten Ende der Reilmembran erklären liesse. Auch würde eine solche Bildungsweise so einfacher Organe — blosser Cuticularbildungen — ohne alle Analogie dastehen, denn dann würden sich an der Bildung eines solchen Zahnes nothwendig alle die Lücken der Zungenmatrix betheiligen müssen, in welche derselbe auf seiner Wanderung von hinten nach vorne der Reihe nach eingetreten wäre. Nirgends sonst wo kommt etwas Aehnliches vor, es bleiben viel-

mehr alle Cuticularbildungen in directer Verbindung mit ihren Bildungszellen — wenigstens für eine Zeitlang, so lange nicht eine Häutung oder ein Abstossen an fremde Theile, wie bei den Insecteneiern, stattfindet und niemals beobachtet man ein seitliches Vorschieben solcher Cuticularmembranen auf ihrem Epithel.

Hiernach bleibt also nur übrig, zur Erklärung des Grösserwerdens der Zähne eine von Zeit zu Zeit erfolgende Häutung der Reibmembran anzunehmen, eine Annahme, welche um so gerechtfertigter erscheinen dürfte, als sie alle jene Schwierigkeiten, die der andern Theorie gegenüberstanden, auf leichte Weise wegzuräumen im Stande ist. Die nächste Folge einer solchen Annahme wäre dann auch die, dass die Reibmembran in ihrer ganzen Länge zugleich dort gebildet wird, wo sie liegt, d. h. also von dem Epithel des Zungenträgers und der Zungenscheide, und da sowohl auf dem freien als eingeschlossenen Theile der Reibmembran Zähne vorkommen, so müssten diese auch von den Epithelzellen gebildet werden, welche gerade unter ihnen liegen; oder mit anderen Worten, es könnte der sogenannten Zungenmatrix kein thätiger Antheil an der Ausscheidung der Zähne zugesprochen werden.

Diese doppelte Annahme nun erklärt alle Erscheinungen, soweit sie bekannt sind, leicht und einfach. Durch eine von Zeit zu Zeit stattfindende Häutung wird die Grössenzunahme der Zähne sehr leicht erklärt; die Art und Weise der Abnutzung der vordersten Zahnreihen findet ebenfalls ihre Begründung durch die Art der Einwirkung auf dieselben. Die Neubildung von Zähnen am hintersten Ende der Reibmembran hat ihren Grund in dem Längenwachsthum der Zungenscheide. Auch die Verbindung der Reibmembran mit den angrenzenden Cuticularschichten erscheint dadurch leicht erklärlich, da sich bei einer Häutung jedesmal die ganze Cuticula der Mundhöhle und der Zunge abstreifen wird und eine Verwachsung zwischen ungleich alten Schichten oder eine Faltenbildung, wie sie nach der anderen Theorie nothwendig hätte eintreten müssen, wegfällt, da überall die neue Cuticula gleich in ihrer ganzen Ausdehnung angelegt wird. Ferner fällt dann der Einwurf, den ich der gegnerischen Theorie aus der Form der Zunge selbst herleitete, da dann die ausgeschiedene Schicht jedesmal die Form ihrer Unterlage annimmt. Ebenso würden die seitlichen Vorschiebungen der Cuticularschichten auf dem sie ausscheidenden Epithel nicht mehr nöthig sein, da ja die jedesmalige neue Reibmembran gleich an Ort und Stelle entsteht. Endlich widerspricht meiner Auffassung auch nicht die Form der Papillen der sogenannten Zungenmatrix, da man sich sehr leicht ein schnelles Herausziehen der Zunge aus ihrer Scheide denken kann, wenn man nur jenen Papillen eine ganz passive Rolle bei der Ausscheidung der Zähne zuspricht. Zwei Punkte jedoch sind es, die man noch allenfalls meiner Ansicht entgegenhalten könnte, nämlich die Form der Zähne und jener Papillen. Es scheint auf den ersten Blick wunderbar, wie gleich grosse Zellen so ungleich-

unmässige Bildungen, wie die Zähne, hervorbringen sollten; doch lässt sich dies leicht durch die Annahme erklären, dass die einzelnen Zellen verschiedene Ausscheidungsfähigkeit besitzen, eine Annahme, welche gestützt wird durch die directe Beobachtung an vielen Cuticularbildungen, z. B. den Kiefern der Mollusken, den Magenzähnen von *Aplysia*, den Saugnäpfen der Cephalopoden u. a. m. Vergleicht man die Epithelzellen mit den einzelnen Zacken und Spitzen der Zähne, so sind diese immer noch breiter, als jene und dass so dicht bei einander liegende Zellen so verschiedene Ausscheidungsfähigkeit besitzen sollten, ist wenigstens nicht als unmöglich zu verwerfen, da man doch selbst einzelne Zellen ganz ungleichmässige Cuticularbildungen hervorbringen sieht. Ein Beispiel dafür sind die Zähne der Froeschlarven. Die Form der Papillen lässt sich auch so erklären, dass sie nur der Abklatsch der Zähne, also nur das secundäre sei; dass sie überhaupt sich so genau an die Zähne anschliesse, scheint mir einen ganz anderen Grund zu haben, den nämlich, eine möglichst feste Vereinigung zwischen der Zungenpapille und der Reibmembran herzustellen.

Endlich glaube ich noch zu Gunsten meiner Annahme die Reibmembran von *Lymnaeus* anführen zu können. Bei *Lymnaeus vulgaris* ist nämlich die Anzahl der Zwischenplatten der Radula verschieden, je nach der Grösse des Thieres; bei den kleinsten, die ich untersuchte, fand ich 5, bei nicht ganz ausgewachsenen 14 Zwischenplatten jederseits, es hatte also die Anzahl derselben in einer Querreihe 10 auf 22 zugenommen. Bedenkt man, dass die jüngsten Individuen schon bedeutend grösser waren, als der Embryo zur Zeit der Anlage der Zunge, die ältesten aber noch nicht erwachsen waren, so ist die Annahme gewiss nicht zu gewagt, dass die Anzahl der Zwischenplatten des erwachsenen Thieres mindestens 3—4 mal so gross ist, als beim Embryo. Immer aber bleibt auf einer und derselben Radula die Anzahl der Zwischenplatten gleich gross von der ersten bis zur letzten Reihe, und nur die Seitenplatten nehmen an Anzahl nach hinten zu. Unter 8 genau darauf untersuchten Zungen habe ich auch nicht eine einzige gefunden, in welcher ich eine Zunahme der Anzahl der Zwischenplatten nach hinten hin bemerkt hätte; da aber der Unterschied der Anzahl derselben beim Embryo und erwachsenen Thiere so ausserordentlich gross ist, und dieses Thier in etwa 4 Monaten mindestens die Hälfte seiner ganzen Grösse erlangt, so hätte ich unter 8 Zungen wohl eine finden müssen, an welcher ich in irgend einem Punkte die Vermehrung der Zwischenplatten direct hätte beobachten können. Die gegenwärtige Beobachtung erklärt sich aber auf die einfachste Weise, sobald man nur die Häutung an die Stelle des Vorrückens der Zunge setzt.

Alle diese verschiedenen Gründe bestimmen mich nun zu der doppelten Annahme, dass einmal die Zunge nicht allmählig vorgeschoben wird, sondern sich von Zeit zu Zeit durch eine Häutung erneuert, und dass zweitens die Ausscheidung der Zähne nicht von jener sog. Zungenmatrix

ausgeht, sondern von demselben Epithel, welches auch die Grundmembran bildet.

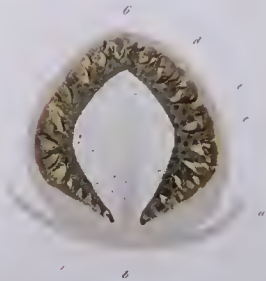
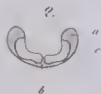
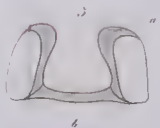
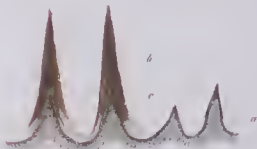
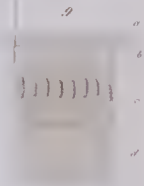
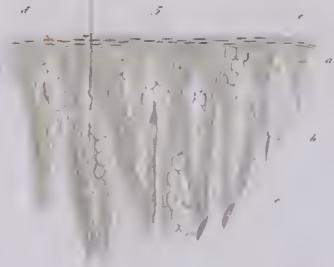
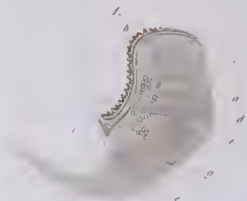
Die Bedeutung der Papille suche ich nach wie vor in einer anspornenden Thätigkeit, theils die Reibmembran möglichst fest zu halten, theils auch dieselbe vorzuschieben, eine Auffassung, welche ich durch die oben geschilderte feinere Structur jenes Theiles glaube hinreichend begründen zu können. Dass bei manchen Mollusken die Scheide sehr verlängert ist, und deshalb wohl nicht sehr tauglich zum Vorwärtsschieben erscheint, kann höchstens beweisen, dass bei diesen der Zungenmatrix keine besonders active Rolle zuertheilt ist, wie sie denn auch in solchen Fällen immer sehr wenig entwickelt ist und fast ganz jener Muskelfasern ermangelt. Ob ihr ausserdem noch die Bedeutung eines Geschmacksorgans beizulegen ist, scheint mir noch erst einer näheren Begründung zu bedürfen, obgleich ich sehr geneigt bin, die eben beschriebene zellige Lage in derselben für ganglionär zu halten; auch *Troschel* glaubt in dem vorderen Ende der Zungenpapille, welches er als fleischigen Vorsprung¹⁾ bezeichnet, ein Geschmacksorgan zu erkennen.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Durchschnitt durch die Zungenbasis von *Aplysia*. Oberer Theil.
 a, a Die beiden seitlichen Theile des Zungenträgers, in welchen man bei d den ziemlich localisirten Knorpel, bei ee und g die Muskeln desselben sieht.
 b. Reibplatte mit Epithel und f darunter liegender bindegewebiger Basis.
 c. Horizontaler Muskel.
- Fig. 2. Durchschnitt durch denselben Theil der Zunge von *Buccinum undatum*.
 a. Muskel des seitlichen Theils.
 b. Horizontaler Muskel.
 c. Scharf localisirter Knorpel.
- Fig. 3. Durchschnitt durch denselben Theil von *Murex*.
 Die Buchstaben dieselben, wie in der vorigen Figur.
- Fig. 4. Durchschnitt durch denselben Theil von *Limax maximus*.
 a. Der Muskel, welcher durch Verschmelzung der beiden seitlichen Theile a der Fig. 2 u. 3 und durch Verschwinden von c in Fig. 2 u. 3 entstanden ist.
 b. Horizontaler Muskel.
- Fig. 5. Durchschnitt durch den Zungenträger von *Vaginulus (Taunaisii?)*.
 a. Breitere Endigungen der Muskelfasern e.
 b. Knorpelzellen.
 c. Bindegewebige Lage mit Bindegewebkörperchen d
 e Muskelfasern.

1) *Troschel* l. c. p. 22.

- Fig. 6. Durchschnitt durch die Zungenscheide von *Aplysia*.
a. Aeusserere Zungenscheide, b. Uebergangsstelle derselben in die innere
d. Reibmembran und Zähne.
e. Sogenannte Zungenmatrix.
f. Uebergangsstelle der Muskelfasern von c in jene Zungenmatrix.
- Fig. 7. Durchschnitt durch die Reibmembran mit dem Epithel.
a. Epithel.
b. Zahn.
c. Papille des Epithels.
- Fig. 8. Fasern des Kerns der sogenannten Zungenmatrix von *Arion empiricorum*.
- Fig. 9. Muskelfasern an der Spitze der sogenannten Zungenmatrix.
a. Cuticula.
b. Stark das Licht brechende Ende der Zellen c.
d. Muskelfasern.
- Fig. 10. Epithelzelle mit isolirtem Kern und anhängender Muskel(?) -Faser von *Murex braodaris*



10