

## Über das Osphradium der prosobranchen Schnecken *Buccinum undatum* L. und *Neptunea antiqua* (L.)\* \*\*

ULRICH WELSCH

Anatomisches Institut der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. W. BARGMANN)

VOLKER STORCH\*\*\*

Zoologisches Institut der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. R. SCHUSTER)

Eingegangen am 16. November 1968

### *The Osphradium of the Prosobranch Gastropods Buccinum undatum L. and Neptunea antiqua (L.)*

*Summary.* The complicated, bipectinate osphradia of the Neogastropods *Buccinum undatum* and *Neptunea antiqua* are characterized by the following cell types: The columnar supporting cells of the pseudostratified epithelium form the bulk of the epithelial cells and exhibit a profusely developed system of microvilli and an abundance of pigment granules. Occasionally they are ciliated. At least two types of mucous cells can be distinguished. The different types of sensory cells can be associated with two functions: chemoreception and touch appreciation. An additional sensory cell type with a well developed system of smooth endoplasmic reticulum cannot be related to any particular function.

*Zusammenfassung.* Die komplizierten, bipektinaten Osphradien der Neogastropoden *Buccinum undatum* und *Neptunea antiqua* sind durch folgende Zelltypen gekennzeichnet: Die hochprismatischen Stützzellen stellen den Hauptteil des mehrreihigen Osphradialepithels und sind durch ein reich ausgebildetes Villussystem sowie zahlreiche Pigmentgranula charakterisiert. Bisweilen tragen sie Zilien. Mindestens zwei Schleimzelltypen lassen sich unterscheiden. Den verschiedenen Sinneszelltypen lassen sich zwei Funktionen zuordnen: der Chemorezeption und dem Tastsinn. Die Funktion eines weiteren Typs mit stark ausgebildetem glattem endoplasmatischem Reticulum bleibt unbekannt.

### Einleitung

Seit seiner Entdeckung durch SPENGLER (1881) und seiner Benennung durch LANKESTER (1883) wurde das Osphradium der Prosobranchier von zahlreichen Autoren in struktureller und funktioneller Hinsicht untersucht, ohne daß allerdings bis heute ein einheitliches Bild über Aufbau und Funktion entstanden wäre. Das Osphradium ist Teil des Pallialkomplexes und liegt zwischen der Wassereinstromöffnung und der Kieme.

Während wir über den äußeren Bau dieses epithelialen Organs bei verschiedenen Prosobranchiern eingehend informiert sind (neueste Zusammenstellung: HYMAN, 1967), stehen sich nach den bisher vorliegenden lichtmikroskopischen Untersuchungen verschiedene Anschauungen über den histologischen Bau gegenüber:

\* Die Untersuchungen wurden mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

\*\* Herrn Prof. Dr. A. KAESTNER (München) danken wir für Literaturhinweise.

\*\*\* Herrn Prof. Dr. W. BARGMANN danke ich für einen Arbeitsplatz im elektronenmikroskopischen Laboratorium des Anatomischen Instituts Kiel.

WÖLPER (1950) wies im Osphradium von *Viviparus* zwei Rezeptoren-Typen nach, einerseits freie Nervenendigungen, die von bipolaren Nervenzellen ausgehen, die unter dem Epithel liegen, andererseits intraepitheliale, multipolare Nervenzellen, die Fortsätze abgeben, welche vor dem distalen Ende der Epithelzellen zu einem Knöpfchen anschwellen und von dort zarte Ausläufer in die 2—3  $\mu$  starke Kutikula entsenden. Während der erste Rezeptoren-Typ auch außerhalb des Osphradiums in der Mantelhöhle häufig anzutreffen ist, ist der zweite auf das Osphradium beschränkt. Neuroepitheliale Zellen fand WÖLPER nicht.

STORK (1935) wies im Osphradium der Lamellibranchiata und Opisthobranchier neben den damals schon bekannten Zylinderepithel- und Schleimzellen freie Nervenendigungen nach. Bei den Prosobranchiern gelang es u. a. GARNAULT (1887), neuroepitheliale Zellen nachzuweisen, die dort in ein stark pigmentiertes Zylinderepithel eingelagert sind, welches außerdem — wie bei Muscheln und Hinterkiemern — freie Nervenendigungen enthält. Eingehende Untersuchungen über das Osphradium von *Buccinum undatum* führten DAKIN (1912) und DEMAL (1955) aus.

Auch über die Funktion des Osphradiums konnte bislang keine Klarheit gewonnen werden. Zunächst vom Entdecker als Chemorezeptor interpretiert, wurde es später als reduzierte oder akzessorische Kieme angesehen. Heute stehen sich im wesentlichen zwei Anschauungen gegenüber:

BERNARD (1890), WÖLPER (1950) u. a. waren der Ansicht, daß das Osphradium ein chemisches Sinnesorgan zur Prüfung des eintretenden Wassers sei. Dafür scheint auch die Lage zu sprechen, denn immer liegt es vor der Kieme hinter dem Eingang in das Wasserzuleitungssystem bzw. dem Siphon.

YONGE (1947) lehnt diese Ansicht ab, da das Osphradium bei vielen räuberischen Prosobranchiern reduziert sei oder sogar fehle, während es bei vielen Herbivoren und Planktonfiltrierern wieder stark entwickelt sei. Er faßt das Osphradium als ein Tastorgan auf, welches die mit dem Atemwasserstrom eingeschwemmten Sedimentpartikel prüft; der Autor weist in diesem Zusammenhang auf die Beziehung zwischen Größe des Osphradiums und Grad der Sedimentation hin. Dieser Ansicht schließt sich auch STARMÜHLNER (1952) an. Wegen der bestehenden Unklarheiten haben wir das komplizierte Osphradium der Neogastropoden *Buccinum undatum* L. und *Neptunea antiqua* (L.) untersucht, welches die Struktureigentümlichkeiten dieses Organs in besonders deutlicher Art ausgebildet hat.

### Material und Methode

Die Osphradien ausgewachsener Exemplare von *Buccinum undatum* L. und *Neptunea antiqua* (L.) aus der westlichen Ostsee wurden in 3,5%igem kaltem phosphatgepuffertem Glutaraldehyd (pH 7,4) 2 Std fixiert und dann mehrfach mit Phosphatpuffer (mit 0,15 M Saccharosezusatz) ausgewaschen. Anschließend wurden die Gewebestücke für 2 Std in 4%iges Osmiumtetroxid überführt und über Alkohol und Epoxypropan in Araldit eingebettet. Am Porter-Blum-Mikrotom hergestellte Dünnschnitte wurden mit Uranylacetat (gesättigte Lösung in 70%igem Methanol) und Bleicitrat kontrastiert. — Elektronenmikroskop: Zeiss EM 9A.

### Befunde

Das ungleichmäßig hohe Epithel des bipektinaten kienemähnlichen Osphradiums der untersuchten Schneckenarten ist ein- oder mehrreihig und liegt einer

dieken (Durchmesser  $0,2 \mu$ ), gewellten Basalmembran auf. Es besteht aus einer größeren Zahl verschiedener Zelltypen, die im folgenden beschrieben werden.

*Stützzellen.* Die hochprismatischen Stützzellen, die durch Stäbchendesmosomen miteinander verbunden sind, bilden die Hauptmasse der Epithelzellen des Osphradiums. Sie sind besonders durch ihren Gehalt an meist kugeligen Pigmentgranula, die dem ganzen Organ seine dunkle Farbe geben, und durch ein sehr kompliziert ausgebildetes System von Mikrovilli gekennzeichnet (Abb. 1, 2). Diese Villusschicht entspricht der Kutikula der Lichtmikroskopie. Die Villi sind bäumchenartig verzweigt und von einer Lage flockigen elektronendichten Materials bedeckt (Abb. 3). Darunter befindet sich eine schmale Zone hellen Zytoplasmas, in der zahlreiche Anschnitte eines glatten Tubulussystems und Mikrotubuli liegen. Sie ist vom übrigen Zytoplasma durch eine feine Lage von Fibrillen abgegrenzt. Proximal vom lang-ovalen Kern verzüngen sich die Zellen und setzen mit einem mehr oder weniger breiten Ausläufer der Basalmembran auf. Zwischen den basalen Zellabschnitten liegen häufig Ersatzzellen, die durch einen höheren E. R.-Gehalt ausgezeichnet sind. Außerdem finden sich zwischen den Stützzellen in verschiedenen weiten Abständen einzeln oder in Gruppen große zilientrage Zellen, die ihnen aber im übrigen ähneln. Wie diese besitzen sie ein, wenn auch deutlich schwächer ausgebildetes Mikrovillus-System und Pigmentgranula, allerdings auch in geringerer Zahl. Unter den Zilien liegen eine Schicht von tubulären Mitochondrien sowie E. R.-Zisternen und Golgi-Felder. Die Zilien (9 + 2 – Muster) besitzen ein kräftig ausgebildetes Verankerungssystem und sind durch elektronendichte Fibrillen miteinander verbunden.

*Schleimzellen.* Es lassen sich mindestens zwei Typen von Schleimzellen unterscheiden, die in ihrer Gestalt und Verteilung den Becherzellen des Darmepithels der Säugetiere gleichen. Nach Färbung mit Toluidinblau nach RICHARDSON et al. (1960) erscheinen sie metachromatisch rotviolett. Am häufigsten sind Schleimzellen, deren Zelleib weitgehend mit einer strukturlosen, hellen Substanz angefüllt ist (Abb. 4a), durch die einzelne sehr schmale Fäden dunkleren Zytoplasmas, das sonst auf schmale Bezirke der Zellperipherie beschränkt ist, hindurchziehen. Der Kern liegt entweder basal oder lateral. An der Oberfläche tragen diese Zellen einfache Mikrovilli.

Beim zweiten Zelltyp liegt die Schleimsubstanz in anderer Form vor; hier ist der Zelleib mit zahlreichen, mehr oder minder elektronendichten, von einer Membran umhüllten Kugeln angefüllt (Abb. 4b). Der Kern liegt in diesen Zellen stets basal. Ein möglicherweise dritter Schleimzellentyp (Abb. 4c) ähnelt Typ 2, doch sind hier die Schleimballen nicht homogen, sondern zeigen ein dunkles Zentrum und eine hellere periphere Zone und ähneln damit den Körnchen der Panethschen Körnerzellen der Säugetiere. Das Zytoplasma dieser recht seltenen Zellen ist reich an granulärem E. R. und freien Ribosomen.

Ein weiterer ähnlicher Zelltyp enthält einen sehr umfangreichen hellen, leicht flockigen Einschluß und in der Zellperipherie sowie an der Basis größere Proteingranula mit einem Moirée-Muster, das dem der Kasein-Granula der Säugetiermilch stark ähnelt (BARGMANN und WELSCH, im Druck).

Ein anderer seltener Zelltyp enthält neben sehr zahlreichen Ribosomen im Lumen der Zisternen des endoplasmatischen Retikulums kristalloide Einschlüsse, die oft drusenförmige Komplexe bilden.

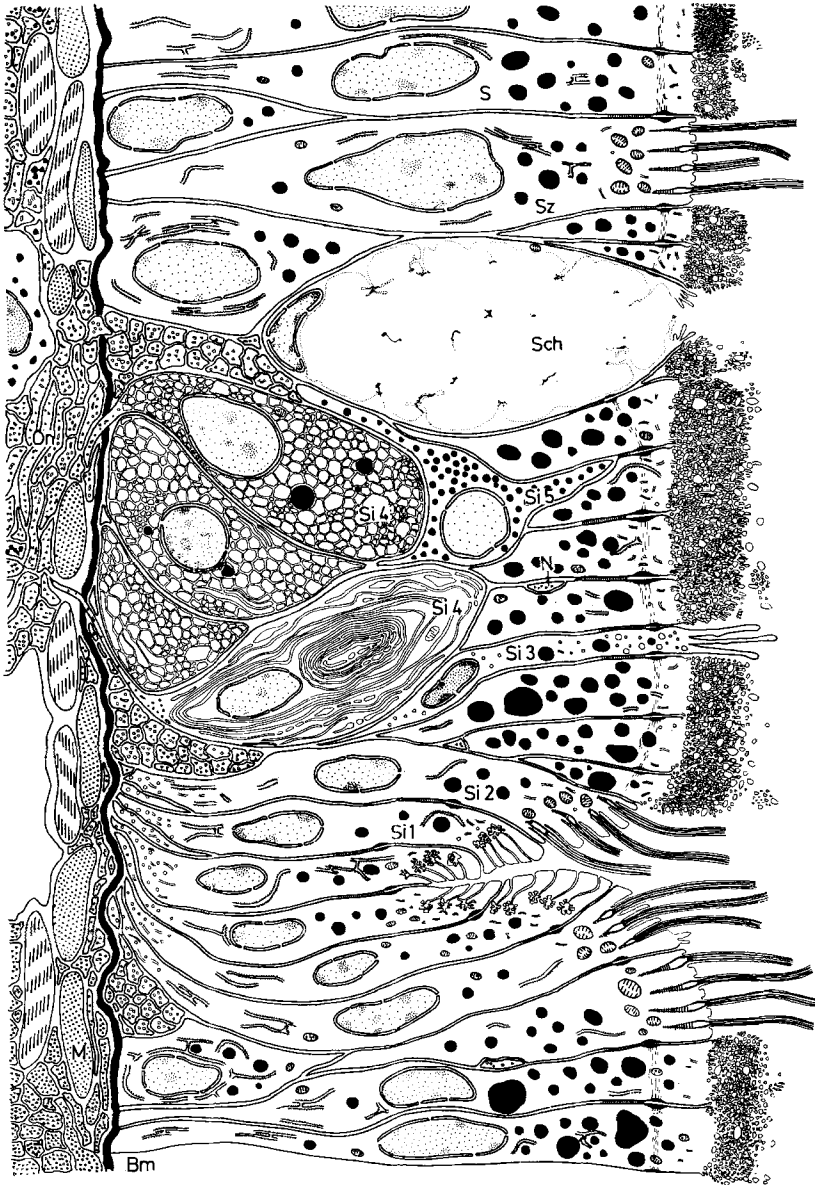
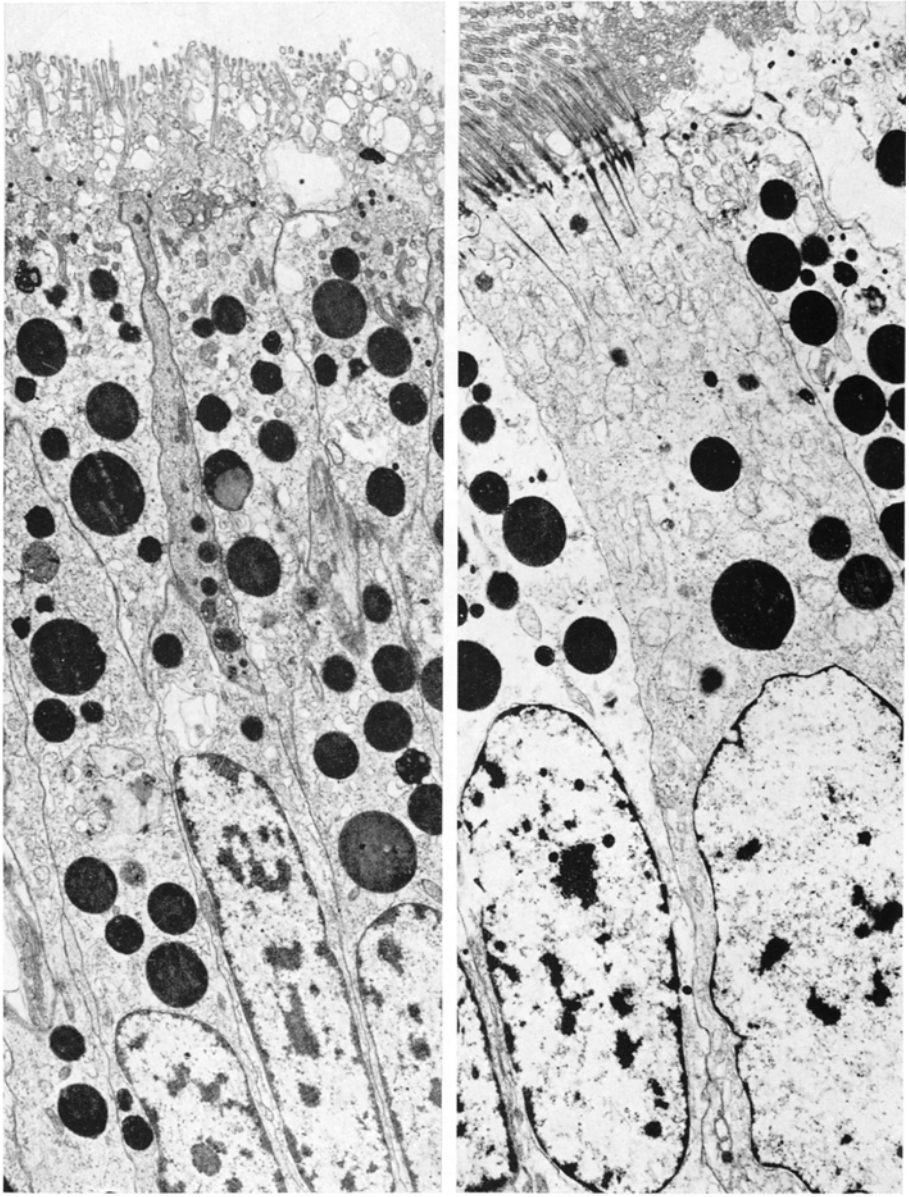


Abb. 1. Halbschematische Darstellung des Osphradium-Epithels der Bucciniden. *S* Stützzelle, *Sz* Stützzelle mit Zilien, *Sch* Schleimzelle, *Si 1* Sinneszelltyp 1 (olfaktorisch), *Si 2* Sinneszelltyp 2 (olfaktorisch), *Si 3* Sinneszelltyp 3 (olfaktorisch), *Si 4* Sinneszelltyp 4, *Si 5* Sinneszelltyp 5 (Druckrezeptor), *N* freie Nervenendigung, *Bm* Basalmembran, *M* Muskulatur, *On* Osphradialnerv

*Sinneszellen.* Typ 1: In das Epithel sind einzelne Vertiefungen eingesenkt, die von charakteristisch gebauten Zellen ausgekleidet werden. Ihr heller, organellfreier Zellapex ist von vielen Einschnitten zerklüftet, die von der Oberfläche



a

b

Abb. 2. a Stützzellen mit Pigmentgranula und Mikrovillusbesatz aus dem Osphradialepithel von *Buccinum undatum*. b Stützzelle mit Zilien. Vergr. 5400 ×

ungefähr 2—4  $\mu$  in die Tiefe ziehen. An der Basis der Einschnitte ist die Plasmamembran stark gefaltet und mit Mikrovilli versehen (Abb. 5 b). Im Bereich dieser Einschnitte erreicht die unit membrane eine Dicke von ca. 150 Å. Darunter liegen

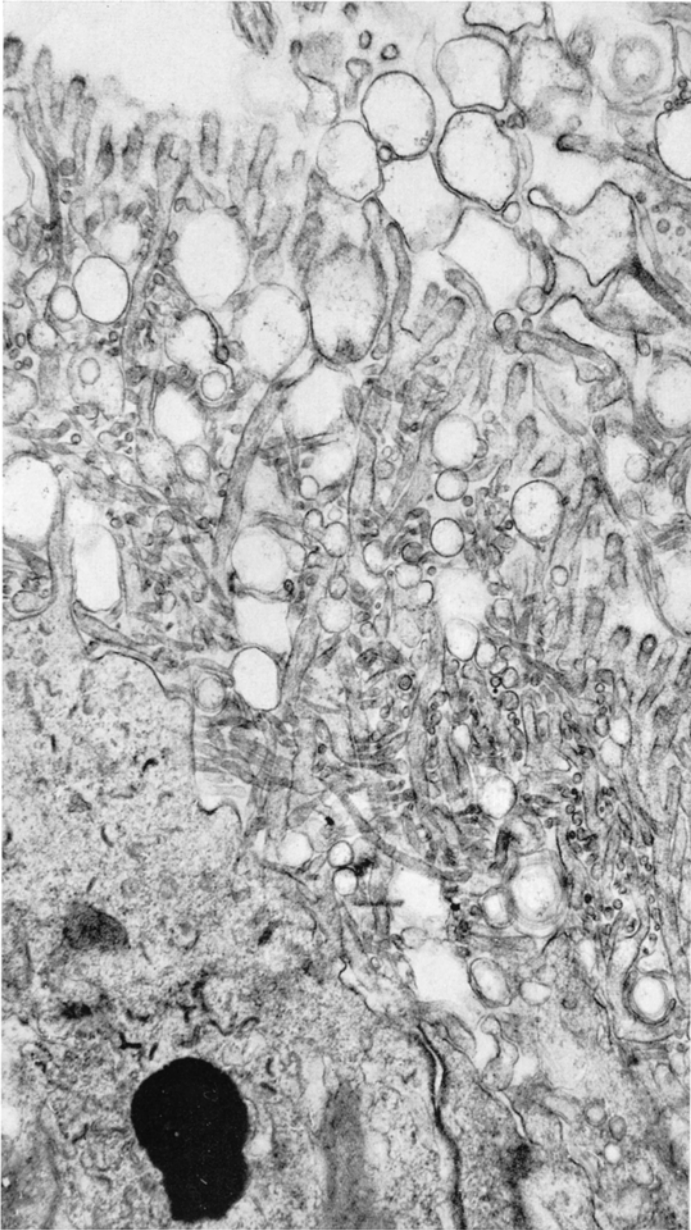


Abb. 3. Mikrovillussaum einer Stützzelle von *Neptunea antiqua*. Vergr. 19500  $\times$

glatte, enge Tubuli, die an einigen Stellen erweitert sind und optisch leere Bläschen enthalten. Den Kern umgeben einzelne Pigmentgranula und multivesikuläre Körper. Basal verjüngt sich die Zelle zu einem schmalen Ausläufer mit zahlreichen Mikrotubuli.

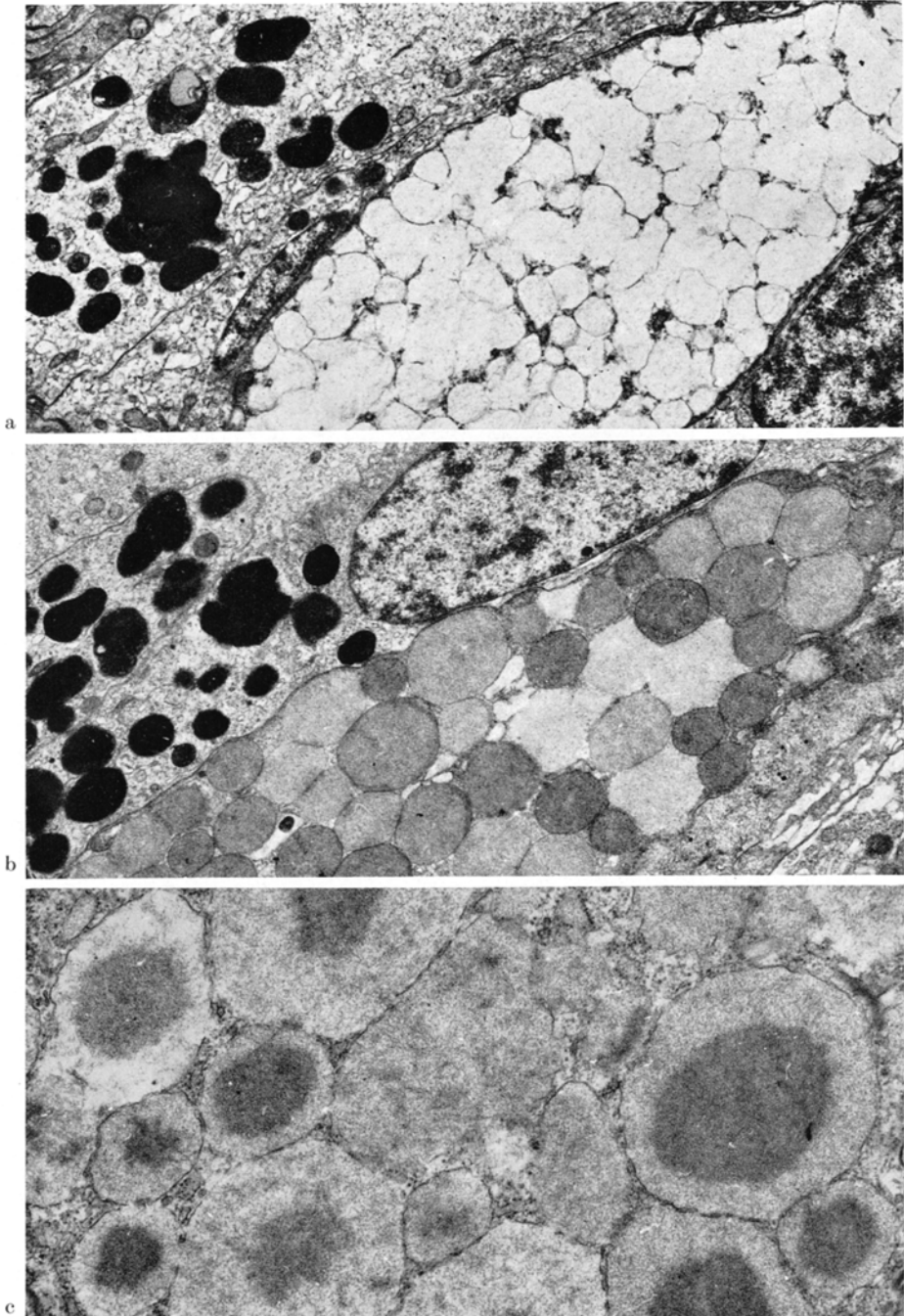


Abb. 4 a—c. Verschiedene Schleimzelltypen aus dem Osphradialepithel von *Buccinum undatum*.  
Vergr. 6000 ×



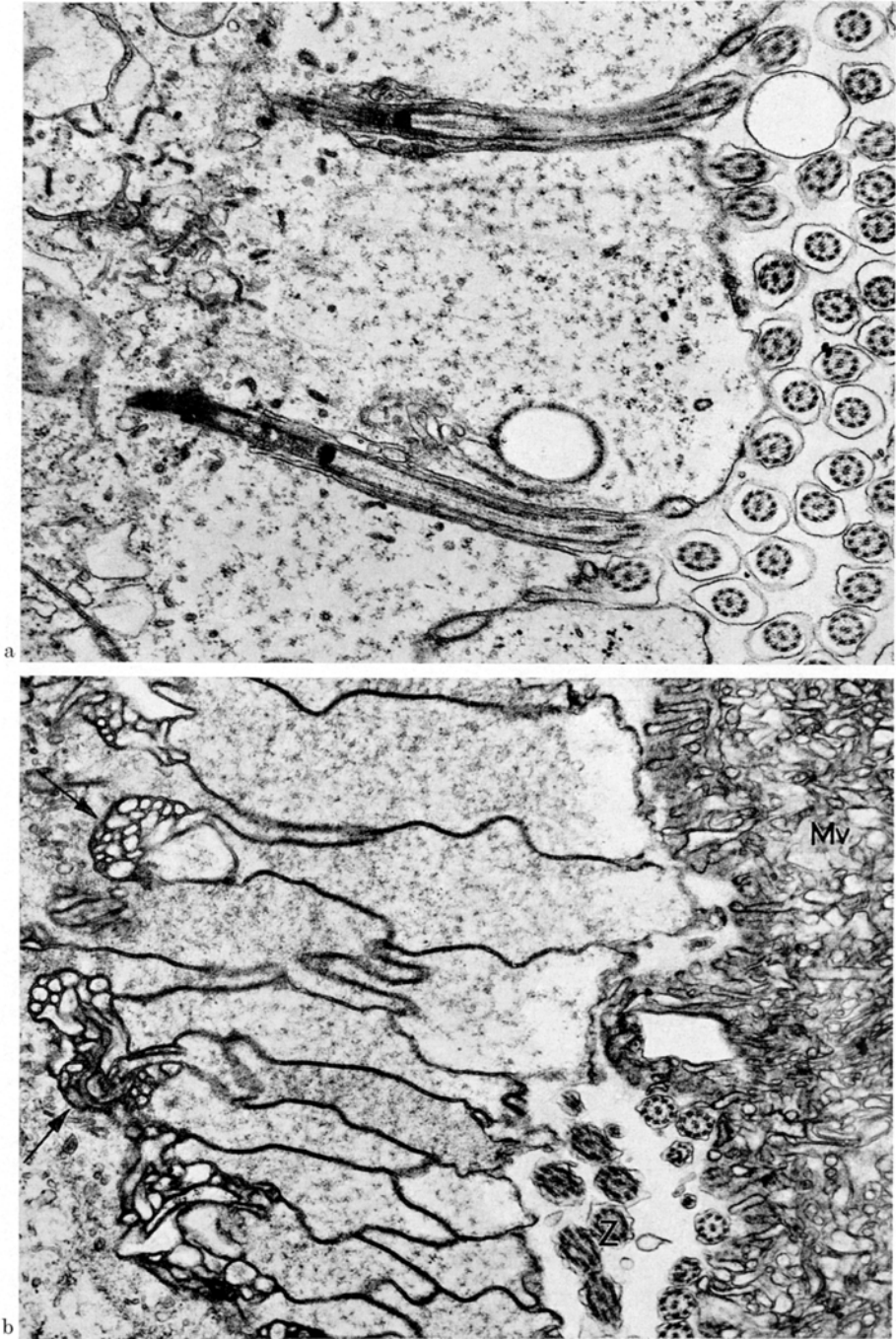


Abb. 5. a Zellapex von Sinneszelltyp 2 (olfaktorisch) von *Buccinum*. b Zellapex von Sinneszelltyp 1 (olfaktorisch) von *Buccinum*. Beachte die starken Einfaltungen an der Basis der Oberflächeneinschnitte (Pfeile). *Mv* Mikrovilli und *Z* Zilien einer gegenüberliegenden Stützzelle. Vergr. 19200 ×



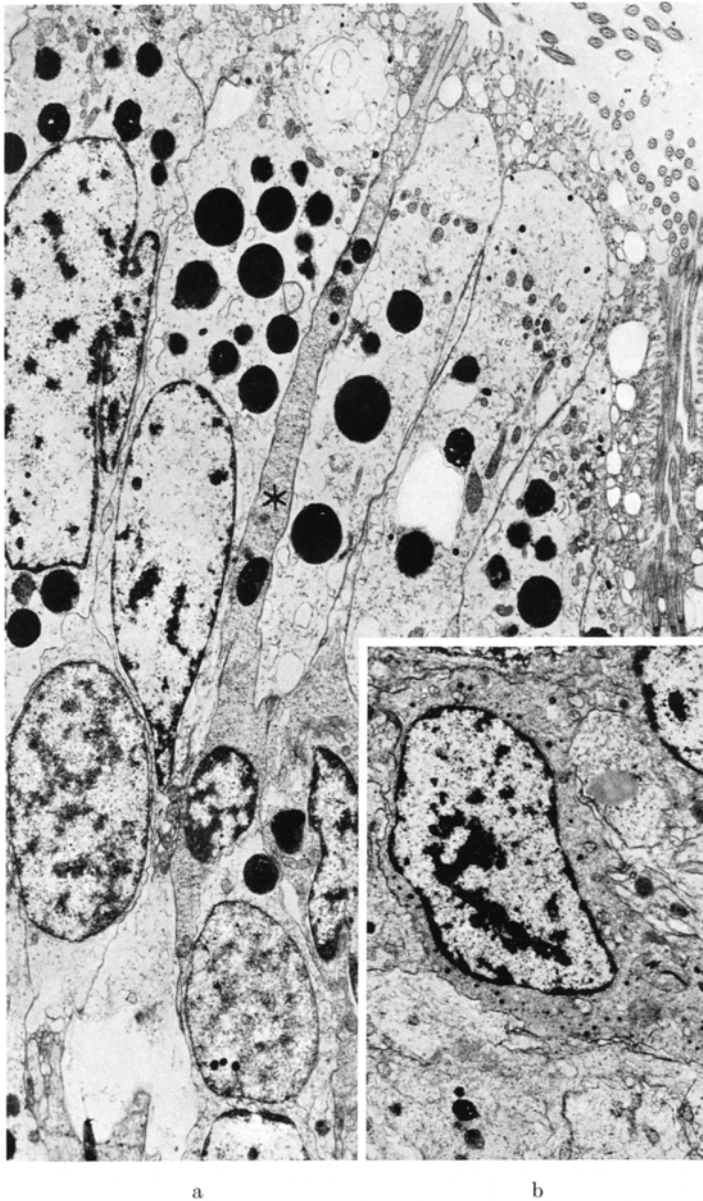


Abb. 6. a Sinneszelltyp 3 (Sternchen); b Typ 5, beide von *Buccinum*. Vergr. 5400  $\times$

Typ 2: Der äußere Rand dieser Epitheleinsenkungen wird ebenso wie größere Abschnitte der freien Oberfläche von Zellen gebildet, die Typ 1 ähneln, aber zusätzlich Zilien tragen, die an der Basis der Oberflächeneinschnitte entspringen (Abb. 5a). Die äußere Membran der Zilien ist an der Spitze sehr oft ballonartig aufgetrieben.

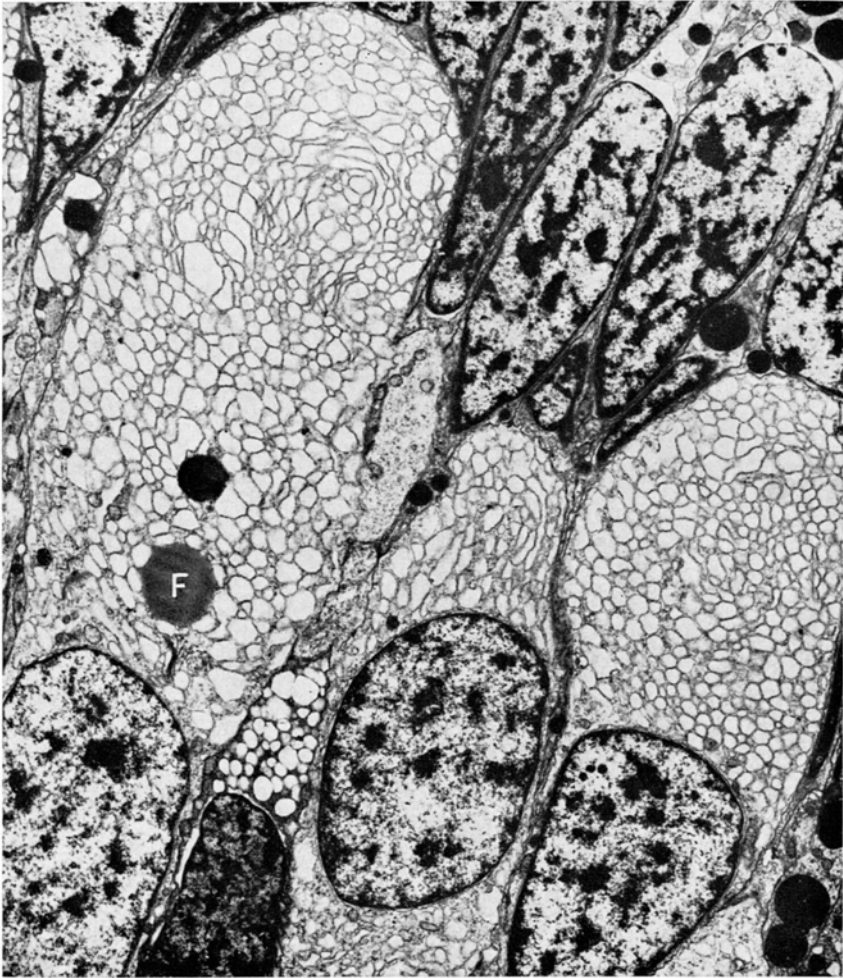


Abb. 7. Sinneszelltyp 4 von *Neptunea*. Beachte das reich entwickelte glatte, lakunäre endoplasmatische Retikulum. *F'* Fetteinschluß. Vergr. 5400  $\times$

Typ 3: Verstreut zwischen den Stützzellen und mit ihnen durch Desmosomen verbunden liegen sehr schmale, dunklere Zellen, die mit einem Ausläufer bis zur Oberfläche des Epithels ziehen, welcher sich dort in wenige, kräftige Fortsätze aufzweigt, die durch die Mikrovillenschicht hindurchlaufen und sie meist ein wenig überragen (Abb. 6a). Ihr Zytoplasma enthält Mikrotubuli, glattwandige, optisch leere Bläschen und wenige Pigmentgranula.

Typ 4: An der Basis des Epithels sitzen verstreut Gruppen von kolbenförmigen Zellen, deren Zytoplasma völlig mit verhältnismäßig weiten, unregelmäßig geformten Anschnitten durch ein glattwandiges Röhrensystem angefüllt ist (Abb. 7). Sie sehen auf den Schnitten daher netzartig gemustert aus. Vereinzelt liegen zwischen den Röhrenanschnitten Lipideinschlüsse, Ribosomen und Mitochondrien vom

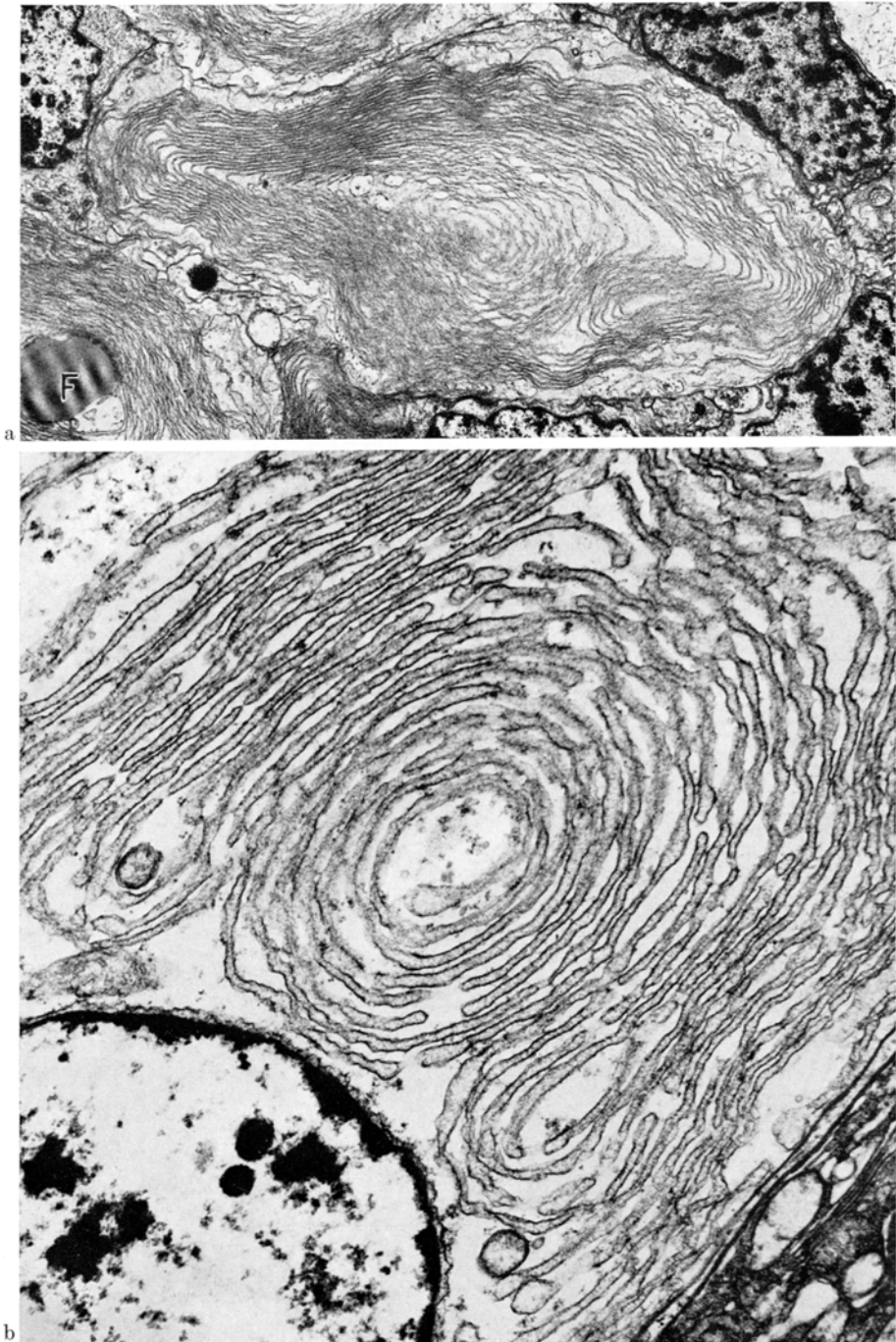


Abb. 8 a u. b. Sinneszelltyp 4 von *Buccinum*. Beachte das lamellär ausgebildete glatte endoplasmatische Retikulum. *F* Fettschluß. Vergr. a 5400  $\times$ , b 19200  $\times$

cristatubulären Typ. Diese Zellen laufen in einem schmalen Fortsatz aus, der Mikrotubuli und glattwandige Bläschen enthält.

Ein ähnlicher Zelltyp ist weitgehend von glattwandigen, eng aneinanderliegenden Lamellen ausgefüllt; diese Zellen sind in der Regel schmaler als die vorher beschriebenen (Abb. 8a und b). Die Möglichkeit, daß es sich bei diesen zwei Zelltypen nur um Erscheinungsformen eines einzigen Zelltyps handelt, ist nicht auszuschließen.

Typ 5: Verstreut im Epithel finden sich Zellen, die durch zahlreiche elektronendichte Sekretionsgranula (Durchmesser: 1000—1400 Å) und unregelmäßig angeordnete Fortsätze charakterisiert sind (Abb. 6b).

Ein weiterer Bestandteil des Epithels sind zahlreiche Anschnitte durch *Nervenfasern*, die besonders basal in größeren Bündeln auftreten. Dabei handelt es sich sicherlich oft um Axone der epithelialen Sinneszellen. Besonders hinsichtlich der höher gelegenen Abschnitte läßt sich aber nicht ausschließen, daß es sich hier um freie Nervenendigungen unter der Basalmembran gelegener Ganglienzellen handelt. Synapsenähnliche Gebilde wurden im Epithelbereich nur ausnahmsweise beobachtet.

Wie eingangs erwähnt, besteht das Bucciniden-Osphradium aus einer Rhachis und zweiseitig angeordneten Lamellen, welche von dem oben beschriebenen Epithel bedeckt werden und in ihrem Innern einen folgendermaßen aufgebauten Gewebestrang enthalten: Unter der Basalmembran des Epithels liegen schrägstreifige Muskelfasern, Blutlakunen, leukozytenartige Wanderzellen und in besonders reichem Maße Züge von Nervenfasern, die in ihrem Verlauf Ganglienzellen enthalten. In einigen dieser Fasern kommen neurosekretorische Elementargranula vor.

### Diskussion

Von den Zelltypen der untersuchten Osphradien verdienen die verschiedenen Sinneszellen besonderes Interesse, zumal dem Osphradium unterschiedliche Funktionen zugeschrieben werden.

Schon seit SPENGLER (1881) hält man dieses Organ für einen Chemorezeptor. In dieser Art interpretiert auch WÖLPER (1950) ihre Versuche. Intakte Tiere reagieren auf geringere Konzentrationen von Vanillin, Cumarin und geschlechtsfremdem Sexualstoff als osphradioektomierte Tiere. Mit der Regeneration des Organs wurde auch die spezifische Verhaltensweise nach Einwirken dieser Stoffe wiederhergestellt (beschleunigtes Kriechen und lebhaftes Suchbewegung des Mundkomplexes).

Die elektronenmikroskopische Analyse stützt diese Befunde insofern, als die Sinneszelltypen 1 und 2 sich mit den ersten Neuronen der Riechschleimhaut der Vertebraten vergleichen lassen. Bei Fischen (BANNISTER, 1965), Amphibien (GRAZIADEI und BANNISTER, 1967), Vögeln (GRAZIADEI und BANNISTER, 1967) und Säugern (ANDRES, 1966; SEIFERT und ULE, 1967) sind diese Rezeptorzellen im Prinzip übereinstimmend gebaut; ihr distaler perzipierender Fortsatz trägt stets Zilien. Die Feinstruktur von Sinneszelltyp 2 ist mit der olfaktorischer Rezeptoren vergleichbar; die tief im Zytoplasma eingesenkten Zilien sind wie bei Anuren (REESE, 1965) ballonartig aufgetrieben, allerdings beteiligt sich bei den Bucciniden an dieser Auftreibung nur die äußere Membran. Eine Besonderheit dieser Zilien sind eine elektronendichte Manschette oberhalb der Basalkörner und die langen

Wurzelstrukturen, die nicht rechtwinklig am Basalkörper ansetzen wie bei Amphibien (REESE, 1965), sondern in der Längsachse der Zilien liegen. Dieser Zelltyp findet sich am äußeren Rand von besonderen Vertiefungen im Epithel und in Gruppen zwischen den Stützzellen. Seine Basis besitzt einen axonähnlichen Fortsatz mit Mikrotubuli und optisch leeren Bläschen, der sich mit anderen Axonen zu einem Bündel vereinigt.

Der ähnliche Typ 1, der in der Tiefe der Epitheleinsenkungen vorkommt, besitzt keine Zilien, ein Befund, der aber nicht im Widerspruch zu einer olfaktorischen Funktion stehen muß, da auch die Sinneszellen des Jacobsonschen Organs von Reptilien keine Zilien besitzen (ALTNER und MÜLLER, 1968). Ein auffallendes Kennzeichen dieser Zellen ist die Tatsache, daß ihr Plasmalemm in dem besonders strukturierten apikalen Bereich sehr dick ist.

Ein eigener Chemorezeptor-Typ, der gut mit den Zellen des Jacobsonschen Organs vergleichbar ist, dürfte Sinneszelltyp 3 sein, dessen Perikaryon auf einer mittleren Höhe im Epithel liegt. Ein schmaler Dendrit, der keine Zilien trägt, zieht zur Epitheloberfläche und zweigt sich in wenige Fortsätze auf. Im Bereich der Aufzweigung enthält er zahlreiche, dicht beieinanderliegende, optisch leere Bläschen.

Auch für eine Tastsinnesfunktion, wie sie YONGE (1947) ausschließlich für das Osphradium vermutet, lassen sich morphologische Äquivalente finden, wenn wir seinen Feinbau mit dem bekannter Tastsinnesorgane vergleichen. MÜNGER (1965) beschreibt in der Haut der Opossum-Schnauze freie Nervenendigungen und die mit Sekretionsgranula gefüllten Merckelschen Zellen, die zusammen den Tastapparat aufbauen. Auch ANDRES (1966) beschreibt entsprechende Zellen für das Sinushaar der Katze. Zellen, die den Merckelschen Zellen auffallend ähneln, finden sich neben überall anzutreffenden freien Nervenendigungen auch im Epithel des Osphradiums. Sie bilden auch bei den Schnecken öfter Kontaktstellen mit den Nerven aus, die aber nie morphologisch besonders gekennzeichnet sind, etwa durch Membranverdickungen oder Bläschen.

YONGE (1947) faßt das Osphradium als ein Tastorgan auf, welches die mit dem Atemwasserstrom eingeschwemmten Sedimentpartikel prüft, und dementsprechend seine komplizierteste Form bei den im Schlammgrund wühlenden siphonalen Rhachiglossen (*Buccinum*, *Neptunea*, *Fusus*, *Nassa*, *Murex*) und den im selben Biotop vorkommenden Toxoglossen (*Conus*) erreicht. Die Prosobranchier in sedimentarmen Biotopen sind nach YONGE dagegen durch vereinfachte Osphradien gekennzeichnet.

Rätselhaft bleibt vorläufig die Funktion der Zelltypen 4, obwohl sie oft durch die parallele Anordnung vieler zytoplasmatischer Lamellen eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit den kleinen Lamellenkörpern in der Haut der Säugetiere haben (CAUNA und ROSS, 1960; ANDRES, 1966), die aber aus einzelnen Zellen aufgebaut sind. Zellen mit reich entwickeltem glattem Retikulum sind vielfach durch eine erhöhte Synthese von Lipiden gekennzeichnet; auch in den vorliegenden Zellen befinden sich regelmäßig einige Lipidkugeln. PORTER und YAMADA (1960) betonen besonders das Vorkommen von glatten Membransystemen in photorezeptorisch aktiven Zellen, z. B. in den Seh- und Pigmentzellen der Retina des Frosches. Aber schon die Lage des Osphradiums in der Mantelhöhle macht eine Sehfunktion dieser Zellen unwahrscheinlich.

## Literatur

- ALTNER, H., u. W. MÜLLER: Elektrophysiologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Jacobsonschen Organs von Eidechsen (*Lacerta*). Z. vergl. Physiol. **60**, 151—155 (1968).
- ANDRES, K. H.: Der Feinbau der Regio olfactoria von Makrosomatikern. Z. Zellforsch. **69**, 140—154 (1966).
- Über die Feinstruktur der Rezeptoren an Sinushaaren. Z. Zellforsch. **75**, 339—365 (1966).
- BANNISTER, L. H.: The fine structure of the olfactory surface of teleostean fishes. Quart. J. micr. Sci. **106**, 333—342 (1965).
- BARGMANN, W., and U. WELSCH: On the ultrastructure of the mammary gland (im Druck).
- BERNARD, F.: Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sci. nat. (Zool.) **9**, 89—404 (1890).
- CAUNA, N., and L. L. ROSS: The fine structure of Meissner's touch corpuscles of human fingers. J. biophys. biochem. Cytol. **8**, 467—482 (1960).
- DAKIN, W. J.: *Buccinum*. L. M. B. C. Memoirs 20, London, 115 pp. 1912.
- DEMAL, J.: Essai d'Histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes. Mém. Acad. roy. Belg. **29**, 5—82 (1955).
- GARNAULT, P.: Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Thèse, Bordeaux 1887 (zit. nach STORK).
- GRAZIADEI, P., and L. H. BANNISTER: Some observations on the fine structure of the olfactory epithelium in the domestic duck. Z. Zellforsch. **80**, 220—228 (1967).
- HYMAN, L. H.: The invertebrates, vol. 6, Mollusca I. New York: McGraw Hill 1967.
- LANKESTER, R.: Mollusca. (Encyclopedia Britannica 16) 1883 (zit. nach DEMAL).
- MUNGER, B. L.: A light and electron microscope study, with observations on the nature of Merkel's Tastzellen. J. Cell Biol. **26**, 79—97 (1965).
- PORTER, K. R., and E. YAMADA: Studies on the endoplasmic reticulum V. Its Form and differentiation in pigment epithelial cells of the frog retina. J. biophys. biochem. Cytol. **8**, 181—205 (1960).
- REESE, T. S.: Olfactory cilia in the frog. J. Cell Biol. **25**, 209—230 (1965).
- RICHARDSON, K. C., L. JARETT, and E. H. FINKE: Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain Technol. **35**, 313—323 (1960).
- SEIFERT, K., u. G. ULE: Die Ultrastruktur der Riechschleimhäute der neugeborenen und jugendlichen weißen Maus. Z. Zellforsch. **76**, 147—169 (1967).
- SPENGLER, J.-W.: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Z. wiss. Zool. **35**, 333—383 (1881).
- STARMÜHLNER, F.: Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier. Öst. zool. Z. **3**, 546—590 (1952).
- STORK, H.-A.: Beiträge zur Histologie und Morphologie des Osphradiums. Arch. néerl. Zool. **1**, 71—99 (1934).
- WÖLPER, C.: Das Osphradium der *Paludina*. Z. vergl. Physiol. **32**, 273—285 (1950).
- YONGE, C. M.: The pallial organs in the aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. B **232**, 443—518 (1947).

Dr. VOLKER STORCH  
Zoologisches Institut der Universität  
23 Kiel, Hegewischstr. 3  
Germany

Dr. ULRICH WELSCH  
Anatomisches Institut der Universität  
23 Kiel, Olshausenstraße  
Germany