

Abhandlungen
zur
vergleichenden Anatomie des Auges.

I.

Die Retina der Cephalopoden.

Von

Dr. H. Grenacher,
Prof. der Zoologie a. d. Univ. Halle a. S.

Mit 1 Tafel.

Die Untersuchungen, von denen auf den folgenden Seiten gehandelt werden soll, bilden eine Fortsetzung meiner Studien über das Sehorgan in der Thierreihe. Bis jetzt waren es besonders die Augen der Arthropoden, mit denen ich mich eingehender befasste, und ich habe, von einigen kleineren auszugsweisen Mittheilungen abgesehen, in zwei ausführlicheren, mit Abbildungen ausgestatteten Arbeiten*) dem wissenschaftlichen Publicum die gewonnenen Resultate vorgelegt. Schon in der erstgenannten grössern Arbeit habe ich mich indessen bemüht, den erhaltenen Resultaten, soweit sie eine nicht bloß auf den Arthropodentypus beschränkte Bedeutung zu haben schienen, eine allgemeinere Tragweite zu verleihen, indem ich die bei Gliederthieren gefundenen allgemein wiederkehrenden Formelemente mit den in den Augen anderer Thiere sich findenden in Parallele stellte, und ich habe in dem citirten Buche einen besondern Abschnitt (l. c. pag. 157—168) diesem Versuche gewidmet. Eigene Untersuchungen, wenn auch nicht überall sehr eingehender Art, und, wo diese nicht zu Gebote standen, Verwerthung und Interpretation der am besten beglaubigten Befunde anderer Autoren wurden herangezogen, um wenigstens ein vorläufiges Bild derjenigen Elemente zu construiren, welche in die Bildung des wesentlichsten Theiles des thierischen Auges, die *Retina*, eingehen.

Es ist eine fast unausbleibliche Consequenz der längere Zeit hindurch innerhalb eines relativ engen Bereiches sich bewegenden Forschung, dass dem Untersucher sich gewisse Gesichtspunkte aufdrängen, die Demjenigen, der solche Gebiete flüchtiger und nur gelegentlich berührt, leicht entgehen. Solche Gesichtspunkte als vorgelegte Fragen zu betrachten, zu sehen, ob sie sich als richtige, der Natur adaequate Vorstellungen erweisen, bietet einen besondern Reiz. Solche Gesichtspunkte oder Fragen waren es auch, die mich veranlassten, die *Retina* der Cephalopoden einer erneuten Revision zu unterwerfen.

*) H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen, 1879. 4^o mit 11 Taf. — Derselbe, Ueber die Augen einiger Myriapoden, in: Arch. f. mikr. Anatom. Vol. 18. 1880. pag. 415—467. Taf. XX, XXI.

Ich habe in der vorhin citirten grösseren Arbeit auf Grund eigener Forschungen mir einen Begriff von der percipirenden Einheit des Auges der Arthropoden, des Retina-Elementes, gebildet, und bisher noch keinen zwingenden Grund auffinden können, diesen Begriff gerade auf den genannten Thiertypus zu beschränken. Nun hat sich aber aus der die Augen anderer Thiere oder Tiergruppen behandelnden Literatur ergeben, zwar nicht, dass jener Begriff auf andere Formen dieses Organes nicht übertragbar wäre, wohl aber, dass neben dem fraglichen Elemente der Retina noch anders gestalteten Nervenendigungen eine besondere functionelle Bedeutung zugeschrieben wird, welche die meines Erachtens dominirende Rolle jener ersten sehr wesentlich beeinträchtigen müsste, falls sie sich wirklich in der einen oder der andern Art an der Perception betheiligten. Vor Allem ist es das Auge der Cephalopoden, in welchem, und zwar von der glaubwürdigsten Seite, solche andere Formen von Nervenendigungen neben den typischen Retina-Elementen mit ihren Stäbchenbildungen angegeben wurden, und sie erschienen daher vorzugsweise geeignet zu einer Prüfung der principiellen Richtigkeit oder Unrichtigkeit meiner eigenen Ansichten.

Ich brauche dem kundigen Leser wohl nicht erst zu sagen, dass ich es hier besonders mit V. Hensen zu thun habe, dem wir eine — ich kann nicht umhin, hier das vielfach missbrauchte Wort anzuwenden — wahrhaft classische Untersuchung über das Auge der Cephalopoden (und anderer Weichthiere) verdanken.*) Ich kenne keine einzige Arbeit aus dem ganzen Gebiet der Anatomie der Sinnesorgane überhaupt, die ich über jene stellen möchte, und nur sehr wenige, die einigermaßen an sie heranreichen. Diese exceptionelle Stellung verdankt sie in meinen Augen aber weniger ihrer — wenn auch noch so hervorragenden — Genauigkeit in der Beobachtung des Thatsächlichen, sondern vielmehr der vollendeten Durchdringung der morphologischen und physiologischen Betrachtungsweise. Wie schwer ein solcher Vorgänger seinen Nachfolgern es macht, das Thema weiterzuführen, das habe ich reichlich empfunden; dass meine eigenen Untersuchungen selbst sich nur auf die Netzhaut der Cephalopoden beschränken, die übrigen Augentheile derselben aber ausser Betracht bleiben, rührt von der Erkenntniss her, dass dort nach Hensen's Untersuchungen zur Zeit nichts mehr zu thun ist.

Als eines der hervorragendsten Verdienste Hensen's möchte ich es bezeichnen,

*) V. Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden, in: Ztschrft. f. wiss. Zool. Vol. XV. 1865. pag. 155—242. Taf. XII—XXI.

dass er in der genannten, sowie in einer nachher erschienenen Arbeit*) die Grenzen der Vergleichbarkeit des Cephalopodenauges mit andern Sehorganen weit enger absteckte, als es früher für zulässig galt, und daraufhin die Terminologie reformirte, so dass sie nicht mehr in dem vorher beliebten Stile ein vages Spielen mit vermeintlichen Homologieen, die höchstens Analogieen sind, gestattet. Die ganze sich darin ausprägende Auffassungsweise hat natürlich allenthalben, wo noch Sinn für wissenschaftliche Methodik vorhanden war oder erweckt werden konnte, Eingang und Beifall gefunden; nur vereinzelt treten gelegentlich noch Autoren auf mit der Prätension, die Hensen'schen Deutungen zu widerlegen, was aber ihrem Verständniss für wissenschaftliche Behandlung morphologischer Fragen in meinen Augen wenigstens ein keineswegs günstiges Zeugniss ausstellt. Wenn zum Beispiel neuere Autoren über das Cephalopodenauge aus dem Verlaufe der Blutgefässe in demselben „mit zwingender Logik“ alle Theile des Vertebratenauges an ihm demonstrieren wollen, so halte ich diesen Standpunkt für einen genau so naiven, wie den alten, welcher den Kopfknochen der Cephalopoden auf den Vertebratenschädel reducirbar hielt.

So einschneidend Hensen's Bemühungen in diesem Punkte auch waren, so sind sie doch vielleicht nicht radical genug gewesen. Dies erklärt sich aber, wie Hensen selbst (l. c. pag. 156) auch ausspricht, aus dem Umstand, dass zu jener Zeit eine Reihe von nicht unwichtigen Momenten aus der Entwicklung des Cephalopodenauges noch nicht bekannt geworden waren. Diese sind seither geliefert worden, und aus ihnen ergiebt sich mit aller nur wünschenswerthen Bestimmtheit die Berechtigung zur Zurückweisung solcher Velleitäten, wie die obenerwähnten Versuche der Zurückführung aller oder einzelner Theile des Cephalopodenauges auf die Constituentien des Wirbelthierauges. Ich selbst habe in einer schon vor 10 Jahren erschienenen Arbeit über die Entwicklung eines seiner Abstammung nach leider noch immer unbekannten Cephalopodenembryo**) mit voller Bestimmtheit aussprechen können, dass die erste Anlage des Auges der Tintenfische durchaus mit der bleibenden Form des Auges der Schnecken übereinstimmt, und dass Alles, was sonst bis zur Ausbildung der typischen Bestandtheile des Cephalopodenauges hinzukommt, Neubildungen sui generis sind; d. h. also mit andern Worten, dass die Cephalopoden hin-

*) V. Hensen, Ueber den Bau des Schneckenauges und über die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe, in: Arch. f. mikr. Anat. Vol. II. 1866. pag. 390—429. Taf. XXI.

**) H. Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höhern Mollusken, in: Ztschft. f. wiss. Zool. Vol. XXIV. 1874. pag. 419—498. Taf. 39—42. — Vgl. bes. pag. 483—489.

sichtlich der Entwicklung ihres Auges zunächst dem allgemeinen Typus der Augenbildung bei den Cephalophoren überhaupt folgen, dann aber sich über die Organisationshöhe jener hinaus weiterbilden. Die etwas späteren, ungleich mehr in's Einzelne gehenden Untersuchungen Bobretzky's*) finde ich mit meinen eigenen Ansichten völlig im Einklang, soweit mein lediglich auf die Interpretation seiner Abbildungen basirtes Urtheil reicht — der Text ist leider nur seinen russischen Landsleuten zugänglich.

Dass diese geradezu fundamentalen Unterschiede zwischen dem Auge der Wirbelthiere und dem der Cephalopoden, welche trotz aller wunderbaren Aehnlichkeiten im Gesammbau und in der Anordnung der einzelnen Theile bei jeder nur einigermaßen eingehenden Betrachtung bestehen, auch in der Structur der Retina ihren Ausdruck finden, wird heutzutage nicht mehr so überraschen wie damals, als man mit Erstaunen die diametral entgegengesetzte Lage und Richtung der Stäbchen zur Netzhaut in den beiderlei Augenformen entdeckte. An dies Factum sich zu gewöhnen hat man ja reichlich Zeit gehabt. Aber doch sind, wie es mir wenigstens scheinen will, die Vorstellungen darüber noch lange nicht der wirklichen Differenz zwischen beiden entsprechend. Man weiss, was für ein complicirtes Gebilde die Wirbelthier-Netzhaut, und was für ein hoffnungsloses Unternehmen es ist, die Opticusfaser von ihrem Eintritt in den Bulbus bis zu ihrem Ende in oder an den Stäbchen und Zapfen zu verfolgen, durch alle die Lagen von Ganglienzellen, Körnern und Granulationen hindurch. Mit diesem Masse darf man aber die Cephalopoden-Retina nicht messen wollen; hier liegen die Verhältnisse ungleich einfacher und durchsichtiger. Auch ich selbst bin früher in dieser Hinsicht anderer Ansicht gewesen, und habe auf Grund der literarischen Angaben, sowie völlig unzureichender eigener, nur zur allgemeinsten Orientirung angestellter Beobachtungen hier das Vorhandensein von Complicationen zugestanden, die ich heute auf das Bestimmteste bestreiten muss. Gehört nach meiner jetzigen Auffassung die Netzhaut unserer Thiere auch nicht zu den einfachsten, treten an ihr noch Differenzirungen auf, die sie über die Retinae anderer wirbelloser Thiere erheben, so ist damit doch noch nicht der geringste Anhaltspunkt für eine etwaige Annäherung an die Vertebraten gegeben. Von einer wahren Homologie kann ja überhaupt keine Rede sein, aber auch das, was man heutzutage vielfach als Scheinhomologie bezeichnet, fehlt vollständig. Was allein

*) Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Moskau 1877. 4^o mit 10 Taf. (Russisch).

bei beiden Augenformen, und wie weit dies überhaupt verglichen werden darf, sollen meine eigenen Darstellungen zu zeigen versuchen. Ich werde mich natürlich sowohl hinsichtlich der thatsächlichen Untersuchungsergebnisse, als auch hinsichtlich der Deutung derselben vielfach in Widerspruch befinden mit meinen Vorgängern, von denen Hensen zwar nicht der einzige, aber der hervorragendste ist; hoffentlich wird man aber den Gründen, auf welche ich mich dabei stütze, die Berechtigung dazu nicht streitig machen.

Die vorliegende Untersuchung wurde von mir schon im Jahre 1881 begonnen, und zwar an sehr sorgfältig conservirtem Materiale, welches mir die Zoologische Station in Neapel zur Verfügung stellte. Ich gelangte damals aber nicht zu einem Abschluss; hinsichtlich einiger recht wesentlichen Punkte erwachten wohl Zweifel an der Richtigkeit der bisherigen Darstellungen, aber es fehlten noch die beweiskräftigen positiven Resultate. Meine im Frühjahr 1882 erfolgte Uebersiedelung von Rostock hierher unterbrach diese Studien, und, durch die begleitenden Umstände (absoluter Mangel an Arbeitsraum und Instrumenten), leider auf recht lange Zeit. Erst Ostern 1883 wurde mir durch die Munificenz eines hohen Cultusministeriums die Möglichkeit gegeben, sie wieder aufzunehmen, indem mir ein Aufenthalt in Neapel zum Zwecke der Sammlung und Conservirung von Untersuchungsmaterial bewilligt wurde.

Die Technik der Untersuchung, auf die bei solchen Studien so viel ankommt, hat bekanntlich in den letzten Jahren ganz ausserordentliche Fortschritte gemacht. Hensen hat noch vorwiegend mit Chromsäure und ihren Salzen gearbeitet. Wenn die Anwendung dieser Erhärtungsmittel ihm auch bei der Erforschung des Baues der andern Theile des Cephalopodenauges nicht im Wege gestanden hat, so hat sie ihm doch bei der Untersuchung speciell der Retina keineswegs entsprechende Dienste geleistet. Von meinem früher benutzten Material war das beste das mit Pikrinschwefelsäure (nach Kleinenberg) conservirte; aber auch diese, sonst so vorzügliche Härtungsmethode liess Manches nur ahnen, nicht aber deutlich erkennen. Als eine (wenigstens für einige Cephalopodenspecies) wesentliche Verbesserung lernte ich durch Herrn Dr. A. Lang eine Lösung von Sublimat in Pikrinschwefelsäure bis zur Sättigung kennen. Freilich ist auch diese kein Mittel, das für alle Formen den Erfolg garantirt; am besten bewährte sie sich für die Augen von *Octopus*, dann von *Eledone* und *Sepia*; den pelagischen Cephalopoden (*Loligo*, *Ommatostrephes*, *Rossia*) gegenüber versagte auch sie. Worauf das beruhen mag, ist mir unbekannt geblieben. Die Augen der letztgenannten Thiere wurden genau in der gleichen

Weise wie die der ersten behandelt, ohne dass der Erfolg sich damit hätte vergleichen lassen.

Aber auch in anderer Weise habe ich von technischen Vortheilen Gebrauch machen können, welche meine Vorgänger auf diesem Gebiete noch nicht kannten. Als wichtigsten derselben nenne ich die von mir schon früher, bei meinen Studien über das Arthropodenauge, systematisch angewandte Entfärbung, die Zerstörung des Pigmentes mittelst Mineralsäuren in stark verdünntem Zustande. Das Pigment verhüllt gerade an den wichtigsten Stellen die Einzelheiten, auf die es besonders ankommt, so sparsam im Ganzen die Cephalopodenretina auch damit ausgestattet ist. Durch auf's Extreme getriebene Verdünnung der Schnitte, wie Manche meinen, wird dabei absolut nichts gewonnen; durch mechanische Entfernung des Pigmentes mittelst Auspinseln, womit Andere es versucht haben, ebensowenig, aus dem einfachen Grunde, weil das Pigment in die Retinazellen eingelagert ist, diese also erst zerstört werden müssen, bevor die Pigmentkörner dem Pinsel zugänglich werden. Das aber heisst doch nichts Anderes, als den Teufel durch Beelzebuth austreiben. — Ich wende jetzt schon seit längerer Zeit, statt der früher fast ausschliesslich von mir benutzten Salpetersäure, Salzsäure an, welche die Präparate weit mehr schont; handelt es sich dabei um feine Schnitte, so genügt schon ein Minimum, um den gewünschten Effekt ohne jede merkliche Schädigung der Gewebe an sich zu erreichen. Rathsam ist es immer, ganze Stücke Retina (von 2—5 mm Durchmesser) in toto zu entfärben, was ohne Schwierigkeit gelingt, sobald man ein wenig Uebung darin erlangt hat. Ich verwende zu dem Behufe ein Gemenge von ca. 2 Theilen starken (etwa 80 %) Alkohol und 1 Theil Glycerin, dem ich ca. 2—3 % Salzsäure zusetze. Ja, es lässt sich, wenn man will, unter Umständen Pigmentzerstörung und Kernfärbung in einen Act vereinigen: wirft man ein Retinastückchen von oben angegebener Grösse, das 2—3 Stunden in Boraxcarminlösung gelegen hat, also ganz davon durchzogen ist, in die Entfärbungsmischung, so erweist sich die Carminfärbung in sofern resistenter als die natürliche Pigmentirung, als letztere zerstört wird, erstere aber die Kerne tingirt erscheinen lässt. Doch halte ich es, weil das Verfahren viel Uebung voraussetzt, und auch stetige Ueberwachung des Präparates erfordert, im Ganzen für besser, die Processe von einander zu trennen, d. h. zuerst das Pigment zu zerstören, und dann erst die Kerntinction in bekannter Weise vorzunehmen.

Dass die Mikrotomtechnik ebenfalls, und als eines der wesentlichsten Hilfsmittel, in Anwendung gebracht wurde, versteht sich fast von selbst. Würde es sich blos um Dickenschnitte durch die Retina handeln, worauf sich grösstentheils meine

Vorgänger beschränkten, so wäre allerdings die Anwendung des Mikrotoms weniger unerlässlich. Eine einigermaßen geschickte Hand kann mittelst des Rasirmessers Schnitte von genügender Feinheit herstellen, um daran, deren Entfärbung resp. eventuelle Tinction vorausgesetzt, ziemlich Alles gewahren zu lassen, was man überhaupt an in dieser Richtung geführten Schnitten, — auch den zartesten Mikrotomschnitten — wahrzunehmen im Stande ist. Aber man läuft, wenn man sich daran genügen lässt, Gefahr, gerade die wichtigsten Structurverhältnisse zu übersehen, und ich selbst verdanke es nur dem Umstande, dass ich planmässig Flächenschnitte durch die Retina legte, die mir schon früher die Räthsel des zusammengesetzten Auges der Insecten und Crustaceen enthüllten, dass ich in einigen Punkten weiter kam, als meine Vorgänger. Um aber diese Flächenschnitte anzufertigen, sie namentlich durch ganz bestimmte Regionen der Retina von sehr unbedeutender Dicke zu führen, giebt es kein anderes Mittel als die verbesserten Mikrotome unserer Zeit. Dass ich mich der ausgezeichneten Methode von Dr. Giesbrecht zum Fixiren der Schnittserien mit grösstem Vortheile bedient habe, mag hier ebenfalls noch Erwähnung finden. — Zum Einschluss der Schnitte verwende ich im Ganzen lieber Ricinusöl als Harze; letztere machen Manches zu durchsichtig. Der Brechungsindex des Ricinusöls beträgt 1,49, liegt also etwa in der Mitte zwischen dem des Glycerins und der meisten Harze. Ricinusöl und Giesbrecht'sche Methode vertragen sich sehr gut, nur der Einschluss macht einige Schwierigkeiten. Zieht man, des letzteren Umstandes wegen, Harzeinschluss vor, so thut man gut, die Färbung möglichst intensiv zu machen, d. h., sie nicht auf die Kerne allein beschränkt sein zu lassen.

Bei der nachfolgenden Darstellung wird ganz besonders auf die bei *Octopus vulgaris* zur Beobachtung gelangten Verhältnisse Rücksicht genommen, und zwar einmal, weil sich das von dieser Form entnommene Material als das am besten conservirte erwies, und dann aber, weil die Elemente ihrer Retina eine grössere Stärke, d. h. für Flächenschnitte und ihr Studium günstigere Dickenverhältnisse zeigen. Nur gelegentlich werden *Eledone* und *Sepia* noch hinzugezogen; die oben genannten pelagischen Formen lasse ich aber völlig ausser Betracht wegen des ungenügenden Erhaltungszustandes meines Materiales. Trotzdem also, streng genommen, die wichtigsten Resultate meiner Untersuchung nur für eine einzige Form Geltung haben, und man also bei peinlicher Auffassung gegen jede Uebertragung derselben auf andere Genera Protest erheben kann, so stehe ich doch nicht an, die gefundenen Structurverhältnisse als typisch für die ganze Classe, d. h. vorläufig für die *Dibranchiaten*, zu betrachten, was sich, wie ich glaube und hoffe, aus der Natur derselben als berechtigt ergeben

wird. Auf mich machen dieselben wenigstens den Eindruck, als ob sie zu jenen Bildungen gehörten, die innerhalb der Thierabtheilungen sich als ihrem Wesen nach constante verhalten und deren Schwankungen an sich nur geringfügige sind. In-
dessen mag darüber die spätere Forschung das entscheidende Wort sprechen.

Die allgemeinen Lagenverhältnisse, die Ausdehnung etc. der Cephalopodenretina hier zu schildern, kann ich mir füglich ersparen. Ein Jeder weiss, dass sie sich in diesen Beziehungen ähnlich verhält, wie die Netzhaut der Wirbelthiere; ob sie sich bei den einzelnen Gattungen etwas mehr oder weniger weit nach vorn erstreckt, ob ihr peripherischer Rand deutlicher oder weniger deutlich abgesetzt ist — diese und ähnliche Fragen bitte ich durch die früheren Autoren, die sich theilweise eingehend genug damit beschäftigt haben, beantworten zu lassen.

Dagegen aber halte ich es für angebracht, meine Ansichten über die „Schichtung“ der Cephalopodenretina hier schon vorausszuschicken.

Von den bisherigen Untersuchern derselben haben sich fast alle hinsichtlich ihrer allgemeinen Auffassung vom Aufbau der Retina leiten lassen durch Vorstellungen, die von der Wirbelthier-Retina abstrahirt waren. Da nun letztere einen sehr complicirten Bau besitzt, was sich zunächst durch die Ausbildung einer Reihe unter sich differenter Lagen von verschiedenem morphologischen Werthe manifestirt, so wurde ohne Weiteres auch für die Retina der Cephalopoden (und nicht nur für diese unter den Evertebraten) eine zum mindesten analoge, wenn nicht gar homologe, generelle Structur vorausgesetzt. So sprechen meine Vorgänger wohl ausnahmslos von „Schichten“, und mögen sie auch in der Zahl derselben, in der Art der Vergleichung mit denen der Wirbelthier-Retina noch so sehr untereinander abweichen — in der Hauptsache, der „Schichtung“ der Retina an sich, ist keine merkliche Differenz vorhanden.

Am prägnantesten gebe ich vielleicht dem scharfen Gegensatz, in dem ich mich darin zu meinen Vorgängern finde, dadurch Ausdruck, dass ich überhaupt eine „Schichtung“ der uns hier beschäftigenden Retina nicht anerkennen kann, und den Gebrauch dieses Wortes als inadäquat dem wirklichen Sachverhalte verwerfen muss. Der Ausdruck ist ein Ueberbleibsel einer irrigen Auffassung und Deutung der Beobachtungen, daher bei der Einführung einer neuen, besseren, zweckmässig völlig zu cassiren; mag er für die Wirbelthierretina auch noch so gut am Platze sein, hier, wie überhaupt bei Evertebraten, ist er es nicht. Man halte es nicht für blosse Wortklauberei, wenn ich ihn beseitigt wünsche; die Worte des wissenschaftlichen Sprach-

gebrauches sollen doch ein möglichst richtiges Bild, nicht aber falsche Vorstellungen von den Dingen, die sie zu bezeichnen haben, geben. — Ein Beispiel wird wohl am besten zeigen, aus welchen Gründen ich den Ausdruck beanstande. Sieht man einer aufgestellten Reihe Menschen, etwa Soldaten, entlang: spricht man da von einer „Schicht“ Köpfe, einer Brust-, Bauch-, Bein-, „Schicht“? Genau so, wie hier Kopf, Brust, Bauch und Beine integrierende Bestandtheile derjenigen Individualitäten sind, aus denen sich die ganze Reihe zusammensetzt, genau so sind auch die Zellschicht, Pigmentschicht, Stäbchenschicht nur gebildet aus Differenzirungsprodukten derjenigen Einheiten, aus denen sich die Retina aufbaut: der Retinazellen. Nur wenn man noch die Membrana limitans (homogenea, hyaloidea der Autt.) sowie die Nervenfasern, welche die Retina versorgen, mit in den engeren Begriff der Retina aufnimmt, was aber im Grunde nicht statthaft ist, lässt sich der Ausdruck „Schichtung“ noch einigermaßen rechtfertigen.

Von den bisherigen Modis der Eintheilung unserer Retina ist es diejenige von Hensen, welche wohl weitaus am meisten Anerkennung besitzen dürfte; wenigstens ist sie mir in der Literatur am häufigsten entgegengetreten. Aus diesem Grunde dürfte es sich wohl verlohnen, näher auf sie einzugehen.

Hensen theilt (l. c. p. 182 u. ff.) die Retina der Cephalopoden zunächst in zwei Blätter, die ihrerseits wieder in einzelne Schichten zerfallen, deren er im Ganzen 7 aufzählt. Von jenen beiden Blättern bezeichnet er das innere, dem Augenmittelpunkt zugewandte, als *Stratum epitheliale*, das äussere dagegen als *Stratum conjunctivum*. Interessant sind die allgemeinen Beziehungen, die er für diese primären Unterabtheilungen der Retina hinsichtlich ihres morphologischen Werthes feststellt. Von der durchaus richtigen Annahme ausgehend, dass das Cephalopodenaugenauge sich als eine einfache grubige Einstülpung der Epidermis anlege, die sich in ihrer weiteren Entwicklung zur Blase abschnüre, erkennt er im Stratum epitheliale die zu Sinneszellen modificirte Lage der Epidermisbildungen. Für das äussere Stratum conjunctivum findet er aber keine so einfache Erklärung. Dasselbe mit den innern Parthieen der Vertebratenretina, an welche Vieles erinnere, ohne Weiteres zu homologisiren, daran hindern ihn mannigfache Bedenken; während die Vertebratenretina in toto sich aus dem äussern Keimblatte hervorбилde, scheinen ihm hier für das Stratum conjunctivum die Dinge anders zu liegen, und er nimmt daher „vorläufig an, dass die nervösen Theile des äussern Blattes in eine eigentliche Schleimhaut eingebettet sind“. Massgebend für diese Auffassung, die, wenn ich den wörtlich wiedergegebenen Passus (l. c. p. 183) richtig verstehe, dieses Stratum conjunctivum nicht vom äussern Keim-

blatt abgeleitet sehen will, ist ihm das Auftreten von Gefässen und einem stark entwickelten Gerüst, welches mit dem Neurilemm in Continuität steht, in eben diesem Blatte. Wenn er aber das Vorkommen von Bindegewebe und Gefässen in der Vertebratenretina durch nachträgliches Hineinwuchern in dieselbe erklären will — liegt denn dann ein Grund vor, dies Hineinwuchern hier für unzulässig zu erklären?

Die weitere Unterabtheilung der beiden Blätter gestaltet sich nun nach Hensen folgendermassen:

- | | | |
|----------------------------------|---|--|
| I. <i>Stratum epitheliale.</i> | { | 1. Die homogene Membran (Hyaloides s. Limitans autt.).
2. Stäbchen.
3. Pigment und Stäbchenkörner. |
| II. <i>Stratum conjunctivum.</i> | { | 4. Zellschicht.
5. Balkennetz.
6. Nervenschicht.
7. Hüllhaut der Retina. |

Dabei ist die Reihenfolge der Aufzählung von innen nach aussen.

Stelle ich nun gleich im Anschluss an die Hensen'sche Uebersicht meine eigene Auffassung von der allgemeinen Structur der Retina nebenan, so ergibt sich Folgendes:

Nach innen hin wird die Retina abgegrenzt durch die *Membrana limitans, homogenea* oder *hyaloidea*, die wohl genetische Beziehungen zur Retina im engern Sinne hat, ohne physiologisch zu ihr zu gehören, wie wir bald sehen werden. Auf diese folgt eine mächtige Lage von Retinazellen, welche radiär die Retina in ihrer ganzen Dicke durchsetzen, und deren Differenzirungsprodukte zur Aufstellung der obigen Schichten 2—4 Veranlassung gegeben haben. Hinter der M. limitans folgt nämlich die Region oder Zone der Stäbchen der Retinazellen, oder, wie man sich wohl in Rücksicht auf ihr wirkliches Verhalten correcter ausdrücken könnte, der Rhabdome; an deren äusserem Ende findet sich immer, an ihrem inneren Ende meistens Pigment als Einlagerung der Retinazellen, nicht aber als selbständige Bildung. Die in dem äussern Pigmentgürtel eingelagerten „Stäbchenkörner“ Hensen's sind Zellen, welche in sofern nicht im engern Sinne zur Retina zu rechnen sind, als sie mit den Functionen derselben nichts, dafür aber mit der Entstehung und Weiterbildung der M. limitans zu thun haben. — Noch weiter nach aussen folgt die Region, wo die Retinazellen mit ihren Körpern sich am meisten entwickeln, aber, ausser ihrem Zellkerne keine weiteren Differenzirungsprodukte, wie Pigment und Stäbchen, aufweisen; also die Zone, welche die „Zellschicht“ Hensen's (4) um-

fassen würde. — An ihren zugespitzten Aussenenden gehen die Retinazellen in die Nervenfasern über, für welche ich am ehesten wegen ihres histologisch von den epithelialen Retinazellen durchaus abweichenden Characters die Annahme einer besondern „Schicht“ zuzugeben bereit bin. — Zwischen die Nervenfasern, sowie zwischen die äussern Hälften der Retinazellen eingestreut liegt das maschige Reticulum, welches Hensen als „Balkennetz“ bezeichnet hat; am weitesten nach aussen endlich seine „Hüllhaut“ der Retina. Ich darf wohl schon hier bemerken, dass es ausserhalb meiner Absicht liegt, in meiner Darstellung diese beiden letztern Bildungen zu besprechen, da ich finde, dass Hensen schon in völlig erschöpfender Weise gesagt hat, was darüber zu sagen ist. Ich selbst habe es ausschliesslich mit dem nervösen Endapparat der Sehnerven und dem, was man mit ihm in Beziehung gebracht hat, zu thun.

Wie aus vorstehender Uebersicht hervorgeht, fällt für mich vor Allem eine Scheidung in ein *Stratum epitheliale* und ein *Stratum conjunctivum* fort. Genauer ausgedrückt ist für mich Alles, was ich als Retina im engeren Sinne auffasse, also Alles, was vom innersten Stäbchenende bis zur Vereinigung der Nervenfasern mit den Enden der Retinazellen (mit Ausnahme natürlich der Blutgefässe und der Binde-substanz) gelegen ist, *Stratum epitheliale*; für ein *Stratum conjunctivum* im Sinne Hensen's finde ich keinen Raum, wenn man diese Bezeichnung nicht etwa jenen ausgenommenen Elementen reserviren wollte. Einen epithelialen Character haben wegen ihrer genetischen Beziehungen (mit einer an Gewissheit streifenden Wahrscheinlichkeit lässt sich dies behaupten) die sog. „Stäbchenkörner“, und in sofern stehen sie in engsten verwandtschaftlichen Beziehungen zum Sinnesepithel selbst, an dessen Functionen sie sich aber nicht betheiligen.

Die Hensen'sche Trennung der Retina in zwei primäre Blätter ist nach meiner Auffassung demnach keine natürliche, da sie die Einheiten, aus denen sich die Netzhaut aufbaut, die Retinazellen, quer durchschneidet. Vor irgend welcher Willkür wird man aber einen Forscher wie Hensen unbedingt freisprechen. Ich selbst schreibe — möglicherweise mit Unrecht — bei dieser Trennung dem Umstande eine grosse Bedeutung zu, dass Dickenschnitte durch die Retina genau in der Gegend, wo Hensen die beiden Strata sich berühren lässt, sich ausserordentlich leicht in zwei Theile theilen. Diese leichte Theilbarkeit wurde schon von Vielen beobachtet; sie rührt davon her, dass die Retinazellen in einer ganz bestimmten Gegend durch eine feine Membran („Grenzmembran“ Hensen), welche die Retina in ihrer ganzen Erstreckung durchsetzt, und von Oeffnungen zum Durchtritt der Retinazellen perforirt

wird, eine meist beträchtliche Einschnürung erleiden, so dass die innerhalb und ausserhalb von ihr gelegenen Theile sich mit grösster Leichtigkeit, und ohne auf weitere Strecken hin den seitlichen Zusammenhang zu verlieren, trennen lassen. Diese Grenzmembran ist für die Orientirung wichtig; entstanden (nach Hensen) aus dem intercellulären Reticulum, ist sie nur auf Durchschnitten mit Sicherheit nachzuweisen, und erscheint auch unter stärkern Vergrösserungen als ein zwar scharf und bestimmt begrenztes, überall nachweisbares Häutchen von sehr geringer Dicke, die sich fast jeder Messung entzieht. Auf meinen Figuren findet man sie ebensowohl wieder, als auf denen von Hensen, M. Schultze und Babuchin.

Diese Membran giebt uns nun die Möglichkeit, im Interesse der leichteren Beschreibung die Retinazelle selbst wieder nach der Differenzirung, welche sie ihrer Länge nach, d. h. welche die Retina also in ihrer Dicke erfährt, in Regionen einzutheilen. Der innerhalb von ihr gelegene, durch die Membrana homogenea s. limitans begrenzte Theil der Retina ist besonders durch die Stäbchen-, resp. Rhabdombildungen characterisirt, an deren äussere Enden sich ein meist eigenthümlich gestalteter, kurzer, grösstentheils mit Pigment erfüllter Abschnitt der Retinazelle anschliesst, welchen ich als Stäbchensockel bezeichnen will. Dieser Abschnitt endet an der Grenzmembran, die er freilich durchsetzt, um in den äussern Zellenabschnitt überzugehen; zwischen die Sockel eingestreut, der Grenzmembran sehr genähert, finden sich jene Zellen von eigenthümlicher Form und Leistung, welche Hensen, und nach ihm M. Schultze als „Stäbchenkörner“ bezeichnet haben, die ich aber, weil sie zu den Stäbchen keine anderen Beziehungen als die zufällige der Lage haben, „Limitans-“ oder „Homogeneazellen“ nennen werde, um ihre wahren Beziehungen schon in ihrem Namen auszudrücken. — Der grosse, jenseits der Grenzmembran gelegene Rest umfasst denjenigen Theil der Retinazelle, welcher am wenigsten differenzirt ist und den Kern enthält, ausserdem von Blutgefässen und dem bindegewebigen Reticulum umspunnen wird, und endlich zu äusserst mit der Nervenfaser in Connex tritt.

In dieser Reihenfolge, die aber wegen des Durcheinanderflechtens heterogener Elemente, d. h. solcher Elemente, die mit der specifischen Function der Retina nichts zu thun haben, mit den eigentlich percipirenden, nicht strenge innegehalten werden kann, will ich nun versuchen, meine eigenen Untersuchungsergebnisse vorzuführen.

1. Die Membrana limitans (interna) s. homogenea mit ihren Bildungselementen.

Die Limitans ist meinen Vorgängern, die hier in Frage kommen können, allen bekannt geworden; sie wurde beschrieben als eine vollkommen structurlose Membran, welche die Retina auf ihrer ganzen concaven Innenseite dicht überzieht, und an ihrer Peripherie endigt. Man weiss ferner, dass z. B. bei *Sepia* und *Loligo* ihr Zusammenhang mit der Netzhaut ein überaus lockerer ist, so dass man sie an frischen Augen dieser Thiere mit Leichtigkeit loslösen kann, und dass sie an gehärteten Augen sich meist von selbst von ihrer Befestigung lostrennt, um als ein Häutchen von grosser Zartheit und Durchsichtigkeit im Augeninhalte zu flottiren. Weit besser hält sie sich in situ bei *Octopus* und *Eledone*, und auf Schnitten durch die Retina der genannten Genera kann man leichter ihre Beziehungen und Entstehungsweise studiren.

Für die speciellen Ansichten der Autoren vor Hensen über die Natur der Limitans verweise ich auf diesen letzteren. Er selbst hat sich eingehender als seine Vorgänger mit ihr beschäftigt, und hat wenigstens ein Moment von Belang für die Kenntniss ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung mit Sicherheit festzustellen vermocht. Ein zweites von ihm übersehenes hinzuzufügen bin ich selbst in der Lage.

Meine eigene Darstellung fusst besonders auf *Eledone* und *Octopus*, von denen ich Abbildungen gebe. Hinsichtlich der Untersuchung der Randparthie ist *Eledone* günstiger als *Octopus*, weil dort die Verhältnisse sich characteristischer ausprägen, als hier. Ich verweise zunächst auf Fig. 1, welche einen Dickenschnitt durch die Wand des Bulbus und die Retina in der Gegend des freien Randes der letzteren zur Darstellung bringt. Das Pigment ist extrahirt, die Kerne sind gefärbt, so dass ein freier Einblick in die Lagerungsbeziehungen möglich ist. (Den dadurch gewonnenen Vortheil wird man am besten erkennen, wenn man meine Figur mit den entsprechenden von Hensen [l. c. Taf. XV Fig. 40 von *Sepia*, Taf. XVIII Fig. 66 von *Eledone*] vergleicht, wo das Pigment noch erhalten ist.) Nähern wir uns dem freien, durch das gleich mächtige Auftreten der Stäbchenzone (*Rh.*) gekennzeichneten Rande der Retina von vorn her (in der Zeichnung von links), so sehen wir eine Schicht prismatischer Zellen (*Pig. Ep.*), die von einer darunter gelegenen, aus faserigem Bindegewebe bestehenden, Blutgefässe führenden Lage durch eine dünne Lamelle, die sich als Grenzmembran (*Gr.*) in die Retina fortsetzt, getrennt ist. Diese Zellenlage geht nach vorn über in das *Corpus epitheliale*, ehemals *C. ciliare* genannt; ihre Elemente sind gleich denen des letzteren wie der Retina Produkte des Ectoderms, das sich zur Bildung der Augenblase eingestülpt hat. Der rings um das ganze Auge zwischen Corpus epitheliale und Retina sich herumziehende Gürtel dieses Pigmentepithels wurde vielfach

früher als *Pars ciliaris retinae* bezeichnet, welche Bezeichnung beizubehalten kein Grund vorliegt. — Ich möchte noch auf den eigenthümlich unebenen, wie gezähnelten inneren freien Rand dieser Zellen aufmerksam machen, und hinzufügen, dass man wohl kaum einen Irrthum begeht, wenn man die Absonderung der den Bulbus erfüllenden Flüssigkeit auf ihre Rechnung setzt.

Näher gegen die Retina hin ändern die Zellen plötzlich ihren Character, indem sie zu dem Rande der Limitans in unverkennbare Beziehung treten (Fig. 1; *Lim. Z.^{II}*). Wie die Zeichnung deutlicher zeigt, als es durch Worte klar gemacht werden kann, ist hier eine ringförmig um den Bulbus ziehende Zone von (ebenfalls pigmentirten) Zellen so angeordnet, dass die vordere Hälfte derselben sich mehr nach hinten, die hintere dagegen sich nach vorn richtet. Ihre so convergirenden freien, d. h. gegen das Bulbuslumen gerichteten Enden werden von dem Rande der Limitans (*Lim.* Fig. 1), der sich in zwei Lippen gespalten hat, überdeckt; die eine dieser Lippen greift nach vorn über, die andere nach hinten, und letztere schiebt sich zwischen die Stäbchen und die Bulbuswand eine Strecke weit hinein. Die Lagerungsbeziehungen zwischen dieser Zellenparthie und der Limitans, die feste Vereinigung dieser letzteren mit jener, der eigenthümliche, streifig gewordene Inhalt der Zellen, und besonders noch die ebenfalls fein streifige Structur dieser benachbarten Region der Limitans selber — all das lässt den schon von Hensen (l. c. pag. 195—196) gezogenen Schluss unabweisbar erscheinen, dass diese Zellen die Bildungsstätte für die Limitans sind. Vergrössert sich während des Wachstums das Auge und damit die Retina, so muss natürlich daran auch die Limitans participiren; und dass wenigstens der Flächenvergrösserung vom Rande her durch Apposition neuen, von diesen Zellen ausgeschiedenen Materiales genügt werden kann, braucht wohl nicht erst besonders hervorgehoben zu werden. — Hensen, der diese Betrachtungen zuerst anstellte, und dem ich völlig beipflichte, hält es auch für wahrscheinlich, dass bei diesem Wachstum immer neue Zellen aus der unmittelbar nach vorn anstossenden Region (*Pig. Ep.* Fig. 1) in den Bildungsring mit hineingezogen werden, während nach hinten zu eine Umbildung der Elemente desselben „nach vollendeter Absonderung der Membran in Stäbchen, Stäbchenkorn und Pigment“ stattfinden dürfte. Ich selbst kann nach meinen eigenen Untersuchungen weder zu Gunsten noch zu Ungunsten dieser Vermuthung Stellung nehmen; aber wenigstens für eine der genannten Bildungen, für die Hensen'schen „Stäbchenkörner“, meine „Limitanszellen“, halte ich sie nicht nur für möglich, sondern sogar für sehr wahrscheinlich.

Nun wächst aber im wachsenden Auge die Limitans nicht nur der Fläche,

sondern auch der Dicke nach, wie ich — und zwar an *Octopus*-Augen verschiedener Grösse — beobachtet habe. Beschränkte sich das Wachsthum, resp. die durch dasselbe erforderte Ergänzung auf die Randparthie, so wäre die nothwendige Folge, dass die älteste, im Centrum der Retina gelegene Stelle (gleichmässiges Wachsthum am ganzen Umfange vorausgesetzt) die dünnste wäre und bliebe, die Limitans aber je näher dem Rande je dicker würde. Davon ergeben aber die Beobachtungen nichts, die Dicke der Membran bleibt sich überall gleich. Da man nun, wie schon Hensen ausführt, nicht wohl die der Limitans dicht anliegenden Stäbchen für diesen Zuwachs verantwortlich machen kann, so bedarf diese Erscheinung noch einer weiteren Erklärung, d. h. es müssen nothwendig ausser den an der Retinaperipherie befindlichen Bildungszellen der Limitans noch andere vorhanden sein, welche das Dickenwachsthum mit besorgen helfen; und dies um so mehr, als das Wachsthum seine Bedingungen nicht in der Membran selbst finden kann, wegen ihres — sagen wir cuticularen — Characters.

Dass ich dafür die Hensen'schen „Stäbchenkörner“, deren bisherigen Namen ich in „Limitans- oder Homogenea-Zellen“ umzuwandeln vorschlage, in Anspruch nehme, ist vorhin schon mehrfach angedeutet worden, und es ist nun meine Aufgabe, dafür den specielleren Nachweis zu führen. Hensen hat die „Stäbchenkörner“ mit den percipirenden Elementen in Connex gebracht, und vor Allem in höchst geistreicher Weise die von jenen Körnern ausgehenden feinen Fasern, deren Entdeckung man ihm ebenfalls verdankt, neben den eigentlichen Stäbchen zur Erklärung des Mechanismus der Farbenperception zu verwerthen gesucht. Später sind diese Fasern auch von M. Schultze gesehen und in analoger Weise beschrieben worden*); wenn dieser Forscher auch hinsichtlich ihrer specielleren physiologischen Leistung sich nicht näher äussert, so geht aus dem Ganzen doch hervor, dass er in ihnen Nervenendigungen anerkennt.

Die ersten Beobachtungen, welche meine Zweifel an der Richtigkeit der Deutung dieser Fasern von Seiten meiner Vorgänger wachriefen, wurden zufällig an Dickenschnitten der Retina von *Eledone* gemacht, welchen später völlig übereinstimmende bei *Octopus* folgten. Bei beiden Gattungen erhält sich die Limitans an der gehärteten Retina in situ, so dass sie, wenn nicht zufällige Loslösung erfolgt, immer als hyaliner Saum vor den Stäbchenenden liegt. Nun ereignet es sich aber

*) M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden, in: Arch. f. mikr. Anat. Vol. V. 1869. pag. 1—24. Taf. I. II.

häufig, dass die Limitans Falten wirft, weil sie an der durch die Härtungsflüssigkeiten verursachten Gerinnung und in Folge davon entstandenen Oberflächenverringerung nicht in gleichem Masse participirt, wie die Retina selber. Eine besonders schöne Stelle, wo die Limitans sich in welligen Biegungen leicht in Falten geworfen hat, habe ich von *Octopus* in Fig. 2 gezeichnet; weniger schön, aber immerhin noch kenntlich genug, sah ich sie öfters bei *Eledone* abgehoben, etwa wie Fig. 1 (bei *Lim. F.*) zeigt. An solchen abgehobenen Stellen ist nun die Stäbchenseite der Membran (zwar nicht immer, aber doch häufig genug, um den Verdacht eines blossen Zufalls auszuschliessen) nicht einfach glatt, oder höchstens mit den Spuren der Abdrücke der Stäbchenenden versehen, sondern besetzt mit zahlreichen feinen Fäden, welche auf der einen Seite in die Substanz der Limitans übergehen, wie die schiefe streifige Zeichnung der der Grenzfläche nächstliegenden Regionen andeutet (Fig. 2), auf der andern Seite aber sich in die Lage der Stäbchen einsenken. Die Beziehungen dieser Fäden zu den Stäbchen selbst lassen sich natürlich nur sehr schwer oder gar nicht aus solchen Ansichten feststellen, namentlich dann nicht, wenn die Schnitte, wie der in Fig. 2 gezeichnete, eine relativ beträchtliche Dicke haben; es ist dann nicht möglich zu entscheiden, ob sie aus dem Innern der Stäbchen, oder zwischen denselben herauskommen. — Im Uebrigen darf wohl bemerkt werden, dass ich nicht der Erste bin, der diese Fasern gerade an dieser Stelle zu sehen bekommen hat. Schon Hensen spricht (l. c. pag. 184) gelegentlich der Zurückweisung der von Vintschgau beschriebenen, aber von Ersterem mit vollem Rechte als Kunstprodukt betrachteten Zellenlage zwischen Limitans und Stäbchenenden von „radiären Fasern, die etwa je einem Stäbchen entsprechen dürften“; er legt ihnen aber keine weitere Bedeutung bei, und scheint sie (gleich den Kugeln und Tropfen, die sich bei unzureichender Conservirung hier finden), für Kunstprodukte zu halten, für „zum Theil ausgetretene Centralmasse der Stäbchen“. — Auch Steinlin*), der in den gleichen Irrthum wie Vintschgau hinsichtlich der Zellenlage unter der Limitans verfällt, spricht von einem „sehr feinen aber kurzen Faden“, der an den isolirten vermeintlichen Zellen hängen soll; seine Abbildung (l. c. Taf. III, Fig. 28) deutet bestimmter als seine Worte darauf hin, dass es die fraglichen Fasern sind, die er zu Gesicht bekommen hat.

Beschränkten sich nun die Beobachtungen auf die hier mitgetheilten, so wäre

*) W. Steinlin, Beiträge zur Anatomie der Retina, in: Verhandl. der St. Gallischen naturw. Gesellschaft 1865/66. pag. 71 des Sep.-Abdr.

zwar die Möglichkeit des Ueberganges der Hensen'schen Fasern der „Stäbchenkörner“ in die Limitans wohl in's Auge zu fassen, aber für die Wahrscheinlichkeit eines solchen Ueberganges noch nicht das Geringste gewonnen. Dass aber diese Fasern, deren Beziehung zur Limitans ganz unverkennbar ist, keine nervösen Elemente sein können, ergibt sich wohl von selber.

Betrachten wir nun Schnitte, wie Fig. 1 von *Eledone*, und fassen das Verhalten der sog. „Stäbchenkörner“ selbst in's Auge, so gewahren wir etwas, was an sich ebenfalls noch ohne Beweiskraft ist, aber doch jene Möglichkeit noch mehr hervortreten lässt. Von dem pigmentirten Pflasterepithel (*Pig. Ep.*), der sog. „pars ciliaris“ an sehen wir eine continuirliche Reihe von Zellkernen sich durch die Retina hinziehen; zuerst wandeln sich jene Zellen, wie wir gesehen haben, in der unmittelbaren Nähe des Randes der Retina um in die Bildungszellen des Limitans-Randes (*Lim. Z.^{II}*), deren Kerne, wie bei jenen, in der Zellenbasis gelegen sind. Diese letztern Zellen erstrecken sich, wie aus der Zeichnung ersichtlich, noch ziemlich tief unter den Seitenrand der Retina herein, so dass ihre freien Flächen von den randständigen Stäbchen überlagert werden. Darauf folgt nun die eigentliche Retina, die sich besonders durch die in der Tiefe, ausserhalb der Grenzmembran gelegene sog. „Zellenschicht“ (*R. Z.*) characterisirt, und ein Blick auf die Figur, die allerdings nur bei mässiger Vergrösserung (der Uebersicht wegen) und nach einem nicht sehr dünnen Schnitte mit der Camera gezeichnet ist, beweist, dass innerhalb der Grenzmembran die Grenzen nicht ganz leicht zu ziehen sind. Es treten statt einer nun plötzlich zwei Zonen von Zellkernen auf, von denen die hintere der sog. „Zellenschicht“ angehört, während die vordere eine directe Fortsetzung derjenigen des Pigmentepithels etc. bildet. In der Zeichnung sieht es fast so aus, als sässe der Grenzmembran innen eine Zellenlage mit basal gelegenen Kernen auf, welche oben die Stäbchen trägt, während nach aussen eine zweite Zellenlage, die „Zellenschicht“, durch jene Membran abgetrennt wäre. Auch die andern Dickenschnitte der Tafel lassen das Bild ähnlich hervortreten, obschon sie nach stärkeren Vergrösserungen gezeichnet sind; es ist eben sehr schwer, zeichnerisch dem wahren Sachverhalt richtigen Ausdruck zu geben. — In Wahrheit verhält sich die Sache so, dass die Zellenkerne mit den anscheinenden Zellen, welche die Stäbchen tragen, nichts zu thun haben; sie liegen nur dazwischen eingestreut, und die stäbchentragenden Bildungen gehören als „Stäbchensockel“ (*Sk.*), wie ich sie nenne, zu den Retinazellen, deren Kerne ausserhalb der Grenzmembran liegen.

Es ist nicht sowohl die Configuration etc. der Zellen, zu denen die fraglichen, zwischen die Stäbchensockel eingestreuten Kerne gehören, auf die es hier ankommt,

als vielmehr die Continuität der Lagerung derselben mit den Zellen des Pigment-epithels und den Randbildungszellen der Limitans. Diese ununterbrochene Aufeinanderfolge, der Uebergang ohne eine merkliche Grenze weist jedenfalls auf die Identität der Genese hin, ohne freilich über die Function irgend welche Aufklärung zu geben. Geht es auf der einen Seite nicht an, die Unmöglichkeit der Umwandlung von sicher nicht zum Perceptionsapparat gehörigen, in der Peripherie der Retina gelegenen Elementen in bei der Perception betheiligte „Stäbchenkörner“ nach ihrem Uebertritt in die Retina aus ihrer Genese darzuthun — so beweist sicher auf der andern Seite die Lage der „Stäbchenkörner“ in den percipirenden Regionen der Retina an sich ebensowenig für ihre Betheiligung bei diesem Vorgange.

Was die Form dieser zelligen Elemente anbelangt, so geben uns Dicken-schnitte durch die Retina darüber keine Auskunft. Dass aber von ihnen Fasern ausgehen, welche sich nach innen, gegen die Stäbchen hin, und zwischen diese hinein erstrecken, ist ein Factum, das uns durch die übereinstimmenden Untersuchungen von Hensen (l. c. p. 191) und M. Schultze (l. c. pag. 15) unzweifelhaft geworden ist; auch Steinlin (l. c. p. 73) deutet Aehnliches an. Beiden erstgenannten Forschern ist es geglückt, diese Fäden im Zusammenhang mit den sog. „Stäbchenkörnern“ zu isoliren, und sie auf grössere Strecken aus der Stäbchenlage herauszuziehen. Mir selbst, der ich mich anderer Methoden zur Erhärtung etc. bediente, ist dies trotz zahlreicher Isolirungsversuche (durch Zerzupfen der Stäbchenregion) nie geglückt; ich habe aber um so weniger Grund, an der Richtigkeit jener Beobachtungen zu zweifeln, als ich mich auf anderem Wege von ihrer Correctheit und Zuverlässigkeit überzeugen konnte. — Die Zellen selbst liegen zwischen dem Pigment, das sich gerade in den Stäbchensockeln mächtig anhäuft, meist völlig versteckt. Dass sie selbst pigmenthaltig sind, ist zwar möglich; ich habe jedoch mehrfach an Schnitten, deren Pigment nicht zerstört war, ihre Kerne völlig klar erkennen können, und an solchen, die absichtlich nur etwa zur Hälfte ihres Farbstoffes beraubt wurden, gerade genügend, um einen deutlicheren Einblick in die Vertheilung des Pigmentes zu erhalten, fand ich sie völlig farblos. — Wenn Steinlin von ihnen als von „kernhaltigen Zellen mit rothgefärbtem Inhalt“ spricht, so bezieht sich diese Beschreibung auf Präparate, die mehrere Tage in Oxalsäure gelegen haben, und die rothe Färbung wird deshalb höchst wahrscheinlich auf eine partielle Lösung des Pigmentes durch die Säure zurückzuführen sein; man kann hier, wie ich schon früher für Arthropoden-
augen angab, das durch die Säure in Lösung übergeführte Pigment zu einer Art von „automatischen“ Kernfärbung benutzen.

Um zur völligen Klarheit über diese Elemente und die auf sie zurückzuführenden Fasern zu gelangen, darf ich auf die Fig. 3 verweisen, welche ein kleines Stück eines Flächenschnittes durch die Retina, gerade in der Höhe der Stäbchensockel und der dazwischen eingestreuten Limitanszellen darstellt. Der Schnitt selbst ist nicht völlig parallel zur Grenzmembran; zur Linken, wo die durch ihre rothe Färbung hervorgehobenen Limitanszellen dichter angehäuft sind, greift er um ein Weniges tiefer als rechts, wo die Querschnitte der Sockel als polygonale Felder dominiren. Eine Vergleichung dieser Figur mit einer der vorigen wird am besten über diese Lagerungsverhältnisse orientiren.

Die Zellen selbst, der Deutlichkeit wegen nebst ihren Ausläufern roth gezeichnet, liegen zwischen den Stäbchensockeln sehr unregelmässig vertheilt; meist einzeln, zuweilen aber in Gruppen oder Nestern vereinigt, bleiben sie an Zahl hinter den Sockeln ziemlich zurück. Zwischen diesen letztern nun, besonders in den Lücken, wo mehrere Sockelquerschnitte zusammenstossen, kommen Punkte zur Beobachtung, welche durch ihre starke Lichtbrechung wie durch ihre Vertheilung auffallen (*Lim. F.*). Beim Einstellen in verschiedene Tiefen ergiebt es sich sofort, dass man es mit feinen Fasern zu thun hat, welche eine intercelluläre Lage haben. Dass diese Fasern zu den Limitanszellen gehören, d. h. als Ausläufer der Zellkörper derselben zu betrachten sind, ergiebt sich ebenfalls bei Focusänderung mit Leichtigkeit; wie auch der Umstand, dass man viel mehr Faserquerschnitte als Limitanszellen beobachtet, bald darin seine Erklärung findet, dass eine Zelle immer eine Anzahl (2—5) Ausläufer aussendet. Dies lässt sich in der Zeichnung nur ungenügend wiedergeben; an guten Präparaten aber bietet es keine Schwierigkeit, sich durch Heben und Senken des Tubus zu überzeugen, dass eine Anzahl dieser Fasern nach der Tiefe zu in eine und dieselbe Zelle zusammenlaufen.

Die Zellen selbst besitzen ausser dem Kern nur eine verschwindend geringe Menge von Zellsubstanz, die in sternförmiger Anordnung sich in die Lücken zwischen den Sockeln einpasst, und mit ihren Zipfeln sich in die Limitansfasern fortsetzt.

Damit wäre nun die Identität unserer Fasern mit den von Hensen entdeckten zwar erwiesen, aber noch nicht der Zusammenhang, resp. Uebergang derselben in die oben erwähnten, der Unterseite der Limitans anhaftenden fibrillären Bildungen. Dies kann aber erst geschehen, wenn wir die Stäbchen besprochen haben, zu denen sie auf ihrem Wege zur Limitans hin in ganz eigenartige Beziehung treten.

2. Die Retina s. str.

Dass ich darunter nur die palissadenartig nebeneinandergelagerten, in verschiedene Leibesregionen differenzirten Retinazellen verstehe, habe ich schon oben ausgeführt; ebenso die Beziehungen dieser einzelnen Regionen zu den sog. „Schichten“ meiner Vorgänger, bes. Hensen's. Nach der Differenzirung, der jede Retinazelle unterliegt, haben wir zu besprechen: a) die Stäbchen-, b) die Stäbchensockel-, c) die ausserhalb der Grenzmembran gelegene Kernregion.

Hier mag auch gleich Veranlassung genommen werden, das Wenige, was das — hier wie bei andern Thieren — zur Retina gehörige Pigment anbelangt, zu erwähnen. Zu den Angaben meiner Vorgänger über die Vertheilung desselben in der Retina bin ich neue Beobachtungen hinzuzufügen nicht in der Lage. Es ist bekannt, dass bei einigen Gattungen (*Octopus*, *Eledone*) eine Zone dichten, tiefschwarzen Pigmentes sich unmittelbar unter der Limitans, eine zweite nicht minder dichte sich am äussern Stäbchenende, in den Stäbchensockeln, findet, so dass also beide Stäbchenenden in Pigment eingesenkt sind. Nicht minder ist aber auch bekannt, dass bei andern Gattungen (*Sepia*, *Loligo*) nur die äussere Pigmentzone im Sockel der Stäbchen erhalten ist. Ebenso braucht an die feineren oder gröberen, aus Pigmentkörnchen gebildeten, die Stäbchenzone durchziehenden Streifen nur erinnert zu werden. — Hensen hat die äussere Pigmentlage noch für etwas relativ Selbständiges gehalten (l. c. pag. 190); er führt die Entstehung des Pigmentes auf die „Stäbchenkörner“ zurück, von denen er annimmt, sie hätten als Kerne ursprünglich Zellen angehört, deren Substanz in Pigment und Stäbchen zerfallen wäre. — Richtiger hat den wahren Sachverhalt Babuchin in einer ganz kurz vor der Hensen'schen erschienenen Arbeit*) erkannt; er sagt (l. c. pag. 135; vgl. auch seine Figg. II, III, IX—XI) mit vollem Rechte „dass die stäbchenähnlichen Gebilde, die Pigmentklümpchen und die Zellen, welche nach aussen liegen, ein Ganzes bilden“, d. h. also, dass das Pigment zu unsern Retinazellen gehört, im Innern derselben ausgeschieden wird und intercellulär verbleibt. — Steinlin (l. c. pag. 72) hat ebenfalls erkannt, dass „jedes Stäbchen an seinem äussern Ende mit einem ovalen, dicht pigmentirten Körperchen in Verbindung steht“; bei längere Zeit mit Reagentien behandelten Präparaten will er durch das aufgehellte Pigment hindurch sich überzeugt haben, dass diese „Körperchen“ kernhaltige Zellen sind, wobei aber ganz zweifellos (man vergl. auch seine Fig. 32

*) A. Babuchin, Vergleichend histologische Studien. I. Ueber den Bau der Cephalopodenretina, in: Würzbgr. Naturw. Ztschft. Bd. V. 1864. pag. 127—143. Taf. IV.

Taf. III) eine Verwechselung mit den eingestreuten Limitanzzellen vorliegt — So war wenigstens die Lage des Pigmentes sowie seine Abhängigkeit erkannt worden, wenn auch noch nicht der Umstand, dass dasselbe, sowohl die innere wie die äussere Ansammlung, als Bestandtheil ein und derselben Zelle, zu der auch die Stäbchenbildung gehört, betrachtet werden muss.

a) Die Region der Stäbchen oder Rhabdome.

Es hat unter den neueren Untersuchern der Cephalopodenretina keinen gegeben, der sich nicht eingehender mit den sonderbaren Eigenthümlichkeiten gerade der Stäbchen beschäftigt hätte, und trotzdem ist eine genügende Erklärung der Anomalieen, denen man hier gegenüber der Mehrheit der Stäbchenbildungen bei andern Thieren begegnet, noch nicht gelungen. Die Frage: was darf man bei den Cephalopoden als ein Stäbchen im gewöhnlichen morphologischen, also als eine Perceptions-einheit im physiologischen Sinne bezeichnen? hat namentlich ausführlich Hensen, Babuchin und M. Schultze beschäftigt; eine völlig richtige und zutreffende Antwort darauf vermisste ich bei allen Dreien, obschon die ersten Beiden, wie ich zu zeigen haben werde, der Wahrheit näher gekommen sind, als M. Schultze. Dieser hat wohl hier, wie überhaupt bei seinen Studien über das Sehorgan bei wirbellosen Thieren, mehr der von ihm entdeckten eigenthümlichen Plättchenstructur, die er bekanntlich mit den Grundfunctionen des Perceptionsvorganges in engster Verbindung glaubte, seine Aufmerksamkeit zugewandt, und so ist es gekommen, dass er nicht nur unsere Kenntnisse über die fraglichen Eigenthümlichkeiten nicht gefördert, sondern einige geradezu fehlerhafte Auffassungen hereingetragen hat.

Betrachtet man die sog. „Stäbchen“ der Cephalopoden in situ wie gewöhnlich, d. h. auf Dickenschnitten der Retina, wie sie auch meine Figg. 1, 2 zeigen (*R/2*), so merkt man ihnen bekanntlich nicht gerade viel Besonderes an, wenn man nicht etwa ihre ungewöhnlich mächtige Entwicklung als etwas Besonderes gelten lassen will. Es scheinen einfach in die Länge gezogene Hohlcyylinder, resp. Prismen zu sein, die sich dicht aneinander anlegen, und deren Hohlraum nur zum geringsten Theil von den in Fadenform aufgereihten Pigmentkörnchen erfüllt ist. Nun weiss man ja aber nur zu gut, wie sehr man Ursache hat, den durch das Mikroskop gesehenen Längsansichten zu misstrauen, wenn es gilt, aus der Betrachtung in verschiedenen Niveaux sich ein Bild des muthmasslichen Querschnittes zu construiren. Dass diese Querschnitte aber nicht ganz so einfach beschaffen sind, wie die Längsansichten vermuthen lassen, deuten schon in gewissem Masse die Isolirungsversuche an, die hier

freilich — ob man frisches oder conservirtes Material untersuche — nicht so leicht sind, wie bei den Stäbchen der meisten andern Thiere. Die Fragmente, die man aus dem innigen Zusammenhang der Elemente unter sich loslösen kann, zeigen je nach der Lage, in der sie sich präsentiren, wieder so wechselnde Ansichten, dass sie keineswegs sich so ohne weiteres in die Rubrik jener einfachen geometrischen Gebilde einreihen lassen wollen.

Hier tritt nun die Methode der Querschnitte durch die verschiedenen Höhen der Stäbchen ergänzend ein. Diese Art der Behandlung ist zwar auch schon von meinen Vorgängern ausgeübt worden, aber nicht streng und systematisch genug, um uns das volle Verständniss zu erschliessen. Solche Querschnitte aber auf die, anscheinend so einfache Verhältnisse zeigenden Längsansichten zurückzuführen, ist nicht gerade leicht, und erfordert ein längeres Studium. — Hensen sowohl, wie Babuchin und M. Schultze haben auf den zu ihren Abhandlungen gehörigen Tafeln solche Querschnitte abgebildet; auch ich bringe noch — vielleicht zum Ueberfluss — einige solche Zeichnungen (Fig. 4—7 [Fig. 4 *a, b* von *Eledone*, Fig. 5—7 von *Octopus*]), aus denen man leicht ersehen kann, wie trügerisch der erste Anschein war. Statt der erwarteten einfachen Cylinder- oder Prismenquerschnitte, die sich als Kreise oder Polygone zeigen müssten, sieht man meistens eine so seltsame und phantastische Mosaik, dass man beim ersten Anblick fast daran verzweifeln möchte, daraus klug zu werden; und das um so mehr, wenn man sieht, wie das Muster nicht nur in verschiedenen Gegenden desselben Auges, sondern auch in den verschiedenen Höhen desselben Schnittstückes verschieden ausfällt. So stammen z. B. die Fig. 5, 6 und 7 aus einem und demselben Auge, wovon die Muster nichts verrathen, und es wäre ein Leichtes gewesen, aus dem gleichen Material noch eine ganze Anzahl, unter sich und von den abgebildeten wieder abweichende Querschnitte zu bringen. (Ich darf wohl noch hinzufügen, dass die Zeichnungen, obwohl mit Hülfe der Abbé'schen Camera lucida entworfen, doch nicht völlig nach Wunsch die barocke Configuration der Originale erreichen; einzelne Züge liessen sich trotz aller Mühe und Sorgfalt nicht völlig correct wiedergeben.)

Versucht man, in diesem Formengewirre sich zu orientiren, so sieht man, dass allerdings prismatische Bildungen dem Ganzen zu Grunde liegen; aber sie haben eine andere als die erwartete Form, und das fast allein Constante daran ist ihre Unregelmässigkeit. Nur relativ selten finden sich Stellen, wie Fig. 5, wo annähernd die gleiche Form des Querschnittes sich wiederholt, und auch eine gewisse Regelmässigkeit der Anordnung unverkennbar ist; meist aber unterscheiden sich die einander

benachbarten Schnittflächen auf das Willkürlichste von einander. Als Grundform dürfen wir aber, wie in Fig. 5 gezeichnet, ein Prisma mit vier Kanten betrachten, dessen Grenzflächen rinnenförmig ausgehöhlt sind; diese Aushöhlung kann bald nur ganz unbedeutend, bald aber so tief sein, dass der Schnitt wie von Sternen übersät erscheint. Ist die Vierkantigkeit auch Regel, so ist sie doch keineswegs Gesetz; 3 oder 5 kantige, -resp. -strahlige Querschnitte finden sich ebenfalls, und in nicht geringer Zahl, eingestreut. Die Prismen können nun selbständig neben einander liegen, oder sie können auch durch die Kanten mit einander in Verbindung treten; dies kann so geschehen, dass man die Grenzen der einzelnen Prismen auf den Querschnitten noch deutlich erkennen kann, aber auch so, dass die Grenzen vollständig verwischt erscheinen, und in diesem Falle macht die Gesammtheit der Elemente den Eindruck, als ob sie wenigstens einen grossen Theil ihrer Länge hindurch zu einer einheitlichen, von unregelmässig geformten Canälen durchsetzten Masse vereinigt wäre. Hier (wie z. B. in Fig. 7) ist es dann besonders schwer, aus dem Gesammthabitus auf die Grundform zurückzuschliessen, um so mehr als oft genug Kanten in jene Canäle vorspringen, oder schmale Brücken von Stäbchensubstanz in ganz willkürlicher Anordnung jene Hohlräume durchziehen u. s. w.

Abgesehen von der Gesamtform zeigt aber die Fläche des einzelnen Querschnittes sich auch wieder in sehr verschiedener Art. Vielfach machen die Prismen den Eindruck, als ob sie völlig einheitlich und homogen wären; an andern Stellen aber entdeckt man mehr oder weniger deutliche Spuren einer Zusammensetzung derselben. Häufig erscheinen sie von einem engeren oder weiteren Canal durchzogen, dessen Querschnitt seinerseits wieder rundlich oder eckig sein kann. An den günstigsten Stellen endlich sieht man von den Ecken dieser Canalquerschnitte Linien nach den Prismenkanten hin verlaufen, und diese Fälle geben uns das Mittel an die Hand, die Bildungen, um die es sich hier handelt, richtig zu interpretiren.

Es zeigt sich nämlich, dass die Prismen entstanden sind durch mehr oder weniger innige Verwachsung von durchschnittlich vier Stücken; in selteneren Fällen treten nur drei, in andern aber wieder fünf solcher Stücke zusammen, um einen solchen Körper zu bilden. Damit ist aber die Frage gestellt, ob man eine solche combinirte Bildung überhaupt noch mit dem Ausdruck „Stäbchen“ belegen kann, sofern man mit diesem Worte einen bestimmteren morphologischen Begriff verbindet. Mit dem Ausdruck „Stäbchen“ (der Retina) belegt man Gebilde, deren Form allerdings nicht genau die zu sein braucht, die das Wort selbst voraussetzt; ebensowenig ist damit gesagt, dass sie so einfach sein müssten, wie diejenigen der Wirbelthiere,

die zuerst diesen Namen erhalten haben. Wir kennen ja in der That Stäbchen, die alle möglichen Gestalten annehmen, die aus 2, 3, vielleicht selbst aus noch mehr Stücken gebildet sein können, ohne dass deshalb der Name „Stäbchen“ zu beanstanden wäre. Es kommt in der That weniger darauf, als vielmehr auf die Beziehungen dieser Stäbchen zu den zelligen Elementen der Retina an, mit denen sie in Verbindung stehen, und von denen sie abhängig sind hinsichtlich ihrer Entstehung. Diese genetische Abhängigkeit ist aber in allen Fällen eine solche, wie die einer Cuticularbildung (das Wort im weitesten Begriffe genommen) von ihrer zelligen Matrix. Meiner Auffassung nach darf ein solches Gebilde, mag es nun einfach oder aus mehreren Segmenten zusammengesetzt sein, dann immer als „Stäbchen“ bezeichnet werden, wenn an seiner, resp. seiner Theilstücke Bildung immer nur eine und dieselbe Zelle theilhaftig ist. Solche Fälle habe ich aus dem Stemma der Arthropoden beschrieben und abgebildet; so finden sich beispielsweise im Auge der ächten Spinnen und im Stemma einiger Hymenopteren zweitheilige, bei *Phalangium* dreitheilige Stäbchen. Bei den Alciopiden kennen wir, besonders durch R. Greeff*), ebenfalls zweitheilige Stäbchen, und diese Fälle dürften voraussichtlich nicht allein stehen. — Ganz anders aber verhält es sich mit denjenigen zusammengesetzten Stäbchenbildungen, die wir im Facettenauge der Insecten und Crustaceen treffen, und für welche ich den Namen „Rhabdom“ vorgeschlagen habe; diese aus 4—8 (bei *Limulus* und *Cermatia* noch mehr), gewöhnlich aber aus 7 Stücken zusammengesetzten Complexe, die man früher „Sehstäbe“ nannte, gehören zu ebensoviel Zellen, als Theilstücke eines Rhabdoms vorhanden sind. Aber auch im einfachen Auge der Arthropoden kommen solche Rhabdome vor, wie wir durch die Untersuchungen von V. Graber**), sowie von E. Ray Lankester und Bourne***) erfahren haben.

Mit dieser Auseinandersetzung dürfte wohl genügend hervorgehoben sein, welche Gesichtspunkte bei der Beurtheilung des morphologischen Werthes der uns hier beschäftigenden Elemente massgebend sind. Ich werde nun zu zeigen haben, dass es in der That Rhabdome sind, aber Rhabdome wieder einer ganz besonderen

*) R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Dresden 1870. (Aus: Nov. Acta Acad. Leop.-Carol. etc. Vol. XXXIX. No. 2.)

**) V. Graber, Ueber das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoideen- und Myriapoden-Auge, in: Arch. f. mikr. Anatomie. Vol. XVII. 1880. pag. 58—94. Taf. V—VII.

***) E. Ray Lankester and A. G. Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus, in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIII. N. Ser. pag. 177—212. Taf. X—XII.

Art, die sich von denen der Arthropoden in einem m. E. recht wesentlichen Punkte unterscheiden.

Die Entstehung dieser Rhabdome wird uns besonders klar, wenn wir Schnitte durch das äusserste Ende derselben, da wo sie an die „Sockel“ angrenzen, betrachten. Fig. 8 stellt einen solchen Schnitt dar, an dem das erste Auftreten der Stäbchenbildung über den Sockeln, sowie das Zusammentreten derselben zu den Rhabdomen angegeben ist. (Auch Fig. 4^a [von *Eledone*] kann hierbei noch in Betracht gezogen werden, obschon der Schnitt etwas weiter nach innen geführt ist.) Die im Allgemeinen hier ziemlich runden Retinazellen erhalten über der Sockelregion auf ihrer Mantelfläche die charakteristischen, stark lichtbrechenden Cuticularausscheidungen (St.), und zwar in Gestalt von zwei sich diametral gegenüberstehenden, rinnenartig geformten Auflagerungen, also auf dem Querschnitte etwa so: (). Nun ist die Art und Weise dieser Ausscheidungen bei den einzelnen Zellen so regulirt, dass (im Allgemeinen) die Stäbchenmassen benachbarter Zellen mit ihren convexen Flächen sich berühren, also etwa so: ()(). Kommen nun über und unter diesen Querschnittsbildern noch andere Zellen hinzu, deren Stäbchenmasse ebenfalls zu den ersteren derart in Beziehung tritt, dass sie sich mit der Ausscheidung derselben vereinigt, so erhalten wir dann Querschnitte, in denen sich die Stäbchenrinnen in folgender Form etwa gruppieren: $\overline{\text{U}}$, d. h., wir erhalten jene als Typus zu betrachtenden vierkantigen, oder besser vierflügeligen Prismen, die aus vier einzelnen rinnenförmig ausgehöhlten Stücken bestehen, welche sich mit ihren convexen Seiten zusammenlegen. Natürlich lassen sich so blos die Formen ableiten, welche wir oben als regelmässige oder typische kennen gelernt haben; aber die unregelmässigen (so dürfen wir wohl, trotz des numerischen Uebergewichts derselben über die typischen, sagen) erklären sich dann fast von selbst, und es wird blos eines Hinweises auf die Figuren bedürfen, um klar zu machen, wie durch Störungen in der Aneinanderlagerung der Stäbchenhälften die Anomalieen erzeugt werden.

Damit glaube ich nun den Nachweis geführt zu haben, dass diese „Stäbchenpalissaden“ als von einer Mehrzahl (3—5) von Retinazellen abhängige Bildungen den Grundzug ihrer Entstehung gemeinsam haben mit den Rhabdomen, wie sie sich in den Sehorganen der Arthropoden vorfinden. Allerdings beschränkt sich dieser Nachweis vorläufig auf die Gattungen *Octopus* und *Eledone*, mit denen freilich *Sepia* in allem Wesentlichen übereinstimmt; noch ist aber nicht die auf Querschnitten von *Loligo* zu beobachtende, noch complicirtere Mosaik dadurch erklärt. Ich zweifle indessen nicht, dass auch hier nur eine etwas abweichende Variation desselben Thema's zu Grunde liegt.

Indessen stehen diese Perceptionselemente doch durch eine wesentliche Eigenthümlichkeit, welche sie nicht mit den Rhabdomen der Arthropoden theilen, als Gebilde *sui generis* einstweilen völlig für sich da. Dies ist der Umstand, dass hier jede Retinazelle an der Bildung zweier benachbarten Rhabdome theilhaftig ist, was bei den Arthropoden wohl nicht vorkommen dürfte, jedenfalls z. Z. noch nicht beobachtet ist. Wie wir daraus die Vorgänge bei der Perception uns zu denken haben, wird weiter unten noch zu erörtern sein.

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass die Rhabdome nicht vollständig an die Limitans heranreichen. Sie werden (Fig. 1, 2) überragt von dem fast beutelartig gestalteten innern Ende der Retinazelle, in welchem sich, wie oben schon erwähnt, Pigment in grösserer oder geringerer Dichtigkeit anhäufen kann.

Wenn ich nun meine eigene, in Vorstehendem gegebene Darstellung und Auffassung mit denen meiner Vorgänger vergleiche, so wäre etwa Folgendes anzuführen.

Besonders eingehend hat sich mit der Configuration der Stäbchen Babuchin beschäftigt, dessen Mittheilungen uns in zwei Redactionen vorliegen. Die eine davon hat Hensen (l. c. pag. 191—193) uns in einer Uebersetzung aus dem Russischen mitgetheilt; die andere, ausführlichere, ist die schon mehrfach citirte, vom Verf. selbst deutsch niedergeschriebene in der Würzb. Zeitschrift Vol. V. — Babuchin giebt, bes. in letzterer, eine durchaus correcte Darstellung des Sachverhaltes, soweit sich derselbe an isolirten, mit ihren Stäbchensäumen versehenen Retinazellen gewinnen lässt; seine Darstellungen solcher Gebilde auf Taf. IV (Fig. III, IV, VIII—X) geben ebensowenig zu Bemerkungen meinerseits Veranlassung, wie seine Beschreibung im Texte. Dagegen finde ich die Zeichnungen der Querschnitte (Fig. V, VI) in sofern nicht mit meinen eigenen Befunden in Einklang, als daraus die von mir geschilderte Rhabdombildung nicht ersehen werden kann. Die Querschnitte der einzelnen schienenförmigen Halbstäbchen, aus deren Vereinigung jeweils die Rhabdome hervorgehen, sind in zu grosse Abstände von einander gerückt, so dass nirgends eine Berührung derselben unter sich stattfindet, und auch im Texte finde ich keine darauf bezügliche Aeusserung. Anders aber in der kurzen von Hensen reproducirten Mittheilung: in der Copie der Babuchin'schen Abbildung (l. c. Taf. XIV Fig. 28, C) sind in den Querschnitten deutlich unsere vierkantigen Rhabdome wiederzuerkennen, und auch im Texte finden sich entsprechende Andeutungen („ich bin geneigt, zu glauben, dass die beschriebenen Körper [d. h. die rinnenförmigen Stäbchenhälften] wirkliche Stöckchen sind, die besondere, im Querschnitt als Quadrate erscheinende Gruppen bilden“). Die genetischen

Beziehungen der Stäbchensäume zu den Retinazellen scheinen Babuchin aber entgangen zu sein.

Hensen beschreibt die einzelnen Stäbchen als „Cylinder mit einem Centralkanal“; dass der Stäbchenmantel, welcher diesen Centralkanal umschliesst, nicht eine einfache geschlossene, sondern eine aus zwei Halbcylindern entstandene Bildung ist, ist ihm in sofern nicht völlig klar geworden, als er diese Halbierung, die er wohl gesehen hat, auf eine zufällige künstliche Sprengung der leicht verletzlichen Stäbchenquerschnitte zurückführt (l. c. pag. 194), sei es, dass diese durch das Messer, oder durch die Uebertragung auf den Objectträger, oder endlich durch den Druck des Deckgläschens bewirkt werde. Völlig richtig bemerkt er aber, in Uebereinstimmung mit Babuchin, dass das Centrum jener vermeintlich künstlichen Vierecke der Inter-cellularsubstanz, die Flächen derselben aber den Wänden der resp. Stäbchen entsprechen. — Hensen nennt die Stäbchen Cuticularbildungen (l. c. pag. 227—228), ohne sie übrigens auf ihren richtigen Ursprung zurückführen zu können, da er sie von einer Zelle ableitet, deren Kern als „Stäbchenkorn“ persistire, deren Inhalt aber in Stäbchen und Pigment zerfalle (l. c. pag. 191; vgl. auch das oben schon darüber Gesagte).

Am wenigsten glücklich war, wie schon gesagt, M. Schultze mit der Deutung der Mosaik der Stäbchenquerschnitte. Zwar erkannte auch er die halbmondförmigen Querschnitte der Stäbchenhälften, und daraus liess er durch Verwachsung der beiden Rinnen einen Hohlcylinder hervorgehen. Anders aber bei *Octopus*: hier sollte aus einem solchen Querschnitt-Halbmond „ein Hufeisen, ein Halbring, ein winklig gebogener Körper, endlich ein vierkantiger Stab mit einem Centralkanal“ (l. c. pag. 11) sich hervorbilden können. Er verfolgt dann sehr eingehend die weiteren Umbildungen beim Zusammentreten dieser Stäbchen mit ihren vielgestaltigen Verwachsungerscheinungen; ich kann ihm jedoch hier nicht in's Einzelne folgen, sondern muss mich mit der Bemerkung begnügen, dass das Ganze, trotz des Anschaulichen und Ueberzeugenden der Darstellung, dennoch auf thatsächliche Richtigkeit keinen Anspruch erheben kann. Die Zusammensetzung der Prismen, und das ist eben das Wesentliche, blieb ihm unbekannt.

Nun dürfte es aber wieder am Platze sein, uns nach den von den Limitanszellen ausgehenden Fasern umzusehen, die wir oben gerade da verlassen haben, wo sie im Begriffe standen, in die Stäbchenlage einzutreten. Wir haben uns noch zu vergewissern, dass sie mit den an der Unterseite der Limitans beobachteten Fasern identisch sind, wozu uns die Querschnitte durch die Region der Rhabdome die Mittel an die Hand zu geben am besten geeignet sind.

Wir haben oben gesehen, dass auf Querschnitten durch die Sockelregion die Limitansfasern zwischen den Polygonen der Zellen, besonders in den Räumen zwischen den zusammenstossenden Ecken, sich finden (Fig. 3). Ueber den Sockeln beginnt nun in der geschilderten Weise die Ausscheidung der Stäbchenmasse. Solange die einzelnen Componenten der Rhabdome noch isolirt sind, lassen sich die Faserquerschnitte mit grösster Leichtigkeit zwischen ihnen nachweisen, und aus Fig. 8 erkennt man ihre gegenseitigen Lagerungsbeziehungen. — Gelangen wir nun noch weiter nach innen, so verstärken sich die einzelnen Stäbchensäume und treten zu Rhabdomen zusammen, und als nothwendige Consequenz dieses Verschmelzungsprocesses ergibt sich der Einschluss der Fasern in das Innere der Rhabdome. In Fig. 8 erkennt man den beginnenden Einschluss zunächst an der Lage der Fasern zwischen den noch discreten Stäbchensäumen, die sich schon zu Rhabdomen zu gruppiren beginnen; noch deutlicher aber geht der Vorgang hervor aus Fig. 4^a (von *Eledone*), wo der Schnitt zwar immer noch wenig über den Sockeln geführt ist, aber doch schon zu Rhabdomen verschmolzene Stäbchengruppen getroffen hat. Noch weiter nach innen nimmt die charakteristische Ausbildung der Rhabdome stetig zu, und wir haben gesehen, dass diese soweit gehen kann, dass eine Grenze zwischen den einzelnen Componenten derselben gar nicht mehr zur Beobachtung gelangt. Wo nun die Limitansfasern im Innern von Rhabdomen verlaufen, deren Stäbchenantheile sich nicht ohne Grenze mit einander vereinigt haben, wo die ersteren also noch von einer schwächer lichtbrechenden Umgebung sich abheben (der Intercellularsubstanz), da kann man sie noch häufig genug in den Rhabdomen mit leidlicher Sicherheit auffinden, und sich selbst überzeugen, dass gewöhnlich zwei, seltener nur eine einzige Faser dem Einschluss unterworfen worden ist. Ich habe dies Verhalten in Fig. 4^b, von *Eledone* wiederzugeben versucht, freilich ohne die Details der Rhabdomquerschnitte in der Umgebung der Fasern bei der Kleinheit des Massstabes gehörig berücksichtigen zu können. — Das sind noch relativ günstige Bedingungen, die aber für die Mehrzahl der Fälle nicht mehr zutreffen, namentlich aber dann nicht, wenn der axiale Raum der Rhabdome durch das compacte Zusammenwachsen der Elemente der letzteren zum Verschwinden gebracht wird. Dann sind die an sich schon ziemlich stark lichtbrechenden Fasern von einer Hülle von annähernd gleichem Brechungsindex umgeben, und verschwinden damit bei ihren ohnehin so geringfügigen Dimensionen so gut wie ganz für das Auge. Wohl sieht man noch hier und da Punkte, die auf sie noch allenfalls bezogen werden könnten, aber bei der Unmöglichkeit zu entscheiden, ob jene winzigen Kreischen nicht zufällige Lücken, Canälchen oder

blosse Körnchen sind, dürfte es rathsam sein, mit bestimmten Deutungen möglichst zurückzuhalten. — Bei Schnitten noch weiter nach innen, gegen die Limitans hin, wiederholen sich im Allgemeinen die Bilder vom äussern Ende; die Rhabdome lockern sich wieder, ihre Componenten treten deutlicher als solche auf, und zwischen ihnen kommen die Fasern gewöhnlich mit voller Deutlichkeit wieder als solche zur Beobachtung.

Hiermit glaube ich mit der hier überhaupt möglichen Sicherheit den Nachweis erbracht zu haben, dass die einerseits mit der Limitans in Verbindung stehenden, andererseits von den Limitanszellen ausgehenden Fasern identische Bildungen sind. Wir haben hier ein höchst eigenthümliches Beispiel des Faserverlaufes vor uns, welches Denen, die sich überhaupt mit der Frage der Nervenendigungen, besonders im Gebiete der höhern Sinnesorgane beschäftigen, sehr lehrreich sein kann. In einem Complex so eigenthümlich differenzirter Elemente, wie die der Retina sind, ziehen mitten durch die Theile derselben, welchen man bei dem Vorgange der Perception eine besonders wichtige Rolle zuweist, und zwar im allerinnigsten Connex mit der Substanz dieser Theile Fasern von ungewöhnlicher Feinheit — ist es da ein Wunder, wenn man letztere, wie Hensen gethan hat, als Nervenendigungen in Anspruch nimmt? Und doch kann nach meinen Untersuchungen davon keine Rede mehr sein; sie erweisen sich durch ihren Zusammenhang, durch ihren Uebergang in die mit einer Sinneswahrnehmung irgend welcher Art sicher nicht betraute Limitans als Elemente ganz anderer Dignität, sie sind lediglich Ausläufer von Zellen, welche in ihnen das Material zur Vergrösserung, resp. Verdickung der Limitans produciren. Die Limitanszellen mit diesen feinen Ausläufern verhalten sich zur Limitans selbst ganz ähnlich, wie die Zellen des *Corpus epitheliale s. ciliare* mit ihren Ausläufern zur Linse; in beiden Fällen haben wir es mit Einrichtungen zu thun, bei welchen die mit dem Ausbau bestimmter Gebilde (Linse, Limitans) betrauten Elemente in relativ ansehnlicher Distanz von ihnen ihre vitalen Thätigkeiten ausüben, durch welche jene existiren und sich vergrössern. Sollte diese Uebereinstimmung in der Genese der Linse und der Limitans gerade da eine blosse sog. Zufälligkeit sein, wo die zu beiden gehörigen zelligen Elemente, trotz aller Verschiedenheit in Form und Lage ein und denselben Ausgangspunkt, das zu einer Blase eingestülpte Ectoderm haben?

Zum Schlusse will ich noch bemerken, dass ich die von M. Schultze so eingehend behandelte Plättchenstructur der Stäbchen, resp. Rhabdome, als ausserhalb meines Programmes stehend nicht weiter controlirt habe.

b) Die Region der Stäbchensockel.

Die so von mir bezeichnete Retinaregion (*Sck.* der Figg.) nimmt von allen dreien derselben den geringsten Raum in Anspruch, da sie nur den zwischen den äussern Enden der Rhabdome und der Grenzmembran gelegenen Theil der Retinazellen umfasst.

Die Stäbchensockel stellen so eigenthümlich modificirte Abschnitte der Retinazellen dar, dass es wohl gestattet ist, sie besonders zu behandeln, und mit einem eigenen Namen zu belegen. In ihnen lagert sich vornehmlich das Pigment ab, und an nicht entfärbten Schnitten ist es schwer oder selbst unmöglich, etwas über ihre nähern Beziehungen zu den benachbarten Theilen der Retina in Erfahrung zu bringen. An entfärbten Präparaten (Fig. 1, 2, 9) stellen sie sich als leicht granulirte, gegen die Grenzmembran hin sich verjüngende Zellenabschnitte dar; am schlanksten fand ich sie von meinem Untersuchungsmaterial bei *Sepia* (Fig. 9), wo sie fast spindelförmig erscheinen; mehr einfach kegelförmig bei *Octopus* (Fig. 2) und bei *Eledone* (Fig. 1). Bieten so die Längsansichten bei flüchtiger Betrachtung nichts von besonderem Interesse, so treten doch auf Querschnitten noch einige kleine Besonderheiten auf, die in der Figur 3 unter *Sm.* angegeben sind. Von den Zellen zeigen nämlich viele einen eigenthümlichen cuticularen Saum, den man leicht mit einer Hälfte der Stäbchenausscheidung verwechseln könnte, mit der er in der That eine grosse Aehnlichkeit besitzt, sowohl hinsichtlich der Transparenz als der starken Lichtbrechung. Indessen beschränkt sich dieser Sockelmantel, wie wir ihn nennen wollen, auf die der Grenzmembran nähere Hälfte, und ist bei *Octopus*, auf welche Gattung sich die Figur bezieht, immer nur einseitig angelegt, so dass an eine nähere Beziehung zu den Stäbchen nicht wohl gedacht werden kann. Auf Längsansichten sind diese Säume weit schwieriger, und nur in ihren Profilansichten zu erkennen; sie präsentiren sich dann etwa so, wie sie in Fig. 2 angegeben sind, als eigenthümliche, anscheinend der Grenzmembran aufsitzende Strichelchen. — Aehnlich entwickelt, aber recht schwierig wahrzunehmen, finde ich sie bei *Eledone*. Hier bilden sie — wenigstens in den mittleren Parthieen der Retina — um die an der Grenzmembran stark eingeschnürte Basis der Sockel Hüllen, welche, wenn ich mich nicht getäuscht habe, um den ganzen Umfang derselben herumlaufen. — Wieder etwas anders verhalten sich die Dinge bei *Sepia* (Fig. 9): die untere, dünnere Hälfte des Sockels sieht aus, als wäre sie von einem aus feinsten Stäbchen gebildeten Gitterchen umschlossen, das wohl als eine ähnliche Bildung wie die vorigen aufzufassen ist. Ausserdem sah ich hier öfters bei sehr starken Vergrösserungen, besonders deutlich bei Anwendung schiefen

Lichtes, die andere Hälfte des Sockels auf's Zarteste längsgestreift; diese Streifung machte aber beim Wechsel der Focaleinstellung durchaus den Eindruck einer lediglich auf die Oberfläche beschränkten.

Hinsichtlich der functionellen Bedeutung der hier zum ersten Male beschriebenen Bildungen steht mir kein Urtheil zu; in morphologischer Hinsicht kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier ebensowohl mit Cuticularbildungen zu thun haben, wie bei den Stäbchen und den gleich zu besprechenden mantelartigen Hüllen der ausserhalb der Grenzmembran gelegenen Zellenkörper.

c) Die kernführende Region der Retinazellen

lässt sich ebenfalls mit wenigen Bemerkungen characterisiren. Der ausserhalb der Grenzmembran gelegene Theil der Retina besteht, wie besonders aus Fig. 9 (*R. Z.*) ersichtlich ist, bei allen mir bekannt gewordenen Cephalopoden aus verschiedenen langgezogenen, nach aussen gegen die Nervenfasern hin sich mehr oder weniger rasch zuspitzenden Zellenleibern, die je nach Umständen vor, in oder hinter der Mitte den charakteristischen, zur Retinazelle in toto (also bis an's innere Stäbchenende hin gerechnet) gehörigen Zellenkern tragen. Von einer relativ schmalen Randzone der Retina abgesehen stehen sie überall ziemlich senkrecht zur Grenzmembran, nur ihr äusseres Ende macht gewöhnlich eine der Nervenausstrahlung entsprechende leichte Biegung. In der Nähe der Grenzmembran werden sie häufig von Capillaren in der regelmässigen Anordnung alterirt; im Uebrigen wird ihre Lagerung durch das gröbere oder feinere Balkennetz fixirt.

Ganz so einfach, wie Längensansichten sie erscheinen lassen, sind diese Abschnitte der Retinazellen übrigens doch nicht; darüber belehren uns Querschnitte, die aber nicht leicht zu interpretiren sind. Schon die ersteren zeigen bald an dieser, bald an jener Zelle einen besonders stark ausgeprägten Contour, und die Querschnitte zeigen uns, dass derselbe (analog wie beim Stäbchensockel) auf eine mantelartig die Zelle umhüllende Absonderung zurückzuführen ist, welche durch ihren starken Brechungsindex sich sehr merklich von dem schwächer lichtbrechenden, mässig granulirten Zellenplasma abhebt. Indessen bleiben hier noch eine Reihe von Punkten, die mir freilich nur untergeordneter Natur erscheinen, aufzuklären, da das mir zu Gebote stehende Material wie meine optischen Hilfsmittel nicht genügten, alle diese Fragen zu erledigen. — Die Schnitte durch diese Abschnitte der Retinazellen, welche ich von *Octopus*, *Eledone* und *Sepia* untersuchte, zeigen trotz aller Verschiedenheiten in den differenten Höhen gewisse gemeinsame Grundzüge, von denen ich freilich

vermuthen muss, dass sie theilweise als Kunstprodukte, d. h. als durch die Erhärtungsflüssigkeiten hervorgerufen zu betrachten sind. Am meisten Schwierigkeiten verursachen die Schnitte zwischen Grenzmembran und Kern, und es gehört einige Anstrengung dazu sich zu überzeugen, dass die Bilder wirklich auf diese Zellen und nicht auf ganz andere Elemente zurückzuführen sind. Die Schnittflächen präsentiren sich nämlich als äusserst unregelmässig im Umriss (Fig. 10), selten rundlich, meist von den willkürlichsten Formen, zwei oder dreispitzig, mit einspringenden Winkeln etc. etc., kurz, ganz anders, als die relativ einfache Gestaltung der Längsansicht erwarten lässt. Vor Allem sind es die stark lichtbrechenden Säume, welche das Bild verwirren und zu einem schwer verständlichen machen. Glaubt man an einigen Orten sich bestimmt davon überzeugt zu haben, dass sie lediglich als Oberflächenbildungen die Zellen umhüllen, so machen sie an andern Stellen wieder den Eindruck, als ob sie von der Oberfläche sich losgelöst hätten, um sich im Innern des Zellenkörpers auszubreiten; erscheinen sie hier als in sich geschlossene, also den Zellenumfang völlig einschliessende Ringe, so treten sie dort wieder anscheinend als unvollständige, nur die Hälfte oder mehr der Oberfläche umgebende Hüllen auf u. s. f. Dabei lässt jede Focusveränderung an ein und demselben Zellenquerschnitt ganz andere Ansichten hervortreten, die übrigens fast immer den Eindruck machen, als wäre die Aenderung des Habitus zurückzuführen auf eine mehr oder weniger starke Torsion der Zelle um ihre Längsaxe. Wenn diese wechselnden Erscheinungen auf eine Schrumpfung des Zelleninhaltes zurückzuführen sind, wie ich vermuthe, so erscheint es als etwas Natürliches, dass in der Gegend des resistenteren Kernes das Bild sich einfacher gestaltet, weil er von innen dieser Schrumpfung einen gewissen Widerstand entgegensetzt, und sie dadurch innerhalb mässiger Grenzen hält. Hier gestaltet sich demgemäss der Umriss wesentlich einfacher: im Innern der Zelle der Kern, umgeben von einer meist recht dünnen Schicht granulirten Protoplasma's, und diese wieder eingefasst von dem charakteristischen Randsaume. Aber selbst hier ist die Frage, ob derselbe eine überall geschlossene, oder eine, wenn ich so sagen darf, seitlich aufgeschlitzte Röhre darstellt, für mich nicht mit Sicherheit zu entscheiden gewesen. Immerhin dürfte es wohl nicht weit von der Wahrheit abliegen, wenn wir sagen, dass die Retinazellen in ihrem ausserhalb von der Grenzmembran gelegenen Abschnitt von einem durchsichtigen, stark lichtbrechenden und relativ dicken cuticularen Mantel ganz oder doch grösstentheils überzogen sind, welcher zwischen Kern und Grenzmembran, und zwar wahrscheinlich durch den Einfluss der conservirenden Reagentien, eine ausgesprochene Neigung zeigt, sich in longitudinale oder spiralg

die Zelle umziehende, auch völlig wie zerknittert aussehende Falten zu legen. — Dass dieser eigenthümliche Mantel mit dem vorher schon bei den Sockeln beschriebenen gewisse Analogieen zeigt, braucht wohl nicht erst besonders hervorgehoben zu werden. Ob der Mantel der Sockelregion aber getrennt von dem der Kernregion sich anlegt, oder nur einen besonders stark entwickelten Spross desselben bildet, das kann ich nicht entscheiden.

Den frühern Untersuchern unseres Gegenstandes scheinen auch diese Eigenthümlichkeiten des Objectes entgangen zu sein.

Der Uebergang des Stäbchensockels in den kernführenden Abschnitt der Retinazelle ist selbstverständlich ein ganz unmittelbarer, wie nicht nur glückliche Zerzupfungspräparate, sondern auch genügend feine Schnitte (Fig. 9) zur Evidenz darthun. Häufig sieht man dabei an der Stelle, wo der kernführende Zellentheil an die Grenzmembran anstösst, eine sohlenartige Verbreiterung desselben, aus welcher sich scharf abgesetzt durch den feinen Porus der Membran der schlanke Stiel des Sockels erhebt. Diese Einschnürung der Zelle, welche durch die Grenzmembran erzeugt wird, erklärt die Leichtigkeit der Trennung in ein vermeintliches inneres und äusseres Blatt der Retina um so leichter, als ja die innerhalb der Grenzmembran gelegenen Zellenabschnitte durch die Verkittung der Einzelstäbchen zu Rhabdomen noch obendrein unter sich in einem festeren Zusammenhang stehen, der die Trennung in der Richtung senkrecht auf die Stäbchen erschwert, hingegen die in der Richtung der Stäbchen an der verjüngten Stelle erleichtert.

3. Die Nervenfasern der Retina.

Diese treten von aussen herein als Aeste, welche sich von den Eintrittsstellen der zahlreichen kleinen Nervi optici aus radiär verbreiten unter steter Verzweigung (Fig. 9), bis schliesslich einzelne Nervenfasern zu den zugespitzten Aussenenden der Retinazellen herantreten, um sich mit ihnen zu vereinigen.

Diese so einfache und naturgemässe Art der Verbindung der Nervenfasern mit den Retinazellen ist übrigens doch nicht ganz leicht zu constatiren. Am deutlichsten habe ich sie von den wenigen von mir untersuchten Gattungen bei *Sepia* gesehen; die Fasern zeigen sich hier etwas markirter als bei *Eledone* und *Octopus*, so dass ihr Zusammenhang mit den äussern Zellenenden sich hier leichter auffinden lässt als dort. Es sind dabei Schnitte in radiärer Richtung besonders zu empfehlen, weil man bei dem radiären Faserverlauf auf diesen mehr Chancen hat, die einzelnen Fasern eine Strecke weit verfolgen zu können, und weil wenigstens in den mehr

dem Rande genäherten Parthieen der Retina, wo die Zellen auch nicht so dicht gedrängt vorkommen, auch die Aussenenden der Zellen sich gegen das Retinacentrum hinrichten. Wie demnach leicht zu begreifen, geben Schnitte senkrecht auf den Faserverlauf schwerlich Auskunft über den gesuchten Zusammenhang. Trotz alledem ist es auch bei den günstigsten Bedingungen nicht so leicht, wie man erwarten sollte, die sich in dem Gewirr des hier stark entwickelten feinen Reticulum, sowie zwischen den wohl durch Gerinnung entstandenen feinkörnigen Niederschlägen hindurchziehenden isolirten Nervenfasern bis zu ihren Enden in den Retinazellen zu verfolgen.

Am meisten schliesse ich mich hinsichtlich dieses Punktes an Babuchin an, der (l. c. pag. 135, Fig. IX, X) den Uebergang des äussern Zellenendes in feine, sich in die Nervenfaserschicht verlierende Fasern beschreibt und abbildet. — Nach Hensen ist die Sache weit complicirter (l. c. pag. 196—201), da, wenn ich ihn richtig verstehe, Nervenfasern zwischen den Zellen hindurch sich mit den „Stäbchenkörnern“ (Limitanszellen) in Verbindung setzen sollen, während die Retinazellen an ihrem äussern Ende selbst wieder mit mehreren, nach verschiedenen Seiten hin divergirenden Fasern im Connex ständen etc., was ihm Veranlassung zu einem sehr scharfsinnigen Excurs über die wahrscheinliche oder doch mögliche physiologische Tragweite dieser Einrichtung giebt. Auf diesen meiner unmittelbaren Aufgabe fremden Boden kann und will ich ihm um so weniger folgen, als meine eigenen Untersuchungen von den seinigen so weit abweichen. — Auch M. Schultze will sich an frischem Material durch eine „sehr glückliche Maceration“ überzeugt haben, dass das Aussenende der Retinazellen sich in ein „Bündel variköser Fäserchen von äusserster Zartheit und Vergänglichkeit“ auflöse, die sich im Gewirr der Nervenfaserschicht verlieren sollen (l. c. pag. 9—10, Fig. 10, 11).

4. Die Beziehungen der Nerven zu den Rhabdomen.

Zum Schlusse der Uebersicht über den Bau der Retina der Cephalopoden bleibt nun blos noch übrig darzuthun, wie die Nervenendigungen durch die Vermittelung der Retinazellen mit den Rhabdomen in nähere Beziehung treten.

Die hier zu erwähnenden Thatsachen sind sehr schwierig zu constatiren; ich habe sie bis jetzt blos bei *Octopus*, und von dem sämmtlichen dieser Gattung entnommenen Material nur an einem einzigen Auge, hier aber — wenigstens in gewissen Regionen — mit einer solchen Klarheit und Deutlichkeit ausgebildet erkennen können, dass mir jeder Zweifel daran ausgeschlossen erscheint.

Es handelt sich hier, um das Wesentlichste gleich vor auszuschicken, um

höchst zarte Fasern, welche von den Eintrittsstellen der Nervenfasern in die Retinazellen ausgehend durch die letzteren bis gegen die Limitans hin in die Höhe steigen, um innerhalb der Stäbchenregion, aber zwischen den Rhabdomen, zu enden. Sind diese Fasern überhaupt erhalten, so hat man zwischen den Rhabdomen, dann in den Sockeln am meisten Aussicht, ihnen zu begegnen; hingegen ist es nach meinen Erfahrungen mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft, ihre Fortsetzung von da aus durch den ausserhalb der Grenzmembran gelegenen Abschnitt der Retinazellen zu verfolgen. Was ich von ihnen überhaupt zu sehen bekam, erkannte ich blos auf Flächenschnitten durch die verschiedenen Regionen.

In der schon mehrfach citirten Fig. 3 habe ich das Verhalten dieser Fasern in den Stäbchensockeln angegeben (*N. F.*). In den Querschnitten durch die Sockel erblickt man in meinen Präparaten, in jedem Felde ausnahmslos, fast immer im Centrum desselben, einen stark lichtbrechenden Punkt, der sich von der leichten Granulirung des sonstigen Inhaltes sofort auf's Deutlichste abhebt, und beim Heben und Senken des Tubus sich als eine axiale Faser ausweist. Diese Fasern stimmen in der Stärke und dem allgemeinen Habitus völlig mit den Limitansfasern überein, unterscheiden sich aber durch ihre intracelluläre Lage natürlich absolut von jenen, die ja intercellulär gelegen sind. Will man ihre Fortsetzung in die Region der Rhabdome hinein verfolgen, so bestimmt eben diese intracelluläre Lage den Ort, wo man sie (auf den Querschnitten) zu suchen hat: sie müssen zwischen den Rhabdomen zum Vorschein kommen. Und hier lassen sie sich in der That denn auch nachweisen, wenn auch keineswegs überall. Ich habe Präparate, wo sie in jedem der Zwischenräume zwischen den Rhabdomen, durch das ganze Gesichtsfeld hindurch, mit grösster Deutlichkeit aufzufinden sind (wie in Fig. 6), während sie an andern Stellen mehr vereinzelt oder gar nicht mehr auftreten. Bei *Eledone* und *Sepia* kenne ich sie überhaupt nur aus der Region der Rhabdome; in den Sockeln derselben waren sie bei meinem Materiale nicht mehr nachzuweisen. Ich werde wohl schwerlich einen Irrthum begehen, wenn ich annehme, dass diese Fasern bei allen gewöhnlichen Cephalopoden in der von *Octopus* beschriebenen Form vorkommen, dass aber ihre Erhaltung sehr schwierig und von Bedingungen abhängig ist, die sich bis jetzt unserer Kenntniss entziehen. Wie launenhaft diese Erhaltungsbedingungen sind, mag daraus ersehen werden, dass jene Fasern an gewissen Stellen blos in den Sockeln; aber nicht in der Stäbchenregion, an andern aber nur in den Rhabdomen, aber nicht in den Sockeln, und nur ganz vereinzelt in beiden zugleich erkannt werden konnten.

Dass diese Fasern während ihres Verlaufes zwischen den Rhabdomen nirgends

mit diesen selbst in nähere Verbindung treten, wenigstens nicht, soweit sie verfolgt werden konnten — und das war, wie gesagt, bis dicht an die Limitans heran — erscheint nicht ohne Interesse. Ihre im Ganzen ziemlich axiale Lage in den Lücken zwischen den Rhabdomen scheinen sie besonderen Einrichtungen zu verdanken. An Stellen von besonders guter Erhaltung nämlich sieht man von den punktförmigen Faserquerschnitten 2—3 feinste Linien radiär abgehen (vgl. Fig. 6), die bei Focusveränderungen den Eindruck machen, als wären es Schnitte durch Membranen von ganz ausserordentlicher Zartheit, dazu bestimmt, die Fasern in ihrer Lage zu fixiren. Ich gebe diese Deutung selbstverständlich mit aller in solchen Fällen, wo es sich um Dinge an der äussersten Grenze der Wahrnehmbarkeit handelt, gebotenen Reserve. Im Uebrigen fallen gerade in dieser Gegend nach der Zerstörung des Pigmentes die sonst so störenden Granulationen etc. hinweg, so dass, die Erhaltung der Fasern überhaupt vorausgesetzt, ihr Nachweis an sich relativ leicht ist.

Bei der Verfolgung dieser Fasern in den ausserhalb der Grenzmembran gelegenen Theil der Retinazellen gestaltet sich die Sache noch weit schwieriger, vor Allem durch die oben geschilderten Verhältnisse der mantelartigen Hülle um den Zellenkörper. Durch die seltsame Configuration der Zellenquerschnitte wird das Auffinden der winzigen Fäserchen so ausserordentlich erschwert, dass man nur höchst selten mehr als blossе Andeutungen von ihrem Vorhandensein zu erhalten erwarten darf. Prüft man Hunderte solcher Schnitte mit ausdauernder Geduld und allen Vorsichtsmassregeln, so gelingt es wohl ab und zu, namentlich dicht an der Grenzmembran, einen oder den andern zu finden, in welchem sich ein Punkt von auffallender Lichtbrechung bei veränderter Focaleinstellung als die Fortsetzung der Faser auszuweisen scheint; bei der Seltenheit derartiger Funde, bei den nicht ausser Betracht zu lassenden zahlreichen Möglichkeiten objectiver wie subjectiver Täuschungen kann aber von einem strengen Nachweis nicht gut die Rede sein, wenn man gewissenhaft sein will. Ich kann deshalb nicht mehr als meine individuelle Ansicht, über deren Werth ich natürlich einem Jeden freistellen muss, zu denken was er will, dahin aussprechen, dass ich glaube, die Faser setze sich auch durch den äussern Theil des Zellenleibes bis zur eintretenden Nervenfasер hindurch fort, sei also als deren letzte und feinste Endigung zu betrachten. Längenansichten führen, beiläufig bemerkt, nach meinen Erfahrungen hier zu keinen bessern Resultaten; meine Bemühungen, mit den mir zu Gebote stehenden optischen etc. Hilfsmitteln auf diesem Wege mich über den Verlauf der Fasern zu vergewissern, blieben ohne Erfolg. Dies ist freilich bei der Beschaffenheit der Fasern selbst, wie ihrer unmittelbaren Umgebung in dieser Region

nur zu natürlich, und in solchen Fällen wird ein Kundiger negativen Resultaten auch keine Beweiskraft im negativen Sinne vindiciren wollen.

Um die Art und Weise der Nervenendigung in der Retina bei den verschiedenen Augenformen des Thierreichs hat sich lange der Streit gedreht, und dreht sich z. Th. noch heute. Bekanntlich hat es lange Zeit als ein „physiologisches Postulat“ gegolten, den unmittelbaren Zusammenhang zwischen Stäbchensubstanz und Nerven-faser nachzuweisen; eine plausible Erklärung der specifischen Erregung der Sehnervenfasern durch die Lichtschwingungen schien manchem sonst vorsichtigen Forscher ohne diesen Nachweis nicht möglich. Es liegt natürlich nicht in dem Rahmen unseres Thema's, hier zu erörtern, ob der physiologisch-psychologischen Analyse der subjectiven Lichtempfindung, verursacht durch den bewegten Aether, Vorschub geleistet würde durch den gewünschten Nachweis; wohl aber dürfte ein entschiedener Protest gegen ein in solcher Weise formulirtes „Postulat“ als eines durchaus unzulässigen am Platze sein. Ganz abgesehen von dem Einfluss, den es auf die Unbefangenheit des anatomischen Forschers ausgeübt hat, der sich zuweilen recht fühlbar beeilte, demselben gerecht zu werden, und fand, was von ihm verlangt wurde, ist es auch formell ganz unrichtig gefasst, wovon freilich die anatomische Forschung selbst den grössten Theil der Schuld auf sich nehmen muss. Acceptabel wäre es nur, wenn es etwa lautete, dass als erste Voraussetzung des Versuches einer physiologischen Behandlung des Problems der Nachweis der Continuität von den lichtempfangenden Endorganen zu den reizleitenden Nervelementen gefordert werden müsse, da gegenüber einer Discontinuität die Methoden und Hilfsmittel der Physiologie versagen. Darin lag aber gerade das vorhin angedeutete Verschulden von Seiten der anatomischen Forschung: so lange sie das „Stäbchen“, das anerkannte percipirende, d. h. lichtempfangende Element als ein Gebilde sui generis, als etwas Selbständiges betrachtete, musste jene Forderung die besagte Form annehmen. Nun ist aber im Allgemeinen die Natur jener so weit verbreiteten „Stäbchen“ dahin aufgehehlt, dass dieselben, soweit man sehen kann, überall als von besondern Zellen nach Art der Cuticulae abhängige Bildungen auftreten, und nicht minder ist fast allenthalben der Nachweis der Verbindung dieser Zellen mit Nervenfasern gelungen — also ist eine Continuität zwischen Stäbchen und Nervenfaser zwar nachgewiesen, aber statt der ursprünglich postulirten directen nur eine indirecte. Mit dieser aber hat für's Erste die Erklärung der physiologischen Vorgänge sich in's Reine zu setzen. Im Uebrigen gehört die hier dargestellte Form der Nervenendigung zu den noch immer sehr seltenen (wenn wir nur die wohl beglaubigten berücksichtigen), bei welchen die

Faser als solche die Retinazelle in dem weitaus grössten Theil ihrer Erstreckung durchsetzt*), um in relativ sehr geringfügige Distanz von der Stäbchenmasse zu gelangen, durch deren Zustandsveränderung in Folge der Lichtwirkung eine Veränderung ihres eigenen Zustandes in Gestalt eines Lichtreizes — natürlich durch Uebertragung vermittelt der dazwischenliegenden Substanz der Retinazelle — ausgelöst wird.

Sehen wir nun zu, wie meine Vorgänger die Frage der Nervenendigung aufgefasst haben, so ist zuerst zu bemerken, dass die fraglichen Fasern nicht von mir zum ersten Male gesehen wurden. Sie wurden aber mit den von mir als Limitansfasern bezeichneten verwechselt, was bei der Entwicklung beider innerhalb der gleichen Zone der Retina kein Wunder ist. Wie oben schon ausgeführt, wurden die Limitansfasern von Hensen wie später von M. Schultze durch Isolirung aufgefunden, also auf Längsansichten zur Darstellung gebracht; nun gelang es auch zuweilen, auf Querschnitten durch die Stäbchenregion Fasern zu sehen, und so ist es sehr begreiflich, dass man die letzteren auf die ersteren zurückführte.

Hensen sagt (l. c. pag. 197): „Ueber die Lage der Fäden (d. h. unserer Limitansfasern) ist nun soviel mit Sicherheit zu sagen, dass sehr viele von ihnen im Canal der Stäbchen liegen. Man sieht dies nicht nur evident an solchen Präparaten, wie die Fig. 57 *B, C* uns wiedergiebt, sondern auch an Querschnitten erkennt man bei genauerem Zusehen häufig genug die Fäden im Durchschnitt. Es wäre aber möglich, dass auch zwischen die Stäbchen Fäden und Pigment hineinginge. Beim Zerreißen eines Schnittes sieht man häufig genug freie Fäden den Stäbchen anliegen, aber wir haben gesehen, dass die Stäbchen selbst sich leicht spalten. Ich glaube eigentlich nicht, dass auch zwischen den Stäbchen Fäden liegen. Jedenfalls ist klar, dass an beiden Orten die Fäden in sehr inniger Berührung mit der Stäbchenschicht sich finden“. Dabei darf wohl nochmals daran erinnert werden, dass Hensen die Stäbchen als Cylinder mit einem Centralcanal, unsere Rhabdome aber als durch Sprengung derselben entstandene Kunstprodukte auffasst; die auf Querschnitten gesehenen Fasern können also keine andern gewesen sein, als die von mir als Nervenfasern beschriebenen, während er die im Innern unserer Rhabdome eingeschlossenen, also nach meiner Auffassung zwischen den Stäbchen gelegenen Limitansfasern vielleicht andeutungsweise gesehen haben mag, ohne ihnen

*) Ich denke hierbei zunächst an die *Alciopiden* nach Greeff (s. w. u.), trotzdem hier noch einige Nachweise zu führen sind, um die Vergleichung voll zu rechtfertigen. — Von dem durch Hensen so trefflich geschilderten Auge von *Pecten* (l. c. pag. 220—226) sehe ich hier ab; die Differenzen sind noch zu gross, um eine gemeinsame Betrachtung zu gestatten.

aber, wegen der Seltenheit sicherer Bilder, besondere Bedeutung beizulegen. — Hensen denkt sich übrigens diesen Axenfaden complicirter, als ich ihn finde; er sagt an einer andern Stelle (l. c. pag. 228): „Es hat sich im Verlauf der Arbeit weiter ergeben, dass die Stäbchen der Länge nach von einem Canal durchzogen sind, in welchen ein Faden liegt, der als mit Nervenfädchen erfüllter Zellenausläufer zu betrachten ist“. Aus den schon oben angeführten Gründen erscheint es mir unstatthaft, hier in eine Discussion einzutreten über den von Hensen angenommenen Zusammenhang von Nervenfasern vermeintlich verschiedener Provenienz und die physiologische Verwerthung im Sinne der Young-Helmholtz'schen Theorie der Farbenperception; ich muss hierfür auf die ausführliche Darstellung des Verfassers selbst hinweisen.

Abweichend von Hensen, aber einfacher, gestaltet sich das Bild nach der Ansicht von M. Schultze (l. c. pag. 10). Er betrachtet eine feine längsstreifige Zeichnung der Retinazelle (Kernregion derselben, von ihm „Stäbchenfaser“ genannt) als Ausdruck einer fibrillären Structur derselben, und bringt diese in Zusammenhang mit den zahlreichen feinsten Fibrillen, in welche nach seiner Beobachtung die Zelle an ihrem äussern Ende zerfallen soll (s. ob.). Einige Male glaubt er sogar das Eintreten eines solchen ganzen Büschels von Fibrillen in das Innere von Stäbchen wahrgenommen zu haben, doch glückte es ihm nicht, sie zu isoliren. — In ganz ähnlichem Sinne deutet er die Querschnitte durch die Stäbchen (pag. 13); er interpretirt den sehr fein granulirten Inhalt der Stäbchenkanäle als eine möglicherweise sehr feinfibrilläre Masse, die den centralen Theil der Stäbchen ausfülle. — Eine Anzahl seiner Figuren, bes. Fig. 17 und 18 Taf. I, zeigt zwischen den Querschnitten der Rhabdome kleine Kreischen, die ich wegen ihrer Lage am ehesten als Querschnitte unserer Nervenfasern ansprechen möchte; M. Schultze spricht aber sonst bloß noch von Pigment an diesen Stellen, und führt nichts an, worauf ich meine Muthmassung sicherer basiren könnte.

Damit darf ich wohl meine Schilderung des Baues der Cephalopodenretina als abgeschlossen betrachten, und ich will nur noch, unter Verweisung auf die schematischen Figuren 11 und 12, diejenigen Momente in der Organisation derselben, die sich nach meinen Untersuchungen als besonders charakteristische für ihre Beurtheilung ergeben haben, in einem kurzen Resumé zusammenfassen.

1. Die Retina der Cephalopoden ist nicht in dem Sinne, wie diejenige der Wirbelthiere, als eine geschichtete zu bezeichnen; sie besteht nur aus einer einzigen Lage von langgestreckten Retinazellen, die, radiär gerichtet und

palissadenartig neben einander fixirt, den gesammten percipirenden Apparat repräsentiren.

2. Jede dieser Retinazellen zeigt drei Abschnitte oder Regionen von ungleicher Ausbildung: sie weist also eine Differenzirung in eine Stäbchen-, Sockel- und Kernregion auf, von denen die beiden ersteren innerhalb, die letztere ausserhalb von der zur Orientirung wichtigen Grenzmembran gelegen sind.
3. Die Stäbchenregion ist characterisirt durch das Auftreten der nach Art der Cuticularbildungen an der Retinazelle entstehenden Stäbchen; diese selbst treten in Gestalt zweier rinnenförmiger Halbcylinder auf, welche den entsprechenden Zellenabschnitt zwischen sich einschliessen. Die Stäbchenhälften aber gruppiren sich ihrerseits wieder in der Weise, dass gewöhnlich je vier derselben, die zu ebensoviel Zellen gehören, zu Einheiten höherer Ordnung — Rhabdomen — zusammentreten. Die beiden Hälften des Stäbchens einer Retinazelle gehören so zu verschiedenen, aber benachbarten Rhabdomen.
4. Die Sockelregion, der kürzeste Abschnitt der Retinazelle, ist besonders durch die in ihrem Innern erfolgende reichliche Anhäufung von körnigem Pigment characterisirt, die sich überall findet, während eine zweite Pigmentanhäufung am innern Stäbchenende nicht constant auftritt. — Ferner treten an ihr verschieden entwickelte, wohl ebenfalls cuticulare und als „Sockelmantel“ bezeichnete Hüllen auf.
5. Die Kernregion ist ausser durch den Kern noch durch eine besonders stark entwickelte Hülle gekennzeichnet, die einen ähnlichen Character zu haben scheint wie die der Sockelregion. Mit dem äussern zugespitzten Ende dieses Abschnittes geht jede Retinazelle in eine Nervenfaser über.
6. Als Fortsetzung und letzte Endigung dieser Nervenfaser ist mit grösster Wahrscheinlichkeit eine feine Faser zu betrachten, welche im Innern der Retinazelle emporsteigt bis gegen die Limitans zu. Als Faser ist sie mit Sicherheit wenigstens in der Stäbchen- und Sockelregion erkannt, weit seltener in der Kernregion. Aus der Lage derselben im Innern der Retinazelle ergiebt sich, dass sie zwischen den aus der Verschmelzung der Stäbchenhälften hervorgehenden Rhabdomen liegen muss; ein unmittelbarer Contact mit der Substanz der letzteren, oder ein Uebergang in dieselben kam nirgends zur Beobachtung.
7. Die Membrana limitans s. homogenea zur Retina im engern Sinne zu ziehen, liegt kein materieller Grund vor; sie verdankt ihren Ursprung z. Th. Zellen, welche die Retina an ihrer Peripherie umgeben, z. Th. Zellen, welche in der

Sockelregion zwischen die Retinaelemente eingesprengt sind (Limitanszellen). Diese letzteren senden (1—5) Ausläufer durch die Stäbchenregion zu der der Retina zugewandten Seite der Limitans ab, die trotz ihres Verlaufes im Innern der Rhabdome, von denen sie bis zur Unkenntlichkeit umschlossen werden können, nicht, wie früher geschehen, als Nervenfasern, sondern als Material für den Aufbau der Limitans (Limitansfasern) zu betrachten sind.

Wie weit die vorstehend in den wesentlichsten Umrissen skizzirten Resultate meiner Untersuchungen an dem engbegrenzten Material von 3 Cephalopodengattungen für die Classe überhaupt Geltung beanspruchen können, muss die Zukunft lehren. Auf Modificationen des Schemas mehr oder weniger eingreifender Art muss ich wohl gefasst sein, und ich möchte ausdrücklich nochmals auf *Loligo* hinsichtlich seiner Rhabdombildung hinweisen, wo wahrscheinlich Zahl- und Anordnungsverhältnisse der Rhabdomcomponenten von den hier beschriebenen abweichen.

Noch anders liegen wohl die Dinge für *Nautilus*, dessen Auge — ja nicht blos dieses, sondern das ganze Thier — sozusagen ein verkörperter Anachronismus ist. Die beste Untersuchung über dies in jeder Beziehung interessante Sehorgan verdanken wir bekanntlich ebenfalls Hensen (l. c. pag. 203—211; vgl. ferner: Bronn, Classen und Ordn. des Thierreichs, fortges. von Keferstein, III, 2 pag. 1378, Taf. 115 Fig. 1), auf die ich hier verweisen muss.*) Trotz des embryonalen Characters des Auges, der sich durch die Persistenz der Communication des Innern der primären Augenblase mit dem äussern Medium, und in Folge davon durch das Fehlen der dioptrischen Medien und ihrer Accidentien (Linse, Corpus epitheliale etc.) ausspricht, hat sich hier eine Retina ausgebildet, die in den Hauptzügen an diejenige der Dibranchiaten erinnert, ohne dass sich aber zur Zeit schon genau angeben liesse, wie weit die Uebereinstimmung gehen mag. Eine sehr starke Stäbchenregion hat Hensen nachgewiesen; ob die Stäbchen sich auch zu Rhabdomen gruppiren, steht noch dahin. Ausser der Existenz einer Grenzmembran ist noch besonders diejenige einer Limitans für mich von Interesse; ob die Fasern, welche durch die Stäbchenregion sich gegen sie hinziehen, und sich nach Hensen leicht nachweisen lassen, mit der Bildung dieser Limitans nach Art unserer Limitansfasern in Zusammenhang stehen — wie ich für wahrscheinlich halte — scheint mir einer Prüfung wohl werth zu sein. Sollte meine Vermuthung sich bestätigen, so wäre die Homologie zwischen der

*) Die Bemerkungen von C. K. Hoffmann (in: Selenka, Niederl. Arch. f. Zool. I 1871—73 pag. 180) können daneben kaum in Betracht kommen.

Nautilus-Retina und derjenigen der übrigen Cephalopoden eine fast complete, und um so auffallendere, als die übrigen Producte des Ectoderms, die ausser der Retina sich bilden (Linse, Corpus epitheliale), im Auge ganz und gar nicht zur Entwicklung gelangen.

Unter den von mir gefundenen Resultaten ist eines der auffallendsten für mich die Bildung der Rhabdome, m. W. bis jetzt der einzigen ausserhalb des Typus der Arthropoden, wo sie so weite Verbreitung haben. Bei diesen finden sie sich in der Mehrzahl der zusammengesetzten Augen, während der Rest zwar nah vereinigte, aber noch discrete Stäbchen in denselben aufweist; ausserdem wurden sie vereinzelt (bes. bei Scorpionen) im einfachen Auge nachgewiesen. Der Umstand, dass sich die Rhabdome des Facettenauges um so typischer entwickeln, je charakteristischer andere Elemente desselben (z. B. Krystallkegel), die mit dem eigenartigen Modus des Sehens mittelst dieser Augen zusammenhängen, zur Ausbildung gelangen, lässt uns die Entstehung dieser Gebilde als eine relativ verständliche erscheinen: je mehr im Einzelauge die Einzelstäbchen auf eine selbständige Rolle und Leistung verzichten, je inniger sie sich zusammenfügen zu einer neuen Einheit (Rhabdom), um so vollkommener kann sich die Function des Gesammtauges gestalten. — Anders steht es z. Z. mit der Rhabdombildung im einfachen Auge der Scorpione, wo wir noch keineswegs die Sache so klar sehen; wir wissen nicht, warum sich hier — abweichend von den einfachen Augen der Spinnen — je fünf Retinazellen mit ihren Stäbchensäume tragenden Kanten so zusammenfügen, dass fünftheilige Rhabdome daraus hervorgehen; wir wissen nicht, warum die lichtempfindenden Endorgane der Netzhaut sich nur in relativ grossen Abständen, dafür aber in starken Massen anordnen, und warum dadurch, wenn wir es richtig interpretiren, also die Feinheit der Wahrnehmung vielleicht der Stärke der Empfindung zum Opfer gebracht wird — wenn es nicht durch das Leben im Dunkeln wenigstens partiell eine Erklärung findet. In anderer Weise und auf anderer Grundlage fassen Ray Lankester und Bourne (l. s. c. pag. 196) die Sache an, meines Erachtens freilich mit wenig Glück. Nach meiner früher veröffentlichten Auseinandersetzung erklären sich die Eigenthümlichkeiten des Baues und der Function der Facettenaugen am einfachsten und ungezwungensten durch die Annahme, dass dieselben aus der nähern Aggregation einfacher, in grösserer Zahl auftretender, dafür aber in ihrem Bau reducirter und modificirter Einzelaugen von an sich geringfügiger Leistung hervorgegangen sind. Die genannten Autoren aber sehen in der Rhabdombildung bei den Scorpionen eine Andeutung, dass gerade der entgegengesetzte Weg

der von der Natur gewählte sei; sie leiten das Facettenauge vom ausgebildeten Stemma ab, dessen Retinazellen sich zuerst in Gruppen (Retinulae) „segregirt“ hätten, welcher Segregation dann die Linse (in Einzelfacetten) gefolgt wäre. Im Princip kommen die Verff. demnach auf den alten Standpunkt von Fr. Leydig zurück, den ich in meinem Buche (pag. 138) kritisirte; freilich ist die ganze Argumentation eine wesentlich verschiedene. Plausibler scheint er mir aber deshalb nicht geworden zu sein; ich kann wenigstens nicht finden, dass die gegen die Leydig'sche Auffassung geltend gemachten Bedenken nicht auch gegen die der Verff. am Platze, oder durch die Ausführungen derselben auf pag. 204 (l. c.), die sich blos auf *Limulus* und die Scorpione beziehen, als beseitigt zu betrachten wären. Indessen, wie dem auch sei — das Vorkommen von Rhabdomen in der Cephalopodenretina dürfte zum mindesten zeigen, dass jener Erklärungsversuch noch nicht als ein abschliessender zu betrachten ist, denn hier kann doch von einer beginnenden Tendenz zur Zerfällung in Einzel-
augen nicht wohl die Rede sein, und es dürfte sich wohl empfehlen zu sehen, ob sich nicht Factoren ausfindig machen lassen, welche diese „Segregation“ in Einzelgruppen von percipirenden Elementen auf anderer Basis dem Verständniss näher rücken.

Nun liegen allerdings noch Unterschiede vor zwischen den Rhabdomen der Cephalopoden und denen der Arthropoden: der wichtigste ist unstreitig der, auf den schon oben hingewiesen wurde, dass nämlich bei den Arthropoden jede Retinazelle nur an der Bildung eines einzigen, bei den Cephalopoden aber gewöhnlich zweier Rhabdome betheiligt ist. Letzteres Verhalten kann nicht verfehlen, auf die Perception einen gewissen Einfluss auszuüben, den wir hier noch kurz zu besprechen haben.

Lassen wir durch den Einfluss der dioptrisch wirksamen Medien des Auges (hier der Linse) ein Bild auf dem percipirenden Hintergrunde des Auges entstehen, so wird nach unserer Auffassung zur Wahrnehmung der Einzelheiten desselben verlangt, dass diese Einzelheiten auch auf gesonderte Perceptionsorgane fallen, und wir werden von zwei sonst völlig gleichgebauten, mit optisch vollkommen gedachten Projectionsapparaten, aber mit verschieden feinen Perceptionselementen ausgerüsteten Augen demjenigen die feinere Perception zuschreiben, auf dessen Retina-Flächeneinheit mehr Perceptionseinheiten — Stäbchen — sich finden. Bei dieser Anschauungsweise setzen wir aber stillschweigend voraus, dass jedem Element für eine selbständige Elementarperception auch eine ebenso selbständige Leitung — Nervenfaser — zukomme, da nur unter dieser Voraussetzung der Perceptionsapparat zur vollen Ausnutzung seiner Vollkommenheit kommt. In den Rhabdomen der Arthropoden — zunächst des Facettenauges — ist nun im Allgemeinen die Einrichtung so getroffen,

dass, wenn auch der dioptrische Apparat noch so feine Détails des Objectes darauf abzubilden im Stande wäre, dennoch die einzelnen Stäbchencomponenten desselben nicht besondere, den unmittelbar anliegenden Nachbarn unzugängliche Reize empfangen und gesondert weiterleiten können, weil sie durch ihre innige Verwachsung zu einer Einheit vom Lichte gleichmässig durchstrahlt werden und also auch gleichartige Erregungen den Nervenfasern zur Weiterleitung übermitteln müssen. Diese Betrachtungsweise in consequenter Durchführung und in Verbindung mit einigen hier nicht weiter zu erörternden, auf den Bau des Facettenauges bezüglichen Umständen hat es mir s. Z. möglich gemacht, die schon fast allgemein aufgegebenen Theorie Joh. Müller's vom musivischen Sehen wieder in die ihr gebührende Stelle einzusetzen*); sie wird aber auch hier im Auge zu behalten sein, wenn es gilt, die Rhabdome der Cephalopoden-Retina hinsichtlich ihrer functionellen Bedeutung zu würdigen.

Sehen wir zunächst völlig von dem Umstande ab, dass jeder Component eines einzelnen Rhabdoms sein zu derselben Retinazelle, aber zu einem andern nächstliegenden Rhabdom gehöriges Gegenstück hat (vgl. das Schema Fig. 12), denken wir uns also einfach ein solches aus vier Segmenten zusammengesetzt, von denen jedes einer Zelle mit besonderer Nervenfaser zugehört, so muss nach unserer Auffassungsweise selbstverständlich das so vereinfachte Rhabdom mit dem ganz analog gebauten in der Facette des Arthropodenauges als functionell gleichwerthig, das heisst, als eine Perceptionseinheit betrachtet werden, weil bei dem gänzlichen Fehlen von sondernden Vorrichtungen jedes Strahlenbüschel das ganze Rhabdom gleichmässig durchstrahlen muss. Aus der Gleichheit des Reizes für die einzelnen Componenten würde auch eine gleichartige Wirkung auf die zu denselben gehörigen Nervenfasern, also eine einheitliche Empfindung zu folgern sein. So wäre der Sehvorgang zwar etwas eigenthümlich, aber immerhin an sich leicht verständlich. Aber die einzelnen Rhabdome sind nicht in der eben fingirten Art von einander unabhängig, sondern sie stehen mit ihren unmittelbaren Nachbarn, mit denen sie den gleichen Leitungsdraht für ihre Reize — die Nervenfasern — theilen müssen, in Wechselbeziehung**), die das Verständniss des Sehvorganges nicht unwesentlich erschwert. Ich habe in dem Schema Fig. 12 die einzelnen Componenten eines Rhabdoms mit den Ziffern 1, 2, 3, 4

*) Ich muss hierüber auf den betr. Abschnitt meines Buches verweisen (l. c. pag. 142—157: „Der Sehvorgang im Facettenauge“).

**) Von dem Umstand der Verwachsung zahlreicher Rhabdome unter sich vermitteltst ihrer Kanten soll hier abgesehen werden, da es sich ja nur um eine Erörterung principieller Art handeln kann.

bezeichnet, die zu den gleichen Retinazellen gehörigen Componenten von 4 andern benachbarten Rhabdomen entsprechend mit I, II, III, IV, ausserdem endlich die zugehörigen Nervenfasern mit *a*, *b*, *c*, *d*. Es ergibt sich aus dem Schema, dass die Nervenfaser *a* Reize leitet nicht nur von dem Rhabdom 1—4, sondern auch von dem Rhabdom, zu dem I als Component gehört; die Faser *b* auch von einem weitem Rhabdom, zu dem II gehört u. s. f., dass also differente Reize auf unmittelbar benachbarten Rhabdomen durch die partiell gemeinsame Leitung wahrscheinlich nicht voll ihrer Differenz entsprechend zur Empfindung gelangen werden, sondern erst dann, wenn ihre Projection auf Rhabdome erfolgt, welche keine gemeinsamen Nervenfasern mehr erregen. Das würde also eine wesentlich weniger fein abgestufte Perception für unser Auge ergeben, als in dem vorhin fingirten Falle, wo wir ein Rhabdom nur mit Nervenfasern für seinen eigensten Gebrauch ausstatteten, wie es bei den Arthropoden factisch realisirt ist. Es bedarf nach dem Angeführten wohl kaum noch eines weiteren Hinweises, wie sehr durch diese Einrichtung das Cephalopodenaug hinter das der Wirbelthiere im Allgemeinen zurücktritt, mit dem es sich sonst in mehr als einer Beziehung wohl messen kann, und selbst die vollkommenst wirkende Linse und die genaueste Accomodation wären nicht im Stande, an dieser Differenz, die in der Structur des Perceptionsapparates gegeben ist, etwas zu Gunsten des Cephalopodenauges zu ändern.

Diese Auseinandersetzung hat, ganz abgesehen von der Wahrheit oder Falschheit der in meinen Untersuchungen gebotenen Thatsachen, selbstverständlich nur Geltung unter der Voraussetzung, dass die der Stäbchensubstanz vindicirte Rolle bei dem an sich noch so räthselhaften Vorgang der Umwandlung von Lichtätherbewegung in Nervenirregung die ist, die wir ihr zur Zeit zuschreiben. Etwaigen Gegnern dieser Auffassung dürften wohl am meisten die Nervenfasern in's Auge fallen, um sie mit der Aufgabe der Perception zu betrauen, wie dies z. B. R. Greeff in dem am meisten Analogie mit den uns hier beschäftigenden Verhältnissen bietenden Auge der *Alciopiden* gethan hat (l. c. p. 110). Dort sollen seiner Ansicht nach die Stäbchen bloss mechanische Stützen, sozusagen Futterale für die Nervenfasern sein, nur dazu bestimmt, diese zarten Gebilde in ihrer radiären Lage zu erhalten. Es lässt sich nicht läugnen, dass, wenn nicht eine ganze Fülle von andern Thatsachen und Erwägungen dieser Auffassung principiell im Wege stünden, eine Reihe von Cephalopoden zu ihren Gunsten vorgeführt werden könnte, nämlich alle jene, bei denen die innere, dicht unter der Limitans gelegene Pigmentzone fehlt, die Nervenfaser also wie bei den *Alciopiden* dem Lichte exponirt ist. Dieser Schluss wäre aber identisch mit

der Erklärung, die andern Cephalopoden, deren Retina einen schützenden Pigmentgürtel vor den Nervenfasern aufweist, wären blind, was wohl Niemand wird vertreten wollen. Die ganze Fülle der vergleichend-anatomischen Thatsachen weist noch immer einzig und allein auf die Stäbchen in ihren verschiedenartigen Formen als der allein constanten, überall dem Licht zugänglichen Elemente hin, die wir als unentbehrliche Vermittler für die Lichtempfindung in Anspruch zu nehmen haben, und auch die vorliegende Untersuchung hat durch den Ausschluss der Limitansfasern aus der Reihe der nervösen Bildungen, also durch die Beseitigung einer jene Auffassung immerhin kreuzenden vermeintlichen freien Nervenendigung in einer hochentwickelten Augenform eine weitere Stütze für sie geliefert. Mag dieser Gewinn gegenüber der durch ihn verursachten Einbusse — da wir ja hinsichtlich der Farbenwahrnehmung, die uns Hensen erschliessen zu können glaubte, auf's Neue sozusagen an die Luft gesetzt worden sind — auch noch so gering angeschlagen werden: es bleibt uns nichts übrig, als uns damit einstweilen zu begnügen.

Nach den vorstehenden Ausführungen über den Bau der Cephalopodenretina dürfte es wohl nicht mehr nothwendig sein, ausführlicher auf die zahlreichen Momente einzugehen, welche gegen die Vergleichbarkeit derselben mit der gesammten Wirbelthierretina sprechen; gegenüber den Differenzen tritt das beiden Gemeinsame in den Hintergrund, ohne dadurch aber an Bedeutung zu verlieren. Nur durch die scharfe Trennung der Wirbelthier-Netzhaut in eine Gehirn- und eine Neuroepithel-Schicht, zu welcher letzterer die sog. „äussern Körner“, sowie die Stäbchen und Zapfen gerechnet werden, ergibt sich ein Anhalt für die Parallelisirung zwischen der Retina eines Vertebraten mit der eines (beliebigen) wirbellosen Thieres in sofern, als die Wirbellosen nie eine mit der Neuroepithelschicht in engerer Verbindung stehende Gehirnschicht aufweisen — wenn nicht vielleicht die *Tunicaten* eine Ausnahme bilden, die neben so viel Anderem auch die Entwicklung des Sehorganes aus dem centralen Nervensystem mit den Vertebraten gemeinsam haben. Nun ist die Cephalopodenretina, wenn wir diesen Begriff in der von mir vertretenen engern Bedeutung fassen, auch weiter nichts als eine einfache Neuroepithelschicht, und damit ist das gemeinsame Moment genügend hervorgehoben. Ich habe aber nicht die Absicht, hier auf diese Vergleichung weiter einzugehen, um so weniger, als ich meine frühern Ausführungen darüber (l. c. pag. 165—166), abgesehen von der hier erfolgten Correctur meiner damaligen Auffassung des morphologischen Werthes der Cephalopodenretina, abzuändern noch keine Veranlassung gefunden habe.

Ebenso verzichte ich, aber aus andern Gründen, hier auf die ungleich näher

liegende Vergleichung der Cephalopodenretina mit derjenigen der übrigen cephalophoren Mollusken. Dieser Verzicht ist aber nur ein vorläufiger, der bloß Geltung hat bis zum Abschluss schon begonnener, nach ganz analogen Gesichtspunkten durchzuführender Untersuchungen der hier in Frage kommenden Augenformen.

Erklärung der Abbildungen.

A. Erklärung einiger öfters wiederkehrenden Bezeichnungen.

- Lim.* = Membrana limitans s. homogenea.
Lim. f. = Limitansfasern.
Lim. Z^I. = Limitanszellen in der Retina („Stäbchenkörner“ nach Hensen).
Lim. Z^{II}. = Randbildungszellen der Limitans.
Pig. Ep. = Pigmentepithel zwischen vorigen und dem Corpus epitheliale („Pars ciliaris retinae“ der Autt.)
Gr. = Grenzmembran.
Cap. = Capillaren.
St. = Stäbchenausscheidung einer Retinazelle.
Rh. = Rhabdome, aus der Verschmelzung der vorigen hervorgegangen.
Sck. = Stäbchensockel der Retinazelle.
Sm. = Mantel des Stäbchensockels.
R. Z. = Kernführender Abschnitt der Retinazelle ausserhalb der Grenzmembran.
Zm. = Mantelartige Hülle dieser Region.
N. = Stratum der Nervenfasern ausserhalb der eigentlichen Retinazellenlage.
N. f. = Fortsetzung der Nervenfaser durch die Retinazelle bis zwischen die Rhabdome.

B. Erklärung der Figuren.

- Fig. 1. Dickenschnitt durch die äusserste Randparthie der Retina und ihre nächste Umgebung, von *Eledone moschata* (Zeiss, DD, Oc. 2. ²³⁰/₁). Zur Darstellung der allgemeinen topographischen Verhältnisse der Retina, speciell der Beziehungen der Limitans zu ihren Bildungszellen, namentlich des Randes. — Am rechten Rande der Zeichnung hat sich oben die Limitans von den Rhabdomen etwas abgehoben, und die Enden der Limitansfasern werden sichtbar. — *Kn.*, Knorpelhaut des Bulbus.
- Fig. 2. Dickenschnitt durch die innerhalb der Grenzmembran gelegenen Regionen der Retina von *Octopus vulgaris* (E. Oc. 2. ³⁵⁰/₁). Zur Darstellung besonders der Limitansfasern, die durch blasenförmige Abhebung der Limitans von den Rhabdomen aus diesen eine Strecke weit herausgezogen wurden. — An den Rhabdomen selbst sind noch Andeutungen der Plättchenstruktur erkennbar.
- Fig. 3. Flächenschnitt durch die Sockelregion von *Octopus* (Homog. Imm. ¹/₁₂“, Oc. 2. ⁵⁰⁰/₁), nicht ganz parallel der Grenzmembran, sondern links ihr etwas näher, rechts mehr gegen die äussern Enden der Rhabdome hin. Links die in toto roth gezeichneten Limitanszellen mit ihren Ausläufern dichter angehäuft. Die Sockel zeigen z. Th. die sog. Sockelmäntel. Ferner sind die intracellulären Nervenfasern blau, die intercellulären Limitansfasern roth eingezeichnet.

- Fig. 4^a. Flächenschnitt durch einige Rhabdome von *Eledone* (Homog. Imm. $\frac{1}{12}$ ", Oc. 4, $\frac{950}{1}$), vom äussern Ende, um die Entstehung derselben aus den Stäbchenhälften (St.) zu zeigen. Die Limitansfasern treten von den Rhabdomen eingeschlossen auf.
- Fig. 4^b. Querschnitt durch die Mitte der Rhabdome von *Eledone* (Homog. Imm. $\frac{1}{12}$ ", Oc. 2, $\frac{500}{1}$), mit zahlreichen Unregelmässigkeiten. Nur an wenigen Stellen lassen sich noch im Innern derselben die Limitansfasern mit einiger Sicherheit erkennen.
- Fig. 5. Querschnitt durch einige besonders regelmässige Rhabdome von *Octopus* (Imm. K., Oc. 2, $\frac{760}{1}$). Die Limitansfasern kamen hier nicht zur Beobachtung, wohl aber die Nervenfasern.
- Fig. 6. Querschnitt durch eine Gruppe von Rhabdomen von *Octopus* (Imm. K., Oc. 2, $\frac{760}{1}$), unweit des innern Endes derselben. Auch hier konnten bloss die Nervenfasern und von ihnen ausgehende radiäre Streifen, die wohl mit der Fixirung der ersteren in ihrer Lage zusammenhängen, nachgewiesen werden.
- Fig. 7. Querschnitt durch eine besonders unregelmässige Gruppe von Rhabdomen von *Octopus* (Imm. K., Oc. 2, $\frac{760}{1}$), mehr in Rücksicht auf die allgemeine Configuration als des Détails wegen gezeichnet.
- Fig. 8. Querschnitt durch die ersten Anfänge der Stäbchen- und Rhabdombildung von *Octopus*, dicht über den Sockeln (Imm. K., Oc. 2, $\frac{760}{1}$). Links sieht man noch die Querschnitte durch die Sockel, dann treten mehr nach rechts vereinzelt die Stäbchensäume auf, die sich dann noch weiter hin, wo die Schnittfläche sich von der Grenzmembran mehr entfernt, zu Rhabdomen zu gruppieren beginnen. Limitansfasern (roth) und Nervenfasern (blau) sind sichtbar.
- Fig. 9. Dickenschnitt durch den äussern Theil der Retina von *Sepia* (Homog. Imm. $\frac{1}{12}$ ", Oc. 2, $\frac{500}{1}$). — Von den Rhabdomen ist nur das äusserste Ende sichtbar; man sieht die Sockel mit ihren feinstreifigen Mänteln (Sm.), dazwischen eingestreut Kerne von Limitanszellen. — Ausserhalb der Grenzmembran liegen die kernführenden Abschnitte der Retinazellen (R. Z.), die nach unten mit Nervenfasern sich vereinigen, welche aus gröbern Stämmchen (N.) sich abzweigen. — Noch weiter nach aussen folgt lockere und fibrilläre Bindesubstanz mit Kernen.
- Fig. 10. Flächenschnitt durch die Retina von *Octopus*, ausserhalb der Grenzmembran, durch die kernführenden Abschnitte der Retinazellen (Imm. K., Oc. 2, $\frac{760}{1}$). Es sind nur einige Gruppen von Retinazellquerschnitten ausgeführt, die dazwischen ziehenden Blutgefässe (Cap.) sowie die gröberen von ihnen abgehenden Verzweigungen des Reticulum bloss in Umrissen angedeutet. — Bei R. Z.^I ist der Schnitt in ganz unmittelbarer Nähe der Grenzmembran geführt, die Zellmäntel nur bei wenigen andeutungsweise sichtbar; bei R. Z.^{II} liegt die Schnittebene zwischen Grenzmembran und Kern, die Zellmäntel sind stark entwickelt; bei R. Z.^{III} sind einige Kerne von der Schnittebene getroffen.
- Fig. 11. Schema, zur Versinnlichung der Differenzirung der Retinazellen in ihren verschiedenen Regionen, sowie der Beziehungen der Limitanszellen und -fasern zu ihnen. *Pig.^I*, *Pig.^{II}*, innere und äussere Pigmentanhäufung, wie sie sich bei *Octopus* finden.
- Fig. 12. Schematischer Querschnitt durch einige Retinazellen, um die Entstehung der (regelmässigen) Rhabdome aus Stäbchenhälften zu versinnlichen. Bei * sind zwei Retinazellenquerschnitte mit ihren Stäbchen schraffirt, um sie besonders hervorzuheben; Nerven- und Limitansfasern sind eingetragen. Ueber die Bedeutung der arabischen und römischen Ziffern etc. wird auf den Text verwiesen.

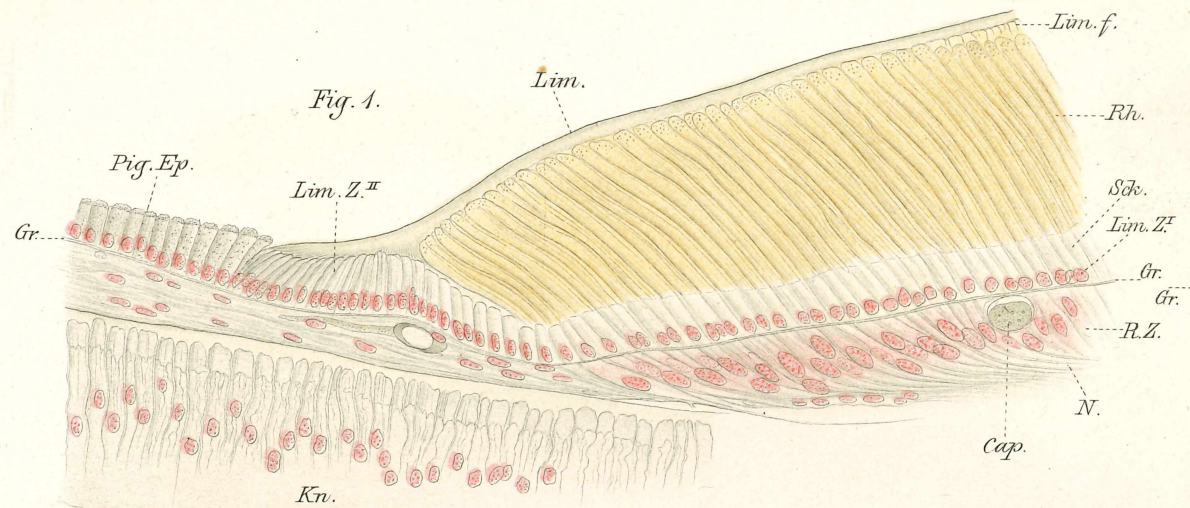


Fig. 9.

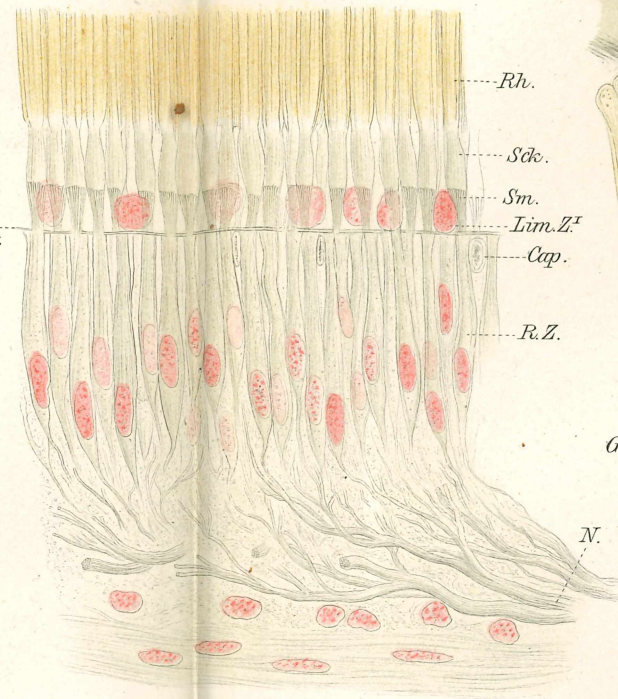


Fig. 2.

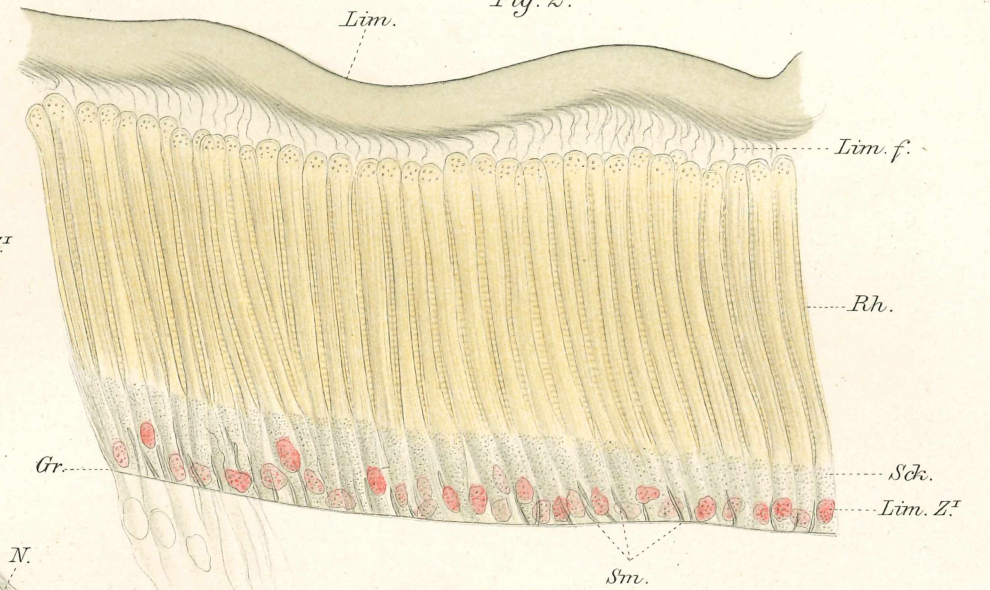


Fig. 7.

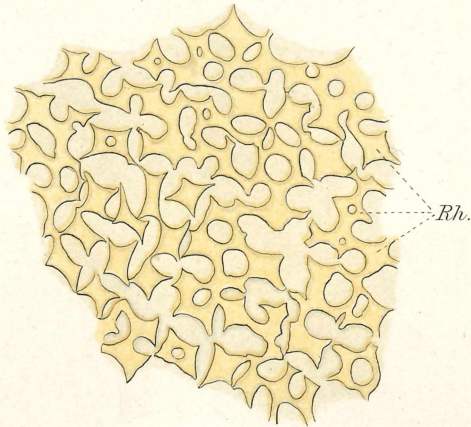


Fig. 11.

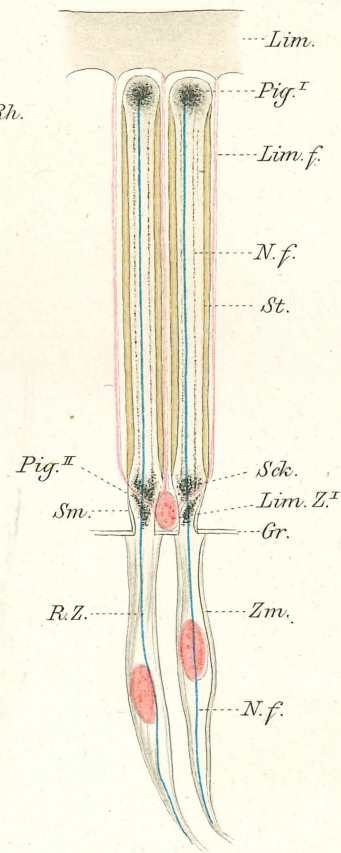


Fig. 4^b.

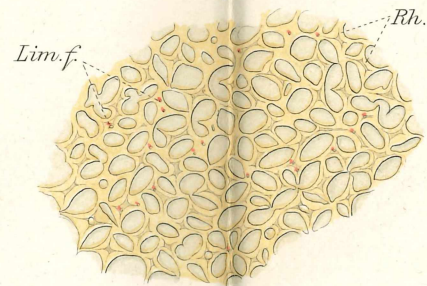


Fig. 3.

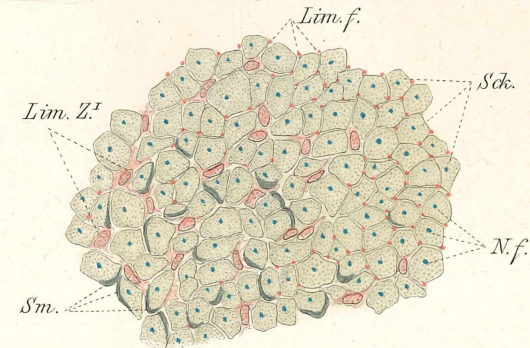


Fig. 6.

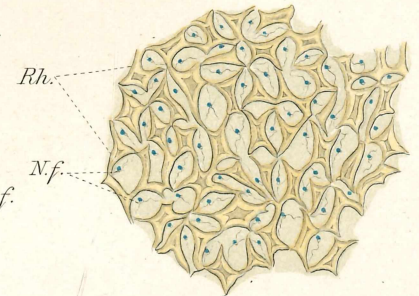


Fig. 10.

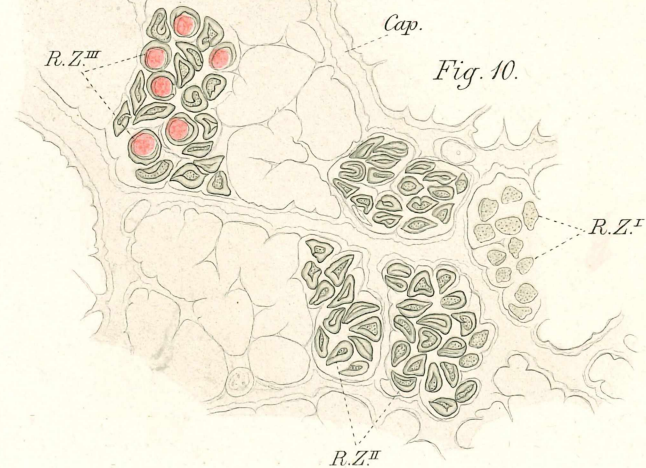


Fig. 4^a.

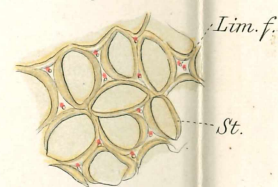


Fig. 5.

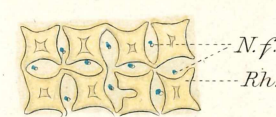


Fig. 8.

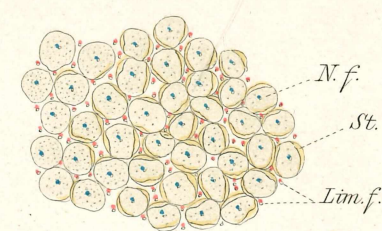


Fig. 12.

