

Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken.

I. Opisthobranchia.

Von

Dr. H. Merton, Heidelberg.

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung	449
2. Allgemeines über die Sinnesorgane von <i>Tethys</i>	451
3. Das Fühlerorgan von <i>Tethys</i>	452
4. Die Fühler von <i>Aplysia</i>	
a) Hintere Fühler	455
b) Vordere Fühler	457
5. Das Osphradium von <i>Aplysia</i>	458
6. Das Hancocksche Organ und die Mundsinnesorgane von <i>Philine</i>	459
7. Die übrigen Hautsinnesorgane von <i>Tethys</i>	
a) Fühler	462
b) Fuß	465
c) Rand des Velums	466
d) Mundrohr	468
8. Zur Frage der Muskelinnervation und des Nervennetzes	468
9. Zusammenfassung	470

I. Einleitung.

Die Sinnesendigungen in der Haut der Mollusken sind bisher von verhältnismäßig wenigen Autoren zum Gegenstand ihrer Untersuchung gemacht worden. Die meisten beschränkten sich auf eine kurze Beschreibung der Sinnesorgane, ohne die Zellelemente, aus denen sich jene zusammensetzen, näher zu analysieren. Das gilt vor allem für die Hautsinnesorgane der Gastropoden. Ich habe es mir zum Ziel gesetzt, in einer Reihe von Untersuchungen die Kenntnisse über die Organisationsverhältnisse der Hautsinnesorgane zunächst bei Gastropoden, später auch von anderen Klassen der Mollusken zu erweitern. Es wird dabei weniger darauf ankommen, möglichst viele Formen auf ihre Hautsinnesorgane zu untersuchen, als bei einer beschränkten Zahl von Arten möglichst genau die bei denselben vorkommenden Arten von Sinneszellen zu studieren. Dabei wird sich ergeben, ob sich verschieden differenzierte Receptoren feststellen lassen, oder ob wir uns zu der Annahme genötigt sehen, für mehrere in Betracht kommende Reizarten eine Art von Sinneszellen anzunehmen. Auch in diesem Fall besteht aber die Möglichkeit, daß diese einzige Art von Sinneszellen nur als Receptoren für eine

Reizart in Betracht käme, daß aber die übrigen Reizarten allgemein von der Körperoberfläche aufgenommen würden, vielleicht durch intraepitheliale Nervenendigungen!

Zur Untersuchung sollen Formen mit möglichst verschiedenartiger Lebensweise gewählt werden. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse hoffe ich zunächst durch die morphologische Analyse in dieses im Grunde genommen biologische Problem einen gewissen Einblick zu gewinnen.

In seiner umfassenden „Untersuchung über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihrer Organe“ hat W. A. Nagel diese Frage auch für die im Wasser lebenden Gastropoden wie überhaupt für Wassertiere zu beantworten gesucht und kam u. a. bekanntlich zu dem Ergebnis, daß namentlich bei vielen Wirbellosen Sinnesorgane sehr verbreitet sind, bei denen „die Funktionen mehrerer Sinne an ein und dasselbe Organ geknüpft sind“. Dieses Wechselsinnesorgan hält Nagel für ein Zwischenstadium zwischen dem „Universalsinnesorgan“ — einem Sinnesapparat, durch den sämtliche Gattungen von Reizen aufgenommen werden, welche überhaupt für den betreffenden Organismus wahrnehmbar sind — und dem spezifischen Sinnesorgan, d. h. „Apparaten, die nur einem der Sinne dienen, welche ein Wesen besitzt“. Es erübrigt sich zunächst, auf Nagels Untersuchungen hier näher einzugehen, die von morphologischer und physiologischer Seite kritisch beleuchtet worden sind. In der allgemeinen Verbreitung, wie es Nagel annimmt, existieren anelektive Sinnesorgane wohl keinesfalls. Der Nachweis eines solchen ist zweifellos nicht einfach, und es besteht immer die Gefahr, daß man bei oberflächlicher oder einseitiger Untersuchung zur Annahme eines Universalsinnesorgans geführt wird. Gerade die Haarzellen, die bei Mollusken diffus über die Körperoberfläche verbreitet sind, werden vielfach als solche Universalsinnesorgane angesehen, ob mit Recht, werden, wie ich hoffe, diese Untersuchungen ergeben.

Es wird sich also für uns darum handeln, einmal die Arten von Sinneszellen bzw. Endigungen kennen zu lernen, die in lokalisierten Sinnesepithelien vorkommen, weiter, ob diese Sinneszellen unabhängig von Sinnesepithelien auch diffus über die Oberfläche verbreitet sind oder welche Arten von Sinneszellen da vorkommen. Drittens festzustellen, inwieweit wir gleiche Sinneszellen bei verschiedenen Tierformen wiederfinden und viertens auf Grund der Organisationsverhältnisse und Reaktionweise der Organismen unter normalen und künstlichen Bedingungen zu erfahren, inwieweit die einzelnen Sinnesendigungen als Rezeptoren für mehrere oder einerlei Reizarten angesehen werden müssen.

Die grundlegenden Untersuchungen Flemmings über die „Sinnesepithelien der Mollusken“ müssen für jeden, der sich mit den Sinnesendigungen in dem Epithel der Mollusken beschäftigt, den Ausgangspunkt bilden. Die mit „starren Haarbündeln“ besetzten „Pinselzellen“ sind nach Flemming die bei Land- und Wassermollusken verbreitetste Form von Sinneszellen, aber bei beiden Formen etwas verschieden ausgebildet. Sie sind über die ganze Oberfläche verbreitet; an einzelnen Körperstellen, wie Mundgegend, Fühler, Fußrand stehen sie besonders dicht. Keine andere Sinneszellenart von ähnlicher Verbreitung findet sich bei den Mollusken, woraus Flemming den Schluß zieht, „daß die Haarzellen die Endgebilde der sensiblen Hautnerven, die Gefühlszellen der Mollusken sind“. Bei den Süßwasserschnecken und -muscheln soll sich nur diese Art von Sinneszellen finden. Die Fühlerendknappen der beiden Fühlerpaare der Landpulmonaten bestehen aus einem besonderen Epithel mit Sinneszellen, „welche durch ihre Kleinheit und ihr auf die Fühlerendplatte lokalisiertes Vorkommen wesentlich von den Haarzellen abweichen.“ Flemming vermutet, daß diese Fühlerendknöpfe die Träger des Geruchsorgans sind.

Für die Landpulmonaten hat also schon Flemming eine zweite Art von Sinneszellen nachgewiesen. Damit stimmen die Befunde Garnaults überein, der an den Fühlern von *Cyclostoma* am Fühlerknopf Sinneszellen mit stark lichtbrechenden Endknöpfchen, die unterhalb der Cuticula enden, und am Fühlerstiel Sinneszellen mit ganz kurzen Endborsten festgestellt hat. Diese beiden Arten von Sinneszellen können nach demselben Autor nicht als Sinneszellen zweier verschiedener Sinne gelten, da er alle Übergangsstufen zwischen beiden Arten von Sinneszellen gefunden hat. Auch Guiart, der die hinteren Fühler von *Pleurobranchus* untersucht hat, fand in dem Epithel „Neuroepithelzellen“, die zum Teil an die Cuticula herantreten, im übrigen aber in ihrer Größe und Form so stark variieren, daß ich die Richtigkeit dieser Beobachtung bezweifeln muß, da er mit unvollkommenen technischen Methoden gearbeitet hat. Diese beiden hier kurz erwähnten Arbeiten zeigen, daß auch von morphologischer Seite Befunde vorliegen, die für die Existenz von Wechselsinnesorganen ins Feld geführt werden können. Weiter soll hier nicht auf die Literatur eingegangen werden. Die wenigen vorliegenden Untersuchungen, in denen der zelluläre Aufbau epithelialer Sinnesorgane besprochen wird, sollen bei der Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse Berücksichtigung finden.

Die Bezeichnung „Hautsinnesorgane“, die ich in der Überschrift gebraucht habe, bedarf noch für die folgende Untersuchung einer gewissen Abgrenzung. Die allermeisten Sinnesorgane sind von der Epidermis abzuleiten; somit würden sämtliche bei Mollusken vorkommenden Sinnesorgane unter den Begriff „Hautsinnesorgane“, wenn wir ihn weit fassen, fallen. Die Lichtsinnesorgane (mit Ausnahme von vielleicht vorhandenen diffus verbreiteten Lichtsinneszellen) und die Organe des Gleichgewichtssinnes sollen jedoch hier nicht behandelt werden, dafür aber die Sinnesorgane der Mundhöhle, deren wir zur Beurteilung der übrigen Hautsinnesorgane nicht entraten können. Ich beginne mit einer Untersuchung über die Hautsinnesorgane von *Tethys* und einiger anderer Opisthobranchier.

2. Allgemeines über die Sinnesorgane von *Tethys leporina*.

Auffällig wie die Form ist ihre Lebensweise. *Tethys* lebt teils pelagisch an der Meeresoberfläche, teils kriecht sie auf dem Boden herum oder gräbt sich in den Schlamm ein, sich hier nur langsam fortbewegend. Über die Biologie von *Tethys* hat Krumbach interessante Angaben gemacht. Ihrer verschiedenen Lebensweise entsprechend, ernährt sie sich von pflanzlichem und tierischem Plankton einschließlich Jungfischen und auf dem Grund von Crustaceen und Schlangensterne, wobei ihr in beiden Fällen ihr großes Velum, das Krumbach als Schöpfsack bezeichnet, in verschiedener Weise als Fangapparat dient. An seinem Rand ist das Velum von mehreren Reihen verschieden langer „nervöser“ Randfäden besetzt, die in ständiger Bewegung die Umgebung abtasten und mithelfen, die Nahrung in das Innere des breit trichterförmigen Velums hereinzutreiben. Ihre Ernährungsweise, daß zunächst „ziemlich alles, was sich bewegt und eine gewisse Consistenz hat“ den mit zahlreichen Tastsinnesorganen besetzten Rand des Velums passiert und der am Grund des Trichters sitzenden Mundöffnung zugeführt wird, dort aber gleich eine Auswahl bei der Nahrungsaufnahme getroffen wird, ist für die verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Sinnesorgane bestimmend gewesen.

Die Lichtsinnesorgane von *Tethys* sind sehr einfach. Als zwei kleine schwarze Pünktchen sind sie unmittelbar an der dorsalen Oberfläche des Zentralganglions — zu dem Cerebral-Pleural- und Pedalganglien oberhalb des Schlundes verschmolzen sind — zu erkennen; nur wenige

Zellen sind an ihrem Aufbau beteiligt. In der Nähe der Lichtsinnesorgane, gleichfalls aus wenigen Zellen bestehend, sitzen die beiden Statocysten; im Innern der Bläschen liegen eine Menge kleiner Steinchen. Diese Statocysten fallen auf als kleine weiße Kügelchen; an Volumen werden sie von den meisten großen Ganglienzellen der *Tethys* weit übertroffen.

Die Lichtsinnesorgane liegen immerhin so tief unter der Körperoberfläche, noch innerhalb der Bindegewebskapsel, die das Zentralganglion einschließt, daß sie trotz der milchigglasigen Durchsichtigkeit der Gewebe ihren Träger höchstens über den Helligkeitsgrad ihrer Umgebung unterrichten können. Eine um so größere Wichtigkeit besitzen die Aufnahmeapparate für chemische und mechanische Reize, und gerade bei *Tethys* mit seinem stark vergrößerten Kopfteil sind die Bedingungen für eine reiche Entfaltung dieser Sinnesorgane gegeben. Ich wurde in meinen diesbezüglichen Erwartungen nicht enttäuscht und möchte gleich hier bemerken, daß auch die Hautsinnesorgane ebenso wie die Ganglienzellen von *Tethys*, die ich früher untersucht habe, als besonders günstige Objekte zum Studium der Sinnesorgane der Gastropoden gelten können.

Untersucht wurden hauptsächlich die Fühler und der an Fühlfäden reiche Rand des Velums von *Tethys*. Zum Vergleich habe ich noch die Auskleidung der Mundhöhle und den Fußrand, der schon von List genauer untersucht worden ist, herangezogen. Das Material wurde größtenteils von mir selbst vor längerer Zeit auf der zoologischen Station zu Neapel konserviert, als Fixierungsmittel dienten verschiedene Sublimat- und Osmiumgemische. Von den vielen angewandten Färbemethoden sind diejenigen, die sich am besten eigneten, der Tafelerklärung zu entnehmen.

3. Das Fühlerorgan von *Tethys*.

Betrachtet man eine *Tethys* von der Rückenseite, so sieht man an der Stelle, wo das Kopfsegel dem Leib ansitzt, gewissermaßen als vorderste Glieder der beiden nach hinten laufenden Reihen — die ungefähr abwechselnd aus den verzweigten Kiemen und den bräunlich-schwarz gefleckten, etwas aufgeblasenen Rückanhängen bestehen — jederseits ein breitlappiges weißes Gebilde, das mit dickem Stiel dem Schneckenkörper aufsitzt. Es sind die Fühler der *Tethys*, die den hinteren Fühlern der anderen Nudibranchier entsprechen. Die Gestalt des Tethysfühlers ist sehr verschieden von der für die Schnecken sonst üblichen langgestreckten Form der Fühler; die Fühler von *Tethys* können auch nicht bei Berührung zurückgezogen werden, sondern höchstens nach vorn oder hinten ausweichen.

Bei dem lebenden Tier stehen sie ohrenartig vom Körper ab. Wenn wir von der vorderen Ansatzstelle des Fühlers dem Rand entlang folgen, so kommen wir bald an einen Punkt, wo der Rand einen Winkel bildet; gleich dahinter liegt eine langgezogene Grube von etwa 8 mm Länge. Von dem hinteren Ende dieser Grube verläuft die Randlinie des Fühlers ohne weitere Unterbrechung in allmählichem Bogen und in leichten Wellenlinien bis zur hinteren Ansatzstelle des Fühlers.

Am Grunde der Fühlergrube sitzt ein feingefiedertes kiemenblattähnliches Organ (Textfigur 1); seine Längsachse entspricht der Längsrichtung der Grube. Dieses Organ ist mit dem größeren Teil seiner Grundfläche am Boden der Grube festgewachsen; der freie Teil des Organs ist etwas nach oben umgebogen (Taf. 33 Fig. 1) und wird, wenn die Grube sich verflacht und das Organ nach außen tritt, zuerst sichtbar. Dieses faltenreiche Gebilde, eine Kieme in klein, erinnert an die Osphradien der Prosobranchier und vieler Tectibranchier, die bei

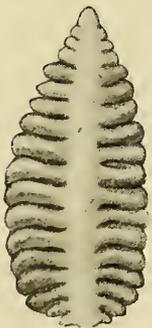


Fig. 1.

Fühlerorgan von
Tethys leporina,
von oben gesehen.
Vergr. 14.

den Nudibranchiern mit ihren sekundären Kiemen fehlen. Es ist aber wahrscheinlich, daß diese Fühlerorgane die Funktion der Osphradien mit übernommen haben, denn es fällt auf, daß die hinteren Fühler gerade bei den Nudibranchiern die mannigfachsten Faltenbildungen aufweisen (siehe *Doris*, *Aeolis* usw.). Die starke Fältelung ist wohl in erster Linie aus dem Grund erfolgt, um die Oberfläche des Sinnesepithels zu vergrößern und vielleicht die Einwirkungsdauer der einzelnen Reize zu verlängern, indem die im Wasser gelösten Reizstoffe in den Falten länger festgehalten werden. Diese Verfeinerung des Aufnahmeapparates wird bei anderen Opisthobranchiern dadurch erreicht, daß der plattenartig verbreiterte Fühler eingerollt wird, wie z. B. bei *Aplysia*, und damit ein Reizraum geschaffen wird, der der Strömung etwas entrückt ist.

Über die allgemeinen Organisationsverhältnisse des Fühlerorgans unterrichten Textfig. 1 und Tafelfig. 1 und 2, von denen Textfig. 1 das Sinnesorgan von oben, Tafelfig. 1 die Grube mit dem Organ von der Seite betrachtet und aufgeheilt darstellt und Fig. 2 einen Längsschnitt durch das Organ wiedergibt. Daß es sich hier um ein Sinnesorgan handelt, geht schon daraus hervor, daß von dem Zentralganglion ein Nerv (fnv) zu dem Organ hinzieht und unterhalb desselben zu einem Ganglion (gn) anschwillt. Von dem Ganglion entspringen nach beiden Seiten in der Hauptrichtung des Sinnesorgans je zwei Nervenstämme, von denen unterhalb jeder Falte ein Nervenast abzweigt (Fig. 2 nv) und in die Falte eindringt, um sich hier weiter zu verteilen. Die Falten unmittelbar über dem Ganglion werden direkt von ihm innerviert. Das Ganglion besteht aus einer corticalen kleinzelligen Ganglienzellschicht und einer zentralen Fasermasse. Diese kleinen Ganglienzellen sind alle gleich groß.

Eine größere Zahl dünner Muskelstränge (mf) tritt von unten an das Organ und ist an seiner Basis befestigt. Sie haben die Aufgabe, das Sinnesorgan in der Grube festzuhalten bzw. bei Erschlaffen dessen Vortritt zu ermöglichen. Unter Umständen kann sich nämlich die Grube nach außen umstülpen; das Organ erhebt sich dann etwas über den Rand des Fühlers. Ich habe das öfters an Tieren beobachtet, die ich im Aquarium hielt, und zwar nur dann, wenn sie am Boden saßen und vielleicht nach Nahrung fahndeten, nicht aber, wenn sie schwammen, wobei der Fuß nach oben gekehrt ist. Die Fühler selbst werden bei den am Boden sitzenden Tieren meist ziemlich straff gehalten und stehen dann ungefähr senkrecht vom Körper ab.

Wir wenden uns zur Betrachtung der feineren Organisationsverhältnisse des Fühlerorgans. An seiner ganzen Oberfläche ist es von einem ziemlich hohen Epithel bedeckt, an dem uns, wenn wir es lebend untersuchen, ein lebhaftes Flimmern auffällt. Doch besteht längst nicht das ganze Epithel aus Flimmerzellen. Es wird vielmehr hauptsächlich von einfachen zylindrischen Zellen gebildet, die nach außen mit einem ziemlich hohen Cuticularsaum besetzt sind, der auch bei denjenigen Zellen nicht fehlt, die mit Wimpern ausgestattet sind. Es kommen durchschnittlich auf eine Flimmerzelle vier gewöhnliche Epithelzellen. Die Kerne dieser Zellen (kep_z) sitzen alle im basalen Teil, ungefähr in gleicher Höhe, die Kerne der Flimmerzellen erheben sich meist etwas über diese Zone. Das Plasma der Epithelzellen besteht aus einem großmaschigen, zarten Wabenwerk; der Saum, der die Zelle nach außen abgrenzt, auf dem Längsschnitt gesehen, aus feinen, parallel gestellten Stäbchen (Fig. 4 und 5), auf dem Querschnitt (Fig. 7) aus einem feinen Maschenwerk. Mithin sind die einzelnen Hohlräume kleine langgezogene Kästchen und wohl aus gestreckten Waben hervorgegangen, deren Wandungen größere Festigkeit erlangt haben. Dieser Saum entspricht den Bürstensäumen, wie sie vor allem M. Heidenhain für Epithelien von Vertebraten und Gastropoden

beschrieben hat. Ich kann mich jedoch auf Grund meiner eben dargelegten Befunde nicht dazu entschließen, diese besondere Bezeichnung auf den Cuticularsaum des Sinnesepithels von *Tethys* anzuwenden.

Die Flimmerzellen haben ziemlich dichtes Plasma von längsfaseriger Struktur mit körnigen Einlagerungen. Die Wimperhaare sind ungefähr halb so lang wie die Flimmerzellen selbst. An den Stellen, wo sie am Saum ansitzen, verdicken sie sich zu kleinen Knötchen, den Bulbi. Die sich daran anschließenden Verbindungsstücke verlaufen in den senkrechten Wänden des Cuticularsaums und enden an seinem unteren Rand mit kleinen Anschwellungen, den Basalkörperchen. Auf Flächenschnitten durch das Epithel sind diese Basalkörperplatten zu erkennen (Fig. 7). Auf sie folgt ein homogener, stark färbbarer Plasmakörper von ungefähr halbkugeliger Gestalt, ziemlich scharf gegen das übrige Plasma abgesetzt. Er entspricht der Wimperwurzel bei der Mehrzahl der bisher bekannten Flimmerzellen. Die Epithelzellen (epz) werden an ihrem Fuß nicht von einer Basalmembran begrenzt, sondern von einer dünnen Lage horizontal geschichteter Bindegewebs- und Muskelfasern. Hier und da findet man zwischen den Epithelzellen kleine einzellige Drüsen (drz), schwach keulenförmig aufgetrieben, die nur wenig über die Epithelzellen hinaus nach innen vortreten. Ihr Lumen ist von einem hellen Sekret erfüllt. Diese Drüsenzellen sind aber, wie gesagt, selten; von sonstigen Drüsen ist in dem Epithel des Fühlerorgans nichts zu finden.

Das wichtigste Element, das uns erst die Berechtigung gibt, dieses Epithel als Sinnesepithel zu betrachten, haben wir noch nicht kennen gelernt. Innerhalb des Epithels haben wir keinerlei Sinneszellen feststellen können; demnach müssen sie unter dem Epithel vorhanden sein. Wir sahen oben, daß Seitenäste von den Hauptnervenstämmen in die einzelnen Lamellen eintreten und sich hier weiterverzweigen; an jeder Zweigstelle sitzen mehrere Ganglienzellkerne. Verfolgt man die Nervenstränge weiter, so läßt sich feststellen, daß sie mit kleinen Kernhaufen (Fig. 3 sz) in Verbindung stehen, die überall unter dem Epithel in größeren und kleineren Ansammlungen zu finden sind. Die Kerne scheinen in ein gemeinsames Plasma eingebettet zu sein, eine Unterscheidung einzelner wohlumgrenzter Zellen ist meistens nicht möglich. Trotzdem halte ich es für wahrscheinlich, — denn das Plasma scheint sehr labil zu sein — daß sich die Zellgrenzen infolge der Konservierung verwischt haben. Sehr viel schwieriger wie das, was wir bisher wissen, war es, herauszufinden, welche Beziehungen zwischen diesen Zellgruppen und dem Epithel bestehen. Zunächst war nur zu beobachten, daß von jeder Zellgruppe ein breiter, distaler Fortsatz entspringt, der sich weiter verzweigt, dem Epithel anschmiegt oder in der Bindegewebs- und Muskelfaserschicht unter demselben verschwindet. Erst eingehende Untersuchungen zeigten, daß die einzelnen feinen nervösen Fasern, in die sich der distale Fortsatz auflöst, in das Epithel eindringen und sich bis zur Oberfläche verfolgen lassen, d. h. sie enden an der Basis des Cuticularsaums mit einer kleinen Verbreiterung, in der 2—3 Knötchen nachweisbar sind. Über diesen Endigungen ist der Cuticularsaum unterbrochen; sie stehen also wahrscheinlich mit dem umgebenden Wasser in direkter Verbindung. Daß diese Körnchen in den Endverbreiterungen Basalkörper von Wimpern sind, die bei der Konservierung abgefallen wären, ist unwahrscheinlich, da die Cilien der Wimperzellen gut erhalten waren. Ziemlich bald nach ihrem Eintritt in das Epithel verdicken sich die Fäserchen etwas, um sich kurz vor der Endverbreiterung nochmals zu verjüngen. Dadurch sind sie von den mit Eisenhämatoxylin sich auch intensiv färbenden Zellgrenzen meistens zu unterscheiden. Wenn auf Fig. 5 die Sinnesendigungen durch die Epithelzellen durchzutreten scheinen, so ist das nur deshalb so wiedergegeben, weil es so dem mikroskopischen Bilde

entspricht. Natürlich verlaufen sie an der dem Beschauer zugekehrten Oberfläche der betreffenden Zellen. Jetzt, wo die Organisationsverhältnisse des Fühlerorgans klar liegen, tragen wir kein Bedenken, die Zellgruppen, Sinneszellgruppen und ihre nervösen Fortsätze als distale Fortsätze oder Rezeptoren dieser Sinneszellen zu bezeichnen.

Das Innere einer Falte des Fühlerorgans wird, abgesehen von Nervensträngen und Sinneszellen, von verschiedenen Arten von Bindegewebszellen (bz) und von Muskelfasern (mf) ausgefüllt, die sich von der einen Wand zur andern spannen, sich nach beiden Seiten aufspalten, um sich mit den Muskel- und Bindegewebsfaserlagen unter dem Epithel zu verflechten (Fig. 3 und 5). Auf Schnitten durch die Symmetrieebene des Fühlerorgans wird ein großer Hohlraum, eine Lakune, sichtbar, deren Längenausdehnung dem feststehenden Teil des Organes entspricht; sie umgibt den distalen Abschnitt des Fühlerganglions und die von ihm entspringenden Nervenäste.

Eine genaue histologische Analyse der Fühler eines Opisthobranchiers liegt, soviel mir bekannt, bisher nicht vor. Born, der *Phyllirhoe* histologisch untersucht hat, ist es nicht gelungen, im Fühler-epithel Sinnesendigungen aufzufinden; er hat nur subepithelial Nervennetze nachweisen können.

Das Sinnesepithel des Fühlerorgans ist auf die Oberfläche des gefiederten Körpers beschränkt und gegen das Körperepithel scharf abgegrenzt. Letzteres setzt sich aus anderen Elementen zusammen. Wir finden hier auch ganz andersartige nervöse Endapparate und verschiedene Arten von Drüsen. Das gilt schon für die Epithelien, die die Grube des Fühlers auskleiden. Bevor wir hierauf näher eingehen, sollen die Epithelsinnesorgane an den Fühlern und dem Osphradium von *Aplysia punctata* und von *Philine aperta* das Hancocksche Organ und Sinnesplatten, die ich am Eingang der Mundöffnung fand, besprochen werden. Wir werden sehen, daß bei allen vier Organen ähnliche Sinneszellen vorkommen wie an den Fühlerorganen von *Tethys*, und das wird uns das Recht geben, darzulegen, welche Reizart für diese Art von Sinnesorganen in Betracht kommt.

4. Die Fühler von *Aplysia*.

a) Hintere Fühler. Die hinteren Fühler von *Aplysia* sitzen etwa auf halbem Wege zwischen den vorderen Fühlern und den vorderen Ansatzstellen der Parapodiallappen. Etwas vor den hinteren Fühlern, unmittelbar unter dem Epithel, liegen die Augen, als dunkle Punkte leicht zu erkennen. Die Fühler haben etwa zylindrische Gestalt, verjüngen sich nur etwas nach dem Ende zu; ihr Fußstück — das untere Drittel des Fühlers — ist solid, der größere Teil ist dünnwandig und so zusammengerollt, daß er ein Rohr bildet, dessen Inneres an der nach außen gerichteten Seite des Fühlers durch einen Schlitz mit der Außenwelt in Verbindung steht. Die Ränder der Fühlerwand greifen etwas übereinander; am Ende des Fühlers weichen sie auseinander, um in einer stumpfen Spitze ineinander überzugehen. So entsteht hier eine kleine ovale Öffnung, der meist eine zweite an der Basis des Schlitzes entspricht, deren Ränder auch etwas auseinanderklaffen können. Ein ständiger Strom kann auf diese Weise durch den Hohlraum des Fühlers zirkulieren, getrieben von den Flimmerzellen, die wir im Sinnesepithel, das die ganze Innenfläche des Hohlraums auskleidet, antreffen. Bei *Aplysia punctata* unterscheidet sich das Sinnesepithel durch starke Pigmentierung vom Außenepithel des Fühlers. Diese erschwert die Untersuchung; ich habe daher vorzugsweise Randstellen des Sinnesepithels, wo die Pigmentierung weniger kräftig ist, die Verhältnisse aber sonst die gleichen sind, zur Untersuchung der Sinnesendigungen herangezogen.

Bei *Aplysia* ist das Sinnesepithel auch abgesehen von der stärkeren Pigmentierung deutlich von dem Körperepithel abgesetzt. Dieses ist unbewimpert und reich mit Drüsen besetzt und von einem 3μ hohen Cuticularsaum bedeckt. Jenes besteht aus Epithelzellen mit eingestreuten Flimmerzellen und nur vereinzelt kleinen einzelligen Drüsen. Die Gesamtoberfläche dieses Sinnesepithels ist von einem Cuticularsaum von 2μ Stärke (Taf. 34, Fig. 16 cts) überzogen, dessen basaler Alveolarraum von einer distalen homogenen Schicht bedeckt wird. Da sich dieser Saum nicht deutlich gegen das Epithel absetzt, kann man im Zweifel sein, ob man ihn nicht mit F. E. Schulze als Crusta bezeichnen muß. Es ist klar, daß man, der Einteilung von Schulze folgend, die viel für sich hat, doch oft im Zweifel sein wird, ob man eine Deckschicht als Cuticula oder Crusta ansehen soll. Die Epithelzellen (epz) sind infolge Einlagerung dunkler oder heller Pigmentkörnchen wenig durchsichtig und an ihrer Basis meist abgerundet. Die Flimmerzellen (flz) erscheinen, obwohl nicht stärker pigmentiert, immer viel dunkler als die übrigen Epithelzellen. In den Flimmerzellen folgt auf die Basalkörperplatte eine homogene, stark färbare hypobasale Zone; sie enthält keine Pigmentkörner. Eventuelle dunklere Streifen in dem folgenden Abschnitt beruhen auf Falten und Einbuchtungen in der basalen Hälfte dieser Zellen. Die Flimmerzellen sind nämlich in ihrem kernhaltigen Teil und an ihrer Basis förmlich zwischen die Epithelzellen eingeklemt und haben, wie aus Querschnitten ersichtlich (Fig. 17 a flz), ganz unregelmäßige Gestalt; sie sind mit ihrem Fuß, der nach allen Seiten kürzere und längere Fortsätze entsendet, im Epithel und der darunterliegenden Faserschicht fest verankert. Ob direkte plasmatische Verbindungen zwischen den Flimmerzellen vorkommen, ist zweifelhaft. Es scheint eine solche Verbindung zwischen den obersten Teilen der Flimmerzellen zu bestehen (siehe Fig. 17 b). Wir müssen jedoch dieses ganze zusammenhängende Liniensystem als intercelluläres Schlußleistensystem (schl) ansehen, das vermutlich dem Epithel zusammen mit dem Cuticularsaum größere Festigkeit verleiht. Nur unmittelbar an der Oberfläche des Epithels ist dieses Leistensystem nachweisbar; in dieser Region haben infolgedessen, wie aus dem dargestellten Querschnitt ersichtlich, die Flimmerzellen und ebenso die übrigen Epithelzellen prismatische Form angenommen. Irgendwelche besondere Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen waren nicht nachzuweisen. Diese Frage ist mit Rücksicht auf die isolierte Verteilung der Flimmerzellen und die Frage ihrer inneren Reizleitung von Interesse.

Die endgültige Beantwortung der Frage nach den Endigungen der Sinneszellen innerhalb des Epithels hat hier wieder viel Schwierigkeiten bereitet, wenn auch vermutet werden konnte, daß die Verhältnisse ähnlich lägen wie in dem Fühlerorgan von *Tethys*. Ein starker Fühlernerv tritt vom Cerebralganglion aus in den Fühler ein, erreicht das Sinnesepithel am Grunde der Fühlerhöhle und gabelt sich hier in mehrere Hauptstämme, deren Seitenzweige zu den Sinneszellengruppen führen, die unter dem Sinnesepithel verteilt liegen. Die Sinneszellengruppen sitzen wie Beeren an den traubig verästelten Nervenästen. Dieser ganze nervöse Apparat versorgt die gesamte Innenfläche des Fühlers und reicht noch bis zur Fühlerspitze; die Aussenwand des Fühlers wird nicht von ihm innerviert. Es ist zu erwarten, daß die etwas angeschwollene Stelle des Fühlernerven, dort wo er an den Grund des Hohlraums herantritt, dem Fühlerganglion entspricht. Das trifft nicht zu. Wir finden dort zwar eine starke Verflechtung von Nervenfaserbündeln, aber Ganglienzellen fehlen hier vollkommen. Auch in dem weiteren Verlauf der Hauptäste sind nur wenige Ganglienzellen nachzuweisen. Ein Homologon zum Fühlerganglion bei *Tethys* fehlt also bei *Aplysia*, wenigstens an der Peripherie. Wir werden bei der Besprechung der Innervierung des Hancockschen Organs von *Philine* wieder darauf zurückkommen.

Die Sinneszellengruppen, die unmittelbar unter dem Epithel liegen, umfassen eine verschieden große Zahl von Sinneszellkernen. Die Umrisse der einzelnen Zellen sind häufig nicht zu unterscheiden, vor allem nicht auf Schnitten, auf denen das Epithel längs getroffen ist. Auf Flächenschnitten sind dagegen die sehr zarten Zellenumrisse leicht zu erkennen; eine syncytiale Verschmelzung ist nicht erfolgt. In dem Plasma der Sinneszellen sind fibrilläre Elemente nachweisbar. Von den Sinneszellengruppen sieht man distale Fortsätze an das Epithel herantreten und darin verschwinden. In der Kernzone der Epithelzellen ist nichts von ihnen zu sehen; erst ihre peripheren Enden können wieder gut auf Längs- und Querschnitten wahrgenommen werden (Taf. 34, Fig. 16 und 17 b se). Die Sinnesendigungen haben sich hier bedeutend verdickt, ihre Umrisse sind unregelmäßig, und es sieht manchmal so aus, als ob sich kleine Fortsätze von ihrer Oberfläche erheben. Kleine Vacuolen an den distalen Enden, wie bei *Tethys* und *Philine*, sind nicht vorhanden. Es ist daher wahrscheinlich, daß periphere Sinneshaare bei der Konservierung verloren gegangen sind. In dieser Vermutung werde ich bestärkt, da Boll in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus“ in dem Sinnesepithel vom Rande der hinteren Fühler von *Aplysia* zahlreiche „große Borstenhaare“ nachgewiesen hat. Ob die Sinnesendigungen im Innern der Fühlerhöhlung auch Sinnesborsten besitzen, werde ich noch später feststellen. Rings um den Endteil der Sinnesendigung sind die Epithelzellen etwas zurückgewichen; daher liegen jene frei in einem kleinen Hohlraum. Diese Receptoren finden sich meist in Gruppen zusammen, entsprechend der Anordnung der Sinneszellengruppen. Proximalwärts verfeinern sich die Receptoren und sind nun meist, wie gesagt, eine Strecke weit nicht nachweisbar. Nur in wenigen Fällen gelang es, den Zusammenhang sicher festzustellen. Man muß wohl die Ungunst des Objekts hierfür verantwortlich machen.

b) Vordere Fühler. Die vorderen Fühler von *Aplysia* sitzen am vorderen äußeren Rand des Kopflappens. Dadurch, daß sich der äußerste, seitliche Rand des Kopflappens nach unten umgeschlagen hat, entstand eine nach vorn offene Rinne. Wie an dem hinteren Fühler ist das Innenepithel dieser Rinne stark pigmentiert; kräftige Nervenäste breiten sich darunter aus. Die Art der Innervierung und die Zusammensetzung des Epithels entspricht den Verhältnissen an dem hinteren Fühler. Nur scheint die Innervierung des Epithels häufig noch reicher zu sein. Öfters sieht man kleine Bündel von Sinnesendigungen in das Epithel eindringen und sich hier erst in die einzelnen Endigungen aufspalten. Besonders reich innerviert ist die Fühlerspitze. Ich hatte hier zuweilen den Eindruck, als ob die Sinnesendigung als dünne Fäden durch die Cuticula hindurchtreten und als feine Haare über die Oberfläche emporragen. Da diese Elemente, wie ich von Süßwasserschnecken her weiß, sehr labil sind, kann es — gerade auch mit Rücksicht auf die oben erwähnten Untersuchungen von Boll — sein, daß sie bei der Konservierung zerfallen sind. Über die Flimmerzellen ist zu bemerken, daß sie sich bei Malloryfärbung abweichend von den übrigen Epithelzellen mit Fuchsin rot färbten. Auch ließen sich bei einer Anzahl Flimmerzellen an Stelle des verdichteten Plasmas deutlich fibrilläre Wimperwurzeln nachweisen.

Lassen sich die hier dargelegten, allerdings nicht endgültigen morphologischen Befunde mit den bisherigen physiologischen Untersuchungen in Einklang bringen? Zunächst noch nicht. Jordan fand, daß Ulven in der Nähe der hinteren Fühler und der Parapodienränder keine Reaktion bei *Aplysia* auslösten. Erst bei unmittelbarem Berühren der betreffenden Körperteile wandte sie sich dem Futter zu. Eine Reaktion auf Nahrung in höchstens 2 cm Entfernung ließ sich nur bei den vorderen Fühlern feststellen. „*Aplysia limacina* und *depilans* ist nicht imstande, Ulvenfelder auf nennenswerte

Entfernung zu erkennen und planmäßig aufzusuchen.“ Die vorderen Fühler von *Aplysia* sind also viel empfindlicher als die hinteren und sind „die eigentlichen Organe des Nahrungserkennens“. Mit diesen Beobachtungen stimmen meine Untersuchungen insofern überein, als ich an den vorderen Fühlern, namentlich an der Fühlerspitze, eine dichtere Innervierung des Sinnesepithels feststellen konnte als an den hinteren. Aber auch an den hinteren Fühlern muß sich eine Reaktion auf geringe Entfernung feststellen lassen. Die Innenfläche des eingerollten Fühlers ist, wie oben des näheren beschrieben, ganz mit Sinnesepithel ausgekleidet. Berührungsreize kommen hierfür nicht in Betracht; mechanische oder chemische Reize, die nur bei Berührung eine Bewegung des Tieres auslösen, nur für die Spitze der hinteren Fühler. Eine nochmalige Prüfung der hinteren Fühler müßte diesen morphologischen Verhältnissen besser gerecht werden. Jordan hat zunächst nur das Erkennen von Nahrung seiner Analyse zugrundegelegt. Möglich, daß die Fühler das Erkennen der Artgenossen zur Zeit der Fortpflanzung vermitteln. Daß die einzelnen Arten von *Aplysia* verschieden reagieren (Jordan verwandte *Aplysia limacina* und *depilans*, ich nur *punctata*), ist kaum anzunehmen.

5. Das Osphradium von *Aplysia*.

Das Osphradium von *Aplysia* liegt recht unscheinbar als kleiner, ovaler, etwas gewölbter Körper zwischen vorderem Kiemenansatz und Hypobranchialdrüse (siehe Lang, Vergl. Anat. 1900, III, 1 S. 110), es ist von v. Ihering aufgefunden und von Spengel näher beschrieben worden. Der zu der Stelle des Osphradiums ziehende Nerv schwillt unmittelbar unter dem Epithel zu einem kleinen kugeligen Ganglion an. Dieses Ganglion — auf Schnitten sieht man das deutlich — berührt beinahe das Epithel und besteht aus großen, mittleren und kleinen Ganglienzellen und Neuropil. An der dem Epithel zugekehrten Hälfte des Ganglions entspringen willkürlich an den verschiedensten Stellen dünnere und stärkere Nervenäste. Es sind dies teils die Nervenfortsätze der größeren Ganglienzellen, teils Nervenfasern, die in dem Neuropil wurzeln (Taf. 34, Fig. 18). Entsprechend sind keine oder nur kleine oder kleine und größere Zellkerne in den Verlauf dieser Nervenäste eingeschaltet. Eine Abgrenzung des zu den einzelnen Kernen gehörigen Plasmas, bezw. die Umrisse der Ganglienzellen, sind meistens festzustellen. Die dünneren Nervenäste streben fast immer auf dem nächsten Wege dem Epithel zu, die kräftigeren verlaufen meist in einigem Abstand unter dem Epithel, um dieses erst nach mehreren Verästelungen zu erreichen. An den Gabelstellen sitzen immer einige Zellkerne. Besonders regelmäßig unter das Epithel verteilte Gruppen von Sinneszellen fehlen; somit müssen die in den Verlauf der Nervenäste eingeschalteten Ganglienzellen die Aufgabe der Sinneszellen übernehmen, da ihre distalen Fortsätze als Rezeptoren in das Epithel eintreten und bis an die Oberfläche vordringen, ähnlich wie bei dem Sinnesepithel des Fühlers von *Aplysia*. Diese distalen Fortsätze der Sinneszellen innerhalb des Epithels (Fig. 18 se) sind aber im Osphradium sehr viel stärker wie die bisher beschriebenen, man könnte sie fast für schmale, zylindrische Epithel- oder Stützzellen halten, wenn ihnen nicht die Kerne fehlten. Sie machen weniger den Eindruck von nervösen Endapparaten, als von wenig differenzierten plasmatischen Fortsätzen; die zuführenden Nervenäste haben eine deutlich fibrilläre Struktur.

Die Zellen des Sinnesepithels bestehen nicht nur aus Flimmerzellen, wie Spengel es annahm, sondern aus denselben Elementen wie die bisher besprochenen Sinnesepithelien. Die Flimmerzellen (fz) haben im Längsschnitt sehr verschiedenes Aussehen, einmal sind sie breiter wie die übrigen Epithelzellen, ein andermal schmaler. Namentlich die neben den Drüsenzellen sitzenden Flimmerzellen sind oft

keilförmig zusammengepresst. Die Drüsenzellen (drz) im Sinnesepithel können sich bis zur doppelten Höhe des Epithels unter dasselbe vorwölben; sie sind sehr viel häufiger als bei den bisher besprochenen Sinnesepithelien. Was hier nicht besonders besprochen wurde, stimmt mit den Verhältnissen im Sinnesepithel der Fühler von *Aplysia* überein. Zu bemerken ist noch, daß im zentralen Teil des Sinnesepithels die Flimmerzellen seltener werden. Das an das Sinnesepithel angrenzende Körper-epithel ist niedriger wie jenes und drüsenreich.

Wenn wir zusammenfassend den histologischen Bau des Osphradiums überblicken, so fallen verschiedene Elemente auf, die es uns nahelegen, daß es sich hier um ein wenig differenziertes Sinnesorgan handelt. Die Kleinheit und geringe morphologische Differenzierung bei *Aplysia* deuten das schon an, bewiesen wird es durch seine Histologie. Ob es sich hier um ein in Entstehung oder was wahrscheinlicher ist, um ein im Schwinden begriffenes Sinnesorgan handelt, soll nicht untersucht werden. Die unvollkommene Ausgestaltung des Osphradiums wird bewiesen erstens durch die Zusammensetzung des Ganglions aus sehr verschiedenen Arten von Ganglienzellen bzw. Sinneszellen, zweitens durch das Fehlen typischer Sinneszellen; sehr verschiedenartige Ganglienzellen haben deren Funktion übernommen. Drittens durch die Verwendung wenig differenzierter Zellfortsätze als Sinnesendigungen.

6. Das Hancocksche Organ und die Mundsinnesorgane von *Philine*.

Das mit diesem Namen bezeichnete Organ findet sich wohl bei allen Cephalaspidea, allerdings in sehr verschiedenartiger Ausbildung. Dieser ganzen Gruppe der Tectibranchier fehlen vordere und hintere Fühlerpaare und meistens wohl auch das Osphradium, das bereits bei den *Aplysien*, wie wir sahen, nur noch kleine Dimensionen besitzt. Man betrachtet daher das Hancocksche Organ als aus der Verschmelzung der beiden Fühlerpaare hervorgegangen, oder nimmt umgekehrt an, daß die Sinnesepithelien dieser Organe und der Mundregion bei den anderen Tectibranchiern auf verschiedene Körperabschnitte verteilt sind. Jedenfalls soll das Hancocksche Organ alle Funktionen dieser verschiedenen Organe in sich vereinigen; es zerfällt morphologisch bei den Bulliden beispielsweise in drei Abschnitte, von denen der hinterste in Lamellen gefaltet ist. Guiart folgert daraus, daß das Hancocksche Organ in dem vordersten Teil, der dem Mund am nächsten liegt, Geschmackssinneszellen, im mittleren Tast- und im hintersten Geruchssinneszellen besitzt. Ob diese Schlußfolgerung gerechtfertigt ist, werden wir noch zu prüfen haben. Von vornherein erhebt sich das Bedenken, ob alle Sinnesepithelien, die bei anderen Schnecken auf verschiedene, zum Teil über die allgemeine Oberfläche sich erhebende Organe verteilt waren, in einem Organ, dessen Sinnesepithel in einer Rinne, die vom seitlichen unteren Rand der Kopfscheibe zum Munde führt, sich wiederfinden sollen. Ist doch die Lebensweise der hier miteinander verglichenen Schnecken sehr verschieden. Hier die von Ulven sich ernährende *Aplysia*, die kriechend und schwimmend sich fortbewegen kann, dort die meist im Sande eingegrabene und in demselben sich vorwärts wühlende *Philine*, deren schildförmige Gestalt ihrem Medium gut angepaßt ist. (Andere Cephalaspidea wie *Gastropteron* bewegen sich schwimmend fort.) Eine *Philine* kann mit wohl ausgebildeten Lichtsinnesorganen nichts anfangen, für sie kommt nur eine allgemeine, vielleicht am Vorderende erhöhte Lichtreizbarkeit in Betracht. Das gleiche gilt für den Tastsinn. Besondere fühlerartige Fortsätze sind bei *Philine* nicht ausgebildet, sie wären auch nur ein Hindernis bei der Fortbewegung und ihre ganze Körperoberfläche ist fortwährend Tast- bzw. Druckempfindungen ausgesetzt, wenn sie sich im Sande aufläßt. Es ist daher kaum anzunehmen,

daß der Tastsinn in der Rinne des Hancockschen Organs ebenso fein ausgebildet ist, wie an den fühlertartigen Fortsätzen, die besonders dem Tastsinn dienen. Im Gegenteil, wird er wohl an der Körperoberfläche besser entwickelt sein wie gerade in der Rinne.

Nach meinen Befunden ist das Hancocksche Organ bei *Philine* nur der Sitz eines Sinnesepithels für chemische Reize, und wenn wir zu diesem Komplex auch noch das Mundrohr rechnen, zweier für diese Reizqualität verschieden ausgebildeter Sinnesepithelien. In der Mundhöhle finden wir ein Sinnesepithel, das jedenfalls dem Geschmackssinn dient, in der Rinne ein Sinnesepithel, das in seiner Zusammensetzung dem Fühlerorgan von *Tethys* und den Fühlern von *Aplysia* entspricht und dem auch die Fähigkeit zukommen muß, chemische Reize entweder auf kleine Entfernungen oder erst bei Berührung mit dem Reizstoffe aussendenden Körper wahrzunehmen. Es sind das zwar nur graduelle Unterschiede der gleichen Reizart, die aber für das betreffende Tier von Bedeutung sein können. Mit dem Sinnesepithel im Hancockschen Organ von *Philine* dürften auch chemische Reize auf geringe Entfernung wahrgenommen werden. Die verborgene Lage des Sinnesepithels in der Rinne macht das wenigstens wahrscheinlich.

Das Hancocksche Organ ist bei den Aspidobranchiern sehr verschieden ausgebildet. Bei *Haminea navicula* z. B. ist es nach Guiart sehr entwickelt und differenziert. In dem Geruchsorgan sind Falten ausgebildet. Mazarelli fand, daß die Sinneszellen in den einzelnen Abschnitten des morphologisch wohl differenzierten Organs von *Haminea hydatis* nur geringfügige histologische Unterschiede aufweisen. Bei *Philine* und auch bei *Gastropteron* ist das Hancocksche Organ auf die an den Mund grenzenden Rinnenpartien beschränkt. Wenn wir eine *Philine* von vorn betrachten, so sehen wir auf die Mundöffnung, die jederseits von einer fleischigen Lippe begrenzt ist. Die Lippen füllen hier gewissermaßen den Raum aus, der zwischen Kopfschild und Fuß vorhanden ist und der rechts und links seitlich der Lippen freigeblichen ist für die Rinne, in denen das Hancocksche Organ seinen Sitz hat. Die Lippen bilden also den Abschluß der Rinne nach dem Mund zu, und Mund und Rinne stehen nur durch enge Falten miteinander in Verbindung. In der rechten Rinne, ziemlich nahe ihrem medianen Ende, sitzt eine Papille; hier tritt der Penis nach außen. Die Rinnen werden, wie bemerkt, von Kopfschild und Fuß begrenzt. In den Abschnitten in der Nähe des Mundes überragt der Rand des Kopfschildes den des Fußes; in diesem Teil verläuft die Rinne etwa horizontal. Von der breitesten Stelle des Kopfstückes an verläuft sie schräg nach oben, hinten und medianwärts, um sich hinter dem Kopfschild mit der der anderen Seite zu vereinigen.

Wenn wir den Kopfschild von der Dorsalseite aus öffnen und das Zentralnervensystem freilegen, so sehen wir, daß von den Cerebralganglien, die bei *Philine* weit auseinander liegen und durch eine starke Kommissur miteinander verbunden sind, eine Unmenge Nerven nach vorn und schräg vorn ausstrahlen. Sie lösen sich in feinere Äste auf, die sich an den vordersten Teil der Rinne anlegen, um hier das Sinnesepithel des Hancockschen Organs zu innervieren. Die einzelnen Äste sind außerordentlich stark und massiv, schon das spricht für die intensive Innervierung dieses Sinnesepithels. Auf Querschnitten durch die Rinne ist zu erkennen, daß die meisten Nerven an die ventrale Hälfte der Rinne herantreten und daß die dorsale hauptsächlich nur in ihrem innersten Abschnitt mit Nerven versorgt wird.

Anschließend an das Sinnesepithel reicht ein Epithel gleicher Zusammensetzung, nur ohne Sinnesendigungen, noch ein Stück darüber hinaus und ist im dorsalen und ventralen Teil der Rinne deutlich durch eine feine Rille gegen das allgemeine Körperepithel abgesetzt. Letzteres ist an seiner

Oberfläche bewimpert und reich mit Drüsen besetzt, das Sinnesepithel besteht dagegen wiederum aus indifferenten Epithelzellen, Flimmerzellen und sehr spärlichen kleinen Drüsenzellen und wird größtenteils von feinen Sinnesendigungen innerviert, die in großer Zahl in das Epithel eindringen und an der Basis des hier sehr hohen Cuticularsaumes mit kleinen tellerförmigen Verbreiterungen endigen (Taf. 34, Fig. 19 se). Diesen kleinen Endverbreiterungen sitzen kleine Bläschen auf, die in der Regel einen Durchmesser von gut der Hälfte der Höhe des Cuticularsaumes erreichen. Manchmal erreichen sie fast die Oberfläche oder haben sich gar nach außen geöffnet. Die Vermutung liegt nahe, daß die kleinen Vacuolen mit einer besonderen Substanz gefüllt waren, die bei der Konservierung geschwunden ist. Als Folge der Abtötung betrachte ich auch die Vergrößerung der Bläschen bezw. ihr Aufplatzen nach außen.

Wir wenden uns der Basis des Epithels zu; hier fällt auf, daß die Zellen in ihrer Kernregion und schon etwas höher durch deutliche Lücken voneinander getrennt sind. Dieses Gewebe ist infolgedessen besonders schwierig zu konservieren. Die besten Resultate ergab das Hermannsche Gemisch; selbst bei seiner Verwendung konnte keine ganz befriedigende Fixierung erzielt werden. Die Kerne der Epithelzellen sind infolge der Verjüngung derselben stark zusammengepresst, um so mehr fallen dagegen die großen, breiten Kerne der Flimmerzellen auf. Eine lockere Muskelfaserlage begrenzt das Epithel an seiner Basis. Durch dieses Muskelfaserwerk treten die distalen Fortsätze der Sinneszellen in lockeren Bündeln an das Epithel heran. Die Sinneszellen selbst liegen hier viel weiter von dem Epithel ab, als bei den bisher besprochenen Sinnesepithelien. Ich mußte schon eine verhältnismäßig schwache Vergrößerung wählen, um Sinneszellen und Sinnesepithel auf der gleichen Zeichnung zu vereinigen, wenn sie nicht zu groß werden sollte. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen, namentlich ihr Verlauf in dem Epithel, ist auf Fig. 19 absichtlich etwas deutlicher dargestellt, als es den Präparaten entspricht. Leider gehört es auch hier zu den Seltenheiten, den kontinuierlichen nervösen Zusammenhang zwischen Sinneszelle und distaler Endigung nachweisen zu können, da die einzelnen Teile höchst selten gerade in einer Ebene liegen. Jedoch ist die Zahl der Sinnesendigungen nicht übertrieben und so wiedergegeben, wie sie auf einem 4μ dicken Schnitt zu sehen sind. Die Sinneszellen sitzen nicht in kleinen Gruppen zusammen, sondern an den kolbig angeschwollenen Enden der dicken Nervenäste. Sind das aber dann die Sinneszellen? Diese Frage ist recht schwer zu beantworten. Andere zellige Elemente, die mit den Sinnesendigungen zusammenhängen, sind nicht vorhanden. Das macht es uns aber unmöglich, die Kerne als zu Ganglienzellen gehörend zu betrachten und die kolbenförmigen Anschwellungen etwa den Fühlerganglien bei *Tethys* zu homologisieren. Es ist wohl allemal richtiger, die Zellen, die mit einem distalen Fortsatz die Reize von der Außenwelt aufnehmen, als Sinneszellen zu betrachten, einerlei ob sie im Epithel, unter dem Epithel oder in größerem Abstand davon liegen und auch unbeschadet dessen, ob sie morphologisch in die Nerven einbezogen sind oder besondere Gruppen für sich bilden. Das Entscheidende ist doch wohl, daß wir in den receptorischen Zellen diejenige Zellart zu suchen haben, in denen die von außen kommenden chemischen oder physikalischen Reize Zustandsänderungen hervorrufen, die als nervöse Reize in die Ganglienzellen und überhaupt das Nervensystem weitergegeben werden.

Wichtig erscheint mir noch folgende Beobachtung über die zu den Cerebralganglien ziehenden Nervenstämmen. Die knospenförmigen Anschwellungen bestehen im wesentlichen aus Sinneszellen und deren Fortsätzen; nun bestehen aber auch die zentralwärts führenden Nerven nicht nur aus Nervenfasern, sondern diese Nerven sind in ihrem ganzen Verlauf von einer zusammenhängenden einschich-

tigen Zellenlage bedeckt. Diese Zellen sind größtenteils Ganglienzellen, zum kleinen Teil Stützzellen. Die Kerne der beiden Zellsorten unterscheiden sich durch verschiedene Gestalt und Färbbarkeit, das Gleiche gilt für die Region der Sinneszellen (Fig. 19 ksz und kbz). Wenn diese ganze Zellenlage aus Ganglienzellen besteht, und darüber ist kein Zweifel, dann müssen wir die Nerven in ihrem ganzen Verlauf den Fühlerganglien von *Tethys* gleichsetzen. Unwillkürlich denkt man auch an die *Lobi olfactorii* der Vertebraten.

Außer den oben beschriebenen Endigungen der Sinneszellen konnten keine anderen nervösen Endapparate in dem Hancockschen Organ von *Philine* nachgewiesen werden. Wir können somit resumieren: Das Hancocksche Organ ist das chemische Sinnesorgan von *Philine* und hat die Funktion der Sinnesepithelien der hinteren und vorderen Fühler anderer Opisthobranchier übernommen.

In dem Mundrohr von *Philine* fand ich Sinnesepithelien, aus deren Lage geschlossen werden kann, daß sie erst bei Kontakt mit der aufzunehmenden Nahrung auf chemische Reize reagieren. Das Mundrohr leitet die vom Mund aufzunehmende Nahrung zum Schlundkopf. Sein Inneres ist reich an Erhebungen und Furchen und wird größtenteils von einem drüsenreichen Flimmerepithel ausgekleidet. Auf diese Drüsen, wie auch die der Oberfläche, will ich nicht näher eingehen und verweise diesbezüglich auf die Arbeit von Sterner, die sich speziell damit beschäftigt.

In der Mundhöhle finden wir nun aber jederseits zwei plattenartige Erhebungen, deren Oberfläche nicht mit Flimmerepithel, sondern mit einem Epithel mit hohem Cuticularsaum bedeckt ist. Dieser Saum nimmt vom Rande nach der Mitte an Stärke zu. Besondere Schichten sind in ihm nicht nachzuweisen, wohl aber sieht man an seiner basalen Grenzfläche dicht nebeneinander eine Lage kleiner Bläschen, die geradeso wie im Hancockschen Organ zu Sinnesendigungen in Beziehung stehen (Taf. 34 Fig. 20). Diese Sinnesendigungen sind hier feiner und noch viel zahlreicher wie in dem Sinnesepithel des Hancockschen Organs. Die napfförmigen kleinen Endverbreiterungen umfassen zum Teil die Bläschen auf ihrer Unterseite. Die Sinneszellenfortsätze ziehen geradenwegs durch das hohe Zylinderepithel, das hier nur aus einerlei Zellen besteht, und erreichen auch wieder in losen Bündeln die in einigem Abstand liegenden Sinneszellen. Verschieden ist also hier die Zusammensetzung des Sinnesepithels und seine dichtere Innervierung.

7. Die übrigen Hautsinnesorgane von *Tethys*.

a) Fühler. Die milchig-glasige Durchsichtigkeit von *Tethys* gestattet es, wie wir sahen, den Verlauf von Nerven- und Muskelfasern an einem Totalpräparat des Fühlers zu erkennen. Das gleiche gilt für die Verteilung der Drüsen. Man ist dadurch in der angenehmen Lage, ohne Präparation die Stellen aussuchen zu können, die man zur näheren Untersuchung in Schnitte zerlegen will. Besonders drüsenreich ist der Rand der Fühlergrube, ebensowie der von hier nach hinten ziehende gelappte Rand des Fühlers; dagegen sind an den beiden Fühlerflächen Drüsen nur spärlich vorhanden.

Im Innern des Fühlers finden wir von nervösen Elementen außer dem Fühlernerv weitmaschige Nervennetze (Fig. 1 nntz), deren Nervenäste von einer Gabelung bis zur nächsten geradlinig verlaufen; dadurch entsteht eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung, die Zwischenräume erscheinen polygonal umgrenzt, eine Verwechslung mit den nicht so regelmäßig angeordneten Muskelzügen kommt nicht in Betracht. An jedem Knotenpunkt des Nervennetzes sitzen mehrere verschieden große Ganglienzellen. Nach der Peripherie zu werden die Verästelungen häufiger, die einzelnen Äste entsprechend

dünnere und so nähern sie sich der Oberfläche, wo wir hernach ihre Beziehungen zu Epithel und Drüsenzellen kennen lernen werden.

Die Oberfläche von *Tethys* ist größtenteils mit einem Plattenepithel bekleidet, das nur an den Stellen, wo sich Drüsenansammlungen finden, in ein kubisches oder niedrig zylindrisches Epithel übergeht. Zu diesen Stellen treten auch die Endäste des Nervennetzes; hier stehen Drüsen und Sinnesendigungen in nahen Beziehungen zueinander. Wir finden da dreierlei verschieden gebaute Drüsen, die zum Teil recht interessante Strukturverhältnisse aufweisen.

1. Eine dünnwandige Drüsenart ist über die ganze Oberfläche verbreitet, findet sich auch häufig an den Stellen der Sinnesendigungen, scheint aber zu diesen in keiner unmittelbaren Beziehung zu stehen. Diese Drüsen sind sehr verschieden groß, ich fand solche von 16—46 μ Länge. Die kleinsten, die noch nicht funktionsfähig sind, aber mit einem Stiel bis zur Oberfläche des Epithels reichen, besitzen noch kein Lumen; ihr Inneres ist mit homogenem Plasma erfüllt, der Kern kugelig (Fig. 9 und 10). Die funktionierenden Zellen besitzen, wie gesagt, nur eine ganz dünne Wandung. Der Zellkern (kdr) sitzt am Grunde der Drüse und ist flach; das Lumen der Drüse ist mit einem zusammenhängenden schaumigen Sekret angefüllt, das wohl infolge der Konservierung sich etwas von der Wandung zurückgezogen hat. Die Mündung der Drüse ist verhältnismäßig weit (Fig. 9 rechts). Es handelt sich hier wohl um Schleimdrüsen.

2. Die beiden andern Drüsenarten finden sich ausnahmslos an den Stellen der Sinnesendigungen und sind beide dadurch charakterisiert, daß in ihren Wandungen Muskelfasern sitzen. Sie unterscheiden sich voneinander durch die Art ihres Baues und ihre Größe. Die kleinere Art, die zunächst besprochen werden soll (35—65 μ lang), besteht aus 1—4 eigentlichen Drüsenzellen, von denen eine als Hauptdrüsenzelle in der Längsachse der Drüse liegt; ihr eiförmiger oder anders gestalteter, aber nie abgeflachter Kern liegt am Grunde der Drüse. Weitere Drüsenzellkerne kleinerer Dimension liegen in seitlichen Ausbuchtungen des gemeinsamen Drüsenlumens. In diesem sammelt sich das feinkörnige Sekret und ein gemeinsamer Ausführgang, der das hier erhöhte Epithel durchsetzt, ist von Sinnesendigungen umgeben. Die Wandungen der Drüsenzellen werden von verschiedenen Muskelzellen verstärkt; ihre Fasern hüllen die Drüsen in einen Muskelmantel. Mindestens vier Muskelzellen beteiligen sich am Aufbau der muskulären Wandung einer Drüse. Das Vorkommen derartig aufgebauter Drüsen ist schon an sich bemerkenswert, überrascht war ich aber, in einer Reihe von Präparaten an den Drüsenmuskelfasern deutliche Querstreifung nachweisen zu können. Die Querstreifung bestand in abwechselnd hellen und dunklen Streifen, die öfter infolge verschiedenen Kontraktionszustands der einzelnen Fibrillen etwas unregelmäßig verliefen. Alles weitere ist aus Fig. 9 und 13 zu entnehmen; ich verweise diesbezüglich auch auf eine frühere Mitteilung von mir (siehe Lit.-Verz.), in der ich eine derartige Drüse im Längsschnitt abgebildet habe. Ich habe damals auch schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Querstreifung nur bei in Hermannschem Gemisch fixiertem Material gut nachgewiesen werden könne. Wie die Muskelfasern nach Konservierung in Sublimatgemischen aussehen, ist aus Fig. 14 und 15 zu entnehmen.

3. Die dritte Drüsenart besteht aus großen einzelligen Drüsen von durchschnittlich 116—120 μ Länge. Am Grunde des schlauchförmigen Lumens liegt der sehr große Kern der Drüsenzelle, dessen Struktur verschieden sein kann (Fig. 9 und 10). Das Innere der Drüse ist erfüllt von einem groben Netzwerk, in dessen Maschen größere und kleinere unregelmäßige Körper liegen. Der einfache Ausführgang tritt durch das Epithel und ist ebenso wie bei der unter 2. beschriebenen Drüsenart von

Sinnesendigungen umgeben. Auch diese Drüsen sind, wie bemerkt, von Muskelfasern umspinnen. Eine größere Zahl von Muskelzellen sind daran beteiligt; ihre Kerne (kmf) haben länglich eiförmige Gestalt und liegen an der Außenfläche der Muskelfasern. Die Muskelfaserlage ist nur eine Faser stark; Querstreifung habe ich hier nicht beobachtet.

Die Ausbildung muskulärer Wandungen bei den beiden zuletzt besprochenen Drüsenarten läßt sich auf verschiedene Weise erklären. Das Gewebe ist bei *Tethys* außerordentlich wasserhaltig und locker, auch besitzen die einzelnen Teile des Körpers nur geringe Kontraktibilität. Hier müssen die Muskelfasern, die in den Dienst der Drüsenzellen getreten sind, ersetzen, was bei anderen Schnecken schon durch enge Verflechtung der Gewebe möglich ist. Da nicht alle Drüsenarten von *Tethys* muskulöse Wandungen besitzen, wird das Sekret der einzelnen Drüsenarten verschiedene Konsistenz besitzen und bei den muskulären Drüsen plötzlich bei Reizung der mit ihnen vereinigten Sinnesendigungen nach außen treten. Solche einzellige Drüsen mit besonderem in ihrem Dienst stehenden Muskelapparat sind bisher nur einmal für die Purpur- bzw. Milchsafldrüsen der Aplysien von Blochmann beschrieben worden. Die sekretorische Zelle ist hier von einer Bindegewebschicht umgeben, die wiederum von einem Netz verzweigter Muskelzellen durchsetzt wird.

Ziemlich kräftige Nervenäste ziehen von der Peripherie des Nervenetzes zu den Ausmündungsstellen der Drüsengruppen; in ihren Verlauf sind verschiedengroße Ganglienzellkerne (kgz) eingestreut. An der Stelle, wo der Nerv das Epithel erreicht, ist er an seiner ganzen Oberfläche mit etwa gleich großen Zellkernen besetzt (Fig. 9 ksz). Diese Häufung von Zellkernen entspricht den Sinneszellengruppen, die wir wiederholt im Verlauf dieser Untersuchung kennen lernten und stimmt auch insofern damit überein, als die distalen Fortsätze dieser Sinneszellen das Epithel durchsetzen, aber die Endigungen sind andersartig. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen spalten sich in der mittleren Höhe der Epithelzellkerne in Fibrillenbündel, deren Fibrillen nach der Oberfläche zu kegelförmig auseinanderstrahlen. So erreichen sie den Cuticularsaum, der entsprechend der Höhenzunahme der Epithelzellen hier bedeutend stärker ist, durchsetzen denselben und erheben sich über die Oberfläche in Gestalt kleiner Sinneshaare (Fig. 9 sh). Die Stelle, an der der Neurofibrillenkegel an den Cuticularsaum herantritt, färbte sich mit Eisenhämatoxylin immer besonders intensiv. Ich vermüte, daß die besondere Differenzierung der Sinneshaare schon da beginnt. Man wird zunächst diese Art von Sinnesendigungen mit einiger Skepsis betrachten, zumal die Wimperkegel und der erhöhte Cuticularsaum ganz und gar an den Bau der Flimmerzellen erinnern. Doch liegen, wie bemerkt, die Fibrillenkegel nicht im Innern dieser Epithelzellen, sondern zwischen denselben. Die Sinnesenden dringen zwischen den Epithelzellen in das Epithel ein und drängen mit ihren kegelförmigen Verbreiterungen die Epithelzellen zurück. An den Stellen der Sinnesendigungen erreichen die Epithelzellen demnach kaum oder nur in beschränktem Maße die Oberfläche. Auf Schnitten sieht man vielfach nur die distalen nervösen Endverbreiterungen, nicht aber die Verbindung mit den Sinneszellen (siehe Fig. 10 und 14) und hat dann noch mehr den Eindruck, daß es sich hier um Wimperwurzeln von Flimmerzellen handelt. Den tatsächlichen Sachverhalt erkennt man auf Fig. 9, der aus verschiedenen Schnitten kombiniert ist. Fig. 8 stellt ein Durchschnittsbild durch ein derartiges kleines Sinnesepithel dar; die Punkthaufen entsprechen den Fibrillenkegeln. Gleichzeitig ist hier zu beachten, daß die Epithelzellen mit zunehmender Entfernung von den Sinnesendigungen an Fläche gewinnen, sie werden zu Plattenepithelzellen.

Leydig und Keferstein haben wohl ähnliche „wimpernde Sinnesorgane“ bei Heteropoden gefunden; dieselben sind über die ganze Körperoberfläche zerstreut und gegen das einschichtige Plattenepithel scharf abgegrenzt. Ihre feinere Zusammensetzung ist noch nicht genau bekannt. Auf ähnlich gebaute Sinnesendigungen bei Pulmonaten und Lamellibranchiern, die zuerst von Flemming aufgefunden wurden — erst zum Teil wieder mit modernen Methoden nachuntersucht — sei hier nur hingewiesen. In einer folgenden Untersuchung soll darauf näher eingegangen werden. Von Opisthobranchiern sind, soviel mir bekannt, noch keine derartigen Sinnesendigungen beschrieben worden.

b) Fuß. Genau die gleichen Sinnesendigungen zusammen mit denselben Drüsenarten kommen auf der dorsalen Seite des Fußes vor und noch an anderen Stellen der Körperoberfläche. Jedoch ist die Vergesellschaftung von Sinnesendigungen mit Drüsen nicht überall so regelmäßig durchgeführt. Die Drüsen sind mehr über die Oberfläche verstreut und häufig keine Sinnesendigungen in ihrer Nähe. Vor allem die kurzen Drüsen mit muskulären Wandungen sind auf der Dorsalseite des Fußes sehr verbreitet, seltener sind die langen Drüsen mit muskulären Wandungen; diese finden wir nur in Gesellschaft der Sinnesendigungen. Die kurzen muskulären Drüsen im Fußepithel besitzen größtenteils nur eine Drüsenzelle, haben daher ein einheitliches Lumen und sind leichter zu studieren, wie die am Fühler. List, der die Fußdrüsen von *Tethys* genauer untersucht hat, nahm an, daß die „konzentrisch angeordneten Lamellen“ zum Drüseninhalt gehören. Außer diesen beiden Drüsenarten kommen vor allem dünnwandige, einzellige Drüsen vor mit einem Sekret, das sich mit Osmiumsäure stark schwärzt; auf der ventralen Fußseite fand ich sie nur selten. Entsprechende Drüsen, nur etwas kürzer, auch mit einem ähnlich strukturierten Sekret, das aber nicht in der Weise auf Osmiumsäure reagiert, haben wir oben im Fühlerepithel kennen gelernt. Ich verzichte darauf, auf die im Fußepithel noch vereinzelt vorkommenden anderen Drüsenarten näher einzugehen.

Das dorsale Fußepithel wechselt je nach seinem Kontraktionszustand zwischen Plattenepithel und niedrigem zylindrischem Epithel. Am Fußrand nimmt es konstant an Stärke zu. Hier finden wir zahlreiche Sinnesendigungen ohne Drüsen nach Art der Endigungen in den Randfäden des Velums, die ich weiter unten beschreiben werde. Das Epithel des Fußrandes leitet über zu dem hohen Flimmerepithel der Fußsohle. Sinnesendigungen kommen hier kaum vor; auch die für das dorsale Fußepithel beschriebenen Drüsen fehlen, dagegen finden sich hier wie allgemein bei Gastropoden vielzellige Drüsen mesenchymalen Ursprungs und zwar in besonders starker Anhäufung nahe dem Sohlenrand. Diese Verschiedenheit der Epithelien und ihrer Drüsen auf der dorsalen und ventralen Fußseite hat List zuerst beschrieben. Das dorsale Fußepithel ist, wie er angibt, 7μ hoch und unbewimpert; es enthält fünferlei verschiedenartige Drüsen, wobei bei einer Drüsenart zum Teil nochmals große und kleine Drüsenzellen von ähnlichem Bau unterschieden werden. Das ventrale 22μ hohe Zylinderepithel enthält nach List viererlei verschiedene Drüsen. Von diesen Drüsenzellen kommt hauptsächlich nur eine Drüsenart gleichzeitig im dorsalen und ventralen Fußepithel vor und zwar die auch von mir erwähnten dünnwandigen Drüsen mit sich schwarz färbendem Inhalt. List hält sie für phosphoreszierende Organe. Bei den im Neapeler Aquarium gehaltenen *Tethys* habe ich bei Dunkelheit keinerlei Phosphoreszenz beobachten können.

c) Rand des Velums. Der Rand des Velums von *Tethys* ist mit mehreren Reihen verschieden langer Randfäden besetzt. Am inneren Rand sind sie am längsten und nehmen nach außen zu an Länge ab; die jüngsten sind gerade als kleine Knospen zu erkennen (Textfig. 2). An der ventralen

Hälfte des Velums ist dieser Fransenbesatz noch dichter als an der dorsalen. Hier sind die einzelnen Fäden auch sehr viel länger. Mundwärts von der inneren Ansatzstelle der Randfäden findet sich eine 1 cm breite Zone, (gemessen bei einem 13 cm langen Exemplar), die mit kleinen Papillen besetzt ist, welche sich über die Oberfläche erheben; sie sind schon mit bloßem Auge zu erkennen. Mit zunehmender Entfernung vom Velumrand werden sie spärlicher. Auf Textfig. 2 sind sie von der Fläche betrachtet wiedergegeben. Hier sieht man außerdem deutlich das Nervenetz nach der Peripherie zu an Maschenweite abnehmend, die einzelnen Stränge durch Einlagerung von Ganglienzellen verdickt, ferner die parallel dem Velumrand zirkulär verlaufenden Muskelfaserbündel (mf). Auf einem Schnitt durch den Rand des Velums (Fig. 21) erkennen wir, daß sich die Papillen als kleine abgeflachte Buckel über die Oberfläche erheben, und daß das Innere der Papille aus einer kompakten Drüsenmasse besteht, an die ein Nerv, der am Nervenetz entspringt, von unten herantritt. Die genaue Feststellung des zellulären Aufbaues der Papillen bereitete Schwierigkeiten, da die Elemente des Epithels durch das Drüsensekret verklebt waren.

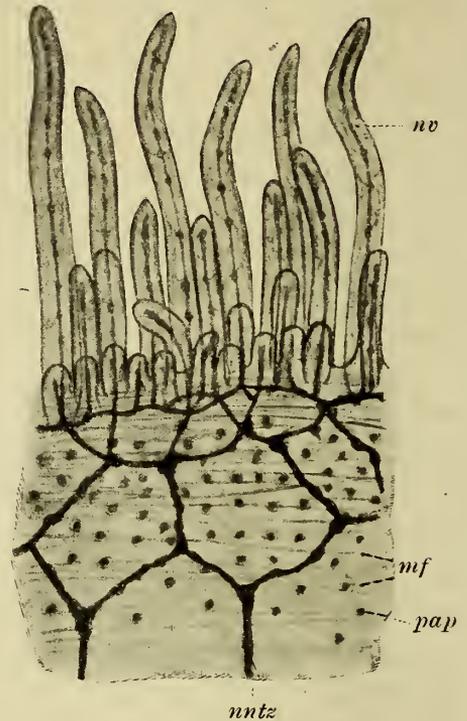


Fig. 2.

Stück vom Velumrand einer mittelgroßen *Tethys*. Vergr. 28.
mf Muskelfaserbündel, nntz Nerven-
netz, nv Nerv, pap Papille.

Das Papillenepithel nimmt nach der distalen Abflachung an Stärke zu (Taf. 34, Fig. 22); bei dem Übergang in die Horizontale verstärkt sich der Cuticularsaum auf das vierfache seiner bisherigen Höhe und ist an seiner Oberfläche bewimpert. Nur die Randzellen der Papillenplatte sind regelmäßig zylindrisch; alle anderen Epithelzellen verjüngen sich nach außen konisch und haben infolgedessen eine ganz kleine distale Oberfläche, an der nur verhältnismäßig wenige Wimpern entspringen. Dieser abweichende Bau der Epithelzellen erklärt sich folgendermaßen. Die Epithelplatte wird durch die Ausführungsgänge der unter dem Epithel gelegenen Drüsenzellen siebartig durchbrochen. Die Epithelzellen sitzen mit ihrem Fuß auf einem Geflecht kräftiger, sich intensiv färbender Bindegewebefasern, das als Ersatz für eine Basalmembran gelten kann. Die Durchlaßstellen für das Drüsensekret sind in dieser Faserschicht recht eng; kaum aber hat es diese passiert, so sucht es sich wieder auszudehnen und drückt die Epithelzellen zusammen, die auf diese Weise ihre konische Gestalt erhalten.

Die Drüsen (drs) der Papille bestehen aus einer größeren Zahl von Drüsenzellen; sie sind mit ihrem basalen Teil deutlich gegeneinander abgegrenzt. Immer eine Gruppe von Drüsenzellen bildet ein Drüsensäckchen, durch Bindegewebslamellen von den Nachbardrüsensäckchen abgetrennt. Ähnliches beschreibt Sterner von den Drüsenzellen der hinteren Fußdrüsen von *Gastropteron*. Die kugelig bis eiförmigen Kerne der Drüsenzellen von *Tethys* sind allseitig von dichtem Plasma umgeben. Distalwärts sieht man in dem Plasma kleine schaumige Sekretropfen, die an Größe zunehmen und früher oder später zu der gemeinsamen, von sämtlichen Zellen des Drüsensäckchens stammenden grobvakuolären Sekretmasse (drs) verschmelzen. Es folgt dann die Stelle des Durchtritts durch die Bindegewebsfaserschicht; dann kann das Sekret zwischen den Epithelzellen ungehindert nach außen

treten. Das Sekret der Drüsenzellen ließ sich an schon länger konserviertem Sublimatmaterial, wenn auch nicht sehr intensiv, doch elektiv mit Mucikarmin färben, sodaß ich kein Bedenken trage, die Drüsenzellen als Schleimzellen anzusprechen. Zwischen den einzelnen Drüsensäckchen waren intensiv färbbare Bindegewebsfasern (bgf) mit Zellkernen zu sehen, die in die subepitheliale Faserschicht übertraten.

Ein verhältnismäßig starkes Nervenfaserbündel, von Ganglien- bzw. Sinneszellkernen begleitet, dringt zwischen den Drüsensäckchen in die Papille ein und verästelt sich in eine Anzahl Sinnesendigungen, die im Zentrum der Papillenplatte angelehnt an Epithelzellen an die Oberfläche treten. Sie erreichen ihr Ende an der Basis des Epithelsaumes. Soweit sich feststellen ließ, ist jeweils die über ihnen liegende Stelle im Epithelsaum ausgespart. Möglicherweise sind hier bei der Konservierung Sinneshaare verloren gegangen.

Entsprechend der Beteiligung verhältnismäßig weniger Sinnesendigungen und vieler Drüsenzellen dürfen wir damit rechnen, daß den Papillen eine im wesentlichen sekretorische Funktion zukommt, und daß die Sinnesendigungen wohl hauptsächlich dazu da sind, die Reize aufzunehmen, die die Drüsensekretion auslösen. Eine direkte Innervierung der Drüsenzellen gelang nicht nachzuweisen.

Anders liegen die Verhältnisse an den Randfäden des Velums, denen wir uns jetzt zuwenden. Hier ist das Verhältnis von Sinnesendigungen zu Drüsenzellen gerade umgekehrt; eine Unzahl von Sinnesendigungen und ganz vereinzelt dünnwandige Drüsenzellen, die nicht zusammen eine Einheit bilden. Die Drüsenzellen finden sich auch nur im distalen Teil des Randfadenepithels. Von den peripheren Anastomosen des Nervenetzes im Velum läßt sich in jeden Randfaden, einerlei ob er nur ganz kurz oder lang, ein axialer Nervenstrang verfolgen (Textfig. 2 nv), der bei den langen Randfäden wiederholt gangliös anschwillt; diese Anschwellungen sind die Ausgangspunkte feiner Nervenäste. Das distale Endstück der axialen Nervenstränge verdickt sich allemal stärker, ein Beweis, daß das Ende des Randfadens besonders reich mit Sinnesendigungen besetzt ist. Der axiale Nervenstrang ist an seiner ganzen Oberfläche mit Ganglienzellkernen bekleidet. Er entspricht dem Fühlerganglion von *Tethys*, denn diese Ganglienzellen sind, wie wir gleich sehen werden, schon die zweiten Neurone, die an dieser Leitung beteiligt sind. Neben dem Nervenstrang verläuft noch ein Muskelfaserstrang.

Die dem Epithel zustrebenden Nervenäste schwellen unter demselben zu Sinnesknospen an; wir finden hier Gruppen von Sinneszellen. Da, wo die peripheren Fortsätze der Sinneszellen in das Epithel eintreten, ist dasselbe unterbrochen. Ähnlich wie an dem Epithel des Fühlers finden wir hier, daß sich die Nervenfasern in feine Fibrillenkegel aufspalten, die den Cuticularsaum durchsetzen und als feine Härchen über die Oberfläche hervorragen. Als ich diese Sinnesendigungen auffand, hatte ich leider keine Gelegenheit mehr, die Natur dieser Sinneshärchen am lebenden Tier zu untersuchen. Dies soll später nachgeholt werden. Ich kann daher zunächst nur auf Grund meiner Beobachtungen an den Sinneshaaren der Süßwasserschnecken annehmen, daß auch bei *Tethys* keine beweglichen Wimpern, sondern starre Sinneshaare vorhanden sind, die nur infolge der Konservierung wimperähnliches Aussehen angenommen und ihre starre Form eingebüßt haben. Über das Epithel der Randfäden ist zu bemerken, daß es aus einerlei indifferenten, unbewimperten Zellen besteht; es ist schon wesentlich höher als das das Innere des Velums auskleidende Epithel, aber niedriger wie das äußere Velumepithel, das durchschnittlich 16—20 μ hoch ist. Genaue Maße lassen sich, wie schon bemerkt, für alle Epithelien von *Tethys* nicht angeben. Sie wechseln je nach dem Kontraktionszustand

d) **Mundrohr.** Schließlich soll noch in aller Kürze das Epithel der Mundöffnung besprochen werden. Am Grunde des schirmähnlichen Velums sitzt der Mund. Derselbe erhebt sich etwas über den Grund des Velums, ist in zwei Lappen gespalten, wie die Kiefer eines geöffneten Krokodilrachsens auseinanderklaffend, nur stehen die Lappen nicht dorsal und ventral, sondern nach rechts und links. Diese Mundlappen sind mit kleineren und größeren Papillen besetzt. Auch hier finden wir Sinnesendigungen mit Sinneshaaren und in großer Zahl die kurzen Drüsen mit muskulären Wandungen (Fig. 12). Andere Drüsenarten scheinen hier nicht vorzukommen.

Nach dem Mundrohr zu färbt sich das Epithel bräunlich-schwarz. Gleichzeitig treten hier tiefe Furchen auf, die im wesentlichen in der Längsrichtung des Mundrohres verlaufen. Die kurzen muskulären Drüsen sind da nur spärlich vorhanden; sie finden sich zusammen mit den uns bekannten Sinnesendigungen. Außer ihnen sitzen meistens am Rande der Furchen, aber auch im Innern derselben kleine Sinnesplatten, die auch Drüsen enthalten, in ihrer Form an die vom Velumrand beschriebenen Papillen erinnernd; sie erheben sich aber nicht papillenartig über die Oberfläche. Da mir vom Mundrohr von *Tethys* zur Zeit kein histologisch konserviertes Material zur Verfügung steht, muß ich mich zunächst auf diese kurzen Bemerkungen beschränken.

8. Zur Frage der Muskelinnervation und des Nervennetzes.

Zum Teil etwas über den Rahmen unseres Themas hinausgehend soll hier kurz auf die Frage der Muskelinnervation eingegangen werden. Viele Opisthobranchier sind infolge ihres hohen Wassergehaltes und der dadurch lockeren Verteilung der Gewebe für die Untersuchung dieser Verhältnisse besonders geeignet. Schon 1843 hat Quatrefages zum ersten Mal die Art der Muskelinnervation bei Gastropoden, und zwar für *Eolidina paradoxa* beschrieben: „le nerf, arrivé près de son extrémité, augmente en diamètre de manière à former un cône, dont la base, se confond avec la substance même du muscle“. Dieser Befund, daß eine Nervenendigung mit der Muskelfaser verschmilzt, ist später von Greef, der einige *Eolidina* verwandte Gattungen untersuchte, in Abrede gestellt worden. Quatrefages Befund ist von den älteren Autoren dann nur ein einziges Mal von Boll an einem Macerationspräparat bei einer Doridide bestätigt worden. Ohne auf diese älteren Befunde näher einzugehen, hat neuerdings Dreyer die Innervation der Muskelfasern bei *Tethys* und *Coryphella lineata* mit Hilfe der Methylenblau-Vitalfärbung und des Heidenhainschen Eisenhämatoxylinis studiert und kommt zu dem Ergebnis, daß zwei verschiedene Arten von Muskelinnervationen in Betracht kommen: „1. eine protoplasmatische Verbindung des Muskelplasmas mit den Zellen des peripheren Plexus und 2. ein Netzwerk von verzweigten Nervenfasern auf der Oberfläche der Muskeln“.

An Hand meiner Schnittserien durch verschiedene Teile von *Tethys* hatte ich Gelegenheit, diese Frage nachzuprüfen. Was die Arten der Muskelinnervation anbetrifft, kann ich Dreyers Befunde bestätigen; seine eigentümliche Auffassung des Nervenplexus hat ihn aber m. E. zu unrichtigen Schlußfolgerungen geführt. Dreyers Abbildungen sind wenig überzeugend und klar. Ich habe hier einige Muskelinnervationen abgebildet, wie sie sich mir darstellten, wobei auf den Nachweis des plasmatischen Zusammenhangs zwischen nervösen Elementen und Muskelfasern besonderer Wert gelegt wurde. Bei der einen Art der Innervation stehen nach Dreyer Fortsätze des Nervenplexus mit den Muskelfasern in Verbindung. Wenn er auch eine Anzahl solcher Zusammenhänge festgestellt haben mag, so läßt er uns darüber nicht im Zweifel, daß er auch Elemente des Bindegewebes zum Nervenplexus gerechnet hat, also Verbindungen zwischen Bindegewebsfasern und Muskelfasern als

Muskelnervationen ansieht. Denn nach Dreyer fehlt überhaupt jegliches Bindegewebe bei den von ihm untersuchten Opisthobranchiern. Nervenscheiden fehlen im peripheren Nervensystem, also können auch keine Bindegewebszellen oder -fasern dort vorkommen, so argumentiert er, und somit gehört alles, was nicht zum Muskelfasersystem gehört, zum peripheren Nervenplexus! Zweifellos basiert diese Auffassung auf den Ergebnissen der Vitalfärbung, und sie wäre richtig, wenn sich mit ihr nur ausschließlich nervöse Elemente tingieren ließen. Je nach der Einwirkungsdauer des Methylenblaus färben sich aber auch Elemente nicht nervöser Natur mit diesem Farbstoff, und wie aus Dreyers Abbildungen hervorgeht, hat er zweifellos auch Bindegewebszellen als Zellen des peripheren Nervenplexus angesehen, obwohl er sie auch an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten studiert hat.

Ich habe es nicht als meine Aufgabe betrachtet, in dieser Untersuchung, die im wesentlichen dem Studium der Hautsinnesorgane gewidmet ist, die Frage des peripheren Nervenplexus eingehend zu erörtern, wäre dazu auch nicht in der Lage, da ich die Methoden der Vitalfärbung und Metallimprägnation nicht angewandt habe. Für spätere Untersuchungen möchte ich hier nur Folgendes festlegen: 1. Alle von mir beschriebenen Hautsinnesorgane erhalten distale nervöse Zuleitungen vom peripheren Nervenetz, das mit dem Zentralnervensystem in Verbindung steht, soweit sie nicht wie das Sinnesepithel des Fühlerorgans, bezw. sein Ganglion von dem Zentralnervensystem direkt innerviert werden. Irgendwelche besonderen peripheren Nervenplexus oder Betheschen Netze konnten nicht nachgewiesen werden. 2. In den Fällen, wo eine plasmatische Verbindung zwischen Muskelfasern und Nerven nachgewiesen werden konnte, bestand ein Zusammenhang mit den Nervenästen des gleichen peripheren Nervenetzes. 3. Ein Teil der Muskelinnervationen, und zwar betrifft das auch den Muskelmantel der muskulären Hautdrüsen, die ich aufgefunden habe, beruhte auf engem Kontakt von Nervenfasernetzen mit Muskelfasern. Diese Nervenfasernetze mit eingestreuten Ganglienzellen entsprangen gleichfalls an Nervenästen, die dem Hauptnervenetz angehören. 4. In dem subepithelialen Gewebe finden sich Bindegewebszellen verschiedener Art.

Bei der Beschreibung meiner Befunde über die Innervation der Muskelfasern kann ich mich kurz fassen. Alles wesentliche geht aus den Fig. 24—27 hervor. Ich habe auf Schnitten naturgemäß solche Muskelinnervationen gefunden, wo Nerven- und Muskelfasern nahe beieinander lagen. In dem einen Fall (Fig. 24 und 25) der direkten protoplasmatischen Verbindung der Nervenfasern mit dem Muskelplasma, finden wir in den Nerven an der Stelle des Austritts eine hilusartige Erhebung mit einem großen und ein bis zwei kleinen Zellkernen. Das Plasma der Erhebung ist fein alveolär, das gleiche gilt für die plasmatischen Fortsätze und die konische Verbreiterung, die in das Plasma der Muskelfaser übergeht. In diesem ganzen Verbindungsstück konnten keinerlei fibrilläre Elemente nachgewiesen werden. In der konischen Endplatte finden wir regelmäßig einen kleinen stark gefärbten Zellkern. Es handelt sich hier um einen direkten Übergang von nervöser Substanz in die Muskelfasern.

Ein Endnetz im Sinne von Hofmann kommt für diese Art von Muskelinnervation nicht in Betracht.

Im zweiten Fall der Muskelinnervation (Fig. 26) entspringt eine feine Nervenfasern mit fibrillärer Struktur an einer gangliösen Anschwellung eines Nervenastes, verzweigt sich in ihrem Verlauf — an den Gabelstellen sind fast immer Zellkerne nachzuweisen — umspinnt die Muskelfasern und steht auf diese Weise mit ihnen in engem Kontakt. Hier innerviert also ein Nervenfasernetz die Muskelfaser. Auf diese Art, fand ich, werden auch die Muskelfasern der langen muskulären Drüsen innerviert (Fig. 27). Die an den Muskelmantel der Drüse herantretende Nervenfasern verbreitert sich plattenartig an der Oberfläche einer Muskelfaser und tritt so in innigen Kontakt mit den kontraktilelementen. In

einem anderen Fall war das nervöse Element ein Stück weit an der Oberfläche des Muskelmantels zu verfolgen, sodaß sehr wahrscheinlich eine nervöse Umspinnung dieser Drüsen stattfindet. Das müßte sich mit anderen Methoden noch sicherer nachweisen lassen.

9. Zusammenfassung.

1. Die bei den untersuchten Opisthobranchiern gefundenen größeren Sinnesepithelien der Körperoberfläche haben gleiche Zusammensetzung. Sie bestehen hauptsächlich aus prismatischen, nicht besonders differenzierten Epithelzellen, dazwischen eingestreuten Flimmerzellen, vereinzelt Drüsenzellen und zahlreichen Sinnesendigungen. Das Sinnesepithel ist von einer Cuticula bedeckt mit entweder durchgehender senkrechter Streifung (*Tethys*), oder diese ist auf die basale Hälfte beschränkt und dann von einer homogenen Schicht überlagert (*Aplysia*, *Philine*).

2. In dem Fühlerorgan von *Tethys*, dem Hancockschen Organ von *Philine* und dem Sinnesepithel der Fühler von *Aplysia* (für letztere noch nicht ganz sicher) findet sich nur eine, und zwar die gleiche Art von Sinnesendigungen. Die kernhaltigen Teile der Sinneszellen liegen immer subepithelial; die in das Sinnesepithel eintretenden peripheren Fortsätze der Sinneszellen sind meist sehr fein und in der Kernzone des Epithels schwer nachzuweisen. Indem sie sich der Oberfläche nähern, nehmen sie an Stärke zu und erreichen ihr Ende an der unteren Grenze der Cuticula, sich hier in der Regel napfartig verbreiternd. Auf diesen Sinnesendigungen sitzen kleine Bläschen, die in die Cuticula zu liegen kommen.

3. Die Epithelien mit dieser Art von Sinnesendigungen dürften als Sinnesorgane für chemische Reize anzusehen sein. Dafür spricht ihre verborgene Lage. Es fällt auf — für Landpulmonaten hat schon Sochaczewer darauf aufmerksam gemacht — daß gerade diese Sinnesepithelien im Gegensatz zur Riechschleimhaut der Wirbeltiere besonders schwach mit Drüsenzellen versehen sind. Das gilt nunmehr auch für die Opisthobranchier. Diese Verhältnisse sind offenbar bei allen Schnecken unabhängig vom Medium die gleichen.

4. Bei dem am weitgehendsten differenzierten Fühlerorgan von *Tethys* sind Ganglienzellen in einem besonderen Ganglion unmittelbar unter dem Fühlerorgan in die centripedale Leitung eingeschaltet. Entsprechende periphere Ganglienzellen fehlen in den Fühlern von *Aplysia*. Die dort vorhandenen gangliösen Anschwellungen sind nur die Verteilungsstellen für die zu den Sinneszellen ziehenden Nervenfasern. Ganglienzellen kommen hier nur vereinzelt vor. An dem Hancockschen Organ von *Philine* liegen die Sinneszellen nicht in kleinen Gruppen unmittelbar unter dem Epithel wie bei *Tethys* und *Aplysia*, sondern in einiger Entfernung von demselben in knospenartig verdickten Endanschwellungen der Nerven. Diese Nerven sind in ihrem ganzen Verlauf bis zu den zentralen Ganglien von einer Ganglienzellenlage umgeben.

Die zwischen Sinneszellen und Zentralnervensystem eingeschalteten Ganglienzellen sind demnach nicht auf eine bestimmte Stelle lokalisiert, sondern liegen entweder peripher, zentral oder auf die zentripedalen Bahnen verteilt.

5. Die Zusammensetzung des Sinnesepithels des Osphradiums von *Aplysia* entspricht im wesentlichen derjenigen des Sinnesepithels der Fühler. Es muß als ein Zeichen geringer Differenzierung angesehen werden, daß hier Ganglienzellen sehr verschiedener Größe, die teils innerhalb teils außerhalb des Ganglions des Osphradiums liegen, die Funktion der Sinneszellen übernommen haben. Die in

das Epithel eintretenden distalen Fortsätze sind sehr viel gröber wie an den Fühlern. Das Sinnesepithel des Osphradiums enthält verhältnismäßig wenige Sinnesendigungen.

6. In dem Mundrohr von *Philine* sind eine Anzahl Sinnesplatten vorhanden mit entsprechenden Sinnesendigungen wie im Hancockschen Organ. Flimmerzellen fehlen hier. Die Sinnesplatten sind von einer besonders starken Cuticula bedeckt.

7. Die über die Körperoberfläche verbreiteten Sinneszellengruppen von *Tethys* besitzen wohl ausnahmslos Sinneshaare. Diffus verbreitete einzelne Sinneszellen wurden nicht gefunden. Sinneszellengruppen und Drüsenzellen stehen entweder in nahen räumlichen Beziehungen (Fühlerepithel, Fußsohle und Papillen am Rande des Velums), oder kommen getrennt voneinander vor (Fühlfäden des Velums, Fußrand und Fußrücken). Die peripheren Fortsätze der Sinneszellen spalten sich intraepithelial in Neurofibrillenkegel auf, sich distal als feine Sinneshaare über die Oberfläche erheben.

Neben dünnwandigen einzelligen Schleimdrüsen von größerer Verbreiterung finden sich vielzellige, zu Drüsensäckchen vereinigt, in den Papillen am inneren Velumrand. Bemerkenswert sind vor allem zwei verschiedene Drüsenarten mit besonderem Muskelapparat; eine große einzellige Drüse mit dünnem Muskelmantel und eine kleinere 1—4 zellige Drüsenart mit starkem Muskelmantel und einfach quergestreiften Muskelfasern.

8. Sämtliche Sinnesendigungen von *Tethys* mit Ausnahme des Fühlerorgans, das seine besonderen Nerven besitzt, stehen mit dem peripheren Nervenetz in direkter Verbindung. Von Ausläufern desselben entspringen auch die motorischen Nervenendigungen. Zweierlei Arten von Muskelinnervationen kommen vor: direkte plasmatische Verbindungen zwischen Nerven- und Muskelfasern und Umflechtung der Muskelfasern durch Nervenfasernetze. Der Muskelmantel der langen Drüsenzellen wird auf diese zweite Art innerviert.

Literaturverzeichnis.

- Baglioni, S.: Die niederen Sinne, in Handb. d. vergl. Physiologie von H. Winterstein, IV, 1913.
- Bernard, F.: Recherches sur les organes palleaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. (7) Zool. IX, 1890.
- Blochmann, F.: Über die Drüsen des Mantelrandes bei *Aplysia* und verwandten Formen. Zeitschrift f. wiss. Zool. XXXVIII, 1888.
- Boll, F.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat., V. Suppl., 1869.
- Born, E.: Beiträge zur feineren Anatomie der *Phyllirhoe bucephala*. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVII, 1911.
- Bütschli, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1910—12.
- Dreyer, Th.: Über das Blutgefäß- und Nervensystem der Aeolidae und Tritoniadae. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, LXXXVI, 1910.
- Flemming, W.: Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. V, 1869.
- Derselbe: Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Ebenda VI, 1870.
- Garnault, P.: Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Actes Soc. Linn., Bordeaux 1888.
- Guiart, J.: Contribution à l'étude des Gastéropodes opistobranches et en particulier des Cephalaspides. Mem. Soc. Zool. France XIV, 1901.
- Hescheler, K., Mollusken in A. Lang: Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. 1900.
- Heidenhain, M., Plasma und Zelle Ia. In K. v. Bardleben: Handbuch der Anatomie des Menschen. 1911.
- Hofmann, F. B.: Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. LXX, 1907.
- Jordan, H.: Die Wahrnehmung der Nahrung bei *Aplysia limacina* und *depilans*. Biol. Centralbl. XXXVII, 1917.
- Keferstein: Cephalophora in H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
- Krumbach, Th.: Über die adriatische Kiemenschnecke *Tethys leporina*. Zool. Anz. III. 1917.
- List, J. H.: Zur Kenntnis der Drüsen im Fuß von *Tethys fimbriata*. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Graz I. 1887.

- Mazarelli, G.: Ricerche intorno al cosi detto „aparato olfattivo“ delle Bulle. Ric. Labor. anat. Roma IV. 1895.
 Merton, H.: Über den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Centralnervensystem von *Tethys leporina*. Zeitschrift f. wiss. Zool. LXXXVIII, 1905.
 Derselbe: Quergestreifte Muskulatur und vesikulöses Gewebe bei Gastropoden. Zool. Anz. XXXVII, 1911.
 Nagel, W.: Vergl. physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibl. Zool. XVIII, 1894.
 Pütter, A.: Die Flimmerbewegung. Erg. d. Physiologie II, 2, 1903.
 Quatrefages: Memoire sur l'Eolidine paradoxale. Ann. d. Sc. nat. 2. Ser. XIX, 1843.
 Schulze, F. E.: Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Biol. Centralbl. XVI, 1896.
 Simroth, H.: Gastropoda prosobranchia in H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1896—1907.
 Sochaczewer, D.: Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV, 1880.
 Spengel, J. W.: Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV, 1881.
 Sterner, R.: Die Hautdrüsen bei den Cephalaspidea. Extr. d. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Ser. B. 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 33.

Gemeinsame Bezeichnungen.

bgf Bindegewebsfaser	kmf Muskelfaserkern
bk Basalkörperchen	ksz Sinneszellkern
bz Bindegewebszelle	mf Muskelfaser
drm Drüsenmündung	mfb Muskelfaserbündel
drs Drüsensekret	nf Nervenfaser
drz Drüsenzelle	nfk Neurofibrillenkegel
epz Epithelzelle	nntz Nervenetz
fgn Fühlerganglion	se Sinnesendigung
flz Flimmerzelle	sep Sinnesepithel
fzv Fühler nerv	sh Sinneshaar
glz Ganglienzelle	sz Sinneszelle
kbz Bindegewebszellkern	vst Verbindungsstück
kdr Drüsenzellkern	ww Der Wimperwurzel entsprechende Plasmaverdichtung.
kepz Epithelzellkern	
kgz Ganglienzellkern	

Fig. 1—15. *Tethys leporina*.

- Fig. 1. Fühlerorgan von der Seite gesehen in seiner Grube und Teile des Fühlerrandes. Nach in Canadabalsam aufgetrocknetem Präparat. Vergr. 30.
 Fig. 2. Dasselbe im Sagittalschnitt, nicht genau in der Medianebene, um die Nervenverästelung zu zeigen. Vergr. 40.
 Fig. 3. Schnitt durch ein Blatt des Fühlerorgans. Vergr. 170.
 Fig. 4 und 5. Längsschnitte durch das Sinnesepithel des Fühlerorgans. Zenkersche Fl. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 1000.
 Fig. 6 und 7. Desgl. Flächenschnitte. Fig. 6: durch den Cuticularsaum. Fig. 7: wenig tiefer durch den distalen Teil des Sinnesepithels. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 1800.
 Fig. 8. Flächenschnitt durch Sinnesendigungen am Fühler. Nach der Peripherie zu werden die Epithelzellen flacher und decken ein größeres Areal. Sublimat-Essigsäure. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 800.
 Fig. 9. Sinnesendigungen vom Fühler, nach mehreren Schnitten kombiniert. Hermannsche Fl. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Blochmannsche Fl. Vergr. 900.
 Fig. 10 und 11. Fig. 10: Lange muskuläre Hautdrüse von dem Fühler im Längsschnitt, beiderseits je eine junge dünnwandige Drüse. Fig. 11: desgleichen im Querschnitt. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Mallorysche Färbung. Vergr. 850.
 Fig. 12. Kurze muskuläre Drüse vom Mundlappen von der Seite gesehen. Aus mehreren Schnitten kombiniert, um die muskuläre Wandung dieser Drüsen zu zeigen. Formol-Seewasser. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 750.
 Fig. 13. Querschnitt durch eine kurze muskuläre Drüse vom Fühler. Hermannsche Fl. Boraxkarmin. Mallorysche Färbung. Vergr. 900.
 Fig. 14 und 15. Längsschnitt und Querschnitt durch eine ebensolche Drüse. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Mallorysche Färbung. Vergr. 850.

Tafel 34.

Gemeinsame Bezeichnungen.

bgf Bindegewebsfaser	kmf Muskelfaserkern
cts Cuticularsaum	ksz Sinneszellkern
drs Drüsensekret	mf Muskelfaser
drz Drüsenzelle	mfb Muskelfaserbündel
epz Epithelzelle	nf Nervenfaser
flz Flimmerzelle	nfk Neurofibrillenkegel
glz Ganglienzelle	schl Schlußleiste
kbz Bindegewebszellkern	se Sinnesendigung
kdr Drüsenzellkern	sh Sinneshaar
kepz Epithelzellkern	sz Sinneszelle

Fig. 16—18. *Aplysia punctata*.

Fig. 16. Längsschnitt durch das Sinnesepithel des hinteren Fühlers. Hermannsche Flüssigkeit. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 17. a) Flächenschnitt durch den basalen Teil dieses Sinnesepithels, b) durch seinen distalen Teil. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 1000.

Fig. 18. Längsschnitt durch einen Teil des Sinnesepithels und Ganglions vom Osphradium. Hermannsche Fl. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin. Säurefuchsin. Vergr. 550.

Fig. 19 und 20. *Philine aperta*.

Fig. 19. Längsschnitt durch das Sinnesepithel des Hancockschen Organs. Hermannsche Fl. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin. Vergr. 350.

Fig. 20. Teil einer Sinnesplatte aus dem Mundrohr. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 1000.

Fig. 21—27. *Tethys leporina*.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Papillenzone des Velumrandes. Sublimat-Essigsäure. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Blochmannsche Fl. Vergr. 80.

Fig. 22. Längsschnitt durch eine Papille des Velumrandes. Hermannsche Fl. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Säurefuchsin. Vergr. 540.

Fig. 23. Sinnesendigungen an den Randfäden des Velums. Hermannsche Fl. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Blochmannsche Fl. Vergr. 1000.

Fig. 24 und 25. Zwei Muskelinnervationen aus dem Fühler.

Fig. 26. Andere Art der Muskelinnervation. Die Nervenfasern umspinnen die quergetroffenen Muskelfasern. Hermannsche Fl. Boraxkarmin. Osmium-Holzessig. Vergr. 1000.

Fig. 27. Innervation des Muskelmantels einer „langen“ Drüse aus dem Fühler. Sublimat. Boraxkarmin. Blochmannsche Fl. Vergr. 500.

PRESENTED
26 SEP 1921



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [36_1914](#)

Autor(en)/Author(s): Merton Hugo

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken. 1. Opisthobranchia. 449-473](#)