

Die Augen einiger Gastropoden.

Eine histologische Untersuchung von

Robert Bäcker.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung und historische Uebersicht.

Die Gastropodenaugen sind, besonders seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts, vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Wie auf jedem schwierigeren vielbearbeiteten Gebiete hat sich auch hier neben einer Anzahl vollkommen sichergestellter That-sachen eine Reihe strittiger Punkte, den feineren Bau dieser Organe anlangend, ergeben. Die Angaben hierüber nachzuprüfen und die betreffenden Fragen soweit als möglich der Entscheidung zuzuführen, war das Ziel der vorliegenden Arbeit.

Die Anregung zu derselben wurde mir im October des Jahres 1900 durch unseren Institutsvorstand, Herrn Professor Dr. HATSCHKE, zutheil. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer hiefür, sowie für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im II. zoologischen Institute und die stete Förderung meiner Arbeit an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen. Zu grossem Danke verpflichtet bin ich weiterhin den beiden Herren Assistenten des Institutes, Herrn Priv.-Doc. Dr. K. C. SCHNEIDER und Herrn Priv.-Doc. Dr. H. JOSEPH für das rege Interesse, das sie an meiner Arbeit genommen und die werthvollen Rathschläge, durch die sie dieselbe jederzeit unterstützt haben, Herrn Professor Dr. PINTNER für freundliche Unterstützung bei Benützung der Bibliothek und der zoologischen Station in Triest in Person ihres Leiters, Herrn Professor Dr. C. J. CORI, die sich durch reichliche Lieferung von Material um das Zustandekommen der Arbeit verdient gemacht hat.

Bevor ich auf die Methoden und Ergebnisse meiner eigenen Untersuchung näher eingehe, dürfte es nicht unnöthig sein, einen kurzen Ueberblick über die wichtigeren, bisher auf diesem Gebiete erschienenen Arbeiten und den jetzigen Stand unserer Kenntnisse zu geben, um zu zeigen, inwieweit diese der Nachprüfung und Ergänzung bedürftig waren, auf welche Punkte sich also eine Neuuntersuchung hauptsächlich zu beziehen hatte. Dabei gehe ich nur auf die Arbeiten der letzten 30 Jahre, an die die vorliegende Untersuchung unmittelbar anknüpft, näher ein und begnüge mich, im übrigen nur die Hauptmomente der Entwicklung unseres Wissens von den Gastropodenaugen hervorzuheben. Bezüglich der älteren Literatur verweise ich auf HILGER, bei dem sich eine vollständige und ausführliche Uebersicht derselben findet.

Die erste Kenntniss des Schneckenauges verdanken wir SWAMMERDAM, der am Auge der Weinbergsschnecke fünf „unterschiedene“ Theile fand: „Als eine äussere Haut, die Traubenhaut; drey Feuchtigkeiten oder Säfte innwendig, als die wässerige, die krystallene und die gläserne, und um diese die spinnenwebige Haut.“ Von den verschiedenen Deutungen, die in der Folgezeit diesen Angaben gegeben wurden, erscheint die HENSEN's als die zutreffendste, welche die Traubenhaut der Retina, die krystallene Feuchtigkeit der Linse vergleicht, in der gläsernen Feuchtigkeit und der Arachnoidea hingegen nur besondere Theile der Linse sieht, die bei Quellung in Erscheinung treten. Dagegen ist seine Deutung der „wässerigen“ Feuchtigkeit als Glaskörper zurückzuweisen, da ein solcher neben der Linse den Pulmonaten nicht zukommt.

Aus der grossen Zahl von Arbeiten, die auf SWAMMERDAM folgten, greife ich nur die BLAINVILLE's und KROHN's heraus, von denen der erstere am Auge von *Voluta cymbium* eine faserige Hülle (Sklera), eine Chorioidea, eine Cornea und eine Linse beschreibt, welchen Theilen der letztere, dessen Arbeit sich auf *Paludina vivipara* bezieht, noch einen Glaskörper und eine der Chorioidea nach innen aufsitzende Schicht, die er Retina nennt, hinzufügt.

LEYDIG beschrieb dann bei *Limnaeus* und *Helix* eine zwischen der Sklera und der Chorioidea gelegene zellig-körnige Schicht (unsere jetzige Retina), die von KEFERSTEIN später als äussere Retina der Schicht der inneren Retina, d. i. die schon von KROHN aufgefundene, der Chorioidea nach innen aufsitzende Schicht, die sich aus kolbigen und stabförmigen structurlosen Ge-

bilden aufbauen sollte, gegenübergestellt wurde. In einer späteren Arbeit führt LEYDIG den wichtigen Nachweis, dass „äussere Retina“ und „Chorioidea“ keine gesonderten Strata darstellten, sondern „die histologischen Elemente“ beider „ein und dieselben Zellen“ seien, „nur nach aussen hell, nach innen mit Pigment gefüllt“. Diese Thatſache war übrigens schon von KEFERSTEIN wahrscheinlich gemacht worden, der auf den Mangel einer scharfen Grenze zwischen beiden Schichten hingewiesen hatte.

Wesentlich weiter in der Analyse der Retina als seine Vorgänger ist BABUCHIN gekommen, auf dessen Befunde ich etwas ausführlicher eingehe, weil ich bei der Besprechung des Pulmonatenauges auf sie zurückkommen muss. Nach BABUCHIN zerfällt die Retina der Pulmonaten ihrer ganzen Dicke nach in einzelne Zellgruppen, deren jede aus einer eigenthümlichen, grossen bei *Helix* und *Limax* pigmentfreien, bei *Linnaeus* und *Planorbis* pigmentirten Zelle mit grossem runden Kern (Centralzelle) und mehreren diese umgebenden Pigmentzellen mit schlanken Kernen besteht. Diese Zellen, in deren Inneren vom Kern aus ein heller, stärker lichtbrechender Achsenfaden (Stäbchen) verläuft, der oft am inneren Ende heraustritt, werden als Stäbchenzellen bezeichnet. Die innere Retina zeigt sich in Abtheilungen geschieden, deren jede capitälartig einer der erwähnten Zellgruppen aufsitzt. Bei *Helix* sind diese „Ansätze“ radiär gestreift, gleichen etwa einem Pinsel oder dem riesigen Saume des Darmzottenepithels, bei *Limax* stellen sie cylindrische Gebilde von federförmigem Aussehen dar, indem sie aus einem cylindrischen, nach innen abgerundeten, feingranulirten axialen Körper und einem fein gestreiften blassen Saume bestehen. Im Flächenschnitte erscheinen sie bei *Helix* als polygonale fein punktirte Felder, bei *Limax* als polygonale Felder mit Centraltheil und radiär gestreiftem Umkreis. Diese, wie sich zeigen wird, ganz vorzüglichen Beobachtungen erfahren durch den Vergleich mit dem Vertebratenaugen eine vollkommene Missdeutung, indem die distalen Theile der Pigmentzellen mit den hellen Achsen als Stäbchen, die Centralzellen als Analoga der Coni aufgefasst werden. Eine Deutung der Ansätze wird nicht gegeben. Doch gebührt BABUCHIN das unbestrittene Verdienst, den Aufbau der Gastropodenretina aus zweierlei Zell-elementen als erster erkannt zu haben.

Es ist die in der gesammten älteren Literatur immer wiederkehrende Tendenz, die Bestandtheile des Wirbelthierauges im Gastropodenaugen wiederfinden zu wollen, gewesen, die

noch einen so ausgezeichneten Beobachter wie BABUCHIN in der Deutung seiner Befunde irregeleitet hat. Der erste nun, der sich von dieser traditionellen Vorstellung einer Analogie mit dem Wirbelthierauge freimacht, ist HENSEN. Dieser weist darauf hin, dass das Gastropodenauge sich ebenso wie das Auge der Cephalopoden nach Analogie des Gehör- und Geruchsorganes der Wirbelthiere, d. i. durch Einstülpung des äusseren Epithels als kleines Bläschen anlege, also eine andere Genese und einen anderen Bauplan habe als das Vertebratenauge. Mit HENSEN's beiden 1865 und 1866 erschienenen Abhandlungen beginnt daher eine neue Epoche für die Auffassung des Auges der Wirbellosen. Im übrigen kann HENSEN die BABUCHIN'schen Befunde für die Pulmonaten bestätigen, wenn er auch bei seinem Hauptobjecte, *Pteroceras*, die helle Centralzelle nicht auffinden kann. Die Ansätze BABUCHIN's fasst er als Stäbchen auf, beschreibt sie aber als cuticulare Bildungen mit axialem Canal, in dem Nervenfädchen aufsteigen.

Auf die Nothwendigkeit, sich wegen der gänzlich veränderten Verhältnisse der für die Wirbelthieraugen eingeführten Nomenclatur bei den Gastropodenaugen zu enthalten, hat auch SIMROTH in seiner Arbeit über die Sinnesorgane der Mollusken hingewiesen. Doch kann der von den Augen handelnde Theil derselben gegenüber BABUCHIN's und HENSEN's Resultaten keineswegs als Fortschritt angesehen werden. SIMROTH stellt nämlich für *Helix* eine zwischen Retina und Linse gelegene Stäbchenschicht in Abrede und zeichnet auch die Linse dicht an die Retina stossend. Was er Stäbchen nennt, sind, wie bereits HILGER gezeigt hat, theils die distalen Theile der pigmentlosen Zellen, theils Pigmentzellen, aus denen das Pigment durch Druck entfernt wurde.

In demselben Jahre, in welchem HENSEN's zweite Abhandlung erschien, wurden durch R. BERGH bei einigen niedrigstehenden Prosobranchierformen (*Fissurella rosea*, *Margherita grönlandica*) die sogenannten offenen (keine Epithelblase, sondern eine nicht geschlossene EpithelEinstülpung darstellenden) Augen gefunden. BRAUN machte dann auf der Naturforscherversammlung in Baden-Baden im Jahre 1879 die Mittheilung, dass nach Beobachtungen FRAISSE's auch bei *Patella sp.* aus dem Mittelmeere die Augen in Form von offenen Augenbechern vorkämen. Eine eingehendere Erforschung dieser Organe erfolgte erst im Jahre 1881 durch FRAISSE.

In der Folgezeit haben dann noch CARRIÈRE, HILGER und PATTEN über Gastropodenaugen gearbeitet.

Die Augen einiger Gastropoden.

CARRIÈRE schreibt den hellen stärker lichtbrechende Achsen, die er gleich BABUCHIN in den Pigmentzellen, namentlich der Pulmonaten, gefunden hat, Lichtempfindlichkeit zu und hält daher diese Zellen, die durch Nervenfasern mit dem Gehirn in Verbindung stehen sollen, für die Sinneszellen, die pigmentlosen Zellen aber für Secretzellen.

HILGER, dessen Arbeit sich auf ein sehr ausgedehntes Material verschiedener Arten stützt, weist insbesondere den constanten Aufbau der Gastropodenretina aus zweierlei Zellelementen, Pigmentzellen und pigmentlosen Zellen, nach. Beide Zellarten sind nach ihm nervöser Natur, indem die basalen Enden der Pigmentzellen direct in die Fasern des Opticus übergehen, die pigmentlosen Zellen durch feine Ausläufer mit der Nervenschicht, der sie unmittelbar aufsitzen, zusammenhängen. Die Stäbchen bestehen aus einem stärker färbbaren Achsialtheil und einem, diesen umgebenden cuticularen Saum, dem Stäbchenmantel. Sie sind eigenthümliche Doppelbildungen, indem der Achsialtheil als directe Fortsetzung der pigmentlosen Zellen erscheint, während der Stäbchenmantel ein Product der eine solche umgebenden Pigmentzellen darstellt.

Eine wesentlich andere Auffassung der Elemente des Auges vertritt PATTEN, die zwar hauptsächlich an Lamellibranchiaten und Arthropoden gewonnen, hier dennoch berücksichtigt werden muss, weil auch eine Gastropodenform, *Haliotis*, Object der Untersuchungen PATTEN's gewesen ist. Nach PATTEN betheiligen sich beide Zellarten der Retina, sowohl die pigmentirten (Retinulae) als auch die pigmentlosen (Retinophorae) an der Abscheidung einer Cuticula, ohne dass man von besonderen Drüsenzellen reden könnte. Diese Cuticula zerlegt sich in mehrere Schichten, eine äussere structurlose, corneal cuticula (deren oberflächlichster Theil wieder unter dem Einflusse des Seewassers zur Linse erhärtet, während der darunter liegende als Glaskörper gallertig bleibt) und eine innere, retinidial cuticula, welche sich in die pigmentlosen und Pigmentzellen zugehörigen Stäbchen zerlegt und der Träger eines Nervenendnetzes (Retinidium) wird. Zwischen den Epithelzellen steigen nämlich Nervenfasern auf, die an die Stäbchen herantreten und sie mit einem Nervenendnetz, dem erwähnten Retinidium, umspinnen. Corneal- und retinidial cuticula gehen ohne scharfe Grenze in einander über. Weiterhin sollen die pig-

mentlosen Zellen, die Retinophore, durch Verschmelzung zweier Zellen entstanden sein. Als Beweise werden ihre Zweikernigkeit (neben einem wohl erhaltenen basalen Kern soll noch ein degenerierter in der Nähe des distalen Endes vorhanden sein) und die manchmal zu beobachtende Zweitheiligkeit der Stäbchen angeführt. Beide Zellarten sind also bei *Haliotis* nervöser Natur, also Sinneszellen, beide betheiligen sich an der Bildung des Emblems, sind also Secrezellen. Bei höheren Formen tritt insofern eine Arbeitstheilung ein, als die Pigmentzellen ihre Stäbchen verlieren und das ursprünglich continuirliche Retinidium auf die pigmentlosen Zellen beschränkt bleibt, die nun allein die Sinneszellen darstellen.

Fasse ich die Ergebnisse aller angeführten Arbeiten nochmals in Kürze zusammen, so ergibt sich an vollkommen sichergestellten Thatsachen Folgendes: Das Gastropodenauge stellt entwicklungsgeschichtlich eine Einstülpung des äusseren Epithels dar, die beim ausgebildeten Thiere entweder auf dieser Stufe stehen bleibt oder sich durch Verwachsung der Ränder unter gleichzeitiger Loslösung vom Epithel zu einer unterhalb desselben im Bindegewebe gelegenen geschlossenen Blase von verschiedener Form (kugelförmig, ellipsoidisch, birnförmig etc.) umwandelt. Man hat demnach bei den Gastropoden morphologisch zwei Typen des Auges zu unterscheiden: Das offene Auge (Napf- oder Grubenaugen) und das geschlossene oder Blasenauge. An den Boden der Augengrube oder Blase tritt der Sehnerv heran, der gewöhnlich einen einheitlichen Strang darstellt, auf niedriger Stufe (*Haliotis*) aber manchmal in mehrere Aeste aufgelöst ist. Den Hohlraum des Auges erfüllt bei den offenen Augen eine zähe Gallerte, der Glaskörper, der, wie HILGER als möglich hinstellt, vielleicht auch bei den weitgeöffneten Augen von *Patella* und *Nacella* nicht wirklich fehlt, sondern nur, was bei der erwähnten Form des Augenbeckers ja leicht eintreten könnte, bei der Conservirung herausfällt. Bei den geschlossenen Augen ist die Füllmasse entweder in eine formbeständige Linse und einen Glaskörper von mehr gallertartiger Beschaffenheit differenzirt, oder wenigstens eine dieser Bildungen vorhanden. Ist das Auge geschlossen, so ist weiterhin die vordere Wand der Augenblase gleich dem darüber liegenden Epithel durchsichtig. Diese Stelle der Augenwand wird dann als Pellucida, Pellucida interna im Gegensatz zu der vom äusseren Epithel gebildeten Pellucida externa bezeichnet, auch

als innere Cornea der äusseren gegenübergestellt. Die Retina, entsprechend ihrer Entstehung ein einschichtiges Epithel, setzt sich constant aus zweierlei Zellelementen zusammen: Zellen, deren distales Ende mit Pigment erfüllt ist, und Zellen, die des Pigments entbehrend in regelmässiger Weise zwischen die ersteren geschaltet sind. Soweit, diesen Allgemeinaufbau der Retina betreffend, stimmen seit BABUCHIN alle Forscher überein.

Dagegen erscheinen die Beziehungen, die die beiden Zellarten zu Nervenfasern und zur Füllmasse des Auges aufweisen und demzufolge auch die Bedeutung, die ihnen zukommt, keineswegs sichergestellt. Bald werden die Pigmentzellen (CARRIÈRE), bald die pigmentlosen Zellen, bald beide Zellarten (HILGER, PATTEN) zu Nervenfasern in Beziehung gesetzt und als Sinneszellen gedeutet, und entsprechend, als lichtrecipirende Organe (Stäbchen) bald helle Achsen im Inneren der Zellen, bald cuticulare Fortsätze derselben am distalen Ende, welche bald Einzelzellen, bald Zellgruppen zugehören, in Anspruch genommen.

Hier war also der Punkt, an dem eine Neuuntersuchung der Gastropodenaugen einzusetzen hatte, für die die Fragestellung von vornherein gegeben war. Klärung der Frage nach der Bedeutung der beiden die Retina zusammensetzenden Zellarten, nach der Beschaffenheit der lichtrecipirenden Elemente und der Herkunft der Füllmasse des Auges waren die Ziele, denen diese zustreben musste.

Die Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit erlaubte mir nur die Augen einiger weniger Formen eingehend zu untersuchen. Es waren dies *Helix pomatia* und verschiedene andere in der Umgebung Wiens häufige *Helix*-arten, wie *Helix hortensis*, *austriaca* etc, dann *Arion empiricorum* und *hortensis*, *Limax agrestis* und *Aporrhais pes-pelecani*, also durchwegs geschlossene Augenformen. Doch gestattet die histologische Einförmigkeit der Gastropodenaugen vielleicht eine Verallgemeinerung der Resultate, zumal ich mich auch an den offenen Augen von *Heliotis tuberculata* überzeugt habe, dass die Structurelemente des geschlossenen Auges in denselben Beziehungen auch hier wiederkehren.

Robert Bäcker:

Methoden der Untersuchung.

Die Untersuchung erfolgt fast ausschliesslich an Schnitten, zum geringen Theile auch an Macerationspräparaten. Das zum Schneiden bestimmte Material wurde nach den verschiedensten Methoden conservirt. Von sämmtlichen angewendeten Fixirungsflüssigkeiten leisteten für die Darstellung der Stützsubstanzen PERENYI'sche Flüssigkeit und die von ERIK MÜLLER angegebene Combination von Formaldehyd und Kaliumbichromat (conc. 40% Formaldehyd, 4 Theile und 3% Kaliumbichromatlösung 1 Theil) die besten Dienste. Dagegen erschienen die nervösen Elemente des Auges bei Anwendung PERENYI'scher Flüssigkeit vielfach verquollen. Zur Darstellung dieser Structuren empfiehlt sich neben Sublimat-Kochsalzlösung, Sublimatalkohol nach APÁTHY und anderen Sublimatgemischen insbesondere wieder die erwähnte Conservirungsflüssigkeit ERIK MÜLLER's, die auch hier vorzügliche Resultate lieferte. Das durch Xylol bezw. Chloroform in Paraffin eingebettete Material wurde, um die pigmentlosen Zellen möglichst von Pigmentzellen freizulegen, in dünne Schnitte zerlegt. Eine Schnittdicke von 3—4 μ . erwies sich in allen Fällen als vollkommen ausreichend. Zur Färbung wurde in ausgiebigster Weise und mit dem besten Erfolge HEIDENHAIN's Hämatoxylin in Combination mit Eosin und Orange G. verwendet. Sehr schöne Resultate erzielte ich auch mit APÁTHY's Hämatein I A., wobei ich auf den Rath des Herrn Dr. von MACK von der Vorschrift insoweit abging, als ich die Abspülung in destillirtem Wasser nur ganz kurze Zeit dauern liess. Daneben kam noch DELAFIELD's Hämatoxylin (Stück- und Schnittfärbung) zur Anwendung. Die Nachvergoldung APÁTHY's und GOLGI's Methode sind mir trotz zahlreicher, unter allen Cautelen angestellter Versuche leider missglückt. Die Depigmentirung, die zur Erkenntniss des feineren Baues der Pigmentzellen nothwendig war, wurde mit JANDER's Chromsalpetersäure vorgenommen. Diese Flüssigkeit leistet von allen Entpigmentirungsflüssigkeiten das Beste, indem sie die histologische Beschaffenheit der Präparate nur wenig verändert, während die anderen in Anwendung gekommenen Reagentien (GRENACHER's Entpigmentirungsflüssigkeit, Wasserstoffsperoxyd, freies Chlor etc.) in schwächerer Concentrirung gegenüber dem sehr widerstandsfähigen Pigment unwirksam bleiben, in stärkerer das Pigment zwar entfernen, dabei aber die

histologische Beschaffenheit und Färbbarkeit des Materials derart beeinflussen, dass auf diese Weise behandelte Präparate zum Studium feinerer histologischer Details nicht mehr verwendet werden können. Die Depigmentierung erfolgte sowohl am Stück, als auch der leichteren Controle wegen am Schnitt. Im letzteren Falle war es, um Ablösung der Serien zu vermeiden, nothwendig, statt der sonst zum Aufkleben der Schnitte gebrauchten 1% Lösung von Eiweiss-Glycerin in destillirtem Wasser eine stärkere Lösung zu verwenden. Maceration hat mir nur bei *Halotis* Dienste geleistet. Hier erwies sich die von HILGER empfohlene 2–3% Lösung von Kali chromicum in Wasser sehr nützlich.

Die Augen der stylommatophoren Pulmonaten.

(Hiezu Fig. 1–11.)

Diese Augen sind, wohl infolge der leichten Beschaffbarkeit des Materials, am häufigsten von allen Gastropodenaugen Gegenstand der Untersuchung gewesen, ihr äusseres Verhalten, die Lagebeziehungen zu den übrigen Organen des Fühlers daher zur Genüge bekannt. Namentlich in den Arbeiten von LEYDIG, FLEMMING, SIMROTH und SAMASSA haben diese Verhältnisse eine eingehende Darstellung gefunden. Nichtsdestoweniger gehe ich der Vollständigkeit halber im Folgenden nochmals in Kürze auf dieselben ein.

Der Fühler der stylommatophoren Pulmonaten stellt bekanntlich einen einstülpbaren Schlauch dar, dessen Wandung der Hauptsache nach vom äusseren Epithel und dem hohlen Rückziehmuskel des Tentakels gebildet wird. In seinem Inneren verläuft der Fühler nerv, der an der Spitze zu einem mächtigen, birnförmigen Ganglion, dem Fühlerganglion, anschwillt. Schon am lebenden Thier ist eine das Ende des ausgestülpten Fühlers, den Fühlerknopf, überziehende halbzirkelförmige Linie zu sehen, unterhalb welcher das Auge als schwarzer Punkt durchschimmert. Auf Schnitten erkennt man, dass sich in dieser Linie die Hauptmasse, und zwar die dorsale Partie des Rückziehmuskels inserirt, während er seitlich und ventral in dem das Fühlerganglion umgebenden Bindegewebe zu enden scheint. Zwischen dorsaler Insertionsstelle des Rückziehmuskels und Tentakelganglion liegt in jedem der beiden Fühler des hinteren Paares dicht unterhalb des Epithels das Auge, an das der Opticus, ein relativ schwacher Seitenast des Fühler nerven, herantritt.

Als Untersuchungsmaterial dienten, wie bereits erwähnt, verschiedene Arten von *Helix*, *Arion* und *Limax*. Untersucht wurde

lediglich auf Schnitten, die längs und quer durch den Augenfühler geführt wurden. Auf ersteren wurde das Auge am günstigsten getroffen, wenn die Schnittrichtung senkrecht zu der erwähnten halbzirkelförmigen Linie war, also Sagittalschnitte durch den bilateral-symmetrischen Fühler angefertigt wurden.

Die Augen der Stylommatophoren sind geschlossene Blasen-
augen von dem in der Einleitung geschilderten Typus, bei *Helix* (Fig. 1) von Kugelform, bei *Arion* (Fig. 11¹⁾ in der Richtung der Hauptachse in die Länge gestreckt. Die Form, in der das Auge auf Schnitten erscheint, ist auch bei guter Conservirung mannig-
fach verzerrt, wohl, wie schon BABUCHIN bemerkt, in Abhängig-
keit von dem jeweiligen Zustande der umgebenden Muskeln.²⁾ Die basale Grenze des Epithels der Augenblase wird ebenso wie beim äusseren Epithel markirt durch eine in den Figuren 1, 8—10 mit bs bezeichnete, bindegewebige Basalschicht, welche aus circ-
ulären Fasern und eingestreuten ovalen Kernen besteht und sich auch auf den Opticus fortsetzt. Dagegen war eine Basalmembran weder am äusseren Epithel noch am Epithel der Augenblase nach-
zuweisen. Die Retina, welche den grössten Theil der Augenblase einnimmt, ist schon durch ihre Pigmentirung scharf gegen die Pellucida interna (pi, Fig. 1) abgegrenzt. Sie ist am Grunde des Auges am mächtigsten und nimmt nach vorn zu gegen die Pellucida allmählich an Höhe ab. Entsprechend ihrer Entstehung ist sie ein einschichtiges Epithel, das sich aus den bekannten zwei Zellarten, Pigmentzellen und pigmentlosen Zellen zusammensetzt, welche beide den Charakter verlängerter Epithel-
zellen tragen und von der freien Fläche der Retina bis zur Basalschicht herabreichen.

Die Pigmentzellen (Fig. 8—10) sind im allgemeinen ver-
kehrt kegelförmig, mit der Spitze gegen die Basalschicht ge-
richtet, an der freien Seite breit endend. Der schlanke ovale Kern, der sich mit Hämatoxylin viel intensiver färbt als der Kern der gleich zu besprechenden pigmentlosen Zellen liegt im ersten Drittel der Zelle oder noch näher an der Basalschicht und bedingt in dem faserartigen Fuss der Zellen eine leichte, spindel-
förmige Anschwellung. Das gelb- bis dunkelbraune Pigment, das

¹⁾ Die Abbildung, die BABUCHIN entnommen ist, bezieht sich auf *Limax*, bei dem aber die Verhältnisse ebenso liegen wie bei *Arion*.

²⁾ Die nachfolgende Beschreibung bezieht sich, sofern nichts anderes bemerkt ist, auf *Helix*. Die geringen Abweichungen im Bau, die die Augen von *Arion* und *Limax* aufweisen, sind an den betreffenden Stellen besonders hervorgehoben.

in Form kleiner Körnchen, die auch zu grösseren Ballen zusammenfliessen können, in den freien Theil der Zellen eingelagert ist, ist im distalen Theile am dichtesten, erstreckt sich aber in diffuser Vertheilung basalwärts bis zum Kern. Ihre grösste Länge haben die Pigmentzellen am Grunde des Auges, in den Seitentheilen erscheinen sie der allgemeinen Höhenabnahme der Retina entsprechend kürzer, aber breiter.

Zwischen die geschilderten Zellen sind andere eingelagert, welche des Pigments entbehren, basalwärts viel breiter erscheinen und mit einem feingranulirten, unterhalb des Kernes eigenthümlich homogenen Protoplasma erfüllt sind (*sz*, Fig. 4, 8—10). Der Kern dieser Zellen übertrifft den der Pigmentzellen bedeutend an Grösse, ist von rundlicher Form und färbt sich mit Hämatoxylin nicht gleichmässig durch, sondern zeigt auf hellem Grunde einen deutlichen Nucleolus und spärliche Chromatinkörnchen. Im allgemeinen liegen diese Kerne höher als die der Pigmentzellen. Wie diese finden sie sich übrigens in wechselnder Höhe, und zwar je nachdem die zugehörigen Zellen dem Grunde oder den Seitentheilen der Augenblase angehören, näher oder weiter von der Basalschichte. Distal vom Kern werden die pigmentlosen Zellen von den von der Basis gegen die Spitze sich bedeutend verbreiternden Pigmentzellen so stark eingeschnürt, dass sie an einer Stelle oft fast fadenartig dünn erscheinen, verbreitern sich aber jenseits der Einschnürungsstelle wieder und schwellen zu einem verkehrt kegelförmigen Endabschnitt mit leicht vorgewölbter Basis an, welchem ein gegen die Füllmasse des Auges hin vorspringender Fortsatz von ähnlicher feingranulirter Beschaffenheit des Protoplasmas wie das der Zelle aufsitzt (*st*, Fig. 2—4, 8, 9). Dicht unterhalb desselben entbehrt übrigens das Zellprotoplasma der granulären Beschaffenheit und bildet einen lichten Saum. Das basale Ende dieser Zellen zieht sich gleich dem der Pigmentzellen in eine Faser aus. Beide Faserarten aber sind an HEIDENHAIN-Präparaten scharf von einander zu unterscheiden, und zeigen ein verschiedenes Verhalten. Während die derben, intensiv geschwärzten Fasern, als welche sich die Füsse der Pigmentzellen darstellen (*stf*, Fig. 8), immernur bis zur Basalschicht herabreichen, gehen die viel blasser gefärbten zarten Basalfortsätze der pigmentlosen Zellen am Grunde des Auges, die Basalschichte durchbrechend, in die Fasern des Opticus über. Schon dieses Verhalten beweist, dass die pigmentlosen Zellen nervöser Natur sind, dass sie die Sinnes-

zellen des Auges darstellen. Noch mehr erhellt ihre nervöse Natur aus der näheren Prüfung ihres feineren Baues.

Schon an Präparaten, die mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt sind, kann man gelegentlich in dem feingranulirten Plasma der Sehzellen und ihrer distalen Fortsätze eine feine fibrilläre Längsstreifung erkennen. Viel deutlicher werden die Verhältnisse bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Methode der Hämatoxylinfärbung nach vorhergehender Beize mit Eisenalaun. An solchen Präparaten springt, sofern die Schnitte genügend dünn sind (Maximaldicke 3—4 μ), schon bei Betrachtung mit schwächeren Systemen neben der fibrillären Längsstreifung eine dunkle Linie ins Auge (Fig. 2, 3), welche den vorerwähnten hellen Saum am freien Rande der Zellen gegen den distalen Fortsatz derselben, den ich vorwiegend als Stäbchen bezeichne, abgrenzt. Bei stärkerer Vergrößerung erweist sich diese Linie zusammengesetzt aus dicht aneinander gelagerten Punkten oder Knöpfchen, von denen sowohl basalwärts in das Zellinnere, als auch distal in das Stäbchen zahlreiche feine Fibrillen hineinziehen. Besonders deutlich erscheinen dieselben in der Zelle in dem hellen Saum, wo sie sich von dem hellen Untergrunde scharf abheben. Basalwärts von dieser Zone kann man sie noch eine Strecke weit verfolgen; an der Einschnürungsstelle der Sehzellen durch die Pigmentzellen aber schwärzt sich das Plasma der ersteren, wahrscheinlich infolge der dichten Aneinanderlagerung der Fibrillen so intensiv, dass man die Fibrillen nicht mehr auseinanderhalten kann. Noch weiter gegen den Kern zu verlieren sie sich in den Granulationen des Protoplasmas. Im Stäbchen sind die Fibrillen sehr deutlich sichtbar, wiewohl sie hier noch zarter sind als die in der Zelle verlaufenden. Es scheint mir, dass hier eine Aufbüschelung der Fibrillen stattfindet, indem eine jede aus der Zelle an ein Knöpfchen herantretende Fibrille sich im Stäbchen in ein Bündel noch feinerer Fibrillen auffasert. Wenigstens sprechen die Bilder, die ich auf meinen Präparaten erhalten habe, mit grosser Wahrscheinlichkeit für diese Auffassung (Fig. 2, 3).

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese in den Sinneszellen verlaufenden Fibrillen als leitende Fibrillen im Sinne APÁTHY's aufzufassen sind, die sich wahrscheinlich continuirlich in die Nervenfasern fortsetzen, und dass die ganze vorstehend geschilderte Bildung am distalen Ende der Sehzellen, die eine grosse Ähnlichkeit mit einem Wimpersaume hat, einen Stiftchensaum darstellt, wie ihn HESSE, dessen mustergiltige Untersuchungen nahezu alle

Gruppen der Wirbellosen umfassen, in mannigfachster Ausbildung bei den verschiedensten Thieren wie Platoniden, Anneliden, Heteropoden und in weitester Verbreitung bei den Arthropoden nachgewiesen hat. (Der helle Saum unterhalb des Stäbchens würde die Schaltzone in HESSE's Nomenclatur bedeuten.) Allerdings handelt es sich hier um einen Stiftchensaum im uneigentlichen Sinne des Wortes, indem sich die in der Zelle verlaufenden Neurofibrillen im Stäbchen nicht zu einem Stiftchen verdicken, sondern in noch feinere Fibrillen auseinanderlegen. Doch kann man in diesem Verhalten wohl keinen principiellen Unterschied gegen die Ausbildung eines echten Stiftchensaumes finden, und so nehme ich keinen Anstand, diesen Namen für die lichtrecipirenden Elemente des Auges der styломатophoren Pulmonaten in Anspruch zu nehmen. Und dies umsomehr, als HESSE selbst als Schöpfer dieses Namens denselben oft im uneigentlichen Sinne anwendet. So sagt er bei Besprechung des Auges von *Helophilus*¹⁾: „Man kann sogar von plättchenartigen Stiftchen sprechen, da die Bezeichnung „Stiftchen“ wesentlich nicht die Form, sondern die morphologische Bedeutung eines Gebildes als Endverdickung einer Neurofibrille in einer Sehzelle meint, ebenso, wie man beim Gebrauche des Ausdruckes Stäbchen sich gewöhnt hatte, von der Form ganz zu abstrahiren.“ Die morphologische Bedeutung beider Bildungen als Endigungen der Neurofibrillen der Sehzellen ist wohl dieselbe. Einem Stiftchen dort entspräche ein Büschel sehr feiner Fibrillen hier.

Ich habe bereits oben auf die grosse Aehnlichkeit des Stiftchensaumes mit einem Wimpersaume hingewiesen. Die dicht aneinander gelagerten Knöpfchen würden den Basalkörperchen, die Neurofibrillen des Stiftchensaumes den Wimpern des Wimpersaumes, die in die Zelle sich fortsetzenden Neurofibrillen dem inneren Fibrillenconus der Wimperzelle entsprechen. Ich möchte diesbezüglich auf die trefflichen Ausführungen FÜRST's hinweisen, der die sogenannten Haarzellen als Flimmerzellen auffasst, deren einzelne den speciellen Theilen der Flimmerzelle genau entsprechende Theile der veränderten Leistung gemäss modificirt und specifisch differenzirt sind.

Schon bei *Helix*, auf welche allein sich die vorstehende Beschreibung der Stiftchensäume bezieht, zeigt das gewöhnlich flach vorgewölbte, verkehrt kegelförmige Ende der Sehzellen,

¹⁾ Lit.-Verz. 15 VII, 1. c. pag. 19.

das den Stiftchensaum trägt, des öfteren die Tendenz, kuppel- oder zapfenförmig vorzuspringen. (Man vergleiche die Zelle rechts in Fig. 2 mit den Zellen Fig. 3). Auf diese Weise kommt es zu einer Vergrößerung der die Fibrillenbüschel tragenden freien Fläche der Zelle. Was nur gelegentlich und angedeutet bei *Helix* vorkommt, findet sich in weiterer Ausbildung und als Norm im Auge von *Arion* und *Limax*. Hier sieht man das distale Ende der Sehzellen in Form eines mächtigen Kolbens weit über den freien Rand der Pigmentzellen gegen das Augeninnere vorspringen, am Rande des Kolbens, schon bei schwächerer Vergrößerung erkennbar, einen radiär gestreiften Saum. Bei näherer Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung ergibt sich, dass der radiär gestreifte Saum einen Stiftchensaum von ähnlicher Ausbildung [wie bei *Helix* darstellt (Fig. 5, 11¹). Alle Bestandtheile desselben Knöpfchen, Fibrillenbüschel und eine wohlentwickelte Schaltzone in der Zelle sind vorhanden. Nur die Form ist verändert. Sie lässt sich, wie bereits erwähnt, in einfacher Weise auf die bei *Helix* sich vorfindenden Verhältnisse zurückführen, indem das hier gewöhnlich nur leicht vorgewölbte, manchmal kuppel- oder zapfenförmig gegen das Augeninnere vorspringende distale Ende der Sehzellen bei *Arion* zu einem mächtigen, die Fibrillenbüschel tragenden Kolben geworden ist.

Eine Erklärung der physiologischen Bedeutung eines solchen Vorganges ist für die Arthropodenaugen gleichfalls schon von HESSE gegeben worden, und es erübrigt mir nur, dieselbe auf das vorliegende Object anzuwenden. Durch die Oberflächenvergrößerung infolge stärkerer Vorwölbung des die Fibrillenbüschel tragenden freien Endes der Sehzellen findet eine grössere Zahl von Fibrillenbüscheln in dem gleichen Raume der Retina Platz. Durch diese Vermehrung der Zahl der Fibrillenbüschel wieder im Zusammenhange mit ihrer veränderten Stellung senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichts wird eine Vergrößerung der Intensität der Lichtreize erzielt. Während nämlich in dem Falle, wie bei *Helix*, wo das die Fibrillenbüschel tragende Ende der Sehzellen nicht oder nur wenig vorgewölbt ist, jedes Büschel nur von einem Lichtstrahl getroffen wird und dieser Lichtstrahl nur ein Büschel trifft, erregt er bei *Arion* infolge der Stellung der Fibrillenbüschel senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichts eine grössere Anzahl derselben.

¹) Seite 10, Anm. 1.

So wird die Intensität der Lichtreize gesteigert. Dagegen muss die Zahl der empfundenen Qualitäten vermindert werden, da nicht jeder Lichtstrahl mehr gesonderte Fibrillenbüschel erregt. Dieses Moment ist für die Gastropoden nur von untergeordneter Bedeutung, würde übrigens hier auch nur im beschränkten Masse zur Geltung kommen, da die Fibrillenbüschel hier nicht nur auf die Seitentheile der Zellen beschränkt sind wie die Rhabdome der Arthropoden, sondern auch am distalen Ende nicht fehlen.

Die pigmentlosen Zellen haben sich also sowohl durch ihren Uebergang in Nervenfasern, als auch durch ihren feineren Bau als die (Sinneszellen des Auges erwiesen. Für die Pigmentzellen ist ein Zusammenhang mit Nervenfasern nicht nachweisbar, sie sind also keinesfalls als nervöse Zellen aufzufassen. Ihnen kommt einmal die Aufgabe zu, durch ihr Pigment eine allgemeine Ablenkung aller von anderwärts als der Pellucida zu den lichtrecipirenden Elementen einfallenden Strahlen zu bewirken. Denn von einer Isolirung der einzelnen lichtrecipirenden Elemente kann nicht die Rede sein, weil diese sich über der Schicht des Pigments befinden. Es entsteht nun die Frage, ob den Pigmentzellen nicht noch eine andere Bedeutung für das Auge zukommt. Und thatsächlich lassen sich bei näherer Untersuchung ihres feineren Baues Strukturen nachweisen, die uns ermächtigen, ihnen eine solche Bedeutung zuzuschreiben. Ich habe schon eingangs bei der Beschreibung des allgemeinen Aufbaues der Retina erwähnt, dass das basale Ende der Pigmentzellen in eine derbe Faser umgewandelt erscheint, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzt (*stf*, Fig. 8). Schon an nicht depigmentirten Präparaten lässt sich nun feststellen, dass diese Fasern dem Kern immer dicht anliegend an einer Seite um ihn herumbiegen und in der Achse der Zelle weiter nach oben verlaufen (Fig. 8, 9). Die starke Pigmentirung im distalen Theil der Zellen verhindert das weitere Schicksal der Faser zu verfolgen. Hat man aber das Pigment mit JANDER'scher Chromsalpetersäure entfernt, durch welche, wie der Vergleich mit ungebleichtem Material zeigt, die histologische Brauchbarkeit der Präparate nicht wesentlich beeinträchtigt wird, so sieht man, dass die Fasern in anfangs korkzieherartig oder wellig gewundenem, später mehr gestrecktem Verlaufe allmählich an Dicke abnehmend bis zum freien Ende der Zellen verlaufen (*stf*, Fig. 10). Auf Querschnitten (Fig. 6) erscheinen die Fasern als Punkte im

Zellinnern, was ihre achsiale Lage bestätigt. Ich komme auf diesen Punkt noch im Folgenden zurück. Ferner ist bemerkenswerth, dass auf depigmentirten Präparaten auf Längs- und Querschnitten (Fig. 6, 10) das Plasma der Pigmentzellen an der Peripherie stärker geschwärzt erscheint, was auf eine Verdichtung der ektoplastischen Rindenschicht hindeutet. Die erwähnten achsialen Bildungen, in denen das Pigment fehlt, entsprechen wohl den hellen Achsen, die BABUCHIN und CARRIÈRE in dem distal vom Kern gelegenen Theil der Pigmentzellen gefunden haben. Die genannten Forscherschreiben diesen Theilen Lichtempfindlichkeit zu und halten sie für die lichtrecipirenden Elemente des Gastropodenauges. Vor einer solchen Deutung dieser Gebilde bewahrt uns aber, abgesehen von dem Mangel einer Verbindung der zugehörigen Zellen mit Nervenfasern, hauptsächlich die grössere Sicherheit, mit der wir dank den Arbeiten der letzten Jahre und den verbesserten histologischen Methoden die Structurelemente des Nervensystems und der nervösen Organe auseinanderzuhalten imstande sind.

Die faserigen Differenzirungen der Pigmentzellen zeigen nämlich eine unverkennbare Uebereinstimmung mit den Stützelementen des Nervensystems, den Gliafasern. Um dies zu erkennen, ist es nothwendig, einen kurzen Blick auf den Aufbau des Nervensystems zu werfen. Betrachtet man beispielsweise einen Querschnitt durch den Fühler-nerven, von dem ein Sector in Fig. 7 dargestellt ist, so sieht man auf HEIDENHAIN-Präparaten bei demselben Stadium der Differenzirung, bei welchem in der Retina die achsialen Fasern der Pigmentzellen scharf hervortreten, schon mit schwacher Vergrösserung vom Rande gegen die Mitte zu einstrahlende Bündel mit Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzter Fasern von wellenförmigem bis gestrecktem Verlauf in radiärer Anordnung. Auf Längsschnitten stehen die Bündel übereinander, sind also in radiär gestellten Längssepten angeordnet. Die bei schwacher Vergrösserung als Bäumchen, die ihre reich verzweigte Krone nach innen wenden, erscheinenden Bündel lassen bei stärkerer Vergrösserung erkennen, dass es sich nicht um Verzweigung der einzelnen Fasern, sondern um Auseinanderlegung in feinere Fasern handelt, welche nach allen Seiten und auch in die Längsrichtung umbiegend, ein Maschenwerk gröberer und feinerer Fibrillen bilden, in dem die blass gefärbten Achsencylinder (in dem Querschnitt Fig. 7 nicht gezeichnet) liegen. Die geschilderten, die Umhüllung der Achsencylinder bewirkenden Faser-

bündel sind die Gliafasern, die Stützelemente des Nervensystems. Die Fasern gehören Zellen an, deren Kerne in der Peripherie der Nervenstämme liegen. Die Anordnung der Glia-bündel erinnert infolge dessen an die der Ependymzellen im Centralnervensystem der Wirbelthiere. Doch handelt es sich (das Nervensystem der Mollusken ist durch Delamination entstanden) um echte Glia.¹⁾ Anhangsweise sei noch erwähnt, dass sich noch eine andere Art von Kernen im Nerven vorfindet (*hk*, Fig. 7), die allenthalben im Innern zerstreut weder zu Gliafasern in Beziehung stehen, noch Nervenzellen zugehören, sondern zu einer dritten, ihrem Wesen nach noch nicht erforschten Gewebsart gehören, die SCHNEIDER²⁾ als Hüllgewebe bezeichnet.

Näher auf den Aufbau des Nerven einzugehen, liegt nicht im Rahmen dieser Untersuchung. Es genüge, gezeigt zu haben, dass zwischen den achsialen Faserbildungen der Pigmentzellen des Auges und Gliafasern des Nerven im morphologischen und färberischen Verhalten grosse Uebereinstimmung besteht. Für beide ist der wellenförmig gewundene bis gestreckte Verlauf, die im Vergleich zu den nervösen Structuren derbe Beschaffenheit und leichtere Färbbarkeit der Fasern charakteristisch. Dies liefert den Schlüssel für die Erkenntniss der Bedeutung der Fasern der Pigmentzellen. Sie sind als Stützfasern, die Pigmentzellen demnach als Stützzellen des Auges aufzufassen. Dieselbe Aufgabe, die der Glia im Nerven zukommt, d. i. Schutz und Stütze der nervösen Substanz, fällt im Auge den Pigmentzellen zu.

Die Stützzellen der Retina sind zurückführbar auf die indifferenten Epithelzellen der Augeneinstülpung, ihre Faserung auf die Epithelfaserung, die durch die innige Beziehung zur nervösen Substanz eine besonders mächtige Ausbildung gewonnen hat. Die Pigmentzellen wären demnach direct vergleichbar mit dem Ependym, d. i. demjenigen Theil der gleichfalls aus Zellen des äusseren Keimblattes durch besondere Ausbildung der Epithelfaserung hervorgegangenen Stützsubstanz des Nervensystems, der im epithelialen Verband geblieben ist im Gegensatz zur Glia, die unter Verlust desselben in noch nähere Beziehungen zur nervösen Substanz getreten ist. Doch ist auch die Faserung der Glia als eines Derivates des äusseren Keimblattes, wie in letzterer Zeit durch JOSEPH³⁾,

¹⁾ Lit.-Verz. 18, l. c. pag. 29 ff.

²⁾ Lit.-Verz. 27.

³⁾ Lit.-Verz. 18, l. c. pag. 61.

der alle diese Verhältnisse eingehend untersucht hat, gezeigt wurde, phylogenetisch auf die Epithelfaserung zu beziehen, ihr also homolog zu setzen. Daher kann die morphologische und färberische Uebereinstimmung zwischen Ependymfasern der Retina und Gliafasern des Nerven nichts Befremdliches an sich haben.

An dieser Stelle finde noch folgende Bemerkung ihren Platz. In seiner oben erwähnten Abhandlung über die Stützsubstanzen des Nervensystems wendet sich JOSEPH gegen die Angabe STUDNICKA's, dass sich Ependymfasern in innere Faserungen des Zellprotoplasmas fortsetzten und stellt als besonders charakteristisch für die Epithel- und Gliafaser hin, dass sie der Zelle von aussen an- oder aufgelagert erscheinen. Wie ich glaube mehr aus theoretischen Gründen. JOSEPH stellt nämlich Epithel-, Glia- (und auch Bindegewebs-) fasern als apoplasmatische, ektoplasmatische, an den Lebensvorgängen der Zelle minder oder gar nicht mehr beteiligte Producte, die im Zusammenhange damit eine meist periphere Lage haben, den endoplasmatischen faserigen Differenzirungen der Zelle (contractile Fibrille, leitende Fibrille, organischer Radius), welche einen mehr autoplasmatischen Charakter, eine deutliche Betheiligung an den vitalen Processen aufweisen, gegenüber. Ohne an dieser Gegenüberstellung autoplasmatischer und apoplasmatischer faseriger Differenzirungen der Zelle irgendwie Kritik üben zu wollen, muss ich doch gegen allgemeine Folgerungen, die daraus auf die Lage solcher Bildungen gezogen werden könnten, Stellung nehmen, und mit meinem Befunde einer unzweifelhaft im Inneren der Zelle verlaufenden Ependymfaser auf die Seite STUDNICKA's treten.

Auf eine weitere Function der Pigmentzellen als Bildungszellen der Füllmasse des Auges gebe ich, da die bei *Helix* gefundenen Thatsachen zur Begründung einer solchen Auffassung nicht ausreichen, an dieser Stelle nicht ein, sondern komme erst im folgenden Abschnitt bei Besprechung des Auges von *Aporrhais* auf diesen Punkt zurück.

Bezüglich der Pellucida und der Füllmasse des Auges ist nichts Neues zu sagen. Die Pellucida interna, wie die vordere Wand der Augenblase bezeichnet wird, besteht aus breiten, cylindrischen oder cubischen Zellen mit kleinen an der Basalseite gelagerten Kernen und deutlichen Zellmembranen, die auf Eisenhämatoxylinpräparaten im Schnitte als dicke schwarze Linien erscheinen. Sie stösst dicht an die externa (*pe*, Fig. 1), welche sich

vom übrigen Epithel, gegen das ein allmählicher Uebergang stattfindet, nur durch grössere Breite und geringere Höhe ihrer Epithelzellen und den Mangel anderweitiger Zellelemente als Drüsenzellen, Sinneszellen etc. unterscheidet.

Das Innere des Auges wird vollständig von einer structurlosen, stärker lichtbrechenden Masse ausgefüllt, die sich mit Hämatoxylin nur wenig färbt. Sie zeigt ungefähr Kugelform und ist ziemlich scharf abgegrenzt, ist daher nicht als Glaskörper, sondern als bilderzeugende Linse anzusprechen (Z, Fig. 1).

Zum Schlusse dieses Abschnittes will ich versuchen, mich mit den in der Einleitung in Kürze wiedergegebenen Beobachtungen früherer Untersucher auseinanderzusetzen.

Dass den achsialen Faserbildungen, die in den Pigmentzellen vorhanden sind, die hellen Achsen entsprechen dürften, die BABUCHIN und CARRIÈRE in diesen beobachtet haben, habe ich bereits erwähnt. Was weiterhin die eigenthümlichen „Ansätze“, die BABUCHIN beschrieben hat (pinselförmige Gebilde bei *Helix*, federförmige Körper mit granulirtem, cylindrischem Achsentheil und hellem, radiär gestreiften Saume bei *Limax*), betrifft, so ist fast überflüssig zu sagen, dass sie die Stiftchensäume darstellen. Schon HENSEN hat ja diese Bildungen als Stäbchen gedeutet, doch trifft seine Beschreibung (er spricht von cuticularen Röhren mit achsialem Canal, in dem Nervenfädchen aufsteigen) den Sachverhalt minder genau als die treffliche Schilderung BABUCHIN's. Der achsiale Canal ist zweifellos das bei *Arion* (diese Form hat HENSEN untersucht) zu einem vorspringenden Kolben erweiterte distale Ende der Sehzellen. Die „cuticulare“ Natur der Stäbchen erklärt sich aus den Anschauungen der damaligen Zeit, nach denen der Ort der Umsetzung von Lichtreiz in Nervenirregung durch besonderes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet sein sollte.

Die Auffassung, die CARRIÈRE von der Bedeutung der beiden Zellarten hat, ist der meinen gerade entgegengesetzt. Die hellen Achsen der Pigmentzellen werden als lichtrecipirende Theile derselben, die Pigmentzellen daher als Sehzellen gedeutet. Dagegen sollen die pigmentlosen Zellen, die mit der jüngsten Schicht des Glaskörpers in Zusammenhang stehen, die Secretzellen darstellen.

Dieser letztere Irrthum erklärt sich insbesondere daraus, dass die Stäbchenschicht bei ungenügender Färbung, namentlich aber bei schlechter Conservirung infolge Verquellung einheitlich und

dieht an die Linse stossend erscheint, so dass sie für die peripherste Schicht derselben gehalten werden kann.

Was die Stäbchen SIMROTH's sind, hat, wie bereits in der Einleitung erwähnt, schon HILGER gezeigt: entweder die distalen Enden der pigmentlosen Zellen oder Pigmentzellen, aus denen das Pigment durch Druck entfernt wurde.

Wenn endlich HILGER die Stäbchen als Doppelbildungen auffasst, die mit ihrem achsialen Theil (Stäbchenachse) den pigmentlosen Zellen zugehören, während ihr peripherer Theil (Stäbchenmantel) von den Pigmentzellen geliefert wird, so ist er durch das mehrfach erwähnte eigenthümliche Verhalten des freien, den Stiftchensaum tragenden Endes der Sehzellen, das oft zapfen- oder kuppelförmig gegen das Augeninnere vorspringt, getäuscht worden. Dieser Theil, der noch Zelle ist, entspricht seiner Stäbchenachse, das eigentliche Stäbchen, der Stiftchensaum seinem Stäbchenmantel. Die Verbindung desselben mit den Pigmentzellen beruht auf einer falschen Beobachtung.

Die Ursache, warum von den verschiedenen Forschern bald die Pigmentzellen, bald die pigmentlosen Zellen mit Nervenfasern in Verbindung gebracht werden, liegt in den unvollkommenen Untersuchungsmethoden der früheren Zeit. Beide Zellarten ziehen sich basalwärts in Fasern aus, und es ist, wie ich mich selbst überzeugt habe, eine directe Unmöglichkeit, an Hämatoxylin- oder gar an Carminpräparaten zu einer klaren Vorstellung über den Nerven-zusammenhang zu kommen. Wenn ich selbst in der Analyse der Retina um einen Schritt weiter gekommen bin, so verdanke ich das in erster Linie den verbesserten Untersuchungsmethoden der Gegenwart, insbesondere der HEIDENHAIN'schen Färbemethode, die die verschiedenen Structuren mit wünschenswerther Deutlichkeit hervortreten lässt.

Das Auge von *Aporrhais pes-pelecani*.

(Hiezu Fig. 12–16.)

Die Augen von *Aporrhais*, die meines Wissens noch nicht bearbeitet worden sind, wurden deshalb in den Kreis der Untersuchung gezogen, weil mir bei der cursorischen Durchmusterung der Augen einer Reihe mariner Prosobranchierformen ihre Elemente für die Entscheidung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen sehr günstig erschienen. In der That ist es mir bei dieser Form in relativ kurzer Frist gelungen, die Analyse der Retina

durchzuführen, welche nicht nur zu einer Bestätigung meiner an den Pulmonatenaugen gewonnenen Resultate führte, sondern auch Licht über einen Punkt verbreitete, über den ich dort noch im Unklaren geblieben war.

Die Augen von *Aporrhais* liegen als schwarze Punkte schon mit freiem Auge sichtbar auf kleinen Erhebungen an der Aussen-seite der langen Tentakeln. Es sind geschlossene Blasenaugen, welche aber schon im Allgemeinaufbau von dem Typus, wie er bei den Pulmonaten realisiert ist, einigermaßen abweichen. Die Unterschiede beziehen sich auf die Abgrenzung des Auges an der Basalseite, die Beschaffenheit der Pellucida interna und die Ausbildung des lichtbrechenden Apparates.

Die Abgrenzung des Auges gegen das umgebende diffuse Bindegewebe erfolgt hier durch eine structurlose Membran (*gm*, Fig. 12, 14), die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt. Ich will mich jeden Urtheils darüber enthalten, ob diese Bildung bindegewebiger Natur ist, eine Basalschicht darstellt oder vielleicht als eine echte von den Epithelzellen gebildete Basalmembran aufzufassen ist, und deshalb den indifferenten Namen Grenzmembran für sie im Folgenden gebrauchen.

Die Pellucida interna (*pi*, Fig. 12) ist hier als niedriges Plattenepithel ausgebildet; eine im Vergleich zu den Pulmonaten mächtige Bindegewebsschicht trennt sie von der externa.

Die Füllmasse des Auges ist in zwei Theile differenzirt: eine formbeständige, nahezu kugelige Linse von stärkerem Lichtbrechungsvermögen (*l*, Fig. 12) und einen Glaskörper von mehr gallertiger Beschaffenheit (*gl*, Fig. 12), der im Augengrunde am mächtigsten, nach vorn zu, an Höhe abnehmend die Linse becherartig umfasst. Mit Hämatoxylin färbt er sich vollkommen und sehr intensiv blau bis schwarz, während die Linse wie bei *Helix* nur wenig Farbstoff aufnimmt. Gewöhnlich ist überhaupt nur ihr peripherer Theil gefärbt. Wie HILGER es auch für andere Prosobranchierformen, deren Auge Linse und Glaskörper aufweist, angibt, stösst auch hier die Linse dicht an die Pellucida. Bilder, welche im anderen Sinne zu sprechen scheinen und die Linse vorn von einer dünnen Schicht des Glaskörpers überzogen erscheinen lassen, erklären sich durch nicht genau mediane Schnitttrichtung.

Auch im histologischen Aufbau sind bei demselben Grundplan mancherlei Besonderheiten in der Ausbildung vorhanden. Soweit die Retina reicht setzt sich die Wand der Augenblase aus den bekannten zwei Zellelementen, Pigmentzellen und pigment-

losen Zellen, zusammen, von denen die ersteren wieder als Stützzellen, die letzteren als Sinneszellen bezeichnet werden müssen.

Die Sehzellen (*sz*, Fig. 12, 13) sind im allgemeinen kolben- oder birnförmig gestaltet. Ihr Plasma ist von fein granulirter Beschaffenheit, der rundliche, im Basaltheile gelegene Kern zeigt wieder auf hellem Grunde ein deutliches Kernkörperchen und spärliche Chromatinkörnchen. Basalwärts ziehen sich die Zellen in Nervenfasern aus, während ihr schlankes distales Ende sich zu einem in die Füllmasse des Auges vorspringenden Kolben (*st*, Fig. 12, 13) erweitert, dessen Plasma dieselbe feingranulirte Beschaffenheit zeigt wie das der Zellen. Diese kolbenförmigen Fortsätze stellen die recipirenden Endorgane, die Stäbchen dar. Bei näherer Untersuchung dieser Gebilde sieht man nämlich auf HEIDENHAIN-Präparaten zahlreiche feine Fibrillen geschwärzt, die bis zum distalen Ende des Kolbens verlaufen, wo sie ohne besondere Endigung aufhören. Ein Verfolgen der einzelnen Fibrillen in die Zelle war auch hier infolge der intensiven Schwärzung des dünnen Distaltheiles derselben (wahrscheinlich infolge der dichten Aneinanderlagerung der Fibrillen) nicht möglich. Basalwärts verlieren sie sich in den Granulationen des Zellprotoplasmas. Ich halte diese Fibrillen für Neurofibrillen, ihr Vorhandensein bestätigt die nervöse Natur der pigmentlosen Zellen. Eine Achsialfibrille mit besonderer knopfförmiger Endigung, wie sie HESSE beispielsweise in den der Form nach ganz ähnlichen Stäbchen von *Lima* nachgewiesen hat, konnte ich niemals feststellen. Dagegen war die erwähnte Structur auf allen Schnitten, sofern sie genügende Dünne besaßen ($3-4\mu$), vorhanden.

Die Pigmentzellen sind langgestreckte, schlanke Zellen von verkehrt kegelförmiger Gestalt (Fig. 12—14). Die Spitze des Kegels ist gegen die Grenzmembran, die Basis gegen das Augeninnere gerichtet. Ungefähr im ersten Drittel der Zellen eine leichte Anschwellung hervorruhend, liegt der kleine ovale Kern, der sich infolge seines Reichthums an Chromatin mit Hämatoxylin intensiv durchfärbt. Unterhalb des Kernes sind die Zellen fadenartig dünn, erweitern sich aber wieder und setzen sich kegelförmig an die Grenzmembran an. In den freien Theil der Zelle sind braune Pigmentkörnchen gelagert, die am distalen Ende am dichtesten, in diffuser Vertheilung bis zum Kerne reichen. Schon auf Schnitten, die mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt sind, fällt manchmal eine Anordnung der Pigmentkörnchen in Längsreihen auf. Auf HEIDENHAIN-Präparaten erkennt man, wodurch diese bedingt ist. Man sieht

nämlich die Zellen der ganzen Länge nach durchzogen von starren schwarzen Fasern von gestrecktem Verlaufe (*stf*, Fig. 14); gegen den Kern zu convergirend vereinigen sie sich unterhalb desselben zu einer einzigen dicken Faser, die sich aber basalwärts wieder in einen Kegel dünnerer Fasern aufsplittert, mit dem die Zelle der Grenzmembran aufsitzt. In ähnlicher, wenn auch schwächerer Ausbildung sieht man solche Fasern sehr schön in den gleichfalls verkehrt-kegelförmigen Zellen des äusseren Epithels (Fig. 15) und auch mit der Glia im Nerven zeigen diese Fasern wie bei *Helix* morphologische und färberische Uebereinstimmung. Berechtigt uns schon dies wieder, die Fasern für Stützfaseren, die Pigmentzellen für Stützzellen zu erklären, so erhält diese Auffassung eine wesentliche Stütze dadurch, dass hier infolge der relativ mächtigen Ausbildung der Nervenschicht des Auges die functionellen Beziehungen der Stützfaseren zur nervösen Substanz im Bilde sehr klar hervortreten.

In der Retina der Pulmonaten reichen Sehzellen und Pigmentzellen bis zur Basalschicht herab. Die Nervenschicht des Auges ist nur von geringer Mächtigkeit, indem die zarten Fasern, in die die Sehzellen sich ausziehen, einzeln bis zum Augengrunde verlaufen und erst dort zu einem einheitlichen Strang vereinigt, die Basalschicht durchbrechen. Bei *Aporrhais* aber reichen die Körper der Sehzellen nicht bis zur Grenzmembran herab; denn die Nervenfasern, in die die Sehzellen sich ausziehen, vereinigen sich schon in der Retina zu mächtigen Bündeln, die innerhalb der Grenzmembran zur Eintrittsstelle des Sehnerven ziehen. Durch diese intraepithelialen Nervenbündel (*nf*, Fig. 15) werden die kegelförmigen Basaltheile der Pigmentzellen auseinandergedrängt und zu natürlichen Gruppen vereinigt, deren Fasern nicht direct auf dem kürzesten Weg zur Grenzmembran ziehen, sondern basalwärts auseinanderweichend und sich den Bündeln dicht anschmiegend ähnliche faserige Hüllen um dieselben bilden wie die feineren und gröberen Verzweigungen der Gliafasern im Nerven um die Achsencylinder und Bündel von Achsencyclindern. (Man vergleiche Fig. 15 mit Fig. 7.) Dabei scheint Verzweigung des basalen Theiles, Bildung von Fortsätzen stattzuhaben, deren Fasern theilweise circulär um die Bündel verlaufend, den Schluss der Scheide nach oben hin vermitteln (bei * Fig. 15). Anders lassen sich die erwähnten, in Fig. 15 bei * dargestellten Fasern nicht erklären, da eine Verwechslung etwa mit längsgetroffenen, den Bündeln zustrebenden Nervenfasern wegen der derben Beschaffenheit und intensiven Schwärzung der

fraglichen Fibrillen ausgeschlossen erscheint. Wir hätten also ein Uebergangsstadium von Ependymzellen zur Glia vor uns, denn Verzweigung und reichliche Fortsatzbildung des Basaltheiles wäre ja nach den Ausführungen JOSEPH's als erster Schritt zur Entstehung der Neuroglia aus Ependym zu betrachten. Jedenfalls aber ist die Gesamtanordnung der Fasern der Pigmentzellen im Auge von *Aporrhais* eine derartige, dass die Auffassung dieser als Stützzellen der Retina eine wesentliche Stütze erhält.

Wie ich schon bei Besprechung des Pulmonatenauges andeutete, ist die Bedeutung der Pigmentzellen für das Auge mit der Stützfunction keineswegs erschöpft, sondern es kommt ihnen noch eine andere wichtige Aufgabe zu. Von den distalen Enden der Pigmentzellen sieht man nämlich Fäden ausgehen, die sich färberisch wie der Glaskörper verhalten und sich ohne scharfe Grenze in die Masse desselben fortsetzen (Fig. 12, 13). Der Glaskörper ist gewissermassen in Zipfel ausgezogen, die zwischen den Stäbchen verlaufend in die Pigmentzellen übergehen. Es besteht also noch beim ausgebildeten Thiere eine Verbindung zwischen Pigmentzellen und Füllmasse des Auges, welche uns über die Herkunft der letzteren Aufschluss gibt. Ich halte auf Grund dieses Zusammenhanges die Pigmentzellen für die Bildungszellen der Füllmasse, diese für eine (secretartige) Abscheidung jener, die nicht nur durch dünne Zipfel, sondern ihrer ganzen Ausdehnung nach mit den Pigmentzellen in Verbindung stehen würde, wenn nicht die in die Füllmasse hineingewachsenen plasmatischen Fortsätze der Sehzellen, den Stäbchen durch ihre Breitenentfaltung dies verhindern würden. Näheres über die Beschaffenheit der Füllmasse folgt bei Darstellung des *Haliotis*auges.

Auch bei *Helix* sah ich zipfelartige Fortsätze der Linse zwischen den Stäbchen (Fig. 8). Meine Vermuthung, dass diese die abgerissenen Enden einer Verbindung mit den Pigmentzellen darstellten, also auf eine genetische Beziehung zu denselben hindeuteten, erhielt durch die geschilderten Befunde an *Aporrhais* ihr volle Bestätigung.

Das Auge von *Haliotis tuberculata*.

(Hiezu Fig. 17—21.)

Bei der histologischen Einförmigkeit der Gastropodenaugen war es von vornherein wahrscheinlich, dass die Structurelemente des geschlossenen Auges in denselben Beziehungen auch bei den

offenen Augen wiederkehren würden. Nichtsdestoweniger war, um vollständig sicher zu gehen, die Untersuchung wenigstens einer offenen Augenform geboten. Dass ich hiezu gerade das Auge von *Haliotis* gewählt habe, das durch die Länge und geringe Breite seiner Elemente ein sehr ungünstiges Untersuchungsobject darstellt, hat seinen Grund darin, dass *Haliotis* diejenige unter den Gastropodenformen gewesen ist, an der PATTEN seine Anschauungen entwickelt hat.

Die Augen von *Haliotis* sind sack- oder becherförmige Einstülpungen des äusseren Epithels, die unterhalb der langen, pfriemenförmigen Tentakeln auf besonderen Augenträgern liegen. Der Sehnerv stellt hier keinen einheitlichen Strang dar, sondern ist in mehrere Aeste aufgelöst, welche einzeln an das Auge herantreten und in die Retina übergehen. Das Augeninnere ist von einer gallertigen Masse, dem Glaskörper, ausgefüllt, welcher in Form eines Pfropfes aus der verengerten Oeffnung des Augenbeckers vorspringt. Eine besonders differenzirte Linse, wie sie PATTEN als Fortsetzung der Körpercuticula zeichnet, konnte ich nicht feststellen.

Von den beiden Zellarten der Retina sind die pigmentlosen Zellen (*sz*, Fig. 17) wieder als Sinneszellen gekennzeichnet, indem sie sich basalwärts in eine Nervenfaser ausziehen, distal in einen gegen die Füllmasse des Auges vorspringenden Fortsatz von cylindrischer Gestalt, ein kurzes Stäbchen (*st*, Fig. 21) fortsetzen. Es sind langgestreckte schlanke Zellen, die nur basal, wo der ovale bis rundliche Kern (*szk*, Fig. 19) eingelagert ist, etwas verbreitert erscheinen. Ueber den feineren Bau der Sehzellen kann ich nichts mit voller Sicherheit aussagen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass, wie auch PATTEN angibt, eine Achsialfibrille in ihnen vorhanden ist. Wenigstens glaubte ich in vielen Fällen eine solche im Stäbchen verlaufen zu sehen (*nfi*, Fig. 21), ohne jedoch ihren Bestand zweifellos darthun zu können.

Das basale Ende der Pigmentzellen ist zu einer langen mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwärzenden Faser (Bacillus PATTEN's) (*stf*, Fig. 19) umgewandelt. Ihr schlanker Kern (*stk*, Fig. 17) liegt eine leichte Anschwellung bedingend in der Hälfte oder im zweiten Drittel der Zellen. Eine helle Achse im pigmentirten Theile der Zellen, wie sie von CARRIÈRE angegeben, von PATTEN wieder in Abrede gestellt wird, habe ich mit grösster Deutlichkeit und in constanter Wiederkehr an isolirten mit Carmin gefärbten Zellen gesehen (Fig. 18). An Eisenhämatoxylinpräparaten entspricht

ihnen eine in der Achse verlaufende geschwärzte Faser (*stf*, Fig. 19, 20). Die Verhältnisse liegen also so wie bei *Helix*. Das basale Ende ist ganz in eine Stützfaser umgewandelt, die sich um den Kern herumbiegend auch oberhalb desselben in distalen Zelltheil in der Achse der Zelle fortsetzt. Die Pigmentzellen sind also auch hier als Stützzellen in Anspruch zu nehmen.

Vom distalen Ende der Pigmentzellen entspringen Büschel wellig gewundener, sehr feiner Fäden (Fig. 20), die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und continuirlich in die gleichfalls schwarz gefärbte Füllmasse des Auges übergehen. Durch diese Verbindungen erweist sich der Glaskörper auch hier wie bei *Aporrhais* als ein Product der Pigmentzellen. Auch zur Erkenntniss der Structur desselben ist *Halotis* ein günstiges Untersuchungsobject. Eisenhämatoxylinpräparate von genügend geringer Schnittdicke lassen nämlich erkennen, dass die von den Pigmentzellen entspringenden Faserbüschel nichts anderes sind als Auffaserungen der über das Ende der Pigmentzellen hinaus gewachsenen Stützfasern (Fig. 20). Der Glaskörper besteht also aus zwei Theilen: einer homogenen, gallertigen, wahrscheinlich als Secret von den Pigmentzellen ausgeschiedenen Grundsubstanz und einem faserigen Stützgerüst, das die Fortsetzung des Stützgerüsts der Pigmentzellen ist. Wahrscheinlich ist der Bau der Füllmasse auch bei *Aporrhais* der gleiche, entzieht sich aber infolge der geringen Breite der Verbindungen mit den Pigmentzellen der Beobachtung.

Endlich muss ich auch noch einer dritten Art von Zellen Erwähnung thun, die nicht nur in der Retina von *Halotis*, sondern auch von *Helix*, *Arion* etc. ganz allgemein vorhanden sind. Zwischen den Epithelzellen finden sich nämlich bald grössere, bald kleinere Ansammlungen von Pigment, das weder aus den Pigmentzellen ausgetreten sein — dagegen spricht die Grösse der Pigmentballen — noch — dagegen wieder spricht das constante Vorkommen bei verschiedenen Conservirungs- und Färbemethoden — als Kunstproduct (Niederschläge) aufgefasst werden kann. Gelegentlich konnte ich auch einen dazu gehörigen Kern beobachten (*wz*, Fig. 19). Wahrscheinlich handelt es sich um mesodermale Zellen, die aus dem Bindegewebe in das Epithel eingewandert sind, also Wanderzellen, die auch in anderen Organen bei Gastropoden häufig vorkommen und vielleicht von nutritiver Bedeutung sind.

Aus den vorstehenden Ausführungen ist ersichtlich, dass der Aufbau des *Haliotis*auges principiell mit dem der geschlossenen Augen übereinstimmt. Sehen wir nun nach, inwieweit den Angaben PATTEN's Giltigkeit zukommt! Was zunächst die nervöse Natur beider Zellarten anbetrifft, so sind auch hier nur die pigmentlosen Zellen als Sinneszellen ausgebildet. Dagegen ist für die Pigmentzellen nichts nachweisbar, was für ihre nervöse Natur sprechen würde. Denn die Nervenfasern, die nach PATTEN zwischen den Zellen aufsteigend die cuticularen Stäbchen von Pigment- und pigmentlosen Zellen mit einem Nervenendnetz (Retinidium) umspinnen sollen, sind ebensowenig vorhanden als die Stäbchen der Pigmentzellen, und es kann nach den Abbildungen PATTEN's und seiner Beschreibung der Retinidien keinem Zweifel unterliegen, dass diese nichts anderes sind als die Büschel feiner Fäden, die von den Pigmentzellen entspringend continuirlich in den Glaskörper übergehen. Nervöser Natur sind diese gewiss nicht, wohl aber deuten sie wie die fädigen Verbindungen bei *Aporrhais*, denen sie entsprechen, auf eine genetische Beziehung des Glaskörpers zu den Pigmentzellen. Zu Gunsten dieser Annahme, dass die Retinidien die von den Pigmentzellen ausgehenden Fadenbüschel sind, spricht auch PATTEN's eigene Angabe, dass zwischen retinidial und corneal cuticula eine scharfe Grenze nicht existire. Einen zweiten distal gelegenen Kern habe ich nicht gefunden, noch sonstige Spuren einer Zweitheiligkeit. Die Zweikernigkeit erklärt sich ja aus der Anschauung der damaligen Zeit, derzufolge eine Neurofibrille im Innern einer Zelle nur durch Verschmelzung zweier Zellen, zwischen denen die Neurofibrille ursprünglich aufstieg, erklärt werden konnte. Mithin bestehen die PATTEN'schen Angaben, deren Unrichtigkeit für andere Thiergruppen schon von HESSE nachgewiesen worden ist, auch für *Haliotis*, also die Gastropoden nicht zurecht.

Resumé.

Im Folgenden fasse ich die Ergebnisse meiner Untersuchung nochmals in Kürze zusammen, wobei ich keinen Anstand nehme, meine nur an wenigen Formen gewonnenen Resultate zu verallgemeinern und auf die Kopfaugen aller Prosobranchier, Pulmonaten und Opisthobranchier zu übertragen, da ich, sowohl auf Grund der Literatur, als auch eigener, wenn auch nur cur-

sorischer Untersuchungen die Ueberzeugung gewonnen habe, dass der Aufbau im Principe hier überall der gleiche ist.

1. Von den beiden Zellarten, die bei den angeführten Gastropoden constant die Retina zusammensetzen, kommt nur den pigmentlosen Zellen die Bedeutung von Sinneszellen zu. Diese erweisen ihre nervöse Natur dadurch, dass sie sich am Basalende in eine Nervenfaser ausziehen, distal aber zu einem verschieden gestalteten in die Füllmasse des Auges vorspringenden Stäbchen erweitert sind, auf das die Fibrillen (Neurofibrillen) des Zelleibes kontinuierlich übergehen. Die distalen Fortsätze, die Stäbchen, beziehungsweise die letzten Endigungen der Neurofibrillen in ihnen sind als die lichtrezipierenden Elemente der Zellen anzusehen. Die Stäbchen kommen in verschiedenster Ausbildung als Stiftchensäume, echte kolbige oder cylindrische Stäbchen mit vielen oder einer Achsialfibrille vor.

2. Die Pigmentzellen zeigen eine viel derbere, morphologisch und färberisch der Epithel- und Gliafaserung nahestehende Faserung, die in ähnliche Beziehungen zur nervösen Substanz tritt wie die Glia im Nerven. Sie sind daher als Stützzellen (Ependym) des Auges aufzufassen.

3. Die Füllmasse des Auges, gleichviel, ob sie nur als gallertiger Glaskörper (*Haliothis*) oder als formbeständige Linse (*Helix*) vorhanden oder in Linse und Glaskörper differenzirt ist (*Aporrhais*), ist ein (secretartiges) Product der Pigmentzellen, mit denen sie zeitlebens in Verbindung steht.

Zum Schlusse noch eine kurze physiologische Bemerkung über die Art des Sehens bei den Gastropoden. HATSCHKE hat in seinem Lehrbuch der Zoologie den Typus der concav-musivischen Augen als möglicher bildseher Augen aufgestellt. Die optische Isolirung käme bei dieser Art Augen wie bei allen musivischen durch zwei Momente zustande, einmal dadurch, dass die lichtrezipierenden Elemente sich in der Tiefe von Pigmentröhren befinden, durch die alle nicht in der Achse einfallenden Strahlen abgeblendet werden, dann durch die divergirende Anordnung der einzelnen Pigmentröhren. Dieser Typus der concav-musivischen Augen sollte nun in den einfachsten Gastropodenaugen (*Patella*) realisirt

sein. Mit dem Auftreten stufenweise immer vollkommener werdender lichtbrechender Apparate (Glaskörper, Linse), durch die nun die optische Isolirung erfolgte und die Leistung des Pigments allmählich in den Hintergrund gedrängt wurde, hätten sich diese concav-musivischen Augen allmählich zu Cameraaugen umgewandelt. Diese Annahme war selbstverständlich nur unter der Voraussetzung gemacht, dass die hellen Achsen der Pigmentzellen sich bei einer Neuuntersuchung der Gastropodenaugen wirklich als die lichtrecipirenden Elemente erweisen würden. Da sich aber erwiesen hat, dass die lichtrecipirenden Elemente in distalen Fortsätzen der pigmentlosen Zellen zu suchen sind, die gar nicht durch Pigment isolirt werden — auch bei *Patella* sind als Stäbchen (und zwar Stiftchensäume, *sti*, Fig. 22) distale, von Pigment nicht isolirte Fortsätze der pigmentlosen Zellen ausgebildet — muss man annehmen, dass das Gastropodenaugen in seiner einfachsten Form ohne lichtbrechende Apparate (*Patella*)¹⁾ nicht als bildsehendes, concav-musivisches Auge, sondern nur als (blos hell und dunkel unterscheidendes) Richtungsauge gegeben war. Aus diesen Anfängen hätte sich dann durch Ausbildung lichtbrechender Apparate ein bildsehendes, und zwar ein Cameraauge entwickelt. Im übrigen ist ja bekannt, auf welcher niedrigen Stufe das Gesicht bei den Schnecken steht, so dass wahrscheinlich auch die des lichtbrechenden Apparates nicht entbehrenden Augen nicht mehr leisten als die Unterscheidung von Hell und Dunkel. Dem Pigment kann, wie bereits erwähnt, nicht die Rolle einer Isolirung der einzelnen lichtrecipirenden Elemente zuerkannt werden, sondern nur die, in seiner Gesamtheit eine Allgemeinabblendung aller von anderwärts als der Cornea einfallenden Strahlen zu bewirken.

Wien, im April 1902.

Nachtrag.

In letzter Stunde erhalte ich Einsicht in den Vortrag von HESSE (Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1902) „Ueber die Retina des Gastropodenauges“. Ich kann den Ausführungen des trefflichen Augenforschers nicht in allen Punkten beipflichten. Die Stützfasern in den Pigmentzellen sind theilweise (Pulmonaten) von

¹⁾ Die in der Einleitung angedeutete Möglichkeit, dass das Auge von *Patella* einen (schwach ausgebildeten lichtbrechenden) Apparat besäße, würde an der Richtigkeit dieser Betrachtung nichts ändern.

ihm übersehen, theilweise (Prosobranchien) missdeutet worden. Denn die den Pigmentzellen (die darum Sinneszellen sein sollen) bei *Patella* aufsitzenden „Neurofibrillenpinsel“ sind nach meiner Kenntniss der Verhältnisse wohl nur die Auffaserungen der achsialen Stützfaser der Pigmentzellen, welche andererseits das Stützgerüst des Glaskörpers bilden, während ihm die den pigmentlosen Zellen zugehörigen kurzen Stäbchen entgangen sind. Ein genaueres Eingehen auf diese Verhältnisse ist nicht möglich, da unseren Untersuchungen verschiedene Objecte zugrunde lagen.

Literatur-Verzeichnis.

1. APÄTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitth. aus der zool. Station Neapel, Bd. XII. 1897.
2. BÄCKER, Zur Kenntnis der Gastropodenaugen. Vorläufige Mittheilung. Zoologischer Anzeiger, Bd. XXV. 1902.
3. BABUCHIN, Ueber den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. Sitzungsber. der math.-naturw. Cl. der k. Akad. der Wiss., Bd. LII, Abth. I. Wien 1866.
4. R. BERGH, *Phidiana linceus* og *Ismaila monstrosa*. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhaven, 1866, Nr. 7—9, pag. 110, Anm.
5. BLAINVILLE, De l'organisation des Animaux ou Principes d'anatomie comparée. Tom. I. Paris 1822.
6. BRAUN, Mittheilung, dass bei *Patella* sp. aus dem Mittelmeer die Augen in Form von offenen Augenbechern vorkommen. Tageblatt der 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Baden-Baden, 1879.
7. CARRIÈRE, Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I. Die Regeneration bei den Pulmonaten. Würzburg 1880.
8. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
9. FLEMMING, Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Mollusken. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. VI, 1870.
10. FLEMMING, Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXII, 1872.
11. FRAISSE, Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXXV, 1881.
12. FÜRST, Haarzellen und Flimmerzellen. Anatomischer Anzeiger, Bd. XVIII. 1900.
13. HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie. 1. Lieferung. Jena 1888.
14. HENSEN, Ueber das Auge einiger Cephalophoren. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XV. 1865.
- 14a. HENSEN, Ueber den Bau des Schnecken Auges und die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. II. 1866.
15. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.
V. Die Augen der polychaeten Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXV. 1899.
VI. Die Augen einiger Mollusken. Ebenda, Bd. LXVIII. 1900.
VII. Von den Arthropodenaugen. Ebenda, Bd. LXX. 1901.
16. HILGER, Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges. Nebst einer Nachschrift von O. BÜTSCHLI. Morphologisches Jahrbuch, Bd. X. 1885.

17. JANDER, Chromsalpetersäure als Pigment zerstörendes Mittel. Zeitschrift f. wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. XV. 1898.
18. JOSEPH, Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arb. aus den zool. Inst. der Universität Wien, Tom. XIII. Heft 3. 1902.
19. KEFERSTEIN, Ueber den feineren Bau der Augen der Lungenschnecken. Nachrichten der k. Gesellschaft der Wissenschaften, Göttingen, 1864. Nr. 11.
20. KROHN, Ueber das Auge der lebendig gebährenden Sumpfschnecke. Archiv f. Anatomie und Physiologie (MÜLLER's Archiv), Jahrgang 1837.
21. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
22. LEYDIG, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. I. 1865.
23. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel, Bd. VI. 1886.
24. C. RABL, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. IX. 1875.
25. C. RABL, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb., Bd. V. 1879.
26. SAMASSA, Ueber die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia*. Zoologische Jahrbücher, Abth. für Anat. u. Ont. Bd. VII. 1894.
27. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. Jena 1902.
28. SIMROTH, Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXVI. 1876.
29. SIMROTH, Mollusken in BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreiches. Bd. III. 1899.
30. SWAMMERDAMM, Bibel der Natur. Leipzig 1752.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen sind sämmtlich mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat von C. ZEISS bei Projection auf die Höhe eines Zeichentisches 5 Cm. über dem Objectisch und, sofern nichts anderes bemerkt ist, mit LEITZ, hom. Oel-Immersion $\frac{1}{12}$ Oc. II. 170 Mm. Tubuslänge entworfen.

Buchstabenerklärung.

<i>bg k</i> Bindegewebskerne,	<i>k</i> Kittleisten,	<i>sti</i> Stiftchensaum,
<i>bs</i> Basalschicht,	<i>l</i> Linse,	<i>stf</i> Stützfaser,
<i>c</i> Cuticula,	<i>nf</i> Nervenfasern,	<i>stk</i> Stützzellenkerne,
<i>dz</i> Drüsenzelle,	<i>nfi</i> Neurofibrille,	<i>stz</i> Stützzellen,
<i>gl</i> Glaskörper,	<i>no</i> Sehnerv,	<i>sz</i> Sehzellen,
<i>gm</i> Grenzmembran,	<i>pe</i> <i>Pellucida externa</i> ,	<i>szk</i> Sehzellenkerne,
<i>gz</i> Gliazellen,	<i>pi</i> <i>Pellucida interna</i> ,	<i>wz</i> Wanderzellen.
<i>hk</i> Hüllgewebskerne,	<i>st</i> Stäbchen,	

Tafel I.

Fig. 1—4, 6—10 beziehen sich auf *Helix*, Fig. 5 auf *Arion*, Fig. 11 auf *Limac*, Fig. 12—16 auf *Aporrhais*.

Fig. 1. Medianschnitt durch das Auge von *Helix pomatia*. Sublimat-Kochsalzlösung. APATHY's Hämatein I. A.-Eosin. LEITZ, Obj. 5, Oc. IV, 170 Mm. Tubuslänge.

Fig. 2 und 3. Längsschnitte durch die Stäbchen von *Helix pomatia*. ERIK MÜLLER's Conservirung, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Retina von *Helix pomatia*. Sublimat-Kochsalzlösung, APÁTHY's Hämätein I. A.-Orange G.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Stäbchen von *Arion empiricorum*. Sublimat-Kochsalzlösung, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G., LEITZ, hom. Oel-Immersion $\frac{1}{12}$, Oc. IV, 170 Mm. Tubuslänge.

Fig. 6. Querschnitt durch die entpigmentierte Retina von *Helix pomatia* ungefähr in der Höhe des Pfeils in Fig. 10 geführt. PERENYI'sche Flüssigkeit, JANDER's Chromsalpetersäure, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 7. Sector eines Querschnittes durch den Fühlernerven von *Helix pomatia*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G., LEITZ, hom. Oel-Immersion $\frac{1}{12}$, Oc. 0, 170 Mm. Tubuslänge. (Es sind nur die Gliazellen dargestellt, die Achseneylinder wurden weggelassen.)

Fig. 8—9. Längsschnitte durch die Retina von *Helix pomatia*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

* Fig. 10. Längsschnitt durch die entpigmentierte Retina von *Helix pomatia*. Sublimat-Kochsalzlösung, JANDER's Chromsalpetersäure, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 11. Meridinalschnitt des Auges von *Limax*, 450mal vergrössert. Nach BABUCHIN verändert.

Fig. 12. Medianschnitt durch das Auge von *Aporrhais pes-pelecani*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G., LEITZ, Obj. 5, Oc. II, 170 Mm. Tubuslänge.

Fig. 13. Eine Sehzelle und zwei Stützzellen aus der Retina von *Aporrhais pes-pelecani*. PERENYI'sche Flüssigkeit, APÁTHY's Hämätein I. A.-Orange G.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Retina von *Aporrhais pes-pelecani*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin-HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 15. Längsschnitt durch das Epithel des Fühlers von *Aporrhais pes-pelecani*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 16. Querschnitt durch die Stäbchen von *Aporrhais pes-pelecani*. PERENYI'sche Flüssigkeit, APÁTHY's Hämätein I. A.-Eosin.

Tafel II.

Fig. 17—21 beziehen sich auf *Haliotis tuberculata*, Fig. 22 auf *Patella coerulea*.

Fig. 17. Medianschnitt durch das Auge von *Haliotis tuberculata*. PERENYI'sche Flüssigkeit, DELAFIELD's Hämatoxylin-Orange G., LEITZ Obj. 3, Oc. IV, 190 Mm. Tubuslänge.

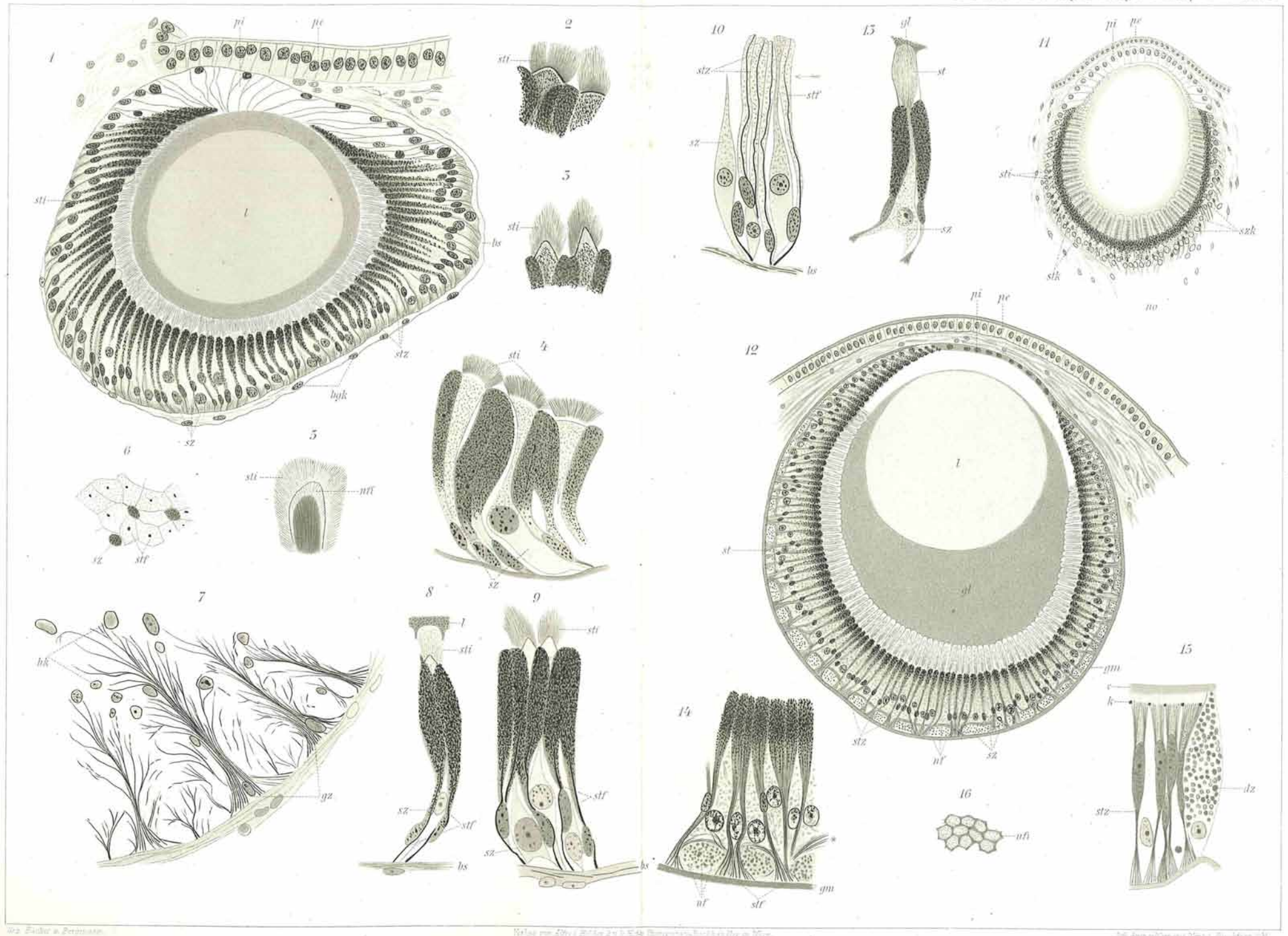
Fig. 18. Isolierte Pigmentzelle aus der Retina von *Haliotis tuberculata* mit Carmin gefärbt.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Retina von *Haliotis tuberculata*. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin, HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 20. Distale Enden der Pigmentzellen der Retina von *Haliotis tuberculata* mit dem von ihnen ausgehenden Stützgerüst des Glaskörpers. PERENYI'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G. (Die mittelste der Zellen zeigt deutlich die Aufsplitterung der achsialen Stützfasern im Glaskörper.)

Fig. 21. Stäbchen von *Haliotis tuberculata*. ERIK MÜLLER's Conservirung, Hämatoxylin HEIDENHAIN-Orange G.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Retina von *Patella coerulea*. ERIK MÜLLER's Conservirung, APÁTHY's Hämätein I. A.-Orange G.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Bäcker Robert

Artikel/Article: [Die Augen einiger Gastropoden. Eine histologische Untersuchung. 259-290](#)