Ueber die Nebenretina einiger Pulmonaten.

Von

C. Heidermanns, Bonn (Zool. Institut).

Mit 5 Abbildungen im Text.

Der Gesichtssinn der Pulmonaten ist trotz verhältnismäßig hoher anatomischer Organisationsstufe ihres Auges nur schwach ausgebildet. Die Möglichkeit des Zustandekommens eines richtigen Bildsehens kann mit Recht verneint werden. Die Ursache hierfür darf neben vielem anderem vor allem in der außerordentlich geringen Zahl der lichtempfindlichen Stäbchenzellen gesucht werden. Ihre Zahl dürfte bei *Limax cinereoniger* 1000 bei weitem nicht erreichen. Eine Akkommodation, die erst ein wirkliches Bildsehen ermöglicht, ist bisher nicht nachgewiesen. Die Kleinheit des Auges von *L. cinereoniger*, einer der größten Formen mit den bestentwickelten Augen, wird erst dann klar, wenn man ein solches Auge aus dem Fühler herauspräpariert. Es besitzt nur einen Bruchteil der Größe, die man ihm nach äußerem Anblick im Fühler zuzuschreiben geneigt ist. Anpassung des Auges an verschiedene Lichtintensitäten ist nach Untersuchungen von Smith und Eisenmann nicht möglich, da Pigmentwanderung wie etwa im Cephalopodenauge innerhalb der Retina durch Versuche nicht nachgewiesen werden konnte. Bei Formen, bei denen eine Linse vorkommt, besitzt diese eine kugelförmige Gestalt, eine Form, die für ein Lufttier eine naturgetreue Abbildung schwerlich liefern kann. Man wird in ihr eine Einrichtung sehen dürfen, die lediglich der Verstärkung der Lichtintensität an bestimmten Stellen der Retina dient, ohne eine genaue Abbildung der Lichtquelle zu geben. Sie dürfte namentlich bei schwachen Lichtintensitäten die Reaktions-

fähigkeit der Sehzellen erhöhen oder überhaupt erst ermöglichen. Vielen Pulmonaten fehlt aber eine Linse überhaupt. Man kann ihnen nach dem Bau ihrer Augen nur ein Richtungssehen zuschreiben. Die Stylomatophoren, bei denen das Auge auf der Spitze des Augenfühlers sitzt, sind durch die außerordentliche Beweglichkeit des Fühlers in der Lage, ihr Auge schnell nach allen Seiten zu wenden und sich so über die Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren. Als Feuchtlufttiere suchen sie dunkle oder schattige Lebensräume auf, die sie vor direkter Sonnenbestrahlung und bewegter Luft und damit vor Austrocknung schützen.

Der Bau des Auges von *Limax maximus* ist nach den Untersuchungen von A. Henchman, G. Smith und R. Hesse hinreichend bekannt. Von einer membranartigen, kugeligen Hülle eingeschlossen, liegt im unteren Teil das Sehepithel, durchsetzt von Pigmentzellen, die gleichzeitig Stützfunktion ausüben. Die von den Sehzellen abgehenden Nervenfasern laufen in besonderer Schicht unter dem Epithel her und gehen annähernd am tiefsten Punkte als Sehnerv ab. Der obere Teil des Auges wird von einem durchsichtigen Epithel gebildet, das nach Wirbeltieranalogie Cornea genannt wird. Die Längsachsen all dieser Zellen sind fast genau auf den Mittelpunkt der Augenkapsel gerichtet. Durch die lichten Zellen der Cornea fällt wie durch ein rundes Fenster das Licht in das Innere des Auges. Die Cornea nimmt etwa 120—130 Bogengrade des durch sie median hindurchgelegten Kreises ein, liefert also ein ziemlich großes Gesichtsfeld. Innerhalb des die Kapsel allseitig umgebenden Epithels befindet sich eine Augenflüssigkeit, die ihrerseits wiederum eine kugelige, stark lichtbrechende Linse umgibt. Auf dem Breitekreise, auf dem das pigmentierte Sehepithel aufhört, ist dieses irisartig etwas gegen das Innere vorgeschoben, wodurch eine stärkere Abblendung des Auges erreicht wird. Die Lage der Linse im Innern der Augenkapsel ist ungewiß. Es bestände die Möglichkeit, daß sie dicht der Cornea angelagert, aber der vorspringende irisartige Pigmentring läßt eine zentralere Lage wahrscheinlich sein.

Das durchsichtige Corneaepithel besitzt die Eigentümlichkeit, daß seine Zellen regional verschiedene Höhen besitzen. Die Kerne dieser Zellen liegen alle am äußersten distalen Ende.

Das Limaxauge kann so orientiert werden, daß man im eingezogenen Zustande die Seite, die dem Sehnerven zugewandt

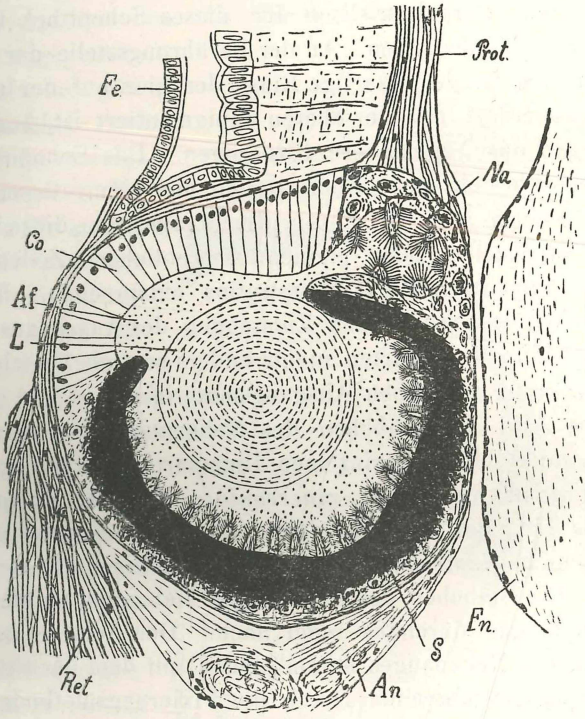

Abb. 1.

Limax flavus, Auge, median, mit Nebenauge. Af Augenflüssigkeit. An Augennerv. Co Cornea. Fe Fühlerepithel. Fn Fühlernerv. L Linsen. Na Nebenauge. Prot. Protraktor. Ret. Retraktor. S Sehepithel des Hauptauges.

ist, als Innenseite, die, welche ihm abgewandt ist, als Außenseite bezeichnet; die Corneazellen würden die obere, der Sehnervenabgang die untere Seite darstellen. In dieser Orientierung fand ich die Corneazellen, die der Außenseite zu liegen, kürzer, die der Innenseite genähert sind, länger (Abb. 1).

Das Limaxauge besitzt nun noch ein eigenartiges Gebilde, das als Nebenretina bezeichnet wird. In der vorhin festgelegten Orientierung liegt es, von der gemeinsamen Hülle eingeschlossen, an der oberen Innenseite des Auges zwischen dem pigmentierten Sehepithel oberhalb des irisartigen Ringes und der Cornea. Seiner Lage nach nimmt es einen Teil der Cornea ein. Charakteristisch für dieses Sehepithel ist das Fehlen der Pigmentzellen. An der Berührungsstelle der beiden Sehepithelien ist der irisartige Ring, der hier auf der unteren Seite pigmentiert, auf der oberen unpigmentiert ist, besonders weit gegen das Augeninnere vorgezogen. Das Sehepithel des Nebenauges besteht aus Stäbchenzellen und pigmentlosen Stützzellen. Smith u. a. berühren die Frage, ob diese Stützzellen Corneazellen oder pigmentlos gebliebene Zellen sind, die den Pigmentzellen der Hauptretina entsprechen. Bei der einheitlichen ontogenetischen Entstehung des Auges aus Ektoderm werden alle Zellarten nichts anders sein als verschiedene Differenzierung desselben Ausgangsmaterials.

Die Zahl der Stäbchen des Nebenauges ist sehr klein und schwankt bei den einzelnen Limaxarten. Nach genauer Zählung fand ich bei *L. cinereoniger* 40, bei *Agriolimax agrestris* 15. Bei *L. flavus* dürfte sie gleich der des *cinereoniger* sein, bei *L. arborum* zwischen *cinereoniger* und *agrestris* stehen. Die Stäbchen des Nebenauges stehen an Größe denen des Hauptauges durchaus nicht nach. Der feinere Bau der Stäbchen des Nebenauges stimmt genau mit dem der Stäbchen des Hauptauges überein. Durch die Fixierungsmethoden verquellen die Stäbchen stets mehr oder weniger. Ihre wahre Gestalt erhält man aber leicht durch Präparation des frischen Auges und Zerzupfen desselben in physiologischer Kochsalzlösung. Der Fibrillensaum ist alsdann deutlich sichtbar, aber merkwürdigerweise erscheint das Stäbchen selbst nicht etwa, wie man nach den bekannten histologischen Bildern vermuten sollte, wegen der vielen durchziehenden Fibrillen gestreift, sondern außerordentlich stark lichtbrechend grob gekörnelt. Die Stäbchen sollen nach Smith im polarisierten Licht doppelbrechend sein. Eine Prüfung dieses Befundes durch

Herrn Prof. Dr. W. J. Schmidt an frischen isolierten Stäbchen ergab aber keine Bestätigung.

Die Stäbchen des Nebenauges ragen in einen Raum, der am besten mit einem langhalsigen Rundkolben verglichen werden kann. Auch hier zeigt die Längsachse aller Stäbchen wie im Hauptauge auf den Mittelpunkt dieses Raumes hin, nur konvergieren hier die einzelnen Stäbchen oft recht beträchtlich gegeneinander, da bei gleicher Stäbchen- und Zellengröße infolge des geringeren Radius des Nebenraumes der Krümmungsbogen ein viel größerer geworden ist. Das mag die Ursache sein, daß frühere Untersucher, vor allem Smith, zu der Ansicht kamen, daß im Nebenauge die Stäbchen ungerichtet und regellos durcheinander lägen.

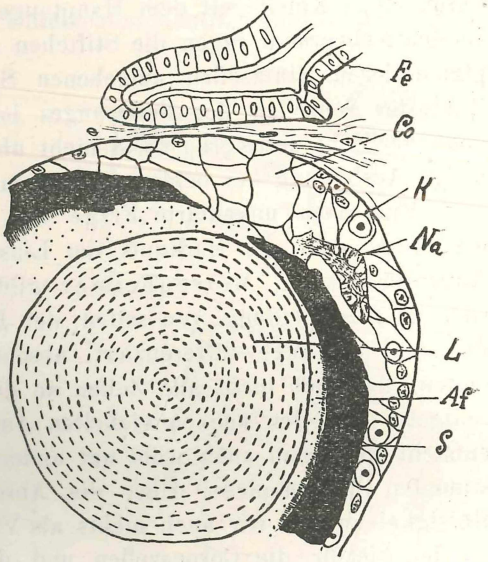

Abb. 2.
Hyalina cellaria, Nebenauge. Af Augenflüssigkeit. Co Cornea. Fe Fühlerepithel. K Kern einer Sehzelle der Nebenretina. Na Nebenauge. L Linse, S. Sehepithel des Hauptauges.

Der Nebenaugenraum steht durch einen ziemlich engen Kanal mit dem Innenraum des Hauptauges in Verbindung. Beide sind mit der gleichen Augenflüssigkeit erfüllt. Smith schildert für das Nebenauge eine besondere Linse, die bisweilen im Nebenauge ausgebildet sei. Von einer solchen ist aber nie etwas zu erkennen. Der Irrtum dürfte, wie aus seiner Abb. Plate 2 Abb. 13 hervorgeht, darauf beruhen, daß er einen ovalen, stark gefärbten Schnitt durch die Augenflüssigkeit für eine Linse gehalten hat.

Außer bei allen Vertretern der Gattung *Limax* fand ich eine Nebenretina noch bei *Hyalina cellaria*, wenn auch in bedeutend kleinerer Ausbildung (Abb. 2). *Hyalina cellaria* besitzt im Sehepithel keine Stäbchen, sondern einen feinen Stiftchensaum. An derselben Stelle des Auges wie bei Limax befindet sich ein Nebenaugenraum, der mit Augenflüssigkeit erfüllt ist, und der, wie an Schnittreihen zu verfolgen ist, durch einen Kanal mit dem Hauptauge in Verbindung steht. In den Nebenraum ragen die Stiftchen der hier ebenfalls von pigmentlosen Stützzellen umgebenen Sehzellen hinein. Die Zahl der Sehzellen des Nebenauges ist sehr gering, dürfte nach der Zahl der Kerne 6—8 nicht übersteigen. Die gleichartige Ausbildung bei beiden Gattungen ist aber vollkommen.

Eine noch ungeklärte Frage des Gastropodenauges ist die Frage nach der Herkunft der Linse und vor allem der Augenflüssigkeit. Meisenheimer gibt an, daß die Linse sich als Ausscheidung von seiten der Bläschenwandung, aus der sich das Auge differenziert, absondert. Es ist zu vermuten, daß sich nicht alle Zellen an dieser Absonderung beteiligen. Bei den hochentwickelten Augen der Tintenfische entsteht sie, wenn auch wohl auf andere Art, aus einem bestimmten Zellkomplex. Über die Absonderung der Augenflüssigkeit wissen wir auch nichts als Vermutungen, und zwar werden hierfür die Corneazellen und die Pigmentzellen des Sehepithels herangezogen. Beides sind aber Zellarten, die bereits eine bestimmte ganz andersartige Funktion besitzen, wenn dies auch von vorneherein nicht eine Sekretionsnatur auszuschließen braucht.

Im Auge jeder von mir untersuchten Pulmonatenart sind die einzelnen Zellarten wie Sehzellen, Corneazellen und Pigmentzellen schon an der Größe und Form ihres zugehörigen Kernes zu erkennen. Es fiel auf, daß in jedem Auge an bestimmter Stelle, dort, wo das pigmentierte Sehepithel in die Cornea übergeht, einige Zellkerne sich befinden, die die Kerne der Sehzellen an Größe bedeutend übertreffen. Ferner ist der zugehörige Zellkörper dunkler gefärbt als die Zellkörper der meist sehr hell gefärbten Sehzellen. Solche großen,

dunkler gefärbten Zellen finden sich an der betreffenden Stelle nicht nur bei allen Limaxarten, sondern in besonders schöner Ausbildung bei *Arion empericorum*, *Buluminus detritus*, *Succinea putris* und *Hyalina cellaria*, d. h. bei allen von mir untersuchten Arten (Abb. 3—5). Bei *Succinea putris* ist die Zellkerngröße nicht besonders von der der Sehzellen verschieden, da diese bei dieser Art ausnahmsweise groß sind. Bei allen anderen Arten jedoch ist der Unterschied deutlich erkennbar. Durch-

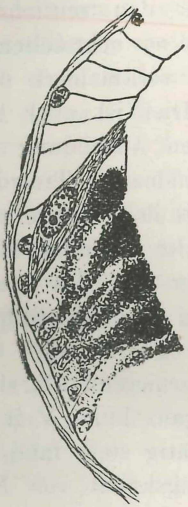

Abb. 3.
Arion empericorum.
Drüsenzelle.

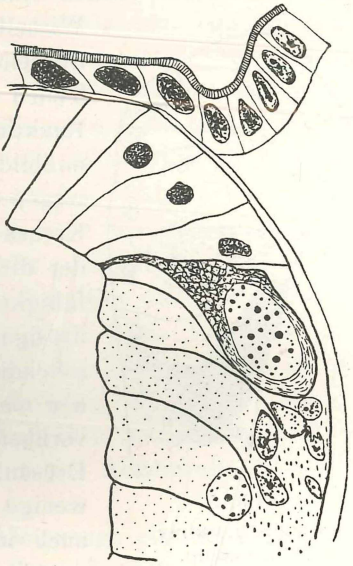

Abb. 4.
Buluminus detritus. Drüsenzelle.

sicht aufeinanderfolgender Schnitte läßt, da man bei der gebogenen Form dieser Zellen fast nie einen Längsschnitt erhält, jedesmal ein Hinaufziehen des Zelleibes bis zur Epithelhöhe erkennen, an der sie enden. Bei den Limaxarten und bei *Succinea*, Formen, deren Sehzellen Stäbchenform besitzen, könnte man immerhin vermuten, daß das proximale Ende einem abgebrochenen Stäbchen entspricht, bei den anderen Arten *Arion*, *Buluminus* und *Hyalina*, Formen mit Stiftchen-

saum, kann eine Verwechslung mit Sehzellen nicht vorliegen. Bei *Arion* und *Buluminus* vor allem entspricht die Form dieser Zellen ganz der von Drüsenzellen. Sie liegen teilweise vollkommen in den Corneazellen; so fand ich bei *Succinea* eine, die rings von Corneazellen eingeschlossen war (Abb. 5).

Dies würde für drüsige Funktion dieser Zellen sprechen. Eigentliche Granula fanden sich jedoch in den Zelleibern nicht. Diese waren vielmehr feinfädiger, manchmal auch etwas netzartiger Struktur. Vielfach findet sich in der Retina von Wirbeltieren und Wirbellosen, daß Sehzellen, die in den seitlichsten Teilen stehen, also nur sehr selten in Funktion treten, verkümmert oder mißbildet sind. Dies ist aber hier wegen der starken Ausbildung des Kernes nicht anzunehmen. Trotzdem der direkte Beweis ihrer Sekretionsfähigkeit fehlt, halte ich doch ihren drüsigen Charakter für das wahrscheinlichste, wobei dahingestellt bleiben mag, ob sie dauernd oder nur vorübergehend secernierend tätig sind. Drüsen, die nur ganz kurze Zeit — wenige Tage — tätig sind, fand ich auch im Verdauungskanal von *Planorbis*. Eine Drüsenzelle findet sich ja auch im Alciopidenauge, wo ihre secernierende Tätigkeit sicher nachgewiesen ist.

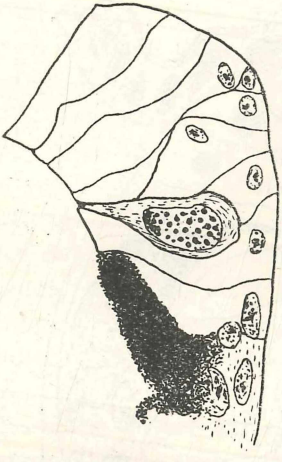

Abb. 5.
Succinea putris.
Drüsenzelle.

Das Auftreten des Nebenauges bei *Limax* und *Hyalina cellaria* legt die Frage nach seiner Bedeutung und Tätigkeit nahe. Außer bei den genannten Formen sind solche Nebenretinae bei Alciopiden, bei Hornissen und bei Tiefseefischen gefunden worden. R. Hesse sieht ihre Bedeutung in einer Erweiterung des Gesichtsfeldes. Dies wird besonders bedeutungsvoll sein für Tiere, die sich nach häufig ganz schwachen Lichtintensitäten richten müssen, also namentlich für Dunkeltiere, wozu ja ihrer Lebensweise nach die Gattung *Limax*

— vielleicht nicht so sehr *Agriolimax agrestris* — und *Hyalina cellaria* zu rechnen sind.

L. flavus z. B. fand ich nur in dunklen, feuchten Kellern, und auch hier konnte ich beobachten, daß sie bei Tage sich in eine dunkle Ecke verkriechen, trotzdem nur ganz geringe Lichtspuren durch kleine Fenster eindrangen, mit eintretender Dämmerung dagegen ihre Verstecke verließen und auf Nahrungssuche gingen, für die optische Empfindungen bei der völligen Dunkelheit sie wohl kaum leiten dürften. *Hyalina cellaria* fand ich in den Gewächshäusern des botanischen Gartens, am Tage unter Töpfen verkrochen; erst bei Dunkelheit verlassen sie ihr Versteck. *L. cinereoniger* und *L. arborum* sind ebenfalls Dunkeltiere, wenn auch nicht in gleichem Maße wie *flavus*. Tagsüber halten sie sich meist in Baumhöhlen oder sonstigen Verstecken verborgen.

Zu einem Richtungssehen sind die Nebenaugen wegen des Fehlens des Pigmentes nicht geeignet; sie können nur ein Hell-Dunkelsehen vermitteln, aber dies offenbar selbst dann, wenn in das Hauptauge überhaupt keine Lichtstrahlen gelangen, falls sie aus einer Richtung kommen, daß sie durch die Pigmenthülle abgehalten werden. Vor allem, wenn das Tier seine Augen eingezogen hat, ist in lichtschwachen Räumen seine optische Verbindung mit der Außenwelt nahezu ganz aufgehoben.

Es findet sich nun im Limaxauge ein sinnreicher Mechanismus, der auch in diesem Zustande mit Hilfe des Nebenauges das Gesichtsfeld des Tieres in bezug auf Helligkeitsunterschied bedeutend erhöht. An der Stelle, an der sich das Nebenauge befindet, setzt sich ein starker Muskel an — er sei *musculus protractor oculi* genannt, — der im eingezogenen Zustande des Auges (s. Abb. 1 Prot.) nach oben in den überstehenden Fühler verläuft und sich hier auffasert. Bei einer Kontraktion dieses Muskels, die das Hervorkommen des Auges einleitet, wird nun das Nebenauge an die höchste Stelle des Auges gezogen. Lichtstrahlen werden nun sowohl von der einen Seite durch die Cornea, aber auch wegen des Fehlens des Pigmentes von oben und von der Rückseite durch den

durchsichtigen Fühler hindurch an die Sehzellen gelangen. Ist das Auge, wohl auch durch Blutdruckwirkung, ganz ausgestülpt, dann steht die Cornea des Hauptauges nach oben, das Nebenauge ist dann schräg nach unten und zur Seite gerichtet. An der anderen Seite der Cornea entlang verläuft ein zweiter Muskel, der *musculus retractor oculi* (Abb. 1, Ret.), der am Epithel des Fühlers inseriert, aber einen schwachen Ausläufer über die Cornea hinweg bis zum *musculus protractor oculi* abzweigt. Kontraktion dieses Muskels, der das Auge einstülpt, wirkt so, daß bei schlaffem protractor das Nebenauge wiederum die höchste Stelle während des Einstülpens einnimmt und in eingestülpter Lage beibehält. Die Erweiterung des Gesichtsfeldes ist besonders in lichtschwachen Räumen mit einseitigem Lichteinfall, wie es in freier Natur in größeren und kleineren Höhlen, ja selbst Verstecken zu sein pflegt, von großer Bedeutung. Ferner wird die Schnecke auch dann ein großes Helldunkel-Gesichtsfeld besitzen, wenn der Fühler aus irgend welchen Ursachen eingezogen ist.

Es soll allerdings nicht behauptet werden, daß das Fehlen eines Nebenauges und damit Verengerung des Gesichtsfeldes die Dunkeltiere in allen Fällen in ihrer Lebensweite beeinflusse. In allen Organismengruppen finden wir Organe oder besser Bildungen, deren Vorhandensein dem Individuum vorteilhaft sein kann, aber nicht solche Bedeutung zu gewinnen braucht, daß ohne ihr Dasein der Organismus beträchtlichen Schaden erlitte.

Literatur.

1. Bäcker, R. Zur Kenntnis der Gastropodenaugen. Zool. Anz. Bd. 25. 1902. S. 548—551.
2. Eisenmann, Hanna. Untersuchungen am Gastropodenauge. Zool. Anz. Bd. 51. 1920. S. 143—158.
3. Franz, V. Über Hautlichtsinn, Augen und Fühlerfunktion bei Stylomatophoren. Zool. Jahrb. Bd. 38. Physiol. 1914. S. 171—202.
4. Hesse, R. Über die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 13. Vers. 1902. S. 121—125.
5. Meisenheimer. Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. Zeitschr. f. wiss, Zool. Bd. 63. 1898. S. 573—664.
6. Smith, G. The Eyes of certain Pulmonate Gasteropods, with special Reference to the Neurofibrillae in *Limax maximus* Bulletin. Mus. of Comparative Zool. in Cambridge. Bd. 48. 1906. S. 233—282.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Heidermanns Curt

Artikel/Article: Ueber die Nebenretina einiger Pulmonaten. 11-20