

Das Tapetum im Auge von *Pecten*.

Von

Josef Schlicher.

(Aus dem Zoolog. und vergl. anatom. Institut der Universität Bonn.)

Mit 5 Abbildungen.

In der sehr reichen Literatur über die *Pecten*augen wird dem Tapetum eine verhältnismäßig geringe Beachtung geschenkt. Gerade auch bei den jüngeren Untersuchungen wird das Augenmerk in der Hauptsache auf die beiden Retinae gerichtet, dabei aber das Tapetum nur als die das eigentümliche Leuchten der *Pecten*augen hervorrufende Schicht erwähnt und nur wenig über seinen Bau gesagt. Daher schien es lohnend, dem Bau des Tapetums eine gesonderte Untersuchung zu widmen, zumal sich in der bisherigen Literatur darüber manche eigentümliche und zum Teil widersprechende Angaben finden. Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Professor Dr. Hesse; ihm sei auch hier aufrichtig gedankt für sein warmes Interesse und seine wohlwollenden Ratschläge, die er meiner Arbeit stets entgegenbrachte. Besonderen Dank schulde ich Herrn Professor Dr. W. J. Schmidt für die Einführung in die Technik der Polarisationsmikroskopie sowie für seine liebenswürdige Unterstützung bei meinen Untersuchungen.

Ein Überblick über die ältere Literatur ist erforderlich, um die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit den früheren zu vergleichen.

Nach Fr. Will (1844) besteht das Tapetum „aus kleinen stabförmigen, auf beiden Seiten zugespitzten und mit feinen Querfurchen versehenen Körperchen“. W. Keferstein (1863) erwähnt das Tapetum als eine feinkörnige in durchfallendem Licht gelblich-

graue Masse. Hensen (1865) gibt an, das Tapetum enthalte feine stäbchenförmige Moleküle (vgl. Will). „Das Ganze schien mir aus polyedrischen Zellen zu bestehen, jedoch hatte ich kein Material zur Untersuchung dieses Gegenstandes übrig“. Nach Hickson (1880) erscheint das Tapetum bei schwacher Vergrößerung aus einer großen Zahl von kleinen schwarzen Flecken, getrennt durch eine zarte gelbe Membran, zusammengesetzt zu sein; aber Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung scheint ihm darzutun, daß es aus einer großen Anzahl feiner Fibrillen, die sich rechtwinkelig kreuzen, zusammengesetzt sei. J. Carrière (1885) bemerkt folgendes: „Es (das Tapetum) besteht aus feinen Fasern“ (vgl. Hickson), „welche alle in derselben Richtung laufen und zwar, gleich Seitennerven innerhalb der Augen, senkrecht zur Oberfläche des Mantels.“ Patten (1886) unterscheidet am Tapetum (er nennt es *Argentea*) zwei geschichtete Zellagen. Jede der Schichten besteht aus kleinen viereckigen Plättchen, deren Seitenflächen schräg sind, sodaß die obere Fläche der Plättchen schmaler als die untere ist. Die äußere Schicht enthält nach ihm keine Kerne, dagegen findet er in der inneren, weniger differenzierten Schicht einen oder zwei Kerne. In der äußeren Membran liegen die Seitenkanten der Plättchen nicht übereinander, sondern über der Mitte der Plättchen der darunterliegenden Schicht. In den Abbildungen zeichnet Patten zwei Tapetumschichten, in einer Abbildung gibt er in Gegensatz zu seinen Textangaben nicht nur in der inneren Schicht, sondern auch in der äußeren je zwei Zellkerne wieder. G. Kalide (1888) äußert sich folgendermaßen: „Das Tapetum zeigt im mazerierten Zustand deutlich die Struktur des Glaskörpers; es ist ein Gebilde ähnlich des Limitans im Heteropodenaug.“ B. Rawitz (1888): „Das Tapetum ist eine einfache aus zahlreichen Körnern oder Stäbchen bestehende Membran. Im erwachsenen Tiere habe ich nur eine Membran gefunden; Zweiteilungen derselben schienen mir stets vorgebracht durch das schneidende Instrument“ (gegen Patten). „Zuweilen, aber nur außerordentlich selten trifft man in ihm hie und da einen Zellkern“. Auch K. E. Schreiner (1896) erscheint die Teilung des Tapetums in zwei Schichten durch mechanische Einflüsse verursacht. „Das Tapetum besteht aus kleinen lichtbrechenden Stäbchen, Körnern und polygonalen Plättchen, welche als Ketten zusammenhängen. Sie ziehen keinen Farbstoff an. Ob zwischen ihnen zelluläre Bestandteile vorkommen, ist wohl zweifelhaft.“ R. Hesse (1900) kennzeichnet das Tapetum als „eine einzige große napfförmige Zelle, in deren Boden der Kern liegt und deren konkave Seite zu einer lichtbrechenden Substanz umgewandelt ist.“ Nach Hesse findet sich im Tapetum „stets ein Kern, niemals mehrere, stets an der gleichen Stelle, nämlich in der Mitte des Tapetums an der pro-

ximalen Seite. Dieser Kern hat die Gestalt einer flacheren oder gewölbteren Linse, auf Medianschnitten durch das Auge ist er flachgedrückt, von der Fläche gesehen vollkommen rund. Stets enthält er ein dunkel gefärbtes Kernkörperchen und daneben noch kleine chromatische Körnchen in größerer Anzahl. In seiner Umgebung färbt sich die Substanz des Tapetums ein wenig blau; es scheint also hier ein Rest weniger veränderten Protoplasmas übrig zu sein, der sich von dem geschichtet aussehenden ungefärbten Rest deutlich abhebt“. Auch W. J. Dakin (1910) behauptet wie Patten, daß das Tapetum aus mehreren Lagen von kleinen quadratischen Plättchen zusammengesetzt ist. Das Tapetum ist nach ihm im Zentrum am dicksten und wird nach der Peripherie zu dünner. Im ausdrücklichen Gegensatz zu Hesse bemerkt er: Ich war nicht in der Lage, Hesse's Kern nachzuweisen, und in ausgewachsenen Augen ist es unmöglich, Zellreste festzustellen. Er hält dafür, daß das Tapetum entweder aus der darunterliegenden Pigmentschicht oder von anderen, wieder verschwindenden Zellen gebildet wird; er ist jedoch geneigt, die Pigmentschicht als die Mutterschicht zu betrachten. Der letzte, der meines Wissens *Pecten*augen genauer untersucht hat, ist Küpfer (1916). In seiner sehr umfangreichen Monographie erwähnt er vom Tapetum nur, daß es lamellenartige Struktur aufweise; „die einzelnen Lamellen treten dicht aneinander und verschmelzen zu einem dünnen Lamellenbände“. Die Frage, ob das Tapetum ein zelliges Gebilde ist oder ob in ihm Kerne vorhanden sind, wird nicht berührt, wohl aber in einer Abbildung ein Kern gezeichnet.

Angesichts dieser mannigfaltigen, teilweise sich widersprechenden Angaben scheint es angebracht, den Bau des Tapetums nochmals nachzuprüfen. Über die Lage des Tapetums im Auge ist einiges voranzuschicken. Das Tapetum liegt als muldenförmige Lamelle zwischen den beiden Retinae und der Pigmentschicht, die konkave Seite ist dem Licht zugewandt. Auf axialen Schnitten durch das Auge sieht das Tapetum aus wie ein Band, das in der Mitte verdickt ist. Die von Patten angegebene Trennung in zwei Lamellen habe ich in meinen Schnitten nie auffinden können. Jedenfalls darf man wohl Rawitz und Schreiner Recht geben, die eine etwaige Zweiteilung durch spätere mechanische Einflüsse erklären. In den meisten Schnitten fand ich das Tapetum von der Pigmentschicht durch einen Spalt getrennt, Hesse führt dies auf eine Schrumpfung des Augenstieles zurück.

Der Untersuchung standen in Sublimat fixierte und in Alkohol aufbewahrte Mantelränder von *Pecten jacobaeus* und *P. opercularis* zur Verfügung. Die folgenden Angaben stützen sich auf Befunde bei *Pecten jacobaeus*. Es wurden zunächst $7,5 \mu$ dicke Schnitte durch die Augen längs und quer zur Sehachse geführt. Als Farbstoffe wurden Hämalaun und alkoholische Eosinlösung oder Heidenhain's Eisenhämatoxylin angewandt. Außerdem wurde versucht, das Tapetum aus dem Auge herauszupräparieren. Leider gelang es nicht, die äußerst zarte, dabei verhältnismäßig große und am Rande festhängende Lamelle ganz herauszunehmen. Es ließen sich immer nur Bruchstücke, bis zu ein Drittel der Gesamtgröße, gewinnen. Dieser Umstand war für eine weiter unten zu besprechende Frage von gewissem Nachteil.

Bei mittelstarker Vergrößerung hat das Tapetum in Flächenansicht ein nicht zu verkennendes schachbrettartiges Aus-

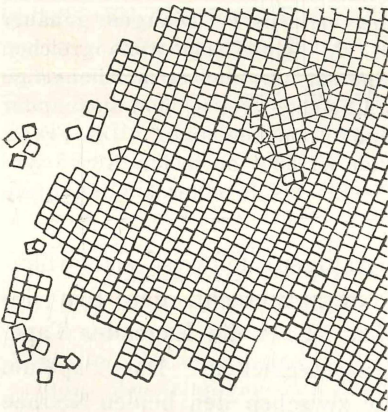


Abb. 1.

Teil des Tapetums in Flächenansicht.

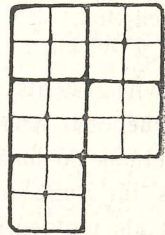


Abb. 2.

Plättchen des Tapetums stark vergrößert.

sehen. Betrachtet man ein Tapetumfragment, sei es ein Isolationspräparat oder einen Querschnitt, mit stärkerer Vergrößerung, so sieht man, daß das schachbrettähnliche Bild durch eng aneinander gelagerte quadratische Plättchen hervorgerufen wird. Häufig findet man am Rande von Tapetumstücken einzelne Plättchen aus dem Verbande mit den anderen gelöst [s. Abb. 1]. Viele der Plättchen haben eine eigenartige

Zeichnung: über die Fläche der Plättchen verlaufen zwei mehr oder weniger deutliche Linien, die sich im Zentrum des Quadrates rechtwinkelig kreuzen, gleich als ob jedes Plättchen aus vier kleineren gleichgroßen gebildet sei [s. Abb. 2]. Die Seitenlänge eines einzelnen (großen) Plättchens beträgt durchschnittlich $1,4 \mu$. Es ist noch hervorzuheben, daß in der Pigmentschicht die gleichen Plättchen vorkommen, häufig sieht man sie im Innern einer Pigmentzelle zu Ballen angehäuft. Neben diesen quadratischen Plättchen finden sich hier auch kleinere Körnchen. Über den Richtungsverlauf der Reihen der Plättchen ist noch folgendes zu bemerken. Ist auch eine schachbrettartige Anordnung der Plättchen nicht zu leugnen, so bilden doch die Reihen keine geometrisch geraden Linien, sondern verlaufen mehr oder minder gewunden. Dies sucht auch Abb. 1 anzudeuten. Da der Beobachtung kein ganzes Tapetum zur Verfügung stand, mußte darauf verzichtet werden, den gesamten Verlauf der Plättchenreihen zu verfolgen.

Auf Augenlängsschnitten erkennt man, daß die Plättchen im Zentrum des Tapetums in einer Reihe von Lagen, etwa 10—20, geschichtet sind. Eine Schichtung der Plättchen, wie sie Patten gesehen haben will (nach ihm liegen die Seitenkanten über der Mitte der Plättchen der nächstfolgenden Schicht), habe ich nicht wahrgenommen. Die Plättchen liegen vielmehr eher mit ihren Seitenkanten übereinander. Die schachbrettartige Anordnung der Plättchen konnte Hickson zu der irrümlichen Annahme verleiten, daß das Tapetum aus einer großen Anzahl feiner Fibrillen, die sich rechtwinkelig kreuzen, zusammengesetzt sei. Patten hat dagegen das Richtige getroffen, wenn er sagt, daß das Tapetum aus kleinen viereckigen Plättchen bestehe. Die von Patten geschilderte verschiedene Größe der Ober- und Unterseite der Plättchen kann ich hingegen nicht bestätigen. Wenn auch die Plättchen nicht immer genau dieselben Maßverhältnisse zeigen, so kann doch von einem solch regelmäßig wiederkehrenden Bau, wie ihn Patten annimmt, nicht die Rede sein. Schichtung und Gestalt der Plättchen trat bei Betrachtung im polarisierten Licht besonders deutlich hervor

(s. u.). Es sei noch erwähnt, daß die Plättchen in den Schnitten, die nach Heidenhain mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, aufgelöst waren (s. u.).

In allen lückenlosen Schnittserien, sowohl der Längs- als auch der Querschnitte konnte ich einwandfrei Zellkerne innerhalb des Tapetums nachweisen. Dies steht in Gegensatz zu den Angaben von Rawitz und Schreiner. Ersterer

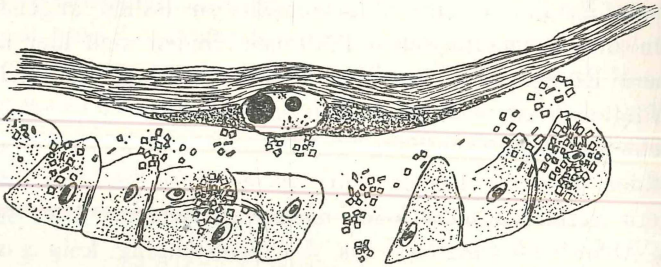


Abb. 3. Teil des Tapetums (mit Zellkern) und der Pigmentschicht auf Längsschnitt durch das Auge.

gibt an, „nur außerordentlich selten“ einen Zellkern zu finden, der letztere stellt er als zweifelhaft dahin, ob Kerne vorhanden sind. Meine Feststellungen stehen vor allem denen von Dakin entgegen, der behauptet, niemals Zellkerne gefunden zu haben,

dagegen decken sie sich gut mit dem Befund Patten's und vor allem Hesse's.

Was die Zahl der Kerne angeht, so ist im Gegensatz zu Hesse zu sagen, daß es immer mehrere sind; die Zahl schwankt zwischen 3 und 6. Die

Kerne sind nicht auf ein bestimmtes Gebiet, etwa das Zentrum, beschränkt; sie finden sich überall zerstreut, selbst an der Peripherie des Tapetums.

Die Angaben Hesse's über Gestalt und Bau der Kerne kann ich nur bestätigen. Auf Medianschnitten durch das Auge erscheint die Schnittfläche durch den Kern oval [s. Abb. 3],

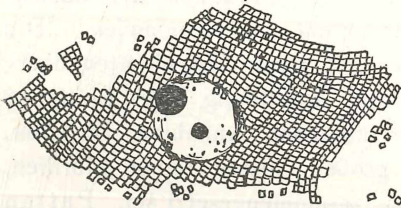


Abb. 4.

Tapetumfragment mit Zellkern in Flächenansicht.

auf Querschnitten fast kreisrund [s. Abb. 4]. Somit kann man auf linsenförmige Gestalt der Kerne schließen.

Was die innere Struktur betrifft, so stellte ich fest, daß sich immer ein größeres (Nukleolus?) neben einem oder höchstens zwei kleineren gefärbten Körnchen findet. Die Durchmesser der Kerne betragen auf Querschnitten durchschnittlich (als Mittel von Messungen an zwölf Kernen) $10,7 : 9,6 \mu$, auf Längsschnitten $10,1 : 6,3 \mu$. Das Maximum der Durchmesser auf Querschnitten ist $11,6 : 10,2 \mu$, das Minimum $8,7 : 8,7 \mu$. Die größten und kleinsten Längendurchmesser auf Längsschnitten betragen $10,9 \mu$ bzw. $9,4 \mu$. Das Mittel für den Durchmesser der großen Kernkörperchen ist $3,6 \mu$, das für den Durchmesser der kleinen Körnchen $1,8 \mu$.

Durch ihre bedeutendere Größe unterscheiden sich die Kerne des Tapetums von den anderen im Auge, vor allem von denen der benachbarten Pigmentschicht, mit denen man sie vielleicht verwechseln könnte. Von letzteren weichen sie vor allem auch durch die ihnen allein eigene Struktur ab.

Wie auch Hesse feststellte, liegen die Kerne meist auf der proximalen Seite des Tapetums; ebenso weicht die nächste Umgebung der Kerne von der oben geschilderten Schichtung des Tapetums ab. Sie erscheint feingekörnt; man kann sie wohl mit Hesse als „Reste weniger veränderten Protoplasmas“ ansprechen. Irgendwelche Zellgrenzen innerhalb des Tapetums konnte ich nie erkennen. Es bleibt somit dahingestellt, ob es aus mehreren Zellen zusammengesetzt oder ob es eine einzige Zelle mit mehreren Kernen ist.

Die polarisationsmikroskopische Untersuchung der Plättchen klärte ihr Wesen weitgehend auf. Zunächst traten die Plättchen und ihre Schichtung besser hervor (s. o.). Betrachtet man über einem Nikol (dem Polarisator allein) die Plättchen in Kantenansicht, so zeigen sie Wechsel der Lichtbrechung beim Drehen des Objektisches: sie sind also doppelbrechend. In Flächenansicht ist keine Änderung der Lichtbrechung wahrnehmbar: die Richtung senkrecht zur Fläche ist demnach optische Achse, vgl. hierzu Abb. 5. Das Licht, das senkrecht zur Kante der Plättchen schwingt (n_e), hat fast

denselben Brechungsindex wie der Kanadabalsam ($n = 1,54$), in dem die Schnitte eingebettet sind. Das parallel zur Kante der Plättchen schwingende Licht (n_{ω}) geht über den Brechungsindex des Methylenjodids ($n = 1,74$) merklich hinaus und stimmt ungefähr mit dem einer gesättigten Lösung von Schwefel in Methylenjodid ($n = 1,78$; nach Behrens) überein. Daraus würde sich eine Stärke der Doppelbrechung von 0,24 ergeben, die also die des Kalkspats noch übertrifft. Damit

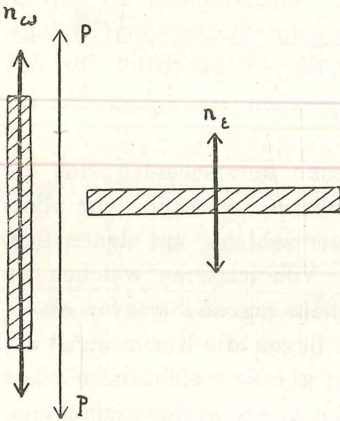


Abb. 5.

PP: Schwingungsrichtung des Polarisators.

stimmt auch überein, daß selbst die kleinsten im Mikroskop noch erkennbaren Teilchen zwischen gekreuzten Nikols deutlich aufleuchten und ein Plättchen in Kantenansicht (also bei einer Schichtdicke von $1,4 \mu$) bereits Weiß-Gelb I. O. zeigt. Dieser erstaunlich hohe Brechungsindex der lichtbrechenden Substanz macht das starke Reflexionsvermögen des Tapetums verständlich, bleibt doch selbst in einem Medium wie Kanadabalsam das Tapetum sogar für die Betrachtung mit bloßem

Auge als weißlich reflektierende Masse sichtbar.

In Übereinstimmung mit den Befunden über dem Polarisator allein löschen die Plättchen zwischen gekreuzten Nikols nach der Kante aus und erweisen sich über der Gipsplatte als negativ in bezug auf die Normale der Kante. Da die Plättchen nun ferner in Flächenansicht zwischen gekreuzten Nikols unter allen Azimuten dunkel bleiben und also die optische Achse normal zur Plättchenfläche steht, so ist ihr wahrer optischer Charakter als einachsig negativ zu bezeichnen.

Die Doppelbrechung der Plättchen berechtigt zugleich mit ihrer Form zu dem Schluß, daß die Plättchen kristallinischer Natur sind. Es sei betont, daß die Plättchen der

Pigmentschicht gleiches Verhalten im polarisierten Licht zeigen wie die des Tapetums.

Lösungsversuche an Schnitten durch das Auge ergaben, daß die doppelbrechende Substanz des Tapetums und der Pigmentschicht in Säuren (Salzsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure) und Alkalien (Kalilauge, Natronlauge), nicht aber in Ammoniak und stark erhitztem Wasser löslich ist. Diese Reaktionen weisen auf einen Purinkörper und das Verhalten gegen Ammoniak insbesondere auf Guanin hin. Zugunsten dieser Annahme spricht auch die Löslichkeit der Plättchen in Eisensalaun bei der Färbung der Schnitte nach Heidenhain. Eindeutig für Guanin sprach die Bildung von Guaninchlorid bei Zusetzen von Salzsäure; es bilden sich Nadeln, die in Wasser löslich sind. Zwischen gekreuzten Nikols löschen die Nadeln unter einem Winkel von etwa 28° aus und verhalten sich negativ in Bezug auf diese Richtung. Versuche an reinem Guanin zeigten Gleiches in Bezug auf die Gestalt der Nadeln, ihre Löslichkeit und ihr Verhalten in polarisiertem Licht. Auch nach Behrens-Kossel-Schiefferdecker beträgt die Auslöschungsschiefe der Guaninchloridnadeln etwa 28° .

Untersuchungen des Tapetums von *Pecten opercularis* zeigten, daß sich auch hier Guanin-Plättchen in der genannten Anordnung finden. Die Zellkerne sind allerdings nicht so zahlreich anzutreffen wie bei *P. jacobaeus*. Auch das Tapetum von *Spondylus gaederopus* besitzt die charakteristischen Plättchen in schichtweiser Anordnung. Es ist demnach anzunehmen, daß der geschilderte Bau des Tapetums der gleiche innerhalb der Gattungen *Pecten* und *Spondylus* ist.

Die Zusammenfassung der Resultate ergibt folgendes. Das Tapetum des Auges von *Pecten jacobaeus* wird aus kristallinen quadratischen Plättchen zusammengesetzt, die schichtweise übereinander gelagert und in Reihen geordnet sind. Gleiche Plättchen finden sich in der Pigmentschicht. Die Plättchen bestehen wie die Argentea in den Augen niederer Wirbeltiere aus Guanin. Außerdem enthält das Tapetum etwa drei bis sechs Zellkerne ganz charakteristischen Baues. Das Tapetum ist also eine aus schichtweise gelagerten

kristallinen quadratischen Guanin-Plättchen zusammengesetzte Lamelle, in der mehrere Zellkerne eingelagert sind.

Literatur.

- Behrens, Kossel, Schiefferdecker, Das Mikroskop, Braunschweig 1889.
- Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, München u. Leipzig 1885.
- Dakin, W. J., The eye of *Pecten*, Quart. Journ. of microsc. Science Vol. 55, 1910.
- Hensen, V., Über das Auge einiger Cephalopoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15, 1865.
- Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren VI: Die Augen einiger Mollusken, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68, 1900.
- Hickson, S. J., The eye of *Pecten*, Quart. Journ. of microsc. Science Vol. 20, 1880.
- Kalide, G., Vorläufige Mitteilungen über Studien am Gastropoden- und Pectenauge, Zool. Anz. Bd. 11, 1888.
- Keferstein, W., Untersuchungen über niedere Seetiere, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12, 1863.
- Küpfer, M., Die Sehorgane am Mantelrand der *Pecten*-Arten, Jena 1916.
- Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, Mitt. Zool. Stat. Neapel 1886.
- Raehlmann, E., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes, Jena 1907.
- Rawitz, B., Der Mantelrand der Acephalen 1. Teil, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22 (N. F. Bd. 15), 1888.
- Schreiner, K. E., Die Augen bei *Pecten* und *Lima*, Bergens Mus. Aarbog 1896.
- Will, Fr., Über die Augen der Bivalven und Ascidien, Frorieps Notiz. Natur- u. Heilk. Bd. 29. Nr. 6, Weimar 1844.
-

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): Schlicher Josef

Artikel/Article: [Das Tapetum im Auge von Pecten. 197-206](#)