

## Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus.

Von

Dr. med. et phil. Paul Fraisse.

---

Mit Tafel XXV und XXVI.

---

Unter den Sinnesorganen erfreuten sich in letzter Zeit besonders die Augen der Aufmerksamkeit der Forscher.

Man fand Augen bei wirbellosen Thieren vom Typus der Wirbelthieraugen (SEMPER) und an der Bauchseite verschiedener Fische solche Organe, die nach dem Typus der Augen bei Wirbellosen gebaut waren (LEUCKART, USSOW, LEYDIG).

Alle diese Augen sind jedoch, jedes in seiner Art, gut ausgebildet und repräsentiren einen bestimmten Typus, der, wenn auch bei den erwähnten Thieren abnorm und höchst auffallend, doch bei einer anderen Thiergruppe zur Regel geworden ist.

Anders ist dies bei einigen Augen von Seeschnecken, deren Untersuchung mich schon vor längerer Zeit auf dem zoologisch-zootomischen Institute zu Würzburg beschäftigte und deren Bau so abweichend ist, dass sie das Interesse der Fachgenossen jedenfalls in Anspruch nehmen werden, da an ihnen die phylogenetische Entstehung des Sehorgans in fast schematischer Weise erkannt werden kann.

### I. Das Auge von Patella.

Bei *Patella coerulea* (var. *fragilis*) aus dem Hafen von Mahon und bei einer kleineren Varietät derselben Species von Neapel finden sich am unteren Ende der zusammengezogenen Tentakel, nicht weit von deren Basis auf dem am meisten hervorragenden Theil der konvexen Seite, kleine schwarze Pünktchen, die sich trotz ihrer geringen Größe an gut konservirten Spiritusexemplaren deutlich erkennen lassen.

Diese Pünktchen wurden von jeher für Augen gehalten, so dass in allen Lehrbüchern zu finden ist, dass Patella Augen besitzt; ihr anatomischer Bau ist dagegen bisher völlig unbekannt geblieben.

Von einem besonderen Augenträger (Ommatophor) ist nichts zu bemerken, auch nicht von einer Verwachsung eines solchen mit den Tentakeln selbst.

Zur näheren Untersuchung führte ich sehr dünne Schnitte durch den isolirten Tentakel nach den verschiedensten Richtungen. Am besten traf ich die Augen auf Querschnitten, die senkrecht zur Mittellinie des Thieres gestellt waren; besonders instruktiv war eine Schnittserie, die durch die mit dem Kopf in Zusammenhang gebliebenen Fühler eines kleinen Exemplars von *Patella coerulea* gelegt war.

Das Auge (Fig. 1) erscheint hier als eine kleine 0,12 mm im Durchmesser haltende Blase, deren Form etwas länglich ausgezogen oder seitlich komprimirt ist, so dass der Längsdurchmesser den Querdurchmesser etwas übertrifft. Die Epithel- oder einschichtigen Epidermiszellen gehen direkt in die Zellen der Retina über und lassen den Follikel an der oberen Seite 0,05—0,09 mm weit offen.

Die Epithelzellen haben am Tentakel einen Längsdurchmesser von 0,05 mm und eine Breite von 0,008 mm. Dieselben verschmälern sich gegen das Auge zu, werden auch etwas kürzer, stehen gedrängter und gehen dann ganz allmählich in die Zellen der Retina über, welche eine durchschnittliche Länge von 0,04 mm und eine Breite von 0,002 mm haben; die Zellen sind am längsten an der Basis des Auges und verkürzen sich, indem sie in die Zellen des Epithels übergehen. Am vorderen Ende sind sie stark pigmentirt, während die hintere Seite mit den etwas länglichen und 0,004 mm großen Kernen frei von Pigment ist.

Die Pigmentansammlung ist am stärksten in den der Öffnung des Auges gegenüberliegenden Zellen und verliert sich allmählich in den die Öffnung umgebenden.

Vor der von einer scharfen Linie umgrenzten Pigmentschicht findet sich noch ein kleiner nicht pigmentirter Rand, den ich am liebsten als Cuticularsaum auffassen möchte, und auf dem kleine Fäserchen vorzukommen scheinen, deren Struktur jedoch an konservirten Exemplaren nicht genau zu erkennen ist.

Sicher ist, dass die ganze das Auge bildende Zellschicht nur aus einer einzigen Lage dünner, schlanker Zellen besteht, deren oberer Theil von schwarzem, nach oben scharf begrenzten Pigment eingenommen wird, und die alle als gleichartig angesehen werden müssen.

Bei Weitem am auffallendsten muss erscheinen, dass ein eigentlicher N. Opticus fehlt. Wenn auch einzelne Nervenfasern herantreten mögen,

deren Darstellungsweise mir übrigens durchaus nicht gelungen ist, so lässt sich doch auf keinem meiner Präparate auch nur eine Spur des erstgenannten Nerven entdecken.

Man kann auf Querschnitten durch den ganzen Fühler deutlich den Fühlernerven vom Ganglion an verfolgen, nie aber von ihm oder vom Ganglion cephalicum zum Auge abgehende Zweige oder direkt dorthin verlaufende Nervenstämme auffinden.

Eben so auffallend ist der Mangel einer Linse und eines Glaskörpers, da sich keine Spur solcher Gebilde nachweisen lässt, wenn man nicht etwa den oberen unpigmentirten Theil der Zellen als das Rudiment einer Linse auffassen will. Sehr konstant scheint mir dagegen bei *Patella coerulea* eine Hautfalte an der unteren Seite der Augenöffnung zu sein, welche besonders muskulös gebaut, den Thieren zum Schutz dieses subtilen Organs dient, und vielleicht als erster Beginn eines Augenlides aufgefasst werden könnte.

Bemerkenswerth erscheint ferner die verschiedene Größe und verschiedenartige Ausbildung dieses sonderbar gebauten Organes. Selbst bei demselben Thier wurde das eine Auge gut ausgebildet und in der angegebenen Größe gefunden, während das andere bedeutend kleiner und viel weniger stark pigmentirt war.

So hätten wir denn ein Gebilde vor uns, das in keiner Weise als Auge gedeutet werden könnte, dessen Bau wenigstens von dem der bisher bekannten lichtempfindenden Organe so bedeutend abweicht<sup>1</sup>, dass man es kaum für ein derartiges Sinnesorgan halten dürfte, wenn nicht die Entwicklungsgeschichte uns eine gewisse Erklärung geben würde.

Wie wir schon durch frühere private Mittheilungen des Herrn Professor SEMPER und die vor Kurzem erschienene Arbeit meines Freundes J. CARRIÈRE<sup>2</sup>, der die hauptsächlichsten Punkte derselben auf der Naturforscherversammlung in Baden-Baden darlegte, ersehen haben, bildet sich das Auge bei Schneckenembryonen durch eine Einstülpung der Epidermis.

In ganz frühen Stadien ist diese Einstülpung nach oben offen, während sich später der Follikel völlig abschnürt. Die Retinazellen mit ihrem Pigment gehen aus dem Ektoderm hervor und sind nichts als umgewandelte Epidermiszellen.

Nachdem das Auge mit allen seinen typischen Theilen so gut wie vollkommen ausgebildet ist, tritt erst eine Verbindung des inzwischen

<sup>1</sup> Das Auge von *Nautilus* ist wenigstens mit deutlich erkennbaren Nerven ausgestattet.

<sup>2</sup> Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I. Die Regeneration bei den Pulmonaten. Würzburg, STAUDINGER, 1880.

aus dem Gehirn hervorgewachsenen Nervus opticus mit den Retinazellen ein.

Man findet beim embryonalen Auge ein Stadium, in welchem es dem eben von Patella beschriebenen Organ fast gleich ist<sup>1</sup>. Die Blase hat sich noch nicht völlig geschlossen, die Epidermiszellen sind schon zum Theil in Retinazellen umgewandelt und stellenweise pigmentirt, während von Nerv und Linse noch nichts zu entdecken ist.

Es fragt sich nun, ob wir berechtigt sind, ein auf so niedriger Stufe der Entwicklung stehen gebliebenes Gebilde als Auge aufzufassen, da ja der leitende Apparat, der die Lichtempfindungen dem Gehirn übermitteln soll, hier fehlt.

Morphologisch dürfen wir es sicher thun, denn die Vergleichung mit dem embryonalen Auge der Landpulmonaten berechtigt uns dazu; ob aber die physiologische Funktion dieselbe ist wie bei den gleichen Organen anderer Thiere, wissen wir nicht.

Berücksichtigen wir das, was wir über die Funktionen des lebenden Protoplasma's der Zelle wissen, so sehen wir, dass eine gewisse Lichtempfindung schon den Protozoen nicht abzusprechen ist.

Dieselbe Empfindung, die dem Protoplasma dieser niedrigsten Organismen zukommt, wird den amöboiden, also völlig lebens- und proliferationsfähigen Zellen des höher organisirten Thierkörpers nicht fehlen. In hohem Maße sind nun die Zellen der Epidermis bei Wirbelthieren und Wirbellosen bildungs- und umwandlungsfähig, ja aus ihnen allein entstehen die hauptsächlichsten Theile aller Sinnesorgane.

Ich glaube desshalb wohl, dass diese Zellen, die sich in der gleichen Weise wie beim Embryo der Pulmonaten zu einem Follikel einstülpen und ihr Protoplasma nur zum Theil in Pigment umwandeln, wohl im Stande sind, jede für sich einen Lichteindruck zu empfangen.

Wie diese verschiedenen Eindrücke dann allerdings gesammelt und dem Gehirn übermittelt werden mögen, steht dahin; ob das Thier also mit diesen rudimentären Organen wirklich sieht, wissen wir nicht, wir wissen dies aber auch nicht von denjenigen Schnecken, deren Augen einen Nerv haben, sondern wir vermuthen es bloß.

## II. Das Auge von *Haliotis*.

Von seiner philippinischen Reise brachte Professor SEMPER in seiner reichhaltigen Sammlung mikroskopischer Präparate Augen von *Haliotis asinina* mit, welche offen waren. Seit vielen Jahren wurden dieselben

<sup>1</sup> CARRIÈRE, l. c. Taf. I, Fig. 13 b.

in dem Kolleg über allgemeine Zoologie demonstrirt, aber Niemand hatte bisher die Verhältnisse bei verwandten Mollusken einer näheren Prüfung unterzogen.

Die Untersuchung dieser eigenthümlich gebauten Organe führte mich zunächst zur Entdeckung des offenen Patella-Auges. Als ich zur Vergleichung die Augen von *Haliotis* heranziehen musste, gestattete mir mein verehrter Lehrer die Bearbeitung seines gesammelten Materials.

Obwohl dasselbe nur in Spiritus konservirt war, ließ es dennoch eine genaue Untersuchung der Gewebe zu.

Besser jedoch zeigten sich die feineren Verhältnisse bei den mit Chromsäure behandelten Augen von *Haliotis tuberculata* aus dem Mittelmeer, die meiner Darstellung zunächst zu Grunde liegen werden.

Das Material hatte ich zum Theil selbst auf den Balearen im Hafen von Mahon gesammelt, zum Theil ließ ich es konservirt aus Neapel kommen; die besten Augen erhielt ich jedoch von Herrn Dr. v. KENNEL, der dieselben persönlich in Neapel konservirt hatte. Ausgezeichnete Präparate gaben besonders diejenigen Thiere, welche in Chromsäure abgetödtet wurden, der einige Tropfen einer 1procentigen *Überschwefelsäure* zugesetzt waren.

Die Augen von *Haliotis tuberculata* sind so groß, dass man sie leicht schon am lebenden Thier erkennen kann; sie stehen unterhalb der großen Tentakel auf besonderen Augenträgern, welche ausgestreckt und eingezogen werden können. Wenn der letztere Fall eintritt, wird das Auge jedoch nie verdeckt, wie dies bei den Landpulmonaten und den Rückenaugen der Onchidien der Fall ist, sondern bleibt an der Spitze des Ommatophors.

An gut konservirten Sehorganen bemerkt man schon mit unbewaffnetem Auge eine kleine Einsenkung des Augenträgers, welche mit einer graulichen Masse ausgefüllt ist, unter welcher das schwarze Pigment des Auges kugelförmig hindurchschimmert. Auf gut geführten Schnitten, die der kleinen Elemente wegen außerordentlich dünn sein müssen, sieht man nun, dass auch das Auge von *Haliotis* aus einem offenen Becher besteht, welcher aber von dem aus einer sulzigen Masse gebildeten Glaskörper ausgefüllt ist.

Das Auge von *Haliotis tuberculata* hat einen Längsdurchmesser von 0,67 mm und eine Breite von 1,0 mm. Die Öffnung ist durchschnittlich 0,07 mm breit.

Die cylinderförmigen Zellen der Epidermis gehen in derselben Weise, wie bei *Patella*, direkt in die langen, schmalen Zellen der Retina über, nur tritt das Pigment noch näher an die Öffnung des Augenbeckers heran, wie bei dem erstgenannten Mollusk.

Die Retinazellen sind alle von gleicher Natur, die vorderen jedoch kürzer als die am Fundus stehenden und in Folge dessen auch nicht so unverhältnismäßig schmal.

Die Länge der Zellen variirt zwischen 0,08 und 0,04 mm; die die Öffnung umgebenden Zellen sind jedoch bedeutend kürzer.

Letztere sind fast ganz von Pigment erfüllt, so dass keine Kerne in ihnen erkannt werden können. Je mehr sich jedoch die Zellen der Retina den gewöhnlichen Epidermiszellen nähern, desto deutlicher treten wiederum die Kerne zu Tage.

Die Zellen sind alle außerordentlich schmal, nämlich nur 0,002 bis höchstens 0,004 mm breit, und erreichen diesen Durchmesser auch nur an den Stellen, an denen die Kerne liegen, welche denselben Durchmesser besitzen. Sonst sind sie vollständig fadenförmig und so dicht an einander gedrängt, dass man die Retina mit einem außerordentlich feinen Kamme vergleichen könnte. Da die Kerne nicht auf gleicher Höhe liegen, sondern ganz unregelmäßig in dem letzten unpigmentirten Drittel vertheilt sind, so kann man leicht zu der falschen Ansicht kommen, dass in den einzelnen Zellen mehrere Kerne vorhanden seien. Selbst auf so außerordentlich dünnen Schnitten, wie man sie jetzt mit Hilfe des Schlittenmikrotomes und des Long'schen Messers anzufertigen im Stande ist, an denen man nur eine einzige Zellenlage unter dem Mikroskop zu betrachten hat, ist man der Gefahr dieser Täuschung ausgesetzt. Da nun GRABER neuerdings in den Retinazellen einiger Anneliden mehrere Kerne gefunden haben will, so lag die Annahme, dass auch bei unserer *Haliotis* mehrere Kerne in den Zellen vorhanden seien, sehr nahe. Als es mir jedoch gelang, einen sehr dünnen Schnitt (circa  $\frac{1}{110}$  mm), der die Zellen gerade in ihrer ganzen Länge zeigte, unter dem Mikroskope durch leichtes Auftupfen auf das Deckgläschen in der Weise zu zerquetschen, dass wenigstens einige Retinazellen gut isolirt wurden, erkannte ich ganz unzweifelhaft, dass jeder Zelle nur ein Kern zukommt, der etwas länglich gestaltet und von fast homogenem Inhalte oftmals sogar bis in die Pigmentschicht hineinreicht. Das Pigment nimmt fast zwei Dritttheile der Zelle ein und schließt nach vorn mit einem scharfen Saume gegen die Linse zu ab, zugleich das Ende der Zellen bildend.

Ich habe behauptet, dass die Zellen der Retina alle gleichartig seien, und glaube zu dieser Behauptung durchaus berechtigt zu sein, obwohl man sich durch den ersten Blick auf ein günstiges Präparat fast vom Gegentheil überzeugt halten könnte. Die Zellen liegen nämlich, wie schon gesagt, so dicht gedrängt, dass leicht die mannigfaltigsten Verschiebungen und Quetschungen eintreten, welche dann wieder eine ab-

weichende Form einzelner Zellen zur Folge haben. Keine dieser Formen ist jedoch konstant, und wenn in Fig. 11 die Zellen ihren Kern in der Mitte und in Folge dessen auch eine bauchige Auftreibung in der Mitte haben, die Zelle *c* dagegen kolbenförmig ist, da ihr Kern sehr weit nach unten steht, so lässt sich dadurch noch nicht auf eine innere Verschiedenheit dieser Zellen schließen; ihre Form kann ganz einfach durch die mechanischen Wachstumsverhältnisse erklärt werden.

Auf keinen Fall lassen sich in diesem Auge so difficile Verhältnisse erkennen, wie sie von HENSEN bei *Pteroceras* und in den Augen einiger Cephalopoden aufgefunden sind, vielmehr bietet die Retina ein fast schematisch einfaches Bild.

Von einer Nervenschicht in dem letzten Drittel der Retinazellen kann ich ebenfalls nichts erkennen und die Basalmembran ist überflüssig, da die Enden der Zellen in höchst charakteristischer Weise, wie wir sogleich sehen werden, von Nervenfasern und Ganglien umgeben sind.

Bevor ich jedoch zu diesen Verhältnissen übergehe, möchte ich einen Punkt berühren, welchen ich nicht völlig aufklären konnte, da es mir nicht möglich war, lebendes Material zu beschaffen. Es handelt sich nämlich um die Anwesenheit von Stäbchen oder stäbchenähnlichen Gebilden.

Die Linse besteht, wie ich schon oben erwähnte, aus einer gallertartigen Substanz, welche im Leben glashell ist, im Tode sich jedoch trübt und je nach der Behandlung mit verschiedenen Reagentien in der verschiedenartigsten Form gerinnen kann. Bei den Chromsäurepräparaten ist sie gewöhnlich faserig und blasig geronnen, und zwar in der Weise, dass, wie ich es in Fig. 2 dargestellt habe, die Fasern radiär nach der Retina zu verlaufen. Der an der Öffnung liegende Theil ist leicht konvex abgerundet und schließt dieselbe vollständig ab.

Je mehr sich nun die einzelnen Fäden der Retina nähern, desto feiner werden sie und schließlich ragen sie in der Weise an die Retinazellen heran, dass ein kleiner konischer Zwischenraum zwischen ihnen bleibt, welcher etwa der Breite einer einzelnen Zelle entspricht. Da die Linse sich bei der angegebenen Behandlung mit Pikrokarmen gelblich färbt, so sind diese Verhältnisse sehr genau zu erkennen.

Hier tritt vor Allem die Frage ein, welche ich vorläufig der Zukunft zur Entscheidung lassen muss, ob nämlich diese konischen, von der Substanz der Linse umgebenen glasigen Theilchen, welche dem oberen Ende der Retinazellen aufsitzen, als Stäbchen aufzufassen sind, oder nicht.

Mir gelang es bei der angegebenen Quetschmethode nicht, Genaues zu erkennen, es kann nur die Untersuchung des frischen Materials Entscheidendes zu Tage fördern.

Eine ganz besondere Eigenthümlichkeit des Haliotisauges ist das Verhalten des Nervus opticus.

Der sehr stark ausgebildete Nervenstrang geht vom Gehirn ab und tritt, indem er sich kurz vor dem Auge theilt, in mehreren Ästen an dasselbe heran.

Meistens sind es drei Zweige, oft auch nur zwei; ihre Zahl ist also durchaus nicht konstant.

Vor dem Auge breiten sich nun diese Nervenäste in der Weise aus, dass sie das ganze Auge umfassen und direkt mit den Enden der Retinalzellen in Verbindung treten, so dass diese in den Nerv wie in ein Polster eingesenkt sind. Der Opticus hat schon eine beträchtliche Dicke, 0,05 mm, und führt eine große Anzahl von Ganglienzellen, die Ansammlung derselben in der Umgebung des Auges ist jedoch eine noch bedeutend größere.

Während man an der Peripherie des querdurchschnittenen Opticus nur kleine Ganglienzellen in großer Anzahl erkennt, treten in den ganglionären Anschwellungen, welche den Bulbus umfassen, auch größere Zellen auf, welche die kleinen etwa um den dreifachen Durchmesser übertreffen. Diese sind vereinzelt an dem ganzen Rande hin gelagert und stets von einer Anzahl kleinerer Ganglienzellen umgeben.

Der Nervus opticus sowohl wie die erwähnten Anschwellungen desselben sind von einer ziemlich starken bindegewebigen Hülle umgeben, welche mit vielen kleinen Bindegewebskörperchen versehen ist.

In der Mitte finden sich nur Nervenfasern ohne Kerne, die Ganglienzellen sind, wie schon erwähnt, alle randständig. Einen Centralkanal konnte ich nicht wahrnehmen.

Dass der Opticus viele Ganglienzellen führt, steht im Widerspruch zu der Betrachtung SIMROTH'S<sup>1</sup>, welcher bei den einheimischen Gastropoden gefunden hat, dass der Opticus im Gegensatz zum Fühlernerven völlig von Ganglienzellen frei ist. Dagegen findet diese Thatsache eine auffallende Analogie bei den Cephalopoden<sup>2</sup> und Heteropoden<sup>3</sup>, hinter deren Auge ja ein oft außerordentlich bedeutendes Ganglion auftritt. Ich habe mich absichtlich davor gehütet, die Bezeichnung Ganglion für diese eigenthümliche Nervenbildung an dem Haliotisauge anzuwenden. Es handelt sich meiner Ansicht nach hier nur um eine außergewöhnlich umfangreiche Ausdehnung des Sehnerven und nicht um ein eigent-

<sup>1</sup> Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI. p. 244.

<sup>2</sup> HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XV. Taf. XII.

<sup>3</sup> cf. die Arbeiten von LEUCKART, GEGENBAUR und HENSEN.

liches Ganglion. Es zwingt mich hierzu die Vergleichung der feineren Struktur, welche bei beiden Theilen bis auf die vorher erwähnten großen Ganglienzellen völlig identisch ist. Außerdem erhalte ich durch die Kombination guter Querschnittserien den Eindruck, als wenn der Sehnerv sich in gehirnartigen Windungen um das Auge herumlegte, ohne sich an irgend einer Stelle zu unterbrechen. Aus diesen Gründen wähle ich lieber die etwas schwülstige Bezeichnung »ganglionäre Anschwellung«, als das nicht ganz zutreffende Wort »Ganglion«.

Was den ferneren anatomischen Bau des Auges und seiner Umgebung betrifft, so finde ich nichts, was ich den weiteren typischen Theilen höher organisirter Augen als analog an die Seite stellen könnte.

Das Haliotisaugeliegt einfach in lockerem Bindegewebe, welches hier dieselbe Struktur hat wie an anderen Theilen des Körpers; von einer Sclera und anderen das Auge umgebenden Häuten ist hier keine Spur zu entdecken.

Im Großen und Ganzen sind die hier vom Auge der *Haliotis tuberculata* geschilderten Verhältnisse auch auf das Auge von *Haliotis asinina*, bei welcher Species SEMPER zuerst die offene Becherform erkannte, zu übertragen.

Der Durchmesser der Augen von *H. asinina* beträgt nach den SEMPER'schen Präparaten 2,0 mm; die Gestalt derselben ist fast kugelförmig, die Öffnung aber nicht größer wie bei *H. tuberculata*.

Auch hier windet sich der Opticus, nachdem er sich kurz vor dem Bulbus in mehrere Äste getheilt hat, in vielfachen Schlingen um das Auge herum, hier und da Anschwellungen bildend, die den Durchmesser der ursprünglichen Nerven um das Doppelte übertreffen.

Die Zellen der Retina sind 0,43 mm lang und ebenfalls ganz außerordentlich schmal; die obersten zwei Dritttheile sind von schwarzem, feinkörnigem Pigment angefüllt, welches hier aber nicht mit einem scharfen Grenzsäume endet, sondern vielfach Fortsätze noch in die Linse hinein aussendet.

Kerne habe ich an den ungefärbten Präparaten nicht deutlich erkennen können, zweifle jedoch nicht daran, dass sie in ähnlicher Weise angeordnet sein werden, wie bei *H. tuberculata*. Neben dem schwarzen Pigment, welches den oberen Theil der Retinazellen einnimmt, finden sich häufig noch größere braune Pigmentkörnchen und Haufen in dem untern Theil dieser Zellen, so dass oftmals die Retina völlig dunkel erscheint.

Über die stäbchenartigen Fortsätze der Retinazellen konnte ich auch bei *H. asinina* nicht recht ins Klare kommen. Es ist zwar ein Saum

vorhanden, der, 0,12 mm breit, über der ganzen Retinaschicht liegt und eine faserige Struktur zeigt, so dass man sehr an die von HOFFMANN<sup>1</sup> beschriebenen Stäbchen im Auge von Nautilus erinnert wird; ich halte dieselben eher für den untersten in dieser eigenthümlich streifigen Weise geronnenen Theil der Linse, als für Stäbchenfortsätze.

Der mittlere Theil der Linse ist wiederum blasig geronnen, die Öffnung der Blase wird durch dieselbe wie von einem Pfropf vollständig ausgefüllt.

Eigenthümlich ist es, dass mitunter mitten in der Linse Pigmentflecke vorkommen, welche jedoch wahrscheinlich durch die Konservierungsmethode dorthin geschwemmte Theile des Retinapigmentes sind.

Eine Umhüllungsmembran ist hier eben so wenig vorhanden wie bei *H. tuberculata*.

### III. Das Auge von *Fissurella*.

Wie wunderbar verschieden oft die anatomischen Verhältnisse nahe verwandter Thiere sein können, davon giebt das jetzt zu betrachtende Sinnesorgan ein recht frappantes Beispiel.

Bei *Fissurella* und zwar *F. rosea* fand BERGH<sup>2</sup> schon im Jahr 1867 eben so wie bei *Margarita grönlandica* eine Öffnung im Bulbus, durch welche man zum freiliegenden Glaskörper gelangen konnte.

<sup>1</sup> Über die Stäbchen in der Retina des Nautilus. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. I. p. 180. Taf. XIII, Fig. 1 b.

<sup>2</sup> *Phidiana lynceus* og *Ismaila monstrosa* ved. RUD. BERGH (Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhavn for Aaret. 1866. Nr. 7—9. p. 110. Anm. Det virkelige Öie sees hos Margariterne (*M. grönlandica*, Ch.; *M. striata*, Brod. & Sow.; *M. helicina*, Phipps) som en sort Prik skinne igjennem Spidsen af Ophthalmophoriet; paa denne Prik sees, for det meste mere uadtil, et lille aflangt Hul, som snart var større, snart mindre og ved Tryk lod sig udvide (Tab. IV A, Fig. 16, 17). Indenfor samme fandtes ingen Lindse og, som det syntes, heller intet Glaslegeme. Hos den lille *Fissurella rosea* (Lmk.) syntes der at vaere en lignende Aabning paa Öiet tilstede som hos Margariterne. Mangel paa tilstraekkeligt Materiale o. a Omstaendigheder tillode mig ikke at undersøge de herhenhørende Forhold hos andre Aspidobranchier (Rhipidoglosser). — Öiet vilde altsaa, dersom dette bekræfter sig, frembyde den samme mærkelige Bygning uden dioptrisk Apparat som den, der nu med tilstraekkelig Sikkerhed er paaviist hos Nautilerne. Under alle Omstaendigheder vil det herefter vaere af ikke ringe Interesse at iagttage Udviklingen af Öiet hos Margariterne, og denne vil maaskee kunne kaste Lys over Udviklingsforholdene af dette Organ hos Molluskerne i det Hele, og muligviis vil det da vise sig, at der ogsaa hos denne Klasse under Öiets Dannelse skeer en Indkraengning fra Hudbladet, saaledes som C. SEMPER ogsaa synes at have iagttaget det hos en Landpulmonat fra Phillippinerne (sml. HENSEN, Über den Bau des Schneckenauges. Arch. f. mikroskopische Anatomie. II. 1866).

M. BRAUN<sup>1</sup> machte auf der Naturforscherversammlung in Baden-Baden 1879 die Mittheilung, dass er ebenfalls bei *Fissurella* offene Augen gesehen habe, jedoch fehlt hier leider die Angabe der Species. Mir standen nun leider nur zwei Species von *Fissurella* aus dem Mittelmeer zur Verfügung, nämlich *Fissurella costata* und *Fissurella graeca*; bei beiden ist das Auge vollständig geschlossen, nähert sich jedoch in anderer Beziehung den eben beschriebenen Sehorganen ganz außerordentlich.

Das Auge von *F. graeca* liegt dicht unter der 0,3 mm breiten Epidermis, jedoch so, dass die Zellen der Cornea nicht an die Epithelzellen anstoßen, sondern durch eine kleine Bindegewebsschicht von denselben getrennt sind. Diese Bindegewebsschicht ist verschieden dick, oft nur wenige Zelllagen breit, häufiger jedoch so stark, dass das Auge 1,4 mm weit von der Epidermis entfernt liegt.

Das Auge (Fig. 3), welches einen Durchmesser von 0,3—0,5 mm hat, ist fast kugelförmig, selten etwas seitlich komprimirt, so dass es dann eine birnförmige Gestalt erhält.

Eine Verbindung der Retina mit den Epidermiszellen ist natürlich an diesem völlig geschlossenen Augenfollikel nicht wahrzunehmen, jedoch kann kein Zweifel daran gehegt werden, dass auch bei *Fissurella* nach Analogien der vorher besprochenen Sinnesorgane die Retina aus umgewandelten Epidermiszellen besteht. Die Retinazellen sind wiederum am Fundus des Auges am längsten, nämlich 0,05 mm lang, sie verkürzen sich an den Seiten und werden an dem oberen der Epidermis direkt zugekehrten Theile vollständig glatt, wie dies von den Augen der Landpulmonaten<sup>2</sup> bereits bekannt ist. Obgleich ich ebenfalls sehr großes Bedenken trage die bei den Wirbelthieren angewandte Nomenklatur auf die Augen der Wirbellosen zu übertragen, so glaube ich, dass man hier am wenigsten Anstoß erregen wird, wenn man mit SIMROTH und Andern diesen Theil als Cornea bezeichnet.

Freilich liegen bei *Fissurella* die Verhältnisse etwas anders, wie z. B. bei *Helix pomatia*, denn das Auge liegt hier tiefer und das Epithel des Augenträgers ist über dem Auge und der Cornea fast gar nicht abgeplattet, sondern besteht aus den gewöhnlichen langen cylinderförmigen Zellen; nur die Schleimzellen mangeln dieser Stelle.

Die Retinazellen (Fig. 12) sind bei *F. graeca* deutlich in zwei verschiedene Gruppen gesondert. Die einen sind lang und an ihrem unteren Ende außerordentlich schmal, ihr 0,008 mm langer und 0,003 mm

<sup>1</sup> Amtlicher Bericht 1879. Sitzung der Zoolog. Sektion v. 19. September.

<sup>2</sup> SIMROTH, Über die Sinnesorgane der einheimischen Weichthiere. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI. p. 240 ff. Taf. XV, Fig. 10 b.

breiter Kern liegt gerade in der Mitte der Zellen, welche sich nach der Linse zu becherförmig erweitern und im obersten Drittel mit schwarzem feinkörnigen Pigment erfüllt sind, welches an dem inneren Retinarand eine scharfe Linie bildet. Dazwischen lagern andere dickere Zellen von 0,01 mm Breite, welche die Lücken zwischen den schmalen Stielen der langen Zellen genau ausfüllen. Ihr Kern ist 0,008 mm breit und kugelförmig, der Inhalt desselben gekörnelt und zwar in viel größerer Weise wie bei den oben beschriebenen langen Kernen.

Der sonstige Inhalt dieser breiten Basalzellen ist homogen. Pigment scheint in ihnen nicht vorhanden zu sein, ihre zwischen dem breiten Kopftheil der Pigmentzellen hindurchgehenden spitzen Ausläufer wären auch viel zu schmal, als dass die Pigmentansammlung in denselben einen Zweck haben könnte.

Es war mir leider nicht möglich die Verbindung der Retinazellen mit dem N. opticus genau nachzuweisen, denn obgleich auch bei *F. graeca* der N. opticus sich in ähnlicher Weise um das Auge herum ausbreitet wie bei *Haliotis*, ist hier doch eine Basalmembran vorhanden, die die Retinazellen von den Nervenwindungen trennt.

Ich habe mir aus meinen Präparaten eine Ansicht gebildet, die mir vorläufig noch die beste Erklärung für diese doppelte Zellenlage zu geben schien:

Betrachten wir noch einmal das Auge von *Haliotis*, so sehen wir von dem innern Rande der Retina Fasern ausgehen, welche in den Glaskörper, resp. in die Linse, verlaufen; hierdurch wird eine eigenthümliche Streifung hervorgerufen, die leicht das Bild vom Stäbchen vortäuscht.

Bei *Fissurella* haben wir nun ganz ähnliche Verhältnisse; auch hier gehen zwischen zwei langen Pigmentzellen Fäserchen ab, welche sich innerhalb des Glaskörpers verlieren. Zwischen diesen bleibt wiederum ein konischer Theil über jeder Pigmentzelle frei, so dass dasselbe Bild hervorgerufen wird, wie bei *Haliotis*.

Ich halte demnach die dicken Basalzellen nicht bloß für Stützzellen der eigentlichen Retinazellen, sondern für diejenigen Organe, von denen der Glaskörper, resp. die Linse, abgesondert wird, während die Pigmentzellen, meiner Ansicht nach, allein als Endapparate des N. opticus fungiren.

Ich brauchte so eben die Bezeichnung Glaskörper und Linse, und glaube auch durch die Darstellung der eigenthümlichen Verhältnisse bei *Fissurella* im Stande zu sein, die sich noch immer um diese Worte drehenden Streitfragen in gewisser Beziehung beilegen zu können.

Alle Linsen bei den Cephalophoren, mit alleiniger Ausnahme der Rückenaugen von *Onchidium*, sind unbedingt reine Cuticularbildungen. Es ist dies auch schon von fast allen Forschern anerkannt worden und ich glaube, dass auch LEYDIG<sup>1</sup>, der bei *Paludina* die Verhältnisse anders darstellte, sich zu dieser Ansicht bekehrt hat.

Eben so ist der Glaskörper bei den Mollusken ein cuticulares Gebilde, jedoch wie aus der HENSEN'schen Beschreibung der Verhältnisse bei einigen Prosobranchiern<sup>2</sup> hervorgeht, von der Linse scharf getrennt. Ich halte nun Glaskörper und Linse bei den Mollusken im Allgemeinen, im Besonderen aber bei *Fissurella* für identisch.

Auch bei *Fissurella* gerinnt der Inhalt des Auges bei Behandlung mit erhärtenden Flüssigkeiten in doppelter Weise; der innere hier völlig kugelige Theil wird zu einer festen, homogenen Masse, die sehr brüchig ist und unter dem Messer in viele Splitter zerspringt, während der äußere Theil dagegen, wie schon gesagt, in faseriger Form gerinnt. Beide Gerinnungsprodukte sind scharf von einander getrennt und färben sich auch verschiedenartig durch Pikrokarmine. Der innere runde Theil, die Linse, wird in der Mitte gelb, am Rande und in den Bruchspalten dunkelroth; der faserige Theil, der Glaskörper, wird schwach rosa gefärbt.

Trotz dieser verschiedenen Färbung nun glaube ich, beide Theile dennoch als homolog auffassen zu können, da die Vergleichung mit *Haliotis* zeigt, dass hier ähnliche Verhältnisse schon in Bildung begriffen sind. Auch hier ist der mittlere Theil von anderer Beschaffenheit wie der Randtheil, aber die beiden Zonen gehen noch unmerklich in einander über.

Es wird also meiner Ansicht nach von dem jugendlichen Auge bei *Fissurella* durch dieselben Zellen zuerst die Linse abgesondert, und nachdem dieselbe genügend groß ist, der sogenannte Glaskörper gebildet, in welchem die Linse eingebettet liegt.

Das Verhalten des *N. opticus* ist fast wie bei *Haliotis*, nur theilt sich der Sehnerv nicht vor dem Bulbus, sondern geht als geschlossener, 0,5 mm starker Strang in vielfachen Windungen an das Auge heran. In mannigfachen Ausläufern, die ebenfalls viele kleine Ganglienzellen enthalten, umgibt er die Augenblase, nur den oberen Theil, die sogenannte Cornea, freilassend. Auch hier fehlt eine eigentliche Sclera;

<sup>1</sup> Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschrift. Bd. II. 1850.

<sup>2</sup> HENSEN, Über den Bau des Schneckenauges. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. II. p. 399 ff.

dieselbe wird vielmehr durch die ganglionäre Anschwellung des Sehnerven ersetzt.

Eine eigenthümliche Bildung muss ich noch erwähnen, die ich mehrfach bei den Augen von *Fissurella*, einige Male aber auch bei *Haliotis tuberculata* antraf, — es bilden sich nämlich mitunter kleine Nebenaugen, welche durch cystenartige Einstülpung der Retina entstehen. Wir erhalten dadurch ein Bild, wie es CARRIÈRE<sup>1</sup> bei der Regeneration der Schneckenaugen wiederholt beobachtet hat.

Es sind entschieden abnorme Bildungen, mit denen wir es hier zu thun haben, aber man sieht gerade hieran, welche außerordentlich intensiven Wachstumsverhältnisse im Auge dieser Meeresschnecken stattfinden.

Von *Fissurella costata* erhielt ich nie so deutliche und wohlherhaltene Präparate; ich füge desshalb nur an, dass das Auge auch bei dieser Species unbedingt vollständig geschlossen ist und dass die Maßverhältnisse im Grossen und Ganzen dieselben sind, wie die oben beschriebenen.

### Résumé.

Betrachten wir die soeben beschriebenen Sinnesorgane noch einmal, indem wir sie unter einander und mit den Augen anderer Thiere vergleichen, so finden wir, dass das Auge von *Patella* auf der allerniedrigsten Stufe der Sinnesorgane steht, wenn man es überhaupt als solches betrachten kann.

Da wir jedoch durch die Mittheilungen SEMPER's, welche dann HENSEN, BOBRETZKY, SIMROTH und CARRIÈRE weiter verwerthet haben, wissen, dass, wie schon gesagt, das Molluskenauge sich durch eine Einstülpung des Ektoderms bildet, da wir ferner wissen, dass der Nerv erst in späteren Entwicklungsstadien zu der Retina hinzutritt, so glaube ich wiederholt meine Ansicht dahin aussprechen zu müssen, dass das problematische Organ von *Patella* ein phylogenetisch entstehendes Auge darstelle.

Als nächster Verwandte von *Patella* wird nun seit längerer Zeit *Chiton* aufgefasst, der, wie ich mich an mannigfachen Schnittserien überzeugen konnte, im erwachsenen Stadium keine Augen besitzt, obgleich die Larve nach LOVÉN Augenpunkte haben soll. Da höchst wahrscheinlich *Chiton*<sup>2</sup> den Würmern (*Neomenia* und *Chaetoderma*) von allen Mollusken am nächsten steht, so wäre hierin schon ein bedeutender Beweis für die Wahrscheinlichkeit meiner Theorie geliefert.

<sup>1</sup> l. c. Taf. II, Fig. 22.

<sup>2</sup> Vergl. v. IHERING, Monographie des Nervensystems der Mollusken.

Nun sind nach der andern aufsteigenden Weise hin *Haliotis* und *Fissurella* sehr nahe verwandt mit *Patella*; und gerade bei diesen Schnecken finden sich auch, wie wir gesehen haben, die bereits etwas höher organisirten Augen, während *Trochus* und *Turbo*, welche man mit diesen unter der Sektion der Kammkiemer (*Ctenobranchia*) vereinigt, bereits Sehorgane besitzen, welche in nichts von dem Typus, wie er gewöhnlich bei Mollusken vorkommt, abweichen.

Suchen wir nach Analogien bei anderen Thieren, so treffen wir offene Augen noch bei anderen Mollusken und zwar bei *Nautilus*, wo sie bereits durch OWEN und VALENCIENNES entdeckt, durch HENSEN<sup>1</sup> jedoch zuerst genauer beschrieben wurden, und bei *Margarita groenlandica*, bei der sie BERGH zuerst auffand.

Nun repräsentirt aber *Nautilus* ebenfalls eine Übergangsstufe zu den höher organisirten Cephalopoden, welche ebenfalls sämmtlich geschlossene und hoch ausgebildete Augen besitzen.

Wie es sich mit *Margarita* verhält, ist mir allerdings nicht ganz klar, da ich nicht im Stande bin, der in dänischer Sprache geschriebenen Abhandlung BERGH's vollständig zu folgen.

Wir wissen ferner, dass unter den Würmern, und zwar den Blutegeln, eigenthümliche Sinnesorgane auftreten, die von LEYDIG zuerst als Augen, von RANKE<sup>2</sup> als Übergangssinnesorgane angesehen werden.

Diese am Kopfe der Hirudineen stehenden Organe sind ebenfalls offene Becher, ihr Lumen ist jedoch nicht von einer Cuticularausscheidung eingenommen, sondern von großen eigenthümlich gebauten Zellen, zu denen ein deutlicher Nerv herantritt. Dass wir es hier ebenfalls mit einem in Bildung begriffenen Auge zu thun haben, unterliegt keinem Zweifel, nur ist dasselbe wiederum nach einem ganz anderen Typus angelegt. Die Analogie mit den eben beschriebenen Molluskenaugen beschränkt sich darauf, dass dieser Sinnesbecher sich ebenfalls durch eine Einstülpung von Ektodermzellen bildet. —

Was die von mir angewandte Nomenklatur betrifft, so habe ich mich zum Theil an meine Vorgänger gehalten, zum Theil bin ich davon einigermaßen abgewichen, hauptsächlich aus dem Grunde, weil die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen der verschiedenen Schichten von den Wirbelthieraugen entlehnt sind und leicht den Gedanken erregen können, man habe es hier mit homologen Geweben zu thun. Auch das Wort *Retina* hätte ich gern verbannt und dafür die Bezeich-

<sup>1</sup> Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XV. p. 203. Taf. XIX, Fig. 71—81 und Taf. XX, Fig. 82—84.

<sup>2</sup> Beiträge zu der Lehre von den Übergangs-Sinnesorganen etc. Diese Zeitschrift. Bd. XXV. p. 143 ff. Taf. X.

nung »Stäbchenzellen« gebraucht, wenn ich nicht gefürchtet hätte, auch hierdurch wieder falsche Vorstellungen zu erwecken.

Diejenigen Zellen, welche als lichtpercipirende Organe aufgefasst werden können, sind gerade bei den beschriebenen Mollusken sehr charakteristisch gebaut; was hier fast schematisch klar liegt, findet sich aber mehr oder weniger deutlich auch bei anderen Molluskenaugen, besonders bei den Helicinen. Die sogenannte Retina besteht, wie wohl jetzt als definitiv sicher angenommen werden kann, aus einer Reihe länglicher Zellen, deren vorderer Theil von schwarzem Pigment angefüllt ist.

Dieses Pigment ist nun mehr oder minder randständig, so dass in der Mitte auf dünnen Querschnitten ein unpigmentirter cylinderförmiger Kanal bleibt, der direkt in den unpigmentirten Theil der Zelle übergeht (Fig. 9 und 13).

Es wäre vielleicht nicht unfruchtbar diese Zellen mit den Stäbchen des Arthropodenauges zu vergleichen, da man es ja, wenn man den Cuticularsaum des Patella-Auges mit in Betracht zieht, fast mit homologen Bildungen zu thun hat.

Leipzig, im Oktober 1880.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXV und XXVI.

Fig. 1. Augen von *Patella coerulea*, stark vergrößerter Längsschnitt. *E*, Epidermis, *C*, Cuticula, *F*, faseriges Bindegewebe (*Cutis*), *Bg*, lockeres Bindegewebe, *R*, Retina, *OS*, obere Schicht (*Cuticularsaum*), *P*, Pigment.

Fig. 2. Auge von *Haliotis tuberculata*, Längsschnitt. *R*, Retina, *N*, ganglionäre Anschwellung des Sehnerven.

Fig. 3. Auge von *Fissurella graeca*. *R*, Retina, *G*, Glaskörper, *L*, Linse, *N*, ganglionäre Anschwellung des Sehnerven, *O*, Nervus opticus.

Fig. 4. Schematische Darstellung eines Längsschnittes durch das Auge von *Patella*.

Fig. 5. Desgl. von *Haliotis tuberculata*.

Fig. 6. Desgl. von *Fissurella graeca*. Buchstabenbezeichnung wie oben.

Fig. 7. Retinazellen von *Haliotis asinina*.

Fig. 8. Querschnitt durch den unpigmentirten Theil der Retinazellen von *Fissurella graeca*. *R*, eigentliche Retinazellen mit dunkel gefärbten Kernen, *S*, Stützzellen.

Fig. 9. Längsschnitt durch den Fühler von *Patella coerulea*. *A*, Auge, *Gl*, Fühlerganglion mit dem Fühlernerven.

Fig. 10. Schematische Darstellung einer Stäbchenzelle von *Patella coerulea*. *N*, Nucleus, *a*, unpigmentirte Schicht, *b*, Pigmentschicht, *c*, Cuticularsaum, *d*, Fäserchen.

Fig. 11. Querschnitt durch einige Retinazellen von *Patella coerulea*. (Das Pigment ist wandständig angeordnet.)

Fig. 12. Einige Retinazellen von *Patella coerulea* im Zusammenhange.

Fig. 13. Desgl. von *Haliotis tuberculata*. *N*, Nerv, *a*, bandförmige Zelle mit mittlerer Anschwellung, *c*, kolbenförmige Zelle, *d*, normale Form.

Fig. 14. Retinazellen von *Fissurella graeca*. *R*, Pigmentzellen, *P*, Pigment, *L*, Stützzellen.

Fig. 15. Querschnitt durch den pigmentirten Theil der Zellen von *Fissurella graeca*.

Fig. 16. Querschnitt durch den pigmentirten Theil von *Haliotis tuberculata*.

Fig. 3.

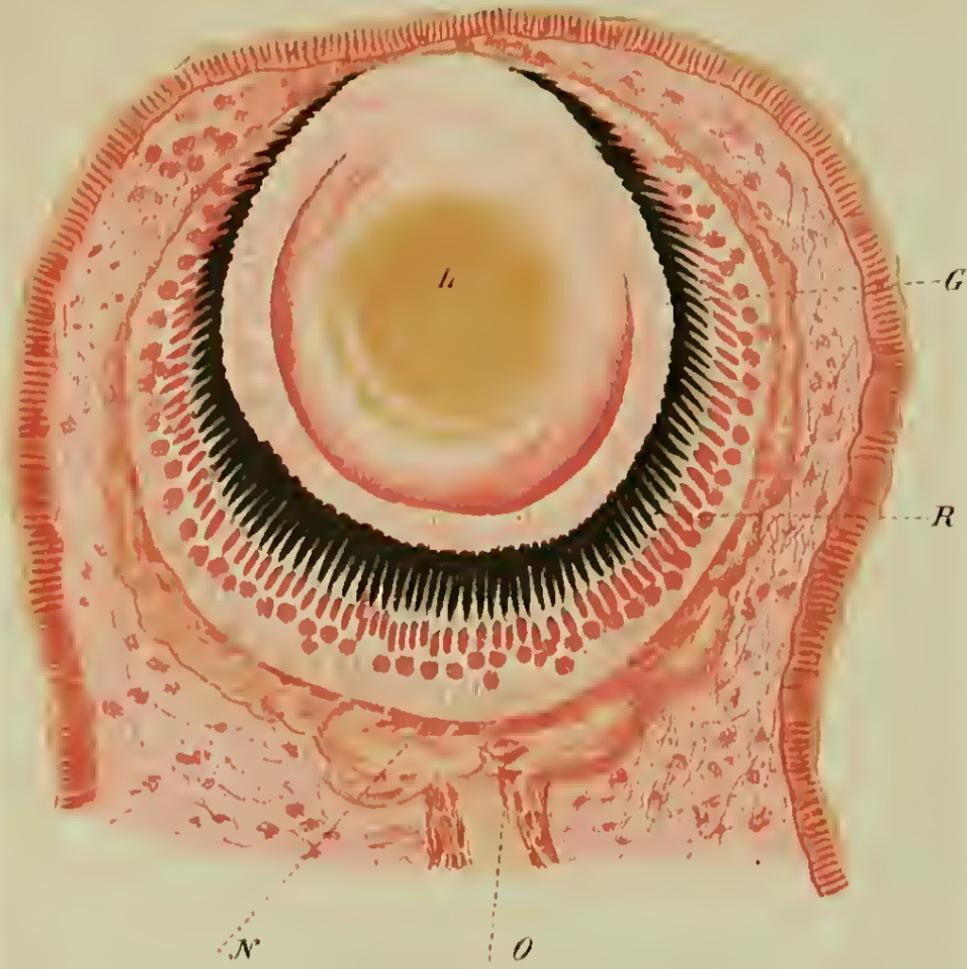


Fig. 2.

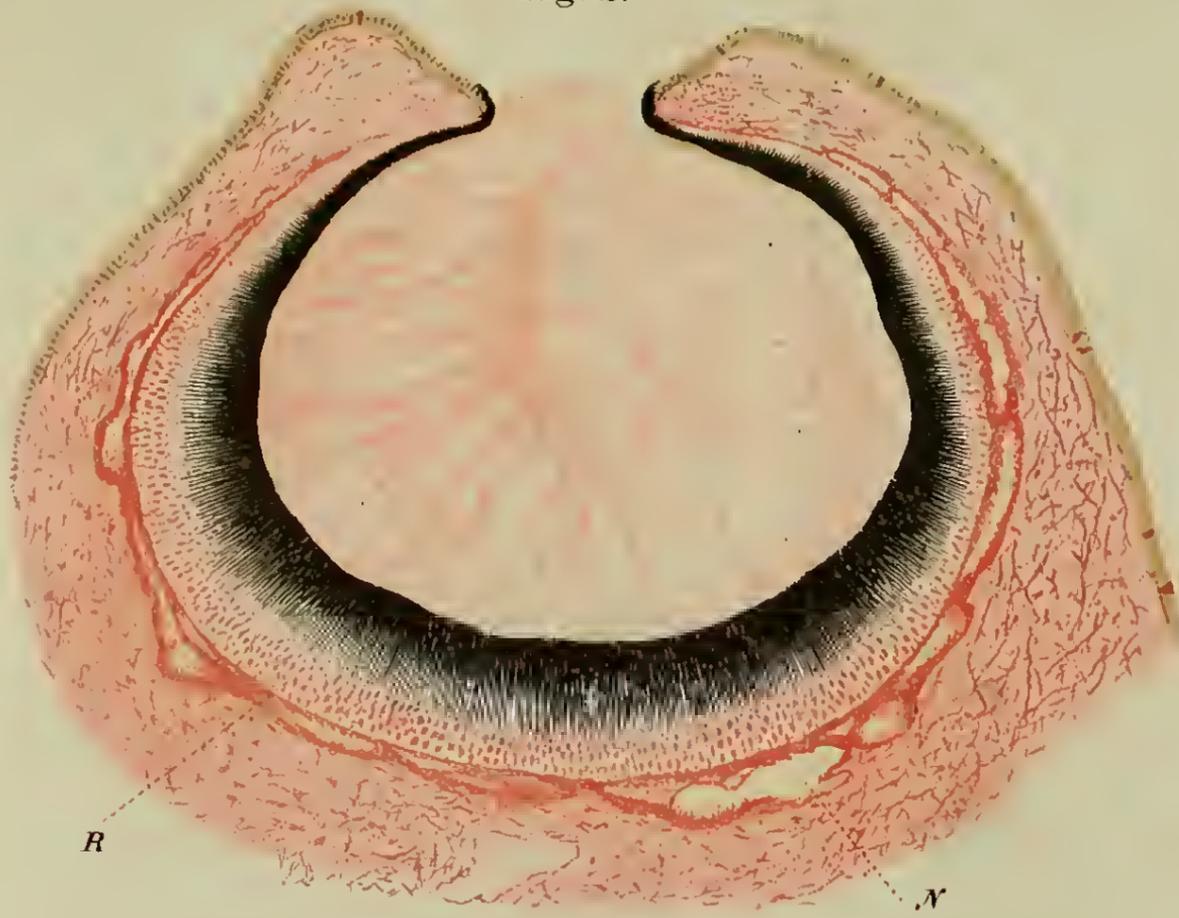


Fig. 7.



Fig. 1.

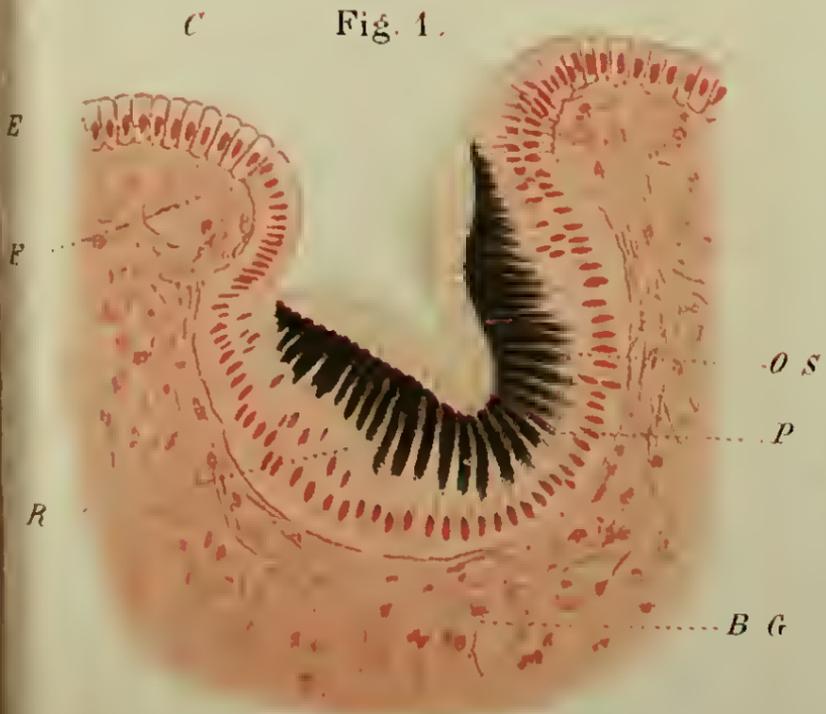


Fig. 5.

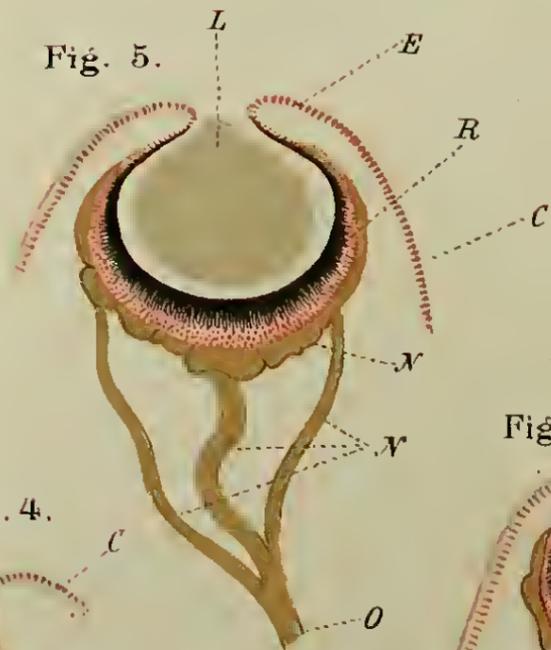


Fig. 8.



Fig. 4.

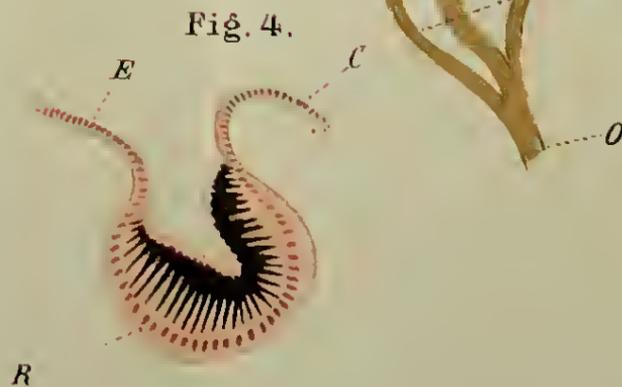


Fig. 6.

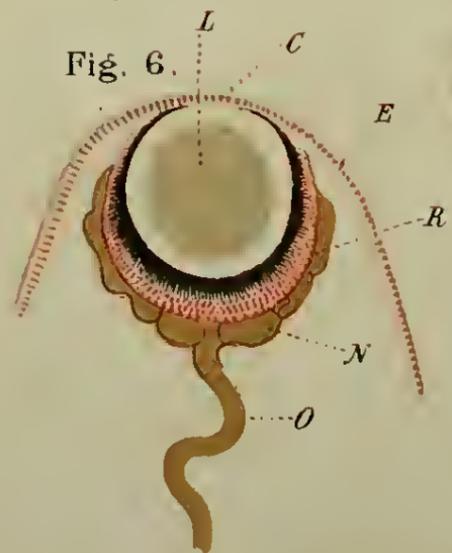




Fig. 9.



Fig. 11.



Fig. 10.



Fig. 14.

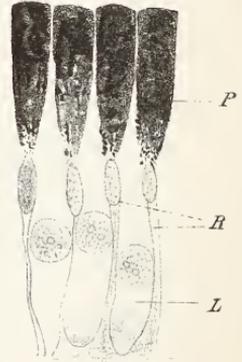


Fig. 13.

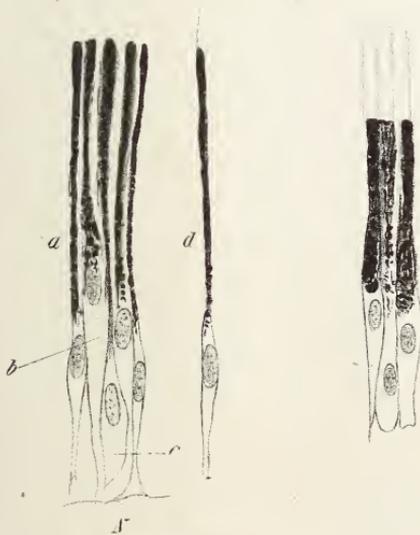


Fig. 12.



Fig. 16.



Fig. 15.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Fraisse Paul

Artikel/Article: [Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. 461-477](#)