© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden.

Von

M. v. Lenhossék in Würzburg.

Mit 2 Figuren im Text.

Die Cephalopoden nehmen unter den Mollusken eine hervorragende Stellung ein, und diese hohe Entwicklungsstufe kommt vielleicht in keinem anderen Organsystem in dem Maße zum Ausdrucke, als in den Sinnesorganen. Diese Thiere besitzen ein wohlentwickeltes Geruchsorgan (entdeckt von v. Kölliker[1] im Jahre 1844), bei den meisten Formen in Gestalt eines kleinen von Sinneszellen ausgekleideten, auf jeder Seite hinter dem Auge gelegenen Grübchens, an das ein besonderer Nerv vom Gehirn her herantritt; sie sind ausgestattet mit einem ansehnlichen Gehörorgan, das aus einem Epithelsäckchen besteht, zwei Nervenendstellen: eine Macula und eine Crista acustica aufweist, im Inneren Otolithen birgt und ähnlich wie bei den Wirbelthieren, in die knorpelige Schädelkapsel eingeschlossen ist. An allen Stellen ist die Haut versehen mit Tastnerven, am reichlichsten in den Tentakeln, wo sich, wie ich mich unlängst überzeugt habe, auch typische epidermale Sinnesnervenzellen finden. Aber kein anderes Sinnesorgan trägt eine solche Vollendung zur Schau wie das Auge, und man muss Lang[2] Recht geben, wenn er sagt, dass das Auge der dibranchiaten Cephalopoden »zu den höchstentwickelten des ganzen Thierreiches gehört«. Dieses Auge überrascht den Beobachter durch seine Größe, durch seine reiche innere Ausgestaltung, vor Allem aber durch den Anschluss in seinem Bau an den Typus des Wirbelthierauges. Es ist von kugeliger Form, bei stattlichen Exemplaren von Sepia, Eledone oder Octopus größer als ein Menschenauge. Es besitzt eine durchsichtige Cornea, die freilich bei vielen Formen (den sog. Oigopsiden) einen kleinen Defekt aufweist,

[1] A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. p. 107.

[2] A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 3. Abtheilung. Jena 1892. p. 750.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wodurch die vordere Kammer mit dem umgebenden Medium kommunicirt, eine bewegliche, mit einem Ringmuskel versehene, in der Mitte durchbrochene Iris, eine schöne Linse, eine Netzhaut und eine Sclerotica, die wie etwa die vieler Ichthyopsiden, Sauropsiden und auch Monotremen, knorpelig ist; in der Familie der Octopoden fehlt auch äußerlich um die Cornea herum eine ringförmige muskulöse Hautfalte nicht, die durch ihre Zusammenziehungen das Auge vollkommen zu schließen vermag, eine Art Augenlidbildung. Dass sich anstatt des Glaskörpers eine wasserklare Flüssigkeit findet, sowie dass an Stelle eines strangförmigen Nervus opticus zahlreiche, in das Auge von hinten eindringende Nervuli optici vorhanden sind, bildet wohl keinen wesentlichen Unterschied, dagegen sind das Fehlen eines Accommodationsmuskels, einer Chorioidea und der Mangel äußerer Augenmuskeln als eingreifendere Differenzpunkte zu bezeichnen.

Bei dieser vorgeschrittenen morphologischen Organisation des Auges muss es gewiss von hohem Interesse sein, einen Blick zu werfen auf den feineren Bau des wesentlichsten, das Licht percipirenden Theils des Sehorgans, der Netzhaut und namentlich zu untersuchen, ob diese auch nach dem Typus der Vertebratenretina gebaut ist. Es war mir unlängst vergönnt, das Interesse, das diese Frage in mir erregte, in vollem Maße befriedigen zu können, Dank einem mehrwöchentlichen Aufenthalte an der k. k. österreichischen Zoologischen Station zu Triest. Es ist mir vor Allem eine angenehme Pflicht, bei dieser Gelegenheit dem hohen k. k. österreichischen Ministerium für Kultus und Unterricht für die Gewährung des Arbeitsplatzes, Herrn Hofrath Prof. C. Claus für sein empfehlendes Votum und Herrn Dr. Gräffe, dem Inspektor der Zoologischen Station, für die Liebenswürdigkeit, die er mir während meines Triester Aufenthaltes bewiesen hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Von den verschiedenen Cephalopodenarten, die mir in beliebiger Menge zur Verfügung standen, habe ich namentlich Sepia und Eledone benutzt und meine Untersuchungen beziehen sich direkt auf die Netzhaut dieser Thiere, können aber wohl in den principiellen Punkten ohne Bedenken auf die aller dibranchiaten Cephalopoden ausgedehnt werden. Wie alle meine Vorgänger auf diesem Forschungsgebiet, habe ich die Netzhaut vor Allem an feinen senkrechten und horizontalen Schnitten untersucht, die ich mit den verschiedensten Farbstoffen behandelt, theilweise auch, zur Entfernung des sehr störenden Pigments, nach Grenacher's Vorgang der Einwirkung verdünnter Salpetersäure unterworfen hatte, desgleichen habe ich zum Studium der Form der Elemente vielfach Zerzupfungen von Schnitten vorgenommen. Daneben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bediente ich mich aber noch einer Methode, die, so viel ich weiß, zu diesem Zweck noch von Niemandem angewendet wurde, und wenn ich dem bisher Bekannten etwas Neues zuzufügen in der Lage bin, so verdanke ich dies in erster Reihe diesem Verfahren. Dieses Verfahren ist die Golgi'sche Methode.

Wenn das Auge in seinem ganzen Habitus eine so große Ähnlichkeit mit dem Auge eines Wirbelthieres zeigt, so muss nun allerdings bezüglich der Netzhaut gesagt werden, dass diese in ihrer feineren Struktur von der Vertebratenretina wesentlich abweicht. Sie ist nach einem viel einfacheren Plane gebaut. Bei den Wirbelthieren baut sich die Netzhaut, wie zart und dünn sie auch sei, doch aus einer Anzahl distinkter, flächenhaft ausgebreiteter, wunderbar differenzirter Zellenreihen auf, die von einander durch zellenlose, bloß durch die Verästelungen der Zellenausläufer ausgefüllte Schichten getrennt sind. Die Elemente der mittleren von diesen Zellenlagen erreichen mit ihren Fortsätzen weder die äußere noch die innere Oberfläche der Netzhaut, wir haben es hier also nicht mit einer scheinbaren, etwa bloß durch die verschiedene Stellung der Kerne veranlassten, sondern mit einer richtigen Schichtung, einem richtigen Übereinander der Elemente zu thun.

Nicht so bei den Cephalopoden. Hier stellen die wesentlichsten Bestandtheile der Retina, die Sehzellen, wie wir sie mit Carrière[1] nennen wollen, schmale, lang ausgestreckte Elemente dar, die palissadenförmig neben einander angeordnet, die Netzhaut senkrecht in ihrer ganzen Dicke durchsetzen, mit dem inneren Ende, dem »Stäbchen«, an die homogene Membran heranreichen, die die Höhlung der Netzhaut überzieht, mit dem anderen, dem proximalen Ende, zu den Opticusfasern in Beziehung treten, die sich von der hinteren konvexen Seite her über die Netzhaut vertheilen. Man kann in diesem Sinne die Cephalopodennetzhaut als einschichtig bezeichnen. Diese wichtige Thatsache ist zuerst von Babuchin[2] in einer ausgezeichneten, hier in Würzburg entstandenen Arbeit begründet worden. Babuchin führte auf Grund mühsamer Isolationen den Nachweis, dass »die stäbchenförmigen Gebilde, die Pigmentklümpchen und die Zellen, welche nach außen liegen, ein Ganzes bilden«, mit anderen Worten, dass die hinter einander liegenden Gebilde von der Innenfläche der Netzhaut her bis zu den Nervenfasern als Bestandtheile je einer einzigen Zelle zusammengehören. Indess fehlt es noch der Babuchin'schen Mit-

[1] J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München 1885.

[2] A. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. 1. Über den Bau der Cephalopodenretina. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. 1864. p. 127.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

theilung in dieser Beziehung an Sicherheit und Klarheit. Erst in der wirklich als klassisch zu bezeichnenden Arbeit Grenacher's[1] finden wir diesen fundamentalen Sachverhalt bestimmt dargestellt und auch bildlich klar wiedergegeben. Hensen hatte vor Grenacher in seinem umfassenden und mit Recht so berühmten Aufsatz über das Auge verschiedener Mollusken[2] die Netzhaut der Cephalopoden als mehrschichtig hingestellt, ja er unterschied darin nicht weniger als sieben Lagen, die er wieder in zwei Gruppen, ein Stratum epitheliale und ein Stratum conjunctivum theilte. Grenacher hat nun gezeigt, dass diese Schichtung in der Hauptsache nur eine scheinbare ist, sie wird dadurch hervorgerufen, dass alle Sehzellen in gleichen Höhen theils gewisse Formdifferenzirungen, theils auch Pigmenteinlagerungen zeigen, die durch das Nebeneinander der Zellen flächenhaft ausgebreitete Schichten vortäuschen. In äußerst treffender Weise vergleicht Grenacher diese Zellen mit einer aufgestellten Reihe Menschen, etwa Soldaten, und fragt mit Recht, ob man da von einer Kopf-, Brust-, Bauch- und Beinschicht reden dürfe?

Indessen wird das Bild der einschichtigen Retina durch einen Umstand doch etwas getrübt. Die Sehzellen sind nämlich bei den Cephalopoden eben so wenig wie bei den anderen Mollusken die einzigen Elemente der Netzhaut. Eingeschaltet zwischen ihnen findet sich auch hier, wie überall, eine Reihe von gewöhnlichen, der Funktion der Lichtperception wahrscheinlich fremden Elementen, die freilich hier im Verhältnis zu den mächtig entwickelten Sehzellen viel schwächer sind als anderswo, so schwach, dass sie den Namen von Stützzellen kaum verdienen. Hensen hat sie als »Stäbchenkörner« bezeichnet, von der Auffassung ausgehend, dass sie mit den Stäbchen zusammenhängen, einer Auffassung, die wir heute nicht mehr festhalten können. Grenacher nennt sie »Limitanszellen«, weil er die Bildung der die Stäbchenenden bedeckenden Membrana homogena oder limitans auf diese Zellen zurückführt. Auch diese Bezeichnung scheint uns nicht ganz glücklich gewählt, und wir wollen bei dem einfachen Namen »indifferente Epithelzellen oder Zwischenzellen« verbleiben. Meine Erfahrungen über diese Elemente weichen von denen Grenacher's in einigen Punkten ab. Ich finde Folgendes. Betrachtet man die Netzhaut auf einem senkrechten Schnitt, so erblickt man ungefähr an der Grenze des äußeren Viertels

[1] H. Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. 1886. p. 207.

[2] V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865. p. 155.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihrer Höhe eine scharfe Linie, die parallel mit ihren Flächen sie in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzt. Dies ist die Grenzmembran Hensen's und Grenacher's. Auf dieser Grenzmembran nun, die von den Sehzellen durchsetzt wird, stehen die fraglichen Epithelzellen, eingeschlossen in den schmalen Lücken, die die hier etwas verjüngten Sehzellen zwischen sich übrig lassen. Sie reichen also nicht so weit herunter wie die Sehzellen und bilden innerhalb der Netzhaut gleichsam eine zweite Schicht, eine Schicht für sich. Ihr kleiner Zellkörper umfasst einen elliptischen, senkrecht gestellten Kern, den man auch an Schnitten, wo das Pigment noch nicht beseitigt ist, theilweise wenigstens sehen kann, viel besser aber an solchen, wo das geschehen ist. Gleich unter dem Kern hört der Zellkörper wie abgeschnitten auf, er ist an seiner unteren Grenzfläche zu einer kleinen Cuticularbildung verdichtet; durch diese cuticulare Basalplatte kommt eben die soeben erwähnte Grenzmembran zu Stande, die also als ein Produkt oder richtiger als ein Bestandtheil dieser Zellen aufzufassen ist. Um das weitere Verhalten der Epithelzellen zu eruiren, muss man sich unbedingt pigmentbefreiter Schnitte bedienen. Nach Grenacher sollen sich nun diese Zellen nach oben hin in je eine feine Faser fortsetzen, die zwischen den Stäbchen emporsteigen und oben in die homogene Deckmembran einmünden soll. Verstehe ich Grenacher recht, so stellt er sich diesen Zusammenhang so vor, dass das Protoplasma der »Limitanszellen« direkt in jene homogene Haut übergehe. Abweichend von dieser Darstellung vermisse ich an meinen sehr feinen, in Alkohol fixirten, mit Salpetersäure behandelten und mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten eben so wie auch an Isolationspräparaten jene oberen faserförmigen Fortsetzungen der Epithelzellen vollkommen, finde vielmehr, dass diese kleinen Zellen nur das Gebiet des äußeren Pigmentstreifens in Anspruch nehmen, dass sie an der distalen Grenze der Pigmentregion, da wo der Grenacher'sche Stäbchensockel in das Stäbchen übergeht, alle etwas zugespitzt endigen. Auch scheinen sie mir nicht von so undefinirbarer diffuser oder sternförmiger Gestalt zu sein, wie sie Grenacher schildert, sondern weisen an den senkrechten Schnitten, die ich besitze, eine ziemlich regelmäßige schmale Flaschenform auf, eine Form, die man leicht aus den Formverhältnissen der »Stäbchensockel«, zwischen denen sie liegen, erklären kann. An entfärbten Schnitten prägt sich ihre obere Grenze in Form einer sehr scharfen Linie aus, die ja auch Grenacher in seiner Fig. 1 dargestellt hat. Allerdings entsteht diese schon bei sehr schwachen Vergrößerungen auffallende Grenzmarke theilweise dadurch, dass die durch die Salpetersäureeinwirkung sehr hell gewordenen früher pigmenthaltigen Anschwellungen der Stäbchen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hier ziemlich unvermittelt an die dunklere Substanz der eigentlichen Stäbchen grenzen, aber wenn man stärkere Linsen anwendet, so wird man an dieser Stelle zwischen den Stäbchen noch kleine Querlinien wahrnehmen, die den zugespitzten Enden der Epithelzellen entsprechen und die bei der Bildung jener Linie auch eine Rolle spielen. Die »Membrana homogenea« scheint mir überhaupt nicht von derartiger Natur zu sein, dass sie mit Epithelzellen direkt zusammenhängen könnte; ich erblicke in ihr nämlich kein cuticulares Umwandlungsprodukt dieser Zellen, sondern ein erstarrtes Sekret derselben, eine — ob noch bei Lebzeiten oder bloß durch die koagulirende Wirkung der Reagentien vermag ich nicht zu entscheiden — verdichtete Gallerte und möchte sie etwa mit der Cupula terminalis im Gehörorgan vieler Wirbelthiere, mit dem Glaskörper, der »Linse« der Gastropoden etc. vergleichen. Sie bildet eine ganz homogene, strukturlose Masse und erstreckt sich, wie ich finde, auch zwischen die Stäbchen bis zu den Spitzen der Epithelzellen hinein, die minimalen Spalten dazwischen als diffuser Kitt ausfüllend; die Stäbchen ragen in diese Kittmasse hinein. Ziehen sich nun, in Folge der Einwirkung der Reagentien, namentlich des Alkohols, die Stäbchen etwas nach unten hin zusammen, so werden oben an der Stelle ihrer retrahirten kolbenförmigen Enden kleine leere Nischen in dieser Masse entstehen müssen, die natürlich gegen die Stäbchen hin fadenförmige Fortsätze: die erstarrten, koagulirten Ausgüsse der zwischen den Stäbchen befindlichen feinen Spalten entsenden. Diese Fäden stellen dasjenige dar, was Grenacher für die faserförmigen Fortsetzungen seiner Limitanszellen gehalten hat. Allem Anscheine nach hat Grenacher Recht, wenn er diese homogene Deck- und Füllmasse auf die Thätigkeit der Epithelzellen zurückführt. — Was ich noch betonen möchte, ist, dass auch die Epithelzellen in ihrer oberen Hälfte Pigment enthalten, während ihr Basaltheil und die Gegend des Kerns, oder wenigstens seines unteren Theiles, in der Regel pigmentlos ist. Dieser Pigmentgehalt muss auch ganz natürlich erscheinen, ist doch das Epithel, in das die retinalen Epithelzellen seitlich übergehen, stark pigmentirt.

Am besten wird man die Auffassung, die ich mir über die Formverhältnisse der »Limitanszellen« gebildet habe, aus dem umstehenden Schema erkennen.

Ein volles Licht fällt auf die topographischen Beziehungen von Sehzellen und indifferenten Epithelzellen erst, wenn wir die Randpartien der Netzhaut betrachten, die Gegend, wo das Sinnesepithel der Retina mit dem gewöhnlichen pigmentirten Epithel zusammenhängt, das das etwa dem Ciliarkörper entsprechende Corpus epitheliale des Cephalo-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

podenauges überzieht. Hier finden wir nun folgende, schon von Hensen und namentlich Grenacher anschaulich dargestellte Verhältnisse (siehe namentlich Fig. 1 der Grenacher'schen Arbeit). Die Sehzellen werden gegen den Rand der Netzhaut hin allmählich kürzer, durch gleichmäßige Reduktion ihres über und unter der Grenzmembran befindlichen

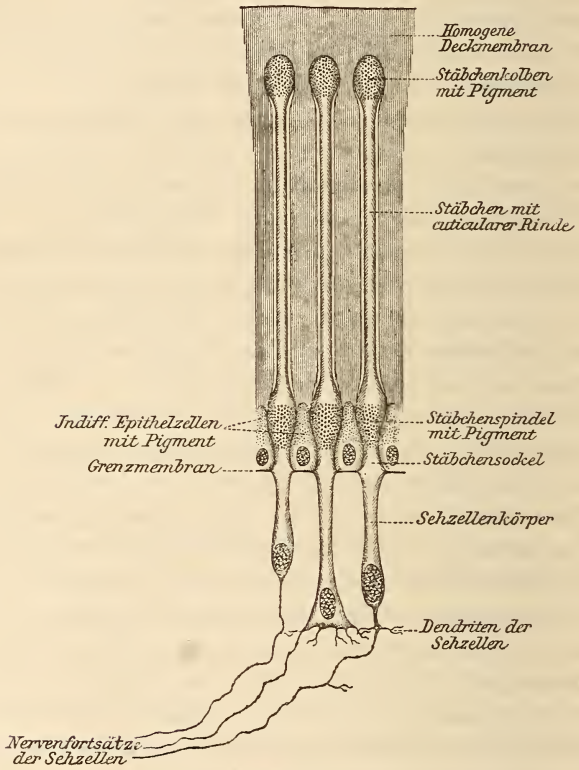

Fig. 1.

Schema der Sehzellen und Zwischenzellen der Cephalopodennetzhaut.

Abschnittes; dabei nehmen sie mehr und mehr eine seitlich geneigte Lage an. Plötzlich hören sie auf und nun tritt die Reihe der Epithelzellen aus der Netzhaut hervor, um sich einfach in das gewöhnliche Epithel fortzusetzen, wobei die Grenzmembran zur Basalmembran dieses Epithels wird. Das Epithel zeigt unweit von dem Rande der Netzhaut eine wulstige papillenartige, durch Verlängerung einiger Zellen hervorgerufene Erhebung. Die homogene Deckmasse schlägt sich auf das Epithel über, füllt den Winkel, der durch das plötzliche Aufhören der Sehzellen zu Stande kommt, aus, hört aber seitlich bald auf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dieses Bild beweist nun ganz klar, dass die Sehzellen mit einem guten Theil ihrer Längsausdehnung, speciell mit ihrem ganzen kernhaltigen protoplasmatischen Körper eigentlich unter dem Epithel liegen, darunter eine zweite, subepitheliale Schicht bildend, dass die eigentliche untere Grenze des Epithels durch die Grenzmembran gebildet wird. Nur ihr Fortsatz, das Stäbchen, ragt in das Epithel hinein, erhebt sich dann aber auch durch seine mächtige Längenentwicklung beträchtlich über dessen Höhe hinaus, die als Sekret der Epithelzellen ausgeschiedene Deckmasse hoch über sich her emporhebend. Diese Ausdrucksweise ist natürlich durchaus nur in deskriptivem Sinne und nicht etwa im Sinne eines histo- oder phylogenetischen Geschehens zu verstehen. Denn das hier realisirte Verhalten muss vielmehr als ein sekundär entstandener Zustand aufgefasst werden. Dies ergiebt sich ohne Weiteres aus der Betrachtung der Netzhäute der Gastropoden, wo die Retina einfachere Verhältnisse aufweist. Wir sehen bei diesen, einem primitiveren Verhalten entsprechend, die zwei Zellsorten zu einem regelmäßigen Epithel zusammengefügt in Reih und Glied neben einander stehen. Man kann nun aus diesem ursprünglicheren Typus die Anordnung der Cephalopodenretina in der Weise ableiten, dass der zu dem Stäbchen umgewandelte Theil der Sehzelle durch ein außerordentliches Längenwachsthum nicht nur stark über die Oberfläche des Epithels hervorwächst, sondern auch den eigentlichen, an jener Umwandlung nicht betheiligten Zellkörper unter das Epithelniveau herunterdrückt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser Vorgang auch in der individuellen Entwicklung der Cephalopoden seine Wiederholung findet, doch bieten hierfür die bisherigen, in histologischer Hinsicht etwas fragmentarischen entwicklungsgeschichtlichen Angaben keine positiven Anhaltspunkte.

Bei der subepithelialen Lage der Sehzellenkörper hat nun auch der Umstand nichts Merkwürdiges an sich, dass die Blutgefäße zwischen ihnen bis hart an die Grenzmembran hinaufdringen, an der sie schöne Arkaden bilden. Allerdings wäre auch ein eigentlicher intraepithelialer Verlauf der Kapillaren kein Unicum, da ein solches Verhalten schon an mehreren Orten konstatirt ist, wie z. B. in der Epidermis des Regenwurms [1], die wohl das schönste Beispiel für das Eindringen von Blutkapillaren in ein Epithel darstellt.

Die Sehzellen sind nun alle, wie schon angedeutet, in einer bestimmten und zwar bei allen gleichen Weise differenzirt, und zwar stellt die »Grenzmembran« auch in dieser Beziehung eine wirkliche

[1] M. v. Lenhossék, Die intraepidermalen Blutgefäße in der Haut des Regenwurms. Verhandl. der naturforsch. Gesellschaft zu Basel. Bd. X. 1892.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grenze dar, indem das Stück der Sehzelle, das darüber liegt, zu einem zur Lichtbrechung dienenden dioptrischen Apparat (Grenacher), einem Stäbchen, umgewandelt ist, während das darunter gelegene Stück mehr im ursprünglichen protoplasmatischen Zustand verharrt und als eigentliche Sinneszelle funktionirt.

Das Stäbchen lässt im größten Theil seiner Ausdehnung eine Differenzirung in eine mehr protoplasmatische Achsenschicht und eine cuticular umgewandelte Rindenschicht erkennen. Diesen Verhältnissen hat namentlich Grenacher genaueste Beachtung geschenkt, hat aber seine Darstellung in eine Form gekleidet, die, wie mir scheint, das Verständnis dieser relativ einfachen Dinge etwas erschweren muss, indem er diese Rindenschichten als Rhabdomere bezeichnete und je drei bis fünf davon zu einem besonderen Gebilde, einem Rhabdom zusammentreten ließ. Es ist in dieser Auffassungsweise das Bestreben unverkennbar, bei den Cephalopoden etwas Ähnliches nachzuweisen, wie die von Grenacher als Rhabdome bezeichneten Bildungen des Arthropodenauges. Thatsache ist, dass diese cuticulare Rinde den weichen Stäbcheninhalt nicht in Form eines gleichmäßigen Hohlcylinders umgiebt, sondern aus zwei rinnenförmigen, an den Rändern zugeschärften Halbcylindern besteht. Dieses an Flächenschnitten leicht zu konstatirende Faktum hat Babuchin erkannt. Mit der Golgi'schen Methode wird das Stäbchen in seiner Gesammtheit, mit Rinde und Mark geschwärzt. — Das distale Ende des Stäbchens ist kolbenförmig abgerundet (»Stäbchenkolben«) und ist bei Eledone und einigen anderen Cephalopoden der Sitz einer feinkörnigen, es durch und durch ausfüllenden Pigmentanhäufung; die Scheidung in Rinde und Mark hört schon etwas unter dem gewulsteten Endstücke auf. Aber dieses Pigment erstreckt sich von der oberen Anhäufung her längs der ganzen Ausdehnung des Stäbchens herunter, in Form von zarten parallelen Körnchenreihen, die natürlich im axialen, weicheren Theil liegen. Auch der Nachweis dieser intracellulären Lage des Pigments findet sich zuerst bei Babuchin, vor ihm herrschte die Auffassung, dass der Farbstoff hier wie auch im Bereich beider Pigmentanhäufungen zwischen den Stäbchen, intercellulär seine Lage habe.

Der proximale, untere Abschnitt der Zelle, derjenige, der schon der Grenzmembran benachbart ist, gliedert sich in zwei scharf unterscheidbare Theile. Grenacher hat beide unter dem Namen »Stäbchensockel« zusammengefasst; mir scheint es gerechtfertigt, für die beiden Abschnitte differente Namen einzuführen. Ich möchte den oberen Theil als Stäbchenspindel bezeichnen und nur für den unteren den Grenacher'schen Namen »Stäbchensockel« reserviren. Im ersteren weist das Stäbchen, dem vorgeschlagenen Namen gemäß, eine schwache

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

spindelförmige Anschwellung auf, allein nicht dies ist das Charakteristische für diesen Stäbchenabschnitt, sondern der Umstand, dass die ganze spindelförmige Anschwellung bei allen Cephalopoden mit Pigmentkörnchen vollgepfropft ist (die cuticulare Rinde hört schon oberhalb der Spindel auf). Da hier auch die dazwischen gelegenen Epithelzellen Pigment enthalten, entsteht an dieser Stelle eine dichte, flächenhaft ausgebreitete Pigmentschicht, die selbst an feinsten Schnitten tiefschwarz und zusammenhängend erscheint.

Unter der Spindel folgt nun der eigentliche Stäbchensockel, eine niedrige, schwach eingeschnürte, pigmentlose, helle Partie, die mit einer kleinen fußförmigen, im Niveau der Grenzmembran gelegenen Erweiterung in den Zellkörper der Sehzelle übergeht. Grenacher findet auch in diesem Abschnitt eine distinkte Rinden- und Markschicht; ich sehe an meinen Präparaten nichts von einer solchen Differenzirung, eben so wenig wie von jener axialen Faser, die nach Grenacher die ganze Sehzelle durchsetzen und an dieser Stelle am deutlichsten zur Ansicht kommen soll und die Grenacher als eine intracelluläre Nervenfaser auffasst.

Nun gelangen wir zu dem Zellkörper, dem »kernführenden Theil« der Sehzelle oder zur eigentlichen Sinneszelle. Wir haben es hier mit schmalen, länglichen, bald spindelförmigen, bald mehr cylindrischen Elementen zu thun, deren elliptischer Kern in verschiedener Höhe steht, bald ganz am basalen Pol der Zelle, bald in deren Mitte oder etwas weiter oben, doch rückt er nie bis an die Grenzmembran hinauf, daher die Reihe dieser Zellen unter dieser Membran stets einen hellen, kernlosen Streifen aufweist.

Die Körper der Sehzellen imprägniren sich mit der Golgi'schen Methode sehr leicht und schön. Eine wichtige Frage kommt an diesen Bildern auf den ersten Blick zur Entscheidung. Es ist das die Frage nach den Beziehungen des unteren Zellenendes zu den Nervenfasern des N. opticus.

A priori sind zwei Möglichkeiten denkbar: entweder ist zwischen beiden ein direkter Übergang vorhanden, oder nur eine gegenseitige Anlagerung, ein Kontakt. Die morphologische Auffassung der Sehzellen wird, je nachdem die Entscheidung so oder so ausfällt, eine wesentlich verschiedene sein. Im ersteren Falle haben wir es mit echten Sinnesnervenzellen zu thun, mit wahren peripherischen Nervenzellen, aus denen die Opticusfasern als ihre Axone (Nervenfortsätze) hervorwachsen, um sich in centripetaler Richtung in das Centralorgan, den Sehlappen einzusenken, im zweiten Falle mit einfachen Sinnesepithelzellen, mit modificirten epithelialen Elementen, an die die Opticusfasern vom

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Centrum her hinwachsen, um sich ihnen in freier Berührung anzulegen. In physiologischer Hinsicht gestaltet sich der Unterschied folgendermaßen: in beiden Fällen ist die Zelle das percipirende Element, doch übernimmt im ersteren Falle die Zelle selbst durch eine centralwärts gerichtete Verlängerung die centripetale Leitung, während im zweiten Falle diese Aufgabe von einer aus dem Centrum kommenden Faser erfüllt wird.

Die Antwort auf die Frage, wie sich Opticusfasern und Retinazellen zu einander verhalten, ist bisher verschieden ausgefallen. Wir können uns diese Verschiedenheiten sowie auch die Zurückhaltung einiger Forscher in dieser Hinsicht leicht daraus erklären, dass die gewöhnlichen Methoden, Schnitte wie Isolationen, nicht im Stande sind, Bilder zu gewähren, durch die diese Frage mit Sicherheit entschieden werden könnte.

Babuchin (a. a. O. p. 135) hat an Macerationspräparaten, die nach kurzer Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit angefertigt wurden, gefunden, dass die Retinazellen sich allmählich in eine dünne Faser umbilden, die in die Nervenfaserschicht übergehe. Fig. 9 und 10 der Babuchin'schen Arbeit sollen dieses Verhalten illustriren, doch sieht man an den betreffenden Zellen wohl eine starke Zuspitzung des unteren Zellenendes, nicht aber einen eigentlichen Zusammenhang mit einer Nervenfaser.

M. Schultze[1] sah das proximale Ende der Retinazellen in ein »Bündel variköser Fäserchen von äußerster Zartheit und Vergänglichkeit« zerfallen, die sich im Gewirr der Opticusfaserschicht verlieren sollen.

Nach Hensen's (a. a. O. p. 200) Beobachtungen treten an jede Sehzelle konvergirend mehrere Nervenfasern heran, aber auch an die »Stäbchenkörner«, d. h. an unsere indifferenten Epithelzellen sah Hensen Nerven herangehen.

Carrière weicht in seiner bekannten Zusammenstellung der Frage, ob das Verhältnis zwischen Sinneszellen und Opticusfasern auf Kontinuität oder Kontakt beruhe, bei den Cephalopoden eben so wie auch bei den anderen Mollusken vorsichtigerweise aus, indem er sich stets neutraler Ausdrücke, wie »herantreten«, »in Beziehung treten« etc. bedient und auf die Frage nicht näher eingeht.

Erst bei Grenacher (a. a. O. p. 241) tritt die Behauptung eines direkten Zusammenhanges mit etwas größerer Bestimmtheit und in einer Form, die mehr geeignet ist, Vertrauen zu erwecken, hervor.

[1] M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. V. 1869. p. 9. Fig. 10 u. 11.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

»Die Nervenfasern treten zu den zugespitzten Außenenden der Retinazellen heran, um sich mit ihnen zu vereinigen.« Indessen folgt gleich auf diese so bestimmt formulirte Versicherung wieder ein Passus, der geeignet ist, den Eindruck eines bestimmt beobachteten Faktums, den diese Zeilen in dem Leser hervorrufen könnten, wieder etwas zu verwischen. Grenacher betont nämlich, dass diese so einfache und naturgemäße Art der Verbindung der Nervenfasern mit den Retinazellen doch nicht ganz leicht zu konstatiren ist. Auch bei den günstigsten Bedingungen sei es »nicht so leicht, wie man erwarten sollte, die sich im Gewirr des hier stark entwickelten feinen Reticulum, sowie zwischen den wohl durch Gerinnung entstandenen feinkörnigen Niederschlägen hindurchziehenden isolirten Nervenfasern bis zu ihren Enden in den Retinazellen zu verfolgen«.

Diese vorsichtige Verklausulirung in dieser principiell so wichtigen Frage wird Jeder nur anerkennenswerth finden können, der aus eigener Anschauung Färbepräparate und Isolationsbilder der Cephalopodennetzhaut kennt und selbst versucht hat, jener Frage an solchen näher zu treten. Denn man kann, wie gesagt, ein für allemal aus solchen Präparaten keinen ganz sicheren Aufschluss hierüber erhalten; es bleiben solche Entscheidungen doch immer nur Konjekturen. Welche Breite der Interpretation solche Bilder gestatten, ergiebt sich aus der Divergenz der angeführten Angaben, noch beweisender aber aus der Darstellung, die Patten[1] unlängst, nach Anwendung der relativ besten Methoden, von der Art und Weise des Verhältnisses von Sinneszellen und Nervenfasern gegeben hat, allerdings nicht direkt mit Bezug auf die Cephalopoden, sondern in Betreff der Augen anderer Mollusken, namentlich Arca Noë und Haliotis, wo aber in dieser so kardinalen Frage höchst wahrscheinlich auch nur dieselben Verhältnisse vorliegen, wie bei unseren Thieren. Patten sah alles Mögliche. Das proximale Zellenende geht in eine Nervenfaser über, eine Faser durchsetzt die Sinneszelle ihrer ganzen Länge nach, dann aber ist eine jede Sinneszelle noch umsponnen von einem »inextricable network« von Nervenfibrillen, bis zur Deckmembran, der Cuticula herauf. Diese letztere besteht schließlich ihrerseits aus gar nichts Anderem als aus einem Flechtwerk feinster Nervenfasern, aus lauter »Retia terminalia«. p. 625 bringt Patten auch einige hingeworfene Bemerkungen bezüglich des Cephalopodenauges. Jede Retinazelle hat zwei Kerne und ist ihrer ganzen Länge nach von einer axialen Faser durchzogen, die oben aus dem Stäbchen noch als Stiftchen hervorragt. Die »Limitanszellen«

[1] W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VI. 1886. p. 542.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grenacher's (d. h. unsere indifferenten Epithelzellen) sind eigentlich alle Nervenzellen; aus ihnen geht das feine Nervennetz hervor, das die Stäbchen bis oben hin umspinnt etc.

Die Unzulänglichkeit der bisherigen Methoden findet ihren überzeugendsten Ausdruck in der letzten Äußerung über diesen Gegenstand. Sie findet sich in der soeben erschienenen, sich durch vergleichend-histologische Angaben vortheilhaft auszeichnenden kurzen Histologie Bergh's[1]. Bergh sagt bei der Besprechung der Schneckenretina, dass auf die Angabe eines Zusammenhanges oder Nichtzusammenhanges von Sinneszellen und Opticusfasern »nicht zu viel Gewicht zu legen sei, weil die Sache nicht mittels der neueren Methoden (Golgi's oder Ehrlich's) geprüft wurde«.

Bei der Betrachtung der Golgi-Bilder nun, wie sie in der beistehenden Abbildung (Fig. 2) wiedergegeben sind, kann die Frage auf den ersten Blick als entschieden gelten. Alle Sehzellen gehen an ihrem basalen Pol ganz gewiss in Opticusfasern über. Die Sehzellen stellen echte Nervenzellen dar, sie sind Ursprungszellen der Opticusfasern, diese wachsen aus ihnen als ihre Nervenfortsätze hervor, und dringen in centripetalem Verlauf von der Netzhaut her in den Lobus opticus, den mächtigsten Theil des Cephalopodenhirns ein, wo sie offenbar entweder unter freien Verästelungen oder wenigstens mit freien Spitzen endigen. Trotz vielfacher darauf gerichteter Bemühungen ist es mir leider nicht gelungen, diese centralen Opticusendigungen mit der Golgi'schen Methode darzustellen, aber ich hoffe durch weitere Versuche diese Lücke noch ausfüllen zu können. Die Sehzellen lassen sich durchaus in eine Reihe stellen mit den sensibeln Sinneszellen der Lumbricusepidermis, eben so wie mit den Riechzellen. Sonstige freie Endigungen in der Netzhaut habe ich nie wahrgenommen.

Aber die Golgi'sche Methode ist nicht nur zur Erledigung dieses Problems geeignet, sie bringt auch die Form des Zellkörpers der Sehzellen unübertrefflich schön zur Ansicht, schöner als Tinktions- und Zerzupfungsbilder. Denn Färbepräparate, mögen die Schnitte noch so dünn sein, zeigen die Zellgrenzen nicht immer klar, bei Isolationen verändern die Zellen wie ich finde ihre Form, indem sie künstlich ausgestreckt, zu regelmäßigerer Gestalt gebracht werden, als sie sie thatsächlich besitzen. An den Golgi-Bildern nämlich, wo die Zellen in situ zur Anschauung kommen (s. Fig. 2), bemerkt man an den Seitenrändern der Zellen oft schwache napfförmige Vertiefungen, hervorge-

[1] R. S. Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers. Wiesbaden 1894. p. 169.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rufen durch die etwas breiteren kernhaltigen Theile der benachbarten Zellen; diese so natürlichen Formdetails werden aber durch die Isolation verwischt.

Nicht alle Zellen zeigen an meinen Präparaten dieselbe Gestalt. Ich bin durch sehr genaues Studium der Zellformen dazu gekommen,

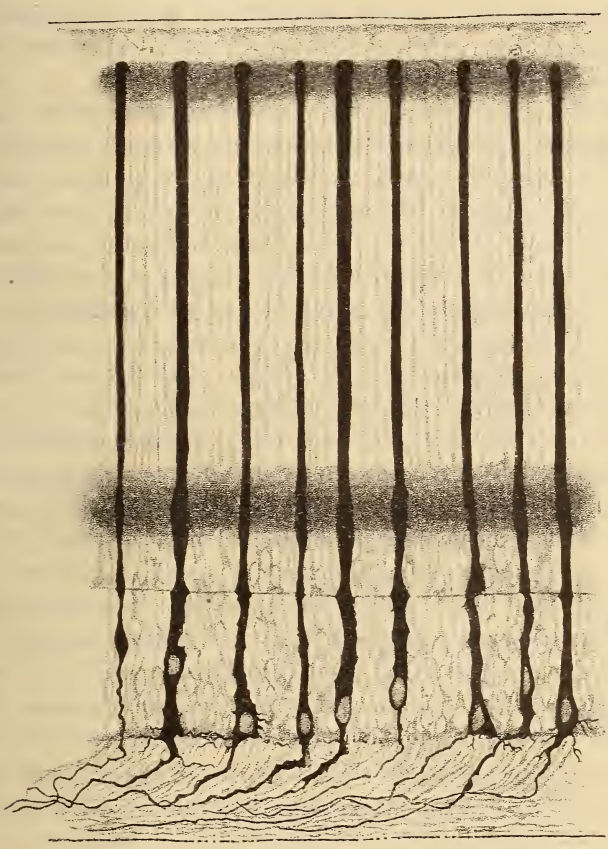

Fig. 2.
Die Sehzellen der Netzhaut von Eledone, nach einem Golgi'schen Präparate.

zwei Typen aufzustellen, die allerdings vielfach durch Zwischenformen mit einander verbunden sind. Diese beiden Typen, die vielleicht mit physiologischen Differenzen zusammenhängen, kann ich nicht besser charakterisiren, als wenn ich den einen als »Riechzellentypus«, den anderen als »Lumbricustypus« bezeichne.

Der Riechzellentypus erinnert thatsächlich sehr an das Verhalten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Sinneszellen in der Regio olfactoria der Wirbelthiere. Er ist sehr einfach. Es handelt sich um mehr oder weniger spindelförmige, schmale Zellen. Der ovale Kern erscheint von einem schmalen Protoplasmasaum umfasst und sitzt häufiger in der Mitte der Zellenhöhe oder noch etwas weiter oben; die obere Fortsetzung ist in der Regel dicker, die untere verdünnt sich bald kegelförmig und geht, ohne Seitenästchen abzugeben, unter bogenförmiger Krümmung einfach in eine Opticusfaser über, wobei der Anfangstheil der schon horizontalen Strecke häufig ein etwas rauhes Aussehen darbietet.

Der zweite Zelltypus kommt einer Zellform sehr nahe, die man unter den Sinnesnervenzellen der Lumbricusepidermis zahlreich vertreten findet. Die Zellen sind im Ganzen etwas plumper, der Kern liegt öfter in der unteren Hälfte der Zelle, manchmal ganz unten an ihrem basalen Ende. Im letzteren Falle ist die Zelle unten am breitesten und endigt mit einer fußartigen Abplattung. Liegt der Kern nicht gerade im unteren Zellenpol, so fehlt der sohlenartige Abschluss, aber der untere Zellentheil erscheint noch immer viel dicker, viel massiver als bei dem ersten Typus. Was aber diesem Zelltypus eigentlich sein charakteristisches Gepräge verleiht, das ist die Gegenwart von feinen, varikösen, kurzen Fädchen, die von der Zelle an ihrer unteren Grenze, an den Seitenrändern ihrer basalen Abplattung, manchmal auch vom Anfange des Fortsatzes ausgehen. Die Ästchen sind sehr zart, sie theilen sich noch manchmal, gehen horizontal nach den Seiten hin, oft auch schief etwas hinunter und endigen alle ganz in der Nähe der Zelle mit freien Spitzen. Diese feinen Fibrillen sind, wie aus der oben citirten Äußerung hervorgeht, von M. Schultze entdeckt worden. Überraschend ist die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Lumbricus, wo diese Fädchen an vielen epidermalen Sinnesnervenzellen genau in derselben Weise vorhanden sind. Ich fasse diese Fibrillen als etwas rudimentäre protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten auf und möchte versuchsweise ihre Bestimmung darin erblicken, die etwa noch zwischen den Sehzellen diffundirenden Lichtstrahlen aufzufangen.

Der eigentliche Fortsatz oder Axon (Kölliker) geht bei dieser Zellform seltener kegelförmig aus dem unteren Zellenpol oder von der Mitte der Basalfläche hervor, die Regel ist, dass er vom Seitenrand dieser Fläche entspringt. Er ist in seinem Anfangstheil sehr dick, stellt sich durchaus nicht gleich als richtige Nervenfaser dar, sondern erscheint Anfangs noch als eine Fortsetzung des Zellprotoplasmas. Ziemlich lange noch, während er sich allmählich schief in ein tieferes Niveau senkt, behält er diese Beschaffenheit bei, ist vor Allem stark varikös, zeigt wellige Biegungen, erscheint ab und zu auch mit Seitenästchen versehen; erst in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einiger Entfernung von seiner Ursprungszelle gestaltet er sich, indem er seine Varikositäten verliert und zart und glatt wird, zu einer eigentlichen Opticusfaser. Berücksichtigen wir diese Differenz im Verhalten der Fasern gleich unter der Zelle und etwas weiter unten, so wird uns erklärlich, warum an Färbepräparaten zwischen der Schicht der Sehzellen und der eigentlichen Opticusfasern noch eine merkwürdig granulirte, unregelmäßige Zwischenschicht liegt. Das Zustandekommen dieser Zwischenschicht, die Hensen (p. 186) als »Balkennetz« beschreibt, und die ich als »Stratum plexiforme« bezeichnen möchte, lässt sich leicht zurückführen auf die sehr variköse Beschaffenheit und den welligen Verlauf der diese Schichten bildenden Anfangstheile der Fortsätze sowie auch darauf, dass die kleinen Seitenfibrillen der Sehzellen, die wir soeben beschrieben haben, in diese Lage hineinragen und sich darin zu einem feinen Geflecht verfilzen. In der eigentlichen Opticusfaserschicht sammeln sich die nunmehr zu regelrechten Nervenfasern gewordenen Fortsätze zu kleinen Bündelchen, die durch etwas Bindegewebe von einander getrennt sind. Diese Schicht wird je nach der Schnittrichtung des Präparates ein verschiedenes Aussehen darbieten, je nachdem die Bündelchen der Länge nach oder quer oder mehr schief getroffen sind.

Nur ungern füge ich hier eine kurze Bemerkung zu einer Angabe bei, die zuerst bei Grenacher (a. a. O. p. 242) auftaucht, dann bei Patten in noch weiter ausgeschmückter und kategorischer Form wiederkehrt, die aber schon durch ihren fremdartigen Charakter den Leser gegen sich einnehmen muss. In der Achse der Sehzellen, bis in das Stäbchen hinauf, soll nach Grenacher eine stark lichtbrechende Faser emporziehen, die am deutlichsten bei Octopus und auch hier speciell im Bereich des Stäbchensockels zur Ansicht kommen soll. Grenacher erblickt in diesem axialen Gebilde eine Nervenfaser und hält es demgemäß für die eigentliche Endigung der Opticusfasern. Diese sollen also nicht einfach in einer basalen Verbindung mit den Sehzellen ihr Ende finden, sondern an der scheinbaren Verbindungsstelle in das Protoplasma der Sehzelle eintreten und als bestimmt nachweisbare Gebilde sie ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, um schließlich in dem Stäbchen aufzugehen. Grenacher lässt allerdings bei dieser Darstellung alle Reserve walten, was ihn aber nicht hindert, in der Fig. 11 seiner Arbeit, die ein Schema der Sehzellen und Limitanszellen darstellt, die axiale Faser als blaue Linie, die die Zelle von ihrem basalen Pol bis zur Membrana limitans durchzieht, zur Darstellung zu bringen. Es hat denn auch in der Folge diese intracelluläre Faser mit dem Schema in mehrere Lehrbücher und Zusammenstellungen Eingang

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gefunden, so z. B. in Carrière's Buch, p. 44, in Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 3. Abth., p. 752. Als seinen Vorläufer bezüglich dieser Beobachtung citirt Grenacher M. Schultze (a. a. O. p. 10), der auch schon eine Längsstreifung im Zellkörper der Sehzellen der Cephalopodennetzhaut wahrgenommen haben soll, sie aber auf eine longitudinale fibrilläre Struktur dieser Elemente zurückführte.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, etwas an den Sehzellen und ihren Stäbchen aufzufinden, was der Grenacher-Patten'schen Angabe entsprechen könnte, habe aber nichts Derartiges finden können. Dass eine Nervenfaser in eine andere Zelle hineinwächst und sie ihrer ganzen Länge nach durchsetzt, widerstreitet so sehr unseren heutigen Vorstellungen von den Zellen und der Entwicklung der Gewebe, dass für mich, was sich immer finden mochte, eine derartige Deutung ausgeschlossen schien. Indess schwebte mir doch die Möglichkeit einer Differenzirung von Fasergebilden innerhalb des Zellkörpers vor, oder zum mindesten dachte ich an eine Längsstreifung des Zellkörpers, die jenen Angaben zu Grunde gelegen haben müsse. Aber Alles das vermisste ich, nicht nur jene merkwürdige axiale Faser, sondern auch jede Spur einer Längsstreifung, und ich zweifle demnach keinen Augenblick, dass die beiden Forscher hier einer Täuschung zum Opfer gefallen sind. Dem Einwande, dass die von mir angewandte Technik vielleicht zur Erforschung dieser subtilen Verhältnisse nicht hinreiche, glaube ich durch die Versicherung vorbeugen zu können, dass meine Präparate nach viererlei Fixirungsmethoden (Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit, Salpetersäure und Formol) und mit eben so viel Färbungen (Hämatoxylin, Alaunkarmin, Thionin und Magentaroth) hergestellt worden sind, also nach der technischen Seite hin Alles, was man nur fordern kann, geschehen ist. Zur Erklärung der Grenacher'schen Angabe kann vielleicht dienen, dass vor Grenacher Greeff[1] eine solche intracelluläre axiale Nervenfaser in den Sinneszellen des Alciopidenauges beschrieben hat, Grenacher also schon einen Präcedenzfall nach dieser Richtung vor sich hatte. Ich darf vielleicht die Hoffnung aussprechen, dass in den folgenden Darstellungen diese axiale Nervenfaser nicht mehr auftauchen wird, auch nicht als Gegenstand einer nunmehr überflüssigen Polemik.

Nachdem wir so den Bau der Cephalopodenretina analysirt und erkannt haben, wird es nun auch möglich sein, in eine Diskussion der Frage einzutreten, in wie weit sie mit der Wirbelthiernetzhaut vergleichbar sei, und welchen Elementen dieser ihre Zellen entsprechen. Der Versuch einer solchen Vergleichung tritt uns schon in mehreren

[1] R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Acta Leopold. T. XXXIX. 1876.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

früheren Darstellungen entgegen, doch konnte er natürlich zu keinem realen Ergebnis führen, da weder die Cephalopodenretina bis Grenacher richtig erkannt war, noch weniger aber die Netzhaut der Wirbelthiere. Durch die weitgehenden Aufklärungen, die uns die letzten Jahre, Dank der Ehrlich'schen und namentlich der Golgi'schen Methode, über diese letztere gebracht haben, und die sich namentlich an die Namen Dogiel und vor Allem R. y Cajal[1] knüpfen, ist nun das Wesentliche in dem Aufbau der Vertebratenretina aufgeklärt worden, und namentlich ist Alles das sicher bekannt, worauf es bei einem solchen Vergleich ankommt. So scheint nun eine solche Vergleichung mehr Erfolg zu versprechen.

Indessen, wenn man daran geht, den Vergleich durchzuführen, stellt es sich bald heraus, dass man trotz der genauen Kenntnis der beiden zu vergleichenden Objekte in dieser Frage doch nicht zu einer bestimmten eindeutigen Auffassung gelangen kann, sondern höchstens zur Aufstellung von zwei Möglichkeiten, deren eine allerdings der richtigen Auffassung nahe kommen muss. Es tritt nämlich sofort die Vorfrage in den Vordergrund: entspricht die Cephalopodennetzhaut der Wirbelthiernetzhaut in ihrer Gesammtheit oder nur einem Theile, einer bestimmten Schicht derselben? In der Wirbelthierretina finden wir mehrere Zellschichten, in der der Cephalopoden nur eine einzige. Nun wäre ja möglich, und man kann es in der That auch nicht als unwahrscheinlich bezeichnen, dass die anderen fehlenden Schichten der Cephalopoden in der Rindenschicht des Lobus opticus vertreten sind, dass sie doch vorhanden aber von der ersten Schicht abgelöst und in ein besonderes Sehganglion zurückverlagert sind. Eine solche Auffassung ist nicht von der Hand zu weisen, namentlich nicht, wenn man aus eigener Anschauung den merkwürdigen Bau des Lobus opticus kennt, speciell die auffallende, komplicirte Schichtung ihrer Oberfläche mit auf einander folgenden »Körner-« und »Molekularlagen«, in welch letzterer sogar die Spuren einer derartigen Stratifikation nachweisbar sind, wie wir sie in der inneren Molekularlage der Wirbelthiernetzhaut sehen. Hier wird bloß die genaue Erforschung des Lobus opticus Licht und Aufschluss bringen. Wird diese Aufklärung in dem Sinne der obigen Homologisirung ausfallen, so wird man natürlich die Sehzellen der Cephalopoden bloß den Stäbchen- und Zapfenzellen der Wirbelthiere gleichzustellen und anzunehmen haben, dass die beiden anderen Zellenlagen in den Lobus opticus verlegt sind. Es würde demnach der Nervenfortsatz der Sehzellen keiner eigentlichen Opticusfaser ent-

[1] Siehe namentlich S. R. y Cajal, La rétine des vertébrés. Cellule. Tome IX. 1893. p. 119.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sprechen, sondern dem unteren, absteigenden Fortsatz der Stäbchen- und Zapfenzellen, der sich hier, entsprechend der größeren Entfernung der zweiten Zellenschicht, zu einer langen Nervenfaser ausgezogen hat.

Die andere Auffassung geht dahin, dass die Cephalopodenretina eine ganze, aber auf eine viel einfachere Form reducirte Wirbelthiernetzhaut darstelle. In der Netzhaut der Vertebraten erfolgt die Fortpflanzung der durch die Lichtwirkung hervorgebrachten Erregung von dem Stäbchen- und Zapfenende her auf die Opticusfasern immer durch Vermittelung von drei, kettenartig mit einander (durch Kontakt) verbundenen Zellreihen: das erste, das Licht direkt empfangende Zellenelement ist der Zellkörper der Stäbchen- oder Zapfenzelle, der, zu einem absteigenden Fortsatz verlängert, die Erregung bis in die äußere Molekularlage fortleitet, wo der Fortsatz mit einem Endknötchen resp. mit einem kleinen rudimentären Endbäumchen endigt. An dieses untere Ende fügt sich der aufgesplitterte Dendrit einer zweiten, Schalt- oder Zwischenzelle (bipolare Zellen) an. Durch diese Zelle gelangt nun die Erregung, wenn sie ihren Weg durch die Stäbchen genommen hat, direkt bis an die Körper der Ganglienzellen, wenn sie die Zapfen passirt hat, nur bis in die innere Molekularlage, wo sie von dem fein verzweigten Ende des Dendriten einer Ganglienzelle aufgenommen wird. Die dritte innerste Zellenreihe, die Reihe der »Ganglienzellen«, ist damit betraut, die Erregung auf dem Weg ihres als Opticusfaser centralwärts ziehenden Axons nach dem Centralorgan hin zu befördern.

Was bei dem Wirbelthier, einer höheren funktionellen Stufe entsprechend, in drei Abschnitte getheilt, durch eine Kette von drei Zellen repräsentirt wird, erschiene demnach bei dem Cephalopoden in eine einzige Zelle verschmolzen. Der distale Zellenabschnitt ist nach dieser Auffassung zu einem Stäbchen geworden, entspricht also der Stäbchenzelle, der proximale stellt die Ganglienzelle dar, indem er eben so wie eine retinale Ganglienzelle bei dem Wirbelthier, eine Opticusfaser aus sich hervorgehen lässt. Ja man könnte sogar das Homologon der intermediären Zellen (bipolaren Zellen) in dem Stäbchensockel erblicken, der ja unter dem eigentlichen Stäbchen und doch über der Sinneszelle liegt, also zwischen beiden eine Art Verbindungsglied darstellt. Indessen scheint eine solche Auffassung zu sehr gesucht; einfacher ist es von einer Homologisirung des Stäbchensockels abzusehen und an der Sehzelle nur zwei Abschnitte: einen dioptrischen und einen nervösen zu unterscheiden, sie als das Verschmelzungsprodukt einer Stäbchenzelle und einer Ganglienzelle aufzufassen, wobei natürlich die richtige Art der Darstellung einen umgekehrten Weg

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu nehmen, d. h. die einfache Sehzelle des Wirbellosenauges als das Primäre, die Differenzirung in der Netzhaut der Wirbelthiere als das aus jenem primitiven Zustand heraus entwickelte Sekundäre zu schildern hätte. Man könnte der Darstellung eine solche Form geben, dass entsprechend dem Princip der Arbeitstheilung die verschiedenen Funktionen, die bei Wirbellosen in eine einzige Zelle vereinigt sind, bei den Vertebraten auf verschiedene Zellen vertheilt werden, die ursprünglich im Sinnesepithel der Augenanlage neben einander liegen, dann aber durch Verlagerung einzelner davon unter das Niveau der Oberfläche des Epithels sich zu einer centripetalen Kette hinter einander stellen.

Ich möchte hier noch einen weiteren Vergleichspunkt zur Sprache bringen, der schon die Aufmerksamkeit mehrerer Forscher auf sich gelenkt und zu manchen Erklärungsversuchen Veranlassung gegeben hat. Es ist dies die verschiedene Stellung der Stäbchen bei den Wirbellosen und den Wirbelthieren. Bei ersteren sind sie bekanntlich dem Hohlraum des Auges, also der Lichtquelle zugewendet, bei den Wirbelthieren umgekehrt. Manche haben darin mit Semper[1] eine principielle Differenz zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren erblicken zu sollen geglaubt. Aber dieser Unterschied verliert seine principielle Bedeutung, wenn wir die verschiedene Entwicklungsweise des Auges bei Invertebraten und Vertebraten betrachten, er lässt sich hieraus ohne Weiteres erklären, oder richtiger wenn ein principieller Unterschied da ist, so liegt er eben in der verschiedenen Art der Entstehung des Auges. Bei Wirbellosen geht das Auge hervor aus einer direkten grubenartigen Einsenkung des Epithels. Der Boden der vertieften Stelle liefert die Netzhaut, indem sich seine Zellen zu Sinneszellen umgestalten. Die stäbchenförmigen cuticularen Bildungen, die stets am freien Zellenpol entstehen, werden hierbei natürlich nach vorn gerichtet sein und wenn sich das Augengrübchen zum Bläschen abschnürt, gegen den Hohlraum des Augapfels. Die Augenblase bleibt an Ort und Stelle, die Netzhaut empfängt das Licht von ihrer Einstülpungsstelle her.

Anders bei den Wirbelthieren. Hier stülpt sich von dem Ektoderm der Kopfgegend zunächst das Gehirn ein, und von diesem als sekundäres Grübchen und später Bläschen das Auge. In vollkommener Übereinstimmung mit den Wirbellosen wird auch hier das Epithel am Grunde des Bläschens zur Netzhaut. Nur tritt aber in der weiteren Entwicklung ein eingreifender Unterschied ein. Das Augenbläschen bleibt nicht unter der Gegend des Ektoderms, woher es sich abge-

[1] C. Semper, Über Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden 1877.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

löst hat, sondern es wuchert, mit seinem Boden voran, an eine neue, ihm ursprünglich fremde Stelle der Oberfläche des Kopfes hin, und von diesem neuen Punkte her wirkt dann in der definitiven Einrichtung das Licht auf das Sehorgan ein. Die Lagebeziehungen des Bläschens sind aber zu dieser sekundären Hautstelle gerade umgekehrte, indem nun die eigentliche neuroepitheliale Bodenplatte gegen das Ektoderm gewendet ist und scheinbar die vordere, distale Wand des Bläschens darstellt. Die Stäbchen und Zapfen sind natürlich nach der ursprünglichen Abschnürungsstelle, d. h. im vorliegenden Falle gegen das Gehirn hin gerichtet. Indem sich das Bläschen durch Einstülpung der ursprünglich seine Bodenplatte bildenden retinalen Wandung zum Becher gestaltet, und das Auge einen neuen, sekundären Hohlraum gewinnt, wird die Lage der Stäbchen und Zapfen natürlich eine derartige sein, dass sie von diesem Hohlraum abgewendet sein werden.

Bekanntlich giebt es einige wenige Mollusken, bei denen die Stäbchen der Netzhaut eben so wie bei den Wirbelthieren, gegen das Innere des Körpers gerichtet sind. Eine solche Anordnung tritt uns in den Augen am Mantelrand zweier Muscheln, Pecten und Spondylus, sowie auch in den Rückenaugen von Onchidium, eines Pulmonaten entgegen. Man hat solche Augen als »nach dem Wirbelthiertypus gebaut« bezeichnet. Diese Auffassungsweise scheint nach dem oben Dargelegten unrichtig, zum mindesten in Bezug auf Pecten, wo uns die Verhältnisse noch relativ besser bekannt sind als bei den beiden anderen. Bei Pecten geht die Retina in derselben Weise wie bei allen anderen Mollusken, aus einer direkten Abschnürung aus dem Körperepithel hervor. Das Abnorme aber ist, dass das Sinnesepithel nicht an dem Boden des Augengrübchens auftritt, sondern rechts und links an dessen Seitenwandungen. Schließt sich das Grübchen nun zur Blase, so wird das Sinnesepithel seine äußere Wand in Anspruch nehmen, während sich die hintere zu einem einfachen Pigmentepithel gestaltet (Bütschli[1]). Durch diese Art der Entwicklung bildet das Pectenauge nicht nur unter den Mollusken, sondern auch mit den Verhältnissen bei den Wirbelthieren verglichen, ein Unicum, eine ganz alleinstehende Bildung, es schließt sich nicht an den Wirbelthiertypus an, sondern stellt einen Typus für sich dar. Wahrscheinlich verhält sich die Sache bei Spondylus und Onchidium eben so.

Ich möchte noch einmal auf den interessanten Sachverhalt hinweisen, dass wir hier in den Augen richtige Sinnesnervenzellen haben, Zellen, die relativ primitive Verhältnisse zeigen und uns durch ihren

[1] O. Bütschli, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschrift zum 500jährigem Bestand d. Nat.-Med. Vereins Heidelberg. 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Typus einen Fingerzeig geben nach der phylogenetischen Entwicklungsweise der Sinnesorgane im Allgemeinen und speciell des Auges hin. Zur Darlegung meiner Auffassung über diese Verhältnisse möchte ich von einem Befunde ausgehen, den ich vor zwei Jahren bei dem Regenwurm ermittelt habe[1]. Ich habe gezeigt, dass sich in der Haut von Lumbricus an allen Stellen, eingeschlossen zwischen den anderen epithelialen Elementen, zahlreiche zarte längliche Nervenzellen finden, die sich an ihrem basalen Pol oft unter Abgabe einiger kurzen Dendriten direkt in eine sensible Nervenfaser fortsetzen; diese dringt in das Bauchmark ein, um dort frei zu endigen. Mein Befund wurde bald darauf von Retzius[2] und kürzlich wieder von Smirnow[3] bestätigt. Retzius[4] wies im Wesentlichen das gleiche Verhalten in der Haut eines polychäten Wurmes, Nereis, nach; es besteht hier nur der einzige Unterschied, dass der kernhaltige Theil des Zellkörpers oft in ein

[1] M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXX. 1892. p. 102.

[2] G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892. p. 1.

[3] A. Smirnow, Über freie Endigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz. Bd. IX. 1894. p. 570. — Bei meinen Untersuchungen, deren Ergebnisse ich in der citirten Arbeit niedergelegt hatte, ist es mir nicht gelungen, freie Nervenendigungen in der Epidermis nachzuweisen, obgleich ich eine große Anzahl von sonst gelungenen Präparaten erhielt. Ich stellte es daher etwas voreilig als wahrscheinlich hin, dass es solche beim Regenwurm gar nicht gebe, vielmehr der ganze sensible Nervenapparat der Haut durch jene Sinneszellen und ihre centripetalen Fortsätze dargestellt werde. Auch Retzius vermisste freie Endbäumchen in der Epidermis. Kürzlich ist es nun Smirnow gelungen, durch eine Modifikation der raschen Golgischen Methode (anderes Mischungsverhältnis der Osmio-Bichromlösung, lange Einwirkungsdauer derselben) die Gegenwart zahlreicher freier Nervenverästelungen zwischen den Epidermiszellen der Haut des Regenwurms mit Sicherheit nachzuweisen. Nicht um Prioritätsrechte für mich in Anspruch zu nehmen, sondern nur um Smirnow's schönen Befund zu konstatiren, möchte ich hier mittheilen, dass ich diese freien Endigungen ungefähr vor einem Jahre gleichfalls wahrgenommen habe an Präparaten, die ich nach Abschluss meiner Untersuchungen angefertigt hatte. Indessen gelang mir deren Nachweis nur in der Epidermis der dorsalen Fläche des Körpers, und ich bedauere daher, dass Smirnow in seiner Arbeit nicht angiebt, ob er sie auch nur hier oder ringsum in der ganzen Peripherie des Epidermisschlauches wahrgenommen habe. Es kann also nunmehr keinem Zweifel unterliegen, dass die Haut des Regenwurms zu dem Nervensystem in doppelter Beziehung steht: sie bildet sowohl die Ursprungsstätte wie auch das Endigungsgebiet sensibler Nervenfasern. Wahrscheinlich dienen die epidermalen Endarborisationen zur gewöhnlichen Tastempfindung, die Sinneszellen zur Vermittelung specifischer Sinnesempfindungen.

[4] G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Polychaeten. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge IV. Stockholm 1892. p. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tieferes, subepitheliales Niveau rückt, was uns desshalb besonders interessiren muss, weil ja bei den Sehzellen des Cephalopodenauges in einem gewissen Sinne auch analoge Verhältnisse vorliegen, auch hier rücken ja die Zellkörper unter die eigentliche Epithelgrenze herunter. Auch bei den Gastropoden stellen die zuerst von Flemming[1] beschriebenen Sinneszellen der Haut nach den Befunden von Retzius[2] echte Nervenzellen dar, die sensible Fasern centralwärts entsenden, ein Befund, der soeben auch von Samassa[3] konstatirt wurde.

Ist nun auch Lumbricus in seiner Eigenschaft als annulater Wurm in systematischer Beziehung nicht gerade als eine sehr niedrig stehende Form zu bezeichnen, so tritt uns bei ihm doch, in Bezug auf Sinnesorgane, ein ungemein primitives, ursprüngliches Verhalten entgegen, ein Typus, der vielleicht als Ausgangspunkt dienen kann für die Ableitung der Sinnesorgane im Allgemeinen. Durch den großen und wie es scheint gleichmäßigen Gehalt an Sinnesnervenzellen erscheint die Haut gleichsam als diffuses Sinnesorgan; besondere Sinnesorgane haben sich aus diesem Mutterboden noch nicht herausgesondert. Für die Feststellung des Entwicklungsmodus eines besonderen Sehwerkzeuges aus diesem diffusen Vorrath wollen wir uns an die Klasse der Mollusken halten, aus dem Grunde, weil eine solche phylogenetische Ableitung nirgends so leicht und so sicher gelingt wie hier. Es sind nämlich bei den Mollusken alle Zwischenformen zwischen dem Lumbricustypus und einem hochentwickelten Auge, wie etwa das der dibranchiaten Cephalopoden, die man sich nur theoretisch konstruiren könnte, thatsächlich realisirt, wir brauchen uns, um das allmähliche Werden eines hochorganisirten Sehorgans aus einfachen Anfängen heraus zu verstehen, nicht ganz fiktiver Formen zu bedienen, sondern können uns an wirklich bestehende Zustände halten, die in ihrer allmählich steigenden Komplikation eine fortlaufende Reihe der Entwicklung zeigen. Es ist hier nicht das erste Mal, dass eine solche Ableitung versucht wird, schon Braun[4], Fraisse[5] und Andere haben diesen Gedanken durchgeführt, doch meine ich, dass meine Ableitungen vollkommener und sicherer

[1] W. Flemming, Die Haare tragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv für mikr. Anat. Bd. V. 1869.

[2] G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Mollusken. Biol. Untersuchungen. Neue Folge IV. Stockholm 1892. p. 11.

[3] P. Samassa, Über die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zoologische Jahrbücher. Bd. VII. 1894. p. 593.

[4] M. Braun, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Bericht d. Naturf.-Versammlung in Baden. 1879.

[5] Fraisse, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind, als die meiner Vorgänger, durch den Nachweis, dass die Sehzellen — wenigstens bei den Cephalopoden — wirkliche Sinnesnervenzellen sind und dadurch, dass ich die Reihe durch einen indifferenten Ausgangspunkt, das Verhalten bei Lumbricus, ergänzen kann.

Wenn wir also als hypothetischen Urzustand ein Verhalten annehmen, wo, wie beim Regenwurm, die Haut mit diffus verbreiteten Sinnesnervenzellen übersäet ist, so wird sich, wenn sich die Bildung eines specifischen Sehorgans einleiten soll, an einem Punkte in der Nähe des Gehirns eine kleine Koncentration von Sinnesnervenzellen einstellen; die dazwischenliegenden indifferenten Epithelzellen entwickeln Pigment in ihrem Inneren, während die Sinneszellen selbst an ihrer freien Fläche sich zu stäbchenartigen Cuticularbildungen umgestalten. Auf einer höheren Stufe lagert sich auch innerhalb der Sehzellen selbst Farbstoff ab. Dieses kleine Organ nun wird sich (wenn es zur Entwicklung eines richtigen bläschenförmigen »Camera-obscura-Auges« kommen soll), einerseits vielleicht zum Schutze gegen äußere Einwirkungen, andererseits auch in Anpassung an die kugelige Form eines als Sekret von Seiten der Zwischenzellen ausgeschiedenen gallertigen, zur Lichtbrechung dienenden Körpers, einer »Linse«, zu einem kleinen Grübchen vertiefen, das mit dem umgebenden Medium in offener Kommunikation steht. Ein solches offenes »Grubenauge« finden wir bei mehreren Prosobranchiern aus der Familie der Diotocardier, so bei Patella, Nacella, Haliotis (R. Bergh, Braun, Semper, Fraisse, Hilger[1] u. A.), Trochus (Carrière, Hilger); Fissurella bildet, wie es scheint, schon einen Übergang zu der nächst höheren Stufe, indem das Auge bald ein geschlossenes Bläschenauge darstellt (Fraisse), bald als offenes Grubenauge persistirt (Bergh, Braun). Merkwürdigerweise kehrt dieser so einfache Augentypus noch bei einem relativ hochorganisirten Mollusken, bei dem letzten Vertreter der in früheren Erdperioden so weitverbreiteten Familie der tetrabranchiaten Cephalopoden, bei Nautilus wieder. Nautilus hat, wie das Hensen (a. a. O. p. 203) zuerst nachwies, im Widerspruch zu seiner sonst so hohen Organisationsstufe ein sehr einfaches Grubenauge ohne Linse oder sonstige optische Hilfsapparate, und man darf dieses Auge um so mehr mit Grenacher »einen verkörperten Anachronismus« nennen, als die Retina in ihrem inneren Bau nach Hensen's Zeugnis durchaus nicht den einfachen Typus zeigt, den die Netzhäute der zu den Gastropoden gehörigen mit Grubenaugen versehenen Mollusken erkennen lassen, sondern genau den höher differenzirten Retinatypus der dibranchiaten Cephalopoden. — Auf dem

[1] C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885. p. 351.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Boden des Säckchens stehen bei allen Grubenaugen die Sinneszellen, die sich offenbar überall direkt in die Opticusfasern fortsetzen. Dieser Zusammenhang ist freilich einstweilen nicht mehr als eine wenn auch höchst wahrscheinliche, doch noch nicht sicher nachgewiesene Annahme; um hier volle Sicherheit zu erlangen, müssen noch wenigstens einige von diesen Formen auf diesen Punkt hin mit der Ehrlich'schen oder Golgi'schen Methode untersucht werden. — Seitlich geht die Netzhaut allmählich in das gewöhnliche Epithel der äußeren Körperbedeckung über.

Einen höheren Zustand treffen wir etwa bei Helix, und auch bei vielen anderen Gastropoden an. Die Grube schließt sich nun zu einem vollkommenen Bläschen, dessen hintere und seitliche Wandung die Netzhaut darstellt, während die vordere zum hinteren Cornealepithel wird. Der Hohlraum des Bläschens wird von einem rundlichen Gallertkörper, der »Linse«, ausgefüllt.

In der weiteren Entwicklung, wie sie uns das Cephalopodenauge darbietet, funktionirt die vordere Wand der Blase nicht mehr als ein Bestandtheil der Cornea, sondern findet andere Verwendung: aus ihren Epithelzellen geht die hintere Hälfte einer neuen Bildung: einer richtigen, epithelialen Linse hervor. Neue Faltenbildungen treten an der Hautstrecke auf, die das Augenbläschen äußerlich umgiebt, diese Falten bilden dann die Iris, die Cornea und bei den Octopoden auch noch jene äußere Hautfalte, die das Auge nach Art von Augenlidern schützt.

Würzburg, den 14. Juli 1894.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 58

Autor(en)/Author(s): Lenhossek (Lenhossék) Michael von

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. 636-660