

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

VI. Die Augen einiger Mollusken.

Von

Dr. Richard Hesse,

Privatdocenten der Zoologie und Assistenten am Zoolog. Institut zu Tübingen.

Mit Tafel XXV—XXXII und einer Figur im Text.

Die folgenden Untersuchungen können nicht den Anspruch erheben, ein zusammenhängendes Ganzes zu bilden; es sind Einzel Forschungen, aufgenommen, wie es Material und Neigung gab, und lediglich verbunden durch die Einheit der Thiergruppe, auf die sie sich beziehen und die Fragestellung, von der sie ausgehen. Über den morphologischen Zusammenhang der behandelten, recht verschiedenartigen Sehorgane mich zu äußern, habe ich unterlassen — und eben so habe ich keinen zusammenfassenden Überblick mit Folgerungen allgemeiner Natur gegeben. Da, wo sich morphologische Fragen aufdrängen, habe ich sie in möglichster Knappheit erledigt. All das hat seinen Grund in dem Zweck, den ich bei der Vornahme dieser Untersuchungen verfolge: sie sollen, wie ihre Vorgänger, nur Materialien sein; sie sollen den Stoff liefern für eine vergleichende Übersicht über die Sehorgane bei den niederen Thieren besonders mit Rücksicht auf das Wesen der lichtrezipirenden Elemente. In dieser Beziehung glaube ich allerdings wieder einen Schritt voran gethan zu haben, und ich hoffe, vom Abschluss nicht mehr allzufern zu sein.

Die Abhandlung zerfällt in drei Theile: der erste beschäftigt sich mit einigen Muschelaugen (*Arca*, *Lima*, *Pecten*); der zweite hat die Augen der *Heteropoden* zum Gegenstand; der dritte bespricht einige Fragen über die Retina der *Cephalopoden*. Gern wäre ich vollständiger gewesen: auch die Gastropoden-Augen bedürften einer erneuten Untersuchung, und bei den behandelten Materien bleiben noch genug

Lücken auszufüllen; so wäre es wohl von Vortheil gewesen, die Augen von *Cardium edule* und womöglich auch die von *Cardium muticum* her einzuziehen. Aber der Abschluss dieser Arbeit, die mich nun bereits mehrere Jahre beschäftigt, hat sich schon länger hingezogen als mir lieb ist — und schließlich musste ich mir sagen, dass es an Lücken auch nach weiteren Jahren nicht fehlen würde. So konnte ich mich nicht entschließen, die Veröffentlichung noch länger hinauszuschieben.

1. Die Augen einiger Muscheln.

A. Die Augen von *Arca Noae*.

Diese Augen sind schon wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, so dass ihr äußeres Verhalten zur Genüge bekannt ist. Das Ziel meiner Nachforschungen konnte es daher nur sein, den feineren Bau der Einzelaugen, vor Allem die recipirenden Elemente zu erkennen; denn darüber gehen die Ergebnisse der bisherigen Untersucher sehr aus einander. Kurze Angaben über Lage und Zahlenverhältnisse der *Arca*-Augen nach den früheren Untersuchern will ich der Vollständigkeit wegen einfügen.

Die Augen von *Arca Noae* liegen auf der Mittelfalte des Mantelrandes, an deren innerer, den Kiemen zugekehrter Seite sich die Ursprungsstätte des Periostracums befindet; dieses überdeckt die Augen (RAWITZ). Bei der festsitzenden Muschel ist der mittlere Theil des Mantelrandes der Unterlage zugekehrt, kann also vom Licht nicht oder nur wenig getroffen werden; dem entsprechend sitzen die Augen nur vorn und hinten. PATTEN zählte bei einer *Arca Noae* von 8,5 cm Länge im linken Mantelrand 133 Augen, und zwar vorn 95, hinten 38; im rechten fand er 102. Die Augen sind verschieden groß und können aus 10—80 Einzelaugen bestehen.

Das Material, das mir zur Untersuchung diente, war theils in Pikrinschwefelsäure, theils in Sublimat mit 5 Procent Essigsäure konservirt. Um die Sehzellen möglichst von Pigmentzellen freizulegen, wurden Schnitte von 3 μ Dicke angefertigt. Zur Färbung diente vor Allem die HEIDENHAIN'sche Eisenalaun-Hämatoxylinmethode; daneben wurden Doppelfärbungen mit Eosin und DELAFIELD'schem Hämatoxylin angewendet. Das sehr widerstandsfähige Pigment wurde in der von JANDER (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XV, 1898, p. 163) angegebenen Weise durch Chromsalpetersäure entfernt. Es war dazu eine viertägige Einwirkung des Gemisches nöthig; doch blieb die histologische Beschaffenheit der Präparate völlig unverändert, wie Vergleiche mit ungebleichtem Material zeigten.

Die Augen von *Arca* wurden von WILL entdeckt und als »aggregirte« Augen erkannt. CARRIÈRE (6) beschreibt sie zuerst näher, als zusammengesetzt aus kegelförmigen Zellen, deren jede nach außen eine Cornealinse abgesondert habe und in ihrer Peripherie Pigmentkörnchen enthalte. Die letztere Angabe wurde von PATTEN (30) als irrthümlich nachgewiesen. Er zeigte, dass das Pigment in besonderen Zellen enthalten sei, die in zwei Lagen die unpigmentirten Sehzellen umgeben sollen; die Sehzellen (»retinophorae«) schildert er als ver-

schmolzen aus zwei Zellen, mit einem wohlhaltenen und einem abortiven Kern versehen; eben so zeigt die sie nach außen deckende cuticuläre Kappe Spuren solcher Zweitheiligkeit. Außer der Nervenfasern, die an die pigmentlose Zelle herantritt, findet er noch solche, die an der ganzen Oberfläche derselben und zwischen den Pigmentzellen verlaufen. Diese sollen die cuticuläre Kappe der pigmentlosen Zelle mit einem Nervenetz eng umspinnen und in diese selbst Fäserchen senden; eben so soll in der Achse der Zelle, in Fortsetzung der an ihr Ende herantretenden Nervenfasern eine Faser bis in die cuticuläre Kappe verlaufen. In dieser Kappe (Stäbchen, »rod«), sieht er das percipirende Element. Der Kritik, welche CARRIÈRE (7) an dieser phantasiereichen Schilderung übt, kann ich fast völlig beistimmen. CARRIÈRE selbst kann nach erneuter Untersuchung manche von PATTEN'S Angaben bestätigen. Er erkennt das Vorhandensein besonderer Pigmentzellen an, die theils die Schzelle als Pigmentscheide eng umgeben und mit ihr ein »Ommatidium« bilden, theils ein Gerüst aufbauen, in dessen »Tüten« die Ommatidien stecken; er schildert jetzt die cuticuläre Kappe der Schzelle genauer, und findet den nach innen vom Kern gelegenen Theil dieser Zelle fast ganz ausgefüllt durch einen kegelförmigen Körper von wahrscheinlich gallertiger, nicht fester Beschaffenheit. — Ganz ähnlich sind die Ergebnisse von RAWITZ (32), der nur über die Anordnung der Pigmentzellen mit CARRIÈRE verschiedener Meinung ist und zwischen den Ommatidien einzelne pigmentlose Stützzellen abbildet. Seine Hauptzeichnung des Auges (Fig. 10) erscheint sehr schematisirt; allerdings bezeichnet er sie selbst als »leicht schematisch gehalten«.

Das Komplexauge¹ von *Arca Noae* besteht, wie schon erwähnt, aus einer Anzahl von Einzelaugen oder Ommen, die wie beim Insektenauge angeordnet sind. Jedes Omma setzt sich zusammen aus einer Schzelle und den sie umscheidenden Pigmentzellen. Alle Zellen tragen durchaus den Charakter verlängerter Epithelzellen und reichen von der Cuticula bis zur Basalmembran hinab.

An den schlank kegelförmigen, mit ihrem dicken Ende distal gerichteten Schzellen kann man drei Theile unterscheiden: zu äußerst die Cuticula, dann den angeschwollenen kernhaltigen Theil, und endlich als proximalsten Abschnitt den schlanken, reizaufnehmenden Theil, der etwa die Hälfte von der Höhe der Zelle ausmacht.

Die Cuticula ist von CARRIÈRE (7) sehr zutreffend beschrieben als konvex-konkave Kappe, die der Zelle aufsitzt und mit ihrer Konvexität ein wenig über die benachbarte Cuticularfläche vorragt (Fig. 1 und 2); sie hat etwa die Form einer Popenmütze. Mit der Cuticula der Pigmentzellen, die viel dünner ist, steht sie in ununter-

¹ Gemäß einem Vorschlag, den mir Herr Dr. TH. BEER machte, gebrauche ich für »zusammengesetztes Auge« den bequemen Ausdruck »Komplexauge« — unter diesen Oberbegriff würden auch die Facetten-Augen der Arthropoden fallen. Als Synonym mit Einzelaug empfiehlt sich das kurze Wort »Omma«, nach dem gleichen Vorschlag.

brochenem Zusammenhange. Proximalwärts ist sie scharf abgesetzt gegen den Rest der Zelle, auf Schnitten sieht man sie jedoch sich seitlich in zwei Zipfeln zu beiden Seiten des Kerns heraberstrecken; das würde, ins Körperliche übersetzt, auf eine Membran in Form eines Cylindermantels deuten, die diesen Theil der Zelle überzieht und sich proximalwärts verliert. Die Cuticula erscheint völlig homogen; eine besondere Struktur konnte ich an ihr nicht wahrnehmen, eben so wenig wie eine Zweitheiligkeit, oder Fasern, die in ihr verliefen, wie dies PATTEN in Text und Abbildungen schildert.

Der nun folgende Theil der Zelle enthält zunächst den Kern. Sowohl auf den mit Sublimat wie an den mit Pikrinschwefelsäure fixirten Präparaten liegt er der Konkavität der Cuticula dicht an; auf CARRIÈRE's Zeichnungen finde ich aber einen Zwischenraum zwischen beiden angegeben; RAWITZ giebt gar keine proximale Grenze der Cuticula an — ich bin unsicher, ob ich das in meinem Sinne deuten darf, dass diese bis dicht an den Kern reicht. Der Kern ist von außen nach innen etwas abgeflacht; auf dem Querschnitt durch die Zelle (Fig. 4) erscheint er rund; im Ganzen ist er also dick linsenförmig. Gewöhnlich liegt er in der Mitte der Zelle; doch fand ich ihn zuweilen auch seitlich verschoben (PATTEN), und zwar auf medianen Längsschnitten, wo eine Täuschung durch schräge Schnittrichtung ausgeschlossen ist. Proximal vom Kern schwillt der Körper der Sehzelle eine Strecke weit an; dieser Theil ist an meinen mit Sublimat fixirten Präparaten von einer schwach blau färbbaren homogenen Masse erfüllt, in welcher am proximalen Ende der Anschwellung grobkörnige Massen liegen. Gegen den verschmälerten Basaltheil der Zelle finde ich diesen Abschnitt deutlich abgesetzt; besonders an Präparaten, die mit Eosin vor- und dann mit Hämatoxylin nachgefärbt wurden, hebt sich das homogene, basalwärts dunklere Blau des angeschwollenen Theils gegen den mehr röthlichen Ton des Basaltheils gut ab (Fig. 2). Vor dieser Grenze liegen die erwähnten körnigen Massen: mit Eisen-Hämatoxylin färben sie sich dunkel schwarzblau, bei Eosin-Hämatoxylinfärbung erscheinen sie leuchtend roth in der bläulichen Grundmasse. An mit Pikrinschwefelsäure fixirten Objekten vermisse ich diese Massen und finde sie nur in Sublimatpräparaten; man könnte sie daher für Niederschläge erklären wollen — aber dagegen sprechen zwei Gründe: einmal finden sie sich stets an der gleichen Stelle, und zwar nur hier, nicht auch an anderen Wandpartien dieses Zelltheiles, und dann lässt sich an ihnen immerhin eine gewisse Anordnung erkennen (Fig. 2): es liegen

die kleinsten Kügelchen stets proximal, distal nehmen sie an Größe zu, häufig erscheint auf Schnitten die Anordnung zweireihig.

CARRIÈRE (7) und mit ihm RAWITZ (32) geben an, dass basal vom Kern eine gleichmäßige, durch Osmium gebräunte und mit Hämatoxylin dunkel färbare homogene Masse liege, die, in Gestalt eines kegelförmigen Körpers nahezu den ganzen Rest der Zelle einnehmen soll. Zuweilen finden sie die Beschaffenheit dieser Masse axial dichter, gegen die Peripherie heller. Von grobkörnigen Granulationen haben sie nichts beobachtet. Um die Grenze des angeschwollenen mittleren Zellabschnittes gegen den schlankeren basalen erkennen zu können, bedarf es sehr dünner Schnitte, die genau durch die Achse der betreffenden Sehzelle gehen, und distinkter Färbungen; es ist mir daher leicht erklärlich, dass sie übersehen wurde. CARRIÈRE bemerkt und zeichnet (Fig. 3) den Unterschied in der Gestalt und auch in der Färbung, erklärt aber die hellere Färbung des basalen Theiles aus dessen geringerer Dicke; wie aber schon bemerkt, beschränkt sich der Färbungsunterschied nicht auf die Intensität der Farbe, es ist auch bei Doppelfärbungen eine gegensätzliche Färbung vorhanden. Aus der völlig schematischen Zeichnung von RAWITZ ist lediglich nichts zu entnehmen. — Es lässt sich nicht leicht entscheiden, ob wir in den groben Körnern in der Basis des mittleren Abschnittes der Sehzelle präformirte Bildungen vor uns haben, die bei Osmiumbehandlung durch Quellung verschwinden und daher CARRIÈRE entgangen sind, oder ob durch Sublimat eine Fällung eintritt, die bei Osmiumeinwirkung nicht stattfindet; ich möchte aus den oben angegebenen Gründen das Erstere annehmen. PATTEN's Beobachtungen scheinen nach seiner Schilderung den meinen ähnlich zu sein, er sagt: »the broad outer end of the retinophorae ... is filled with a clear, finely granular protoplasm, a narrow area of structureless and refractive fluid surrounding the larger nucleus. The remaining portion of the cell is occupied by closely packed, transparent and refractive globules, divided into two groups, an outer one composed of larger globules, and an inner one of smaller ones«. Die äußere Gruppe der »globules« wäre ich geneigt mit den körnigen Massen im mittleren Zelltheil, die innere mit dem inneren Zelltheil gleichzusetzen. Leider geben mir PATTEN's Abbildungen keinen Anhalt dafür, ob diese Auslegung richtig ist.

Was die physiologische Bedeutung dieses mittleren Abschnittes der Sehzelle betrifft, so glaube ich, dass er besonders durchsichtig ist, um dem Licht das Vordringen bis zu dem dritten Zelltheil zu gestatten, in dem ich die recipirenden Elemente der Zelle zu finden meine. Vielleicht wirkt er als Linsencylinder im Sinne EXNER's wie der Krystallkegel der Insekten, vielleicht auch ist er nur ein Schaltstück, durch welches die receptorischen Theile der Zelle möglichst weit proximal verschoben werden. Es wird dadurch für die optische Isolirung derselben ein augenfälliger Vortheil erreicht; denn in die distalen Theile der Pigmentröhre gelangen auch viele Strahlen von Punkten, die seitlich von der verlängerten Achse der Sehzelle liegen, und deren Strahlen hauptsächlich in die benachbarten Pigmentröhren fallen; in die Tiefe der Pigmentröhre

aber dringen nur Strahlen von Punkten, die ganz oder nahezu in der verlängerten Achse der Sehzelle liegen. Würden also die receptorischen Elemente in den äußeren Theilen der Pigmentröhre liegen, so müssten sich die von benachbarten Sehzellen >bestrichenen< Bezirke großentheils decken; dagegen reihen sie sich mosaikartig an einander, wenn die Reception der Reize erst in der Tiefe der Pigmentröhren stattfindet. So sind denn auch in den Ommen anderer Komplexaugen, sowohl bei Arthropoden wie bei *Branchiomma*, die recipirenden Theile weit von der Oberfläche des Auges entfernt. Schon diese Erwägung wäre hinreichend, PATTEN'S Annahme, dass die Cuticularkappe der Sehzelle von *Arca* als Stäbchen fungire, unwahrscheinlich zu machen; denn dann wäre der ganze Aufwand von Pigmentzellen zur optischen Isolirung der Sehzelle unnütz.

Der dritte Abschnitt der Sehzelle schließlich, der ihre basale Hälfte bildet, wird dadurch gekennzeichnet, dass in seiner Achse ein vielfach geschlängelter Strang verläuft, der im proximalen Ende in einen etwas dünneren geraden Faden übergeht (Fig. 1 und 2). Der axiale Strang ist auf Quer- und auf Längsschnitten, die diesen Theil der Zelle bloßlegen, stets deutlich zu sehen, besonders bei Anwendung der HEIDENHAIN'Schen Färbung, etwas weniger bei einfacher Hämatoxylinfärbung. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man von ihm quer zur Richtung der Zellachse feine Fäserchen ausstrahlen, besonders auf Querschnitten (Fig. 3). Das erinnert außerordentlich an das Verhalten des recipirenden Theiles in den Sehzellen von *Branchiomma* (15, V). Diese Bildungen sind klein und schwierig wahrzunehmen, und ich verhehle mir nicht, dass gerade der Vergleich mit dem *Branchiomma*-Auge, der ja schon durch den ganzen Aufbau des Auges von *Arca* nahe gelegt wird, dazu verführen könnte, dergleichen in die Präparate >hineinzusehen<. Ich habe mit Rücksicht darauf wiederholt geprüft und glaube, bei allem Skepticismus meinerseits, obige Angabe machen zu können. Dann wäre die Deutung der vorliegenden Verhältnisse gegeben: der axiale Strang besteht aus Neurofibrillen, deren feinste Enden senkrecht zur Zellachse von ihm ausstrahlen und die eigentlichen wahrnehmenden Elemente bilden; der Strang würde dann in den Nervenfasern am Ende der Sehzelle übergehen. Verdickungen am Ende der vom Strang ausstrahlenden Fibrillen habe ich nicht bemerkt.

Die Anordnung der Pigmentzellen scheint mir wenig interessant; ich habe jedoch mein Augenmerk darauf gerichtet und will hier meine Befunde mittheilen, weil die Ansichten meiner Vorgänger in der Untersuchung darüber

aus einander gehen. Eine so regelmäßige Anordnung in zwei Kreisen zu je vier Zellen, wie sie PATTEN schildert, konnte ich nirgends wahrnehmen; nach der Lage der Kerne dieser Zellen zu urtheilen, die oft zu dreien dicht neben einander liegen und dann etwa nur ein Drittel vom Umfang der Pigmentscheide einnehmen, müssen mehr Zellen in diese Scheide eingehen (Fig. 4). Die Zellen dürften wohl sehr schlank sein; ich habe häufig recht kleine Querschnitte gesehen; und die Form der Kerne, deren Länge den Durchmesser des etwa runden Querschnitts vielfach übertrifft, weist ebenfalls auf eine gestreckte Gestalt der Zellen hin. Zuweilen bemerkt man auch, dass zwischen zwei Sehzellen sich an einer Stelle nur eine Pigmentzelle einschleibt (Fig. 4 bei *x*), was ja auch den Zweck der optischen Isolirung der Zellen vollkommen erfüllt, dagegen nicht dazu stimmt, dass jede Sehzelle durchweg ihren gesonderten Pigmentmantel hat, wie es allerdings meist der Fall ist. Dazwischen finden sich dann Pigmentzellen, die keiner Sehzelle unmittelbar benachbart sind, an einer Stelle sah ich eine ziemliche Anzahl solcher Zellen bei einander: aber ein zusammenhängendes Gerüst, in dem die Ommen (Sehzellen + Pigmentmantel) stecken, sah ich sie nicht bilden; auch fand ich keinen Unterschied in der Pigmentfarbe zwischen diesen eingeschalteten Zellen und denen des Pigmentmantels, wie CARRIÈRE (7) angiebt und abbildet. Pigmentlose Stützzellen, die nach RAWITZ zwischen den Ommen regelmäßig vorkommen sollen, sah ich bei *Arca Noae* nirgends; bisweilen zeigen die Präparate eine Lücke zwischen den Ommen; diese halte ich aber für ein Kunstprodukt; jedenfalls fand ich nie einen Kern darin, der die Anwesenheit einer pigmentlosen Zelle an dieser Stelle beweisen könnte.

Zwischen Sehzellen und Pigmentzellen einerseits und dann auch zwischen den Pigmentzellen unter einander sieht man an entpigmentirten Präparaten, die nach HEIDENHAIN gefärbt sind, feine dunkel gefärbte Fasern verlaufen. Sie gehen oft den Zellen parallel, biegen auch in verschiedenster Weise um, können einen geschlängelten Verlauf nehmen und selbst oft ganze Strecken weit der Oberfläche parallel laufen (Fig. 5). In der nächsten Umgebung einer Sehzelle können drei oder vier verlaufen, und an entsprechenden Schnitten erkennt man ihre Querschnitte als feine dunkle Punkte außen am Zellrande (Fig. 3). Nirgends konnte ich eine Andeutung dafür finden, dass diese Fasern in die Zelle eintreten; auch in die cuticulare Kappe dringen sie nicht ein, wie PATTEN schildert und zeichnet; bei der scharfen Deutlichkeit der Fasern in meinen Präparaten lässt sich das mit Sicherheit behaupten. Ob sie mit Fasern unterhalb der Epidermis zusammenhängen, kann ich nicht bestimmt angeben, halte es aber für wahrscheinlich. Eben so wenig vermag ich anzugeben, ob sie Nervenfasern sind oder nicht: knopfförmige Endigungen unter der Cuticula vermochte ich jedenfalls nicht wahrzunehmen; dagegen sehe ich an einer Faser deutlich, dass sie schleifenförmig umbiegt und wieder proximad verläuft (Fig. 1, links oben). In der Nachbarschaft des Auges konnte ich in der Epidermis ähnliche Fasern erkennen;

sie sind somit nichts für das Auge Specificisches, und falls sie wirklich Nervenfasern sein sollten, was ich nicht glaube, so hätten sie doch dann mit der Aufnahme von Lichtreizen nichts zu schaffen — wenigstens würden sie nicht, wie PATTEN meint, die eigentlichen Nervenendigungen des Sehorgans sein.

Die Einstülpungen der Epidermis, die mit einem Sekretkörper ausgefüllt sind und von PATTEN als »invaginated eyes« bezeichnet werden, habe ich zwar gesehen, gehe hier aber nicht näher auf sie ein, da ich an ihnen nichts fand, was sie als Organe des optischen Sinnes erscheinen lassen könnte.

Das Auge von *Arca* (und das nahe verwandte von *Pectunculus*) kann mit keinem anderen der bisher bekannten Mollusken-Augen verglichen werden. Vielleicht kommen ähnliche Zellen, wie seine Sehzellen, hier und da verstreut vor bei Muscheln, die gegen Lichtreize reagiren, ohne dass man bei ihnen Augen kennt — eben so wie Einzelaugen, die denen von *Branchiomma* entsprechen, bei anderen Würmern über die Haut verstreut gefunden werden. Den Vergleich mit dem *Branchiomma*-Auge haben wir oben schon berührt; die Ähnlichkeit geht sehr weit: beide haben außen eine Cuticularverdickung, welcher der Kern eng anliegt; dann folgt ein durchsichtiges Schaltstück, und schließlich im basalen Theil der Zelle der reizaufnehmende Apparat, wie wir ihn oben schon des Genaueren in Parallele gesetzt haben. Es bringt uns nicht voran, wenn wir diese Organe als konvergente Bildungen bezeichnen. Außerdem ist unsere Kenntnis von der Verbreitung einzelner Sehzellen, wie sie in beiden Fällen zu Komplexaugen zusammentreten, zu gering, um eine Homologie und gemeinsame Abstammung wenigstens der Elemente dieser Organe auszuschließen.

B. Die Augen von *Lima squamosa*.

Schon länger waren bei *Lima excavata* schwarze Punkte am Mantelrande bekannt und als Augen angesehen. SCHREINER (34) hat dieselben in neuerer Zeit untersucht und ist zu dem Ergebnis gekommen, dass wir es hier wirklich mit Sehorganen zu thun haben, mit Grubenaugen, die denen von *Patella* nahe stehen. Ganz ähnliche Bildungen fand ich bei *Lima squamosa*, und auch mich führte die Untersuchung zu dem Ergebnis, dass sie als lichtrezipirende Organe fungiren. Doch weicht meine Auffassung vom Bau dieser Organe im Einzelnen nicht wenig ab von dem, was SCHREINER über dieselben mittheilt. Desshalb mögen sie hier kurz besprochen werden.

Am Mantelrande von *Lima squamosa* stehen zwischen den beiden äußeren Tentakelreihen in Abständen von etwa 2 mm eine Anzahl länglicher dunkler Punkte, mit ihrer Längserstreckung senkrecht zur Richtung des Mantelrandes (Fig. 7); bei einer Länge von etwa 300 μ sind sie 150 μ breit (Fig. 8); bei Betrachtung der Punkte in ihrer natürlichen Lage erscheint die rothbraune Pigmentirung im Inneren dunkler als am Rande, wo man auch klar die Grenzen der pigmentirten Zellen unterscheiden kann. In der Nachbarschaft des Schlosses fehlen die Punkte jederseits auf eine Strecke von 1—1½ cm, sonst sind sie um den ganzen Rand des Mantels verbreitet; ich zählte bei einem Exemplar von 5 cm dorsoventralem Durchmesser auf der linken Seite 18, auf der rechten 15 Augen. In den seitlichen Theilen des Mantelrandes, wo die Tentakel weniger dicht bei einander stehen, sind die Augenflecke leichter zu finden. Da die Furche, in der das Periostracum entspringt, nach innen (branchialwärts) von den Augen liegt, so werden sie außen von diesem dünnen Häutchen überdeckt, wie das auch bei den Augen von *Arca* der Fall ist.

Das Material, welches ich zur Schnittuntersuchung verarbeitete, stammt theils aus Rovigno, theils aus Neapel, wo *Lima squamosa* häufig vorkommt. Die Mantelränder wurden in Pikrinschwefelsäure nach KLEINENBERG, in Sublimat mit 5 Procent Essigsäure und in Formol konservirt; zur Färbung verwandte ich theils Hämalan. ev. mit Eosin kombinirt, theils Hämatoxylinfärbung nach Vorbehandlung der Schnitte mit Eisenalaun. Auch Totalfärbung der Mantelränder mit Hämateïn IA nach APÁTHY (1) gab mir gute Präparate. Herrn Prof. Dr. SEELIGER in Rostock verdanke ich's, dass ich auch die von SCHREINER bearbeiteten Augen von *Lima excavata* nachuntersuchen konnte: er überließ mir gütigst ein Stück vom Mantelrand dieser Muschel, die Prof. BLOCHMANN aus Norwegen mitgebracht hatte. Wenn auch die Alkoholkonservirung die Feinheiten im Bau des Auges verwischt hatte, so konnte ich doch zweifellos feststellen, dass die Augen bei *Lima squamosa* die gleichen Gebilde sind wie sie bei jener Art vorkommen, und dass ein Vergleich meiner Ergebnisse mit denen SCHREINER's völlig gerechtfertigt ist.

Die Augen von *Lima squamosa* sind sackförmige Einsenkungen der Epidermis, wie das SCHREINER von *Lima excavata* beschreibt. Sie liegen mit ihrer Mündung dicht nach außen neben der Periostracumfurche (Fig. 9). Der Hohlraum der Einstülpungen ist von wechselnder Größe; in der Tiefe schwankt er zwischen 200 und 340 μ , in der Länge misst er zwischen 107 und 132 μ , in der Breite 27 bis 53 μ ; alle diese Messungen wurden an konservirtem Material ausgeführt. Die Einstülpungsöffnung ist etwas verengert.

Die Wände der Einstülpung bilden eine Fortsetzung des Körperepithels; gegen das unterliegende Gewebe ist das Epithel der Augen-

grube scharf abgegrenzt durch eine Basalmembran. Das Epithel besteht aus zweierlei Zellen, wie dies SCHREINER beschreibt: die einen enthalten in ihrem freien Theil bis zu der Stelle, wo der Kern liegt, ein körniges rothbraunes Pigment; gegen die Oberfläche des Epithels sind sie breit, gegen die Basalmembran laufen sie spitz zu; der schlanke Kern färbt sich mit Hämatoxylin gleichmäßig dunkel. Die anderen Zellen entbehren des Pigments, sind größer, hell, distal von den Enden der pigmentirten Zellen etwas eingeschnürt, sonst aber breiter als diese; da wo sie dicht stehen, sind sie schlank (Fig. 11 a), wo sie weniger dicht stehen sind sie breit, fast birnförmig; ihr Kern liegt etwa am Beginn des basalen Drittels und ist rund; er färbt sich nicht so gleichmäßig wie derjenige der Pigmentzellen, sondern zeigt auf hellem Grunde zahlreiche Chromatinkörper vertheilt. Diese Zellen setzen sich gegen den Hohlraum der Augengrube in einen Kolben fort, der dem Zellkörper im Aussehen gleicht, und dessen Form am besten die Abbildung (Fig. 11) zeigt; auf dem Querschnitt sind die Kolben rund; überall zeigen sie scharfe Kontouren. Am basalen Ende ziehen sich die hellen Zellen, wie man bei günstiger Schnittrichtung sehen kann, in eine Faser aus; die Fasern verlaufen nach innen von der Basalmembran gegen den Grund der Augengrube und treten dort, zu einem Strang vereinigt, durch die Basalmembran; der Faserstrang geht zum Ringnerven des Mantels und tritt in diesen ein (Fig. 9).

Aus dieser Schilderung geht hervor, dass die hellen Zellen von nervöser Beschaffenheit sind — ich nenne sie Sehzellen — und ihre basalen Fortsätze als Nervenfasern angesehen werden müssen; der zum Ringnerven führende Faserstrang wäre der Sehnerv des Auges, die Fortsätze, die den freien Enden der Zellen aufsitzen, wären Stäbchen. Die mit den Sehzellen alternirenden pigmentirten Zellen dagegen zeigen nichts, was für eine nervöse Natur sprechen könnte. Vielmehr gehen von ihnen gegen das Lumen des Auges hin Fäden aus, die sich dort mit einer homogenen Füllmasse ohne irgend welche Grenze verbinden; Fäden wie Füllmasse färben sich mit Hämatoxylin dunkelblau. Ich halte desshalb die pigmentirten Zellen für Sekretzellen. Wir haben also ähnliche Verhältnisse wie im Auge der littoralen Raubanneliden (15, V), pigmentlose, stäbchentragende Sehzellen, und pigmentirte Sekretzellen. Auch in ihrem histologischen Charakter stimmen die Zellen mit den entsprechenden Zellen der Anneliden-Retina überein.

In der äußeren schmalen Wand des Auges fehlen in der Nähe

der Einstülpungsöffnung die Sehzellen ganz (Fig. 10a); die pigmentirten Sekretzellen stehen daher dort eng neben einander (Fig. 12), und von ihnen geht eine Menge von Sekretfäden aus, die mit ihrem anderen Ende in die Füllmasse der Augengrube übergehen. Hier ist die Drüsennatur dieser Zellen besonders deutlich.

SCHREINER'S Ansicht über die Bedeutung der beiderlei Zellen ist von der eben begründeten abweichend. Er betrachtet die pigmentirten Zellen als Sehzellen und sagt, dass sie einen dünnen Ausläufer in das Mesodermgewebe schicken; es gelang ihm aber nicht, die Ausläufer derselben bis zum Ringnerven zu verfolgen, und von einem Faserstrang, wie der oben geschilderte Sehnerv, weiß er nichts. Die Beziehungen der pigmentirten Zellen zur Füllmasse (»Gallertmasse«) hat er nicht erkannt; er wäre sonst wohl vor der falschen Deutung bewahrt geblieben. Dagegen glaubte er, dass die Fortsätze der hellen Zellen, die er sehr wohl gesehen hat, an einzelnen Stellen in die Gallertmasse übergehen — in meinen Präparaten sind aber diese Fortsätze überall, wo sie nicht schräg getroffen sind, von einer scharfen Linie begrenzt. Außer diesem angeblichen Übergange der Zellfortsätze in die Gallertmasse macht er für die Drüsennatur der hellen Zellen noch geltend, dass man in den Schleimzellen des Mesodermgewebes eben so große runde Kerne findet, wie jene sie haben; daher vermuthet er auch eine mesodermale Herkunft dieser Zellen, die wahrscheinlich ins Epithel eingewandert seien. Meine Auffassung ist genugsam schon dadurch gestützt, dass ich Nervenfasern von diesen Zellen abgehen sehe.

Die als »Stäbchen« aufgefassten Fortsätze der Sehzellen habe ich näher untersucht, um ihren feineren Bau zu ergründen. Sie sind 8,6—12 μ lang und haben in ihrem distalen Theile einen Durchmesser von 5,3 μ . Sie bestehen aus einer fein granulirten Masse, die dem Plasma der Sehzellen gleicht und an manchen Präparaten ganz fein längsgestreift zu sein scheint. Bisweilen sah ich in ihnen eine dünne, etwas stärker hervortretende Fibrille verlaufen (Fig. 11a), ohne zunächst deren Bestand zweifellos darthun zu können; erst an Formolpräparaten, die ich nach APÁTHY'S (1) Vorschrift mit dessen Hämatein IA färbte, konnte ich in den meisten Stäbchen diese Fibrille mit Sicherheit erkennen (Fig. 11b). Sie verläuft der Länge nach durch das Stäbchen, häufig ein wenig gebogen, und erscheint am Ende zu einem kleinen Knöpfchen verdickt. Nicht selten konnte ich die Fibrille in den Körper der Sehzelle hinein verfolgen (Fig. 11b) und bisweilen durch die ganze Zelle verlaufen sehen; es ist mir höchst wahrscheinlich, dass sie in die Nervenfaser eintritt. Somit haben wir hier eine ganz ähnliche Einrichtung der Stäbchen wie bei den littoralen Raubanneliden und den Aleciopiden.

Ich habe die Organe von vorn herein als Augen bezeichnet; ich muss das kurz begründen. Als Sinnesorgane erweist sie die Ver-

bindung ihrer Zellen mit dem Mantelnerven. Dass es Organe des Lichtsinnes sind, dafür spricht die bei so vielen Augen wiederkehrende Pigmentirung, und die eigenartige Beschaffenheit der Sinneszellen, die ein stäbchenartiges Gebilde tragen.

Dieser Ansicht dürften vielleicht die Ergebnisse folgender Versuche zur Stütze dienen, wenn sie auch für sich allein nur beweisen, dass bei *Lima squamosa* Organe vorhanden sein müssen, die Lichtreizen zugänglich sind. Das Thier erweist sich nämlich außerordentlich empfindlich gegen Beschattung: hält man ein graues Blatt Papier zwischen das Becken mit Muscheln und das (nach Norden gelegene) Fenster, so ziehen die Thiere sofort ihre Tentakeln ein — bei Lampenlicht war allerdings solche Ablendung nicht wirksam. Dagegen zeigt die verwandte *Lima inflata*, der solche Augenpunkte fehlen, weder bei plötzlicher Belichtung noch bei Beschattung irgend welche Reaktion. Allerdings reagirt die ebenfalls augenlose *Lima lians*, wie NAGEL (28) berichtet, lebhaft auf Belichtung.

SCHREINER vergleicht die Augen von *Lima* mit denen von *Patella*, und gewiss mit Recht: in beiden Fällen haben wir grubenförmig versenkte epitheliale Augen. Wenn er aber für diesen Vergleich geltend macht, dass diesen beiden Augen die Stäbchen fehlen, so ist er in einem doppelten Irrthum: bei *Lima* habe ich hier das Vorhandensein von Stäbchen nachgewiesen, bei *Patella* zeigt sie ein einfaches mit Eosin und Hämatoxylin gefärbtes Präparat leicht. Damit fällt auch der Gegensatz dieser beiden gegen *Haliotis*, wo Stäbchen auch von SCHREINER angegeben werden. Ins Einzelne vermag ich diesen Vergleich nicht zu verfolgen, da ich über den feineren Bau der Stäbchen bei *Patella* und *Haliotis* keine Erfahrungen habe.

C. Die Augen von *Pecten* und *Spondylus*.

Außer den Augen der Insekten und denen der Cephalopoden hat in der Reihe der Wirbellosen wohl kaum ein Auge die Untersucher so gereizt wie das von *Pecten*. Wir besitzen eine ganze Reihe zum Theil recht eingehender Untersuchungen über diese Organe. Aber immer noch gilt HENSEN's Ausspruch: »wie viel Mühe wird erforderlich, bis man wirklich den ganzen Bau dieses Kubikmillimeters erfasst hat«, immer noch bleibt mancherlei Räthselhaftes, das spätere Untersucher zur Anspannung ihres Scharfblicks und Scharfsinnes auffordert. Wenn ich hier auch mancherlei Neues über den Bau dieser Organe beizubringen vermag, so harrt doch die Hauptfrage, die nach dem Verlauf des distalen Nerven im Auge, nach wie

vor ihrer endgültigen Lösung; was ich darüber bieten kann, ist am Ende unvollkommen und nur hypothetischer Natur. Vielleicht hilft es einem Nachfolger auf den rechten Weg!

Allen Stellen nachzugehen, wo ein paar Bemerkungen, vielleicht ganz unzutreffender Art, über das *Pecten*-Auge gemacht wurden, habe ich hier um so weniger Veranlassung, als ja für den, der hieran Interesse findet, die ältere Litteratur von RAWITZ (31) auf acht Seiten und die älteren Angaben englischer Sprache von PATTEN (30) besprochen sind, und überdies noch von CARRIÈRE (7) eine eingehende Vergleichung der Ergebnisse vorliegt, zu denen er selbst (6), PATTEN (30) und RAWITZ (31) gelangt waren. Ich will also von früheren Untersuchungen nur diejenigen hervorheben, welchen wir besondere Fortschritte in der Kenntnis der Sehorgane von *Pecten* zu verdanken haben; damit wird zugleich in großen Umrissen eine Beschreibung des Auges gegeben sein.

POLI, der die Augen von *Pecten* zuerst bemerkte, hat keine genauere anatomische Beschreibung von ihnen geliefert. Die vollkommenste unter den älteren Schilderungen dieser Organe ist die von KROHN (24). Er beschreibt das Auge als eine in einen besonderen Stiel eingesenkte Kapsel, die dicht unter dem äußeren Hautüberzuge gelegen, in ihrem Inneren zwei transparente Substanzen enthalte, welche durch ein membranöses feines Septum geschieden sind und in deren äußerer er eine Linse, in deren innerer er »das die Lichteindrücke aufnehmende Nervengebilde« vermuthet. Hinter dem letzteren findet er noch ein Tapetum und eine Pigmentschicht. Der äußere Hautüberzug ist bis auf eine vordere runde Wölbung, die der Cornea des Menschenauges vergleichbar ist, undurchsichtig gemacht durch eine Pigmentschicht (welche nach des Verfassers irrthümlicher Annahme unter, nicht in dem Hautüberzug liegt). Vom Ringnerven des Mantelrandes entspringt der Augennerv, der sich im Augenstiel in zwei Äste spaltet, deren einer gegen den Boden der Kapsel stößt und dort in einige feine Reiser zerfährt, während der andere um die Außenfläche der Kapsel bis in die Gegend der Linse geht und von dort bis in die Mitte des Septums verfolgt werden kann. Den Zusammenhang der Nerven mit dem »die Lichteindrücke aufnehmenden Nervengebilde« zu beleuchten, muss er künftigen Untersuchungen überlassen. Alle diese Angaben (mit der bezeichneten Ausnahme) haben sich bestätigt; sehr vortheilhaft zeichnet sich KROHN'S Untersuchung auch durch vorsichtige Nomenklatur aus — offenbar ein Ausfluss der dazumal noch wenig verbreiteten Einsicht, dass nicht alle Augen nach dem Schema des Wirbelthierauges gebaut zu sein brauchen. — Den nächsten bedeutenden Fortschritt machte unsere Kenntnis der *Pecten*-Augen durch HENSEN'S (14) vortreffliche Untersuchungen. Ihm verdanken wir eine genaue Analyse der Retina; er findet sie aus drei Schichten zusammengesetzt, zwei Zellschichten und der Stäbchenschicht, die sich von außen nach innen folgen. Die erste Zellschicht sind spindelförmige Zellen, die theils mit abgeflachten, theils mit zugespitzten Enden am Septum hängen und gegen die Stäbchen bzw. in die Seitenwülste der Retina Fäden nach abwärts senden. Die Zellen der zweiten Schicht

sind cylindrisch, wenden ihre abgeflachten Enden den Stäbchen zu, die spitzen Enden verlaufen, von der Mitte aus divergirend, nach außen und gehen dort kontinuierlich in die Fasern des hinteren Nerven über, die das Auge von hinten her becherartig umfassen. Die Fasern des vorderen Nerven durchbohren das Septum und treten mit den Zellen der ersten Zellenlage in Verbindung. Viele Einzelheiten des feineren Baues, die HENSEN ermittelte und spätere Untersucher großentheils bestätigt haben, werden wir im Laufe dieser Abhandlung noch zu berücksichtigen haben. — Der Befund PATTEN's (30), dass die Kerne von HENSEN's zweiter Zellschicht, den Stäbchenzellen, nicht nahe der Stäbchenschicht, sondern in den Randtheilen der Retina liegen, ist ein weiterer Fortschritt. Was sonst die neueren Untersucher, besonders über die Beschaffenheit der Retina, im Einzelnen beigebracht haben, ist noch nicht außer Diskussion; ich werde es jedes Mal mit den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchung vergleichen und dort meine Stellung dazu erörtern. Es sind die Angaben von CARRIÈRE (6, 7), PATTEN (30), RAWITZ (31) und SCHREINER (34). Viele, mehr statistische Angaben über die Farbe des Tapetums und des Pigmentes, über die Zahl und Vertheilung der Augen bei den verschiedenen Arten finden wir besonders bei CARRIÈRE und RAWITZ.

Das Auge von *Spondylus* ist weit weniger untersucht als das von *Pecten*, aus verschiedenen naheliegenden Gründen: das Material ist weniger leicht zu haben, die Augen sind ziemlich klein, und die Untersuchung ergab eine weitgehende Ähnlichkeit mit den *Pecten*-Augen, so dass es bequemer und lohnender erschien, feine anatomische Verhältnisse an diesen letzteren zu studiren. Wir werden unten sehen, dass allerdings die Ähnlichkeit eine große ist, dass aber in einem Punkte eine entschiedene Abweichung besteht, und dass ferner die Untersuchung des *Spondylus*-Auges sich desshalb lohnt, weil das Erkennen mancher Verhältnisse bei ihm leichter ist als bei dem von *Pecten*.

HICKSON (16), der das *Spondylus*-Auge zum Gegenstand einer besonderen Mittheilung machte, fand als einzige Unterschiede gegen *Pecten* die Kürze des Augenstiels, die weit gegen die Linse gerückte Lage der Retina, wodurch eine geringe Entwicklung des »Glaskörpers« bedingt werde, und die geringe Einbuchtung der Membrana limitans der Retina. CARRIÈRE (6) sagt: »die inneren Theile des Auges sind die nämlichen wie bei *Pecten*, aber kleiner; die vorkommenden Abweichungen erscheinen mir zu unbedeutend, um hier näher darauf einzugehen«.

Das Material, welches ich untersuchte, ist ein ziemlich großes — wenn ich es auch leicht noch hätte vermehren können: es umfasst sieben Arten von *Pecten* (*P. jacobaeus* L., *maximus* L., *opercularis* L., *inflexus* Poli, *pusio* L., *tigrinus* Müll. und *aratus* Gm. var. *crebricostata* O. Sars) und *Spondylus gaederopus* L. *P. maximus* und die beiden letztgenannten *Pecten*-Arten verdanke ich der Güte des Herrn Professor BLOCHMANN, der dieselben von Norwegen mitgebracht hat; die beiden kleineren Arten waren mir von besonderem Nutzen, da die Retina ihrer kleinen Augen durch die geringe Zahl der eingehenden Elemente leichter für die Untersuchung zugänglich ist.

An den großen Augen von *Pecten jacobaeus* hoffte ich dadurch günstige Ergebnisse zu bekommen, dass ich recht viele verschiedene Arten der Konservirung anwandte, von denen die einen diese, die anderen jene Struktureigenheiten vorzugsweise gut erhalten könnten. Ich verwandte Sublimat in konzentrierter Lösung, einfach, mit 5 Procent Essigsäure, oder mit Zusatz von gleichen Theilen 95 $\frac{0}{10}$ igen Alkohols; ferner ZENKER's Sublimatgemisch und von Osmiumgemischen die HERMANN'sche Flüssigkeit. Nach dem Rathe von Dr. LIST in Neapel, der damit gute Erfahrungen gemacht hatte, fixirte ich eine Anzahl Augen in Sublimat oder in Pikrinsalpetersäure, nachdem sie zuvor für 5 Minuten in 10 $\frac{0}{10}$ iges Formol gelegt waren. Endlich wandte ich die von W. H. COX (Anat. Hefte, 1. Abth., Bd. X, p. 75—103) angegebenen Gemische von 30 Theilen Sublimat mit 10 Theilen Formol (bezw. eben so viel 10 $\frac{0}{10}$ iger Osmiumsäure) und 5 Theilen Essigsäure an, die COX für die Fixirung von fibrillären Elementen in Ganglienzellen besonders vortheilhaft gefunden hatte. Es zeigte sich vor Allem ein auffallender Unterschied zwischen den Präparaten, die mit Sublimat- und denen, die mit Osmiumsäure-haltigen Mitteln fixirt waren; die ersteren erschienen etwas geschrumpft gegenüber letzteren, die wiederum Spuren von Quellung (z. B. in Formveränderungen der Linse) zeigten; ersteren muss ich den Vorzug geben für meine Zwecke. — Zur Färbung verwandte ich besonders die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylinmethode, und daneben Hämalaun und DELAFIELD's Hämatoxylin, zuweilen nach Vorfärbung mit Orange G. Die Nachvergoldung nach APÁTHY's Vorschrift hatte nicht den gewünschten Erfolg, eben so die GOLGI'sche und die Methylenblaufärbung.

Außerdem konnte ich eine Anzahl ganz junger *Pecten* von 1—1 $\frac{1}{2}$ mm Durchmesser untersuchen, die ich bei einem Aufenthalte in Rovigno sammelte; die Artzugehörigkeit konnte ich nicht bestimmen. Sie wurden in schwacher FLEMMING'scher Lösung konservirt und mit Safranin gefärbt.

Die Zellen des Cornea-Epithels nehmen bei *Pecten jacobaeus* und bei den meisten anderen nach der Mitte mäßig an Höhe zu, bei *P. tigrinus* nähert sich die Gestalt der Cornea schon mehr derjenigen von *P. pusio*, wie sie von PATTEN und RAWITZ dargestellt ist. An den seitlichen Wänden der Zellen konnte ich Zacken von der Größe, wie sie PATTEN abbildet, nicht erkennen, stimme vielmehr mit CARRIÈRE (7) darin überein, dass dichtstehende feine Intercellularbrücken von Zelle zu Zelle gehen, wie Flächenschnitte durch die Cornea deutlich zeigen. Im bindegewebigen Theil der Cornea konnte ich keine Fasern finden, die, von den Epithelzellen ausgehend, diesen durchsetzen; eben so lauten die Angaben von RAWITZ und CARRIÈRE gegen PATTEN's gentheiligen Befund.

Was die Linse angeht, so ist ihre Gestalt von PATTEN richtig geschildert und gut abgebildet. In CARRIÈRE's (6) Abbildungen erscheint sie breitgedrückt, wie ich es in meinen Osmiumpräparaten finde, wohl in Folge von Quellung. Sie besteht, wie schon lange bekannt, aus zahlreichen, dicht neben einander gepackten Zellen, deren Körper sich an einander abplatten und bisweilen eigenthümliche

Formen auf den Durchschnitten zeigen. Die Zellen enthalten ein fein granulirtes Protoplasma und einen nicht gerade großen, oft excentrisch gelegenen und der Peripherie genäherten Kern, der sich mit Eisenhämatoxylin gleichmäßig dunkel färbt. Sie sind durch scharfe, dunkel gefärbte Linien im Schnittpräparate gegen einander abgegrenzt: die Linien sind das Schnittbild der Zellmembran. An Schnitten, wo die Linse Risse bekommen hat, sieht man zuweilen die dünne Membran von der Zelle abgehoben (Fig. 17*d*). Der Angabe von RAWITZ, die Zellen seien membranlos, kann ich eben so wenig wie CARRIÈRE (7) zustimmen.

In den Zellen der Linse erkannte ich an Präparaten von *P. jacobaeus*, die mit Sublimat fixirt und theils nach HEIDENHAIN's, theils nach BENDA's Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt sind, ein bemerkenswerthes Strukturverhältnis (Fig. 17). Außer dem Kerne ist in dem fein granulirten Plasma der Zelle ein dunkel gefärbter Punkt sichtbar, von dem aus nach der Peripherie zahlreiche feine, aber sehr deutliche Fäden ausstrahlen; man kann sie schon mit den gewöhnlichen starken Trockensystemen (SEIBERT V, Oc. I) sehen. Sie verlaufen in der überwiegenden Mehrzahl ganz gestreckt; nur einzelne erscheinen etwas gebogen. Alle Fäden gehen von dem einen Punkte aus, und alle, so weit ihre Enden nicht außerhalb des Schnittes liegen, sind bis zur Zellmembran zu verfolgen. Dass sie sich dort fest inseriren, erhellt daraus, dass an Präparaten, wo ein schmaler Riss die Zellmembran vom Protoplasma trennt, die Fäden über die Lücke hinweg zur Membran zu verfolgen sind (Fig. 17*d*).

Es liegt ohne Weiteres nahe, dieses System von Strahlen, die von einem Punkte in der Zelle ausgehen, mit den centrirten Radiensystemen zu vergleichen, die bei der mitotischen Kerntheilung überall auftreten und jetzt auch in vielen ruhenden Zellen nachgewiesen sind. Zum Beweise, dass es mit jenen identisch ist, müssten wir allerdings erst zeigen, dass es wirklich bei der Theilung dieser Zellen eine Rolle spielt. Das ist mir freilich nicht möglich: aber da die Anordnung völlig die gleiche ist wie in jenen anderen Fällen, darf ich wohl die Strahlen als organische Radien, und ihren Ausgangspunkt, den Insertionsmittelpunkt des Systems, als Centrialkörperchen der Zelle ansehen. An wenigen Objekten dürften sich die Radien so deutlich bis an die Zellmembran verfolgen lassen, wie gerade hier. Die einzelnen Strahlen sind völlig glatt, ohne die Anschwellungen, welche sie z. B. bei den Leukocyten zeigen. Im Inneren des Centrialkörperchens vermag ich keine besondere Struktur zu erkennen.

Die Lage des Centralkörperchens auf den Schnitten ist eine sehr verschiedene: in einzelnen Fällen liegt es von dem Kern gegen die Zellmitte (Fig. 17 *b, d*), in anderen gegen die Peripherie (Fig. 17 *e*); ich fand es nicht selten ganz nahe der Peripherie gelegen (Fig. 17 *a, c*). Da jedoch diese Zellen in ihrer Gestalt sehr wenig Regelmäßigkeit zeigen und mannigfach verschieden sind, je nach ihrer Zusammenlagerung, und da man ferner aus einem Durchschnitt auf die Gesamtgestalt der Zelle nicht schließen kann, so ist es nicht möglich hier einen Zusammenhang zwischen Lage des Centralkörperchens und Gestalt der Zelle festzustellen; eben so wenig aber lässt sich behaupten, dass ein solcher Zusammenhang nicht existire.

Wichtig ist, dass wir es hier offenbar mit einem dauernden Bestand der organischen Radien und einer dauernden Insertion derselben am Centralkörperchen und an der Zelloberfläche zu thun haben. Alle Zellen der Linse zeigen das gleiche Verhalten. Es ist also die Annahme ausgeschlossen, dass hier nur eine Vorbereitung zur Mitose vorliege; ja ich habe überhaupt nie eine solche gefunden, bin aber weit entfernt deshalb ihr zeitweiliges Vorkommen für unwahrscheinlich zu halten.

Dasselbe Verhalten der Linsenzellen fand ich auch bei *Pecten maximus*, *opercularis*, *tigrinus* und *aratus*, wenn auch nicht in solcher Auffälligkeit wie bei *jacobaeus*. Ich vermüthe, dass es sich mit geeigneten Mitteln bei allen Arten nachweisen lässt. Bei *Spondylus* konnte ich an meinen Präparaten die Radien nicht auffinden.

Was hat nun dieses Strahlensystem für eine Bedeutung für die Linsenzellen? Ich glaube nicht fehl zu gehen mit der Vermüthung, dass wir hierin eine Einrichtung vor uns haben, die bestimmt ist, die Elasticität der Zellen zu erhöhen. Die Thatsache, dass die Radien, gleichviel in welcher Richtung sie verlaufen, fast ausnahmslos ganz gestreckt sind, lässt auf das Vorhandensein einer gewissen Spannung in der Zelle, eines Überdrucks, schließen. Ich finde nun in Bezug hierauf die Ausführung HEIDENHAIN's (13) sehr einleuchtend, dass, cellulären Überdruck vorausgesetzt, »die Widerstandsfähigkeit der Grenzschicht dadurch erhöht wird, dass sie von innen her durch die in Spannung befindlichen Zellenfäden an Hunderten und Tausenden von Punkten gleichsam festgehalten wird«. Das Protoplasma allein würde zu wenig konsistent sein, um nach Deformation durch äußere Ursachen wieder zur früheren Gestalt zurückzukehren. Dagegen wird ein solches System gespannter Fäden, wenn es aus seinem Gleichgewicht gebracht wird, leicht den alten

Zustand wieder herstellen, und so die Zelle in ihre frühere Gestalt zwingen.

Die Linsen anderer Thiere bestehen meist aus Substanzen von einer Widerstandskraft und Elasticität, die größer ist als bei einer gewöhnlichen Zelle mit plasmatischem Inhalt, noch dazu wenn deren Wände nicht durch Verdickung besonders gefestigt sind; ich brauche nur an die Linsen der Wirbelthiere oder Cephalopoden, ja selbst an die von *Alciopé* oder *Helix* zu erinnern. In der cellulären Linse von *Pecten* wird diese Konsistenz der Linsensubstanz durch die besprochene Einrichtung ersetzt: es wird dadurch verhindert, dass durch irgend welche mechanische Einwirkung eine dauernde Veränderung in der Gestalt der Linse hervorgerufen wird. Es ist naheliegend zu glauben, dass auch für physiologische Veränderungen der Linsenform, die durch die Wirkung eines Accommodationsmuskels eintreten, hier die antagonistische Vorrichtung gegeben sei.

In der That finde ich bei *Pecten* eine Einrichtung, die dazu geeignet scheint, die Form der Linse zu verändern. An Schnitten, die bei *P. jacobaeus* oder *maximus* senkrecht zur Augenachse geführt werden, sieht man an dem ersten Schnitt, der die Linse trifft, eine große Anzahl in verschiedener Richtung gekreuzter Fasern (Fig. 18a); an den folgenden Schnitten nehmen die Fasern nur den Rand des Linsenquerschnittes ein und können bei oberflächlicher Einstellung noch eine Strecke weit nach innen verfolgt werden; Fig. 18b zeigt ein Stück einer solchen Randpartie. In dieser Weise lassen sie sich verfolgen bis an die Kante, welche die äußere Linsenfläche umrandet. Es geht daraus hervor, dass die Fasern der äußeren Linsenfläche aufliegen, also zwischen Linse und Cornea gelegen sind. Sie sind mit einer gewissen Regelmäßigkeit vertheilt, und die kranzförmigen Bezirke, in denen sie den runden Linsenquerschnitt rings umgeben, weisen nach allen Seiten eine gleich dichte Vertheilung der Fasern auf. Die einzelnen Fasern verlaufen gestreckt oder in leichtem Bogen, oft mehrere einander parallel, nie geschlängelt wie die Bindegewebsfasern im Grundgewebe des Augensstiels. Verstreut dicht unter dem Faserbelage der vorderen Linsenfläche, besonders zahlreich in der Mitte der Vorderfläche, finden sich Kerne (Fig. 18a, *mbk*), die sich von den Kernen der Linsenzellen durch ihr Aussehen leicht unterscheiden lassen; sie sind meist oval, zuweilen rund, und enthalten stets ein großes Kernkörperchen, außerdem eine Anzahl Chromatinkörner in lichter Vertheilung (Fig. 18d) — während die Kerne der Linsenzellen dicht mit färbbarer Substanz

erfüllt sind und daher in Eisenhämatoxylin-Präparaten gleichmäßig schwarzblau aussehen. Die Kerne sind von einer geringen Menge von fein granulirtem Plasma umgeben, und dieses steht in Zusammenhang mit einer Anzahl parallel verlaufender Fasern (Fig. 18*d*). Ich halte die Fasern für Muskelfasern, die Kerne mit dem umgebenden Plasma für die zugehörigen Myoblasten. Schon die Art, wie die Fasern mit Zellen zusammenhängen, spricht dagegen, dass es Bindegewebsfasern sein möchten; im gleichen Sinne deute ich ihr Aussehen und ihre Anordnung. Vollends entscheidend für mich betreffs ihrer Deutung war das Ergebnis einer Färbung mit Pikrinsäure und Säurefuchsin: während die Grundsubstanz des Bindegewebes sich überall hellroth färbte und die darin gelegenen Bindegewebsfasern sich dunkelroth davon abhoben, hatte keine der in Rede stehenden Fasern auch nur eine Spur Säurefuchsin angenommen; sie waren gelb wie die Muskelfasern im Augensiel. — Auch an Medianschnitten durch das Auge kann man diese Muskelfasern nachweisen, besonders da, wo sie quergeschnitten sind: sie sitzen dann als kleine, dunkel gefärbte Punkte oder Striche dicht unter der bindegewebigen Corneaschicht (Fig. 14 und 15). Auch die Myoblastenkerne findet man an solchen Schnitten, besonders in der Mitte der Linsenvorderfläche (Fig. 18*c*, *mbk*), wo sie als schmale Gebilde unter der Faserlage liegen und durch ihr helles Innere sowie durch das Kernkörperchen vor den Kernen der Linsenzellen sich auszeichnen.

Die Muskelfasern habe ich auf Schnitten, die senkrecht zur Augennachse geführt waren, bei *P. maximus* und *Jacobaeus* nachgewiesen; an Medianschnitten kann man sich überzeugen, dass sie auch bei allen übrigen von mir untersuchten *Pecten*-Arten vorkommen. Bei *Spondylus* habe ich vergeblich nach ihnen gesucht, eben so wie nach dem Radiensystem in den Linsenzellen.

Diese Fasern erstrecken sich bis zum Rand der Linse und nicht weiter; dort scheinen sie mit aufgesplitterten Enden in den benachbarten Theilen der Augenkapsel sich festzuankern. Wenn in den Präparaten sich die Linse durch Reagentienwirkung von der Cornea abgelöst hat, haften sie bisweilen der Linse, bisweilen der Cornea an. Da jedoch beim lebenden Thier die Linse mit der Cornea fest verbunden ist — wie man auch in Präparaten bei abgelöster Linse stets Trümmer der Linsenzellen an der Cornea haften sieht — so hat das auf die Art ihrer Wirkung keinen Einfluss; diese wird in beiden Fällen die gleiche sein: eine Verkleinerung des Umfanges des Linsenrandes. Damit dies eintreten kann, müssen die Linsenzellen,

die der Außenfläche benachbart sind, zusammengepresst werden und ihre Masse wird nach außen oder innen ausweichen. Ein Ausweichen nach außen ist aber nicht möglich, da eine stärkere Wölbung der Außenfläche verhindert wird durch den Druck, den die hier aufliegenden kontrahierten Fasern ausüben. Die Zellen weichen somit nach innen aus, und dadurch wird eine stärkere Wölbung des zuvor etwa halbkugeligen inneren Linsentheils eintreten: er wird jetzt einen größeren Kugelabschnitt bilden, aber von einer Kugel mit kleinerem Radius als zuvor. Dadurch wird der Focus näher an die Linse herangerückt, die Linse wird von näheren Objekten als vorher ein deutliches Bild auf der Retina entwerfen. Es wäre also in dieser Weise eine aktive Accommodation des *Pecten*-Auges für die Nähe denkbar. Tritt Erschlaffung der Muskelfasern ein, so werden die Zellen der Linse in Folge ihrer Elasticität, die sie dem beschriebenen Radiensystem verdanken, zu ihrer früheren Gestalt zurückkehren, die ganze Linse wird also wieder ihre frühere, mehr abgeflachte Form gewinnen, wird wieder für fernere Gegenstände eingestellt sein.

So wäre auch für die Art der Accommodation durch Veränderung der Linsengestalt ein Beispiel in der Reihe der Wirbellosen vorhanden. In den bisher bekannten Fällen von Accommodation bei Wirbellosen geschieht diese durch Veränderung der Entfernung zwischen Linse und Retina, wie BEER (4) für die Cephalopoden nachgewiesen hat, und wie ich (15, V) für die Alciopiden aus den vorliegenden anatomischen Verhältnissen erschließen zu können glaube. Dort aber ist es, wie auch bei den Fischen, eine Accommodation für die Ferne, während das ruhende Auge für die Nähe eingestellt ist; die anatomischen Einrichtungen bei *Pecten* lassen umgekehrt auf eine aktive Accommodation für größere Nähe schließen.

Das Alles sind nur Schlüsse, zu denen mich die anatomischen Befunde veranlasst haben. HENSEN meint zwar, wegen der Dicke der Stäbchenschicht sei eine Accommodation bei *Pecten* unnöthig; aber ich vermag den vorhandenen Mechanismus nicht anders zu deuten. Die Probe auf die Richtigkeit meiner Schlüsse kann freilich nur der physiologische Versuch liefern — wenn diese kleinen Objekte überhaupt einem solchen zugänglich sind!

PATTEN untersuchte die isolirte Linse von *P. opercularis* und schreibt davon: »here one may see . . . a special accumulation of circular fibres to form two contractile rings close together on the inner and outer surface of the lens«. Er nimmt an, dass es bei *P. jacobaeus* eben so sein möchte. Vielleicht entspricht

der »kontraktile Faserring«, den er am Rande der äußeren Linsenoberfläche beobachtet und abbildet, dem oben von mir geschilderten Muskelbelag. Aber ich sah freilich keine ringförmig angeordneten, sondern nur wie Sehnen im Kreis verlaufende Fasern; auch ist nach meiner Beobachtung die ganze äußere Fläche von ihnen bedeckt, nicht bloß der Rand. Dafür, dass diese Fasern kontraktile seien, bringt PATTEN keinen Grund bei. Einen Faserring an der inneren Linsenoberfläche konnte ich bei *P. jacobaeus* nicht finden: an PATTEN's Fig. 19, wo er die Querschnitte der Fasern zwischen Linse und Cornea bei *P. jacobaeus* im Allgemeinen so einzeichnet, wie auch ich sie finde, ist nichts von einem zweiten Faserring angegeben, dessen Faserquerschnitte man doch eben so sehen müsste. Auch bei *P. opercularis*, an der PATTEN auf einem Totalpräparat der Linse den Faserring beobachtete, sehe ich wohl die Querschnitte der äußeren Fasern, aber nichts, was auf einen solchen inneren Ring deutete. Die übrigen Fasersysteme, die er auf der Außenfläche der Linse bemerkte, konnte ich an meinen Schnittpräparaten nicht wahrnehmen, eben so wenig wie eine Linsenmembran. RAWITZ 31) und CARRIÈRE (7) konnten keine dieser Angaben PATTEN's bestätigen.

Die Retina hat, nach dem treffenden Vergleich SCHREINER's (34), etwa die Form eines gefüllten Tellers, dessen Konkavität nach außen gekehrt ist. HENSEN lehrte zunächst zwei Zellschichten in ihr kennen, eine distale, dem Septum zugekehrte (erste Zellschicht HENSEN's, Spindelzellenschicht CARRIÈRE's, äußere Ganglienzellschicht PATTEN's, Schicht der Ganglienzellen RAWITZ's) und eine proximale, deren Zellen jede ein Stäbchen trägt. PATTEN fügte dazu noch eine dritte Art zelliger Elemente, die er als innere Ganglienzellen, RAWITZ als sekundäre Ganglienzellen bezeichnet, und deren Kerne zwischen den stäbchentragenden Enden der Stäbchenzellen gelegen sind, dem Übergang in die Stäbchen mehr oder weniger nahe.

Die Stäbchenzellen sind am besten bekannt. Ihre freien Enden sind nach innen gekehrt und setzen sich dort in die Stäbchen fort; die entgegengesetzten Enden strahlen von der Mitte aus gegen den Rand der Retina, enthalten dort den Kern und gehen dann in eine Nervenfaser über, die außen um die Augenkapsel herum gegen den Boden derselben läuft, wo sich alle diese Fasern zum proximalen Aste des Sehnerven vereinigen. Das Plasma der Zelle geht am inneren Ende direkt in das Stäbchen über, ohne dass etwa durch eine Einschnürung äußerlich die Grenze zwischen beiden angedeutet wäre. Zwischen den Enden der Stäbchenzellen breitet sich eine feine Haut aus, welche Löcher für den Durchtritt der Stäbchen hat, eine »Siebmembran«; ich komme unten noch auf sie zu reden.

Die einzelnen Stäbchen sind schlank kegelförmig und gleichen ihrem hellen Aussehen nach ganz den Stäbchenzellen; an ihrem Ansatz an die Zelle sind sie viel breiter als an ihrem freien Ende (vgl. Fig. 31a und b). Sie sind umgeben von einer gleichmäßigen, zu-

sammenhängenden Masse, wie das CARRIÈRE beschrieben hat, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbt und im Inneren zahlreiche dunklere Körnchen von verschiedener Gestalt enthält (Fig. 31 *zws*). Schnitte durch die Stäbchenregion senkrecht zur Sehachse zeigen, dass wir es hier nicht mit einzelnen Stäbchenmänteln zu thun haben, wie PATTEN, RAWITZ und SCHREINER gegen CARRIÈRE (7) behaupten. Alle meine Präparate, Quer- sowohl wie Medianschnitte, zeigen dies zur Genüge. Der Stäbchenmantel scheint mir wohl deshalb immer wieder aufgefunden, weil man ihn für ein rechtschaffenes Stäbchen für nothwendig erachtete. Auch CARRIÈRE (7) will auf dem kreisförmigen Querschnitt des Stäbchens wieder einen Unterschied zwischen einem inneren und äußeren Theil bemerken. Ein rein plasmatisches Stäbchen erschien als ein Uding. Gerade in der cuticularen Substanz der Hülle glaubte man früher das Wesentliche zu sehen, da man bei den meisten Stäbchen eine Neurofibrille im Inneren nicht kannte. Ich habe schon bei der Besprechung der Stäbchen des *Alciopiden*-Auges (15, V) darauf hingewiesen, dass diese Ansicht unbegründet sei. Bei dem Auge von *Lima squamosa* kommt man gar nicht in Versuchung, einen cuticularen Theil des Stäbchens herausdeuten zu wollen, und die Verhältnisse bei *Pecten* bieten vollends eine Stütze meiner Ansicht, auf die ich auch unten bei der Umdeutung der GRENACHER'schen Auffassung der Cephalopoden-Stäbchen noch zurückkommen muss. Dass die Masse, in der die Stäbchen stecken, sich mit Osmiumsäure stark dunkel färbt, kann ich bestätigen; fettig möchte ich sie deshalb noch nicht nennen, wie es CARRIÈRE thut. An frischen Zupfpräparaten gerinnt sie sehr leicht und tritt in großen Tropfen zwischen den Stäbchen hervor; auch an ungenügend konservirten Präparaten fand ich einmal den Raum zwischen Retina und Tapetum von solchen Tropfen erfüllt, die den Anschein dort aufgehäufter lymphoider Zellen hervorzurufen geeignet waren.

Die Stäbchen sowohl wie die Stäbchenzellen werden ihrer ganzen Länge nach von einer Nervenfibrille durchzogen. Im Stäbchen hat sie oft einen etwas geschlängelten Verlauf; in der Zelle verläuft sie mehr gestreckt; sie zieht seitlich am Kern vorbei und geht schließlich in die Nervenfasern ein, welche die Fortsetzung der Zelle bildet. Im Stäbchen ist die Faser sehr leicht nachzuweisen, viel leichter als in ihrem weiteren Verlauf; auch in frischen Zupfpräparaten ist sie dort deutlich zu erkennen. Auf Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, sticht sie durch ihre dunkle Färbung hervor, aber nicht

bei allen Augen in gleicher Weise; bei völlig gleich konserviertem Material kann ihre Deutlichkeit verschieden sein, ohne dass ich irgend einen Grund dafür anzugeben wüsste. In den Zellen ist die Faser fast immer weniger deutlich. Das hat zunächst seinen Grund wohl darin, dass sie meist in diesem Theil dünner ist. Bei *P. aratus* (Fig. 21 und 22) scheint dies nicht der Fall zu sein — hier konnte ich sie besonders an den kurzen Zellen aus den Seitentheilen der Retina mühelos durch die ganze Zelle verfolgen. Vielleicht aber ist auch die Konsistenz der Fibrillen innerhalb der Zelle eine andere als im Stäbchen. In manchen Fällen konnte ich mehrere Fibrillen in einem Stäbchen bzw. einer Zelle erkennen; die Abbildungen Fig. 15 und 21 bei * zeigen das in Stäbchen von *P. aratus* und *tigrinus*, und in Fig. 23 bei * ist solche Duplicität der Fibrille auf dem Querschnitte durch eine Stäbchenzelle von *P. aratus* zu erkennen.

Die Nervenfibrillen in Stäbchen und Zelle wurden schon von HENSEN (14) erkannt, wenn er auch ihren Zusammenhang nicht nachzuweisen vermochte: er schildert und zeichnet die Fibrille im Stäbchen, und am Ende der Zelle, wo diese in die Nervenfaser übergeht, fand er, dass der Nerv hier durch die Zelle hindurchgeht, »ohne darin aufzugehen«. Dann wurde die Fibrille genau verfolgt von PATTEN; er glaubte auch noch reichliche Verästelungen der Fibrille im Stäbchen zu erkennen und Verbindungen mit den Fibrillen der Nachbarstäbchen; aber keiner der Nachuntersucher konnte dies bestätigen. Auch BÜTSCHLI (5) zeichnet die Fibrille, jedoch nur in der Zelle, nicht im Stäbchen; im Texte darauf einzugehen lag nicht im Bereiche seines Themas. RAWITZ (31) glaubt im Stäbchen einen Kanal annehmen zu sollen, in welchem die Fibrille verlaufe; davon konnte ich weder in Längs- noch in Querschnitten etwas entdecken, und auch SCHREINER (34) stellt fest, dass der »Achsenfaden« ein völlig gleichartiges, solides Gebilde sei. Letzterer kann die Fibrille nicht über das Stäbchen hinaus in die Zelle verfolgen; dass sie dort oft undeutlicher ist, habe ich schon gesagt; ich glaube aber auch, dass aus meiner Fig. 22, die völlig naturgetreu ist, zweifellos ihre Anwesenheit hervorgeht.

CARRIÈRE (7) konnte es mit den damaligen histologischen Anschauungen nicht vereinigen, dass eine Nervenfaser »in eine lebende Zelle hinein und durch sie hindurch wachsen könnte«, und meint daher, die PATTEN'sche Hypothese von der Zweizelligkeit der Stäbchenzelle (Retinophora) sei völlig logisch, da eine Faser nur dadurch scheinbar in das Innere einer Zelle gelangen könne, dass zwei Zellen, zwischen denen eine Faser liegt, verschmelzen unter gleichzeitiger Reduktion einer der beiden Zellen. Auch v. LENHOSSÉK (25) ist in neuerer Zeit von ähnlichen Skrupeln geplagt und bekämpft die Angabe GRENACHER's, dass die Retinazelle der Cephalopoden und deren Stäbchen von einer »Nervenfaser« durchzogen seien, weil man sich nicht denken könne, dass eine solche Faser in eine Zelle »hineinwache«. Nach den neueren Errungenschaften der Histologie, insbesondere nach APÁTHY's (1) bahnbrechenden Untersuchungen, können wir solchen Befunden gegenüber keine Bedenken mehr haben. Es ist nicht eine Nervenfaser, die innerhalb der Zelle verläuft, sondern eine Neurofibrille, die in Ganglien- und Sinneszellen eben so wie in Nervenfasern gefunden

wird und nur einen Bestandtheil der letzteren ausmacht. Die Sinneszelle geht hier ununterbrochen in die Nervenfasern über und ihre Neurofibrille in die Neurofibrille der Faser. Gerade bei Sehzellen kennen wir jetzt eine reiche Menge von Beispielen für ein solches Verhalten: bei den Cephalopoden entdeckte sie GRENACHER, bei den Nereiden und Alciopiden ließen sie sich nachweisen, oben haben wir einen neuen Beleg dafür bei *Lima squamosa* gefunden, und auch bei den Pectiniden ist es so.

Um die Zahl der Stäbchen zu ermitteln, habe ich mit Hilfe eines Ocular-Netzmikrometers bei *P. jacobaeus* an Flächenschnitten durch die Retina einige Zählungen ausgeführt und gefunden, dass auf einen Quadratmillimeter zwischen 24000 und 27500 Stäbchen kommen. Es wurden dabei 70 Quadrate des Mikrometers ausgezählt an zwei Objekten. Die Zahlen werden nicht viel von der Wirklichkeit abweichen; denn bei der regelmäßigen Stellung der Stäbchen war die Stäbchenzahl in den verschiedenen ausgewählten Quadraten nur wenig verschieden. Nimmt man den Durchmesser der stäbchentragenden Retinafläche von *P. jacobaeus* $\frac{1}{3}$ mm groß an, — es sind das durchaus nicht die größten Augen — so ist der Inhalt dieser Fläche, wenn man sie vollkommen kreisförmig denkt, etwa 0,088 qmm, und es würden darauf zwischen 2100 und 2400 Stäbchen stehen. Da jedes Stäbchen einem besonderen Reize zugänglich ist, können von einem solchen Auge eben so viele Einzelreize aufgenommen werden, wie etwa von dem Komplexauge einer Heuschrecke, das 2000 Facetten besitzt. Nur ist der Gesichtskreis des *Pecten*-Auges wohl viel kleiner.

RAWITZ folgert aus der Thatsache, dass die Stäbchen nur im Centrum des Auges liegen und die Pectiniden daher kein peripheres Gesichtsfeld haben, dass »ein Gegenstand, wenn er wahrgenommen werden soll, größer sein muss als der Durchmesser eines Auges beträgt, und mehrere Augen auf einmal oder schnell hinter einander decken muss« — mit welchem Rechte, ist mir nicht ersichtlich. Die Versuche, die er damit in Übereinstimmung zu bringen sucht, könnte man der Mehrzahl nach mit ganz ähnlichen Ergebnissen an einer hochgradig skioptischen augenlosen Muschel, wie *Venus verrucosa* wiederholen, deren Verhalten gegen Beschattung NAGEL (28) genauer schildert. Wenn, was ja wahrscheinlich ist, ein ausgedehnter Gegenstand nicht von mehreren Augen der Muschel zugleich in seiner ganzen Ausdehnung übersehen werden kann, sondern von ihm — wenigstens wenn er nahe ist — jedes Auge nur einen Theil zu sehen vermag, so braucht es dafür nicht eine Bezeichnung wie »lineares musivisches Sehen« — noch dazu unter solchem Missbrauch des für ganz ungleichartige Verhältnisse üblichen Ausdrucks »musivisches Sehen«.

Wie die Stäbchenzellen mit den proximalen Nerven, so sollen die Zellen der ersten Zellschicht HENSEN's mit dem distalen Nerven in Verbindung stehen. Der distale Nerv tritt um die äußere, der

Schale zugekehrte Augenwand herum, biegt dann auf die Außenseite des Septums über, das sich zwischen Retina und Linse quer durch das Auge zieht, und tritt in der Mitte der Außenfläche in dieses Septum ein, dergestalt, dass er außen, innen und seitlich von seiner Substanz umgeben wird (Fig. 28); so verläuft er noch eine Strecke weit innerhalb des Septums. Während dieses Verlaufes löst er sich in einzelne Fasern auf, die das Septum vollends durchbohren und nach innen gehen.

Das Septum des *Pecten*-Auges besteht aus einer homogenen Masse, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkelblau färbt. Kerne konnte ich in seinem Inneren nicht finden; nur da, wo der Nerv sich in das Septum einbohrt, liegen ihm von außen eine Anzahl Kerne an. In der Mitte erscheint es am dicksten, nach den Seiten zu nimmt es an Dicke ab; es lässt sich aber trotzdem bei der intensiven Färbung, die es in Eisenhämatoxylinpräparaten annimmt, bis ganz an den Rand der Retina verfolgen. — Bei *Spondylus* ist ein Septum von gleicher Beschaffenheit nicht vorhanden: der distale Nerv verläuft ähnlich wie bei *Pecten* und zieht, in einigem Abstand von der Retina bis vor deren Mitte; dort biegt er gegen die Retina um. Zwischen Nerv und Retina, also da wo bei *Pecten* das Septum liegt, schiebt sich hier eine Lage von Zellen ein, die einen großen Theil der äußeren Retinafläche bedecken; sie stehen epithelartig neben einander, kehren ihre breiten proximalen Enden der Retina zu und konvergiren mit den distalen, spitz zulaufenden Enden gegen die Mitte, dahin, wo der Nerv nach innen umbiegt; diese spitzen Enden enthalten den kleinen, dunkel gefärbten Kern (Fig. 16). Sie bilden so eine flache Zellenpyramide. Zwischen den einzelnen Zellen bleiben kanalartige Lückenräume; der Nerv spaltet sich in einzelne Fasern auf, und diese verlaufen durch jene Intercellularlücken gegen die Retina. Seitliche Schnitte durch dieses celluläre Septum treffen die Lücken schräg und lassen die in ihnen verlaufenden Nervenfasern deutlich erkennen (Fig. 19). Das proximale Ende der Septumzellen ist durch eine feine Linie, die parallel der Basis geht, gegen die übrige Zelle abgegrenzt, und zeichnet sich durch etwas hellere Färbung aus; es läuft also ein heller Saum die ganze Basis der Zellpyramide entlang (Fig. 16). Es scheint hier eine substantielle Veränderung der Zellen vorzuliegen — welcher Art vermag ich nicht zu sagen.

Das celluläre Septum vertritt also bei *Spondylus* genau die Stelle des homogenen Septums von *Pecten*. Da die Augen im ganzen

übrigen Bau so auffallend übereinstimmen, muss man diese beiden Theile wohl einander homologisiren. Zweifellos sind dann die Verhältnisse bei *Spondylus* ursprünglichere — denn aus einem zelligen Septum könnte sich wohl durch Verschmelzung der Zellen und Untergang ihrer Kerne ein homogenes Septum bilden, aber nicht umgekehrt. Da aber das Septum von *Pecten* im ausgebildeten Zustande keine Spur mehr von ursprünglicher zelliger Zusammensetzung zeigt, so bleibt es der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung vorbehalten, hierin das letzte Wort zu sprechen. PATTEN lässt allerdings das Septum aus Zellen entstehen; doch bedürfen seine Untersuchungen wohl noch der Bestätigung.

Den Verlauf des distalen Nerven an der nach außen (der Schale zu) gekehrten Seite des Auges stellte RAWITZ fest. Nach seiner Angabe soll der Nerv auf der Außenfläche der Retina nach innen vom Septum verlaufen; alle anderen Untersucher stimmen darin überein, dass er auf dessen Außenseite liegt. Im Septum sah PATTEN nur bei jungen Thieren deutliche Kerne, CARRIÈRE giebt an, dass solche vorhanden seien, RAWITZ konnte keine erkennen.

Die distale Zellschicht* der Retina, von HENSEN als erste Zellschicht, von CARRIÈRE als Schicht der spindelförmigen Zellen, von allen Späteren seit PATTEN als Schicht der (äußeren) Ganglienzellen bezeichnet, ist nach meiner Ansicht von allen bisherigen Untersuchern verkannt worden. Alle seit HENSEN sind darüber einig, dass die Zellen dieser Schicht mit den Fasern des distalen Nerven sich verbinden. Ich kann das nicht bestätigen; vielmehr sehe ich, dass die Nervenfasern zwischen diesen Zellen hindurchtreten.

Was zunächst die Beschaffenheit dieser Zellschicht selbst angeht, so haben wir es mit einer einzigen Zellenlage zu thun, die sich epithelartig auf der äußeren Seite der Retina ausbreitet; dabei sind die Zellen in der Mitte der Außenfläche parallel der Augenachse gerichtet, nach den Seiten hin nehmen sie mehr und mehr eine Neigung gegen die Augenachse an. Die Einschiechtigkeit der Zellenlage ist am besten zu erkennen an kleinen Augen, in denen die Zahl der zelligen Elemente eine geringe ist, so bei den kleinen *Pecten*-Arten, *P. aratus* (Fig. 20) und *P. tigrinus* (Fig. 15), und bei *Spondylus* (Fig. 16). Dort schließen sich die Zellen mit ihren breiten Leibern an einander, ihre großen runden, mit reichlichen Chromatinkörnern angefüllten Kerne liegen auf den Schnitten in einer etwas gebogenen Linie, und an den abgerundeten inneren Enden ist die Abwesenheit von Fortsätzen und Ausläufern vollkommen deutlich. An den großen Augen von *P. jacobaeus* und *maximus* sind

diese Verhältnisse naturgemäß viel schwerer zu erkennen; die Zahl der Zellen ist eine viel größere, sie sind schlank und schmal, liegen dicht gedrängt und ihre Kerne vertheilen sich auf verschiedene Höhen. Dazu kommt noch, dass zwischen den epithelartig angeordneten noch zahlreiche andere Zellen eingeschaltet sind, die wir weiter unten näher besprechen werden. Wenn man aber erst bei anderen Formen die Einschichtigkeit der Zelllage erkannt hat, so kann man auch hier für ihr Vorhandensein zahlreiche Anhaltspunkte finden (Figg. 24 und 25). Natürlich können diese Fragen nur an genau median geführten Schnitten erledigt werden; da die Zellen sich gegen die Mitte zu neigen, so werden seitliche Schnitte die Zellen nicht längs, sondern schräg treffen, und es wird den Anschein haben, als ob mehrere Zellen über einander lägen.

Das epithelartige Aussehen dieser Zellenlage wird noch dadurch erhöht, dass ihre äußeren Enden breit abgestutzt sind und dicht an einander schließen in einer etwas konkaven Fläche. Zwar ragen die Ränder einer Zelle bisweilen um ein Geringes über die der Nachbarzelle außen hervor, und die Außenfläche der Einzelzelle ist nicht selten wenig ausgehöhlt; trotzdem darf man die Lage wohl als epithelartig bezeichnen. Die Zellenden besitzen an Eisenhämatoxylinpräparaten einen dunkelblau gefärbten Saum, der aus einzelnen kleinen, dicht neben einander stehenden Punkten oder Strichen besteht, wie etwa der Saum an der Oberfläche der Flimmerzellen. Über diesen Saum hinaus erhebt sich von jeder Zelle ein büstenartiges Bündel feiner plasmatischer Härchen; diese erreichen nirgends das Septum, welches der Zellenlage nach außen benachbart ist (Figg. 15, 16, 20, 24, 25, 27, 28).

In Folge des dunkeln Zellsaumes und des Bürstenfortsatzes erinnern diese Zellen an Flimmerzellen, um so mehr als es mir bei einzelnen Präparaten, besonders von *P. jacobaeus* und *maximus* so schien, als ob die Enden der Zellen einwärts vom dunkeln Saum eine feine Streifung zeigten, gleichsam eine Fortsetzung der Flimmern in das Zellplasma, wie man sie bei jener Zellart findet (Figg. 24 und 25). Den Zweck einer solchen Einrichtung konnte ich zwar nicht absehen — das ist aber kein Grund, die Möglichkeit nicht in Erwägung zu ziehen; habe ich doch auch im Inneren des Auges von *Loligo vulgaris* in der präretinalen Zone (zwischen Retina und Corpus epitheliale) ein Flimmerepithel gefunden, und am überlebenden Objekt die Flimmerbewegung beobachtet. Daher habe ich zahlreiche frische Retinae von *P. jacobaeus* in dieser Hinsicht untersucht, aber

nie Flimmerung bemerkt, auch wenn ich die Härchen deutlich erkannte.

Zwischen den Bürstchen der einzelnen Zellen ist immer ein kleiner Abstand. Hier sieht man eine Faser verlaufen, die durch ihre größere Dicke, ihre dunklere Färbung und scharfe Kontourirung sich von den Härchen der Zellen deutlich unterscheidet; der Hauptunterschied aber ist der: sie reicht bis an das Septum heran, und gelegentlich kann man sie durch dasselbe hindurch bis in den Nerven verfolgen (Figg. 24 und 28): es ist eine Nervenfasern des distalen Nerven. Sie trifft, entsprechend ihrer Lage zwischen zwei benachbarten Bürstchen, stets auf die Zellgrenze zwischen zwei Nachbarzellen: zwischen diesen verläuft sie nach innen, wie man an kleineren Augen oft sehr gut verfolgen kann (Figg. 15, 16, 20, 21, 27).

Dass diese Verhältnisse früheren Untersuchern entgangen sind, liegt wohl zum guten Theil an der Beschaffenheit der Präparate, die denselben vorlagen. HENSEN zeichnet gar keinen Zwischenraum zwischen Septum und erster Zellschicht, und sagt, dass die Zellen »theils mit abgeflachten, meistens aber mit zugespitzten Enden am Septum« hängen; auf eine mangelhafte Erhaltung des Materials weist auch seine Bemerkung, dass diese Zellen ziemlich vergänglich zu sein scheinen: »wenigstens sahen sie stets etwas gequollen und zum Theil verletzt aus«. — CARRIÈRE (6) hatte zuerst die Faserbürstchen der distalen Zellenlage für eine besondere Zellschicht gehalten, ein Irrthum, den PATTEN als solchen nachwies und der Forscher selbst (7) später anerkannte; er fügt gegen PATTEN hinzu, dass keine der Fasern das Septum durchbohrt. Dass im Übrigen CARRIÈRE's Schnitte der Erkenntnis des Thatbestandes nicht besonders günstig waren, schließe ich aus seiner Bemerkung: »das Septum ist nur an etwas geschrumpften oder durch den Schnitt gezerrten Präparaten, wo es sich von der Retina abhebt, deutlich; an absolut fehlerfreien Präparaten, vor Allem an unzerrissenen Schnitten von Osmiumpräparaten, ist es nicht zu erkennen, muss also der Retina ganz dicht anliegen«. Im Übrigen sieht er nicht genügend Grund, die Zellen als Ganglienzellen bestimmt zu bezeichnen. — PATTEN hat auch hier am besten gesehen unter den neueren Untersuchern, aber seine Phantasie treibt mit den Beobachtungen ihr Spiel und lässt ihn wohl noch dies und jenes in die Präparate hineinschauen. Er schildert die Zellen mit ihrem Faserbesatz, aber die Fasern sollen das Septum durchsetzen; er zeichnet die dickeren Nervenfasern zwischen den Bürstchen, verbindet sie aber mit einer der Zellen der distalen Lage — so in Fig. 38, wo doch der Schnitt offenbar nicht genau median ist: denn wie das innere Ende bei der mittleren der drei isolirt gezeichneten Zellen mitsammt dem Kern außerhalb der Schnittebene fällt, wird offenbar auch das äußere Ende der linken Zelle in der gleichen Lage sein: er verbindet aber diesen kernhaltigen Zelltorso in der Zeichnung mit einer Nervenfasern und sieht darin eine tiefer gelegene Ganglienzelle! An dem Isolationspräparat Fig. 33 ist eine distale Zelle gezeichnet, mit ihrem Faserbürstchen, ohne innere Ausläufer; eine Zelle, wie die nebenliegende, werden wir später noch kennen lernen. Es lassen sich also seine Bilder wohl mit dem in Übereinstimmung bringen, was ich zu bekräftigen suche — wenn man annimmt, dass

er nicht kritisch genug an seine Präparate herantrat, und hier und da mit dem Stift etwas nachhalf. — RAWITZ (31) will von dem Faserbesatz der Zellen, von PATTEN's »fibrous layer«, gar nichts wissen; »was PATTEN in seinen hierher gehörigen Figuren darstellt, ist darauf zurückzuführen, dass das Septum und der Nerv etwas von den darunter liegenden Zellen abgezogen sind, und dass in Folge dessen die sonst verdeckt zu den Zellen tretenden Nervenfibrillen sichtbar geworden sind. — SCHREINER (34) hat die feinen Ausläufer an den distalen Enden der Zellen gesehen, hat auch erkannt, dass in Abständen von einer Zellbreite jedes Mal eine dickere Faser vorhanden ist, die sich, das Septum durchbohrend, in den äußeren Nerven fortsetzt«; aber er meint, dass diese Faser gerade die Mitte des Faserbüschchens einnimmt und zur Zelle geht. Ein richtiger Gedanke hat ihn dabei wohl geleitet: der, dass wir keine Ganglienzellen kennen, die mit so vielen Fortsätzen in den Nerven übergehen, wie es nach PATTEN's Deutung sein müsste! Aber die Beobachtung war falsch. — Alle Untersucher nehmen an, dass die distale Zellschicht aus mehreren Lagen bestehe; nach PATTEN sollen zwei, an den dickeren Stellen drei bis vier Lagen, nach RAWITZ bei einigen Arten zwei, bei anderen vier Lagen solcher Zellen vorhanden sein. PATTEN's elegante Zeichnungen geben dabei Bilder wieder, wie man sie in den Präparaten etwa trifft. Nach was für Präparaten aber die Fig. 41 bei RAWITZ gezeichnet ist, kann ich nach meinen Erfahrungen nicht entscheiden!

Wenn wir die distale Zellschicht als epithelartig angesprochen und mit Flimmerzellen in Vergleich gesetzt haben, so würde daraus folgen, dass die dem Septum zugekehrten Enden die freien, die der Retina zugekehrten die basalen Theile dieser Zellen wären. Nun bilden aber die Stäbchenzellen eine epitheliale Lage, in der die freien Enden der Zellen proximad, die basalen distad gerichtet sind. Wir hätten dann hier zwei Epithellagen, die sich ihre basalen Flächen zukehren, in engster Verschmelzung. Das erscheint ungewöhnlich, und dazu kommt, dass ein von Nervenfasern durchbohrtes Epithel ebenfalls nirgends sonst gefunden wird. Wir dürfen desshalb in der distalen Zellenlage der Retina kein echtes primäres Epithel sehen, sondern nur in sekundärer Weise epithelartig angeordnete Zellen.

Dass wir durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über diesen Punkt viel Aufklärung zu erwarten haben, glaube ich nicht, nach dem, was PATTEN ermittelt hat und was ich selbst von jungen Entwicklungsstadien der *Pecten*-Augen gesehen habe. Viel eher dürften vergleichend-anatomische Studien hierin und in viele andere Punkte Licht bringen. Die Augen von *Cardium edule* nach PATTEN's Angaben und die von *Cardium nuticum* nach KISHINOUE (21) bieten manche Vergleichspunkte mit dem *Pecten*-Auge, und zeigen dabei doch viel einfachere Verhältnisse; vielleicht wird man noch Zwischenstufen finden, welche die noch vorhandene Kluft überbrücken. Leider ist KISHINOUE'S Arbeit nur von ganz schematischen Figuren begleitet, die es unmöglich machen, über seine Deutung der Verhältnisse ein Urtheil zu bekommen.

In der Retina findet sich noch eine dritte Art von Zellen, die

sich von den distalen und den Stäbchenzellen durch die schlanke Gestalt ihres Zellkörpers und vor Allem durch die Beschaffenheit ihres Kernes unterscheiden. Bei den Stäbchenzellen ist ja der Kern schon durch seine periphere Lage vor den anderen in der Retina vorkommenden Zellkernen ausgezeichnet, weiter auch durch seine bläschenförmige Gestalt und die Vertheilung des Chromatins, das in zahlreichen Körnern in ihm verstreut liegt; eben so verhält sich das Chromatin in den runden Kernen der distalen Zellen. Außerdem aber finden sich schlankere Kerne in der Retina, die sich meist gleichmäßig dunkel färben, also wohl mit Chromatin vollgestopft sind: so treffe ich es bei größeren *Pecten*-Arten, *P. jacobaeus*, *maximus*, *opercularis*, und bei *Spondylus*. Diese gehören zu den erwähnten Zellen dritter Art, und zeigen deutlich deren Verbreitung an: sie liegen zwischen den inneren Enden der Stäbchenzellen, an der proximalen Grenze der distalen Zellschicht, und endlich in wechselnder Menge zwischen den Zellen dieser Schicht (Figg. 21, 24, 27, 28 *zwk*).

Die Lage dieser Kerne zwischen den Stäbchenzellen wechselt bei den einzelnen Arten: bei *P. jacobaeus* und *maximus* liegen sie in einiger Entfernung von der Siebmembran, die sich am Übergang der Stäbchenzellen in die Stäbchen ausspannt, bei *Spondylus* rücken sie schon ziemlich nahe an diese Membran heran, bei *P. opercularis* und den kleinen Arten liegen sie dicht an der Membran. Die Vertheilung über die Fläche der Retina ist keine gleichmäßige: in den seitlichen Theilen liegen sie so dicht, dass fast zwischen je zwei Stäbchenzellen ein solcher Kern zu liegen kommt; in der Mitte dagegen finden wir sie nur spärlich (Figg. 14, 16, 28). In der distalen Zellenlage kommen sie in jeder Höhe zwischen den Zellen vor, oft ganz bis an die äußere Fläche der Zellenlage heran (Figg. 24, 29). Auch in den peripheren Theilen der Retina, den sog. Randwülsten, finden wir solche Kerne.

Der Zellkörper, der zu dem Kern gehört, ist dünn, fadenförmig, und schiebt sich zwischen die umgebenden Zellen ein, so dass er nicht immer leicht zu verfolgen ist; nur um den Kern herum erscheint er angeschwollen, als heller Hof. Diese Zellen müssen, der leichteren Bezeichnung wegen, einen Namen bekommen; ich will sie Zwischenzellen nennen, ganz unverfänglich, um nichts über ihre Bedeutung von vorn herein auszusagen. In der Mitte der Retina verläuft ihr schlanker Zelleib in gleicher Richtung wie die Grenzen der Stäbchenzellen und entgeht daher leicht der Beobachtung; in den seitlichen Theilen dagegen bildet er mit der Richtung jener Zellen

einen beträchtlichen Winkel und wird dadurch leichter kenntlich (Figg. 27, 28). Auch der Kern liegt hier oft mit seiner Längsachse nicht den Stäbchenzellen parallel, sondern biegt um wie der Zellkörper. Die fadenförmigen Zellkörper konvergiren nach außen zu gegen die distale Zellschicht und haben etwa die Richtung wie die Achsen der nächsten distalen Zellen; sie dringen zwischen diese Zellen ein und gehen über in die Fasern des distalen Nerven, die wir früher von außen her an die gleichen Stellen verfolgen konnten.

Bei den Zwischenzellen, deren Kerne sich zwischen die distalen Zellen einschieben, ist zuweilen die Verbindung mit der Nervenfaser sehr deutlich (Fig. 29). Besonders oft aber kann man an den zellarmen Retinae von *P. tigrinus* und *aratus* die Fasern des distalen Nerven deutlich zu den Zwischenzellen verfolgen (Figg. 15, 20, 21). Weiter verweise ich auf Fig. 30.

Nun muss ich gestehen, dass die Zellen gar nicht das Aussehen haben, wie man es in der Regel bei nervösen Zellen findet, vor Allem nicht den großen Kern solcher Zellen. Es wäre mir viel einleuchtender gewesen, hätte ich eine Verbindung des distalen Nerven mit den distalen Zellen herausbekommen können. Aber meine Präparate lassen keine andere Deutung zu: die Fasern des distalen Augennerven stammen von Zellen, deren Kerne theils zwischen den distalen Zellen, theils zwischen den Stäbchenzellen verstreut liegen und die ich als Zwischenzellen bezeichne.

Und wie ist der weitere Verlauf dieser Zwischenzellen nach innen? Den Weg weisen uns hier die Zellen, die ihren Kern dicht an der Siebmembran haben. Bei den Zellen von *P. jacobaeus* und *maximus* kann man häufig den Zelleib vom Kerne aus bis an die Siebmembran heran verfolgen, zwischen den inneren Enden der Stäbchenzellen (Fig. 28). An der Membran verbreitert er sich etwas, so dass er die ganze Breite des Zwischenraumes einnimmt; das ist das Ende der Zwischenzellen. Es erscheint mir sehr möglich, dass die Siebmembran ein Produkt dieser Zellen ist; ob die Masse, die den Raum zwischen den Stäbchen erfüllt, auch von ihnen stammt oder von den Stäbchenzellen, kann ich in keiner Weise beurtheilen. Innerhalb des verbreiterten Endes der Zelle sehe ich sehr oft eine Faser verlaufen in der Richtung des Zellkörpers bis an die Siebmembran heran (Figg. 30, 32). Hier hört das auf, was ich mit Sicherheit ermitteln konnte. Dass jene Faser durch die Siebmembran hindurchtritt und in der Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen weiter verläuft, scheint mir sehr wahrscheinlich. An Präparaten, wo sich

diese Zwischensubstanz von der Siebmembran abgehoben hat, sehe ich nicht selten noch eine dünne Verbindung mit der Membran bzw. der Zwischenzelle, so bei *P. pusio* (Fig. 27). An einem anderen Präparat, das mit Toluidinblau nach vorhergegangener Durchtränkung mit molybdänsaurem Ammon gefärbt war, wollte mir es scheinen, als ob ein länglicher dunkel gefärbter Strich, der im proximalen Theile der Zwischenmasse zwischen den Stäbchen mit großer Regelmäßigkeit auftritt, nach außen in eine feine Fibrille sich fortsetzt, die in das Ende der Zwischenzelle eintritt, oder anders gesagt, dass eine feine Nervenfibrille von der Zelle in die Zwischenmasse einträte, dort proximal verlief und mit einer Anschwellung endigte (Fig. 32); meine Bilder sind aber nicht derart, dass ich dies verbürgen könnte. Jedenfalls fasse ich die Zwischenzellen als Sinneszellen auf, und zwar als Zellen des optischen Sinnes; sie würden vielleicht eine andere Seite dieses Sinnes vertreten, wie das ja auch bei Stäbchen und Zapfen der Wirbelthierretina der Fall ist. — Von den Zellen, deren Kerne noch weiter von der inneren Grenze der Retina abliegen, ist wohl anzunehmen, dass ihr Zellkörper in gleicher Weise bis an die Siebmembran herantritt; wenigstens konnte ich von hier aus zuweilen solche fadenförmige Zellkörper bis an die innere Fläche der distalen Zelllage verfolgen, ohne einen Kern in ihnen zu sehen (Fig. 30 b); der lag wohl zwischen den distalen Zellen.

Somit komme ich zu einem Ergebnis, das zwar an sich einleuchtend ist, dem aber genügend überzeugende Beweise nicht durchweg zur Seite stehen: dass auch die Fasern des distalen Nerven von Sinneszellen der Retina stammen, deren reizaufnehmende Enden zwischen den Stäbchen liegen. Ganglienzellen kann ich in den Zwischenzellen jedenfalls nicht sehen. Vor Allem muss ich gegen die bisherigen Darstellungen seit PATTEN Folgendes betonen: eine Zwischenzelle gehört nicht nothwendig zu je einer Stäbchenzelle; denn in der Mitte der Retina sind sie so spärlich, dass je auf vier oder fünf Stäbchenzellen eine derselben kommt, und in den Seitentheilen liegen ihre langgestreckten Kerne oft quer über eine oder mehrere Stäbchenzellen herüber, womit es sich nicht verträgt, dass der Zellkörper der Zwischenzelle sich diesen anschmiegen soll. Auch die inneren Enden der Zwischenzellen konnte ich bei *P. jacobaeus* und *maximus* oft deutlich verfolgen und sah sie dann stets zwischen zwei Stäbchenzellen liegen und genau bis an die Siebmembran gehen.

Die schlanken, dunkeln Kerne, wie sie den Zwischenzellen eigen sind, überwiegen in der Retina die Zahl der Stäbchenzellen nicht

wenig; es würde sich damit gut vereinigen, dass der distale Nerv nicht unbedeutend dicker ist als der proximale — weil ihm eben von den Zwischenzellen zahlreichere Nervenfasern zukommen als diesem von den Stäbchenzellen; ich habe durch Messung bei *P. jacobaeus* festgestellt, dass die Durchmesser der auf dem Durchschnitt nahezu kreisrunden Nerven sich etwa verhalten wie 9 : 7, ihre Querschnitte also wie 8 : 5; im gleichen Verhältnis wie der Inhalt der Querschnitte würden wohl die Zahlen der in den Nerven verlaufenden Fasern stehen. Es ist bei alledem möglich, dass nicht alle Kerne von dem beschriebenen Aussehen zu Zwischenzellen gehören; einzelne, die ich dicht hinter der distalen Zellenlage, mit ihrer Längserstreckung in querer Richtung (senkrecht zur Medianebene) fand, gehören wahrscheinlich zu Zellen anderer Art; vielleicht gilt das Gleiche von solchen Kernen, die in den Seitenwülsten liegen. Doch darüber vermag ich nichts zu entscheiden. GOLGI'sche Silberimprägnierung und Methylenblaufärbung nach EHRLICH sind mir fehlgeschlagen. Wem sie glücken, der wird die endgültige Lösung geben können.

HENSEN (14) hat die Zellkörper der Zwischenzellen zuerst beschrieben und abgebildet als Fäden, welche von der ersten Zellschicht nach abwärts theils in die Seitenwülste, theils an die breiten Enden der Zellen der zweiten Schicht (Stäbchenzellen) verlaufen und vermuthet, dass »auch sie, vereint mit den Fäden der zweiten Zellschicht, in die Stäbchen gehen«. Er sucht diese Einrichtung im Sinne der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Theorie des Farbensehens zu deuten. Die Kerne der Zwischenzellen hielt er noch für Kerne der Stäbchenzellen. PATTEN (30), der letztere Annahme als irrthümlich nachwies, sieht in den fadenförmigen Zellkörpern der Zwischenzellen Ausläufer der äußeren Ganglienzellen, die nach der inneren Seite der Retina gegen die Stäbchen hin verlaufen; die Kerne der Zwischenzellen gehören nach PATTEN zu »inneren Ganglienzellen«, deren Ausläufer die Retinophoren (Stäbchenzellen) dicht umspinnen und sich bis auf die inneren Enden der Stäbchen erstrecken, während ein distaler Ausläufer die Verbindung mit dem distalen Nerven herstellt. Dazu kommen noch andere nervöse Elemente, die nicht aus den Ganglienzellen der Retina hervorgehen. All das vereinigt sich zu einem die Stäbchen umspinnenden Nervenetz, zu dem auch die im Inneren des Stäbchens verlaufende Faser durch Ästchen in Beziehung tritt. RAWITZ (31) nimmt wie PATTEN zweierlei Ganglienzellen an; das Nervengewimmel um die Stäbchen vermag er nicht zu sehen. Auch bei SCHREINER (34) begegnen wir den PATTEN'schen Ganglienzellen wieder. — Die Endigung des distalen Sehnerven in Ganglienzellen, die ihrerseits zu den mit eigener Nervenverbindung ausgestatteten Stäbchenzellen durch umspinnende Fasern in Beziehung treten, ist jedenfalls von vorn herein etwas ganz Ungewöhnliches. Die Verhältnisse der Wirbelthierretina können nicht zum Vergleich herangezogen werden; denn hier stehen ja die Sehzellen nicht selbständig mit dem Centralorgan in Verbindung, wie bei *Pecten*, sondern erst durch Vermittelung der eingeschobenen Ganglienzellen, die ein intraretinales Sehganglion bilden.

Vielleicht nicht ohne Bedeutung für die Auffassung der Zwischenzellen dürften die Augen von *Cardium edule* sein. PATTEN (30) bildet an ihnen sowohl »Retinophoren« wie »Ganglienzellen« ab, und bezeichnet die letzteren als homolog mit den inneren Ganglienzellen von *Pecten*; nach meiner Bezeichnung hätten wir also hier Stäbchenzellen und Zwischenzellen. In Fig. 112 bei PATTEN ist von den Kernen der »Ganglienzellen« ausgehend ein Faden gezeichnet, der zwischen den stäbchenartigen Enden der Retinophoren eben so weit wie diese verläuft, ohne an sie heranzutreten; das würde ganz zu meiner Auffassung der Zwischenzellen bei *Pecten* stimmen. Da jedoch PATTEN'S Angaben nicht immer zuverlässig sind, um so weniger als hier Text und Abbildung in einem gewissen Gegensatz stehen, so kann ich Mangels eigener Erfahrungen hierauf keine Schlüsse bauen.

Nach innen liegt der Retina bei *P. jacobaeus* und *maximus* unter den Stäbchen eine dünne Membran aus homogener Substanz auf, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarzblau färbt und besonders an Schnitten senkrecht zur Sehachse auffällt, aber auch an Median-schnitten deutlich ist. Ich nenne sie »Deckmembran« (Fig. 29 *dm*). Das was PATTEN als »vitreous network« bezeichnet, würde der Lage nach dieser Membran gleichzusetzen sein; seine Beschreibung von großen Löchern, in welche die Enden der Stäbchen passen, stimmt jedoch nicht zu dem was ich sehe, eben so wenig wie seine Zeichnung. Auf Median- wie auf Querschnitten erscheint mir die Membran völlig zusammenhängend, ohne Durchbrechungen.

Die Randzone der Retina, welche innen nicht mit Stäbchen besetzt ist, hat HENSEN als Retinawülste bezeichnet, weil an seinen Präparaten diese Theile wulstförmig vorsprangen und damit die stäbchentragende Fläche in eine schüsselförmige Vertiefung mit einspringenden Rändern verwandelten. Diese Vorwölbung der Randzone (Fig. 15) halte ich für eine Schrumpfungerscheinung, da ich sie an den Augen der gleichen Species bald traf, bald nicht; bei den sorgfältig konservirten Augen von *P. jacobaeus* begegnete ich ihnen nie. Die Randzone enthält, wie PATTEN zuerst genauer angiebt, sehr zahlreiche Fasern, die etwa parallel mit den inneren Enden der Stäbchenzellen verlaufen, und die peripheren Enden derselben kreuzen (Fig. 29). Zwischen den Fasern liegen Kerne, die denjenigen der Zwischenzellen sehr ähnlich sind; aber sie erreichen bei Weitem nicht die Zahl der Fasern; es ist mir daher fraglich, ob sie zu diesen gehören, oder ob sich nicht Zwischenzellen bis hierher erstrecken. — Die inneren Enden der Fasern durchbohren eine Membran, die eine Fortsetzung der Siebmembran der Retina darstellt, und reichen ein wenig über dieselbe hinaus bis zu einer zweiten Membran, die in der Verlängerung der Deckmembran der Stäbchen

liegt. Jede Faser scheint an ihrem Ende mit einer kleinen Anschwellung an die Deckmembran anzusetzen. Die äußeren Enden der Fasern scheinen an den peripheren Theilen des Septums zu endigen; ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass sie sich mit einer Nervenfasern des distalen Nerven verbinden — das müsste einen Nervenzug geben, der sich nicht leicht der Beobachtung entziehen könnte. Die Fasern dienen wohl als Stütze für die Randzone.

Innen von der Retina finde ich in den meisten Präparaten einen klaffenden Spalt, der aber offenbar nur auf Schrumpfung des innen vom Auge gelegenen Bindegewebes des Stieles zurückzuführen ist. Das Tapetum und die Pigmentschicht sind dabei häufig jenseits des Spaltes gelegen, nicht selten sind sie getrennt, so dass das Tapetum ganz oder theilweise der Retina anliegt, die Pigmentschicht dem Bindegewebe; zuweilen finde ich schließlich beide der Retina anliegend, und der Spalt liegt zwischen Pigmentschicht und Bindegewebe. Daraus geht hervor, dass im lebenden Auge Tapetum und Pigmentepithel der Retina eng anliegen, wie es PATTEN auch darstellt und ich in meinem Schema Fig. 14 gezeichnet habe, und dass jener Spalt ein Kunstprodukt ist.

Bei allen *Pecten*-Arten, die ich untersuchte, und bei *Spondylus* finde ich in der Mitte des Tapetums an dessen proximaler Seite einen einzigen großen Kern. Er ist auf Medianschnitten bei *Pecten* ganz flach gedrückt (Figg. 15 u. 32 *tak*), bei *Spondylus* mehr oval (Fig. 16 *tak*), und erscheint von der Fläche gesehen vollkommen rund (Fig. 33), so dass er also die Gestalt einer flacheren oder gewölbteren Linse besitzt. Stets enthält er ein großes, dunkel gefärbtes Kernkörperchen und daneben noch kleine chromatische Körnchen in größerer Zahl. In seiner Umgebung färbt sich die Substanz des Tapetums ein wenig blau; es scheint also hier ein Rest unveränderten oder doch weniger veränderten Protoplasmas übrig zu sein, das sich von dem geschichtet aussehenden, ungefärbten Rest des Tapetums deutlich abhebt. Ich habe diesen einen Kern, niemals mehrere, an allen lückenlosen Serien im Tapetum stets an der gleichen Stelle gefunden, bei kleineren Arten natürlich leichter als bei größeren. Auch an den noch sehr kleinen Augen junger, etwa 1 mm im Durchmesser haltender *Pecten* konnte ich ihn schon nachweisen, hier von einer größeren Menge unveränderten Plasmas umgeben. Das Tapetum ist demnach als eine einzige große napfförmige Zelle zu deuten, in deren Boden der Kern liegt und deren konkave Seite zu einer das Licht reflektirenden Substanz umgewandelt ist.

HENSEN glaubte am Tapetum eine Zusammensetzung aus kleinen polyedrischen Zellen zu bemerken, konnte aber auf eine nähere Untersuchung nicht eingehen. Nach PATTEN besteht das fertige Tapetum (er nennt es *Argentea*) aus zwei Lagen, einer äußeren, mehr differenzirten, und einer inneren, weniger differenzirten; die äußere enthält nie Kerne, in der inneren Lage findet man gelegentlich einen oder zwei Kerne. Die Angabe von der Duplicität des Tapetum beruht wohl darauf, dass dieses sich nicht selten an Schnitten spaltet. Auch die Bemerkung über die Kerne hat ihren thatsächlichen Hintergrund: die »innere Lage« enthält einen Kern, aber nur einen und stets. Entwicklungsgeschichtlich sollen beide Lagen mehrzellig sein, und so zeichnet PATTEN in seiner Fig. 10 ein fast fertiges Auge von *P. pusio*, wo in jeder der beiden Lagen mehrere Kerne zu finden sind, deren übrigens keiner central liegt. Zuletzt sollen es zwei Zellen sein, aus denen die beiden Tapetumlagen sich entwickeln; doch dem widerspricht die dauernde Einzelligkeit des Tapetums, die ich schon in recht frühen Stadien nachweisen konnte. — RAWITZ (31) trifft »zuweilen, aber außerordentlich selten . . . hier und da einen Zellkern« im Tapetum. — SCHREINER (34) lässt es unentschieden, ob im Tapetum Zellbestandtheile zu finden sind.

Die Pigmenthaut, die den Augenhintergrund bildet, besteht aus völlig mit Pigment gefüllten Zellen, die mehr oder weniger deutlich epithelial in einer Lage angeordnet sind. Mit PATTEN, BÜTSCHLI und RAWITZ kann ich darin übereinstimmen, dass sie außen unter Verlust ihres Pigments direkt in die Retina übergeht. Das Pigment ist meist wenig dunkel, von rother oder bräunlicher Farbe; die weit herunterreichende Pigmentirung im Epithel des Stieles hilft dann die Blendung vervollkommen. Bei *P. tigrinus* (Fig. 15) aber, wo das Pigment im Augenhintergrunde tief dunkelbraun ist, reicht die Pigmentirung des Epithels im Augenstiel nur bis dahin, wo die Pigmenthaut beginnt.

BÜTSCHLI (5) hat die Vermuthung ausgesprochen, das Auge von *Pecten* sei auf eine von der Epidermis her eingestülpte Epithelblase zurückzuführen, deren äußere Wand lichtempfindlich geworden sei, indess die innere sich zum Pigmentepithel umgebildet habe. Die morphologische Grundlage für diese Ableitung bot ihm der ununterbrochene Zusammenhang des Pigmentepithels mit der Retina. Auch die neuen Momente im Bau des *Pecten*-Auges, die diese Untersuchung aufgedeckt hat, geben keine Veranlassung, von BÜTSCHLI's einleuchtender Herleitung abzugehen; ja im Gegentheil: die eine große Tapetumzelle im Inneren der Blase lässt sich leichter erklären, etwa durch Einwanderung einer Zelle, als eine Lage epithelial angeordneter Zellen, aus denen bisher das Tapetum hervorgegangen gedacht wurde.

2. Die Augen der Heteropoden.

Geschichtliches: Die erste genauere Beschreibung des Heteropoden-Auges giebt KROHN (23); es lagen ihm *Pterotrachea* und *Carinaria* vor. Er schildert die Gestalt des Auges, die Linse und den Glaskörper und erwähnt die seltsamen Pigmentlücken in der »Chorioidea«; er giebt an, dass »der Sehnerv an der kielartig verschmälerten Basis des Auges eine leistenförmige Anschwellung bilde«; später (23) fügt er hinzu, dass aus letzterer Fasern entspringen, die sich im Bereiche der hintersten Abtheilung des Auges verbreiten und bis an die Pigmentlücken zu reichen scheinen; dieser »äußeren Retinaschicht« entspricht eine innere, welche »aus dicht neben einander stehenden und aufrecht gegen den Glaskörper gestellten« Fasern besteht, »wie im Auge von *Aleiopa*« — von dem feineren Bau der Retina hat er nichts erkannt. — LEYDIG (27) macht dann die Angabe, dass bei *Carinaria* »die Chorioidea aus den schönsten polygonalen Zellen besteht«, in denen da, wo KROHN die Pigmentlücken gesehen hat, jede Spur von Pigment fehlt. — HUXLEY (17) beschreibt nur die äußere Form des Auges von *Firoloides*; die Cornea, welche nach hinten in die »Sclerotica« übergehen soll, ist von der Linse nur durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennt, so dass man kaum von einer vorderen Augenkammer reden kann. An den Augapfel setzen eine Anzahl unregelmäßiger Muskeln an, die ihn in seiner Lage erhalten und bewegen.

Ausführlicher werden die Augen von LEUCKART (26) und GEGENBAUR (8) behandelt. LEUCKART schildert die Verschiedenheiten der äußeren Form des Auges bei *Atlanta*, *Firola* (= *Pterotrachea*), *Firoloides* und *Carinaria*, und bespricht den Muskelapparat des *Firola*-Auges genauer. Was er über den feineren Bau angiebt, stimmt in vielen Punkten nicht mit dem überein, was sich bei Untersuchung von Schnittpreparaten nach den jetzigen Methoden mit Leichtigkeit ermitteln lässt: Zwischen Linse und Cornea findet er einen zelligen konvexkonkaven Sammelkörper, den ich mit dem epithelialen Antheil der Cornea gleichstellen möchte, wenn mich nicht die Angabe bedenklich machte, dass die Zellen statt der Kerne einen stabförmigen soliden Körper von beträchtlicher Resistenz gegen concentrirte Kalilauge enthalten sollen. Begreift LEUCKART unter Cornea wirklich nur den bindegewebigen Theil der vor der Linse gelegenen Augenwand, so stimmt seine Angabe, dass dieselbe in die Sclerotica übergehe. Die Annahme eines zelligen Baues der Sclerotica in ihrem vorderen Theile ist wohl auf die dort eingelagerten zahlreichen Ganglienzellen zu beziehen. Von der aus polygonalen Zellen bestehenden Pigmenthaut vermuthet er, dass die Pigmentzellen in ihr eine doppelte Lage bilden. Er erkennt richtig, dass die Retina auf den Augengrund beschränkt ist: die Fasern der Sehnerven gehen dort in eine äußere Retinaschicht mit senkrecht stehenden Elementen über, welcher eine innere Schicht von schärfer kontourirten, faserartigen Bildungen aufsitzt, die den Stäbchen der höheren Thiere vergleichbar sind. — GEGENBAUR (8) bespricht die Augen von *Atlanta*, *Carinaria* und *Pterotrachea*. Als Theile der Augen findet er überall eine dünne, leicht gefaserte, membranartige Sclerotica, die sich am vorderen Abschnitt zur Cornea umbildet; bei einigen Formen ist diese oberflächlich von einem Pflasterepithel überkleidet, lässt aber im Übrigen keinen zelligen Bau erkennen; bei *Pterotrachea* liegt hinter ihr, die vordere Linsenfläche überziehend, ein Epithel, das GEGENBAUR der Linse zurechnet: es ist offenbar das vordere Epithel der Augenblase, der epitheliale Theil der Cornea.

Bei *Firoloides* und *Pterotrachea* liegt eine vordere, mit glasheller Substanz gefüllte Augenkammer zwischen Cornea und Linse. Der percipirende Theil des Auges macht dem Forscher Schwierigkeiten: am hinteren Rande des Augapfels breitet sich auf einer bedeutenden ganglionären Anschwellung von kahnförmiger Gestalt der Sehnerv aus; darauf folgt ein Körnerstratum und dann eine Lage mannigfach ramificirter Zellen; dieser den hinteren Augenrand leistenartig umfassende Schichtenkomplex ist das einzige mit einer Netzhaut vergleichbare Gewebe bei *Carinaria* und *Atlanta*, er liegt aber hinter und außerhalb der schwarzen Pigmentschicht, und durch diese Lage wird scheinbar das wieder aufgehoben, was durch den Bau dieser Ansicht zu Gute kommt«. Bei *Pterotrachea* glückte es ihm besser, eine innerhalb des Pigmentmantels am hinteren Augenrande gelegene »Stäbchenschicht« nachzuweisen; es sind wohl die auch von LEUCKART als stäbchenartige Bildungen bezeichneten Elemente, die GRENACHER später als Stäbchensockel bezeichnete; ihre Beziehungen zu den darunter liegenden Gewebstheilen erkannte er nicht. — Die Untersuchungen zweier so bedeutender Forscher haben uns zwar über die äußere Beschaffenheit der Augen genügend unterrichtet; über ihre Stellung vom vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte und vor Allem über den Bau des lichtempfindenden Apparates konnten sie keine Klarheit schaffen. Auch KEFERSTEIN (20), der eine sehr klare zusammenfassende Schilderung des Heteropoden-Auges und eine Originalabbildung des Auges von *Firoloides* giebt, ist darüber im Unklaren geblieben.

Einen großen Fortschritt bedeuten, wie für die Augen der übrigen Mollusken, so auch hier die grundlegenden Untersuchungen HENSEN's (14). Auf seine umfangreichen vergleichenden Studien gestützt, erkannte er, dass auch das Heteropoden-Auge im Grunde eine Epithelblase ist, dass seine »typischen Elemente« Epithelien sind; damit machte er sich frei von der Vorstellung einer Analogie mit dem Wirbelthierauge, welche die früheren Forscher mindestens in den Deutungen ihrer Befunde so oft irre geleitet hatte. Von den Epithelien in den verschiedenen Theilen der Augenwand giebt er eine genaue Beschreibung. Zwischen Glaskörper und Stäbchen findet er die Deckmembran eingeschaltet; um die Linse sieht er eine zarte körnige Haut, vielleicht ein Linsenepithel, sich ausbreiten. Seiner ganzen Beschreibung verleiht er durch eine sehr geschickte Benennung der einzelnen Theile eine vorzügliche Durchsichtigkeit. In der Retina im Augengrunde unterscheidet er, abgesehen von der Nerven-, ausbreitung im Kiel, fünf Schichten: das von ihm selbst erkannte Princip vom epithelialen Bau der Augenwandung bei den Mollusken vermag er hier noch nicht anzuwenden.

Es blieb den ausgezeichneten Forschungen GRENACHER's (11) vorbehalten, diesen Schlussstein dem von HENSEN begründeten Bau zuzufügen, indem er auch für die Retina den Aufbau aus einer einzigen Zellenlage nachwies und sie als modificirtes einschichtiges Epithel erkannte. Die einzelnen Zellen dieses Epithels sind danach in kernfüllende Abschnitte, Stäbchensockel und Stäbchen gegliedert, wobei zwischen die ersteren und zweiten sich eine Grenzmembran einschleibt. Die Retinazelle geht an ihrer Basis direkt in eine Nervenfasern über; neben dieser entspringen am basalen Theil wurzelartige Ausläufer, zwischen denen die Nervenfasern zum Kiel hin laufen. Die Stäbchensockel setzen sich an die senkrecht zur Grenzmembran stehenden Stäbchen an und sind um so länger, je weiter die zugehörige Retinazelle von der Basis des Stäbchens entfernt ist. Die Stäbchen bestehen aus so vielen Einzeltheilen, als sich Sockel mit ihnen verbinden; sie sind zusammengesetzte Bildungen, wie die Rhabdome

des Arthropoden-Auges; nur sind die Komponenten über, und nicht, wie bei diesem, neben einander gelagert; die Querstreifung der Stäbchen ist auf eine blättrige Textur zurückzuführen. Die Stäbchen stehen in Längsreihen (bei *Pterotrachea* 6), die sich, unter einander parallel, über die ganze Retina erstrecken. Längs durch die Retina verläuft eine Spalte derart, dass bei *Pterotrachea* dorsal von ihr zwei, ventral vier Reihen von Stäbchen stehen, die alle ihren freien, d. i. nicht mit den Sockeln verbundenen Rand gegen die Spalte wenden. Die Membrana limitans wird sehr wahrscheinlich gebildet durch die absondernde Thätigkeit zelliger Elemente (Limitanzellen), die zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen liegen. Die Nervenlage der Retina zieht noch über diese hinaus in das benachbarte Pigmentepithel, und dort lassen sich, wenigstens auf der Ventralseite, große Zellen nachweisen, in welche die Nervenfasern übergehen. — Das sind in kurzen Zügen GRENACHER's Ergebnisse.

Den hervorragenden Untersuchungen der beiden letztgenannten Forscher ist es zu danken, wenn unsere Kenntnis des Heteropoden-Auges zu einem befriedigenden Abschluss gekommen ist. Es wurden daher auch in den 15 Jahren, die seit dem Erscheinen von GRENACHER's Arbeit verflossen sind, keine weiteren Beiträge zur Erforschung dieser Organe geliefert mit einziger Ausnahme einer kurzen Notiz von KALIDE (19); dieser bestätigt GRENACHER's Befunde und geht über dieselben nur hinaus in der Annahme eines »bindegewebigen Gerüsts« der Retina, dem die wurzelartigen Ausläufer der Retinazellen zugehören sollen, von dem das streifige Aussehen dieser Zellen und der Sockel sowie die Plättchenstruktur der Stäbchen bedingt sei, zu dem schließlich die Limitanzellen und zahlreiche sternförmige Zellen in verschiedenen Theilen der Retina zu rechnen seien. Von allen diesen Entdeckungen KALIDE's vermag ich nur sehr Weniges zu bestätigen.

Meine eigenen Untersuchungen schließen sich völlig an diejenigen GRENACHER's an. Es ist nicht viel mehr als eine Nachlese, die ich halten konnte. Dass diese möglich war, verdanke ich zunächst der Gelegenheit, frisches Material von verschiedenen Arten untersuchen zu können, dann aber den Fortschritten, welche unsere histologische Technik in Bezug auf Konservirung, Anfertigung von Schnittserien und vor Allem in Bezug auf Färbung derselben, in dem Zeitraum seit dem Erscheinen jener Forschungen gemacht hat.

Von vorn herein erschien es nothwendig die Untersuchung auf eine breite Basis zu stellen durch Herbeiziehung möglichst vieler Formen. Denn schon die äußere Gestalt des Auges wechselt nicht nur von Gattung zu Gattung, sondern selbst bei den einzelnen Arten derselben Gattung nicht unbeträchtlich, und dass das Verhalten des feineren Baues der Retina nicht minder wechselnd sei, hat schon GRENACHER einleitend bemerkt, wenn er sich auch schließlich auf eine einzige Art (*Pterotrachea coronata*) beschränken mußte. So konnte ich denn meine Untersuchungen auf drei Gattungen mit vier Arten ausdehnen: *Oxygyrus keraudreini* Lsr., *Carinaria mediterranea* Pér. Lsr., *Pterotrachea coronata* Forsk. und *Pt. mutica* Lsr.

Von allen diesen Arten konnte ich in Neapel die Augen frisch untersuchen, und ein reichliches konservirtes Material diente mir zum Studium des feineren Baues an Schnittpräparaten. Die meisten Konservierungsmittel bewirken eine beträchtliche Schrumpfung dieser Augen und damit eine Schädigung der histologischen Elemente; dies gilt besonders auch von Sublimatlösungen in den verschiedenen Modifikationen, mit und ohne Zusatz von Essigsäure oder Alkohol, eben so fand ich es bei Pikrinsäuregemischen. Schwache FLEMMING'sche Lösung bewährt sich besser, auch MÜLLER'sche Flüssigkeit. Die besten Erfolge aber erhielt ich bei Anwendung von Formol in verschiedener Konzentration, meist in Mischung mit vier Theilen Wasser: das Auge behält dann seine Gestalt fast ganz unverändert und schrumpft nur ganz wenig bei vorsichtiger Überführung zunächst in eine Mischung der betreffenden Formolverdünnung mit 30% Alkohol, dann in 30%, 50% etc. Alkohol. Auch die histologische Erhaltung war bei dieser Behandlung eine vorzügliche, und wenn für andere Objekte das Formol oft als unzutraglich geschildert wird, so kann ich nur rühmend hervorheben, dass es mir beim Auge der Heteropoden ausgezeichnete Dienste geleistet hat. — Eine andere Schwierigkeit bietet die Eigenschaft des Glaskörpers, bei Behandlung mit Wasser aufzuquellen; dadurch wird das so bequeme und praktische Strecken und Aufkleben der Präparate mit warmem Wasser fast unmöglich gemacht, denn durch die aufquellende Masse wird das ganze Präparat verschmiert. Durch Formol jedoch wird die Substanz des Glaskörpers derart verändert, dass dieses Aufquellen nicht mehr eintritt. Im Übrigen giebt gerade diese Eigenschaft ein bequemes Verfahren an die Hand, den Glaskörper aus Augen, die mit anderen Mitteln als Formol konservirt waren, zu entfernen: legt man die gehärteten Objekte ins Wasser, so wird durch das Aufquellen des Glaskörpers die dünne vordere Augenwandung gesprengt, und man kann leicht Linse und Glaskörper herausziehen, ohne dass die Retina, ihre Deckmembran und die übrige Augenwandung eine Schädigung erfahren. — Zur Färbung habe ich fast ausschließlich Hämatoxylin in verschiedenen Anwendungen benutzt, so Hämalaun nach P. MAYER, Hämatoxylin nach DELAFIELD, besonders nach Vorfärbung mit Orange G; vor Allem aber ist mir die HEIDENHAIN'sche Methode der Hämatoxylinfärbung nach vorausgegangener Behandlung der Schnitte mit Eisenalaun von großem Nutzen gewesen.

A. Das Auge von *Carinaria mediterranea*.

Die Besprechung dieses Auges stelle ich nicht etwa deshalb voran, weil es die einfachsten Verhältnisse unter den von mir untersuchten Formen aufwies; wir werden vielmehr später sehen, dass sich diese bei *Oxygyrus* finden. Aber in diesem großen Auge — bei Thieren von 15 bezw. 18 und 21 cm Länge maß die Längsachse des Auges 3,8 bezw. 4,2 und 4,9 mm, und ich bin überzeugt, dass noch größere Augen vorkommen — sind auch die histologischen Elemente größere als in den Augen der übrigen Formen, und daher kann man gerade an ihnen die besten Aufschlüsse vor Allem über den wichtigsten Punkt, die Beschaffenheit der Retina, bekommen. Außerdem ist mir dabei auch der Gesichtspunkt maßgebend, dass bei *Carinaria* die Verhältnisse der Nebenzellen, die wir später kennen lernen werden, besonders durchsichtig sind.

Die Augen liegen so im Kopfe, dass ihre Längsachsen (Sehachsen) mit der Längsachse des Körpers im Allgemeinen parallel laufen (Fig. 34): das Linsenende liegt also vorn, der Sehnerv tritt an das hintere Ende; die scharfe hintere Kante des Auges steht nahezu senkrecht zur Medianebene des Körpers, so dass die beiden breiten Flächen des Bulbus dorsal und ventral gerichtet sind. Sie sind in einer Kapsel, die nach GEGENBAUR mit der Leibeshöhle kommuniziert, gelegen und zwar derart, dass ihre Wandung überall frei ist; nur der Sehnerv und die Muskeln, die in größerer Zahl an sie ansetzen, halten sie in ihrer Lage. Damit ist natürlich eine sehr freie Beweglichkeit der Augen bedingt, und weiter beruht hierauf auch die Möglichkeit, das Auge leicht mit Hilfe zweier Präparirnadeln zu isoliren — was bei der Untersuchung sehr zu statten kommt. Die Muskeln entspringen hauptsächlich am Cornearand und an der hinteren Kante; bei der Besprechung des Auges von *Pterotrachea mutica* werde ich sie zusammen mit den Muskeln dieser Species näher behandeln, da auch die Angaben von LEUCKART, GEGENBAUR und HENSEN sich auf Arten dieser Gattung beziehen.

Das Auge zeigt beim äußeren Anblick zwei Abschnitte, einen vorderen, durchsichtigen, kugelig gewölbten, der den größten Theil der Linse in sich birgt und etwas mehr als drei Viertel einer Kugel ausmacht — die Augenwandung wird hier hergebrachter Weise als Cornea bezeichnet — und einen hinteren größtentheils pigmentirten Abschnitt. Von oben gesehen hat dieser die Gestalt eines Trapezes, bei dem die kürzere der parallelen Seiten nach vorn gekehrt ist

(Fig. 35). Wir können ihn wieder in zwei Abtheilungen scheiden: den Boden oder Grundtheil (LEUCKART) des Auges, der die unpigmentirte Hinterkante und die ihr nach vorn aufsitzende Retina umfasst, und das Mittelstück (von LEUCKART als Verbindungstheil bezeichnet). Da, wo das Mittelstück an den Corneatheil ansetzt, ist sein Querschnitt rund, wird jedoch nach hinten mehr und mehr abgeplattet (vgl. Querschnitte Fig. 37 und 38); der Boden hat hinten eine abgerundete schmale Kante, an die der Sehnerv ansetzt. Die ventrale Seite des Auges ist konvex gewölbt (KROHN, LEUCKART), die dorsale ausgehöhlt, ihre seitlichen Ränder von der Mitte an nach hinten dorsalwärts eingeschlagen, wie es die Dorsalansicht Fig. 36 und der Querschnitt Fig. 38 zeigen.

Auf der dorsalen Fläche ist in der pigmentirten Augenwandung ein größerer Bezirk, in dem das Pigment fehlt; wir wollen ihn mit HENSEN Fenster nennen. Schon KROHN kannte diese »Pigmentlücke« bei *Carinaria*; dreieckig aber, wie er angiebt, ist sie nicht; vielmehr ist ihr vorderer Rand der vorderen Pigmentgrenze, der hintere dem Hinterrand parallel, an den Seitenrändern springt die pigmentirte Fläche gegen die Mitte vor, wie Fig. 35 zeigt. Dies Fenster tritt bei allen Individuen und stets in gleicher Form auf.

Wenn LEUCKART schreibt: »ich habe solche pigmentlose Stellen bei allen untersuchten Arten beobachtet, indessen auch zugleich die Überzeugung gewonnen, dass sie in Form und Ausdehnung die größten Verschiedenheiten zeigen und einzelnen Individuen selbst vollständig abgehen«, so lässt sich das nur auf individuelle Schwankungen deuten. Wenn jedoch solche wirklich vorkommen, so können sie nur ganz unbedeutend sein; ich habe zahlreiche Augen von *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* gerade in Bezug auf das Verhalten der Fenster untersucht, und nie ist mir eine Abweichung in der Form des Fensters aufgefallen, geschweige denn ein völliges Fehlen desselben begegnet.

Bei Betrachtung von der ventralen Fläche sieht man in der pigmentirten Augenwandung eine große Anzahl kleiner pigmentfreier Punkte auf einer länglichen Zone, die quer über den pigmentirten Abschnitt etwas vor dessen Mitte sich hinstreckt; die Pigmentwandung sieht hier geradezu siebartig durchbrochen aus (Fig. 36): es schieben sich zwischen die pigmentirten Zellen der epithelialen Augenwand andere, pigmentlose Zellen von besonderer Bedeutung ein, von denen wir unten noch zu reden haben. Auch diese durchbrochene Zone ist in ihrem Auftreten und in ihrer Lage vollkommen konstant.

An der hinteren Kante des Auges setzt sich nur dort, wo der Sehnerv seinen Ursprung nimmt, ein eigentlicher, aus Nervenmasse

bestehender Kiel ab, wie ihn die anderen Formen zeigen (vgl. Fig. 39 mit Fig. 68).

Die gesammte Augenwandung setzt sich aus zwei Schichten zusammen, einer äußeren, bindegewebigen und einer inneren epithelialen. Die bindegewebige Lage überzieht das ganze Auge von außen; sie wurde von früheren Autoren bis auf HENSEN vorn als Cornea, im hinteren Augenabschnitt als Sclerotica bezeichnet; wir wollen sie mit HENSEN Augenhülle nennen. Sie hat an den verschiedenen Theilen des Auges eine wechselnde Dicke. So weit sie den durchsichtigen Theil der Augenwand, die Cornea, bilden hilft, ist sie sehr dünn; sie enthält hier nur spärliche Kerne, und zwar hauptsächlich in den Theilen, die an das Mittelstück grenzen, im distalen Theile der Cornea konnte ich keine finden. Am Mittelstück setzt sich jene dünne Haut, die wir an der Cornea treffen, weiter fort, wird aber hier noch verstärkt durch lockere faserige Schichten von verschiedener Dicke (vgl. Fig. 41 mit Fig. 56), die sich zwischen jene und das Epithel einschieben; in ihnen finde ich längliche Kerne verstreut, die wohl zu den Bindegewebsfasern gehören. Ob auch Muskelfasern in der Augenhülle liegen, wie ich sie bei *Pterotrachea coronata* durch Methylenblaufärbung des überlebenden Auges darstellen konnte, weiß ich nicht. An der hinteren Kante wird die Hülle besonders dick (Fig. 39 und 43); hier verlaufen in der bindegewebigen Grundlage die von der Retina und den Augenwandungen kommenden Nervenfasern zu der Abgangsstelle des Sehnerven und finden sich Anhäufungen von nervösen Zellen.

Die innere Schicht der Augenwandung wird durch ein zusammenhängendes, einschichtiges Epithel gebildet, das in den einzelnen Abschnitten des Auges in verschiedener Weise modificirt ist. Am Vorderende, wo in der Augenwand kein Pigment vorhanden ist, kann man es als Corneaepithel bezeichnen; auf einem langen schmalen Streifen, der den Hintergrund des Auges einnimmt, haben die Zellen besondere Fortsätze, die in das Augeninnere hineinragen und die Endorgane für die Reizaufnahme tragen: diesen Abschnitt bezeichnet man als Retina. Die zwischen Cornea und Retina sich ausdehnende Epithelauskleidung nennen frühere Autoren Pigmenthaut; wenn sich dieser Name auch durch seine Kürze empfiehlt, so ist es doch vielleicht besser, sie »präretinale Zone« zu benennen, mit Rücksicht darauf, dass sie in einem weiten Bezirk (dem Fenster) der Pigmentirung ganz entbehrt.

HENSEN hat bei *Pterotrachea* die »Pigmenthaut« wiederum in

einzelne Abtheilungen gesondert, welche durch die pigmentlosen Fenster getrennt werden: der Cornea benachbart die Pigmenthaut im engeren Sinne, neben der Retina die Costae und so fort; diese Benennungen lassen sich bei *Carinaria* höchstens für die dorsale Seite anwenden; auf der ventralen Seite ist ja das trennende Fenster gar nicht vorhanden. Jedenfalls ist die präretinale Zone nicht überall gleich gebaut: die verschiedene Dicke des Epithels sowie das Vorhandensein oder Fehlen intraepithelialer und epithelialer Nervenzellen bewirkt mannigfache Unterschiede zwischen den einzelnen Theilen.

Das Corneaepithel dehnt sich kuppelförmig, und ist nach außen von der hier sehr dünnen Augenhülle überzogen. Es besteht aus säulenförmigen Zellen, die von der Pigmentwand gegen den Scheitel der Kuppel um mehr als das Doppelte an Höhe zunehmen. Die Zellen enthalten ein feinkörniges Protoplasma, das sich an dem der Linse zugekehrten Ende dunkler färbt als am basalen; der große Kern liegt ganz im basalen Theil der Zelle.

An das Corneaepithel schließen sich in einer scharf markirten Linie die Zellen der Pigmenthaut an. Sie unterscheiden sich von ihnen durch die weniger granulirte Beschaffenheit des Zellkörpers; der Kern liegt mehr gegen die Mitte der Zelle, und schließlich enthalten sie meist Pigment. So weit die Augenwand dunkel ist, liegt in diesen Zellen ein dunkelbrauner Farbstoff angehäuft, und zwar stets in dem Theil, der gegen das Augeninnere sieht. In der Nähe der Cornea sitzt das Pigment nur in der freien Kuppe der Zelle (Fig. 40), weiter hinten dagegen nimmt es die ganze distale Hälfte derselben bis zu dem Kern ein, der selbst davon frei bleibt (Fig. 41); ja es kann selbst den gesammten Zellkörper erfüllen, wie das in nächster Nähe der Retina (Fig. 44) der Fall ist. Die wechselnde Höhe der Zellen in diesem Abschnitt erkennt man am besten aus den beigefügten Zeichnungen von Längs- und Querschnitten durch das Auge (Figg. 37—39). Ich weise nur auf Einiges hin: an den Seitenrändern des Fensters sind die Zellen durch besondere Höhe ausgezeichnet; es ist ein Zellenwulst gebildet, der vielleicht eine statische Bedeutung hat als Stützbalken in der Augenwand. Im Allgemeinen nimmt das Epithel der Pigmenthaut von vorn nach hinten an Dicke ab; erst ganz in der Nachbarschaft der Retina ist es wieder dicker. Gründe für diese Verschiedenheiten zu finden ist schwierig; vielleicht kommt Folgendes in Betracht: Da wo das Epithel dick ist, sind die einzelnen Zellen schlanker, es stehen also auf dem gleichen Raum mehr Zellen; wo es dagegen dünn ist, sind die Zellen niedriger

und breiter und nehmen mehr Platz in der Fläche ein; da nun den Zellen der Pigmenthaut die Absonderung des Glaskörpers obliegt, so werden in dem vorderen Theil des Auges, wo der Querschnitt im Verhältnis zum Umfang größer, also der Glaskörper relativ massiger ist, mehr Zellen zu seiner Absonderung nöthig sein als im hinteren, wo bei der plattgedrückten Augenform die Fläche des Querschnitts im Verhältnis zum Umfang viel geringer ist; die Folge davon ist, dass im vorderen Theil das Epithel höher, im hinteren niedriger sein muss. Neben der Retina sind die Zellen des Pigmentepithels gelegen, welche die Membrana limitans abscheiden: sie sind daher hoch und schlank, so dass auf einem schmalen Bezirk viele vereinigt sind (Fig. 46). Einiges wird sich auf diese Weise erklären lassen; wahrscheinlich kommen aber noch andere Gesichtspunkte in Betracht.

In der ventralen Wandung des Carinaria-Auges ist das Epithel der Pigmenthaut in der hinteren Hälfte eigenthümlich modificirt: es finden sich nämlich im basalen Theil desselben, welcher der Augenhülle zugekehrt ist, eine große Menge von Zellen eingelagert. Hier sind die Epithelzellen in ihrer basalen Hälfte von der Stelle ab, wo der Kern liegt, sehr verdünnt. Diese verschmälerten Zellenden schließen sich bündelweise eng an einander und bilden gleichsam Säulen, die den zusammenhängenden pigmentirten Theil des Epithels wie eine Decke tragen, zwischen sich aber ausgedehnte Zwischenräume lassen. In diesen Räumen, also innerhalb des Epithels liegen die erwähnten Zellen (Fig. 41 *nz*₂). Schon an Längsschnitten senkrecht zur Augewand sieht man außer diesen Zellen dünne faserige Stränge, einzeln oder zu mehreren, durch die Epithellücken verlaufen, und nicht selten kann man den direkten Zusammenhang dieser Fasern mit den Zellen wahrnehmen. Die Gestalt der Zellen selbst kann man jedoch am besten auf Flächenschnitten durch die Augewand erkennen (Fig. 42): es sind umfangreiche Zellen mit großem, meist länglichen Kern, der ein ansehnliches Kernkörperchen enthält; sie senden eine Anzahl Fortsätze nach verschiedenen Richtungen aus, von denen einer, der mehr oder weniger direkt gegen die Hinterkante zustrebt, oft auf weite Strecken zu verfolgen ist. Dort verlaufen dann die faserförmigen Fortsätze, zu Bündeln vereinigt (Fig. 46), zwischen den basalen Theilen der Retinazellen hindurch zu der Nervenmasse, die in den Sehnerven übergeht. Noch deutlicher fand ich das bei *Pterotrachea mutica*, wo ich ähnliche Zellen mitsammt ihren Fasern mit Methylenblau gesondert darstellen konnte (siehe unten). Das Verhalten der Fasern macht es wahrscheinlich, dass es Nervenfasern sind; die

Zellen, von denen sie ausgehen, wären daher als multipolare Nervenzellen anzusehen.

Im hintersten Theile der ventralen Augenwand, dicht vor den Zellen, welche die Membrana limitans ausscheiden, ist eine zweite Art intraepithelialer Zellen zu erkennen (Fig. 41 *nz*₁); sie liegen dicht bei einander, sind kleiner als die vorigen, birnförmig, und haben nur einen Fortsatz, der nach hinten läuft und sich jenen Nervenbündeln zugesellt. Wir müssen also auch diese unipolaren Zellen für nervös halten.

Ähnliche unipolare Zellen, jedoch nur in geringer Menge, finden sich im hinteren Abschnitt der dorsalen Augenwand; die von ihnen ausgehenden Nervenfasern laufen zunächst in der Basis des Epithels nach hinten und treten vor der Stelle, wo die Limitanzellen liegen, in das Bindegewebe des hinteren Augenrandes ein (Fig. 43 *, **). Dort verlaufen sie dicht unter dem obersten Häutchen der hier sehr verdickten Augenhülle, so dass man sie bei Betrachtung des frischen Auges erkennen kann. Indem die Fasern sich trennen und mit anderen vereinigen, entsteht der Anschein eines Flechtwerks von Bündeln (Fig. 44). Ein körniger Streif, dessen Zusammensetzung aus Zellen auf Schnitten deutlich wird, zieht sich an der ganzen dorsalen Fläche des Hinterrandes entlang: man könnte glauben, die Fasern träten hier in ein bandförmiges Ganglion ein, aus dem auf der Hinterseite wieder Fasern austräten; Schnitte jedoch zeigen, dass die Fasern an dieser Zellanhäufung vorbeilaufen. Noch deutlicher wird das an Methylenblaupräparaten, an denen einzelne dieser Nervenfasern sich gefärbt haben (Fig. 45); man erkennt hier zugleich am unregelmäßigen Verlauf dieser Fasern, wie der Anschein eines Flechtwerks zu Stande kommt. Auf der ventralen Seite des Hinterrandes ist von einem solchen Nervenflechtwerk nichts zu bemerken.

GEGENBAUR bildet Taf. VII, Fig. 2 dies Nervenflechtwerk getreu ab; er bezeichnet es als Nervenendausbreitung am hinteren Rande des Auges; die erwähnte Zellenleiste ist die Körnerschicht GEGENBAUR'S.

Jener Zellstreif, den man bei Betrachtung des unverletzten Auges durchschimmern sieht, besteht aus zahlreichen birnförmigen Zellen, die den unipolaren Nervenzellen der Augenwandung durchaus ähnlich sehen (Fig. 43 *nz*₁); jede der Zellen setzt sich ebenfalls in eine Faser fort, und diese ziehen vereint mit den Fasern, die von den intraepithelialen Nervenzellen der dorsalen Wand kommen, gegen den Hinterrand des Auges, um sich dort mit der zum Sehnerven gehenden Nervenmasse zu vereinigen bezw. direkt in den Kiel überzu-

gehen, wie an der abgebildeten Stelle. Die Zellanhäufung hat ein ganglionartiges Aussehen; aber man sieht in sie keine Fasern ein-, nur welche austreten; die von vorn kommenden Fasern laufen sicher daran vorbei. Ich kann daher für die Zellen keine Funktion centraler, verknüpfender Zellen annehmen; sie sind meiner Ansicht nach vielmehr den unipolaren Zellen innerhalb des Epithels gleichwerthig.

Was die Funktion all dieser höchst wahrscheinlich nervösen Zellen ist, lässt sich schwer sagen. Sie haben eine ähnliche Lage wie die Costalzellen, die GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* beschreibt; aber ich konnte in ihrem Plasma nie eine solche lichtbrechende, rundliche Masse von sekretartigem Aussehen bemerken, wie sie für die Costalzellen charakteristisch ist und die ich bei ganz demselben Konservierungs- und Färbungsverfahren an meinen Pterotrachea-Präparaten stets deutlich wahrnehmen konnte; dazu kommt, dass ich bei Pterotrachea außer den Costalzellen auch noch ähnliche intraepitheliale Nervenzellen gefunden habe, wie hier bei *Carinaria*, sowohl uni- wie multipolare. An ein Ganglion opticum in der Augenwandung kann nicht gedacht werden, da sich leicht verfolgen lässt, dass die Retinazellen ihre Fasern keinesfalls hierher, sondern direkt zum Sehnerven senden. Bei der peripheren Lage der Zellen wäre es wohl naheliegend, sie als Sinneszellen aufzufassen; aber welchem Sinne sollen sie dienen? Ich wüsste nicht, wie man das etwa experimentell feststellen könnte. Theoretisch kann man von vorn herein den chemischen Sinn ausschließen; auch an eine Reaktion auf mechanische Reize ist schwer zu denken bei den in einem Hohlraum frei aufgehängten Augen. Am naheliegendsten wäre es, sie auch für lichtempfindliche Zellen zu halten. Aber in ihrem Bau findet sich kein Anhalt dafür, weder Stäbchen, noch Stiftchen, noch auch Binnenkörper, wie sie etwa bei den Costalzellen von *Pterotrachea* vorhanden sind, finden sich hier. Ich muss mich also leider begnügen, ihr Vorhandensein konstatiert zu haben, und muss die Frage nach ihrer funktionellen Bedeutung offen lassen.

Im Anschluss an die besprochenen Teile der Augenwand möchte ich gleich die Linse und den »Glaskörper« betrachten, bevor ich auf die Retina eingehe. Beide sind offenbar nicht aus Zellen zusammengesetzt, sondern Sekretionsprodukte. Die Linse ist kugelig und verhältnismäßig sehr groß; in einem Auge von 4,5 mm Länge hatte sie 2 mm Durchmesser. Sie besteht aus homogener Masse, die jedoch eine deutliche konzentrische Streifung zeigt, wie bereits HENSEN beschreibt. Ihre Substanz ist im Inneren härter als außen (GEGEN-

BAUR); das äußert sich auch darin, dass die äußeren Schichten sich stärker färben (in der Zeichnung Fig. 39 habe ich das nicht angegeben). Irgend welche Linsenhülle konnte ich nicht finden.

Zwischen Cornea und Linse scheint bei *Carinaria* ein Zwischenraum vorhanden zu sein, eine »vordere Augenkammer« oder allgemeiner ein »prälenticularer Raum«. Auf Schnitten tritt derselbe sehr deutlich auf, könnte aber hier als Produkt einer Schrumpfung des Glaskörpers betrachtet werden, wodurch die Linse von der Cornea abgezogen würde. Aber auch an frischen Präparaten nehme ich diese Lücke wahr (Figg. 35 und 36). Das Einzige, was mich stutzig macht, ist das Fehlen irgend welchen Niederschlags, der als letzte Spur von einer serösen Flüssigkeit, die den Raum ausfüllte, übrig geblieben wäre, wie ein solcher bei *Oxygyrus* vorhanden ist.

KROHN (23) giebt an, dass im prälenticularen Raum eine dem Glaskörper an Konsistenz ähnliche Masse sich befinde; LEUCKART (26) widerspricht dem und findet vielmehr einen Sammelkörper in Form einer konvex-konkaven Linse mit kurzem Radius, der aus einer Anhäufung von Zellen besteht, welche durch Größe und Einbettung in eine strukturlose Grundsubstanz an die Zellen der Sclerotica erinnern, aber anstatt des Kernes einen stäbchenförmigen Körper enthalten; dieser ist so fest, dass er der Einwirkung von Kalilauge längere Zeit widersteht. Von einem solchen Gebilde konnte ich bei keiner der mir vorliegenden Formen etwas finden, obgleich die Cornea unverletzt blieb, also an ein Ausfallen desselben nicht gedacht werden kann. Auch GRENACHER konnte bei *Pt. coronata* LEUCKART's Befund nicht bestätigen. Sollte LEUCKART das Corneae epithel bei dieser Beschreibung im Auge gehabt haben? Der Vergleich mit den Verhältnissen im menschlichen Auge, der noch LEUCKART und GEGENBAUR stets vorschwebte, lässt an der Cornea kein hohes inneres Epithel erwarten: als Cornea wurde nur der betreffende Theil der Augenhülle angesehen, daher die wiederkehrende Angabe, dass die Cornea die Fortsetzung der Sclerotica sei; deshalb wurde die nach innen von dem bindegewebigen Cornea-Antheil gelegene Masse als nicht zur Augewand gehörig betrachtet. Daher beschreibt denn auch GEGENBAUR sowohl bei *Carinaria* als bei *Pterotrachea* auf der der Cornea zugewandten Linsenfläche ein Epithel, das trotz der Angabe des Forschers, dass es platt sei, doch wohl nichts Anderes sein kann als das Corneae epithel.

Über die Entstehung und das Wachsthum der Linse bin ich völlig im Unklaren: sie ist zweifellos ein Sekretionsprodukt, und es erscheint mir wahrscheinlich, dass sie von den Zellen des Corneae epithels gebildet wird; das Aussehen derselben mit ihrem granulirten Plasma und dem ganz basal gelagerten Kern würde auch mit einer Funktion als Sekretzellen wohl zu vereinigen sein. Die zunächst gelegenen Zellen der pigmentirten Augewandung scheinen schon an der Absonderung des Glaskörpers betheiligt zu sein; wenigstens sah

ich bei einem mit HERMANN'scher Flüssigkeit fixirten Präparat diesen Zellen büstenartige Bündel von Sekretfäden anhängen (Fig. 40), wie den Zellen der übrigen Pigmenthaut, so dass sie fast das Aussehen von Flimmerzellen hatten: bei den Zellen des Corneaepithels war nichts Derartiges zu bemerken. Woher aber der concentrische Bau der Linse? Setzen sich die neuen Schichten an wie bei dem Krystall, der aus einer Mutterlauge heraus sich bildet? Eine plasmatische Matrix, wie etwa bei den Stärkekörnern, ist ja bei der Linse nicht vorhanden.

Der »Glaskörper« wird zweifellos von den Zellen der Pigmenthaut abgesondert, mögen sie Pigment enthalten oder davon frei sein. Man erkennt an günstigen Präparaten die Sekretfäden, die von ihnen ausgehen (z. B. Fig. 40) und sieht auch innerhalb des »Glaskörpers« eine bestimmte Schichtung etwa senkrecht zur Augenachse (GRENACHER), die ebenfalls mit einer solchen Entstehungsweise zusammenhängen dürfte.

Der langgestreckte Boden der Augenblase wird eingenommen von der schmalen Retina. Da an der inneren und äußeren Seite des Auges der Augengrund dorsalwärts eingebogen ist, macht auch die Retina diese Biegung mit. Die Einbiegungen der äußersten Augenzipfel liegen mit ihrer Basis etwas weiter nach vorn als der übrige Augengrund. Die gesammte Retina liegt also nicht in einer senkrecht zur Augenachse stehenden Ebene, sondern ist so gebogen, dass man auf Schnitten in gewisser Höhe nur die Enden trifft, nicht den mittleren Theil. In Fig. 38 habe ich in einem solchen Querschnitt den Verlauf des mittleren Retinatheils, auf die Schnittebene projicirt, eingezeichnet; man erkennt daran zugleich auf das deutlichste, dass die Längsrichtung der Retina einen Bogen mit stark eingeschlagenen Enden bildet.

In den Grundzügen ihres Baues stimmt die Retina von *Carinaria* (Fig. 46) völlig mit dem überein, was GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* ermittelt hat. Nur liegen die Verhältnisse in unserem Falle einfacher, wegen der geringeren Menge von Elementen, die in die Retina eingehen. Der Boden der Augenblase ist ausgekleidet von einem schmalen Streifen großer cylindrischer Zellen, die sich durch große runde Kerne auszeichnen: es sind die Retinazellen. Die dünne Cuticula, welche die benachbarten Zellen der pigmentirten Augewand bedeckt, setzt sich auch auf diese großen Zellen fort, aber sie überzieht nicht ihr inneres, der Augenhöhlung zugewandtes Ende, sondern sie durchschneidet sie geradezu und theilt sie in zwei Theile,

einen, der nach vorn und innen und einen, der nach hinten und außen gelegen ist; so weit sie die Retinazellen durchsetzt, nennen wir sie mit GRENACHER Grenzmembran. Vergleichen wir die Retinazellen mit den Nachbarzellen, so liegt die Annahme nahe, dass ihre ursprüngliche Ausdehnung nur bis zur Grenzmembran reichte und dass der innere Theil der Retinazellen einen Auswuchs oder Fortsatz derselben vorstellt, der den Nachbarzellen fehlt. GRENACHER nennt ihn Stäbchensockel oder kurz Sockel. Nach außen von der Grenzmembran enthalten die Retinazellen Pigment, das sich auch in einzelnen Fällen auf die inneren Theile derselben ausdehnt. Die Cuticula bezw. ihre Fortsetzung, die Grenzmembran, beschreibt hier auf Querschnitten durch die Retina einen tiefen Bogen, der körperlich als eine tiefe, den Augengrund der Länge nach durchziehende Grube sich darstellt. Die dorsale Wand dieser Grube wird von Pigmentzellen gebildet, die sich von den übrigen Pigmentzellen der Augenwand durch ihre breite Form und die basale Lage des Kernes unterscheiden, sowie dadurch, dass sie ganz von Pigment erfüllt sind, so dass man ihre Kerne nur hier und da zu sehen bekommt (Fig. 46 *pk*). Die ventrale Wand und der Boden der Grube werden von den großen Retinazellen eingenommen, deren Körper etwa senkrecht zur Grenzmembran gerichtet ist. Nach der verschiedenen Länge und der Zusammenordnung ihrer Fortsätze, die über die Grenzmembran hinausragen, werden die Retinazellen in zwei Gruppen getheilt, deren eine den Boden der Grube einnimmt, während die andere am ventralen Rande derselben steht. Von den ersteren haben die am meisten dorsal stehenden Zellen den kürzesten Fortsatz, die am weitesten ventral stehenden den längsten, und die Fortsätze legen sich derart an einander, dass ihre Enden auf Schnitten in einer Linie liegen, die dem dorsalen Rande der Grube etwa parallel läuft, dass sie also, wenn wir uns das körperliche Bild der Retina rekonstruieren, in einer Ebene liegen, die der Länge nach durch den Augengrund verläuft und der dorsalen Grubenwand parallel ist. Bei den Retinazellen, welche die ventrale Grubenwand bilden, sind die Fortsätze nur wenig in ihrer Länge verschieden, nur die nach vorn zu gelegenen werden zunehmend ein wenig länger als die hinteren; die Ebene, in der ihre Enden liegen, ist daher nahezu parallel der ventralen Grubenwandung, aber auch fast parallel der Ebene, in welcher die Zellfortsätze der ersten Zellgruppe endigen. Die Fortsätze der Retinazellen liegen also in zwei Gruppen: die dorsalen bilden eine Leiste, die im Grunde der Retinagrube entspringend diese der Länge nach durchläuft und im Querschnitt ein rechtwink-

liges Dreieck vorstellt, dessen Hypotenuse ventral gekehrt ist; die Richtung der Zellfortsätze ist der Hypotenuse parallel. Die ventrale Gruppe der Fortsätze bekleidet die ventrale Wand der Retinagrube.

An ihren Enden sind diese Fortsätze der Retinazellen, die Sockel, in eigenthümlicher Weise umgebildet. Auf Schnitten, die senkrecht zum Längsverlauf der Retina gehen, sieht man an jedem Sockel ein Bündel büstenartig neben einander stehender Fädchen, welche an die Stifftchen im Planaria-Auge erinnern (Figg. 46 u. 47*a* u. *b*). An Präparaten, die mit Sublimat fixirt und nach der BENDA'schen Eisenhämatoxylinmethode gefärbt waren, erkennt man an der Stelle, wo die »Fädchen« aus dem Sockel entspringen, feine dunkle Punkte oder kurze Striche, die in gleicher Zahl wie die »Fädchen« vorhanden sind; ich konnte nicht genau unterscheiden, ob sie stärker färbbare Verdickungen der »Fädchen« vorstellen, oder ob sie in den Zwischenräumen zwischen ihnen liegen, wie ähnliche Gebilde an der Basis der Flimmern in Flimmerzellen; die in Fig. 47*b* abgebildete Stelle, wo ein Fädchen sich von den übrigen losgelöst hat und mit ihm einer der dunklen Punkte, lässt mich zu der ersten Annahme neigen, spricht aber durchaus nicht eindeutig für diese. An Formolmaterial erscheint bei der gleichen Färbung die Punktreihe an der Basis der »Fädchen« nicht; dagegen färben sich die freien Enden der »Fädchen« bis zur Hälfte ihrer Länge dunkler und bilden damit eine gegen die inneren, heller gefärbten Enden scharf abgesetzte Zone. Mit jedem solchen »Fädchen« scheint sich eine der Fibrillen zu verknüpfen, die sich im Sockel und von da weiter in die Zelle verfolgen lassen und in beiden eine deutliche fibrilläre Längsstreifung hervorrufen. Führen wir dagegen den Schnitt senkrecht zur vorigen Schnitttrichtung, parallel mit der Richtung der »Fädchen« (Fig. 48), so sehen wir, dass jedem »Fädchen« ein schmales Plättchen entspricht, das bei der vorigen Schnitttrichtung eben nur in seinem fadenförmigen Längsschnitt sichtbar war. Es trägt also das Ende jeden Sockels eine Anzahl von vorn nach hinten über einander stehender Plättchen. Diese Plättchenstruktur wurde zuerst von GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* nachgewiesen. Die Plättchen verschmälern sich gegen ihr freies Ende zu, wie Fig. 48 zeigt; an ihrer Basis und in ihrer Mitte erkennt man einen querlaufenden, stärker gefärbten Streifen; ersterer entspricht wohl der basalen Punktreihe bei der vorigen Ansicht, letzterer der Grenze der dunkler gefärbten freien Hälften der »Fädchen«. Das Plättchen ist gegen den Sockel nicht scharf abgesetzt, wie etwa eine Cuticula gegen ihre Matrixzelle; vielmehr scheinen von dem basalen dunkeln

Streifen zahlreiche kleine Spitzchen dicht neben einander vorzuragen und in die Fibrillen der Sockelsubstanz überzugehen, so dass das Plättchen mit einer ganzen Reihe solcher Fibrillen in Verbindung stände. Am Plättchen selbst erscheint eine feine Streifung in seiner Längsrichtung. Das Alles führt mich zu der Vermuthung, dass es durch Verschmelzung einzelner Fäserchen entstanden sei, deren jedes das Ende einer Fibrille des Sockelplasmas darstellt.

Diese Plättchen an einem Sockel bilden offenbar das recipierende Endorgan der betreffenden Retinazelle, wie die Stiftchen in der Sehzelle bei den Planarien. Wenn die Plättchen durch Verschmelzung einzelner faserförmiger Bestandtheile gebildet sind, wie ich es oben vermuthet habe und weiter unten noch näher zu begründen Gelegenheit haben werde, so wären die recipirenden Endigungen an der Sehzelle von *Carinaria* direkt mit denen der Stiftchenzellen im Becherausguss von *Planaria torva* zu vergleichen.

Schneidet man parallel der Grenzmembran durch eine der Sockelgruppen, so sieht man eine eigenartige Anordnung der Sockel in Reihen, die senkrecht zur Längserstreckung der Sockelgruppe verlaufen (Fig. 49); dadurch wird bewirkt, dass die Plättchen der in einer Reihe stehenden (fünf bis sechs) Sockel ebenfalls in einer Reihe liegen, die der Augenachse und somit der Richtung des einfallenden Lichtstrahls etwa parallel sind. Dabei schließen sich die einzelnen Sockel und ihre Plättchensätze bald dicht an einander, bald sind sie durch kleine Abstände von einander getrennt — ich finde beides im gleichen Präparate neben einander, letzteres an der ersten (ventralen), dieses in der zweiten (dorsalen) Sockelgruppe der Retina (Fig. 46); man darf also jenes kaum als Kunstprodukt in Folge von Schrumpfung auffassen. An der zweiten Sockelgruppe hätten wir also bei *Carinaria* Plättchensäulen, die, wie eine Säule aus einzelnen Säulentrommeln, so aus einzelnen Plättchensätzen aufgebaut wären, und zwar aus so vielen, als zugehörige Sockel bzw. Retinazellen vorhanden sind.

GRENACHER (11) hat diese Plättchensäulen als Stäbchen bezeichnet und mit einem Rhabdom der Arthropoden verglichen, »und zwar in dem Sinne, dass jedes Einzelstäbchen seine Entstehung einer Anzahl von Retinazellen verdankt. Während aber die Komponenten eines Rhabdoms neben einander gelagert sind, sind sie hier über einander gelagert, und mit einem Längsrande frei, mit dem andern mit den zugehörigen Sockelenden verwachsen«. Ich kann mich dieser Auffassung des vortrefflichen Forschers nicht anschließen. Morpho-

logisch vermag ich die Plättchensäulen deshalb nicht als eine Einheit aufzufassen, weil sich dicht neben diesen verwachsenen Plättchensäulen regelmäßig solche finden (an der ersten Sockelgruppe), bei denen die Wurzeln der Plättchensäulen in einer Vertikalreihe durch einen Zwischenraum getrennt sind und ihre Enden sich nur eben berühren. Als funktionelle Einheit kann ich die GRENACHER'schen »Stäbchen« auch nicht ansehen, wie ich in der folgenden Betrachtung begründen will.

Wenn von einem in einer gewissen Entfernung vor dem Auge befindlichen leuchtenden Punkte ein Bild in einem Punkte der Retina entsteht, so wird ein anderer leuchtender Punkt, der in der gleichen Richtung etwas weiter von dem Auge entfernt ist, sein Bild weiter hinten an der gleichen Stelle des Augenhintergrundes haben. Ein accommodationsfähiges Auge, etwa eines Wirbelthieres, wird beide Punkte, so weit sie sich nicht verdecken, nach einander scharf sehen können. Beim Arthropoden-Auge, wo sich das Rhabdom durch den größten Theil oder die ganze Retinula hindurch erstreckt, wird der nähere Lichtpunkt im distalen, der fernere im proximalen Theile des Rhabdoms sein scharfes Bild haben und die beiden Stellen werden durch die betreffenden Lichtwirkungen afficirt werden; aber es bekommen alle Retinulazellen, die an dem Aufbau des Rhabdoms theilhaftig sind, genau den gleichen Eindruck, und es ist fraglich, ob für eine einzige Retinula eine Unterscheidung möglich ist, welcher Punkt der nähere, welcher der fernere sei; die Vielheit der Zellen dient nur zur Verstärkung des vom Reize hervorgerufenen Eindrucks. Anders bei den Heteropoden. Hier wird ein näherer Lichtpunkt sein Bild in einem der vorderen (distalsten) Plättchensäulen haben, ein fernerer vielleicht im nächst hinteren, ein noch fernerer noch weiter hinten; so wird in der beigedruckten Textfigur die Spitze des Pfeiles *AB* ihr Bild bei *a* haben, das Federbüschel *B* desselben aber bei *b* abgebildet werden. Es wird durch den so bewirkten Reiz in jedem Falle nur eine



Retinazelle, jedes Mal aber eine andere betroffen: es bekommen nicht alle Retinazellen, die mit einem »Stäbchen« im Sinne GRENACHER's verbunden sind, den gleichen Eindruck, sondern jede einen anderen. Ein solches »Stäbchen« ist also nicht eine physiologische Einheit wie das Rhabdom der Arthropoden, es besteht physiologisch aus eben so vielen Theilen wie morphologisch; es vermag gleichzeitig so viele verschiedene Reize aufzunehmen als Zellen zu seiner Zusammensetzung beitragen. Wenn daher auch die einzelnen Plättchensätze vielfach dicht auf einander liegen, so ist doch kein Grund vorhanden, sie zu einer Einheit zusammenzufassen und zusammen als Stäbchen zu bezeichnen.

Ganz seltsam, und von allem Anderen, was wir in der Tierreihe kennen, abweichend ist jedoch das Bild, welches von solch einem *Carinaria*-Auge wahrgenommen wird. Die Endorgane der Zellen liegen in zwei langen schmalen Ebenen, die mit ihrem kurzen Durchmesser, ab und cd in der Textfigur, so gerichtet sind, dass sie mit den einfallenden Lichtstrahlen nur einen kleinen Winkel bilden. Die Endorgane (Plättchensätze), die am distalen Rand dieser Ebene liegen, erhalten zusammen ein Bild von allen Punkten, die vor dem Auge liegen in einer Linie, deren Richtung senkrecht zur Sehachse liegt — in dem beigegebenen Schema würden also die der Stelle a entsprechenden Plättchensätze das Bild einer Linie erhalten, die im Punkte A auf der Papierebene senkrecht steht; die proximalsten Plättchensätze erhalten ebenfalls ein Bild von einer Linie, die der vorigen parallel, aber vom Auge ferner ist — im Schema erhalten die Plättchensätze b das Bild der Linie, die in B auf der Papierebene senkrecht steht. Die Gesamtheit der zu einer Gruppe vereinigten Plättchensätze »übersieht« also die Ebene zwischen jenen beiden Linien, also nicht eine Ebene, die senkrecht zur Sehachse steht, wie in anderen Retina-Augen, sondern eine solche, die mit der Sehachse parallel läuft — im Schema eine Ebene, die in der Linie AB senkrecht auf der Papierebene steht. Es werden also so viele solche Ebenen »überblickt«, als Gruppen von Plättchensätzen in der Retina vorhanden sind: bei *Carinaria* also zwei (im Schema die Ebene, welche senkrecht zum Pfeil AB steht, für die ventrale Gruppe, die senkrecht zum Florett CD für die dorsale Gruppe von Plättchensätzen), bei *Pterotrachea coronata* sechs. Der optische Hilfsapparat, speciell die Linse, hat hier weniger den Zweck, zur Wahrnehmung eines scharfen zusammenhängenden Bildes der Gegenstände, als vielmehr zu einer Wahrnehmung der verschiedenen Entfernungen zu verhelfen,

indem die näheren Gegenstände andere Retinazellen reizen als die ferneren.

Eine Accommodation ist damit unnöthig geworden; und in der That finden wir in dem so hoch entwickelten Auge von *Carinaria* keine Einrichtung, die eine solche bewirken könnte: weder vermag die Linse ihre Gestalt zu verändern, noch sind Mittel vorhanden, um den Abstand von Linse und Retina zu verändern — die wenigen Muskeln, die sich in der Augenhaut finden, dürften hierzu kaum genügen. Im Übrigen bietet die große Beweglichkeit des Auges einen Ersatz für die geringe Breite der Bilder: es wird die Umgebung geradezu optisch abgetastet, wenn die »überblickten« Ebenen verschoben werden.

Kehren wir zur Beschreibung der Retina zurück! Was den Ansatz der Nervenfasern an die Sehzellen betrifft, so muss ich mich ganz dem anschließen, was GRENACHER für das Auge von *Pterotrachea coronata* ermittelt hat: die Nervenfortsätze entspringen aus den Zellen nicht von deren unterstem Ende, sondern etwas weiter vorn, und von dieser Stelle aus gehen noch gegen die Basis hin wurzelartige Ausläufer der Zelle, zwischen denen die Nervenbündel durchlaufen, die von den periphereren Theilen der Retina und von der Augenhaut her kommen.

Die Retina wird gegen den »Glaskörper« zu überdeckt von einer dicken Sekretmasse, die membranartig ausgebreitet erscheint und von GRENACHER als Limitans bezeichnet ist. Diese ist bei *Carinaria* nicht zusammenhängend wie bei *Pterotrachea* und *Oxygyrus*, sondern besteht aus zwei Hälften, die einander nahezu parallel verlaufen und den beiden Gruppen von Sehzellen der Lage nach entsprechen (Fig. 46). Die Membran ist von homogener Beschaffenheit; sie ist, wie GRENACHER gezeigt hat, ein Sekretionsprodukt. Ihre Matrixzellen sind bei *Carinaria* in der Hauptsache die der Retinagrube zunächst benachbarten Epithelzellen der Augenhaut; sie sind pigmentirt wie die übrigen Zellen der Pigmenthaut und unterscheiden sich von ihnen nur durch größere Schlankheit (Fig. 46 *limz*₁); mit ihnen sieht man die Limitans direkt zusammenhängen durch Fäden, die sich einerseits am freien Ende der Zellen anheften, andererseits ohne Grenze in die Substanz der Membran übergehen. Außerdem sind noch andere Zellen am Aufbau der Limitans beteiligt: sie liegen zwischen den Retinazellen und sind dort leicht an ihren länglichen schlanken Kernen zu erkennen, die etwa in der Mitte zwischen der Grenzmembran und den runden großen Kernen der Retinazellen liegen

(Fig. 46 *limz*₂). Hier und da kann man bei den angewandten Färbungen selbst ihre dünnen Zelleiber deutlich erkennen, besonders wenn diese, wie es zuweilen der Fall ist, nicht genau parallel mit den Retinazellen verlaufen. Diese Zellen entsprechen ganz den von GRENACHER bei *Pterotrachea coronata* nachgewiesenen Limitanzellen. Ihre Sekretfasern kann man ohne Schwierigkeit zwischen den Sockeln hindurch verfolgen zur Limitans, mit der sie verschmelzen. Von der Stelle, wo die beiden Gruppen von Retinazellen an einander stoßen, gehen regelmäßig Sekretfäden aus gegen die freien Enden der beiden Limitanshälften; auf Fig. 46 sind die Limitanzellen, die diese absondern, nicht getroffen. Diese intraretinalen Limitanzellen wird man mit den zuerst erwähnten (vielleicht als »präretinale« zu bezeichnenden) morphologisch gleichstellen und als echte Epithelzellen ansehen müssen; dass sie zuweilen nicht genau den Retinazellen parallel laufen, lässt sich wohl nicht gegen diese Ansicht geltend machen. KALIDE (19) hält sie allerdings für bindegewebige Elemente, doch führt er keinen plausiblen Grund dafür an. Dagegen ist die Zusammensetzung einer epithelialen Retina aus Seh- und Sekretzellen eine so weit verbreitete Erscheinung, dass wir darin nur eine Stütze unserer Annahme sehen können.

Allerdings dringen bindegewebige Elemente zwischen die Epithelzellen der Retina ein. Während in allen übrigen Theilen der Augenhäutung das Epithel gegen das Bindegewebe der Augenhülle durch eine Basalmembran scharf abgegrenzt ist, fehlt im Bereich der Retina eine solche scharfe Grenze: wir haben hier ein basalwärts offenes Epithel, wenn ich so sagen darf. Wie so oft bei Sinneszellen — ich brauche nur an die Faserzellen des Schneckenfühlers zu erinnern und auch bei der Cephalopodenretina werden wir Ähnliches finden — sind hier in der Retina die Zellen in das unterliegende Bindegewebe eingewachsen. So sind denn die basalen Theile der Retinazellen, etwa bis in die Gegend des Kernes, von einem feinen Netz von Bindegewebsfibrillen umspinnen, die sich bei gewissen Färbungen in meinen Präparaten tiefblau gegen die violetten Zellkörper der Retinazellen abhoben; hier und da bemerkt man in diesem Faserwerk einen Kern. Außerdem finde ich bei *Carinaria* jene feinen wahrscheinlich bindegewebigen Faserzüge, etwa in der Höhe der Kerne der intraretinalen Limitanzellen, welche der Grenzmembran nahezu parallel verlaufen und von GRENACHER bei *Pterotrachea* als Cirkulärfasern bezeichnet wurden. Genaueres weiß ich nicht über sie anzugeben.

An ihrem nach außen gerichteten Ende hat die Retina ein etwas

verändertes Aussehen: zu den zwei Gruppen von Retinazellen kommen hier noch zwei weitere hinzu (Fig. 50). Die eine liegt dorsal von den beiden anderen, und ist in so fern anders als diese angeordnet, als die zugehörigen Sockel mit den plättchentragenden Enden schräg ventralwärts schauen (Fig. 50, 4). Zwischen sie und die beiden ursprünglichen Gruppen von Retinazellen schaltet sich eine Bindegewebsmasse ein, die gegen den Augenraum zu von einem pigmentirten Epithel überzogen ist; wir können sie vielleicht mit der Masse des »Retinaspaltes« im *Pterotrachea*-Auge (GRENACHER) gleichstellen, wenn auch diese letztere nicht wallartig zwischen die durch sie getrennten Retinatheile vorspringt. — Außerdem tritt auf der dorsalen Seite der beiden ursprünglichen Gruppen von Retinazellen noch eine Reihe von Zellen auf (Fig. 50, 3), die zu einer oder zweien auf Querschnitten durch die Retina erscheinen und in ihrem Aussehen von den übrigen Retinazellen etwas abweichen (Fig. 51 und 52). Die nach außen von der Grenzmembran gelegenen Zellkörper sind den übrigen gleich; dagegen ist der Fortsatz ins Innere des Auges etwa so beschaffen, wie die niedrigsten Sockel, nur dass er höher ist: er trägt auf seiner dorsalen Seite bis ganz an die Grenzmembran heran einen Saum von »Fädchen«, die dunkel gefärbt sind und an denen man stellenweise deutlich den Zusammenhang mit den im Fortsatz verlaufenden Fibrillen sieht. Auf Schnitten, die senkrecht zu der Schnittebene der Fig. 50 parallel den Pfeilen x und y geführt sind, trifft man Stellen, wo dieser Saum flächenhaft geschnitten ist (Fig. 52 rechts); dann sieht man nicht die Querschnitte einzelner Plättchen, sondern viele feine, neben einander liegende Punkte: jedes Fädchen hat einen punktförmigen Querschnitt, ist also ein Stiftchen, wie wir sie beim Auge der Planarien kennen lernten. An der Stelle wo die Stiftchen an den Zellfortsatz (Sockel) ansetzen, finden wir nicht wie bei den Plättchen der übrigen Retinazellen eine Reihe dunkler Punkte, auch verhalten sich die Stiftchen darin von jenen Plättchen verschieden, dass sie in ihrer ganzen Ausdehnung gleich dunkel gefärbt sind. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier mit lichtempfindlichen Zellen zu thun haben, da sie einmal in der Reihe der übrigen Retinazellen stehen und diesen in vielen Punkten ähnlich sind, und da sie in den Momenten, wo sie von diesen abweichen, nämlich in der Beschaffenheit des reizaufnehmenden Endapparates, volle Übereinstimmung zeigen mit anderen, sehr weit verbreiteten Sehzellen. Ja ihre Lage in der Reihe der übrigen Retinazellen ist wichtig für die Vergleichung derselben mit einfacheren

Bildungen. Ich will daher die Reihe dieser Sehzellen als dritte, die oben besprochene Gruppe als vierte Gruppe der Retinazellen bezeichnen. — Der dorsale Theil der Limitans setzt sich dorsal von der vierten Gruppe an und deckt diese, während die zweite Gruppe hier unbedeckt bleibt. Die intraretinalen Limitanszellen, welche zur Absonderung dieses Limitansabschnittes beitragen, liegen sowohl zwischen den Zellen der vierten, wie zwischen denen der zweiten Gruppe.

In dem äußeren Zipfel des Augenblasengrundes fallen zahlreiche zapfenförmige Erhebungen auf, die über die Grenze des Epithels in den Augenraum hineinragen. Sie finden sich regelmäßig zu beiden Seiten der Retina, am dichtesten in deren unmittelbarer Nachbarschaft, weiterhin spärlicher; Fig. 38 *nsz* zeigt, dass sie sich bis an den Rand des Fensters ausbreiten. Sie sind von wenig wechselnder Gestalt, an ihrem inneren Ende zumeist abgerundet, zuweilen auch ausgerandet; schneller und besser als jede Beschreibung verdeutlichen sie die Figg. 50 und 53. Ohne Weiteres ist zu erkennen, dass sie Fortsätze großer, zwischen den Epithelzellen stehender Zellen sind. Diese zeichnen sich durch die Größe und runde Gestalt der Kerne, durch deutliches Kernkörperchen und durch bedeutenden Umfang ihres Plasmaleibes aus; sie ähneln darin den Retinazellen. Stellenweise kann man erkennen, dass sie sich mit ihrem basalen Ende in eine Faser ausziehen. Der Fortsatz, der von ihrem freien Ende in das Augeninnere hineinragt und den ich Sockel nennen will, zeigt einen dunkelgefärbten Saum, und bei starker Vergrößerung lässt sich aufs deutlichste eine Zusammensetzung dieses Saumes aus feinen Stiftchen wahrnehmen (Fig. 53 *sti*). Der Sockel selbst zeigt einen fibrillären Bau derart, dass die feinen Fäserchen gegen den Stiftchensaum etwa senkrecht stehen und in den Zellkörper hineinstrahlen. Auch letzterer besitzt eine fibrilläre Streifung, die ihn der Länge nach durchzieht; nur auf einer dreieckigen Zone basal vom Kern fehlt diese Streifung, dort erscheint das Plasma körnig (Fig. 53 bei +): es scheinen also die Fibrillen geradezu den Kern zu umspannen und erst eine Strecke weit hinter demselben sich wieder zu einem einheitlichen Bündel zusammenschließen. Das Pigment der Wandung erscheint an den Stellen, wo diese Zellfortsätze liegen, spärlicher, streckenweise fehlt es ganz. Es dünkt mich, dass diese Zellen selbst ganz frei von Pigment sind, dass aber der »Hals« der Sockel verdünnt ist und sich die benachbarten pigmentirten Epithelzellen dicht an jenen anschmiegen, so dass nur eine schmale pigmentfreie Lücke

bleibt, die nur zuweilen auf Schnitten günstig getroffen wird, wie links in Fig. 53.

Diese Zellen halte ich für Sehzellen, ihre faserartige Verlängerung für den zugehörigen Nerven, den dunkel gefärbten Saum des Zellfortsatzes für einen Stiftchensaum in dem schon öfters gebrauchten Sinne, und die Fibrillen des Zellplasmas für Neurofibrillen, die mit den Stiftchen verbunden sind und in den Nerven eingehen. Die Ähnlichkeit im Verhalten der Stiftchen mit denen in den Augen der Planarien und anderer Würmer ist eine so auffällige, dass meine Deutung wohlbegründet erscheint, wenn man hinzunimmt, dass alle übrigen Momente in Bau und Lage der betreffenden Zellen geeignet sind, sie zu unterstützen. Vor Allem aber ist es wichtig, dass sie der dritten Gruppe der Retinazellen, die wir in dem äußeren Zipfel der Retina kennen lernten, außerordentlich ähnlich sind; sie weichen von ihnen hauptsächlich darin ab, dass die Form des Sockels eine andere ist und dass bei ihnen die Stiftchen auf der ganzen Oberfläche des Sockels stehen, während sie dort die ventrale Seite desselben freilassen. Ich bezeichne diese Zellen als Nebensehzellen.

Ähnliche Nebensehzellen finden sich noch an einer anderen Stelle im *Carinaria*-Auge mit größter Regelmäßigkeit: an jenem oben erwähnten Bezirk der ventralen Wandung, wo die Pigmenthaut durch eine Menge neben einander stehender kleiner Spalten siebartig durchbrochen aussieht. Diese Spalten erscheinen als sternförmige Lücken; die Oberfläche der Pigmentzellen ist hier keilförmig gestaltet, derart, dass die Keile nach einem Centrum konvergieren, wobei einmal dieses Centrum, dann aber auch noch schmale radiäre Streifen zwischen den Keilen frei von Pigment bleiben (Fig. 54). Diese Gestalt hatten die Lücken bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren. Aufmerksame Beobachtung zeigt ferner noch einen etwas helleren, nach hinten gerichteten Streifen (Fig. 54 bei *) in der Pigmentwandung, auf dem das Pigment dünner ist als in der Umgebung. Längsschnitte durch das Auge, welche die ventrale Wandung in diesem Gebiet treffen, lassen erkennen, dass jeder von diesen Lücken eine Zelle entspricht, die den oben beschriebenen Nebensehzellen außerordentlich ähnlich ist (Fig. 55 *nsz*): sie ragen in das Innere der Augenblase hinein mit einem Fortsatz, der jedoch hier weniger zapfenartig, sondern flach kuchenförmig erscheint. Der Fortsatz trägt einen deutlichen Stiftchenbesatz, der sich, bei Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, dunkel tingirt; ein ganz schmaler Verbindungsstrang durchsetzt die Pigmentlage und führt zu einem umfangreichen, den großen Kern

(*nszk*) enthaltenden Zelleib, der hier bei der geringen Höhe des Epithels eine Strecke weit intraepithelial zwischen den Basalthteilen der Epithelzellen nach hinten verläuft; der nach hinten gerichtete Streifen dünneren Pigments, der sich an die Pigmentlücke, wie geschildert, anschließt, entspricht offenbar der Lage des Zelleibes. Die hier zahlreich in der Basis des Epithels von vorn nach hinten verlaufenden Nervenfasern sind höchst wahrscheinlich die Nervenfortsätze solcher Nebensehzellen.

Ich würde auf diese Nebensehzellen in der ventralen Augenwand wohl kaum aufmerksam geworden sein, wenn ich nicht an entsprechend durchbrochenen Stellen der Augenwand bei den *Pterotracheen*, besonders bei *Pt. mutica*, solche Zellen in viel auffälligerer Entfaltung gefunden hätte (s. u.). Doch die Vergleichung mit diesen, sowie mit den der Retina benachbarten Nebensehzellen zeigt auf das unzweideutige, dass sie den beiden gleich zu stellen sind.

Nebensehzellen von völlig der gleichen Beschaffenheit liegen auch vereinzelt in der dorsalen Wand des Auges, am unteren Rand des Fensters (Fig. 56 *nsz*); ich fand diese erst, als mir kein frisches Material mehr zur Untersuchung zu Gebote stand, und konnte daher nicht konstatiren, ob sich hier eben solche Lücken in der Pigmenthaut finden, wie in der ventralen Wand; ich halte das aber für sehr wahrscheinlich — nur sind diese Lücken nicht auffällig bei Betrachtung des ganzen Auges, da ihnen gegenüber nicht ein Fenster, sondern die undurchsichtige Pigmentwand liegt.

Das auf der Ventralseite gelegene Feld der Nebensehzellen liegt, wie ein Vergleich der Figuren 35 und 36 zeigt (vgl. auch *nsz* in Fig. 37), gerade dem dorsalen, pigmentlosen Fenster in der Augenwand gegenüber. Durch dieses erhalten die Sehzellen dort ihr Licht. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass bei der Abwesenheit aller optischen Hilfsapparate von einer Bildwahrnehmung durch diese Nebensehzellen nicht die Rede sein kann. Da die Carinarien wie die übrigen Heteropoden mit der Bauchseite nach oben schwimmen, so ist die ventrale Augenfläche der Meeresoberfläche zugekehrt; durch das nach unten gekehrte Fenster kann also nur das Licht eindringen, welches von den unter dem Thiere schwimmenden Objekten reflektirt wird, und so ist es wohl denkbar, dass die Bewegung von Beutethieren so den Carinarien zum Bewusstsein gebracht wird. Durch die engen Spalten in der ventralen Pigmentwandung dürfte wohl kaum so viel Licht eindringen, dass dadurch die Nebensehzele unempfindlich wird für die Reize, welche die von unten her kommenden Strahlen bewirken.

Das Vorhandensein von lichtempfindlichen Zellen gegenüber dem Fenster der Augenwand giebt uns eine Erklärung für die Existenz dieses Fensters. Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass das seitliche Eindringen von Licht in die Dunkelkammer des Auges beeinträchtigend wirkt auf die Helligkeit des Bildes, das die Linse auf dem Augenhintergrunde entwirft. Diesem Nachtheil gegenüber bietet das Fenster den Vortheil einer bedeutenden Vergrößerung des Sehfeldes. Dr. BEER, dem ich diesen Gesichtspunkt verdanke, nimmt Ähnliches an für den asphakischen Raum, den er an der Pupille der meisten Teleostier und einer Schlange nachweisen konnte (3a u. b).

Eine ähnliche Erklärung des Fensters ist schon von KALIDE (19) für *Pterotrachea* versucht, der dabei jedoch von der falschen Annahme ausging, die Costalzellen seien stäbchenträgend, der fettglänzende »Tropfen über den innervirten Zellen sei der Überrest des Stäbchens, welches durch Chromsäurebehandlung gelitten hat«; die Fenster, die bei *Pterotrachea* dorsal und ventral liegen, betrachtet er demgemäß als »die Pellucidae für die Costae«.

Alle Nervenfasern des Auges, sowohl die von der Retina und den Nebensehzellen, wie auch die von den intraepithelialen Nervenzellen kommenden, laufen nach dem Hinterrand zusammen. Dort verlaufen sie, in reichlichem Bindegewebe hinziehend, gegen die Stelle, wo der Sehnerv abgeht, nahe der äußeren Kante; hier liegt dem Hinterrande ein kurzer, meist von Nervenfasern gebildeter Kiel an (Fig. 50), wie er bei anderen Heteropoden die ganze Länge des Hinterrandes einnimmt, und von diesem entspringt der Sehnerv, der zum Gehirn läuft.

B. Das Auge von *Pterotrachea mutica*.

Dieses Auge zeigt im Allgemeinen die gleichen äußeren Abschnitte wie das von *Carinaria*, weicht aber in seiner Form nicht unbedeutend von ihm ab. Bei seiner Beschreibung verwende ich die Ausdrücke vorn und hinten, dorsal und ventral genau so wie beim *Carinaria*-Auge, obgleich hier die breiten Flächen des Auges nicht so direkt dorsad und ventrad schauen, sondern vielmehr die eine schräg dorsad und nach außen, die andere schräg ventrad und nach innen. Betrachtet man das Auge von der breiten Fläche her (Figg. 57 und 58), so sieht man, dass die äußere Seitenkante etwa dreimal so lang ist als die innere, und gegen jene nahezu unter einem rechten Winkel geneigt ist; die hintere Kante geht in leicht geschwungenem, nach hinten konvexem Bogen von außen nach vorn und innen und biegt dort kurz um.

Die pigmentirte Wandung ist sowohl dorsal wie ventral von einem »Fenster« durchbrochen. Beide Fenster liegen dem Cornearande sehr nahe und sind von ihm nur durch einen schmalen Pigmentstreif getrennt. Das dorsale Fenster ist nahezu viereckig (Fig. 57), seine hintere Seite ist sanft nach hinten gebogen, nach innen geht ein schmaler Spalt in die Richtung auf das innere Ende der Hinterkante. Das ventrale Fenster ist etwa dreieckig, mit abgerundeten Ecken (Fig. 58). An der äußeren Kante stehen beide Fenster durch einen schmalen Spalt mit einander in Zusammenhang. Die dorsale Wand zeigt außerdem noch ein zweites, schmales und langgestrecktes Fenster; es liegt etwa in der Mitte zwischen dem Hinterrand des großen Fensters und der hinteren Grenze des Pigments, und verläuft, nahe der Außenkante beginnend, über die halbe Breite des Auges nach innen, wobei es mit der hinteren Grenzlinie des Pigmentes etwas konvergirt.

Außerdem sind in der dorsalen Wand hinter der spaltförmigen Bucht des großen Fensters zahlreiche kleine Lücken in der Pigmentirung vorhanden, die wie bei *Carinaria* dicht bei einander liegend die Wand siebartig durchbrechen (Fig. 57). Auf der ventralen Seite liegen ähnliche Lücken, aber in viel geringerer Zahl, nicht weit von der Außenkante nach hinten vom Fenster (Fig. 58).

Der Hinterkante des Auges sitzt eine kielförmige Nervenleiste der ganzen Länge nach auf; dieser Kiel nimmt von innen nach außen gegen den Abgang des Sehnerven hin stetig an Höhe zu. — Der Querschnitt des pigmentirten Theiles des Auges ist hinter der Linse rundlich und flacht sich nach hinten ab (Fig. 60).

Ich füge hier die Maße des Auges einer etwa 7 cm langen *Pterotrachea mutica* bei: die Länge der Augenachse betrug 1,46 mm, die größte Breite des Auges 1,48 mm, der Durchmesser der Linse 0,54 mm.

GEGENBAUR bildet auf Taf. VII, Fig. 1 das Auge von *Pterotrachea friedericii* ab, das demjenigen von *Pt. mutica* sehr ähnlich ist. Die kleinen Unterschiede in der äußeren Gestalt und im Umriss der großen Fenster sind wohl auf die Verschiedenheit der Arten zurückzuführen. Die kleinen Pigmentlücken giebt die Abbildung nicht wieder; doch bin ich überzeugt, dass sie auch bei jener Art vorhanden sind und von GEGENBAUR übersehen wurden.

Das Auge liegt wie bei *Carinaria* in einem kapselartigen Raum, an dessen Wand es durch die Muskeln befestigt wird, die an dasselbe ansetzen. Ich habe bei dieser Form den Verlauf der Muskeln an Totalpräparaten genauer untersucht; doch mögen mir immerhin dabei einzelne Muskeln entgangen sein, die von den breiten Augenflächen nach der dorsalen oder ventralen Kapselwand abgehen; Schnittpräpa-

rate habe ich nicht zugezogen. Außerdem habe ich von den Muskeln bei *Carinaria* und *Pterotrachea coronata* in einer Anzahl Skizzen Notiz genommen, und werde sie hier vergleichsweise besprechen.

Der Muskelverlauf ist in Fig. 57 eingezeichnet, auf welche auch die hier in () gesetzten römischen Zahlen weisen. Am auffälligsten ist ein großer Muskel, der am inneren Cornearande ansetzt, und sich verbreiternd nach innen verläuft, wo er in zahlreichen Einzelfäden in die Gallerte einstrahlt (I); an der Stelle, von wo diese Ausstrahlungen ausgehen, läuft ein Nerv zwischen letzteren hindurch, der vielleicht einige Fasern an den Muskel abgibt, jedoch nahezu unvermindert auf der anderen Seite aus ihm austritt (Fig. 57 n). LEUCKART hat diesen Muskel schon genau beschrieben; er bezeichnet ihn als Vorwärtszieher; auch GEGENBAUR erwähnt ihn. HENSEN dagegen hält das Gebilde für einen Nervenplexus. Ich kann mich dieser Deutung nicht anschließen: das Aussehen an frischen Präparaten ist genau das gleiche wie das der übrigen Muskeln. Außerdem kommt auch bei *Pterotrachea coronata* und *Carinaria* ein Muskel von gleichem Verlauf vor, der sich ebenfalls der ganzen Erscheinung nach nur als Muskel deuten lässt. Ein zweiter viel kleinerer Muskel setzt sich im vorderen Drittel der inneren Seitenkante an (II) und verläuft nach innen und vorn, ein dritter ebenfalls kleiner Muskel (III) inserirt an der Hinterkante nahe ihrem inneren Ende und verläuft nach vorn, letzterer ist von LEUCKART als zweiter Vorwärtszieher beschrieben. Bei *Pterotrachea coronata* finde ich auch diese beiden Muskeln in nahezu entsprechender Lage, den ersteren nur etwa in der Mitte der Innenkante inserirend; da jedoch die Innenkante hier verhältnismäßig viel länger ist als bei *Pterotrachea mutica*, sind die drei beschriebenen Muskeln ziemlich weit aus einander gerückt. — Bei *Carinaria* fand ich an der äußeren Seite des Cornearandes, dem zuerst genannten Muskel gegenüber inserirend, zwei ansehnliche Muskeln, von denen der eine fächerartig ausstrahlend nach vorn, der zweite als kompaktes Bündel nach hinten verläuft und offenbar der Antagonist jenes anderen ist. Bei den Pterotracheen konnte ich nichts Entsprechendes nachweisen. — An der hinteren Kante des Auges heften sich eine Anzahl Muskeln an; der eine (IV) geht von der hinteren äußeren Ecke nach außen und vorn; er kommt in ähnlicher Weise den beiden anderen Arten zu; bei *Pterotrachea mutica* wird er mit (I) gleichsinnig eine Drehung des Auges bewirken. Ihm entgegengesetzt wirkt ein Muskel, der von der Mitte der Hinterkante nach innen geht (V). Außerdem setzen an die hintere Kante des Auges bei *Pterotrachea mutica* zwei (VI und VII), bei *Pterotrachea coronata* und *Carinaria* zahlreichere Muskeln an, die nach hinten verlaufen. Auf der dorsalen Fläche des Auges entspringt bei *Pterotrachea mutica* ein nach hinten gerichteter Muskel, ein Rückwärtszieher, etwas hinter dem schmalen, hinteren Fenster (VIII); ein entsprechender Muskel ist bei *Pterotrachea coronata* vorhanden, und wird von GRENACHER erwähnt und abgebildet. Dass meine Aufzählung nicht vollständig ist, erscheint mir deshalb wahrscheinlich, weil ich für den Einwärtszieher I einen entsprechend starken Antagonisten vermisste; es könnten allerdings III, V und VIII zusammen als solche wirken, indem sie eine Drehung des Auges hervorrufen, bei der das Vorderende nach außen rückt. Durch das mannigfach kombinirbare Zusammenwirken dieser Muskeln kann das Auge in ausgiebiger Weise bewegt werden; näher auf die Wirkung der einzelnen Muskeln einzugehen lohnt jedoch kaum die Mühe. -

Im Allgemeinen ist dies Auge völlig so gebaut, wie das von *Carinaria*. Dabei ergeben sich aber in den Einzelheiten mannigfache Abweichungen.

Die Cornea legt sich der Linse an (Fig. 59), so dass kein prä-lenticularer Raum bleibt. In ihrem Bau verhalten sich Cornea, Linse und »Glaskörper« völlig so, wie bei *Carinaria*.

Die Dickenverhältnisse der Augenwandung sind hier etwas andere (Fig. 59). Die Pigmenthaut ist da, wo sie an die Cornea ansetzt, dünn, ihr Epithel niedrig. Nach hinten zu wächst die Höhe des Epithels im Gebiete der Fenster. Hinter den letzteren steigt dieselbe ziemlich unvermittelt um ein Beträchtliches, ohne dass die Augenhülle sich entsprechend verdickte, und nimmt auf der ventralen Seite noch allmählich zu bis zum Rande der Retina, während sie dorsal lange gleich bleibt und erst kurz vor der Retina plötzlich zunimmt.

Überall finden wir zwischen den basalen Theilen der Epithelzellen intraepitheliale Nervenzellen gelegen, wie wir sie schon von *Carinaria* kennen lernten. Auch hier sind sie von zweierlei Art: kleine birnförmige Zellen mit nur einem Fortsatz, dem Nervenfortsatz, der direkt oder mit geringen Umwegen zum Kiel verläuft; und daneben in geringerer Menge größere multipolare Zellen. Durch Behandlung des überlebenden Auges mit Methylenblau lassen sich diese Nervenzellen sehr leicht darstellen (Fig. 61 und 62). Besonders die unipolaren kleinen Zellen imprägniren sich leicht; man sieht an einem solchen Präparat eine Menge solcher Zellen; ich hatte Präparate, wo sie noch dichter lagen als in den Figuren wiedergegeben ist. Sicher aber ist hier nur ein Theil dieser Zellen gefärbt; auf Schnitten sieht man ihre Kerne in der Basis des Epithels oft dicht neben einander liegen (Fig. 65 *nz*₁). Die multipolaren Zellen scheinen spärlicher zu sein und färben sich schwerer; häufig ist ihre Imprägnirung mit Farbstoff matt und unzulänglich, die Nervenfortsätze sind oft nicht gefärbt, ihre anderen Fortsätze fast stets undeutlich und verschwimmend. Fig. 62 zeigt, wie weit diese Zellen bis gegen die Cornea hinaufgehen. Ich habe in den Figuren nur Theile der Fenster mit solchen Zellen abgebildet, weil sie sich auf dem hellen Grunde am besten abheben; aber auch in den pigmentirten Theilen bis herunter zur hinteren Pigmentgrenze sind die unipolaren Zellen sehr zahlreich. Die multipolaren Zellen habe ich an Methylenblaupräparaten hauptsächlich in der vorderen Hälfte des dorsalen Fensters gefunden.

Der Boden der Augenhöhle erscheint da, wo die Retina liegt, plötzlich verengert durch die Verdickung der dorsalen und ventralen

Wandung. Es entsteht dadurch eine rinnen- oder grubenartige Vertiefung, welche die Retina enthält. Diese ist in ihren Grundzügen eben so gebaut wie bei *Carinaria*: die Sehzellen tragen Sockel, die über die Grenzmembran hinaus in den Augenraum hineinragen, und jeder Sockel trägt am Ende einen Satz von Plättchen. Doch ist die Zahl der Sehzellen hier zahlreicher. Wie dort sind sie zu Gruppen angeordnet, deren Sockel je eine langgestreckte Leiste von dreieckigem Querschnitt bilden. Die einzelnen Zellen sind wiederum in Reihen senkrecht zur Längsrichtung der Leiste gestellt, so dass die Plättchensätze über einander stehen in Streifen, die der Sehachse parallel laufen (entsprechend GRENACHER's »Stäbchen«). In diesen Streifen sind die einzelnen Plättchensätze oft ziemlich eng verbunden, so dass sie ihren Zusammenhang auch dann bewahren, wenn sie von ihren Sockeln losreißen. Die Zahl der Sockelgruppen ist fünf; vier stehen ventral und ihre Plättchensätze sind dorsal gerichtet, die eine dorsale Gruppe dagegen kehrt dieselben nach der Ventralseite; zwischen der ventralen und der dorsalen Gruppe ist eine Lücke, in der das Augenwandepithel nicht zu Sehzellen umgewandelt ist: sie entspricht dem Retinaspalt GRENACHER's im Auge von *Pterotrachea coronata*.

Die hinteren (äußeren) Enden der Sehzellen ziehen sich in Nervenfasern aus, ein Verhalten, das hier deutlicher zu erkennen ist als bei *Carinaria*. Die Zelle verjüngt sich an ihrem Ende und geht ohne Bildung seitlicher Wurzeläusläufer in den Nervenfortsatz über.

Zwischen den Sehzellen stehen Zellen mit mehr länglichem, dunkel färbbaren Kern, die wie bei *Carinaria* als Sekretzellen aufzufassen sind und zusammen mit den der Retina zunächst benachbarten Zellen der Augenwand die Deckmembran der Retina ab-scheiden; sie finden sich vor Allem zwischen den einzelnen Gruppen von Retinazellen, am zahlreichsten zwischen der vierten und fünften Gruppe, von der ventralen zur dorsalen Seite gezählt, in dem »Retinaspalt«. Die Membrana limitans ist hier eine zusammenhängende, einheitliche Haut von wechselnder Dicke im Querschnitt, ganz wie es GRENACHER von *Pterotrachea coronata* beschrieben hat.

Die kleinen Pigmentlücken in der Augenwandung verlangen auch hier unsere besondere Aufmerksamkeit. Sie sind von sternförmiger Gestalt und gehen da, wo sie dicht stehen, wie auf der dorsalen Seite, nicht selten mit ihren Strahlen in einander über, so dass auf Flächenansichten zwischen den drei derartig kommunikirenden Lücken nur eine einzige Pigmentzelle zu stehen scheint (Fig. 63); Schnitte

belehren uns jedoch, dass die einzelnen pigmentirten Zellen viel schmaler sind und dass es offenbar ein Bündel von Pigmentzellen ist, deren verschmälerte Basaltheile dicht an einander rücken und dadurch weite Intercellularräume im basalen Theil des Epithels schaffen (Fig. 65). Wo die Lücken weniger dicht stehen ist es auffällig, dass in den sie zunächst umgebenden Pigmentzellen der Farbstoff dichter angehäuft ist als in der weiteren Umgebung (Fig. 64). Der Raum jeder Lücke wird eingenommen durch eine flaschenförmige Zelle, die von Pigment frei ist (Fig. 65 *nszh*); sie ragt mit einem verschmälerten Hals zwischen die freien Enden der Pigmentzellen; ihr tiefer gelegener verdickter Theil liegt in den basalen Intercellularräumen; er enthält den großen runden Kern mit deutlichem Kernkörperchen, und zieht sich mit seinem basalen Ende in eine Nervenfasern aus, die in der Basis des Epithels gegen die Hinterkante des Auges läuft. Das freie Ende dieser Zellen trägt ein dickes Bündel feiner Stiftchen, die in den Augenraum hineinragen; sie sitzen der Zelle direkt auf, ohne dass ein Sockel vorhanden ist. In meinen Präparaten sind sie von einem schmalen hellen Raum umgeben, der nicht vom Emplem eingenommen wird; an die pigmentirten Nachbarzellen setzt sich dagegen die Substanz des Emblems direkt an. — Flimmerzellen können wir hier, innerhalb der zähen Masse des Glaskörpers, kaum vor uns haben; ihr Übergang in eine Nervenfasern erweist sie überdies als Sinneszellen. Das Princip ihres Baues ist völlig das gleiche wie bei den Nebensehzellen von *Carinaria*: große Zellen mit Stiftchensaum und Nervenfortsatz; ich sehe sie daher auch hier für Sehzellen an und nenne sie wie dort Nebensehzellen. Über ihre Zahl und die Dichtigkeit ihrer Anordnung kann man sich nach den Abbildungen der kleinen Pigmentlücken (Fig. 57) eine Vorstellung machen; auch auf dem Längs- und Querschnitt durch das Auge (Fig. 59 und 60 *nsz*) sind sie dargestellt. An der ventralen Wandung konnte ich sie ebenfalls auf Schnitten nachweisen, wenn sie auch dort viel spärlicher sind, wie ja schon aus der geringen Zahl der Pigmentlücken hervorgeht.

Die Nervenfasern aus allen Theilen des Auges, von der Retina, den Nebensehzellen und den intraepithelialen Nervenzellen, laufen an der Hinterkante des Auges in dem Kiel zusammen; dieser sitzt dem dorsalen Rande der Hinterkante auf. Dort ziehen sie gegen die Abgangsstelle des Sehnerven hin. Auf dem Querschnitt durch den Kiel sieht man, dass die Fasern hier nicht in einem einheitlichen Bündel verlaufen, sondern in mehreren parallelen Linien angeordnet sind, die

ihrerseits wieder hakenförmig sich einbiegen; besser als eine Beschreibung zeigt dies Fig. 59. Ob die Fasern verschiedener Herkunft durch diese Anordnung von einander gesondert sind, weiß ich nicht zu sagen.

C. Das Auge von *Pterotrachea coronata*.

Dieses Auge ist von GRENACHER vorzüglich beschrieben und durch ausgezeichnete Abbildungen erläutert worden. Da jedoch dieser Forscher nur konservirtes Material zur Bearbeitung hatte, so konnte er Manches nur unvollkommen erkennen, Anderes musste ihm ganz verborgen bleiben. Daher ist es wohl nicht überflüssig, hier nochmals auf dasselbe einzugehen.

Die äußerlichen Abschnitte des Auges sind im Allgemeinen wie bei den bisher beschriebenen Formen: Corneatheil, Mittelstück und Boden des Auges (Figg. 66 und 67). Im Besonderen zeigt die äußere Gestalt viel Ähnlichkeit mit der des Auges von *Pterotrachea mutica*. Der Corneatheil ist sehr groß, so dass die Linse mehr als bei den anderen Arten von außen sichtbar ist. Am Mittelstück sind die beiden Seitenkanten, im Gegensatz zu *Pterotrachea mutica*, nahezu parallel, und die äußere übertrifft die innere nur wenig an Länge.

Die pigmentirten Wandungen sind sowohl auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite von einem Fenster durchbrochen, wie bei *Pterotrachea mutica*; auch ist das dorsale Fenster mehr viereckig, das ventrale mehr dreieckig, wenn auch nicht so ausgesprochen wie dort, und die Fenster hängen am äußeren Rande zusammen, hier durch eine breite Kommunikation; bei beiden ist die innere Ecke spitz ausgezogen. Das dorsale Fenster wird durch einen dunklen Pigmentstreifen (*Stria opaca* HENSEN'S) in einen größeren vorderen und einen kleineren hinteren Theil gesondert; der Pigmentstreifen greift ein Stück weit auf das ventrale Fenster über. Die Beschaffenheit dieser Fenster haben sowohl HENSEN wie GRENACHER genau beschrieben und abgebildet. Dagegen ist Beiden ein schmales, langgestrecktes Fenster entgangen, das auf Dorsalseite parallel dem Hinterrande des großen Fensters, etwa in der Mitte zwischen diesem und der hinteren Grenze des Pigments, quer über das ganze Mittelstück läuft und nach innen sich verschmälert; es entspricht dem kleinen dorsalen Fenster bei *Pterotrachea mutica*.

Wie bei *mutica* finden wir auch hier außer den Fenstern noch kleinere Pigmentlücken, die jedoch nicht punkt- oder sternförmig, sondern in Gestalt zahlreicher schmaler Streifen auftreten. In ihrer

Vertheilung aber finden wir wieder Ähnlichkeit mit *Pterotrachea mutica*. Am dichtesten liegen sie auf der dorsalen Seite des Auges, dicht hinter dem großen Fenster, vom Innenrand bis über die Mitte der Dorsalfläche hinaus. Sie verlaufen hier parallel zu einander, etwas schräg zur Längsachse des Auges gerichtet, und stehen so dicht, dass sie oft nur durch eine Reihe pigmentirter Zellen von einander getrennt sind (Figg. 66 und 78); nach außen und innen nehmen sie an Länge ab. Ganz ähnlich gestaltete Pigmentlücken begleiten den inneren Rand des großen Fensters auf der Dorsalseite; sie sind aber kürzer als die vorigen und stehen weniger dicht. Schließlich finden sich auch auf der Ventralseite des Auges solche Pigmentlücken, am Hinterrande des Fensters, wo sie vom äußeren Rande über drei Viertel des Auges hinweglaufen; die äußeren verlaufen etwa parallel der Augenachse, die innersten senkrecht zu ihr, dazwischen liegen einige in Übergangsrichtungen; sie stehen wenig dicht, von viel Pigment getrennt; wie bei den Lücken auf der Ventralseite von *Pterotrachea mutica* sind sie von Pigmentzellen umgeben, die dunkler gefärbt sind als ihre Nachbarschaft (Figg. 67, 76 und 77).

Die hintere Kante des Auges verläuft in einem nach hinten konvexen Bogen; ihrer ganzen Ausdehnung nach trägt sie einen Kiel, aus welchem am Ende des äußeren Drittels der Sehnerv seinen Ursprung nimmt; gegen diese Stelle hin nimmt die Höhe des Kiels von beiden Seiten her beträchtlich zu.

Hier seien noch einige Angaben über die Größe des Auges eingefügt. Bei Individuen von 19 cm Länge war das Auge 3 mm lang, bei solchen von 23 cm etwa 3,3 mm, bei solchen von 26—29 cm maß ich 4 mm Augenlänge; so große Augen, wie sie LEUCKART sah, von $2\frac{1}{2}'' = 5,64$ mm Länge, fand ich eben so wenig wie GRENACHER. An einem Auge von 4 mm Länge hatte die Linse einen Durchmesser von 1,9 mm; die größte Breite (am Hinterrande) betrug 2,8 mm.

Über Cornea, Linse und »Glaskörper« habe ich nichts Besonderes zu sagen; sie weichen von denen bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* in nichts Wesentlichem ab.

Die Augenwandung hat eine sehr wechselnde Dicke, wie schon HENSEN angegeben hat. In GRENACHER's schönen Abbildungen kommt das deutlich zum Ausdruck; ich habe es trotzdem für angebracht gehalten, ein Bild von einem Längsschnitt durch das Auge zu geben, da auf GRENACHER's Figuren Linse und Cornea nicht mit dargestellt sind. Besonders an den Hinterrändern des dorsalen und ventralen Fensters und am vorderen Rande des Pigmentstreifens (*Stria opaca*), der die Fenster durchsetzt, ist eine plötzliche Verdickung der Augen-

wand auffällig; man kann das schon an der Totalansicht des Auges erkennen, indem hier die Pigmentlage, welche die innerste Fläche des Epithels einnimmt, sich von dem äußeren Kontour weiter entfernt als an anderen Stellen (Figg. 66 und 67). Vielleicht dienen diese Vorsprünge als Blendungen, die verhindern sollen, dass seitlich durch die Fenster einfallende Strahlen zur Retina gelangen. Darin haben wir wohl auch den Grund für das Vorhandensein der Stria opaca zu suchen: das dorsale Fenster reicht so weit nach vorn, dass Strahlen, die dicht am Vorderrand des Fensters vorbei über die Verdickung an seinem Hinterrand hinweg leicht zur Retina gelangen könnten, nicht aber über die Verdickung am Pigmentstreifen. Ich habe in dem Schema Fig. 68 durch die Linien *xy*, *rs* und *uv* die Richtung derjenigen Strahlen angedeutet, welche am nächsten an die Retina herankommen; keiner davon würde danach die lichtrecipirenden Enden der Retinazellen treffen; es ist aber leicht ersichtlich, dass sie ohne die Anwesenheit der besprochenen Wandverdickungen sehr wohl dorthin gelangen würden. Das durch die von der Linse ausgehenden Strahlen auf der Retina entworfene Bild müsste dadurch außerordentlich in seiner Deutlichkeit beeinträchtigt werden; so dagegen fallen diese Strahlen auf die pigmentirte Augenwand und werden dort resorbirt.

Bei keinem Heteropodenaue habe ich in der Basis des Epithels so viele eingelagerte Zellen gefunden wie bei dem von *Pterotrachea coronata*. Fig. 79 *nz*₁ zeigt, wie außerordentlich dicht sie hier liegen. Ein Theil derselben ist schon durch GRENACHER bekannt geworden: er nennt sie Costazellen, von der Stelle, wo sie liegen, der Costa HENSEN's. Es sind große Zellen, die sich auf der ventralen Seite in dem an die Retina anschließenden Theile der Augenwandung finden (Fig. 68 *ncz*); sie ziehen sich mit ihrem basalen Theile in einen Fortsatz aus, der gegen den Hinterrand verläuft; ihr gegen die Oberfläche des Epithels gerichteter Theil — der jedoch dieselbe nirgends erreicht, sondern stets durch die pigmentirten freien Enden der Epithelzellen überdeckt wird, trotz der gegentheiligen Angabe KALIDE's — erscheint homogen durch »eine größere, rundliche, tropfenartige . . . Sekretmasse« (GRENACHER), die er eingeschlossen enthält. An Hämalaunpräparaten, wo das Zellplasma einen dunkleren Ton annimmt als die »Sekretmasse«, lässt sich erkennen, dass sich eine dünne Schicht granulirten Plasmas über diese herüberwölbt, dass sie also innerhalb der Zelle liegt. Bei *Pterotrachea mutica* habe ich ihres Gleichen nicht gefunden.

Mit Hilfe der Methylenblaufärbung kann man andere Zellen von

intraepithelialer Lage in der Augenwandung darstellen (Fig. 70); sie entsprechen völlig den multipolaren Nervenzellen, die wir schon bei *Pterotrachea mutica* kennen lernten; nur färben sie sich hier in größerer Anzahl als dort. Ihre gegen die Hinterkante verlaufenden Fortsätze sind stets scharf und deutlich gefärbt, weniger die übrigen Fortsätze, welche mehr verschwimmen. Ich konnte solche Zellen nur auf der Dorsalseite gefärbt erhalten.

Schließlich finden wir auch kleinere unipolare Nervenzellen; GRENACHER hat sie schon in der dorsalen »Costa«, der der Retina benachbarten Augenwand, nachgewiesen und mit unter dem Namen Costalzellen einbegriffen. Sie unterscheiden sich aber von den oben beschriebenen durch das Fehlen des »Sekrettropfens«; desshalb möchte ich für sie von dieser Bezeichnung absehen und sie einfach unipolare Nervenzellen nennen. Mit Methylenblau erhielt ich hier keine Färbung dieser Zellen. Zu ihnen sind wohl auch diejenigen zu stellen, die man hinter der Retina am Ansatz des Kiels findet und die ich auf Fig. 75 (*nz₁*) dargestellt habe. Sie lassen sich mit denen vergleichen, die bei *Carinaria* an der dorsalen Seite des Hinterrandes im Bindegewebe liegen (Fig. 43).

Was die Funktion all dieser intraepithelialen Nervenzellen angeht, so bin ich, wie ich schon früher sagte, über die uni- und multipolaren Zellen vollkommen im Unklaren. Für die Costalzellen möchte ich eine Vermuthung aufstellen: Wir kennen jetzt bei einer Reihe von Thieren Nervenzellen, die wir mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit als Organe des optischen Sinnes, als Sehzellen auffassen, welche alle die gemeinsame Eigenschaft haben, dass ihr Plasma eine mit sekretartiger homogener Substanz gefüllte Vacuole enthält: es sind die Sehzellen der Hirudineen, die Sehzellen der Lumbriciden (15, I), und die Retinazellen im Auge der Salpen, in welchem letzteren GÖPPERT (9) ein derartiges Gebilde entdeckt und als Phäosphäre bezeichnet hat. Ihre Lage außerhalb der Pigmentzone der Augenwand würde nicht dagegen sprechen. Sie können zwar nicht von Strahlen getroffen werden, die durch die Linse ins Auge fallen; aber wahrscheinlich empfangen ja auch die Nebensehzellen im Inneren des Auges ihr Licht nicht von der Linse her, sondern durch die Fenster in der Pigmenthaut. Der Körper des Thieres ist so durchsichtig, dass er dem Zutritt von Licht sicher nicht hinderlich ist. Schließlich ist für Sinneszellen, die am Auge angebracht sind, die optische Funktion von vorn herein die wahrscheinlichste. Es ist das nur eine Vermuthung, die ich bei Weitem nicht mit der Zuversicht

vorbringe, wie die Annahme einer optischen Funktion für die Nebenzellen, die mir höchst wahrscheinlich ist.

Mit Hilfe der Methylenblaumethode kann man in der Augengewandung langgestreckte, an den Enden verästelte Zellen mit schlankem Kern nachweisen, die nichts Anderes sein können als Muskelzellen (Fig. 71). Ich habe sie sowohl im Gebiete des dorsalen, wie des ventralen Fensters gesehen, zu dreien oder mehreren neben einander; ihre Richtung ist senkrecht zur Längsachse des Auges. Auf Schnitten konnte ich sie nicht nachweisen. Ihre Funktion kann wohl nur die sein, die Gestalt des Auges in bestimmter Weise zu verändern. — Hier muss ich auch auf gewisse nicht unansehnliche Muskelzüge zu sprechen kommen, die ich an dem äußeren Rande des Auges und in seiner Nachbarschaft auf der Dorsal- und Ventralseite in der Augenhülle finde; sie setzen am Rande der Cornea an und erstrecken sich in der Längsrichtung des Auges bis an den vorderen Rand der Fenster. Ich habe sie in dem Schema Fig. 68 eingezeichnet (*m*), obgleich sie auf einem genau medianen Schnitte nicht mehr getroffen werden. Ihre Kontraktion könnte den Erfolg haben, die Linse der Retina zu nähern — aber doch wohl nur wenig; ob man an eine solche accommodative Verschiebung der Linse denken darf? Am Innenrande habe ich keine ähnlichen Muskeln finden können.

Die Retina ist derjenigen von *Pterotrachea mutica* sehr ähnlich gebaut; nur ist hier eine Gruppe von Retinazellen mehr vorhanden: wir haben vier ventrale und zwei dorsale Gruppen, getrennt durch den »Retinaspalt«, gegen den ihre Plättchen gerichtet sind. Ich habe mir ersparen können, eine Abbildung der Retina zu geben; GRENACHER'S Figuren machen das überflüssig. — Bis an die Plättchen sieht man, beim Aufblick von der Linse her (Fig. 72), die Fibrillen herantreten, die sich aus der Retinazelle in den Sockel hinein im Zusammenhange verfolgen lassen; an der Stelle, wo die Plättchen an den Sockel ansetzen, erscheint dieser dunkler gefärbt. Auf einem Querschnitt durch die Retina sieht man am Ansatz der Plättchen Punktreihen wie bei *Carinaria*. Die Plättchen liegen über einander und die zum gleichen Sockel gehörigen sind stellenweise in der Richtung von vorn nach hinten mit einander verwachsen, wie ein Schnitt zeigt, der parallel der Ebene, in der die Plättchen stehen, geführt ist (Fig. 73); sie haben an diesen Stellen ein homogenes, gelbliches Aussehen, so dass eine Verwechslung mit den Enden der Sockel ausgeschlossen ist; sicher aber tritt diese Verwachsung nicht in der ganzen Ausdehnung der Plättchen, sondern nur an deren

Basis ein; wenigstens wäre sie mir sonst auch an Querschnitten aufgefallen.

In Betreff des Überganges der Retinazellen in die Nervenfasern muss ich mich ganz GRENACHER's Darstellung anschließen: von jeder Zelle tritt eine Nervenfasern ab, dort wo die Zelle die wurzelartigen Ausläufer abgibt. »Für eine mögliche Fortsetzung der Nervenfasern durch das Innere der Retinazelle nach Analogie des Verhaltens bei den Cephalopoden konnten vorläufig keine Anhaltspunkte gefunden werden«, sagt GRENACHER. Ich glaube durch andere Deutung der vorliegenden Verhältnisse eine solche Analogie wohl finden zu können: in die Nervenfasern sehe ich aus der Retinazelle zahlreiche feine Fibrillen umbiegen; nun lassen sich Fibrillen aus dem Körper der Zelle in den Sockel verfolgen und laufen dort bis an den Ansatz der Plättchen: wir haben hier, wie ich annehme, zahlreiche Neurofibrillen in der Retinazelle, nicht bloß eine solche, wie bei den Cephalopoden.

In der Retina verlaufen zwischen den Zellen auffallende Faserzüge parallel der Grenzmembran, die GRENACHER als Cirkulärfasern erwähnt und auf seinen Zeichnungen wiedergibt. An Präparaten, die mit Hämalun behandelt sind, bekam ich diese Gebilde lebhaft blau gefärbt und konnte sie daher in ihrem Verlaufe und Zusammenhang deutlich verfolgen (Fig. 75). Sie gehen aus dem Gewebe hervor, das den »Retinaspalt« GRENACHER's zwischen der vierten und fünften Gruppe von Retinazellen zusammensetzt, und gehören zu Zellen bindegewebiger Natur, deren längliche Kerne im Retinaspalt liegen. Ganz ähnliches Bindegewebe füllt in dem Kiel die Zwischenräume zwischen den Nervenbündeln aus: es ist zusammengesetzt aus feinen, zum Theil varicösen Fäserchen und enthält von Stelle zu Stelle Kerne; Fig. 74 zeigt eine solche Stelle bei stärkerer Vergrößerung.

Die kleinen Pigmentlücken in der Augenwand entstehen auch hier dadurch, dass sich zwischen die Pigmentzellen pigmentlose Zellen von anderer Beschaffenheit einschieben (Fig. 79). Diese stehen hier in Reihen dicht neben einander und bewirken so die streifenförmige Beschaffenheit der Pigmentlücken. Der breite Plasmakörper dieser säulenförmigen Zellen wird gegen ihr freies Ende hin etwas eingeschnürt, um sich dann wieder zu verbreitern; ihr Kern ist groß, oval, und liegt in ihrem basalen breiteren Theil; ihr Plasma erscheint feinfaserig. Sie durchsetzen nicht ganz die Dicke der Wandung, wie mir das für die pigmentirten Zellen wahrscheinlich ist, wenn ich es

auch nicht genau verfolgen konnte. An dem verbreiterten Ende, mit dem diese pigmentlosen Zellen gegen das Augenninnere sehen, bemerkt man einen ganz schmalen Saum kleiner Stiftchen (*sti*). Ich vergleiche aus naheliegenden Gründen diese Zellen mit denen, die bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* in den Pigmentflücken liegen, und nehme sie deshalb als Nebenzellen in Anspruch. In ihrer Lage und sonstigen Beschaffenheit sind sie denjenigen von *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* sehr ähnlich, und wenn auch ihre stiftchenträgenden Enden von denen bei *Pterotrachea mutica* recht abweichen, so haben wir in den Nebenzellen von *Carinaria*, welche schmälere Stiftchensäume tragen, eine Überleitung. Freilich konnte ich einen Nervenfortsatz an ihnen im Gewirr der Gewebselemente, die ein solcher Querschnitt durch die Augenwand bietet, nicht unterscheiden. Die Schwierigkeiten werden dadurch noch größer, dass in meinen Präparaten durch die Einwirkung des Formols merkwürdigerweise das Pigment theilweise gelöst und damit die Nachbarschaft der pigmentirten Theile imprägnirt ist; auf Längsschnitten, welche die Nervenfortsätze der Nebenzellen zeigen müssten, sind diese selbst dadurch außerordentlich schwer auffindbar. Ich würde ohne die Untersuchung verwandter Arten, bei denen diese Verhältnisse viel leichter zu erkennen sind, wohl kaum zu dieser Deutung der fraglichen Zellen gelangt sein.

D. Das Auge von *Oxygyrus keraudreinii*.

Die äußere Gestaltung ist bei diesem Auge weit einfacher als bei den vorigen (Fig. 80). Wir können zwar wieder dieselben drei Haupttheile unterscheiden wie bei allen anderen Heteropoden-Augen: Corneatheil, Mittelstück und Boden; aber die Pigmenthaut des Mittelstücks ist völlig zusammenhängend und nicht von pigmentlosen Fenstern und Lücken durchsetzt. Das Gleiche berichtet GEGENBAUR (8) von dem Auge von *Atalanta*. Der Corneatheil wird gebildet durch eine halbkugelige Wölbung, ist also im Verhältnis weniger umfangreich als bei den bisherigen Arten. Daran schließt sich das Mittelstück, das sich von vorn nach hinten stark verbreitert; seine Seitenkanten sind etwa gleich lang. Die hintere Augenkante ist nach hinten konvex. Das Auge verflacht sich, wie bei den anderen Arten, gegen den Hinterrand. Auf meinen Skizzen nach frischen, durch Zupfen isolirten Augen finde ich keinen prälenticularen Raum angegeben; als ich später auf Schnitten (Fig. 81) einen deutlichen Anhalt fand, dass ein solcher vorhanden sein müsse, konnte ich kein frisches Material mehr

zur Nachuntersuchung bekommen. In dieser Beziehung habe ich die Fig. 80 nachträglich korrigiert.

Den Nervenkiel kann man bei der Betrachtung des unverletzten Auges von der ventralen Seite nicht sehen; er ist ganz auf die dorsale Fläche hinübergerückt, gegen die er schon bei den *Pterotrachea*-Arten hinneigt; von ihm geht außen der kurze Sehnerv ab, der in das Ganglion opticum eintritt (Fig. 82), das seinerseits mit dem Gehirn in Verbindung steht.

Ich gebe hier einige Maße: Bei einem Individuum von 18—20 mm Länge hatte das Auge, unter geringem Druck gemessen, von der Vorderfläche der Linse bis zur hinteren Pigmentgrenze eine Länge von 1,142 mm, was eine ganz ungewöhnliche relative Größe bedeutet (im selben Verhältnis gerechnet müsste das Menschenauge einen Durchmesser von 10 cm haben). Der Durchmesser der Linse in diesem Auge beträgt 0,57 mm, also die Hälfte der Längsachse des Auges!

Die große Linse zeigt einen deutlich konzentrischen Aufbau, der besonders dadurch auffällig wird, dass ein kleiner innerer Kern sich in seiner Färbung gegen die übrige Linsenmasse abhebt. Bei Behandlung der Schnitte mit Orange G und Hämalaun zeigt die äußerste Schicht der Linse eine blaue Farbe, die in das Orangegelb der übrigen Linse allmählich übergeht: vielleicht ist dieser Farbunterschied auf die größere Weichheit der äußersten Lagen zurückzuführen.

Das Corneaepithel (Fig. 81) besteht aus niedrigen Zellen, die fast in der ganzen Ausdehnung desselben gleiche Höhe haben. Nur am Hinterrande der Cornea nehmen sie etwas an Höhe zu, und zwar dorsal früher als ventral. Zwischen Cornea und Linse bemerkt man auf Schnittpräparaten eine mit Hämalaun schwach blau gefärbte homogene Masse, die gegen die Linse zu scharf begrenzt erscheint. Zwischen ihr und der Linse liegt ein Spaltraum, der nur durch Schrumpfung eingetreten sein kann; er bietet gewissermaßen eine Gewähr dafür, dass jene Masse gleich beim Anfang der Konservierung aus einer serösen Flüssigkeit niedergeschlagen und nicht erst ein später gebildetes Gerinnsel ist, dass also zwischen Linse und Cornea wahrscheinlich auch beim lebenden Auge ein Raum liegt, der mit eiweißhaltiger Flüssigkeit angefüllt ist. Dass die letztere in ihrer Beschaffenheit von der den »Glaskörper« zusammensetzenden Masse mindestens der Dichtigkeit nach verschieden ist, zeigt das mikroskopische Bild zur Genüge.

Wo die Cornea an das Mittelstück ansetzt, finde ich dorsal wie ventral eine Falte. Diese könnte sehr wohl durch Schrumpfung des Augeninhaltes entstanden sein; aber es ist auf der Dorsalseite gerade

der dickere, resistenterer Theil der Cornea gefaltet — das könnte gegen solche Annahme sprechen. Dazu kommt, dass ich an dem Gipfel der Falte (Fig. 81 links) einen kleinen Muskel ansetzen sehe, und dass die unter der Cornea gelegene Niederschlagsschicht die Faltung nicht mitmacht. Desshalb kann man wohl annehmen, dass die Falte auch beim lebenden Thiere besteht.

Die pigmentirte Augenhaut ist überall von gleicher Dicke und besteht aus Cylinderzellen, deren basale Enden von der dünnen Augenhülle überzogen werden; die freien Enden enthalten das Pigment, aber nicht an allen Stellen gleich viel: an der ventralen Seite weniger als an der dorsalen und in der Nachbarschaft der Retina. — Nervenzellen, die bei den anderen Arten in der Augenhaut so außerordentlich zahlreich sind, finde ich bei *Oxygyrus* nur in ganz geringer Anzahl: einige intraepitheliale Zellen liegen in der ventralen Wand nahe der Retina, eine kleine Gruppe unipolarer Zellen nahe am Ansatz des Kiels auf der Dorsalseite (Fig. 82 *nz*₁).

Die Retina ist hier nach dem gleichen Plane gebaut wie bei den anderen untersuchten Heteropoden. Im Hintergrunde des Auges finden wir die Retinafurche, die von den Sockeln der Sehzellen ausgefüllt wird. Diese stehen in unserem Falle in drei Gruppen, von denen die beiden ventralen dorsal, die dorsale ventral gerichtet sind (Fig. 81); im äußeren Theile des Auges, nahe dem Sehnervenabgang (Fig. 82), kommt noch eine vierte Gruppe hinzu, deren Plättchen dorsad sehen. Die Limitans wird zum Theil von den der Retina benachbarten pigmentirten Zellen der Augenhaut abgesondert, zum Theil von intraretinalen Limitanszellen, deren Kerne dicht hinter der die Retinazellen durchsetzenden Pigmentzone liegen (Fig. 82 *limz*₁, *limz*₂).

Die Nervenfasern der Retinazellen treten in den dorsal gelegenen Kiel ein; dieser ist mit seinem freien Ende an dem größten Theile des Auges nach vorn gerichtet, erst in der Nähe des Sehnervenabganges biegt er sich nach hinten um (Fig. 80 und 82). Die Nervenbündel zeigen in ihm einen ähnlichen Verlauf wie bei *Pterotrachea mutica*.

Von Nebensehzellen konnte ich in diesem Auge keine Spur finden.

Durch die Einfachheit der äußeren Gestalt, das Fehlen der Fenster, den Mangel von Nebensehzellen und die geringe Zahl von Nervenzellen in der Augenhaut erweist sich das Auge von *Oxygyrus* als das am einfachsten organisirte unter den hier untersuchten Heteropoden-Augen. Das entspricht ganz der sonstigen Stellung des Thieres, das in dem großen Eingeweidesack und der spiralg aufgewundenen

Schale noch weitere Merkmale einer ursprünglichen Organisation an sich trägt.

Ein Überblick über die hier besprochenen Heteropoden-Augen ergibt ohne Weiteres eine große Gleichmäßigkeit im Aufbau dieser Organe, der gegenüber die Verschiedenheit in der äußeren Form ganz ohne Betracht bleibt. Vor Allem ist es die Zusammensetzung der Retina, die sich überall nach den gleichen Grundzügen gestaltet; fast den einzigen Unterschied bildet die Zahl der Retinazellgruppen; außerdem sind die den Sockeln ansitzenden Plättchen nicht bei allen Arten gleich (vgl. unten).

Den größten Unterschied bedingt das Verhalten des Mittelstücks, je nach Vorhandensein oder Fehlen der Fenster. Am einfachsten liegen die Dinge hierin bei *Oxygyrus*: da haben wir ein überall pigmentirtes Epithel ohne intraepitheliale Nervenzellen und ohne Nebensehzellen. Bei *Carinaria* ist das Mittelstück auf der dorsalen Seite von einem Fenster durchbrochen, bei den *Pterotrachea*-Arten finden sich sowohl dorsal wie ventral Fenster. Mit dem Vorhandensein pigmentfreier Fenster geht dasjenige von Nebensehzellen Hand in Hand; diese fehlen daher auch bei *Oxygyrus*, und das fasse ich als eine Stütze meiner Ansicht auf, dass die Fenster und Nebensehzellen in engster physiologischer Beziehung stehen, dass durch jene das Licht einfällt, welches diese trifft. Allerdings werden wohl jene Nebensehzellen bei *Carinaria*, die im äußeren Augenzipfel in der Nähe der Retina stehen, von den durch die Linse einfallenden Strahlen getroffen werden.

Die optischen Endapparate der Sehzellen zeigen im Auge der Heteropoden die mannigfaltigsten Abstufungen und Übergänge. Die Nebensehzellen von *Pterotrachea mutica* und *Carinaria* tragen einen Stiftchenbesatz, der ganz dem im Becherauge von *Planaria torva* gleicht, also ein sehr ursprüngliches Verhalten zeigt; weniger deutlich sind die Stiftchen an den Nebensehzellen von *Pterotrachea coronata*. — Schon oben habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass sich die Plättchen an den Enden der Retinazellen durch Verschmelzung von Stiftchen erklären lassen; eine solche Ableitung der Plättchensätze von einem Stiftchenbesatz wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass in der Retina von *Carinaria* neben den gewöhnlichen Retinazellen auch solche mit dem ursprünglichen Stiftchenbesatz in Reih und Glied stehen, nämlich die Zellen der neu hinzutretenden dritten Gruppe im äußeren Zipfel der Retina. Weiter erscheint diese Ableitung desshalb wahr-

scheinlich, weil an die Basis der Plättchen eine ganze Reihe der Fibrillen herantreten, die den Zellkörper wie den Sockel der Retinazellen durchziehen — bei einem echten Stiftchenbesatz steht jedes Stiftchen mit einer Fibrille im Zusammenhang. Bei *Carinaria* kann man auch noch eine Längsstreifung der Plättchen erkennen (Fig. 48) und eine feine Ausfaserung ihrer Basis; bei *Pterotrachea coronata* dagegen ist die Verschmelzung der Stiftchen eine vollkommenere geworden. Eben so hat sich *Carinaria* darin eine größere Ursprünglichkeit bewahrt, dass die einzelnen Plättchensätze, besonders in der ventraleren Zellgruppe der Retina, viel selbständiger geblieben sind, als bei den Pterotracheen, wo sie reihenweise mit einander in engere Beziehungen treten.

Über die accessorischen Nervenzellen innerhalb des Augenepithels giebt auch die Vergleichung der einzelnen Formen keinen näheren Aufschluss. Bei *Oxygyrus* kommen nur wenige unipolare Zellen vor, bei *Carinaria* und *Pterotrachea mutica* sowohl uni- wie multipolare, bei *Pterotrachea coronata* außerdem noch die merkwürdigen Costalzellen mit ihrem intracellularen Sekretkörper.

GRENACHER hat die Reihen von Plättchensätzen in der Heteropoden-Retina mit dem Rhabdom der Arthropoden verglichen; ich habe eine Gleichstellung beider Gebilde abgelehnt, wurde aber dadurch angeregt, den umgekehrten Vergleich zu versuchen und die Erklärung, die mir für die Plättchen der Heteropoden zutreffend erschien, auf das Rhabdom der Arthropoden anzuwenden. Ich fragte mich also: giebt es Anhaltspunkte, welche gestatten, das Rhabdom der Arthropoden als Produkt der Verschmelzung aus einzelnen Stiftchen zu betrachten, deren jedes nur das verdickte und in seiner Konsistenz verwandelte Ende einer Neurofibrille ist, mit anderen Worten: ist ein Rhabdomer morphologisch einem Stiftchensaum, wie er sich bei den Sehzellen so vieler Thiere findet, gleich zu setzen? Schon durch PARKER (29) ist bei *Astacus* eine faserige Zusammensetzung der einzelnen Bestandtheile des Rhabdoms wahrscheinlich gemacht, und meine eigenen Untersuchungen haben mir gezeigt, dass überall, wo ich genauer untersuchte, eine regelmäßige Reihe feiner Fäserchen aus dem meist schwer entwirrbaren Plasma der Retinazelle an das Rhabdom bzw. Rhabdomer herantrat. In einzelnen Fällen konnte ich diese Fäserchen rückwärts weiter ins Zellplasma verfolgen, also ihre Verbindung mit längeren Fibrillen feststellen, die durch die Retinazelle verlaufen; ihre Verschmelzung mit der Substanz des Rhabdoms war fast überall deutlich. So sind die bisher gefundenen That-

sachen meiner Annahme günstig — aber die Untersuchungen sind noch nicht beendet, einstweilen muss ich mich eines endgültigen Urtheils enthalten.

3. Die Retina der Cephalopoden.

Wenn ich es hier unternehme, einige Bemerkungen über die Retina der Cephalopoden zu machen, so bin ich dabei in einer misslichen Lage. Denn das, was ich an neuen Thatsachen beibringen kann, ist nur verschwindend gering; meine Untersuchungen, die sich auf ein umfangreiches und gut konservirtes Material beziehen, bieten nur immer wieder eine Bestätigung dessen, was GRENACHER (10) schon vor 16 Jahren veröffentlicht hat, und was inzwischen allgemein anerkanntes Gemeingut geworden und in alle Lehrbücher übergegangen ist. Es möchte daher überflüssig erscheinen, diesen Stoff wiederum durchzusprechen. Ich würde es auch sicher unterlassen, wenn ich nur die paar Kleinigkeiten an Neuem bringen könnte; was mich veranlasst auf dies Gebiet einzugehen, das ist die Deutung, die ich dem Altbekanntem gebe, und die von derjenigen GRENACHER'S durchaus verschieden ist. Indem ich die Ergebnisse neuerer Forschungen, vor Allem auch die Erfahrungen, die ich bei meinen eigenen Untersuchungen über Sehorgane bei niederen Thieren sammeln konnte, auf die Cephalopoden-Retina anwende, komme ich in Betreff der lichtrezipirenden Elemente zu einer anderen Auffassung. Aber auch diese war von GRENACHER schon erwogen: mit unvergleichlicher Gründlichkeit hat er alle Möglichkeiten geprüft, ehe er sich eine endgültige Ansicht bildete. Wenn ich trotzdem vermuthete, dass er einen Fehlgriff gethan hat, so erwächst mir um so mehr die Pflicht sorgfältig abzuwägen, ob ich seine Gegen Gründe entkräften kann, und ob meine eigenen Gründe genügend schwer wiegen.

Zu diesen Untersuchungen standen mir die Retinae von zwölf Cephalopoden-Arten zur Verfügung, die sich auf neun Gattungen vertheilen; es sind: *Sepiola rondeleti* Leach, *Rossia macrosoma* Orb., *Sepia officinalis* L., *Sepia elegans* Orb., *Octopus vulgaris* Lm., *Octopus defilippii* Ver., *Eledone moschata* Lm., *Todarodes sagittatus* Steenstr., *Illex coindetii* Steenstr., *Loligo vulgaris* Lm., *Loligo marmorae* Ver., *Scaevurgus tetracirrus* Chiaje. Das untersuchte Stück der Retina von *Todarodes* verdanke ich Herrn Dr. TH. BEER. Außerdem konnte ich an einer Reihe von *Sepia*-Embryonen die Entwicklung der Retina studiren. Zur Fixirung wurde meist Sublimat in konzentrirter Lösung und dessen Gemische mit Essigsäure und mit Formol und Essigsäure verwendet. Das Pigment entfernte ich theils mit GRENACHER'S Mittel (2—3 Procent Salzsäure zu einem Gemisch von Alkohol und Glycerin), theils mit Chromsalpetersäure nach JANDER. Zur Färbung

bewährte sich am besten Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN's Vorschrift. Viele der oben angeführten Arten werde ich weiterhin gar nicht erwähnen; nur auf solche, die mir irgend etwas Bemerkenswerthes zeigten, werde ich mich beziehen.

Da GRENACHER's Untersuchungen über die Retina der Cephalopoden den folgenden Bemerkungen zu Grunde liegen, will ich deren Ergebnisse hier kurz angeben, wobei ich mich zum Theil der eigenen Worte des Forschers bedienen werde. Die Retina ist ein einschichtiges Neuroepithel, aus zwei Zellarten (Retinazellen und Limitanszellen) zusammengesetzt. Jede Retinazelle hat drei Abschnitte von ungleicher Ausbildung: Stäbchen-, Sockel- und Kernregion, die ersten beiden liegen innen, die dritte außen von der Grenzmembran. Die Stäbchen bilden sich nach Art von Cuticularbildungen an der Retinazelle, und zwar in Gestalt zweier rinnenförmiger Halbcylinder, die den entsprechenden Zellabschnitt zwischen sich einschließen. Die Stäbchenhälften aber gruppieren sich ihrerseits wieder in der Weise, dass gewöhnlich vier derselben, die zu eben so vielen Zellen gehören, zu Einheiten höherer Ordnung — Rhabdomen — zusammentreten. Die beiden Hälften des Stäbchens gehören so zu verschiedenen, aber benachbarten Rhabdomen. Die Sockelregion ist durch die bei allen Arten vorhandene Anhäufung körnigen Pigments charakterisirt; eine zweite Pigmentanhäufung am inneren Ende der Stäbchen ist nicht konstant. Die Kernregion ist außer durch den Kern noch durch eine besonders stark entwickelte Hülle gekennzeichnet, die wahrscheinlich mit einer ähnlichen Bildung am Sockel, dem »Sockelmantel« gleichartig ist. Mit dem äußeren zugespitzten Ende dieses Abschnittes geht jede Retinazelle in eine Nervenfasern über. Als Fortsetzung und letzte Endigung dieser Nervenfasern ist mit größter Wahrscheinlichkeit eine feine Fasern zu betrachten, welche im Inneren der Retinazelle bis gegen die Limitans emporsteigt; in der Stäbchenregion verläuft sie zwischen je zwei Rhabdomen; ein unmittelbarer Kontakt mit der Substanz der letzteren oder ein Übergang in dieselben kam nirgends zur Beobachtung. — Die Limitanszellen sind in der Sockelregion zwischen die Retinazellen eingesprengt; sie senden Ausläufer zu der Innenfläche der Retina ab, die im Inneren der Rhabdome verlaufen und an ihrem inneren Ende mit der Membrana limitans verschmelzen, welche die Retina innen überzieht; die Ausläufer sind als Material für den Aufbau der Limitans zu betrachten.

Der gründlichen Aufklärung der Verhältnisse durch GRENACHER's Untersuchungen ist es zuzuschreiben, dass in den 16 Jahren seit deren Erscheinen nur zwei, wenig umfangreiche, Abhandlungen über die Retina der Cephalopoden

erschienen sind: in der einen theilt RAWITZ 33 seine werthvolle Beobachtung mit, dass bei solchen Cephalopoden, die eine zweite, innere Pigmentzone besitzen (*Sepia*, *Sepiola*, *Eledone*), in der Dunkelheit eine Pigmentwanderung eintritt, derart, dass das Pigment dieser Zone im Inneren der Stäbchen gegen die äußere Pigmentzone sich zurückzieht. Die andere Abhandlung stammt von v. LENHOSSÉK 25; sie stellt die Form der Sehzellen bei *Eledone* durch Chromsilberimprägnation fest und bringt einige Bemerkungen über die histologische Auffassung der Retina. Was sie sonst enthält, wie die Ermittlung, dass jede Sehzelle in eine Nervenfasern übergeht, und dass die Cephalopoden-Retina nicht mit der gesammten Wirbelthier-Retina, sondern nur mit der Neuroepithelschicht derselben verglichen werden kann, ist lediglich eine Bestätigung dessen, was GRENACHER schon lange vorher erkannt und mitgetheilt hat. Die Kritik, welche v. LENHOSSÉK an anderen Befunden GRENACHER's übt, ist von diesem selbst schon zurückgewiesen 12. Wenn KOPSCH 22 ohne Nennung GRENACHER's der Arbeit v. LENHOSSÉK's den Nachweis zuschreibt, »dass die Netzhaut der *Eledone* der Hauptsache nach aus einer einfachen Lage von Sinneszellen besteht, die an ihrem basalen Ende in einen feinen Fortsatz . . . auslaufen«, der zum Ganglion opticum geht, so muss dem gegenüber auf die unbestreitbare Priorität GRENACHER's nachdrücklich hingewiesen werden.

GRENACHER hat zuerst die Cephalopodenretina als ein einschichtiges Epithel aufgefasst. Die Stellung der Limitanzzellen in diesem Epithel erscheint nach seinen Ausführungen nicht ganz klar; er erkennt genau, dass sie die Reihe derjenigen Epithelzellen fortsetzen, die den Zwischenraum zwischen Retina und Corpus epitheliale einnehmen, er präcisirt ihre Rolle bei der Bildung der Limitans; aber ihr Verhältnis zu den stäbchentragenden Retinazellen, den Sehzellen, hat er nicht »auf den Begriff« gebracht. v. LENHOSSÉK hat dies gethan, wenn er für die Limitanzzellen den Ausdruck »indifferente Epithelzellen« gebraucht und sagt, »dass die Sehzellen mit ihrem . . . kernhaltigen protoplasmatischen Körper eigentlich unter dem Epithel liegen«. Einer Änderung der Benennung für die Limitanzzellen in »indifferente Epithelzellen« möchte ich aber nicht zustimmen; dieser Name ist zur Erläuterung der Stellung dieser Zellen gut, aber der GRENACHER'sche Name ist so bezeichnend, dass er völlig zu Recht besteht. — Es entspricht sonach das Ende der Sockelregion GRENACHER's der freien Oberfläche des Epithels; die Stäbchen, die nach innen davon liegen, sind als Fortsätze der Epithelzellen aufzufassen; die »Grenzmembran« dagegen ist nichts Anderes als eine Basalmembran.

Diese Anschauung lässt sich entwicklungsgeschichtlich unschwer begründen. An dem Auge eines *Sepia*-Embryos, in dem die Linse erst eine zapfenförmige Gestalt hat, ist die Retina ein deutlich einschichtiges Epithel, dessen schlanke Zellenleiber von einer bis zur anderen Grenzfläche sich ausstrecken, während die runden Kerne sich

in zwei Reihen anordnen. Stäbchen sind noch nicht zu erkennen, eben so wenig eine Grenzmembran, welche die Zellenlage durchsetzte; nach außen schließt eine scharf begrenzte Basalmembran das Epithel ab. Diesen Charakter behält die Retina noch längere Zeit bei: in Folge zahlreicher Kerntheilungen, die alle in nächster Nähe der freien Epitheloberfläche vor sich gehen, mehren sich ihre Zellen; die Kerne werden länglich und ordnen sich zu drei, vier und mehr Reihen an. Es treten dann auch die Stäbchen auf, zunächst als ganz kleine zapfenförmige Ausläufer der Zellen auf der inneren Fläche des Epithels; zugleich erkennt man eine ganz dünne Membran, die von ihnen emporgehoben wird und noch durch Fäserchen mit dem Epithel in Verbindung bleibt: es ist die Limitans (Fig. 83a). In der Mitte der Retina ist das Bild ein wenig anders als an den Seiten; die Entwicklung ist dort schon etwas weiter fortgeschritten, die Stäbchen sind etwas länger, und, was mir wichtig erscheint, es liegen zahlreiche Kerne dicht an die Basalmembran herangedrängt (Fig. 83b).

In einem weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadium des Auges, das dem in Fig. 684 oben bei KORSCHULT und HEIDER (Entwicklungsgeschichte) nach BOBRETZKY abgebildeten Auge von *Loligo* entspricht, sieht man zuerst ein der »Grenzmembran« entsprechendes Gebilde auftreten (Fig. 84bm); es liegt aber im Gegensatz zu dem Verhalten in der fertigen Retina ganz basal, und die Mehrzahl der Kerne liegt nach innen davon, nur wenige nach außen; dagegen ist die scharfe basale Begrenzung des Retinaepithels, die Basalmembran, nicht mehr vorhanden. Auf weiteren Entwicklungsstadien nehmen die Zellkerne nach innen von der »Grenzmembran« ab, die nach außen von ihr mehren sich. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese ganze Veränderung darauf beruht, dass die Zellen des Retinaepithels mit ihren basalen Enden durch die Basalmembran hindurchwandern: die dichte Anlagerung der Kerne an diese Membran (Fig. 83b) ist die erste Andeutung davon; in späteren Stadien kann man nicht selten Stellen finden, wo ein Kern zur Hälfte innerhalb, zur anderen Hälfte außerhalb dieser Membran liegt (Fig. 84 bei †), also gerade in der Durchwanderung begriffen ist. Dieser Process dauert so lange an, bis die meisten der Zellen mit dem größten Theile ihres Plasmaleibes nach außen von der Membran liegen, diese also ganz gegen die Stäbchenseite der Retina gerückt ist und nur noch die Limitanszellen nach innen von ihr stehen. Die Retinazellen sind also, wie v. LENHOSSÉK recht vermuthete, ins Bindegewebe eingewachsen; die »Grenzmembran« ist nichts Anderes als die Basalmembran. Damit

erklärt es sich ohne Weiteres, dass zwischen den kernführenden Enden der Sehzellen Bindegewebsfasern und Blutgefäße in großer Menge liegen (Fig. 86 *a* und *b* von *Eledone*).

Aus dieser Entwicklung der »Grenzmembran« wird auch auf den Bau derselben ein Licht geworfen. Sie ist nicht, wie v. LENHOSSÉK sagt, eine Cuticularbildung, die von dem basalen Ende der Limitanszellen ausgeht, sondern sie ist bindegewebiger Natur. Sie ist nicht gleichmäßig verbreitet, derart, dass jede Limitanszelle gleichen Antheil an ihr hätte; vielmehr macht ihr Flächenbild völlig den Eindruck eines Bindegewebsnetzes (Fig. 85), in dem hier und da, besonders wo Gefäße verlaufen, Kerne eingelagert sind. Überall sieht man auf Querschnitten durch die Retina bei entsprechender Färbung die Theile der Membran mit Bindegewebsfasern in Verbindung treten, die ihrerseits mit dem Bindegewebe nach außen von den Enden der Sehzellen verknüpft sind (Fig. 86 *a* und *b*). Ja, bei *Illex coincidii* finde ich gar nicht selten Kerne von Limitanszellen, die durch die »Grenzmembran« nach außen hindurchragen (Fig. 87).

Ich gebrauche fortan für das Gebilde, das GRENACHER in der Cephalopodenretina als »Grenzmembran« bezeichnet, den Namen Basalmembran. Die Änderung wäre an sich nicht nöthig; sie wird nur wünschenswerth, wenn man das Heteropodenaug zum Vergleich heranzieht. Dort hat GRENACHER in entsprechender Weise eine feine Membran als Grenzmembran bezeichnet, die man derjenigen bei den Cephalopoden nicht gleichsetzen kann: die Grenzmembran im Heteropodenaug liegt in der Verlängerung der inneren Cuticula, welche die freien Enden der an die Retina angrenzenden Epithelzellen überzieht; eine solche Grenzmembran musste im Cephalopodenaug an der Basis der Stäbchen, am inneren Ende der Limitanszellen liegen. Bei *Scaevurgus tetracirrus*, wo die Retina-Elemente am wenigsten zahlreich sind (vgl. die Zahlangaben am Ende dieses Abschnittes), finde ich am Rande der Retina, wo die Zellen besonders locker stehen, an der Basis der Stäbchen eine deutliche Grenzmembran, die derjenigen im Heteropodenaug völlig entspricht, und für die ich diesen Namen auch anwenden möchte. Zwar geht GRENACHER'S Bearbeitung der Cephalopodenretina zeitlich derjenigen des Heteropodenauges voraus. Wenn aber doch einmal wegen dieser Discordanz eine Änderung vorgenommen werden muss, so will ich sie lieber hier eintreten lassen, wo ich von GRENACHER'S Auffassung mehrfach abweiche, als bei dem Heteropodenaug, wo ich mit ihm in vollster Übereinstimmung bin.

Aus dieser Auseinandersetzung geht mit Nothwendigkeit die Fol-

gerung hervor, dass die Sockel im Heteropodenaug mit dem, was GRENACHER in der Cephalopodenretina Sockel nennt, nicht homolog sein können. Die ersteren sind Auswüchse der Zellen über ihre ursprüngliche Erstreckung hinaus, wie die Stäbchen im Cephalopodenaug, und liegen nach innen von der Grenzmembran; die »Sockel« im Cephalopodenaug sind dagegen die intraepithelialen Theile der Sehzellen, sie liegen nach außen von der Grenzmembran, wo eine solche vorhanden ist, zwischen dieser und der Basalmembran. Ich glaube, dass man für diese Theile der Cephalopodensehzelle keinen besonderen Namen braucht, und lasse jedenfalls den Namen »Sockel« für sie fallen.

Die äußere Pigmentzone durchsetzt, wie v. LENHOSSÉK angiebt, sowohl die Sehzellen wie die Limitanzellen, und ist nicht auf erstere beschränkt.

Für die Verlängerung der Sehzellen, die von den beiden cuticularen Halbröhren eingeschlossen ist, hat GRENACHER in Übereinstimmung mit BABUCHIN und HENSEN den Namen Stäbchen gebraucht; ich behalte ihm bei. Im plasmatischen, die cuticulare Röhre ausfüllendem Theile dieses Stäbchens kann man bei genügend intensiven Färbungen, wie sie uns durch die neueren Hämatoxylinmethoden ermöglicht werden, auch auf Querschnitten durch die Retina (Längsschnitten durch die Stäbchen) häufig jene feine Faser verfolgen, die GRENACHER nur auf Querschnitten sehen konnte. Nach außen konnte ich sie auch in dem intraepithelialen Theile der Retinazellen nachweisen (Fig. 88 *nfi* zeigt dies bei *Scaevurgus*), und bei günstigen Präparaten, die ich von *Eledone* habe, kann man sie auch weiter in der Zelle entlang laufen sehen. Im Stäbchen schlängelt sich die Faser mannigfach (Fig. 89) und endet am inneren Ende dicht unter der Limitans mit einer Verdickung. Dieser Endknopf ist besonders günstig bei *Illex coindetii* zu sehen, einer Art, bei der die innere Pigmentzone fehlt; hier sind die Knöpfchen sehr groß und färben sich mit Eisenhämatoxylin dunkelblau; die an sie ansetzende Faser kann man weit hinein in das Stäbchen verfolgen (Fig. 89). Aber auch bei anderen Arten lässt sich das Endknöpfchen nachweisen, selbst bei solchen, welche die innere Pigmentzone besitzen; bei diesen erscheinen sie deutlich an den Stellen, wo der helle Streif die Retina durchzieht, den RAWITZ (33) zuerst bei *Sepia* erkannte: hier ist das Pigment von dem Knöpfchen zurückgezogen (Fig. 91, mittleres Stäbchen). Entpigmentirte Präparate möchte ich desshalb nicht für das Vorhandensein dieses Gebildes ins Feld führen, weil man einwenden könnte, das

Substrat der hier angehäuften Pigmentkörnchen habe sich gefärbt und täusche einen Endknopf der Faser vor. — Das Endknöpfchen erinnert an ähnliche Verhältnisse bei den Stäbchen der Alciopiden, nur dass man dort die Faser innerhalb des Knöpfchens noch verfolgen kann, was man hier nicht vermag. Wie dort sehe ich auch bei den Cephalopoden in dieser Faser eine Neurofibrille.

v. LENHOSSÉK hat die Fasern in Stäbchen und Zelle nicht finden können; GRENACHER selbst betont freilich, dass nur ausnahmsweise günstige Präparate ihm diese Bildungen gezeigt haben; ich habe sie dagegen mit den von mir angewandten Methoden, die ja auch v. LENHOSSÉK schon zur Verfügung standen, häufig darstellen können. Den principiellen Widerspruch v. LENHOSSÉK's gegen das Vorhandensein solcher Fasern habe ich schon oben erörtert.

Hier komme ich nun auf den Hauptpunkt dieser Auseinandersetzung: ich halte diese Neurofibrille für das lichtrezipierende Element der Sehzelle. GRENACHER hat diese Möglichkeit erwogen; er sagt: »wenn nicht eine ganze Fülle von anderen Thatsachen und Erwägungen dieser Auffassung principiell im Wege stünden«, würden »eine ganze Reihe von Cephalopoden zu ihren Gunsten vorgeführt werden können, nämlich alle jene, bei denen die innere, dicht unter der Limitans gelegene Pigmentzone fehlt, die Nervenfasern also wie bei den Alciopiden dem Lichte ausgesetzt ist«. Sehen wir, was er dagegen einwendet.

»Die ganze Fülle vergleichend-anatomischer Thatsachen weist noch immer einzig und allein auf die Stäbchen in ihren verschiedenartigen Formen, als die allein konstanten, dem Licht überall zugänglichen Elemente hin, die wir als unentbehrliche Vermittler der Lichtempfindung in Anspruch zu nehmen haben«, sagt GRENACHER, und an einer anderen Stelle äußert er sich über die Natur der Stäbchen dahin, »dass dieselben . . . überall als von besonderen Zellen nach Art der Cuticulae abhängige Bildungen auftreten«. Diese Anschauungsweise ist zunächst von HENSEN (14) deutlich ausgesprochen: er stellt fest, dass die Stäbchen der Cephalopoden Cuticularbildungen seien, »und bei den Heteropoden und Pecten deutet das Verhalten der Stäbchen auf die gleiche Entstehungsweise«. Auch für die Stäbchen der Säugethierretina ist HENSEN geneigt, sie als Cuticularbildungen anzusehen — für die übrigen Wirbelthiere würde dann wohl das Gleiche zu gelten haben. Für GRENACHER fiel dann besonders die ganze Masse der Arthropoden ins Gewicht, deren Rhabdome er als Cuticularbildungen deutet. Dazu kommen noch die Alciopiden und

die übrigen Raubanneliden, so dass allerdings bei den damals genauer untersuchten Sehorganen kaum eines war, in dem nicht stäbchenartige Cuticularbildungen eine Rolle spielten.

Aber von diesen Stäbchen enthält dasjenige der *Alciopiden* eine Neurofibrille im Inneren der cuticularen Röhre, die schon durch GREEFF bekannt wurde; bei den Raubanneliden konnte ich eine eben solche durch Stäbchen und Sehzelle verfolgen. Am *Pecten*-Stäbchen vermisste ich, wie oben aus einander gesetzt, die Cuticula, dagegen ist die Neurofibrille in ihm seit HENSEN bekannt, und wenn auch angefochten, besteht sie doch zu Recht. Die Plättchensätze an den Sehzellen der *Heteropoden* lassen sich wohl kaum als cuticulare Säume auffassen; ich habe oben versucht, sie als verschmolzene und verdickte, in ihrer Konsistenz umgewandelte Enden von Neurofibrillen zu deuten. Für die Rhabdome der *Arthropoden* haben JOHANSEN (Zool. Jahrb. [Anat.] Bd. VI, p. 445) und PARKER (29) sich dahin geäußert, dass sie keine Ausscheidung, sondern »eine lebende Modifikation des Protoplasmas« der Retinulazellen seien und ich habe oben angedeutet, dass ich eine ähnliche Auffassung wie bei den Plättchen der Heteropoden auch für sie begründen zu können glaube. Was schließlich die Wirbelthierstäbchen anbetrifft, so bin ich allerdings noch ganz ohne eigene Erfahrung und wage kaum die Möglichkeit zu erwägen, ob der nicht unbestrittene Achsenfaden etwa als lichtrecipirende Neurofibrille aufgefasst werden kann.

Dagegen sind seither eine ganze Anzahl Sehorgane bekannt geworden, an deren Sinneszellen Cuticularbildungen ganz fehlen. So sind zunächst bei den stäbchenartigen Bildungen, die sich als Auswüchse der Sehzellen über ihr freies Ende hinaus darstellen, nicht überall cuticulare Hüllen bekannt: ich erinnere an die oben besprochenen Stäbchen von *Lima* und *Pecten*, oder an die etwas abweichenden Verhältnisse von *Siphonostoma diplochaetos*; hier sind aber überall Neurofibrillen im Stäbchen vorhanden. Weiter fehlen Cuticulae an den Sehzellen der *Planarien* und allen nach diesem Typus gebauten Sehorganen: hier haben wir als lichtrecipirende Elemente nach meiner Auffassung ebenfalls Neurofibrillen anzusehen, nicht eine, sondern viele in einer Sehzelle, welche jede mit einer Anschwellung, dem »Stiftchen«, an der Zellperipherie endigen. Schließlich ist auch in den epithelialen Augen, wie einerseits dem segmentalen Auge des Palolowurms, andererseits den Komplexaugen von *Sabella*, *Branchiomma* und *Arca* das recipirende Element der Sehzellen keine

Cuticularbildung, sondern dort eine einzelne dicke Neurofibrille, hier wahrscheinlich ein Bündel von feinen Neurofibrillen.

Es ist also kein Grund mehr vorhanden, Cuticularbildungen als wesentliche Bestandtheile der Sehzellen, als recipirendes Element anzusehen. Vielmehr sehen wir in allen aufgezählten Beispielen Neurofibrillen, meist mit verdickten oder sonst modificirten freien Enden, als Theile der Sehzellen wiederkehren, und dürfen desshalb mit großer Wahrscheinlichkeit sie als nothwendiges Organulum dieser Zellen ansehen, und in ihnen den recipirenden Endapparat erblicken. Desshalb glaube ich, dass auch in den Stäbchen der Cephalopodenretina die Neurofibrille als lichtrecipirender Theil fungirt.

Der andere nicht minder schwerwiegende Einwurf, den GRENACHER dieser Deutung entgegenhält, bezieht sich auf diejenigen Cephalopoden, bei denen eine innere Pigmentzone in der Retina vorkommt. Der »schützende Pigmentgürtel vor den Nervenfasern« müsste diese ganz vom Licht absperrern, die Thiere wären blind, wenn die Fasern der recipirende Theil wären. Wir werden sehen, wie auch dieser Einwurf sich völlig befriedigend aufklären lässt, und die Pigmentverhältnisse, die hier gegen diese Auffassung ins Feld geführt werden, vielmehr eine nicht unwichtige Stütze für dieselbe bilden, wenn man Thatsachen in Erwägung zieht, die allerdings zu der Zeit, wo GRENACHER'S Untersuchungen entstanden, noch nicht bekannt waren.

Zuvor will ich jedoch die Schwierigkeiten für das physiologische Verständnis des Sehvorgangs besprechen, die sich bei GRENACHER'S Anschauung ergeben. Auch damit bringe ich nichts Neues, GRENACHER selbst hat sie mit so vorzüglicher Klarheit erörtert, dass ich nichts Besseres thun kann, als seiner Darstellung zu folgen. Weglassen möchte ich diese Erwägungen nicht, da sie ja der gegentheiligen Auffassung, die ich vertheidige, zur Stütze dienen müssen. Für GRENACHER ist das — im Allgemeinen viertheilige — Rhabdom die Perceptionseinheit. Dieses steht aber mit vier Zellen in Verbindung, welche sonach mitsammt ihren vier Nervenfasern einer gleichartigen Einwirkung ausgesetzt wären. Da aber jede Zelle zu zwei Rhabdomen in Beziehung steht, so haben die einzelnen Rhabdome mit jedem ihrer unmittelbaren Nachbarn einen gemeinsamen Leitungsdraht; wenn auch jedes mit vier Nerven verbunden ist, so steht doch jeder dieser Nerven nur halb in seinem Dienst. Das sind Wechselbeziehungen, »die das Verständnis des Sehvorgangs nicht unwesentlich erschweren«. Die Folge davon ist, dass »differente Reize auf unmittelbar benachbarten Rhabdomen durch die partiell gemein-

same Leitung wahrscheinlich nicht voll ihrer Differenz entsprechend zur Empfindung gelangen werden, sondern erst dann, wenn ihre Projektion auf Rhabdome erfolgt, welche keine gemeinsamen Nervenfasern mehr erregen«. Dabei sieht GRENACHER noch absichtlich ab von dem Umstand, dass sich zahlreiche Rhabdome unter sich vermittels ihrer Kante vereinigen zu einer einheitlichen, nur von unregelmäßig geformten Kanälen durchsetzten Masse. Dadurch wird die Erklärung natürlich noch weit mehr erschwert.

Alle diese Schwierigkeiten fallen fort, wenn man in den cuticularen Bildungen, welche die plasmatischen Stäbchen einschneiden, nichts sieht als ein Stützgerüst für diese, und dagegen als lichtrecipirendes Element die in Zelle und Stäbchen verlaufende Neurofibrille betrachtet.

Nun komme ich zu den Pigmentverhältnissen der Cephalopodenretina. Wenn man die in Alkohol konservirten Retinae der verschiedenen Arten betrachtet, so springt ein Unterschied in ihrem Aussehen sofort in die Augen: bei *Illex*, *Loligo*, *Todarodes* und *Scaevurgus* ist die Retina silbergrau bis gelbgrau gefärbt; ihr Rand hebt dadurch sich in dem aufgeschnittenen Auge von *Loligo* scharf gegen das Pigmentepithel der präretinalen Zone ab, die das Corpus epitheliale ringförmig umgiebt (Fig. 90). Dagegen sind die Retinae von *Rossia*, *Sepiolo*, *Sepia*, *Octopus* und *Eledone* tief braunschwarz. Bei diesen letzteren finde ich überall, mit alleiniger Ausnahme von *Sepiolo*, einen quer durch die Retina verlaufenden helleren Streifen, dessen Richtung genau der Zone entspricht, in der auf der Außenseite die Nervenfasern das Auge verlassen um zum Sehganglion zu gehen. RAWITZ (33) hat diesen Streifen zuerst nachgewiesen bei *Sepia*, fand ihn aber nicht bei *Eledone* und *Sepiolo*. Es leuchtet nun sogleich ein, dass diese beiden Gruppen, die mit heller und mit dunkler Retina, auch der Lebensweise nach zusammengehören: *Illex*, *Loligo* und *Todarodes* sind pelagische Formen, die in so fern keinen Unterschied zwischen Tag und Nacht machen, als sie fortwährend in Bewegung sind. Dagegen sind *Sepia*, *Octopus* und *Eledone* ausgesprochen littorale Thiere, die sich bei Tage in Schlupfwinkeln verbergen oder auf dem Boden ruhig liegen, und Nachts auf Raub ausgehen. *Scaevurgus* ist eine Tiefenform. Wie sich *Rossia* und *Sepiolo* stellen, weiß ich nicht.

Untersucht man diese verschiedenen Retinae auf Schnitten, so zeigt es sich, dass bei der ersten Gruppe das Pigment auf die Limitanzellen und die zwischen ihnen gelegenen Theile der Sehzellen beschränkt ist, dass aber die Enden der Stäbchen davon frei sind (Fig. 91,

rechte Sehzelle). Bei der zweiten Gruppe dagegen zieht sich das Pigment von den Stellen, wo es bei jenen vorhanden ist, in feinen Körnchen durch das Stäbchen hinauf, die Neurofibrille entlang, und folgt genau deren Schlingelungen, um dann am Ende eine dichte Hülle um das Endknöpfchen der Fibrille zu bilden (Fig. 91, linke Sehzelle). Die dicht neben einander liegenden dunkel umhüllten Endknöpfchen erscheinen dann als die Pigmentanhäufungen der Autoren, welche die innere Pigmentzone zusammensetzen; dieser oberflächlichen Lage von Pigment ist das dunkle Aussehen derjenigen Retinae zuzuschreiben, denen eine solche Pigmentzone zukommt. GRENACHER hat diesen Unterschied in der Pigmentirung bei *Loligo* und *Octopus* schon erkannt, aber irrthümlich auch *Sepia* die innere Pigmentzone abgesprochen, was RAWITZ richtig stellt. — Da wo der hellere Streif die dunklen Retinae durchzieht, hat sich das Pigment von den Knöpfchen der Neurofibrillen zurückgezogen, umgiebt aber immer noch in zahlreichen Körnchen die Fibrille selbst.

Auch an den lebenden Tintenfischen kann man Unterschiede in der Färbung der Augen erkennen. JATTA (18) sagt, dass bei den pelagischen Arten die Farbe der Augen blau sei, bei den littoralen roth oder gelb. Das Blau kommt offenbar dadurch zu Stande, dass die äußere Pigmentzone durch das trübe Medium der Stäbchenschicht geschehen wird — also ähnlich wie an der blauen Iris beim Menschen. Das rothbraune Pigment der inneren Pigmentschicht mag roth erglänzen bei auffallendem Lichte — wie eine gelbe Färbung entsteht, weiß ich allerdings nicht zu erklären.

RAWITZ (33) hat nun gezeigt, dass in der Retina von *Eledone*, die nach längerem Verweilen im Dunkeln unter Lichtabschluss getödtet wird, das Pigment aus der inneren Pigmentzone fortgewandert ist und sich gegen die äußere Pigmentzone zurückgezogen hat (Fig. 91 rechts). GRENACHER (12) vermuthet wohl mit Recht, dass die Pigmentwanderung an der Faser innerhalb des Stäbchens entlang geht. Ich konnte das Ergebnis der Pigmentverschiebung an der Retina einer *Sepia* beobachten, die ich zwei Tage in der Dunkelkammer hielt.

Schon BABUCHIN (2) hat die Dislokationsfähigkeit der Pigmentsubstanz erwogen; aber die Prämissen, durch die er darauf geführt wird, sind nicht zuverlässig. Er sagt: »Obwohl die Stäbchen bei *Sepia* beinahe beständig von einer Schicht Pigment überdeckt sind, so stieß ich später doch auf Exemplare, wo diese Schicht gar nicht vorhanden war; dieselbe Erscheinung wiederholte sich auch bei *Loligo*.« Das Letztere erscheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Über die Ursache der Pigmentverschiebung findet sich keine Angabe.

Das giebt uns den Schlüssel zur Erklärung für das verschiedene Verhalten des Pigmentes in den Retinae der verschiedenen Arten.

Sepia, *Eledone* und *Octopus* sind Thiere mit nächtlicher Lebensweise, die ihre Augen also hauptsächlich des Nachts brauchen; die recipirenden Theile müssen daher sehr reizbar sein, damit sie schon durch die geringen Lichtmengen, die bei Nacht in sie eindringen können, genügend stark afficirt werden. Am Tage würden so empfindliche Thiere durch die Überfülle des Lichtes ganz geblendet sein, wie man das z. B. von den Eulen sagt: der Schutz gegen solche Blendung wird erlangt durch die Wanderung des Pigments, das sich um die Nervenfibrille und in besonders dichter Menge um das Endknöpfchen derselben anhäuft. Die Thiere sitzen dann unthätig in ihren Schlupfwinkeln und würden in der That völlig blind sein, wenn nicht im Bereiche des hellen Streifens, der die Retina durchzieht, die Endknöpfchen der Neurofibrillen frei von Pigment blieben. Es ist sehr wohl möglich, dass die Endorgane in diesem Gebiete weniger reizbar und für das Sehen im Dunkeln deshalb weniger tauglich sind, und dass bei den nächtlichen Ausflügen der Thiere die Nachbartheile der Retina für den hellen Streifen eintreten müssen. — Bei den pelagisch lebenden Cephalopoden jedoch, die auch den Tag über in Bewegung sind, würde ein solcher Pigmentüberzug über die Neurofibrillen und deren Endknöpfchen dem Thiere direkt schädlich sein, da ja das Sehen entweder nur auf einen Theil der Retina beschränkt oder direkt behindert würde. Es wäre aber möglich, dass im direkten Sonnenlicht auch hier Pigmentverschiebungen eintreten.

Die Wanderung des Pigments würde nur eine mangelhafte Erklärung finden, wenn man in den Rhabdomen GRENACHER's die lichtrecipirenden Elemente sehen wollte; denn sie würden durch die in ihrer Längsrichtung einfallenden Lichtstrahlen doch getroffen werden, da ja die innere Pigmentzone nicht zusammenhängend ist, sondern aus einzelnen Pigmentanhäufungen besteht, die zwischen den Rhabdomen liegen. Die Pigmentstränge zu Seiten der Rhabdome würden weder eine Abblendung noch eine optische Isolirung desselben bewirken. Völlig unerklärt aber bliebe der helle Streif in den Retinae der littoralen Cephalopoden und das Verhalten des Pigmentes in ihm. Dagegen leuchtet es ohne Weiteres ein, dass der Überzug der Neurofibrille durch Pigment ein wirksames Mittel gegen zu starke Reizung derselben durch intensive Beleuchtung ist, oder bei völliger Umhüllung eine solche Reizung ganz verhindert. Da die Neurofibrille im Stäbchen geschlängelt verläuft, nicht genau in der Achse desselben, so werden einerseits die Strahlen, die in der Achsenrichtung des Stäbchens einfallen, nicht die ganze Fibrille durchlaufen,

andererseits können Strahlen, die an dem Endknöpfchen vorbeigehen, sehr wohl noch Theile der Neurofibrille treffen, theils direkt, theils dadurch, dass sie von den cuticularen Wänden des Stäbchens entsprechend reflektirt werden. Wenn sich nun das Pigment auch nur über einen Theil der Neurofibrille herüberzieht, so wird damit doch schon eine Verringerung des Reizes bewirkt, die entsprechend gesteigert werden kann, bis zur völligen Einhüllung auch des Endknöpfchens.

Das also, was in Bezug auf die Rhabdome durch die Art der Pigmentvertheilung nicht erreicht werden kann, wird in Bezug auf die Neurofibrillen sehr leicht erreicht: eine Abstufung der Blendung derart, dass bei großer Helligkeit nur wenige, bei geringer Beleuchtung möglichst viel Lichtstrahlen zu den recipirenden Elementen gelangen können. Unsere Erklärung der besprochenen Schwierigkeit ist also: die Cephalopoden mit innerer Pigmentzone sind Nachthiere, und am Tage ist ihr Sehen auf den hellen Streifen der Retina beschränkt.

Also auch diese Erscheinungen sprechen für die von GRENACHER verworfene Deutung, die ich wieder aufnehme, und ich glaube, dass somit nichts mehr gegen, Alles für die Auffassung spricht, dass die Neurofibrille im Stäbchen der Cephalopodenretina das lichtrecipirende Element der Sehzelle ist.

Damit ist die Einheit gegeben, die man etwaigen Zählungen der Retina-Elemente zu Grunde legen kann. Um eine Grundlage zur Abschätzung der Sehschärfe bei den Cephalopoden zu geben, habe ich eine Anzahl solcher Zählungen vorgenommen. Ich benutzte dazu ein ZEISS'sches Ocular-Netzmikrometer mit $\frac{1}{2}$ mm-Theilung. Da die Vertheilung der Elemente eine sehr gleichmäßige ist, so ist die Zählung sehr einfach: die Auszählung der Quadrate ergibt nahezu gleiche Zahlen, und der Durchschnitt schon relativ weniger Zählungen (50 bis 100) gewährt eine genügende Genauigkeit. Am angenehmsten ist es, bei den dunklen Retinae die Pigmenthäufchen der inneren Pigmentschicht zu zählen; aber auch die Stäbchen lassen sich da, wo sie recht regelmäßig stehen, mit Sicherheit zählen. Bei Ermittlung der folgenden Werthe ist allerdings auf eine Schrumpfung der konservirten Retina nicht Rücksicht genommen, eben so wenig auf eine Zusammenschiebung der übrigens mit warmem Wasser gestreckten Schnitte. Daher sind sie wohl etwas zu groß ausgefallen; aber ich glaube nicht, dass die Abweichung von der Wirklichkeit groß ist; auf einige Tausend kann es dabei freilich nicht ankommen. Es stehen auf dem Raum eines Quadratmillimeters bei: *Loligo* 162400, *Eledone*

Unters. über die Organe der Lichtempfind. bei niederen Thieren. VI. 469

106000, *Sepia* 105600, *Illex* etwa 90000, *Octopus* 64000, *Todarodes* 61000, *Rossia* 60000 und *Scaevurgus* 26000 Stäbchen. Die Tiefenform *Scaevurgus* hat also die bei Weitem wenigsten. Diese Zahlen zeigen uns, wie erstaunlich scharf das Sehvermögen dieser Thiere sein muss. Wenn wir für ein Auge von *Sepia* vom Durchmesser des Menschauges die Zahl der lichtrezipirenden Einheiten berechnen, so erhalten wir, die Retina als Halbkugelschale angenommen, die außerordentliche Zahl von über 70 Millionen Stäbchen, eine Zahl, deren Bedeutung uns erst klar wird, wenn wir bedenken, dass die Zahl der rezipirenden Einheiten für das Menschaugé insgesamt auf etwa 50 Millionen zu schätzen ist.

Tübingen, Ende April 1900.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. ST. APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung. In: Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1897. p. 495—748.
2. A. BABUCHIN, Vergleichend-histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopodenretina. In: Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. V. 1869.
- 3a. TH. BEER, Die Accommodation des Fischeauges. In: PFLÜGER's Archiv. Bd. LVIII. 1894. p. 523—650.
- 3b. Ders., Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Ebenda. Bd. LXIX. 1898. p. 549.
4. Ders., Die Accommodation des Cephalopodenauges. Ebenda. Bd. LXVII. 1897. p. 541—586.
5. O. BÜTSCHLI, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. In: Festschrift des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. 1886.
6. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
7. Ders., Über Molluskenaugen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889. p. 378—402.
8. C. GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.
9. E. GÖPPERT, Untersuchungen über die Sehorgane der Salpen. In: Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892. p. 250—294.
10. H. GRENACHER, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. In: Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. 1884.
11. Ders., Desgl. II. Das Auge der Heteropoden. Ebenda. Bd. XVII. 1886. p. 1—64.
12. Ders., Über die Retina der Cephalopoden. In: Zool. Anzeiger. Bd. XVIII. Nr. 480. 1895.

13. M. HEIDENHAIN, Cytomechanische Studien. In: Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1895. p. 473—577.
14. V. HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865.
15. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.
 - I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
 - II. Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. 1897.
 - V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. 1899.
16. J. S. HICKSON, The Eye of Spondylus. In: Quart. Journ. of Micr. Science. N. S. Vol. XXII. 1882. p. 362—364.
17. TH. H. HUXLEY, Morphology of the Cephalous Mollusca. In: Philosoph. Transact. Vol. CXLIII. Pt. 1. 1853. p. 29—65.
18. G. JATTA, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monographie. Berlin 1896.
19. G. KALIDE, Vorläufige Mittheilungen über Studien am Gastropoden- und am Pectenauge. In: Zool. Anz. Bd. XI. Nr. 294 u. 295. 1888.
20. W. KEFERSTEIN, Malacozoa cephalophora. In: BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. 2. Theil. 1862—1866.
21. K. KISHINOUE, Note on the Eyes of Cardium muticum Reeve. In: Journ. College of Science, Tokyo. Vol. VI. 1894. p. 279—285.
22. F. KOPSCH, Mittheilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. In: Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. Bd. XVI. 1899.
23. A. KROHN, Fernerer Beitrag zur Kenntniss des Schneckenauges. In: MÜLLER's Archiv. Jahrg. 1839. p. 332. Dazu Nachtrag in: FRORIEP's Neue Notizen. Bd. XXV. 1843. p. 41.
24. Ders., Über augenähnliche Organe bei Pecten und Spondylus. In: MÜLLER's Archiv. Jahrg. 1840. p. 381—386.
25. M. v. LENHOSSÉK, Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. p. 636—660.
26. R. LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. III. Gießen 1854.
27. F. LEYDIG, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. In: Diese Zeitschr. Bd. III. 1851. p. 325—332.
28. W. A. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena 1896.
29. G. H. PARKER, The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. In: Mitth. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XII. 1895. p. 1—73.
30. W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. 1886. p. 542—756.
31. B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. I. Theil: Ostreacea. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXII. (N. F. XV.) p. 415—536.
32. Ders., Desgl. II. Theil. Ebenda. Bd. XXIV. (N. F. XVII.) p. 549—631.
33. Ders., Zur Physiologie der Cephalopodenretina. In: Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiolog. Abth. Jahrg. 1891. p. 367—372.
34. K. E. SCHREINER, Die Augen bei Pecten und Lima. Bergens Museums Aarbog. 1896. Nr. 1.
35. M. SCHULTZE, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

<i>D</i> , dorsal;	<i>I</i> , innen;	<i>R</i> , rostral;
<i>V</i> , ventral;	<i>A</i> , außen;	<i>C</i> , caudal.
<i>au</i> , Auge;	<i>n</i> , Nerv;	
<i>bg</i> , Bindegewebe;	<i>ncz</i> , Costalzelle;	
<i>bgf</i> , Blutgefäß;	<i>nf</i> , Nervenfasern;	
<i>bgk</i> , Kern einer Bindegewebszelle;	<i>nfi</i> , Neurofibrille;	
<i>bk</i> , Blutkörperchen;	<i>no</i> , Sehnerv;	
<i>bm</i> , Basalmembran;	<i>nsz</i> , Nebenzelle;	
<i>c</i> , Cuticula;	<i>nszk</i> , Kern einer Nebenzelle;	
<i>circf</i> , Cirkulärfasern;	<i>nz₁</i> , unipolare Nervenzelle;	
<i>cobg</i> , bindegewebiger Theil der Cornea;	<i>nz₂</i> , multipolare Nervenzelle;	
<i>coep</i> , Corneaepithel;	<i>pep</i> , Pigmentepithel;	
<i>diz</i> , distale Zelle (der Pecten-Retina);	<i>per</i> , Periostracum;	
<i>dm</i> , Deckmembran;	<i>pk</i> , Kern einer Pigmentzelle;	
<i>empl</i> , Ephem;	<i>pz</i> , Pigmentzelle;	
<i>ep</i> , Epidermis;	<i>s</i> , Septum;	
<i>g</i> , Gehirn;	<i>sc</i> , Septum cellulare;	
<i>gm</i> , Grenzmembran;	<i>st</i> , Stäbchen;	
<i>gopt</i> , Ganglion opticum;	<i>sti</i> , Stiftchensaum;	
<i>k</i> , Kiel (des Heteropodenauges);	<i>sz</i> , Sehzelle;	
<i>l</i> , Linse;	<i>szk</i> , Kern einer Sehzelle;	
<i>lim</i> , Membrana limitans;	<i>ta</i> , Tapetum;	
<i>lim₁</i> , präretinale Limitanzzelle;	<i>tak</i> , Kern des Tapetums;	
<i>lim₂</i> , intraretinale Limitanzzelle;	<i>zwk</i> , Kern einer Zwischenzelle;	
<i>m</i> , Muskel;	<i>zws</i> , Zwischensubstanz zwischen den	
<i>mbk</i> , Kern eines Myoblasten;	Stäbchen (im Pectenauge);	
<i>mf</i> , Muskelfaser;	<i>zwz</i> , Körper der Zwischenzelle.	

Tafel XXV.

Figg. 1—6 beziehen sich auf Arca Noae.

Fig. 1. Zwei Einzelaugen, nach einem entpigmentirten Präparat. Links drei Kerne von Pigmentzellen (*pk*); links oben in der Ecke intercelluläre, schlingenförmig umkehrende Faser. Vergr. 850fach.

Fig. 2. Zwei Sehzellen; bei * ist die scharfe Abgrenzung des aufgetriebenen Schaltstückes gegen den hinteren verschmälerten Theil der Sehzelle, der die lichtreispirenden Elemente enthält, deutlich. Vergr. 850fach.

Fig. 3. Querschnitte durch den inneren Abschnitt zweier Einzelaugen. Die Punkte an der Peripherie der Pigmentzellen (*pz*) und zwischen diesen und der Sehzelle sind die Querschnitte intercellulärer Fasern. Vergr. 850fach.

Fig. 4. Flächenschnitt durch ein Komplexauge. Bei *x* eine Stelle, wo zwei benachbarte Sehzellen nur durch eine Pigmentzelle getrennt sind. Vergr. 850fach.

Fig. 5. Radiärschnitt durch ein Komplexauge, um die intercellulären Fasern zu zeigen; nach einem entpigmentirten Präparat. Vergr. 850fach.

Fig. 6. Schnitt durch den Mantelrand, senkrecht zu dessen Längsrichtung, mit Auge. Vergr. 180fach.

Figg. 7—13 beziehen sich auf *Lima squamosa*.

Fig. 7. Ein Stück des Mantelrandes mit drei Augenflecken. Vergr. 4fach.

Fig. 8. Einzelner Augenfleck, nach dem frischen Präparat. Vergr. 80fach.

Fig. 9. Medianschnitt durch ein Auge, senkrecht zum Mantelrand; der Verlauf des Nervus opticus (*no*) zum Mantelnerven (*n*) ist nach einem anderen Schnitt eingezeichnet. Die Pfeile *Xa* und *Xb* zeigen die Richtung, in der die Querschnitte auf Fig. 10*a* und *b* senkrecht zur Ebene des Papiers geführt zu denken sind. Vergr. 70fach.

Fig. 10*a* und *b*. Zwei Querschnitte durch das Auge (Richtung der Pfeile *Xa* und *b* in Fig. 9). Vergr. 80fach.

Fig. 11*a* und *b*. Sehzellen und Pigment-(Sekret-)Zellen der Augenwand, *b* nach einem Präparat, das deutlich die Neurofibrille im Stäbchen und ihre Fortsetzung auf die Sehzelle zeigt. Vergr. 600fach.

Fig. 12. Pigment-(Sekret-)Zellen von der schmalen Außenkante des Auges, ohne eingestreute Sehzellen. Vergr. 600fach.

Fig. 13. Querschnitte durch die Stäbchen; in *b* ist die Neurofibrille auf dem Querschnitt deutlich; die Masse des Emblems zwischen den Stäbchen ist hier etwas geschrumpft. Vergr. 700.

Figg. 14—33 beziehen sich auf *Pecten* und *Spondylus*.

Fig. 14. Schema des Auges von *Pecten jacobaeus* im Medianschnitt, mit möglichster Anlehnung an die Präparate. Vergr. etwa 160fach.

Tafel XXVI.

Fig. 15. Auge von *P. tigrinus* im Medianschnitt. Das mit * bezeichnete Stäbchen enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 520fach.

Fig. 16. Auge von *Spondylus gaederopus* im Medianschnitt. Vergr. 435fach.

Fig. 17*a—e*. Zellen aus der Linse von *P. jacobaeus*, mit Radiensystem. In *d* ist die Zellmembran vom Plasma abgehoben, die Radien sind an ihr haften geblieben und durchsetzen den Spalt. Vergr. 800fach.

Fig. 18*a*. Äußerster Schnitt durch die Vorderfläche der Linse von *P. maximus*, senkrecht zur Sehachse, mit den sich kreuzenden Muskelfasern. Vergr. 280fach. *b*, Rand eines weiter innen gelegenen Linsenschnittes mit den Muskelfasern. Vergr. 600fach. *c*, Myoblast mit einem Stück der zugehörigen Muskelfaser von der Vorderfläche der Linse. Vergr. 600fach. *d*, Medianschnitt durch die Cornea und den äußersten Theil der Linse, um die Myoblastenkerne und deren Unterschied gegen die Kerne der Linsenzellen zu zeigen. Vergr. 520fach.

Fig. 19. Seitlicher Schnitt durch das celluläre Septum von *Spondylus*, parallel der Augenachse; zwischen den schräg getroffenen Zellen des Septums sieht man die Intercellularlücken und in jeder den Schrägschnitt durch eine Nervenfasern; am inneren Rande sind Nervenfasern auf längere Erstreckung sichtbar. Vergr. 600fach.

Fig. 20. Retina von *P. aratus* im Medianschnitt; die Zwischensubstanz zwischen den Stäbchen ist in diesem Präparat nicht erhalten. Vergr. 520fach.

Fig. 21. Linke Hälfte eines Medianschnittes durch die Retina von *P. aratus*; das mit * bezeichnete Stäbchen enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 600fach.

Fig. 22. Zwei Stäbchenzellen aus den Seitentheilen der Retina von *P. aratus*. Vergr. 600fach.

Fig. 23. Querschnitte durch die Stäbchenzellen von *P. aratus*, aus einem seitlichen Schnitt durch die Retina. Die mit * bezeichnete Sehzelle enthält zwei Neurofibrillen. Vergr. 800fach.

Fig. 24. Distale Zellen der Retina von *P. maximus* im Medianschnitt; dazwischen drei Zwischenzellen. Vergr. 800fach.

Fig. 25. Ende distaler Zellen der Retina von *P. jacobaeus* im Medianschnitt. Vergr. 800fach.

Fig. 26. Distale Zellen der Retina von *Spondylus*, mit Centalkörperchen (?) neben dem Kern. Vergr. 800fach.

Fig. 27. Linker Rand eines Medianschnittes durch die Retina von *P. pusio*. Vergr. 800fach.

Tafel XXVII.

Fig. 28. Theil eines Medianschnittes durch die Retina von *P. jacobaeus*. Stäbchen etwas schematisch. Der distale Nerv (*n*) hat das Septum durchbohrt, ist aber noch durch eine dünne Lage desselben, die von den einzelnen Nervenfasern durchbohrt wird, von der Retina getrennt. Vergr. 800fach.

Fig. 29. Rand eines Medianschnittes durch die Retina von *P. jacobaeus*; zeigt das Verhalten der Fasern in der Randzone. Vergr. 800fach.

Fig. 30 und 30*b*. Stücke aus einem Medianschnitt durch die Retina von *Spondylus*. Vergr. 600fach.

Fig. 31*a* und *b*. Schnitte durch die Stäbchenregion von *P. jacobaeus*, *a*. näher den Stäbchenzellen, *b*. näher der Deckmembran. Vergr. 700fach.

Fig. 32. Stäbchen, Tapetum mit Kern und Pigmentepithel aus einem Medianschnitt durch das Auge von *P. jacobaeus*. Die Stäbchen und die Zwischensubstanz zwischen ihnen etwas schematisch. Vergr. 600fach.

Fig. 33. Kern des Tapetums von *P. jacobaeus* auf einem Schnitt senkrecht zur Schachse. Vergr. 600fach.

Fig. 34–82 beziehen sich auf Heteropoden-Augen; die Schnitte senkrecht zur hinteren Kante der Augen (dorsoventrale Längsschnitte) sind alle so orientirt, dass die Dorsalseite (*D*) links, die Ventralseite (*V*) rechts liegt; die arabischen Ziffern bedeuten die Nummern der Sehzellgruppen in der Retina.

Fig. 34–56 beziehen sich auf *Carinaria mediterranea*.

Fig. 34. Kopf des Thieres mit den Augen, von der Dorsalseite. Natürl. Größe.

Fig. 35. Rechtes Auge, von der dorsalen Seite gesehen, unter mäßigem Druck gezeichnet. Vergr. 20fach.

Fig. 36. Das gleiche von der ventralen Seite eben so.

Fig. 37. Querschnitt durch das Auge in der Höhe des Pfeiles XXXVII in Fig. 35. Das Emblem ist nicht eingezeichnet. Vergr. 35fach.

Fig. 38. Dessgleichen in der Höhe des Pfeiles XXXVIII. Der äußerste und innerste Theil der Retina sind durch den Schnitt getroffen; die punktirte Linie deutet den Verlauf der übrigen Retina an, auf die Schnittebene projicirt. Vergr. 35fach.

Tafel XXVIII.

Fig. 39. Dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge, etwas schematisch. Die Nebensehzellen der ventralen Wand sind nicht eingezeichnet. Vergr. 35fach.

Fig. 40. Zellen der Pigmenthaut, nahe dem Cornearande, mit büstenartig aufsitzenden Bündeln von Sekretfäden. Vergr. 400fach.

Fig. 41. Querschnitt durch die ventrale Augenwand, aus einem Längsschnitt durch das Auge (an der Stelle *XLI* in Fig. 39). Vergr. 400fach.

Fig. 42. Flächenschnitt durch die gleiche Stelle der ventralen Augenwand. Links geht der Schnitt ein Stück weit durch die inneren Theile des pigmentirten Epithels (*pep*); im größten Theile des Schnittes sind jedoch von den Epithelzellen nur die zu säulenförmigen Gruppen vereinigten Basaltheile getroffen. theilweise gerade in der Gegend, wo sie die Kerne (*pk*) enthalten; sie erscheinen als dunkle Inseln zwischen den multipolaren Nervenzellen. Vergr. 400fach.

Fig. 43. Hinterkante des Auges, senkrecht zu ihrer Längsrichtung geschnitten, dorsale Seite. Ein Kiel ist deutlich abgesetzt. Man sieht aus dem dorsalen Epithel ein Nervenzügel (*) kommen, welches dann in das Bindegewebe (**) umbiegt; seine Fasern (***) verlaufen weiterhin nahe der Oberfläche der Hüllhaut. In der Serie lässt sich der Zusammenhang der besten Nerven-züge leicht nachweisen. Vergr. 300fach.

Fig. 44. Ein Stück der hinteren Kante des Auges, von der Dorsalseite gesehen; nach einem frischen Präparat. Man sieht das ziemlich oberflächlich gelegene Nervengeflecht (***) der vorigen Figur), darunter den Zellstrang (*nz*, der vorigen Figur). Vergr. 90fach.

Fig. 45. Das gleiche; durch Behandlung des überlebenden Auges mit Methylenblau haben sich einzelne Fasern des Nervengeflechtes gefärbt. Der Zellstrang ist als leicht gefärbtes Band sichtbar. Vergr. 90fach.

Fig. 46. Schnitt durch die Retina, senkrecht zu ihrer Längserstreckung, ventrale Seite der hinteren Augenkante. Rechts oben würde sich etwa Fig. 41 anschließen. Vergr. 400fach.

Fig. 47. Ende zweier Sockel, von einem Schnitt wie Fig. 46. *a*, nach einem Sublimatpräparat; *b*, nach einem Formolpräparat. Vergr. 800fach.

Fig. 48. Ende von vier Sockeln auf einem Schnitt senkrecht zur Augenachse. Vergr. 800fach.

Fig. 49. Die Sockel einer Gruppe auf einem Schnitt wie vorher, um ihre serielle Anordnung senkrecht zur Erstreckung der Retina zu zeigen. Vergr. 600fach.

Fig. 50. Schnitt durch die Retina senkrecht zu ihrer Längsrichtung, im äußeren Winkel des Auges. Der Kiel ist hier deutlich abgesetzt. Vergr. 180fach. (Die Pfeile *x* und *y* deuten die Grenzen von Fig. 51 an.)

Tafel. XXIX.

Fig. 51. Ein Stück, wie es durch die Pfeile *xy* aus der vorigen Figur ausgeschnitten wird, stärker vergrößert, um die Retinazellen der dritten Gruppe (3) zu zeigen. Vergr. 650fach.

Fig. 52. Schnitt durch die Retinazellen der dritten Gruppe im äußeren Zipfel der Retina; der Schnitt läuft den Pfeilen *xy* in Fig. 50 parallel, senkrecht zu den beiden vorigen Figuren. Rechts ist eine der Retinazellen gerade an ihrer dorsalen Fläche gestreift, so dass ihr Stiftchenbesatz quer durchgeschnitten ist. Vergr. 650fach.

Fig. 53. Nebenzellen aus dem äußeren Winkel des Auges, in der Nachbarschaft der Retina gelegen. Vergr. 600fach.

Fig. 54. Kleine Pigmentlücke von der ventralen Augenwand; *, der helle Streifen, der sich von dort nach hinten zieht und dem Körper der die Lücke durchbrechenden Nebenzelle entspricht. Vergr. etwa 300fach.

Unters. über die Organe der Lichtempfind. bei niederen Thieren. VI. 475

Fig. 55. Nebenzellen auf einem Schnitt durch die ventrale Augenwand (dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge). Vergr. 450fach.

Fig. 56. Nebenzellen von der dorsalen Augenwand, dicht beim Hinter- rand des Fensters. Richtung des Schnittes wie bei voriger Figur. Vergr. 400fach.

Figg. 57—65 beziehen sich auf *Pterotrachea mutica*.

Fig. 57. Rechtes Auge von der dorsalen Seite gesehen, in seiner Kapsel, mit den ansetzenden Muskeln; für die römischen Ziffern an den Muskeln vgl. den Text. Die Pfeile *LIX* bzw. *LX* bezeichnen die Richtung der Schnitte, die in Fig. 59 und 60 dargestellt sind. Vergr. 65fach.

Fig. 58. Dasselbe von der ventralen Seite. Vergr. 65fach.

Fig. 59. Schnitt durch das Auge, etwa senkrecht zur hinteren Kante (dorso- ventraler Längsschnitt), in der Richtung von Pfeil *LIX* in Fig. 57, senkrecht zur Papierebene. Etwas schematisch. Vergr. 90fach.

Fig. 60. Querschnitt durch das Auge, in der Richtung von Pfeil *LX* in Fig. 57, senkrecht zur Papierebene. Vergr. 90fach.

Figg. 61 und 62. Unipolare und multipolare Nervenzellen aus dem Gebiete des dorsalen Fensters, nach Methylenblaupräparaten; die benachbarten Theile der pigmentirten Augenwand sind durch einen leichten Ton angedeutet. In den kleinen Skizzen der Augen sind die abgebildeten Stellen umrandet. Vergr. 300fach.

Tafel XXX.

Fig. 63. Lücken in der Pigmentwand des Auges von der Dorsalseite. Vergr. 300fach.

Fig. 64. Dessgl., von der ventralen Wand. Vergr. 280fach.

Fig. 65. Schnitt durch die Augenwand (dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge) mit Nebenzellen; nach außen von diesen liegen unipolare Ganglienzellen (*nz*₁). Vergr. 210fach.

Figg. 66—79 beziehen sich auf *Pterotrachea coronata*.

Fig. 66. Rechtes Auge von der dorsalen Seite gesehen. Der Pfeil *LXIX* giebt die Schnittrichtung des in Fig. 69 abgebildeten Querschnittes. Vergr. 30fach.

Fig. 67. Das Gleiche von der ventralen Seite. Vergr. 30fach.

Fig. 68. Längsschnitt durch das Auge, schematisch. Die Muskeln (*m*) am ventralen Rande der Cornea würden auf einem so geführten Schnitt nicht mehr getroffen sein; sie liegen an der äußeren Kante des Auges und dehnen sich zwar noch auf die Dorsal- und Ventralseite aus, reichen aber nicht bis zur Mitte derselben. Die Linien *uv*, *rs* und *xy* geben die Lage derjenigen durch die Fenster einfallenden Lichtstrahlen an, die der Retina am nächsten kommen. \times Stelle des schmalen hinteren Fensters auf der Dorsalseite. Vergr. 45fach.

Fig. 69. Querschnitt durch das Auge in der Richtung des Pfeiles *LXIX* an Fig. 66. Die Ausbuchtung bei \times entspricht der Wandverdünnung des schmalen hinteren Fensters der dorsalen Wand. Vergr. 65fach.

Fig. 70. Intraepitheliale multipolare Ganglienzellen aus der dorsalen Augenwand, nach einem Methylenblaupräparate; die nebenstehende Skizze zeigt ihre Lage. Vergr. 200fach.

Fig. 71. Muskelzellen aus der dorsalen Augenwand, nach einem Methylenblaupräparate; der durch einen leichten Ton angegebene pigmentirte Streifen entspricht der *Stria opaca* des dorsalen Fensters. Vergr. 65fach.

Fig. 72. Plättchen der Retinazellen, mit den benachbarten Theilen der

Sockel, von ihrer Breitseite aus gesehen. Pfeil *LXXIII* giebt die Schnittrichtung von Fig. 73. Vergr. 1000fach.

Fig. 73. Schnitt durch die neben einander stehenden Plättchenreihen, senkrecht zur Richtung des vorigen in der Ebene des Pfeiles *LXXIII*. Vergr. 1000fach.

Fig. 74. Ein kleiner Bezirk von Bindegewebe aus dem Kiel des Auges. Vergr. 1000fach.

Tafel XXXI.

Fig. 75. Schnitt durch Kiel und Retina senkrecht zu deren Längsrichtung, um die Bindegewebelemente in beiden zu zeigen. Vergr. 280fach.

Fig. 76. Pigmentlücken nahe der hinteren Grenze des ventralen Fensters. Vergr. 85fach.

Fig. 77. Zwei Pigmentlücken von der ventralen Seite, stärker (400fach) vergrößert.

Fig. 78. Pigmentlücken hinter dem dorsalen Fenster; in der rechts danebenstehenden Skizze zeigt das dunkel getönte Rechteck die Lage. Vergr. 400fach.

Fig. 79. Dorsale Augenwand hinter dem Fenster, senkrecht zur Augenachse geschnitten; zeigt die Nebensehzellen und nach außen davon Kerne unipolarer Nervenzellen (*nz₁*). Vergr. 700fach.

Figg. 80—82 beziehen sich auf *Oxygyrus keraudreinii*.

Fig. 80. Rechtes Auge von der Ventralseite gesehen. Vergr. 60fach.

Fig. 81. Dorsoventraler Längsschnitt durch das Auge. Vergr. 70fach.

Fig. 82. Retina, Kiel und Sehganglion, nahe der äußeren Augenkante senkrecht zur Längsrichtung der Retina geschnitten; die beiden punktierten Linien (*no*) zeigen den auf den Nachbarschnitten verfolgbaren Verlauf des Sehnerven zum Ganglion. Vergr. 115fach.

Figg. 83—91 beziehen sich auf die Retina der Cephalopoden.

Fig. 83. Querschnitt durch die Retina eines jungen *Sepia*-Embryos. *a*, mehr gegen den Rand, *b*, aus der Mitte der Retina. Vergr. 500fach.

Fig. 84. Querschnitt durch die Retina von einem etwas älteren *Sepia*-Embryo; bei + ist ein Kern auf der Durchwanderung durch die Basalmembran begriffen. Vergr. 500fach.

Fig. 85. Basalmembran von *Sepia elegans* im Flächenschnitt; links sind die Querschnitte der Sehzellen mit ihren Neurofibrillen eingezeichnet. Vergr. 700fach.

Tafel XXXII.

Fig. 86 *a* und *b*. Querschnitte durch die Retina von *Eledone moschata* ohne die Stäbchenregion, um das Verhalten der Basalmembran und ihre Verbindung mit dem Bindegewebe außen von der Retina zu zeigen. Vergr. 700fach.

Fig. 87. Theil eines entpigmentirten Querschnittes durch die Retina von *Illex coindetii*, zeigt einige durch die Basalmembran hindurchragende Limitanzellen. Vergr. 700fach.

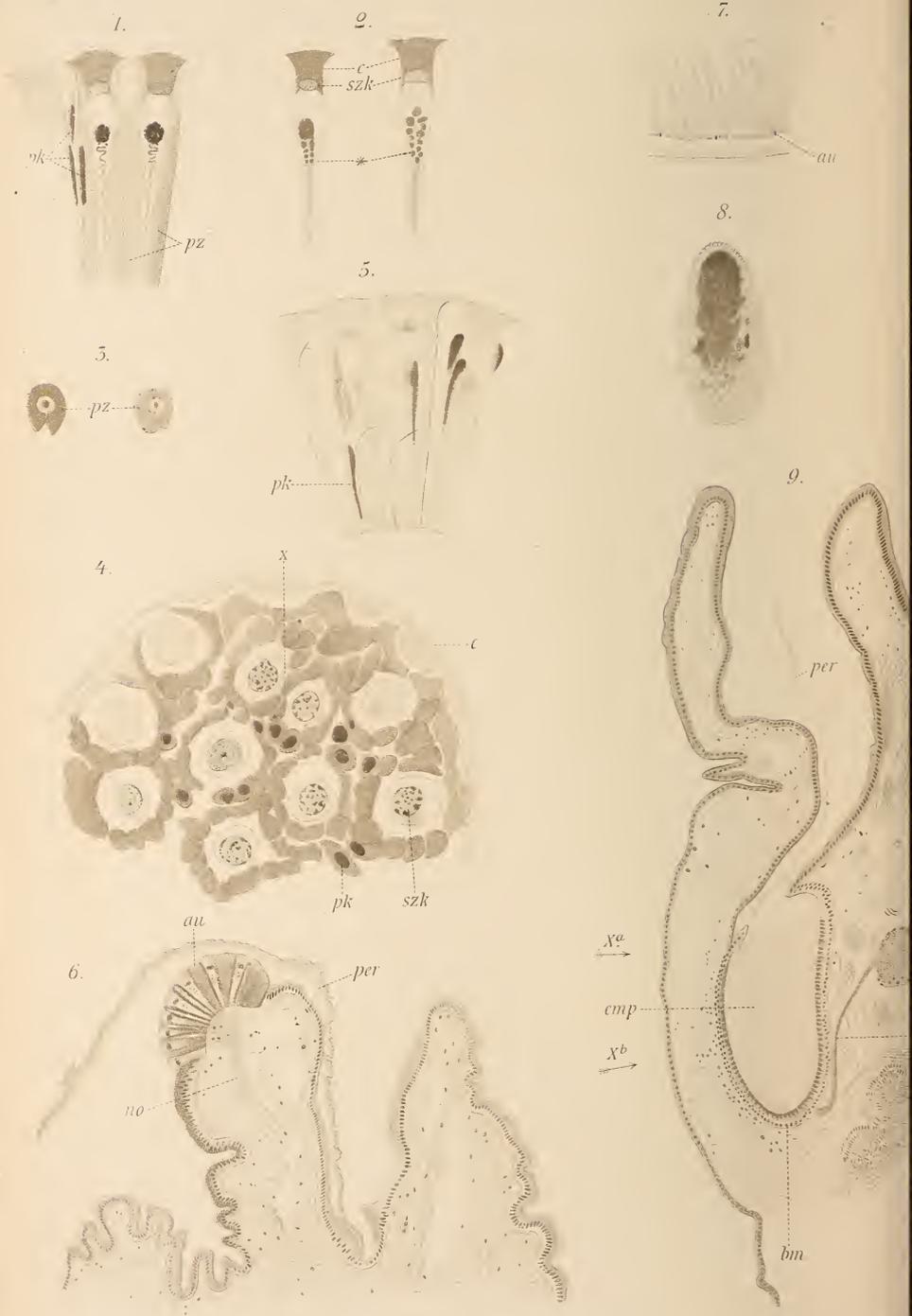
Fig. 88. Theil eines entpigmentirten Querschnittes durch die Retina von *Scaevurgus tetracirrus*; an der gezeichneten Stelle haben sich in Folge eines Risses die intraepithelialen Theile der Retinazellen zwischen den Limitanzellen herausgezogen; die Basalmembran (*bm*) ist mit dem darunter liegenden Bindegewebe im Zusammenhang geblieben. Vergr. 800fach.

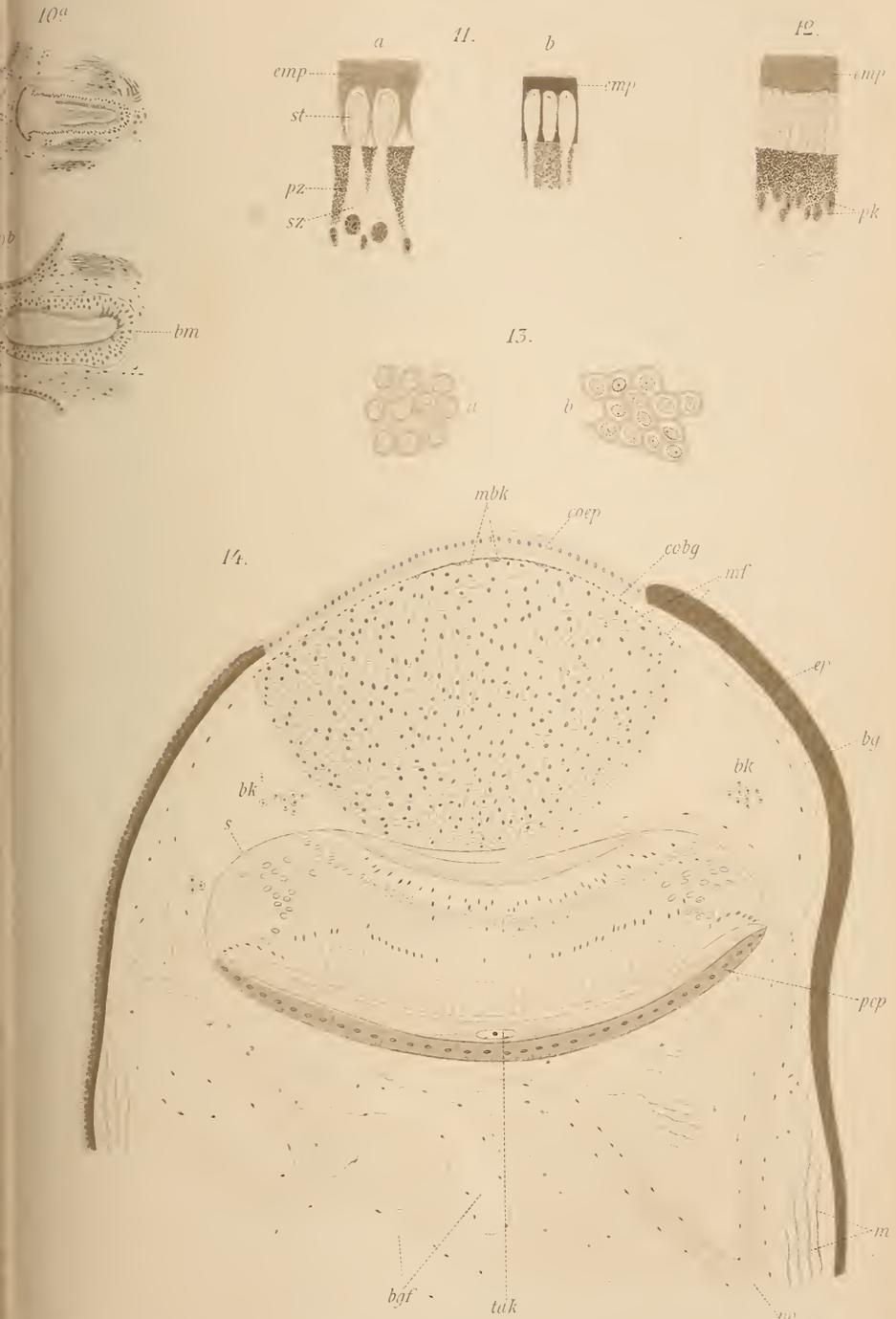
Unters. über die Organe der Lichtempfind. bei niederen Thieren. VI. 477

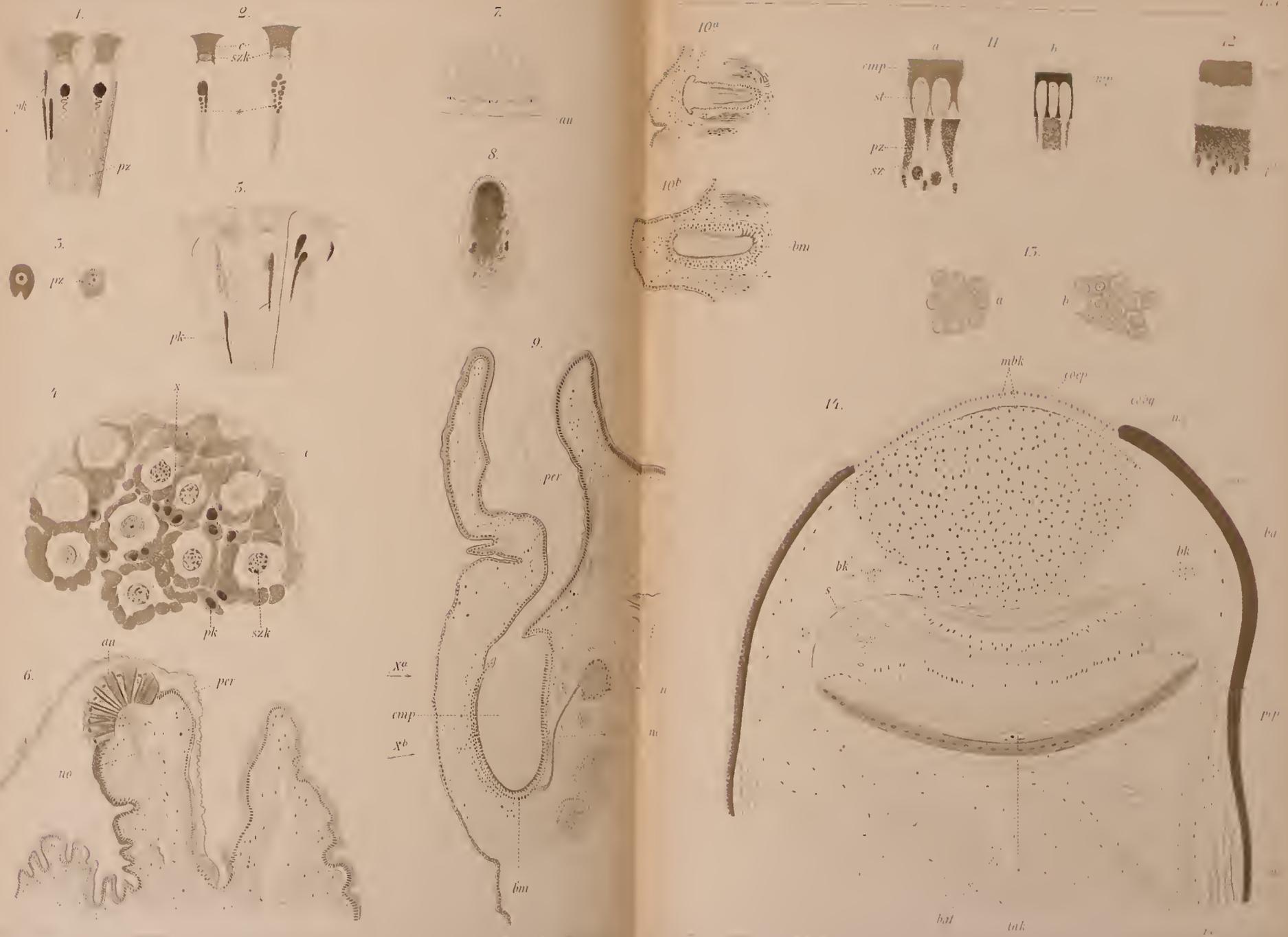
Fig. 89. Inneres Ende der Stäbchenzone aus der Retina von *Illex coindetii*. Vergr. 800fach.

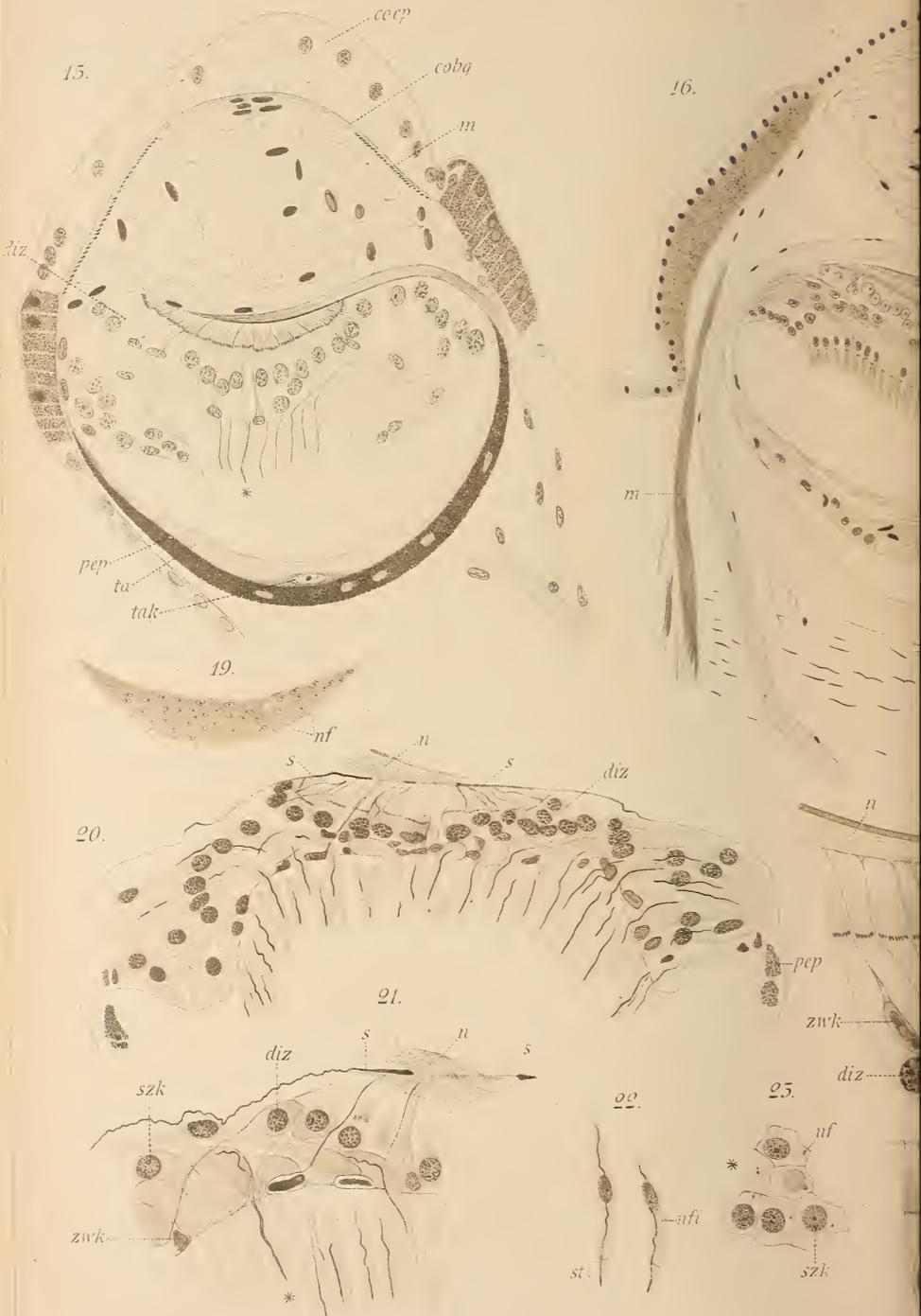
Fig. 90. Vorderwand des Auges von *Loligo vulgaris*, von innen gesehen; es folgen sich von der Mitte gegen die Peripherie: die Linse (*l*), das rothbraune Corpus epitheliale (*cep*), die schwarze präretinale Zone (*prz*) und die hellgraue Retina. Natürliche Größe.

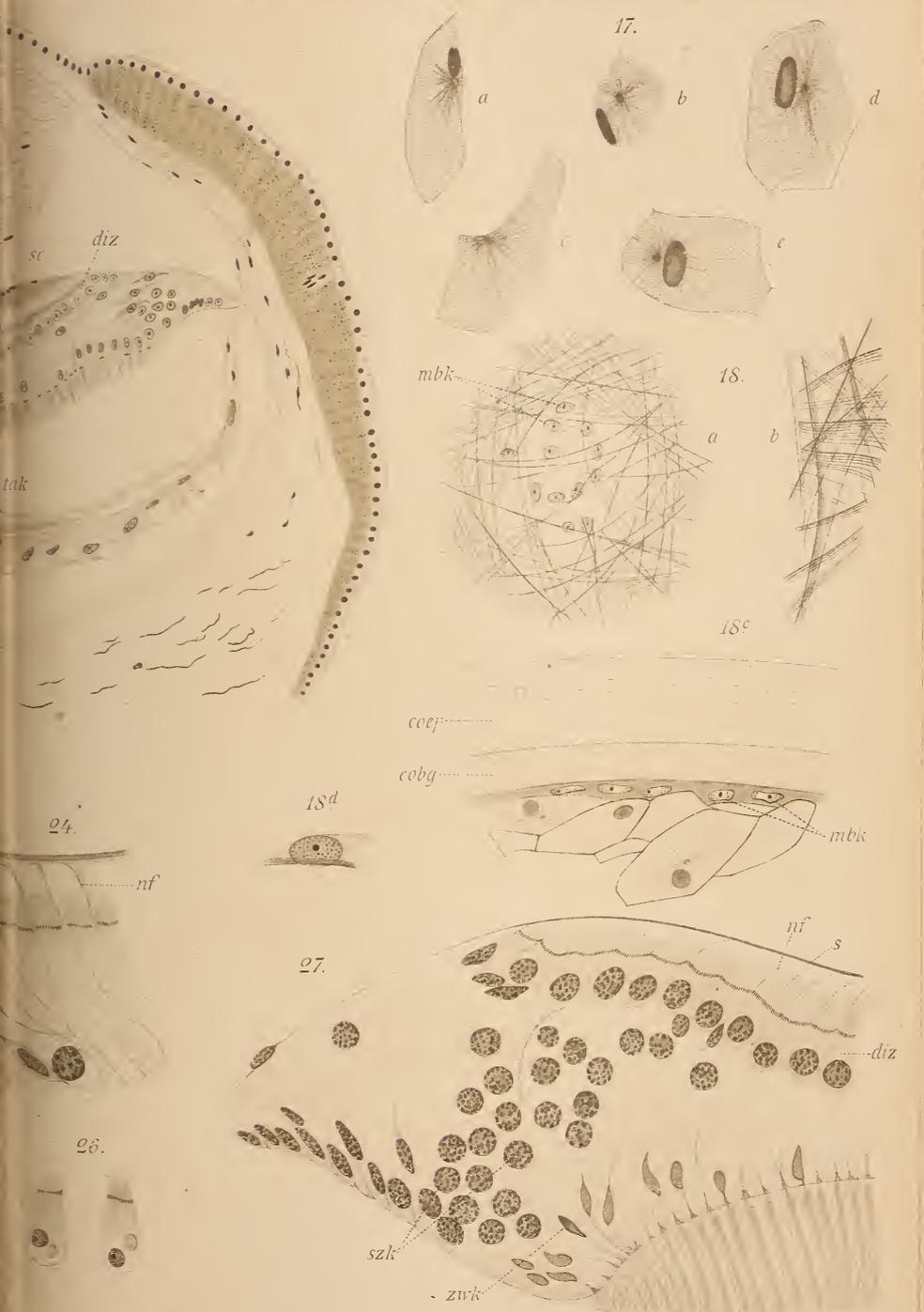
Fig. 91. Schema des Baues der *Cephalopoden*-Retina: es sind drei Sehzellen dargestellt (die Zellkörper nach v. LENHOSSÉK), zwischen denen vier Limitanzellen liegen; die Sehzellen tragen die Stäbchen, zwischen denen hindurch von den Limitanzellen Sekretfäden zu der Limitans gehen. Stäbchen und Sehzelle sind von einer geschlängelten Neurofibrille durchzogen, die innen zu einem Knöpfchen verdickt ist, außen in die von der Sehzelle ausgehende Nervenfasern eintritt. Nach außen von den Limitanzellen liegt die Basalmembran, durch welche die linke Limitanzelle hindurchragt. Die Pigmentirung zeigt in den drei Stäbchen verschiedene Zustände: rechts ist das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen und der Zustand der Dunkelretina bei den littoralen Formen dargestellt; das linke Stäbchen zeigt den Zustand der belichteten Retina der littoralen Formen außerhalb des hellen Streifes, das mittlere stellt das Gleiche dar im hellen Streif, wo das Knöpfchen der Neurofibrille pigmentfrei ist.

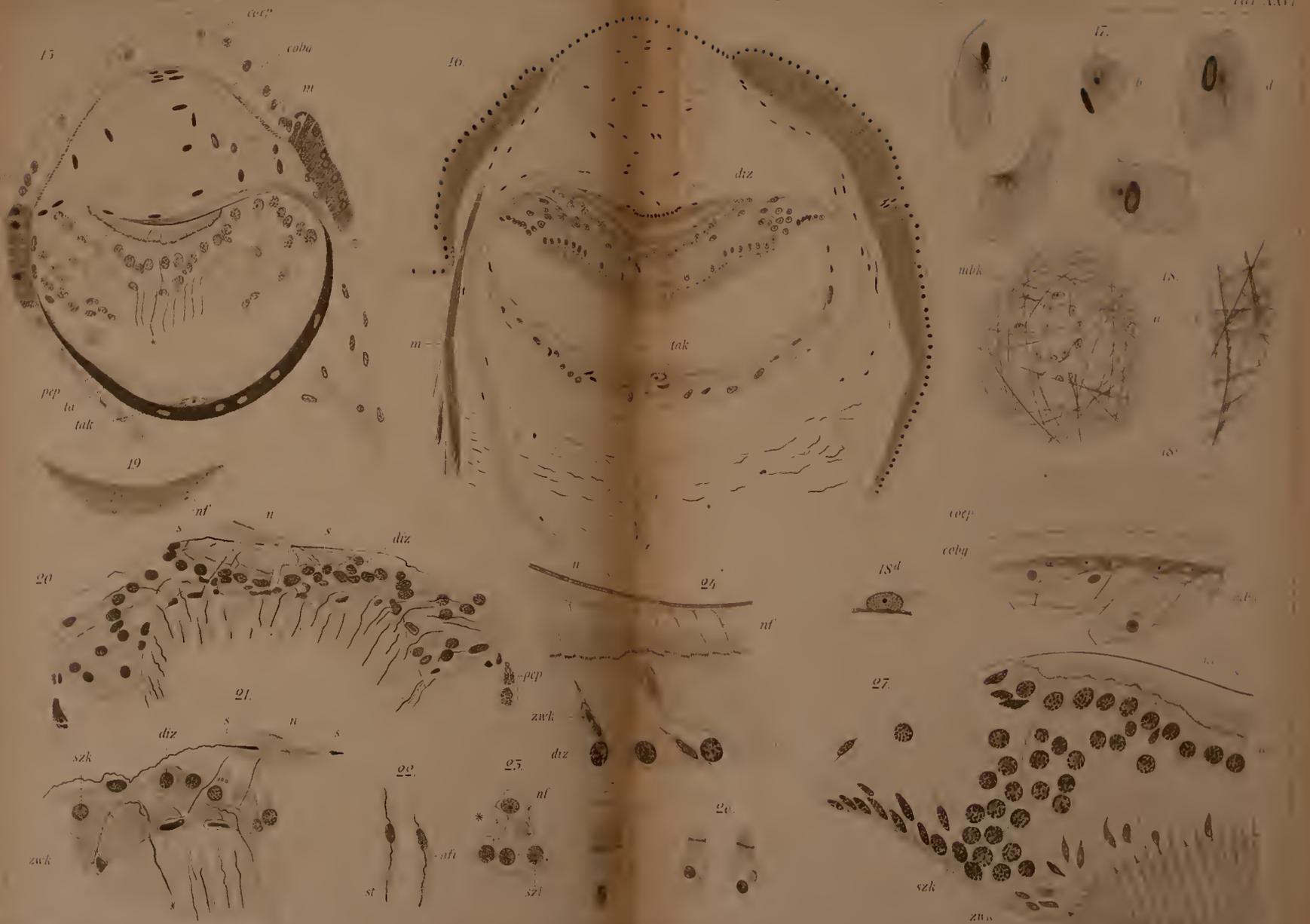


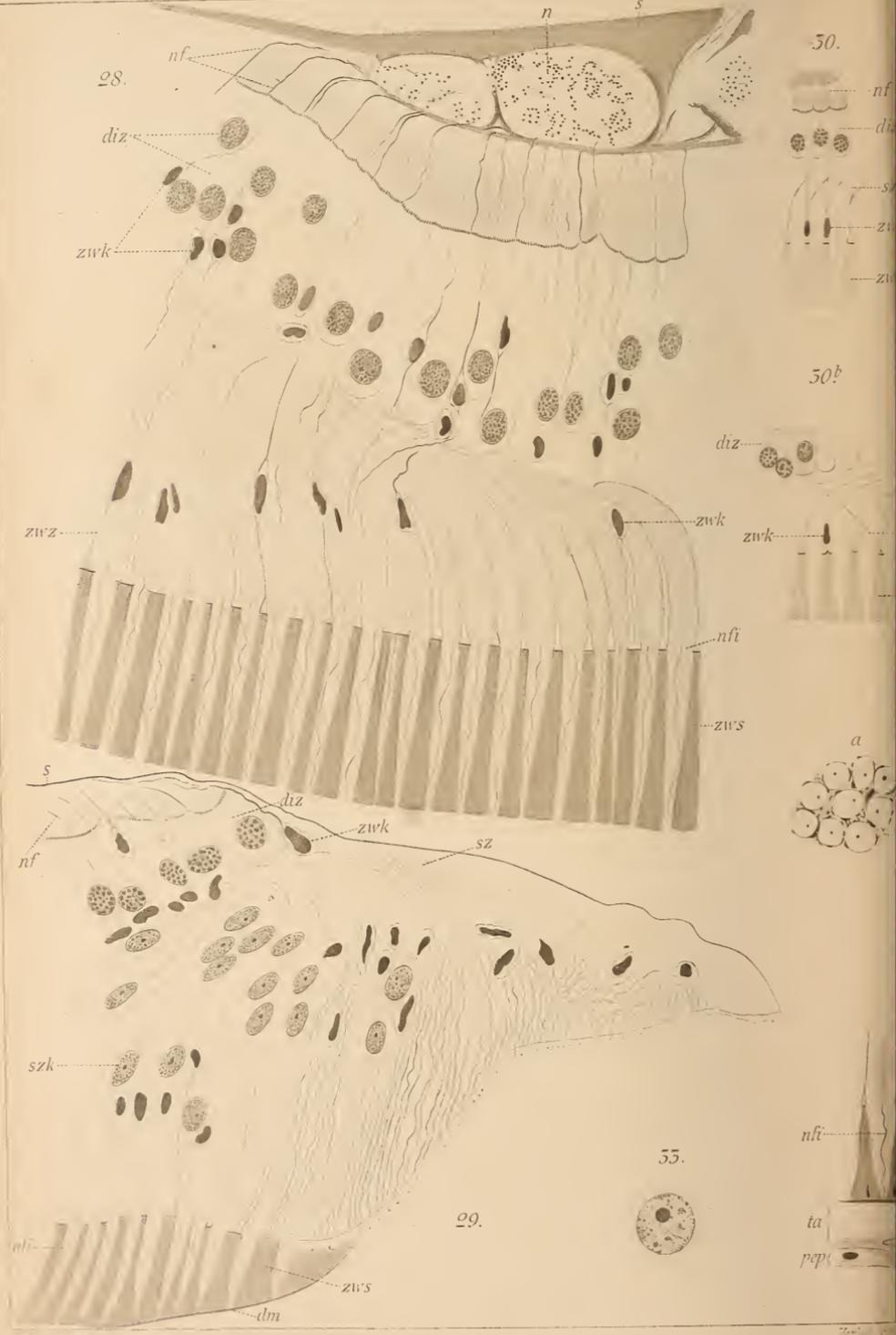








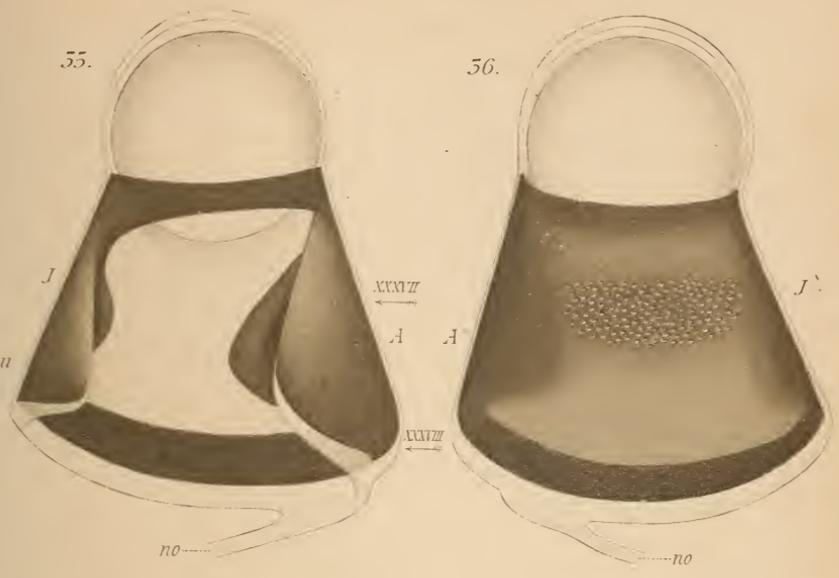




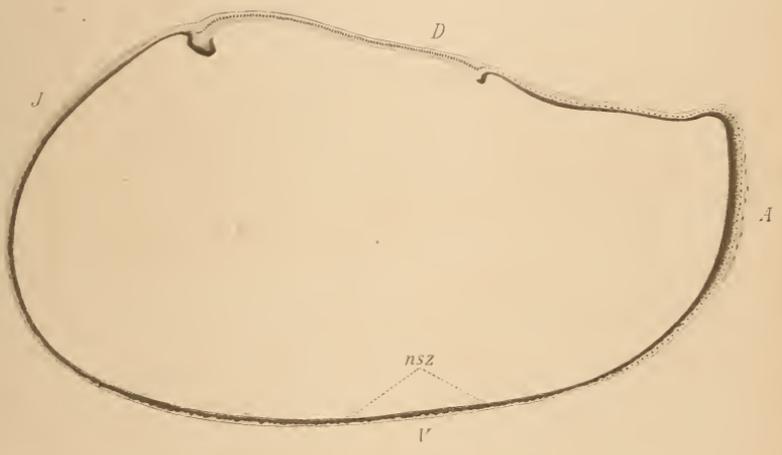
54.

55.

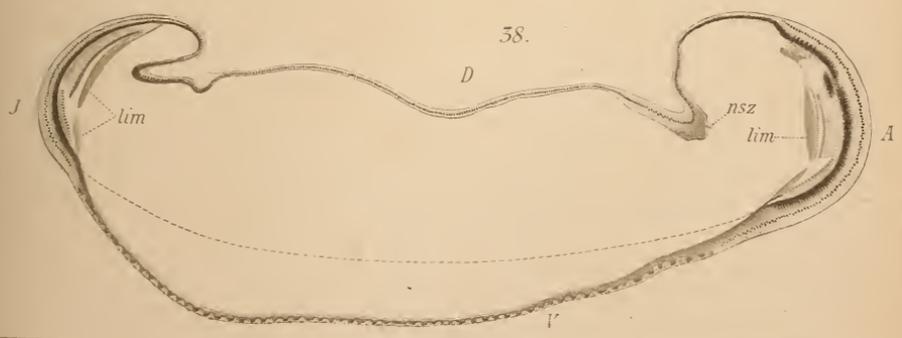
56.

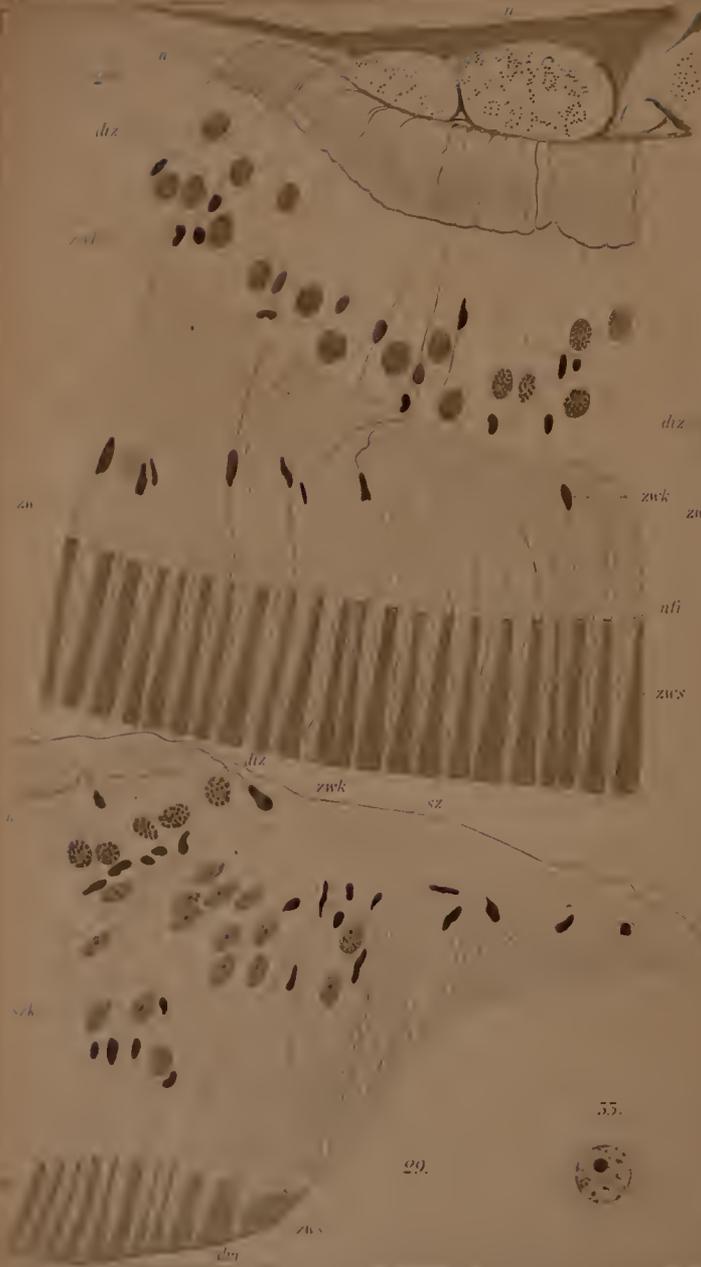


57.



58.





30



50

dz

zwk

nfi

zws

sz

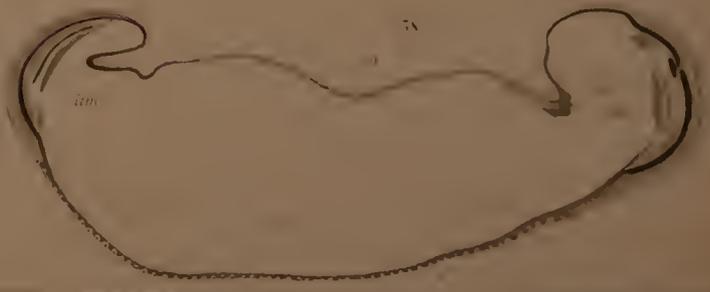
zwk

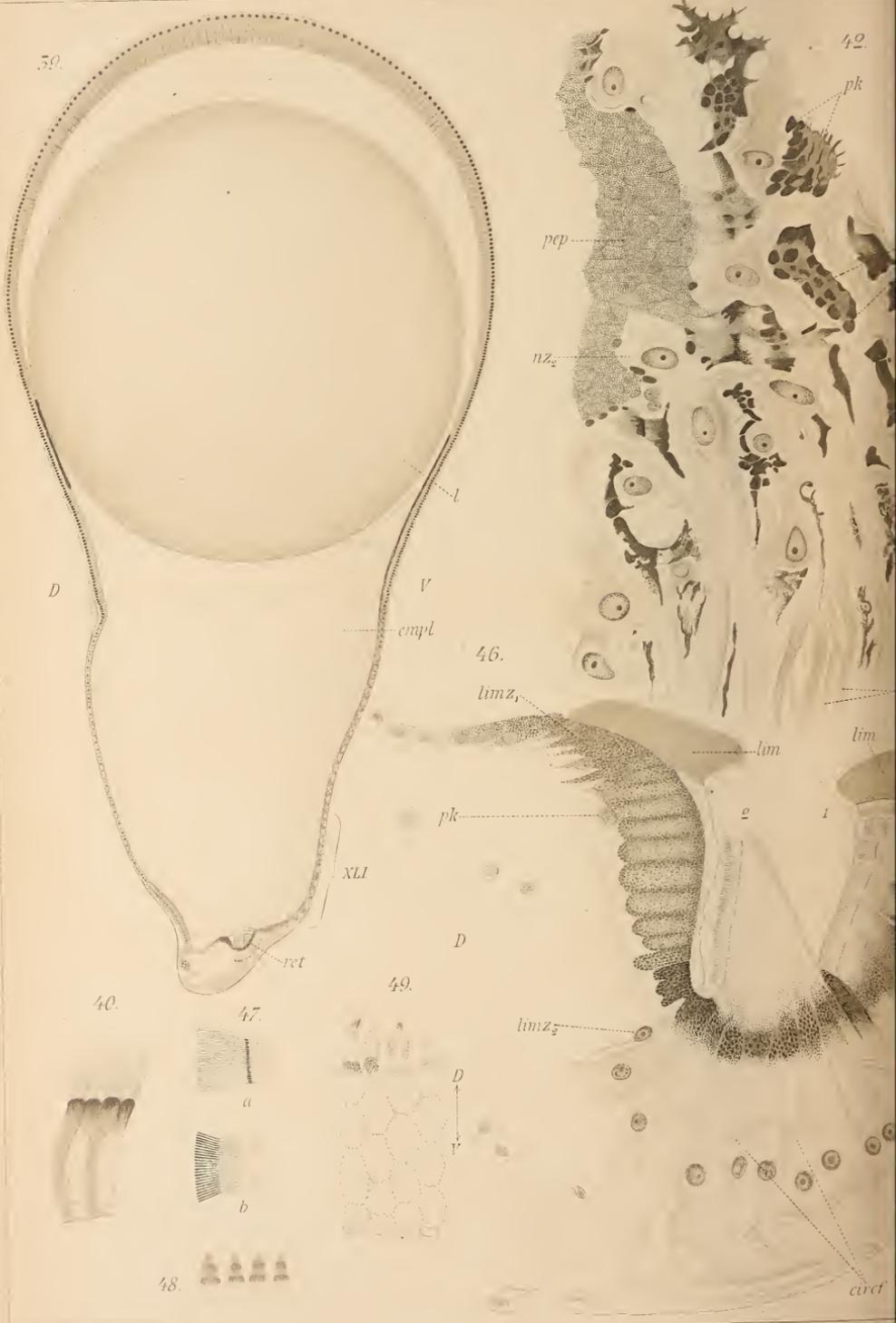
dm

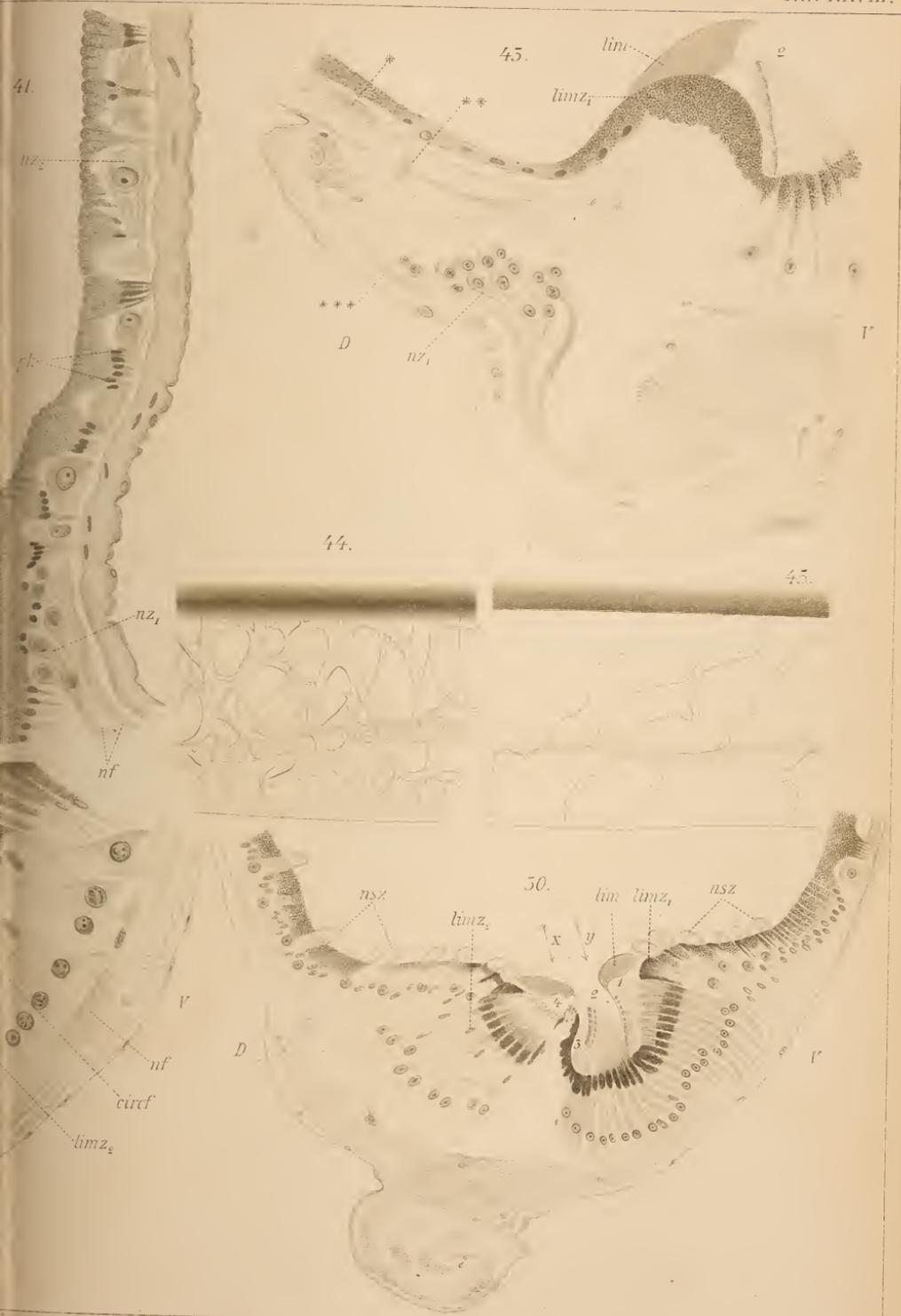
55

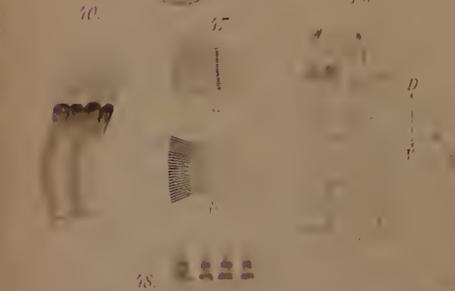
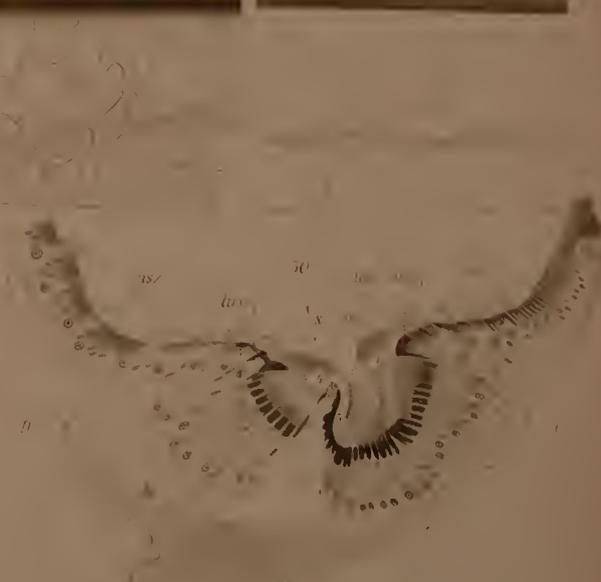
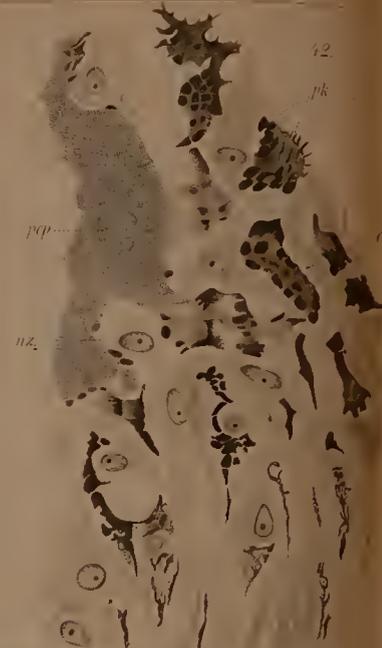


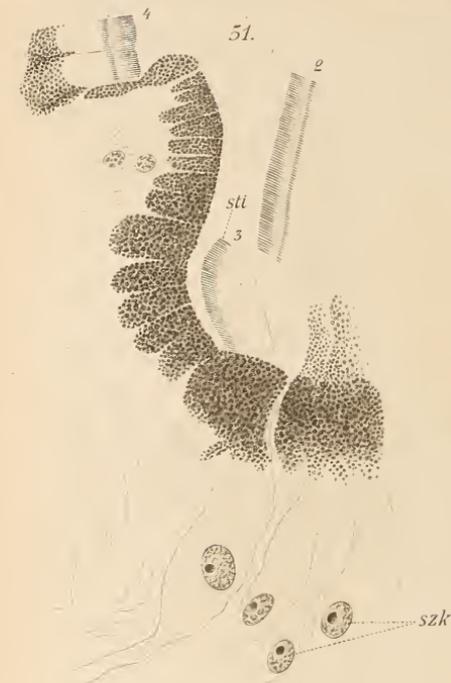
54



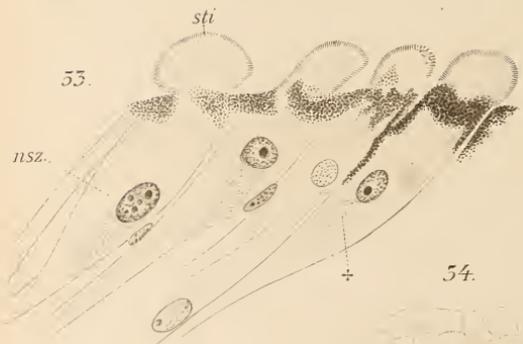
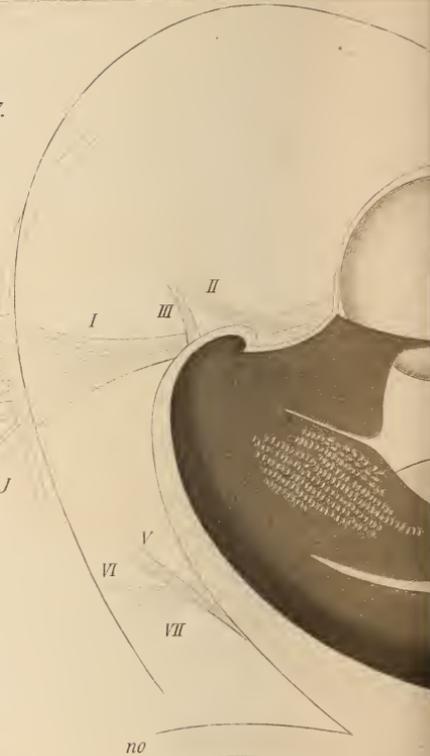






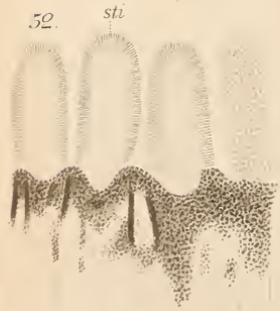


57.



53.

54.



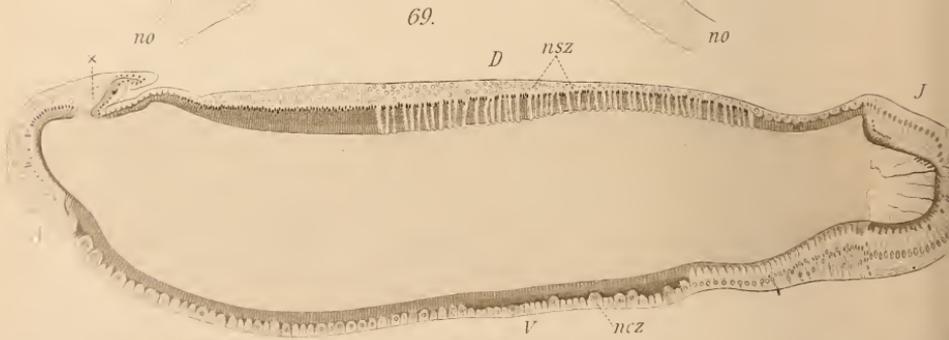
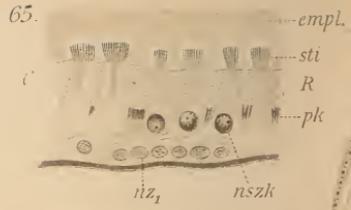
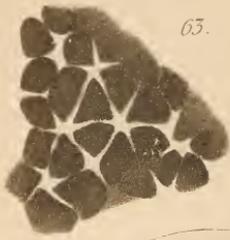
52.

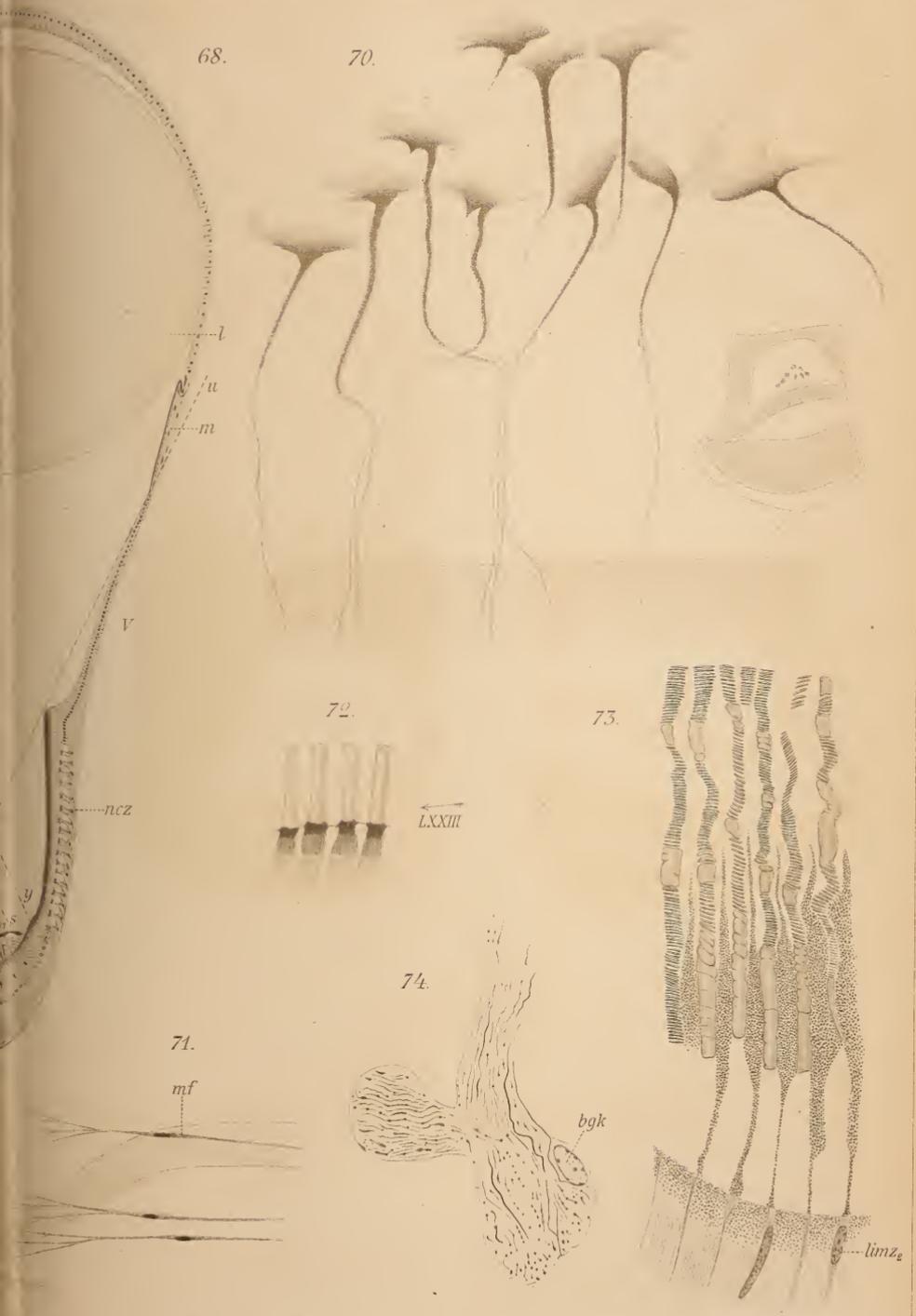


56.



55.







63.



64.



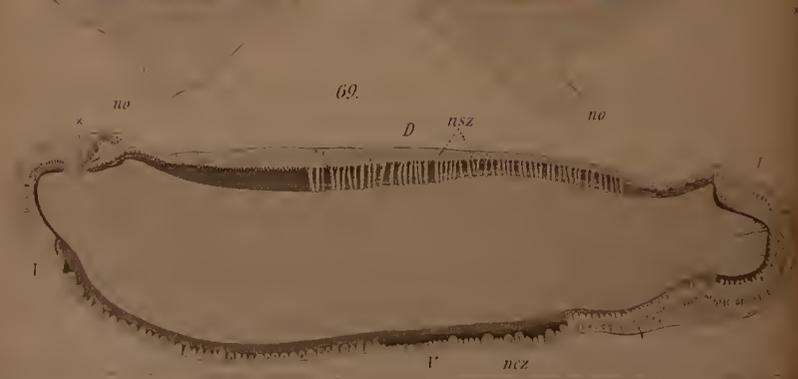
65.



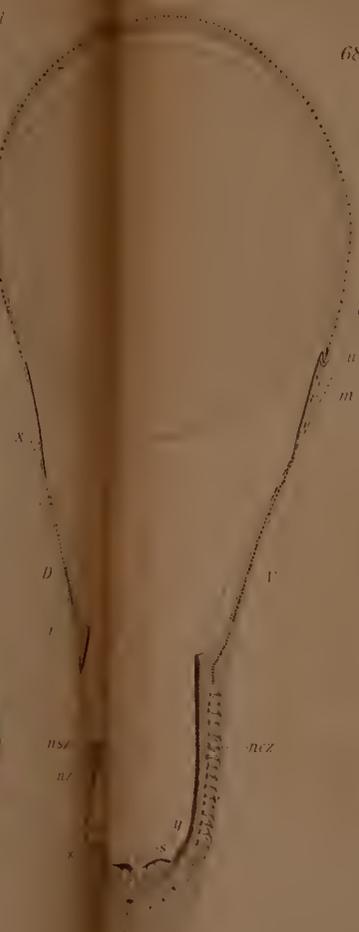
66.



67.



69.



68.



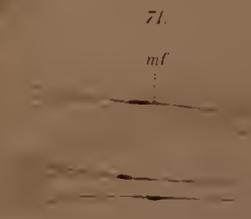
70.



72.



73.



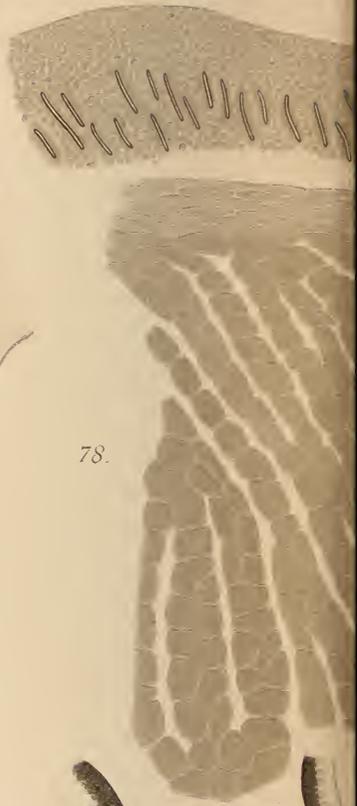
71.



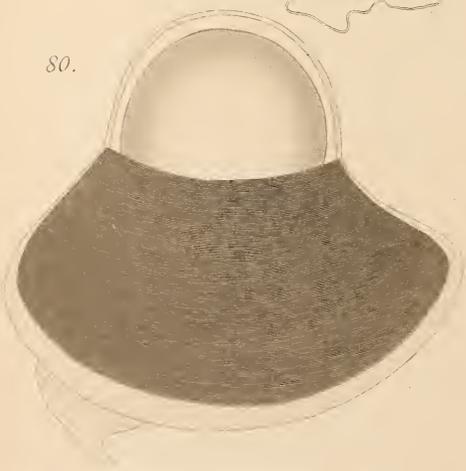
74.



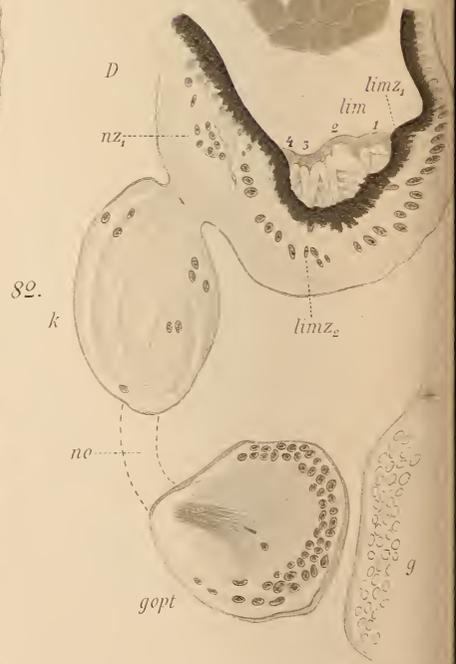
75.



78.



80.

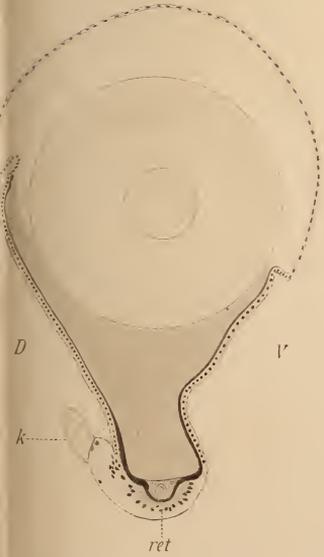


82.

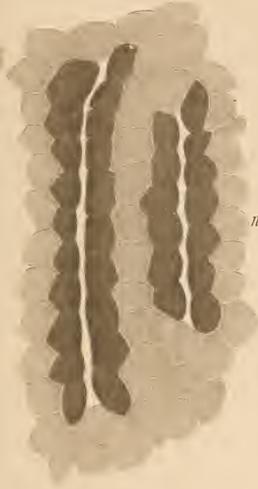
76.



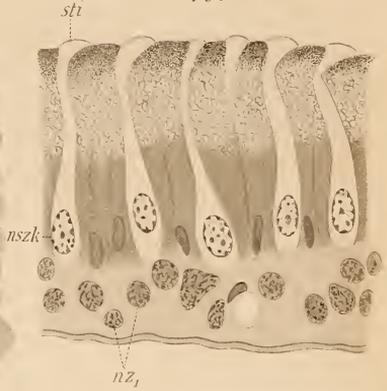
81.



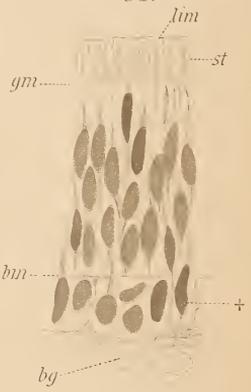
77.



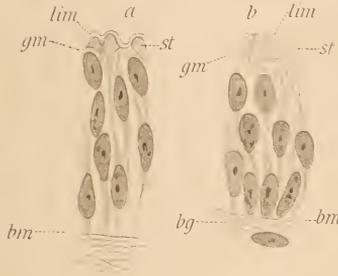
79.



84.



85.



85.



