

Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus *Cardium*.

Von

Erich Zugmayer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXIX und zwei Figuren im Text.

Geschichtlicher Überblick.

Die ersten Mitteilungen über das Vorhandensein von lichtempfindlichen Organen — von solchen soll der Hauptsache nach die Rede sein — an Muscheln rührt von J. X. POLI (1) her, der die Genera *Pecten* und *Spondylus* daraufhin untersuchte. Im Jahre 1840 nennt W. GRUBE (2) als augentragende Muscheln nur *Pecten* und *Lima*, mit der Begründung, daß nur bei diesen Gattungen infolge ihrer größeren Bewegungsfähigkeit sich vorteilhafterweise Sehorgane bilden konnten. J. G. F. WILL (3) beschrieb vier Jahre später (1844) augenähnliche Organe bei *Cardium edule* und TH. v. SIEBOLD (4) erwähnte sie 1848 mit folgenden Worten: »Die Arten von *Cardium* können eine außerordentliche Menge kontraktiler Stiele, an deren Spitze ein einen Edelsteinglanz von sich gebendes Auge angebracht ist, von den äußeren Mündungen der beiden kurzen Mantelröhren zwischen den klaffenden Schalen hervorstrecken.«

Nun folgt, soweit *Cardium* in Betracht kommt, eine große Lücke bis zum Jahre 1885. Um diese Zeit untersuchten zwei Forscher, J. CARRIÈRE und B. SHARP (5, 6) die augenartigen Organe dieses Genus. Der erstere äußert sich über die fraglichen Organe folgendermaßen: »Die Tentakel erscheinen hier gegen die Spitze hin mit einer größeren Anzahl metallisch glänzender Punkte besetzt, während die einstülpbare Spitze selbst mit einer rötlichen Masse erfüllt ist . . . Augen jedoch sind es nicht und deshalb kann ich an dieser Stelle keine eingehendere Beschreibung der leuchtenden Zellen des Epithels und der Tentakelspitze geben. Ich glaubte nun Leuchtorgane vor mir zu haben. Schließt man aber das Licht gänzlich ab, so erlischt der

Glanz und es findet hier somit keine selbständige Lichtentwicklung statt.« Eine bestimmte Deutung der Funktion des Organs gibt CARRIÈRE nicht. — SHARP erzielte keinerlei Erfolg; die Tatsache, daß er nicht einmal die äußerlich sichtbaren Pigmentflecke wahrnehmen konnte, ist ihm seither so oft vorgeworfen worden, daß es wenig Sinn hat, dies nochmals zu wiederholen, zumal er selbst die Möglichkeit zugibt, daß sein Material durch mangelhafte Konservierung verdorben gewesen sei.

Im folgenden Jahre (1886) berichteten W. PATTEN und K. DROST (7, 8) über die in Rede stehenden Organe. Beide Autoren schreiben ihnen Lichtempfindlichkeit zu, fassen aber ihren Bau vollkommen verschieden auf. — B. RAWITZ (9), der 1892 die Untersuchungen von PATTEN und DROST kontrollierte, gelangt zu einer dritten abweichenden Meinung, gibt jedoch ebenfalls die Lichtempfindlichkeit der Tentakelorgane als höchst wahrscheinlich zu. — W. NAGEL (11) erwähnt die europäischen *Cardium*-Arten, besonders *Cardium edule*, als »lichtempfindliche, augenlose Tiere«. Derselbe Autor beschreibt bei *Cardium oblongum* »rätselhafte Organe« (12), die jedenfalls mit dem haartragenden Sinnesorgan identisch sind, das bei verschiedenen Species von *Cardium* vorkommt. R. HESSE (13) endlich gedenkt des Genus *Cardium* nur nebenbei unter Beziehung auf PATTEN und K. KISHINOUE (10).

Die Untersuchungen des letztgenannten Forschers stehen von den bisher genannten ziemlich abseits, da er als erster über die Augen der japanischen Species *Cardium muticum* berichtet, die von denen des *Cardium edule* stark abweichen. Im folgenden soll nun auf die einzelnen von mir untersuchten Formen näher eingegangen werden.

Cardium edule L. (Figg. 1—3).

An den kurzen, kaum den Mantelrand überragenden Siphonalwülsten dieser Muschel findet sich eine Anzahl von kontraktilem Tentakeln, von denen die Mehrzahl knapp unterhalb der Spitze, und zwar auf der der Siphonalöffnung zugekehrten Seite, einen bräunlichen Pigmentfleck trägt, der schon mit unbewaffnetem Auge leicht erkennbar ist. Bei dem größten Exemplar, das mir zur Verfügung stand und dessen Schale einen Längsdurchmesser von nahezu 4 cm hatte, zählte ich unter 93 Tentakeln 70 oder 71, die den erwähnten Pigmentfleck aufwiesen; sie waren, ebenso wie die übrigen, pigmentlosen Tentakel, auf Anal- und Branchialsiphon annähernd gleichmäßig verteilt. Da ich nur konserviertes Material untersuchen konnte, und

die Tentakel sich naturgemäß beim Fixieren kontrahiert hatten, vermochte ich die Länge eines ganz gestreckten Tentakels nicht zu messen. Doch ließ sich immerhin aus der stärkeren oder schwächeren Fältelung des Tentakels der Grad der Kontraktion annähernd bestimmen. Die längsten Tentakel, die ich in diesem Zustande maß, waren $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$ mm lang, doch fanden sich auch solche, die scheinbar sehr wenig zusammengezogen waren und doch bloß eine Länge von höchstens 0,9 mm aufwiesen. Dies gilt für die pigmentierten Tentakel; die pigmentlosen waren im allgemeinen kürzer; wenn sie auch oft genug $1\frac{1}{2}$ mm erreichten, so waren sie doch niemals länger, als die längsten unter den pigmentierten, was ja leicht begreiflich ist, da diejenigen Tentakel, die an ihrer Spitze ein Sinnesorgan tragen, vorteilhafterweise länger sein müssen, als die übrigen. Den von mehreren Autoren erwähnten Edelsteinglanz konnte ich nicht beobachten, da er jedenfalls nur dem lebenden Tier zukommt.

Schon an einem ganzen, leicht gefärbten und aufgehellten Tentakel lassen sich in Umrissen die einzelnen Teile erkennen, aus denen sich das kleine Tentakelsinnesorgan zusammensetzt.

Über die funktionelle Bedeutung dieser Teile gehen freilich die Meinungen stark auseinander; ich beschränke mich daher zunächst auf eine rein deskriptive Aufzählung.

Denken wir uns den Tentakel von der Seite gesehen (vgl. Fig. 1), so daß der Pigmentfleck nur zur Hälfte sichtbar ist, so sehen wir zunächst in der Längsachse des Tentakels einen starken Nerv (*N*) verlaufen, der von parallel ziehenden Muskelbündeln umgeben und durch transversale Bindegewebsstränge vielfach eingeschnürt und zu Krümmungen gezwungen wird. Die Hauptmasse der Muskeln verläuft auf der dem Pigmentfleck abgekehrten Seite des Nerven und nimmt ihren Weg nach einer an der Tentakelspitze gelegenen Grube, die je nach dem Grad der Kontraktion mehr oder minder vertieft ist. Der Nerv bleibt gleich stark bis zu der Stelle, wo er sich dem Sinnesorgan nähert; hier gabelt er sich und entsendet einen Ast nach der Scheitelgrube, während der andre Ast (*Sg*) fast rechtwinkelig abbiegt und sich dem Sinnesorgan zuwendet; sein weiterer Verlauf kann bei dem in toto aufgestellten Tentakel nicht verfolgt werden. Wenden wir uns nun zu dem Komplex, den ich gleich als Sinnesorgan bezeichne, so sehen wir, daß das Pigment der Epidermis angehört und daß dieser pigmentierte Teil der Epidermis (*Pm*) sich wie eine braune Kappe knapp unterhalb der Tentakelspitze ausbreitet und zwei deutlich unterscheidbare Gebilde umschließt. Erstens einen annähernd kugeligen

Körper (*L*), der aus großen lichten Zellen mit eben solchen Kernen besteht und mit seiner der Scheitelgrube zugewendeten Seite fast bis an die dort nicht pigmentierte Epidermis heranreicht, und zweitens: eine dunklere, faserige Masse (*Ag*), die den kugeligen Körper proximalwärts becherförmig umfaßt und daher im optischen Durchschnitt halbmond förmig erscheint. Beide Körper werden vom Pigmentepithel halb verdeckt, weshalb es nicht möglich ist, ohne Zuhilfenahme des Mikrotoms weiteres zu erkennen.

Bevor ich die Resultate meiner eignen Untersuchungen wiedergebe, will ich rekapitulieren, was die Ansichten der drei Forscher (DROST, PATTEN und RAWITZ) sind, die den fraglichen Organkomplex genauer untersuchten. Die Arbeiten von DROST und PATTEN sind im Anfang des Jahres 1886 erschienen, doch kannte keiner der beiden Autoren die Arbeit des anderen vor der Veröffentlichung seiner eignen Resultate.

DROST behandelt die Gebilde an den Tentakelspitzen nicht als einheitliches Sinnesorgan, sondern unterscheidet: »Erstens das pigmentierte lichtempfindliche Sinnesepithel an der Wölbung unterhalb der Cirrenspitzen, zweitens das aus Stützzellen und äußerst langhaarigen Sinneszellen zusammengesetzte Organ, welches in einer Einsenkung der Cirrenspitze gelegen ist« (S. 183). Den erwähnten kugeligen, aus großen, lichten Zellen bestehenden Körper faßt er als ein zu dem pigmentierten Sinnesepithel gehöriges Ganglion auf, das sich direkt in den Stammnerv fortsetzt. Das Gebilde endlich (*Ag*), das den kugeligen Körper (das Ganglion nach DROST) becherförmig umschließt, nennt er »faserige, den kompakten Schleimzellen verwandte Masse«. Bei seinen Versuchen an lebenden Cardien konnte er feststellen, daß die Tentakel, die im Ruhezustand radiär und horizontal um die Siphonalöffnungen ausgebreitet sind, so daß ihre Spitzen von dem Siphon abgekehrt sind und die Pigmentflecken daher nach oben zu liegen kommen (d. h. wenn wir von oben oder außen auf die Siphonalöffnung sehen), sich mitsamt den Siphonen rasch kontrahieren, sowie ein Schatten auf die Muschel fällt. Die Tentakel legen sich dabei nach innen um, so daß sie die Siphonalöffnungen reusenartig verschließen und die pigmentierten Stellen nunmehr nach innen und unten gekehrt sind; gleichzeitig wird die Schale geschlossen. Diese Anordnung erscheint allerdings sehr zweckmäßig, wenn man sich der Auffassung DROSTS anschließt, da bei der ausgebreiteten Lage der Tentakel ein möglichst großes Gesichtsfeld — wenn dieser Ausdruck gestattet ist — beherrscht wird.

Abgesehen davon, daß PATTEN den Apparat für ein einheitliches, lichtempfindliches Sinnesorgan hält, tritt er sofort in prinzipiellen Gegensatz zu DROST, indem nach seiner Ansicht das Pigmentepithel durchaus kein reizbares Sinnesepithel ist, sondern dazu dient, den Lichtzutritt an den pigmentierten Stellen zu verhindern. Auch behauptet PATTEN, daß die Pigmentflecken auf der den Siphonalöffnungen abgekehrten Seite der Tentakel lägen. Wenn diese letztere Behauptung richtig wäre, dann wäre freilich die strahlige Ausbreitung der Tentakel auch im Sinne PATTENS sehr zweckmäßig, da dann die Pigmentflecken nach unten zu liegen kämen und die dem Licht zugängliche Seite oben wäre. Doch kann ich nicht verstehen, wie PATTEN zu dieser Ansicht gekommen ist. Bei den Muscheln, die ich untersuchte, waren infolge des Abtötens im konservierenden Medium Siphonen und Tentakel stets kontrahiert und infolge dessen ihre Lage so, wie sie sie nach DROST einnehmen, wenn die Muschel durch einen auf sie fallenden Schatten beunruhigt wird. In diesem Zustand war von oben (d. h. bei dem Blick auf die Siphonalöffnungen) von Pigment überhaupt nichts zu sehen, sondern man bemerkte den dunklen Fleck an der Tentakelspitze erst, wenn man die Tentakel mit einer Nadel zurückbog. Nicht bei einem einzigen Tentakel konnte ich den Pigmentfleck auf der äußeren Seite finden; ansahmslos lag er auf der der Siphonalöffnung zugewendeten Seite.

Die übrigen Teile des Sinnesorgans faßt PATTEN, wie schon gesagt, in einer von DROSTS Ansicht völlig abweichenden Weise auf mit Ausnahme der haartragenden Zellen in der Scheitelgrube des Tentakels; hier hat er »tufts of stiff sense hairs« gefunden und deutet sie mit DROST als Sinnes- nicht als Wimperhaare. Der kugelige, aus großen, lichten Zellen bestehende Körper (*L*), DROSTS Ganglion, ist nach PATTEN die Linse; das faserige, becherförmige Gebilde nennt er »Argentea« oder »Tapetum«. Zwischen Linse und Argentea unterscheidet er zwei weitere Bestandteile, die DROST überhaupt nicht erwähnt. Doch sind gerade sie es, auf die sich PATTENS Meinung von dem einheitlichen Augencharakter des Organkomplexes stützt. Auf dem Schnitt gesehen, stellen sich diese zwei Bestandteile nach PATTENS Zeichnung und Beschreibung folgendermaßen dar. Der Argentea zunächst, also proximal, liegt eine Reihe von Zellen, deren Längsachse etwa parallel zu der des Tentakels ist. Sie sind an ihrem distalen Ende verbreitert und dort befinden sich, die Enden der Zellen ausfüllend, die großen, hellen Kerne. Jeder Kern hat einen deutlichen Nucleolus und um diesen findet sich eine kreisförmige,

nahezu farblose Zone, während die Peripherie des Kernes dunklere, körnige Substanz aufweist. Die Zellen liegen nicht dicht nebeneinander, sondern getrennt in einer gemeinsamen Grundmasse. In dem schmalen freibleibenden Band zwischen dieser Zellenreihe und der Linse finden sich einige dunkle, schmale Kerne, deren Achse senkrecht zu der des Tentakels steht. Die erstgenannten, großen Zellen faßt PATTEN als Retinazellen auf, die andern, von denen nur die Kerne zu sehen sind, als Zellen des Sehganglions. Sonach wären nach PATTEN mit Linse, Pigment, Retina, Ganglion und Tapetum »all the elements characteristic of an eye« gegeben.

Vollkommen verschieden ist die Meinung, welche RAWITZ über das fragliche Sinnesorgan äußert. Der Auffassung DROSTs schließt er sich insofern an, als er den pigmentierten Epithelzellen ebenfalls Lichtempfindlichkeit zuschreibt; ebenso teilt er im allgemeinen DROSTs Ansicht über das Gebilde, das PATTEN »Argentea« nennt. DROST bezeichnete es als »faserige, den kompakten Schleimzellen verwandte Masse«. RAWITZ als »Tropfenmasse«. Sie soll nach RAWITZ von der Linse (PATTEN) abgeschieden werden, während DROST die Masse aus jenen Zellen hervorgehen läßt, welche den Linsenzellen vollkommen gleichen, und die in der Tentakelhöhle überall zerstreut sind (Fig. 1 *Bg.*). Als Sekret wird also die Masse von beiden Autoren gedeutet. RAWITZ schreibt ihr sogar giftige Eigenschaften zu, was er aus ihrem färberischen Verhalten erkannt haben will. Das Gift soll dazu dienen, kleine, der Muschel schädliche Organismen, die in den zuführenden Siphon eindringen, abzutöten. Die Ausführungsgänge für dieses Sekret vermutet RAWITZ zwischen den pigmentierten Epithelzellen, obgleich er sie nicht gesehen hat. RAWITZ hat jedenfalls auch übersehen, daß das fragliche Gewebe deutlich faserig ist, was bei einer sezernierten »Tropfenmasse« schwerlich der Fall sein könnte, und noch mehr, daß die Fasern Zellen angehören, deren Kerne sich mit Boraxkarmin leicht erkennbar färben. Die Annahme, daß es sich hier um eine von sezernierenden Zellen herrührende, aus kleinen Tröpfchen bestehende Substanz handle, ist somit ganz hinfällig. Wenn RAWITZ ferner sagt, daß das von ihm sogenannte »Sekret« bei vielen Tentakeln nicht anzutreffen sei, muß ich ihm gleichfalls widersprechen; ich habe eine gute Anzahl von Exemplaren verschiedener Herkunft untersucht und stets das in Rede stehende Gewebe als einen Komplex faseriger, kernhaltiger Zellen vorgefunden (s. Textfig. 1).

DROST begründet seine Meinung, daß die Linse PATTENS das zu dem lichtempfindlichen Pigmentepithel gehörige Ganglion sei,

damit, daß er den Nerv bis zu dem angeblichen Ganglion verfolgen konnte. Im Anfang meiner Untersuchungen glaubte auch ich Ähnliches zu erkennen. Bei Anwendung der BLOCHMÄNNschen Bindegewebsfärbung (s. Technisches) zeigte sich jedoch klar, daß das, was DROST für Nervenfasern gehalten hat, nur bindegewebige Stränge sind, die die Linse umgeben und auch zwischen deren Zellen Ausläufer entsenden (Fig. 3).

Ich kann mich sonach weder mit der Auffassung DROSTS noch



Textfig. 1.

Schnitt durch die Argentea (Ag) von *Cardium edule* mit zwei Retinazellen (Rz). Vergr. etwa 700.

mit der von RAWITZ einverstandenen erklären, sondern schließe mich in allen Hauptpunkten PATTEN an, indem ich bei *Cardium edule* das Vorhandensein eines wengleich einfach gebauten Auges behaupte, und das, was PATTEN Linse, Retina, Ganglion und Argentea nennt, ebenfalls als solche bezeichne. Nur in geringfügigen

Punkten befinde ich mich mit PATTEN in Widerspruch, und diese sollen in der nun folgenden Wiedergabe meiner eignen Untersuchungen genauer besprochen werden.

Das die Tentakel überziehende Epithel (Fig. 1 *Ep*) besteht aus einer Lage zylindrischer Zellen, die im allgemeinen etwa doppelt so hoch wie breit sind, und deren Kerne sich nahe dem basalen Ende befinden, vielfach dort der Zellwand direkt anliegen. Nur bei Faltenbildung der Epidermis sind sie mehr der Cuticula zugertückt. Alle Kerne der Epithelzellen enthalten Nucleoli. An der ganzen Oberfläche des Tentakels sind diese Zellen gleichartig und nicht durch anders gestaltete unterbrochen, mit Ausnahme der zwei Stellen, die schon erwähnt wurden, nämlich des Pigmentepithels und des Sinnesepithels in der Scheitelgrube (Fig. 1 *Pm* und *SE*). Die pigmentierten Zellen sind, wie sich auf dünnen Schnitten erkennen läßt, etwas schmaler und höher als die des übrigen Epithels, doch liegt ihr Kern ebenfalls am basalen Ende. Das Pigment, das selbst auf gleich dicken Schnitten nicht immer gleich intensiv ist, besteht aus zahlreichen, kleinen, braunen Körnchen, die die ganze Zelle, den Kern umgebend, ausfüllen, stets aber gegen die Cuticula zu dichter gedrängt sind, als um den Kern. Ich habe übrigens bemerkt, daß das Pigment allmählich verschwindet, wenn das Material einige Monate in Alkohol liegt, so daß hierin wohl eine Erklärung dafür

zu suchen ist, daß SHARP das Pigment bei lange aufgehobenem Alkoholmaterial nicht auffinden konnte. Noch deutlicher bemerkte ich diese Pigmentaflösung bei *Cardium muticum*, wovon später zu sprechen sein wird. Als ich in Besitz des Materials dieser Art gelangte, März 1903, befand sich dasselbe wohl schon gegen zwei Monate in Alkohol von 95%, aber trotzdem war das Pigment noch tiefschwarz. Im August jedoch bestand bei den meisten Tentakeln nur mehr ein mattgrauer Fleck, während bei vielen das frühere Vorhandensein von Pigment auch bei Anwendung einer starken Lupe kaum mehr festzustellen war. Das Pigment leistet also dem Alkohol keinen so starken Widerstand, wie meistens angenommen wird.

Die Cuticula (Fig. 2 *Cu*) ist mäßig dick, von gelbbrauner Farbe und wird über dem Pigmentepithel noch bedeutend stärker. Viel dünner ist sie über dem Sinnesepithel der Scheitelgrube, wo sie den Sinneshaaren Durchtritt läßt. — Das Sinnesepithel wird sowohl von RAWITZ als auch von PATTEN und DROST für mechanisch reizbar erachtet; obwohl ich lebendes Material nicht untersucht habe, glaube ich mich doch dieser Meinung anschließen zu können, die DROST durch seine Experimente erhärtet hat. Insbesondere hat DROST festgestellt, daß es sich hier nicht um Cilien, sondern um Sinneshaare handelt, welcher Schluß aus dem bloßen Bau der Zellen nicht sicher gezogen werden kann. Über den feineren Bau des Sinnesepithels jedoch bin ich anderer Ansicht als DROST; dieser beschreibt schmale, haartragende Sinneszellen mit sehr kleinem, rundem Kern, die von indifferenten Stützzellen umgeben sind. Bei einer Gelegenheit glaubt er auch einen Nervenfortsatz der Sinneszellen gefunden zu haben, obzwar er dies nur als Vermutung wiedergibt. — Ich habe, ebenso wenig wie RAWITZ, sehen können, daß in dem Sinnesepithel zweierlei Zellen enthalten seien. DROST, der die Zellen durch Maceration und Zerzupfen isoliert hat, ist vielleicht durch die verschieden starke Schrumpfung, beziehungsweise Quellung der Zellen irregeleitet worden; auch sind die Sinneshaare lange nicht bei jedem Präparat gut erhalten, so daß man auch dadurch auf den Gedanken kommen kann, haartragende und indifferente Zellen vor sich zu haben. Ich konnte, wie gesagt, nur eine Kategorie von Zellen in dem Sinnesepithel feststellen. Allerdings ist dieses, da es in einem ungefähr kreisförmigen Fleck den Boden der Scheitelgrube bedeckt, allseitig von gewöhnlichen Epithelzellen umgeben, aber zwischen den Sinneszellen findet sich nichts, was die Ansicht DROSTS plausibel machen könnte. Die Sinneszellen, wie ich sie gesehen habe (Fig. 2 *Sz*), sind ein wenig schmaler als

die Zellen des allgemeinen Epithels; ihre Kerne sind dementsprechend kleiner, oval oder kreisrund und ebenfalls am basalen Ende der Zelle gelegen. Die proximalen zwei Drittel jeder Zelle sind von etwas dunklerem Protoplasma gebildet, als es die übrigen Epithelzellen zeigen; darüber folgt ein schmaler, im Sinne der Längsachse gestreifter Saum und in dem Restteil der Zelle ist bereits die Differenzierung in die einzelnen Sinneshaare deutlich zu sehen. Die Sinneshaare selbst haben, wo sie gut erhalten sind, eine Länge, die das Doppelte der Sinneszellen erreicht. Da diese eine Höhe von oft über 8μ haben, ergibt sich für die Sinneshaare eine Länge von $15-18 \mu$; DROST gibt sie sogar mit $25-30 \mu$ an, doch habe ich so lange Haare nicht gesehen, wie denn überhaupt bei meinem konservierten Material die Sinneshaare meist in einen körnigen Detritus zerfallen waren.

Die Zellen des Epithels zeigen an ihrer Basis einen alveolären Saum, der schwach radiärgestreift ist und der sich zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen fast bis zur Cuticula verfolgen läßt (Fig. 2 *As*). Für die Sinneszellen trifft dies jedoch nicht zu; diese liegen dicht aneinander und der alveoläre Saum ist dort heller und dünner. Dies hängt jedenfalls mit dem sackartigen Komplex keulenförmiger Zellen (*Gx*) zusammen, der an dieser Stelle der Innenseite des Epithels anliegt und den RAWITZ sowohl wie DROST als ein Ganglion für das Sinnesepithel deuten. Ich schließe mich dieser Anschauung vollkommen an, zumal ich, was RAWITZ nicht gelungen ist, den betreffenden Ast des Hauptnervs deutlich bis an diese Ganglienzellen verfolgen konnte (Fig. 2). Den feineren Zusammenhang der Nervenenden mit den Ganglienzellen festzustellen, war ich leider nicht in der Lage. Ebenso wenig konnte ich direkte Verbindungen zwischen den Ganglienzellen und denen des Epithels erkennen, obwohl ich manchmal zu sehen glaubte, daß ganz feine Fäserchen aus dem Ganglion durch den basalen Saum des Epithels zu den Sinneszellen gingen. PATTEN erwähnt dieses Ganglion nicht und setzt in seiner Zeichnung an dessen Stelle den Ansatz eines Muskelbündels, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß er die Ganglienzellen für die verbreiterten Enden des Rückziehmuskels gehalten hat. Ich konnte immer nur eine deutliche Ansatzstelle des Muskels finden, und zwar desjenigen Bündels, das auf der dem Pigmentfleck abgekehrten Seite des Nervs verläuft; dieser ist zwar in seinem proximalen Teil, also nahe dem Ursprung aus dem Mantelrand, allseitig von Muskelbündeln umgeben, aber nur eines davon, das eben erwähnte, erreicht in geschlossener Masse die Tentakel-

spitze. Dort breiten sich die Muskelzellen aus und heften sich mit den kerntragenden Enden an die Innenseite des Epithels (Fig. 1 *M*). Die übrigen Muskelpartien, deren Zellen schmale, dunkle Kerne tragen, im Gegensatz zu den runden, hellen Kernen der Ansatzstelle, verlieren sich nach der Spitze des Tentakels zu immer mehr und es bleiben nur noch einzelne Zellen übrig, die im allgemeinen die Längsrichtung des Tentakels innehalten.

Über die Linse, diesen vielumstrittenen Körper, ist nach dem bereits Erwähnten nicht mehr viel zu sagen. Sie nach DROST als ein Sehganglion zu betrachten, halte ich für ganz verfehlt und habe auch schon dargetan, daß DROST sich irrt, wenn er behauptet, die großen Linsenzellen stünden mit dem Nerv in Zusammenhang. DROST sucht seine Ansicht auch dadurch zu begründen, daß er angibt, feine Verbindungen nervöser Natur zwischen »Sehganglion« und Pigmentepithel festgestellt zu haben. Dieser Beobachtung kann ich allerdings nichts andres entgegenstellen, als die Tatsache, daß ich diese Verbindungen trotz besten Willens nicht finden konnte. Doch darf ich mich hierbei auch auf RAWITZ stützen, der ebenfalls nichts Ähnliches sah. Dagegen vermutet RAWITZ zwischen den Pigmentzellen die Ausführgänge für das giftige Sekret, das seiner Meinung nach von den in Rede stehenden großen Linsenzellen ausgeschieden wird. Da aber weder er noch ich diese Ausführgänge sehen konnten, wird es schwer halten, einen Beweis für seine Annahme zu finden. Wie schon gesagt, halte ich auch das, was RAWITZ für giftige Sekretmasse hält (die *Argentea*), nicht dafür, denn es handelt sich hier nicht um Ansammlungen von Tröpfchen, sondern um ein Gewebe von faserigen oder blätterigen, kernhaltigen Zellen. Wo aber kein Sekret ist, braucht man auch nicht nach sezernierenden Zellen zu suchen, und als einen Komplex von solchen faßt RAWITZ die Linse auf. Da diese auch nach der Meinung von RAWITZ kein Ganglion sein kann, andererseits, wie ich glaube klargelegt zu haben, auch kein sekretabsondernder Körper ist, so sehe ich keinen Grund, sich der Annahme PATTENS zu verschließen, der den besprochenen Körper als Linse deutet, wobei er noch zugibt, daß er nebenbei noch eine andre Funktion haben könne; für letzteres wäre aber erst der Beweis zu erbringen.

Die durch die ganze Tentakelhöhle mehr oder minder spärlich verteilten großen, hellen Zellen (Fig. 1 *gx*), welche DROST als FLEMMINGSche Bindegewebszellen bezeichnet, sind denen der Linse an Größe, Gestalt und Aufbau so ähnlich, daß der Gedanke

naheliegt, die Linse habe sich durch Zusammentreten solcher Zellen gebildet. Da nach PATTENS Untersuchungen auch die Linse von *Pecten* mesodermaler Herkunft ist, wäre der gleiche Fall auch hier nicht sehr verwunderlich. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, daß sowohl die einzeln verstreuten Zellen als auch die Linse auf Einwanderung von Epithelzellen zurückzuführen sind.

Proximal von der Linse liegt das ebenfalls schon erwähnte Gebilde (*Ag*), das RAWITZ und DROST als Sekretmassen auffassen. Ich finde keinerlei Anhaltspunkt dafür und teile die Meinung PATTENS, der zufolge es gleichzeitig als Argentea und Abschluß des Augenkörpers fungiert. Es setzt sich auf der dem Pigmentfleck zugekehrten Seite deutlich genug in die Bindegewebshülle fort, die die Linse umgibt und auch zwischen deren Zellen Ausläufer entsendet. Demnach könnte man es im Vergleich mit dem *Pecten*-Auge als die »Augenkapsel« CARRIÈRES auffassen, während der Ausdruck »Tapetum« als irreleitend vermieden werden sollte. Nach PATTEN umgibt die Argentea das ganze Auge kontinuierlich und gestattet dem Nerv nur durch feine Öffnungen Zutritt. Ich konnte jedoch wiederholt deutlich sehen, das an der Eintrittsstelle des Nervs das umhüllende Gewebe auf eine ganze Strecke unterbrochen ist, so daß der Nerv als einheitlicher, wengleich schmaler Strang hindurchziehen kann.

DROST läßt die Argentea, die in seinem Sinn eine faserige Sekretmasse ist, der Linse direkt anliegen, und erwähnt zwischen diesen beiden Körpern keine weiteren Gebilde. RAWITZ dagegen hat gesehen, daß zwischen Linse und Argentea noch einiges andre liegt. Nach seiner Darstellung wird die Linse — die er für Sekretzellen erklärt — basalwärts durch ein Septum abgeschlossen und zwischen Septum und Argentea liegt eine Reihe von dunklen Kernen. »Die Zellen dieser Partie sind in ihrer Gestalt nicht genau zu erkennen, weil die gegenseitigen Konturen nicht zu sehen sind. Die Kerne liegen der Lamelle (dem Septum) dicht an und bilden eine Reihe; sie sind kleiner und intensiver gefärbt, als die der vorigen Partie« (der Linse). Doch bezeichnet RAWITZ sowohl das Septum, als auch das ganze umhüllende Bindegewebe als zufällige Erscheinungen, die ebenso oft fehlen können, als sie vorhanden sind; dies ist insofern richtig, als besonders der basale Abschluß der Linse schärfer oder undeutlicher ausgeprägt sein kann. Über die Bedeutung der erwähnten Kerne äußert RAWITZ keine Meinung. Nach ihrer Lage zu schließen, müssen es die Kerne des Sehganglions (*Sg*) sein, das allerdings der

proximalen Grenze der Linse dicht anliegt. Darunter, also zwischen Ganglion und Argentea, liegt die sehr einfach gebaute Retina (Fig. 1 *Rx*). Sie besteht aus einer geringen Anzahl — 20—30 — relativ großer Zellen, die scheinbar ohne regelmäßige Anordnung nebeneinander stehen, jedoch einander nicht anliegend, sondern durch eine kernlose Zwischensubstanz getrennt. Ihre Längsachse liegt ungefähr parallel zu der Hauptachse des Tentakels; die Kerne, in denen sich ein Nucleolus erkennen läßt, sind groß, füllen das distale Ende der Zellen nahezu oder vollständig aus und färben sich stets ziemlich schwach. Die Verbreiterung am oberen Ende der Zellen, die PATTEN in seiner Zeichnung (loc. cit. Taf. 31, Fig. 112) angibt, konnte ich nur in wenigen Fällen feststellen, doch kann man wohl annehmen, daß dies ihre natürliche Gestalt sei. Die Retinazellen scheinen überhaupt — und dies ist eine Hauptschwierigkeit bei der Untersuchung — sehr schwer konservierbar zu sein. Die oben geschilderten Verhältnisse konnte ich ganz deutlich nur bei einigen Tentakeln erkennen, die aber von verschiedenen Exemplaren, teils aus Bergen, teils aus Neapel, stammten. Oft waren die Zellgrenzen undeutlich, manchmal auch nur die Kerne zu unterscheiden; diese aber waren regelmäßig zu sehen und so kann ich schwer verstehen, daß DROST über alles, was zwischen Linse und Argentea liegt, stillschweigend hinweggehen konnte.

Die schmalen, dunklen Ganglienzellen sind nach PATTEN so angeordnet, daß je eine von ihnen vor jeder Retinazelle liegt, so daß ihre Achse auf der der Retinazelle senkrecht steht. Diese Orientierung der Kerne konnte ich auch feststellen (Fig. 1 *Sg*), doch schien mir, als ob eine spezielle Zugehörigkeit jedes Kernes zu einer Retinazelle nicht zu beobachten sei. Nervenfibrillen, Stäbchen und direkten Zusammenhang der Retinazellen mit dem Ganglion konnte ich ebensowenig sehen, wie PATTEN.

Fasse ich alles bisher Gesagte noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich, daß meiner Meinung nach *Cardium edule* an einer großen Anzahl seiner Siphonaltentakel einfach gebaute, aber als solche wohl erkennbare Augen besitzt, in denen sich Pigmentepithel, Linse, Sehganglion, Retina und ein abschließendes Gewebe unterscheiden lassen, welch letzteres man beliebig als Argentea oder Augenkapsel bezeichnen kann. Außerdem findet sich nicht nur an den augentragenden, sondern auch an vielen der übrigen Tentakel ein langhaariges Sinnesepithel mit zugehörigem Ganglion in einer Grube an der Spitze des Tentakels. Der Stammnerv des Tentakels entsendet je einen Ast in das Auge und nach dem Ganglion des Sinnesepithels. Was

den einfachen Bau der Retina betrifft, so möchte ich nicht wie RAWITZ über die phylogenetischen Bemerkungen PATTENS mit Geringschätzung hinweggehen. PATTENS Annahme, daß die Augen von *Cardium edule* früher höher entwickelt, jetzt aber degeneriert seien, ist zwar nicht bewiesen, sie erscheint aber andererseits nicht ganz unwahrscheinlich, und vielleicht würde eine Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung des Organs zu einer Lösung der Frage in diesem Sinne führen. Jedenfalls scheinen mir die Resultate PATTENS, die ich ja in allen wesentlichen Punkten zu bestätigen in der Lage war, die am besten fundierten zu sein, die bisher aus den Untersuchungen an *Cardium edule* hervorgegangen sind.

Cardium paucicostatum Sowerby und C. oblongum Chénu (Figg. 4—5).

Diese beiden Species sollen gemeinsam besprochen werden, da sie in keinem wichtigen Merkmal voneinander abweichen und ich einen typischen Unterschied, soweit die Ausbildung der Organe an den Tentakelspitzen in Frage kommt, nicht finden konnte. Lichtempfindliche Organe besitzt keine der beiden Species. Die Zahl der Tentakel ist hier viel größer, als bei *Cardium edule*, und die Tentakel sind auch länger und dicker, wie dort. Eine Verschiedenheit liegt in dem Prozentsatz der sinnesorgantragenden Tentakel; dieser ist bei *Cardium paucicostatum* etwa die Hälfte, bei *Cardium oblongum* vielleicht ein Drittel aller Tentakel.

NAGEL (12) hat bei *Cardium oblongum* »rätselhafte Organe« beschrieben, die jedenfalls mit den von mir studierten identisch sind. Wenn er den feineren Bau nicht erkennen konnte, so ist der Grund dafür wahrscheinlich darin zu suchen, daß er nur einfach in Alkohol fixiertes Material untersuchte. Auch ich war im Anfang meiner Untersuchung wenig vom Glück begünstigt; das erste Dutzend Tentakel zeigte nicht die Spur eines Sinnesorgans, so daß ich *Cardium oblongum* schon als für mich unwichtig beiseite stellen wollte. Später jedoch begünstigte mich der Zufall mehr und ich fand an einer ganzen Anzahl das zu besprechende Organ, so daß ich nicht fehlzugehen glaube, wenn ich, wie oben, das Verhältnis der organtragenden Tentakel zu den leeren wie eins zu zwei angebe. Einen Unterschied in der Verteilung auf die beiden Siphonen konnte ich bei *Cardium oblongum* ebensowenig finden, wie bei *Cardium paucicostatum*. RAWITZ (9) hat außer *Cardium edule* auch *Cardium oblongum* und *Cardium tuberculatum* untersucht und bei beiden das Vorhandensein von Sinnesorganen an den Tentakeln in Abrede gestellt. Für die letztere Species

stimmt dies mit meiner Beobachtung, bei *Cardium oblongum* jedoch scheint es RAWITZ ebenso gegangen zu sein, wie anfangs mir. Es ist aber nicht unmöglich, daß die Zahl der Organe bei verschiedenen Individuen stark schwankt und vielleicht sogar auf Null heruntergehen kann, sonst hätte RAWITZ das Organ wohl sicher gefunden.

Über *Cardium paucicostatum* habe ich in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nichts gefunden.

Abgesehen von ihrer größeren Zahl, Länge und Dicke unterscheiden sich die Tentakel von *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* durch den durchgängigen Mangel an Pigment von denen des *Cardium edule*. Die Einstülpung an der Spitze, die nach dem Grad der Kontraktion verschieden tief sein kann, liegt nicht seitlich, sondern zentral, so daß, da an der tiefsten Stelle das Epithel bedeutend verdickt ist, ein sekundärer Hügel entsteht (Fig. 4). Die Zellen dieser Partie sind dicker und bis achtmal so hoch wie die des übrigen Epithels, das nach außen von einer mäßig dicken Cuticula, nach innen von einem scharf unterscheidbaren basalen Saum abgegrenzt ist. Die bindegewebige Füllung der Tentakel ist sehr spärlich, die Hohlräume zwischen der Wand und dem von Muskelbündeln umgebenen Nerv sind sehr groß und nur von einigen transversalen Bindegewebssträngen durchsetzt, was besonders auf Querschnitten deutlich zu sehen ist. Neben dem faserigen Bindegewebe finden sich ziemlich viele einzelne, große Zellen (*Bgx*), die den bei *Cardium edule* vorkommenden sehr ähnlich sind. Ihre Kerne enthalten Nucleoli und sind von einer hellen Zone umgeben, während die Peripherie dunkleres, körniges Plasma aufweist. Durch einen scheinbaren Zusammenhang einer dieser Bindegewebszellen mit dem Stammnerv, den man auf einem meiner Schnitte wahrnehmen konnte, geriet meine bisherige Meinung über die relative Bedeutungslosigkeit jener Zellen etwas ins Wanken; doch blieb der Fall trotz eifrigen Suchens vereinzelt, so daß ich nicht glaube, ihm besondere Wichtigkeit beimessen zu können. Sonst lagen die großen Bindegewebszellen stets isoliert in der Tentakelhöhle, ohne mit andern Gewebsteilen in Berührung zu treten. Der starke Stammnerv teilt sich schon in ziemlicher Entfernung von der Spitze in ein becherförmiges Astwerk. Daß dies der Fall ist, erhellt aus der Tatsache, daß man auf beliebig gerichteten, axialen Längsschnitten durch die Tentakel stets das Bild der Fig. 4 erhält, während man auf seitlichen Schnitten die Becherwand von der Fläche getroffen wahrnimmt. An der Teilungsstelle des Nervs gehen auch die Muskelbündel ansein-

ander, nachdem sie sich zuvor gekreuzt haben, so daß sie nach den ihrer ursprünglichen Lage entgegengesetzten Seiten des Grubenbodens verlaufen, wo sie sich mit ihren verdickten, kerntragenden Enden an die Basis der Epidermis anheften (Fig. 4 *M*).

Den Hügel in der Mitte der Grube umgeben zwei eng aneinanderliegende, konzentrische Reihen von Sinneszellen (*Sz*), und unter diesen ein Ring von großen keulenförmigen Zellen. Der mediane Längsschnitt gibt diesen letzteren natürlich als zwei säckchenartige Gebilde wieder (Fig. 4 *Gz*). Die Zellen dieser Säcke erinnern in Lage und Form sehr an das bei *Cardium edule* beschriebene Ganglion des Sinnesepithels, und da ich auch bei *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* den Nerv wiederholt bis zu diesen Zellen verfolgen konnte, wird man schwerlich fehlgehen, wenn man von einem ringförmigen Ganglion spricht (Fig. 5 *G*). Die Sinneszellen (Fig. 5 *Sz*) sind dicker, aber nicht so hoch, wie die nächstgelegenen Zellen des Epithels, haben einen bedeutend größeren Kern, der einen Nucleolus enthält, ebenso wie die Epithelzellen, sich aber dunkler färbt als die Kerne bei diesen. Auch das Plasma der Sinneszellen färbt sich tiefer. In dem Zwischenraum zwischen den Sinneszellen (*Stl*) konnte ich niemals Kerne finden; es scheint demnach, daß es sich um eine vielleicht von den Sinneszellen ausgeschiedene stützende Lamelle handelt, die ringförmig die beiden konzentrischen Reihen von Sinneszellen trennt. Der distale Teil der Zellen zeigt einen feingestreiften Saum, ein Zeichen, daß auch hier die Differenzierung in die einzelnen Sinneshaare bereits im Inneren der Zelle beginnt. Die Haare selbst sind lang und dicht und scheinen ebenso steif zu sein, wie bei *Cardium edule*, obgleich sie etwas wellig gebogen sind. An den der Stützlamelle (Fig. 5 *Stl*) zugekehrten Seiten enthalten die Sinneszellen ein trompetenförmiges Gebilde, das wie eine Fortsetzung der Sinneshaare in das Innere der Zelle erscheint. Es ist längsgestreift und verjüngt sich dem proximalen Ende zu. Hier setzt es sich in einen feinen, mehrfach gekrümmten Strang fort, der die basale Begrenzung des Epithels durchbricht und sich zwischen den keulenförmigen Zellen des Ganglions verliert (Fig. 5 *f*). Er läßt sich aber nicht bis nach dem Nerv verfolgen, der an die verdickten Enden der Ganglienzellen herantritt. Auch fehlen hier die feinen Verbindungen zwischen den Ganglien- und Sinneszellen, die bei *Cardium edule* angedeutet sind, so daß jedenfalls in dem Fortsatz *f* die reizleitende Bahn von den Sinneszellen nach dem Ganglion liegt. Anfangs war ich der Meinung, daß auf jedem Bild zwei Ganglienzellen sich direkt mit

den Sinneszellen in Verbindung setzen, bis ich wiederholt deutlich sehen konnte, daß es ein Fortsatz der Sinneszellen ist, der sich zwischen die Ganglienzellen erstreckt und dort vermutlich in ganz feine Ästchen auflöst. Für den Nerv, dessen feineren Zusammenhang mit den Ganglienzellen ich nicht erkennen konnte, gilt jedenfalls dasselbe. Vielleicht sogar treten die feinsten Nervenenden mit den Fortsätzen der Sinneszellen direkt in Berührung, doch ist dies eine Vermutung, für die ich keinerlei greifbare Unterlage habe.

Der innere Bau der hier besprochenen Sinneszellen erinnert so sehr an den von Flimmerzellen, daß man versucht sein kann, die Haare an ihnen nicht als Sinneshaare, sondern als Cilien aufzufassen. Da aber keiner der Autoren, die lebendes Material untersucht haben, eine Wimperbewegung erwähnt, sondern, wie z. B. PATTEN, die Haare als »tufts of stiff sense hairs« bezeichnet, muß man wohl von der Meinung zurückkommen, daß es sich hier um Flimmerzellen handeln könne.

Über die Art von Reizen, welche die Flimmerzellen vermitteln, kann ich eine bestimmte Meinung nicht äußern. Im allgemeinen schreibt man ja solchen Zellen eine Empfindlichkeit gegen mechanische Reize zu, doch werden sie auch als chemisch reizbar aufgefaßt. Die Stoßempfindlichkeit hätte wenig Vorteil, da ja auch die organlosen Tentakel gegen Berührung sehr empfindlich sind. Eher scheint es mir die Aufgabe dieser Zellen zu sein, das umgebende Wasser auf seine chemische Beschaffenheit zu prüfen. Daß sich die Sinneszellen nicht bloß an den Tentakeln um den Einströmungssiphon gebildet haben, der dabei zunächst interessirt ist, sondern auch um den Analsiphon, bildet kein Hindernis für diese Annahme.

Cardium tuberculatum L. und *Cardium rusticum* L.

Wie schon bei der Besprechung der beiden Species *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* erwähnt wurde, hat RAWITZ bei *Cardium tuberculatum* keinerlei Sinnesorgan finden können. Auch mir ist es nicht gelungen, eines zu finden, als die einstülpbare Grube an der Tentakelspitze, den Stammnerv, der sich aber nach der Spitze zu verliert, ohne an Sinneszellen heranzutreten, und endlich die Retractor-muskeln nebst dem ausfüllenden Bindegewebe. Dasselbe gilt für *Cardium rusticum*. Somit könnten wir die beiden Species als für unsre Untersuchungen gänzlich unwichtig beiseite stellen, wenn nicht PATTEN eine, wie mir scheint, haltlose Ansicht über *Cardium tuberculatum* ausgesprochen hätte (loc. cit. S. 613).

PATTEN hat bei *Cardium tuberculatum* experimentell bedeutende

Lichtempfindlichkeit feststellen können und glaubte auch in einer Doppelreihe von Zellen, die die ganze Länge des Tentakels durchzieht und sich oben kugelig abrundet, den Sitz der Reizaufnahme vermuten zu dürfen. Doch habe ich absolut nichts entdeckt, was diese Meinung rechtfertigen könnte, und die »two rows of ova-like, closely packed cells« nur als regellosen Haufen von Bindegewebszellen gesehen ohne irgendwelche Differenzierung. Auch fehlt bei *Cardium tuberculatum* Pigment gänzlich, und dieses wäre doch im allgemeinen ein wichtiges Erfordernis, wenn man von einem lichtempfindlichen Organ sprechen wollte, einerlei, ob im Sinne DROSTs oder PATTEs. Durch meine Erfahrungen bei *Cardium oblongum* vorsichtig gemacht, ging ich bei *Cardium tuberculatum* möglichst genau zu Werke. Aber trotzdem ich die reichbesetzten Siphonen meiner *Tuberculatum*- und *Rusticum*-Exemplare in Stoppelfelder verwandelte, konnte ich keine Spur eines Sinnesorgans finden; und so vermag ich denn nur die Meinung auszusprechen, daß *Cardium rusticum* und *Cardium tuberculatum* an ihren Tentakeln nichts besitzen, was auf den Namen eines Sinnesorgans auch nur einigen Anspruch machen könnte.

Cardium muticum Reeve (Figg. 6—10).

Wenn wir fanden, daß die Mehrzahl der bisher besprochenen Species von *Cardium* gar keine Sinnesorgane an ihren Tentakeln besitzen, oder doch nur einfach angeordnete Haarsinneszellen, und daß einzig *Cardium edule* ein einfaches Sehorgan entwickelt, — so einfach, daß viele Forscher es als solches nicht einmal anerkennen, — so überrascht es in hohem Grad, einen Vertreter desselben Genus zu finden, dem ein hochentwickeltes Auge, sogar eine ganze Menge von solchen, zukommt, die nicht nur von den Augen bei *Cardium edule* in einigen wichtigen Punkten abweichen, sondern auch eine Höhe der Ausbildung erreicht haben, wie sie nur von wenigen Muscheln übertroffen wird. Herr K. KISHINOUE in Tokyo, der diese Augen zuerst beschrieben hat (10), und dem ich auch das von mir untersuchte Material verdanke, hat damit ein interessantes Kapitel angeschlagen, besonders in stammesgeschichtlicher Hinsicht. Wenn man den gleichen Fall bei hochstehenden Tieren anträfe, wenn zum Beispiel alle Angehörigen des Genus *Felis* blind wären, d. h. überhaupt keine Augen hätten, und man dann beim Jaguar ein sehr einfaches und beim Tiger ein davon recht verschiedenes und dazu höher entwickeltes Auge entdeckte, so würde dieser Fall entschieden in den weitesten

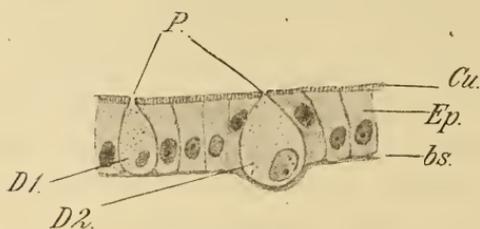
Kreisen großes Aufsehen erregen. Die Annahme wäre naheliegend, daß ursprünglich alle Katzen Augen gehabt und daß diese nur beim Tiger sich erhalten hätten, dagegen beim Jaguar sehr und bei allen übrigen ganz rückgebildet worden wären. PATTEN hat, ohne von KISHINOUE'S Entdeckung zu wissen, von den Augen von *Cardium edule* behauptet, sie müßten rudimentär sein, und wenn auch seine wissenschaftlichen Gegner diese Idee belächelten, so scheint sie mir doch nicht so ganz aus der Luft gegriffen zu sein.

KISHINOUE hat die ontogenetische Entwicklung der Augen bei *Cardium muticum* beschrieben und wenn man denselben Vorgang auch bei *Cardium edule* untersuchen würde, könnte man vielleicht interessante phylogenetische Parallelen ziehen. Leider teilt KISHINOUE'S Veröffentlichung das Schicksal der meisten Erstuntersuchungen, nämlich, daß sie, befriedigt von dem vielen Neuentdeckten, zu wenig ins Detail geht und auch manchen Irrtum enthält, der für denjenigen leicht erkennbar ist, der auf dem bereits Bekannten fußend, weiter forscht. So bin ich Herrn KISHINOUE sehr zu Dank verpflichtet, daß seine Liebenswürdigkeit mich in die Lage versetzt hat, seine grundlegenden Untersuchungen weiter auszudehnen, sie im wesentlichen zu bestätigen und manchmal sogar zu berichtigen.

Cardium muticum gehört zu den größten Vertretern des Genus *Cardium* und demzufolge ist auch die Siphonalpartie sehr groß; der Branchialsipho ist der geräumigere von beiden und seine Öffnung hat über 1 cm im Durchmesser. Die Zahl der Tentakel beträgt etwa 200; sie stehen in dichten, unregelmäßigen Reihen um die Siphonalöffnungen und füllen auch den Raum zwischen beiden aus. Die den Öffnungen zunächst stehenden Tentakel erreichen nicht einmal die Länge von 1 mm und sind dünne Fädchen, die überall gleich dick sind; sie tragen keine Augen; diese sind vielmehr nur auf den von den Siphonen weiter entfernten Tentakeln zu finden, die proportional zur Entfernung an Länge zunehmen; sie können 7—8 mm erreichen, haben an der Basis eine Dicke von 1—1½ mm und verjüngen sich nach der Spitze zu rasch. Die Augen sind in ihrer völlig pigmentlosen Umgebung auch mit freiem Auge leicht als pechschwarze Pünktchen von 150—300 μ Durchmesser zu erkennen. Sie liegen ebenso wie bei *Cardium edule* auf der dem Siphon zu-gekehrten Seite. Bei Erwähnung dieser Tatsache bezieht sich KISHINOUE auf PATTEN, nach dessen Angaben ja die Augen von *Cardium edule* »on the side away from the siphonal openings« liegen sollen. Doch beziehen sich die Worte »on the shell side of the

mantle«, mit denen PATTEN dort zitiert wird, gar nicht auf die Tentakel. Die betreffende Stelle lautet bei PATTEN (S. 610): »The remaining portion of the-mantle is pigmentless, with the exception of a narrow band on the shell side of the mantle.« Gemeint ist also die der Schale anliegende Seite des Mantelrandes, nicht aber die Tentakel. Bei der Besprechung von *Cardium edule* habe ich schon dargetan, daß PATTEN die Lage der Augen unrichtig angibt; sie liegen, wie außer mir auch DROST und RAWITZ feststellten, auf der dem Siphon zugekehrten Seite, und so ist es auch bei *Cardium muticum*. Die Augen füllen die Spitze des Tentakels nicht aus (Fig. 6), sondern lassen auf der dem Siphon abgewendeten Seite Raum für eine Grube, in der ein Haarsinnesorgan liegt, sowie weiterhin für eine vorgestülpte Spitze, die bei starker Kontraktion sich wie eine Kappe schützend über das Auge legt, in gestrecktem Zustand dagegen die in Fig. 6 dargestellte Form hat (Fig. 6 S). Von oben gesehen erscheint das Pigment als Ring, der eine kreisförmige »Pupille« von 20—40 μ Durchmesser freiläßt.

Die Epidermis ist eine einschichtige Lage von Zylinderzellen, mit mäßig dicker Cuticula und deutlichem basalen Saum. Ihre gleichmäßige Anordnung wird durch eine große Anzahl von Haut-



Textfig. 2.

Schnitt durch die Tentakepidermis von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 1000. *Cu.*, Cuticula; *Ep.*, Epidermis; *bs.*, basaler Saum; *D1* u. *D2*, Drüsenzellen; *P*, Austrittsporen derselben.

drüsen unterbrochen, unter denen sich zwei Typen unterscheiden lassen (siehe Textfigur 2). Erstens solche Drüsen, die, ohne die Epidermis nach oben oder unten zu überragen, in ziemlich regelmäßigen Abständen zwischen den Epithelzellen liegen; sie sind deutlich abgegrenzte, birnförmige Bläschen, die die

Epidermiszellen an Dicke übertreffen und neben ihrem körnigen Inhalt einen kleineren Kern aufweisen. Zweitens die weit selteneren und größeren, die in das Epithel eingesenkt sind und an ihrer Basis einen großen, blasser gefärbten Kern mit Nucleolus enthalten (vgl. auch Fig. 6 D und *D1*). Austrittsstellen durch die Cuticula sind bei beiden Kategorien deutlich zu sehen. Außer durch diese Drüsen, deren Funktion ich bei meinem konservierten Material natürlich nicht feststellen konnte, erleidet das Gleichmaß der Epidermiszellen noch durch das nachher zu besprechende Haarsinnesorgan in der Scheitelgrube eine Störung

und endlich vor der Pupille selbst, wo die Zellen sehr dünn und flach werden und so eine Art von Cornea bilden (Fig. 6 *Sz* u. *C*).

Der starke, von Längsmuskeln begleitete Stammnerv (*N*) verläuft etwas außerhalb der Tentakelachse auf der vom Siphon abgewendeten Seite. Kurz bevor er den Augenkörper berührt, gabelt er sich; der eine Ast innerviert das Auge, der andre geht nach dem Organ in der Scheitelgrube (Fig. 6 *N*, *N*₁, *N*₂). Über den weiteren Verlauf dieser Nervenäste wird später zu sprechen sein.

Im Gegensatz zu *Cardium edule* gehört das Pigment (Fig. 6 *Pm*) bei *Cardium muticum* nicht der Epidermis an, sondern bildet eine innere, wie KISHINOUE richtig angibt, urnenförmige Umhüllung um den ganzen Augenkörper, mit Ausnahme der kreisförmigen Pupille und der einen Stelle an der Basis, wo der Nerv eintritt. KISHINOUE beschreibt noch eine zweite Eintrittsstelle des Nerven auf der anti-siphonalen Seite etwa in halber Höhe der Pigmentkapsel. Diese Stelle konnte ich jedoch trotz sorgsamem Suchens an Hunderten von Schnitten niemals finden. Da KISHINOUE das Organ in der Scheitelgrube nicht erwähnt, hat er auch vielleicht aus der Gabelung des Nerven in zwei Äste und aus einer bei der Konservierung gelegentlich entstandenen Lücke im Pigment geschlossen, daß dort der Nerv durchtreten müsse. Er braucht diesen Nervenast auch, um die Innervierung der Retina zu erklären; da ich aber gefunden habe, daß das Auge vollkommen vom Nervenast *N*₁ (Fig. 6) versorgt wird, ist dies ein weiterer Grund zur Annahme, daß KISHINOUE sich geirrt haben muß. Wo die Pigmenthülle gut erhalten ist, und dies war fast stets der Fall, bildet sie eine kontinuierliche Lage von großen Zellen, die mitunter ein bischen übereinandergeschoben sind, im allgemeinen jedoch eine einfache Schicht bilden. An dem Saum um die Pupille — diesen Ausdruck wähle ich der Einfachheit halber — liegen mehrere Zellen übereinander und bilden so einen verdickten Rand der Urne. An der Siphonalseite ist die Pigmentkapsel durch eine bindegewebige Lage von der Epidermis getrennt. Diese Lage setzt sich auch unter die Cornea sehr dünn fort und geht dann wieder in die faserige, kernführende Binde substanz über, die die Innenwand des Tentakels auskleidet und seinen Hohlraum in zahlreichen transversalen Strängen durchsetzt. Die großen FLEMMINGSchen Bindegewebszellen, wie sie bei den andern Species zu finden sind, fehlen hier gänzlich.

Schon bei der Besprechung von *Cardium edule* erwähnte ich, daß das Pigment von *Cardium muticum* dem Alkohol nicht standhält, sondern nach einigen Monaten ganz verschwindet. Bei frisch konservierten

Exemplaren ist es sehr dicht und tief schwarzbraun, so daß die einzelnen Zellen und deren Kerne nur bei sehr dünnen oder künstlich gebleichten Schnitten zu erkennen sind.

An der Innenseite der Pigmentkapsel, dieser direkt anliegend, findet sich eine körnig-faserige Lage, die KISHINOUE als Tapetum bezeichnet. Dieser Ausdruck scheint mir für das vorliegende Gebilde nicht angebracht, doch will ich ihn vorläufig beibehalten. KISHINOUE schreibt darüber: »It consists of many thin, shining layers, stained deeply and homogeneously by colouring solutions. I cannot find any sign of cellular structure, though according to PATTEN the likenamed part of *Pecten* and *Cardium edule* is said to have been produced from cell layers.« Allein schon der Lage nach entspricht das Tapetum von *Cardium muticum* dem von *Pecten* gar nicht, denn letzteres liegt direkt zwischen der basalen Pigmentzellenschicht und der Stäbchenzone der Retina, während das Tapetum von *Cardium muticum* außerhalb des zusammenhängenden Komplexes liegt, der den genannten Teilen des *Pecten*-Auges homolog ist. Außerdem ist KISHINOUE im Irrtum, wenn er angibt, das Tapetum zeige keine Spur von zelliger Struktur. Ich habe darin auf mehreren Schnitten sehr deutliche, länglich gestreckte Kerne gefunden, mitunter sogar drei bis vier auf einem einzigen Schnitt (Fig. 6 *Tpt*). Das Tapetum von *Pecten* ist nach HESSE »als eine einzige, große, napfförmige Zelle zu deuten, in deren Boden der Kern liegt« . . . Wenn dies richtig ist, — und ich habe keinen Anlaß daran zu zweifeln — so kann schon aus diesem Grund das *Pecten*-Tapetum mit dem von *Cardium muticum* nicht wohl homolog sein, abgesehen von der verschiedenen Lage.

Wenn man an der Auslegung BÜTSCHLIS¹ festhält, nämlich, daß bei *Pecten* die Retina und ihre Stäbchenzone die vordere, das basale Pigmentepithel dagegen die hintere Wand einer eingestülpten Epidermisblase (Augenblase) sei, so wird KISHINOUES Irrtum bald klar, denn, wie er gefunden hat, setzt sich die Retina von *Cardium muticum* direkt in eine andre Zellenlage fort, die KISHINOUE im Vergleich mit dem Wirbeltierauge »Chorioid« genannt hat. Ich fand sie (Fig. 6 *Ch*) ebenfalls in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Rand der Retina. Somit haben wir auch bei *Cardium muticum* eine Blase, wie bei *Pecten*, das Tapetum aber müßte dann nach Analogie im Innern dieser Blase liegen; dieses ist aber durchaus nicht der Fall. In seiner Darstellung der Entwicklung des *Muticum*-Auges sagt KISHINOUE:

¹ O. BÜTSCHLI, Notiz zur Morphologie des Muschel Auges. Heidelberg, Festschrift des naturhist.-mediz. Vereins. 1886.

»late in development the retinal portion is divided in two layers, the retina proper and the chorioid«. Damit ist gesagt, was auch aus dem übrigen Text hervorgeht, daß »the retinal portion« sich erst sekundär in »retina proper« und »Chorioid« spaltet, anstatt, daß in der primären Blase Vorder- und Hinterwand sich aufeinander legen. KISHINOUE läßt die Retina nebst Chorioid auch nicht im Sinne BÜTSCHLIS entstehen; vielmehr tritt nach ihm zunächst eine massive, kugelige Verdickung des Epithels an der Spitze des Tentakels auf. Im Innern dieser Verdickung sondert sich eine solide, kugelige Masse von Zellen als Linse ab, wogegen der äußere, blasenartige Rest der ursprünglichen Verdickung, soweit er mit dem äußeren Epithel der Tentakelspitze zusammenhängt, zur Cornea wird, dagegen in seinem proximal der Linse gelegenen Teil zur »retinal portion«. Diese »retinal portion« differenziert sich dann in die eigentliche Retina und das Chorioid (vgl. d. Abb. loc. cit. Taf. IX).

Wenn dies der Fall wäre, so wäre es durchaus nicht nötig, daß Retina und Chorioid an den Rändern zusammenhängen. Überdies habe ich an mehreren Präparaten zwischen Retina und Chorioid einen deutlichen Hohlraum gefunden, und obwohl ich nicht ein einziges Entwicklungsstadium eines *Muticum*-Auges gesehen habe, ist das Bild der zusammengedrückten Blase so klar, daß ich keinen Augenblick an ihrer Entstehung, so wie BÜTSCHLI es vermutet, zweifeln kann. Für gewöhnlich bildet sich die Cornea doch durch Wiederzuschluß des Epithels nach Abschnürung der eingestülpten Augenblase; besonders deutlich ist dies bei den Augen der Gastropoden und Cephalopoden gezeigt worden. Von diesem Entwicklungsgang würde nach KISHINOUE die Bildung der *Muticum*-Augen stark abweichen; dasselbe gilt für die Bildung der Linse, welche nach PATTEN bei *Pecten* mesodermaler Herkunft sein soll, bei *Cardium muticum* dagegen, wie KISHINOUE angibt, ektodermalen Ursprungs ist.

Im Tapetum konnte KISHINOUE, wie schon gesagt, weder Kerne noch überhaupt zellige Struktur erkennen; er vermutet, daß es von den Zellen abgeschieden wird, die das Chorioid, also die Hinterwand der Augenblase, zusammensetzen. Mit der Bezeichnung »Chorioid« kann ich mich nicht befreunden; sie ist dem Wirbeltierauge entlehnt und führt leicht irre, da ja dort die Entstehungsverhältnisse der Augenblase ganz andre sind. Aber um Mißverständnisse zu vermeiden, will ich mich einstweilen der Nomenklatur KISHINOUES anschließen. Gegen die Auffassung des Tapetums als Sekretmasse spricht außer der Anwesenheit von Kernen der Umstand, daß Chorioid

und Tapetum durch die die Retina innervierenden Nervenäste getrennt sind, auf die ich noch zu sprechen komme. Ich halte das Tapetum für eine bindegewebige Schicht, die ohne wichtige Funktion, außer vielleicht einer strahlenreflektierenden, die Hinterwand des Auges überkleidet und an die sich dann erst die Pigmenthülle anlegt, die ja, wie KISHINOUE gezeigt hat, aus der umgebenden Bindesubstanz des Tentakels zusammenrückt. Ein Tapetum, wie bei *Pecten* und *Spondylus*, ist im Auge von *Cardium muticum* nicht vorhanden. Einen passenderen Namen für diese basale Gewebsschicht zu finden, muß ich demjenigen überlassen, der ihre Funktion erklärt, was mir bei meinem konservierten Material nicht möglich war.

Bevor ich mich der Retina und dem Chorioid zuwende, will ich vorerst die Linse und den Glaskörper besprechen (Fig. 6 L u. GK). KISHINOUE erwähnt von beiden Gebilden nur die Linse. Sie hat die Gestalt eines in dem Äquator eingeschnürten Ellipsoids, dessen Achse parallel zu der des Tentakels liegt. Die mittlere Einschnürung wird von dem verdickten Randwulst des Pigmentbeckers umfaßt, der nach vorn zu noch zwei, auf Schnitten fingerförmige Fortsätze entsendet, die die Linse weiterhin umkleiden und nur die kleine, kreisförmige Pupille freilassen. Vielleicht kommt diesem Fortsatz die Funktion einer einfachen Iris zu, indem sich das Pigment mehr oder weniger über die Linse schieben kann. Doch konnte ich keine diesbezüglichen Muskeln entdecken, ebenso wie mir jeder Apparat zur Akkommodation der Linse zu fehlen scheint. Wenn jedoch der Rand des Pigmentbeckers kontraktile wäre, könnte durch dessen Verengung auch die Linse in die Länge gedrückt werden; dadurch würde sie vermutlich auf näherliegende Gegenstände eingestellt, und selbst wenn gleichzeitig die Pupille kleiner wird, würde dies kein Widerspruch sein, da ja durch das Längerwerden der Linse ihr Querschnitt an Fläche abnimmt. In der Tat habe ich auf verschiedenen Präparaten die Linse bald länger, bald kürzer und dicker im Verhältnis zu den übrigen Teilen des Auges angetroffen und dementsprechend auch den Pigmentring enger, beziehungsweise weiter. Da HESSE (l. c. S. 396 ff.) beim *Pecten*-Auge eine Einrichtung zur Gestaltveränderung der Linse beschrieben hat, wäre der Fall nicht weiter sehr verwunderlich.

Die Linse ist auf ihrer ganzen Oberfläche von einer Hülle überzogen (*Alk*), die sie vom Glaskörper trennt. An der Stelle, wo sie durch den Pigmentwulst eingeschnürt wird, zerlegt diese Hülle sich in zwei Lagen, deren eine den basalen Teil der Linse umkleidet, während die andre zwischen Glaskörper und Pigmentschicht weiterläuft.

Vermutlich umgibt sie auch den Glaskörper gegen die Retina zu, aber dies konnte ich nie sicher feststellen. Auch zwischen Linse und Glaskörper ist die Scheidewand sehr dünn und ich konnte sie nur bei Anwendung der BLOCHMANN'schen Färbung (s. Technisches) ganz verfolgen, während sie an der Teilungsstelle ziemlich dick und auch bei einfachen Färbungen kenntlich ist. Anfangs glaubte ich, diese Hülle um Linse und Glaskörper setze sich an der Innenwand der Pigmentschicht kontinuierlich in das Tapetum fort, und ich dachte schon, daß ich eine Augenkapsel wie im *Pecten*-Auge gefunden hätte. Doch färben sich sowohl mit Boraxkarmin-Osmium, als beim Verfahren nach BLOCHMANN, die Hülle und das Tapetum ganz verschieden, so daß sie unmöglich einheitlicher Natur sein können. Immerhin entspricht der Überzug der Linse einigermaßen dem, was PATTEN als »Pseudocornea«, HESSE als »Corneabindgewebe« und CARRIÈRE als »Augenkapsel« bei *Pecten* beschrieben, und ich gebe ihm den letzteren Namen (Fig. 6 Ak). Vielleicht setzt sich der andre Teil, den ich nie weiter als zwischen Glaskörper und Pigment hinein verfolgen konnte, als ganz dünne Schicht über die ganze Innenwand des Pigmentbeckers fort, oder aber dringt zwischen dessen Zellen ein; mit dem Tapetum aber hängt er sicher nicht zusammen.

Die Zellen der Linse sind groß und flach, vollkommen farblos und durchsichtig, ebenso wie ihre Kerne, die an der Peripherie liegen. Auf axialen Sagittalschnitten erscheinen sie in zwei Längsreihen angeordnet, die verdickten, kerntragenden Enden nach außen, die verjüngten Enden nach innen gerichtet. Auf Querschnitten sieht man, daß sie radiär in Form von Kreissektoren liegen, von denen jeder etwa ein Zehntel der Schnittfläche einnimmt (Fig. 7). Daraus und aus der Zahl der Zellen auf dem Sagittalschnitt läßt sich angeben, daß die ganze Linse aus 120—150 Zellen besteht. Wo diese nicht dicht aneinander gepackt liegen, läßt sich zwischen ihnen eine schwach färbbare, hyaline Grundmasse erkennen, vermutlich ein quellbares Sekret der Linsenzellen. KISHINOUE hat angegeben, daß die Linse proximalwärts bedeutend breiter wird als am distalen Ende, und ihre Form demnach ganz anders angenommen, als ich sie gesehen habe. Der Grund ist der, daß KISHINOUE den Glaskörper ganz außer acht ließ. Dieser ist jedoch sehr leicht erkennbar, nicht nur wegen seiner durch die schon erwähnte Zwischenlage bewirkten Abtrennung, sondern auch wegen der Form seiner Zellen und mehr noch durch seine von der der Linsenzellen ganz verschiedene Färbbarkeit. Er füllt den Raum zwischen Linse und Retina fast

vollständig aus, was allerdings nur bei gut konservierten Präparaten zu sehen ist, während sonst mitunter durch das Zerreißen der zarten oberen Partien der Retina scheinbar ein Hohlraum zwischen ihr und dem Glaskörper vorgetäuscht wird. Die Gestalt des Glaskörpers ist napfförmig und in der nach oben zu gerichteten Höhlung steckt der proximale Teil der Linse. Die Zellen des Glaskörpers sind radiär angeordnet, wie die der Linse und tragen die Kerne ebenfalls an der Peripherie, während die zentralen Enden sehr dünn auslaufen und ein Faserwerk bilden, dessen einzelne Teile nur schwer zu unterscheiden sind. — Nach dem, was KISHINOUE über die Entstehung der Linse sagt, müßte man sich den Glaskörper als aus dem basalen Teil der Linse differenziert denken; dies kann aber unmöglich so sein. Denn bei Anwendung der BLOCHMANN'Schen Färbung wird die Linse gelblich-braun, der Glaskörper dagegen färbt sich intensiv blau, woraus man schließen muß, daß er bindegewebiger Herkunft ist, während die Linse durch eine Epidermiseinwucherung entsteht. Jedenfalls wird er durch Einwanderung von Zellen aus dem Bindegewebe gebildet, das dann die Augenkapsel und die Pigmenthülle liefert, sowie das sogenannte Tapetum. Wenn in meinem Material Entwicklungsstadien vorgekommen wären, die ich sicher zu finden erwartet hatte, so könnte ich eine bestimmtere Meinung über den Fall äußern. Aber an den vielen Tentakeln, die ich unter dem Mikroskop hatte, konnte ich nur einmal ein nicht vollentwickeltes Auge finden; aber dieses war erstens schlecht erhalten und zweitens schien es nicht normal zu sein; bei einem in Bildung begriffenen Auge müßte nach KISHINOUE das Pigment zuletzt auftreten; dies eine Präparat dagegen wies fast nur Pigment auf und eine ganz deformierte Retina; sonst war überhaupt nichts daran zu erkennen. Daran, daß größere, aber noch nicht ganz ausgewachsene Individuen noch immer neue Augen bilden, will ich nicht zweifeln; der gleiche Fall ist ja z. B. bei *Pecten* wohlbekannt; aber dann waren meine Exemplare jedenfalls schon ganz ausgewachsen, oder aber die Bildung der Augen findet periodisch statt, etwa nur zu einer gewissen Jahreszeit oder unter sehr günstigen Lebensbedingungen.

Ich wende mich nun zu dem Chorioid und der Retina (Fig. 6 *Ch* u. *R*). Diese beiden Bestandteile stellen sich, wie bereits bemerkt, als Hinter- und Vorderwand einer Blase dar, deren basaler Teil seine halbkugelige Form bewahrt hat, während der distale sehr verdickt ist und den durch die Hinterwand gebildeten Napf bis auf ein geringfügiges Lumen ausfüllt. Das Chorioid besteht aus einer faserigen Zellenlage mit ziemlich verstreuten großen Kernen. Es läßt

zwischen sich und dem sog. Tapetum nur einen schmalen Spalt, durch den der Nerv, der an der Basis der Pigmentkapsel auf der dem Siphon abgekehrten Seite eintritt, in becherförmiger Ausbreitung nach der Retina aufsteigt, dergestalt die Augenblase ebenso umfassend, wie dies auch bei *Pecten* der Fall ist. Ein Unterschied jedoch liegt darin, daß nur ein Nervenast in das Auge eintritt, nicht zwei, wie bei *Pecten* und wie es nach der irrigen Ansicht KISHINOUE auch bei *Cardium muticum* sein soll. Das Chorioid wird nach den Übergangsstellen in die Retina zu sehr dünn, so daß seine Kontinuität mit dieser nur bei sehr gut konservierten Tentakeln zu erkennen ist, dann aber mit desto größerer Deutlichkeit. Bei der Untersuchung der Retina selbst hatte ich mit ziemlichen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Konservierung war meist wenig zufriedenstellend, oftmals war die Retina zu einer undefinierbaren, kernführenden Masse zerfallen, andererseits, wo sie besser erhalten war, meist sehr zerrissen, so daß die Kerne am Glaskörper hingen, während der proximale Teil in seiner Lage geblieben war. So kostete es viel Zeit und Mühe, und ich mußte eine große Zahl von Schnitten anfertigen, bis ich endlich auf einigen ein klares Bild finden konnte. Trotzdem aber fürchte ich, weder im Text noch in der Abbildung, die Anordnung der Elemente, wie sie im Leben ist, genau wiedergeben zu können.

Zunächst lassen sich zwei Zonen der Retina unterscheiden: »die distale der lichtempfindlichen Zellen und die proximale der Stäbchen. Die lichtempfindlichen Zellen (Fig. 9 *Rx*) sind hell, das Plasma nahezu homogen, ebenso wie das der Kerne. Nach dem Glaskörper zu verjüngt sich jede Zelle und geht mit einem — manchmal glaubte ich auch zu sehen, mit mehreren — Ausläufern in je eine Nervenfasern über. Der Nerv zeigt schon beim Eintritt in das Auge schmale, dunkel färbare Kerne, während er in seinem übrigen Verlauf nur aus relativ dicken, vielfach geschlängelten Fasern besteht, Kerne dagegen nicht erkennen läßt. Im Innern des Augenkörpers sind die Kerne besonders zwischen Retina und Glaskörper leicht aufzufinden. Ich nenne diesen Teil der Nerven Ausbreitung nach der Homologie mit dem *Pecten*- und andern Augen Sehganglion (Fig. 6 *Gx*₁, Fig. 9 *Gx*). Proximalwärts setzt sich jede Retinazelle in ein langes, feines Stäbchen fort, das bis an die Basis der unteren Retinazone herabreicht (Fig. 9 *st*) und von einer äußerst zarten, feinkörnigen, dunkleren Hülle umgeben ist, die ich als Pigment deute (Fig. 8 *pm*). Diese Pigmenthülle fehlt dem Stäbchen des *Pecten*-Auges. Während

ferner bei *Pecten* die Stäbchen in ununterbrochener Reihe nebeneinander stehen, sind sie hier durch ziemlich weite Abstände und noch durch zwei verschiedene Bestandteile voneinander getrennt. Erstens ist jedes Stäbchen von einer helleren Zone umgeben, die es wie ein Mantel einhüllt; dieser Stäbchenmantel zeigt auf Längsschnitten, ebenso wie das Stäbchen selbst, eine feine, horizontale Querstreifung (Fig. 9 M). Auf feinsten Querschnitten durch die proximale Zone der Retina erkennt man ferner, daß sowohl die Querschnitte der Stäbchen als auch die des sog. Stäbchenmantels eine sehr feine, anscheinend radiärfaserige Struktur zeigen (8). Die radiären Fasern des Stäbchens entspringen von einem feinen Punkt in dem Zentrum seines Querschnittes, der möglicherweise eine das Stäbchen längsdurchziehende Nervenfibrille sein könnte, wie sie PATTEN für *Pecten* beschreibt und abbildet (loc. cit. Taf. XXIX, Fig. 24—28). Dort wird jedes Stäbchen von einer axialen Fibrille durchzogen, die nach der Wand des Stäbchens zu radiäre Ausläufer entsendet; diese Ausläufer treten mit ebenfalls längsgerichteten Fibrillen in Verbindung, die in der Wand des Stäbchens verlaufen und die PATTEN als »external nervous fibrillae« bezeichnet hat. Ich muß jedoch besonders hervorheben, daß ich bei *Cardium muticum* auf Längsschnitten durch die Stäbchen nie etwas von solchen axialen oder andern Längsfibrillen bemerken konnte, sondern nur die oben erwähnte feine Querstreifung von Stäbchen und Mantel. Die Querstreifung des Mantels erinnert an einen Stiftchensaum, wie HESSE ihn an den Stäbchen der Augen von Turbellarien, sowie einiger Mollusken und Arthropoden beschrieben hat. Das Bild des Querschnittes spricht jedoch wenig für diese Annahme, da nur einige wenige radiär angeordnete Fasern zu sehen sind, wodurch sich das Bild von dem charakteristischen Aussehen eines Stiftchensaumes weit entfernt.

Hinsichtlich der feineren Struktur der Stäbchen und des sog. Stäbchenmantels bin ich geneigt, folgende Auffassung für wahrscheinlich zu halten. Sowohl die Struktur des Stäbchens wie die des Mantels ist eine alveoläre oder wabige. Das Stäbchen wird, wie die Querschnitte lehren, von einer einfachen Lage radiär um seine Achse gestellter Alveolen gebildet. Ob in dieser Achse, wie möglich, eine Fibrille verläuft, vermochte ich, wie gesagt, weder festzustellen noch zu widerlegen. Der sog. Stäbchenmantel ist ebenfalls eine einfache Schicht radiär gerichteter Alveolen, und die Querstreifung daher ebenso wie die Radiärstreifung auf dem Querschnitt kein Bild von Fasern, sondern von Alveolenwänden, resp. der optischen Schnitte

von Lamellen. Dabei fragt es sich jedoch ferner, ob dieser alveoläre Mantel den Stäbchen als ein aus ihnen hervorgegangener Anteil zugehört, oder ob er eine sekundäre Umhüllung der Stäbchen ist. Wie die Verhältnisse bei *Cardium muticum* liegen, halte ich es für wahrscheinlich, daß der Stäbchenmantel zu den gleich zu behandelnden Zwischenzellen gehört, nicht aber zu den eigentlichen Stäbchen.

Als trennende Substanz zwischen den einzelnen Stäbchen samt ihren zugehörigen Mänteln fungiert eine wabig strukturierte, dunkle Zwischenmasse (Fig. 8 und 9 *Zm*), in die in regelmäßigen Abständen je ein Stäbchen mit seinem Mantel eingebettet ist. Diese Zwischenmasse enthält Kerne, die denen der Retinazellen sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber durch ihre körnigere und etwas dunklere Substanz unterscheiden, was in Fig. 9 etwas übertrieben dargestellt ist. Daß diese Kerne zu der Zwischenmasse gehören und daß letztere daher als eine Art Syncytium von indifferenten, hier nicht pigmentierten Zellen (resp. Stützzellen) zu erachten ist, kann keinem Zweifel unterliegen. Da, wie schon hervorgehoben, gerade die Retina in meinem Material mangelhaft konserviert und im besonderen die distale Region der Retina von der Stäbchenregion häufig abgerissen war, so waren auch die Kerne der Zwischenzellen von den zugehörigen Zellkörpern vielfach abgetrennt. Da sich jedoch gelegentlich auch einzelne besser erhaltene Präparate fanden, auf denen der Zusammenhang zwischen jenen Kernen und der wabig protoplasmatischen Zwischenmasse in der auf Fig. 9 dargestellten Weise sicher festzustellen war, so hege ich keinen Zweifel an der Richtigkeit der oben vorgetragenen Auffassung.

Schließlich bleibt mir noch das Haarsinnesorgan in der Tentakelgrube zu besprechen. Dieses ist im Prinzip dem von *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* so ähnlich, daß ich mich damit begnüge, die Unterschiede hervorzuheben. Anstatt eines Doppelringes von Haarsinneszellen finden wir bei *Cardium muticum* nur einen einfachen Ring, der den kleinen Hügel in der Tentakelgrube umgibt (Fig. 6 *Sx.G_{s2}* und Fig. 10). Den feineren Bau der Sinneszellen konnte ich nicht so gut erkennen, wie bei den andern Species, wofür ich namentlich der Konservierung die Schuld geben muß. Aus demselben Grund kann ich auch nicht angeben, ob sich die Sinneszellen hier ebenfalls in einen Ausläufer (Fig. 5 *f*) fortsetzen. Bei der sonstigen Ähnlichkeit der Organe bei allen drei Species glaubte ich aber annehmen zu dürfen, daß sich in dieser Hinsicht zwischen *Cardium muticum* einerseits und *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* andererseits kein nennenswerter Unterschied bemerkbar macht.

Technisches.

Das mir zur Verfügung stehende Material stammte teils von Bergen, teils von Neapel und Triest; aus Japan die Siphonen von *Cardium muticum*, die mir Herr KISHINOUE gesandt hatte. Zur Fixierung war Pikrinsalpetersäure oder Sublimat-Essigsäure verwendet worden, zum Aufbewahren 90% Alkohol. Als stärkste Vergrößerung gebrauchte ich bei meinen Untersuchungen SEIBERT 2 mm homog. Immersion mit Ocularen 8, 12 und 18. Die Mikrotomschnitte waren meistens 5 μ , selten dicker, und in einigen Fällen bloß 3 μ , selbst 2 μ . Die zu schneidenden Tentakel wurden in Paraffin eingebettet und dann nach eventuell erfolgter Nachfärbung auf dem Objektträger in Kanadabalsam aufgestellt. Im Anfang versuchte ich verschiedene Färbungen, hielt mich aber im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen an einige wenige, die ich mit Erfolg angewendet hatte. Mit der Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN konnte ich keine guten Resultate erzielen; dagegen erwies sich die Färbung mit Boraxkarmin-Hämatoxylin-chromsaurem Kali nach SCHUBERG als recht gut. Die Tentakel wurden dabei in toto auf 12—24 Stunden in Boraxkarmin gelegt, darauf die überschüssige Farbe mit 70% Alkohol, der $\frac{1}{2}$ % Salzsäure enthielt, extrahiert. Auf dem Objektträger wurden die Schnitte dann für 10—15 Minuten, je nach der Dicke, in ein Gemisch von drei Teilen Wasser und einem Teil 1%iger Hämatoxylinlösung gebracht, darauf gut ausgewaschen und für 5—8 Minuten in eine einprozentige wässrige Lösung von chromsaurem Kali gelegt; danach mußte wieder gut in fließendem Wasser gewaschen werden.

Für die Differenzierung von Bindegewebe und Muskulatur verwendete ich mit gutem Erfolg nach Angaben von Prof. SCHUBERG eine Abänderung der von BLOCHMANN modifizierte VAN GIESONSCHEN Bindegewebsfärbung. Ich benutzte eine ungefähr 0,01%ige Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung. Schnitte von 5 μ , die mit Boraxkarmin vorbehandelt waren, erhielten in dieser Flüssigkeit, aus der sie sehr rasch in absoluten Alkohol überführt werden müssen, schon in 2—2 $\frac{1}{2}$ Minuten die gewünschte Abtönung, wobei sich das Bindegewebe tiefblau, die Epidermis gelbbraun, alles übrige mattblau und die Muskulatur schön orange-gelb färbt, was in Verein mit der Karminfärbung der Kerne schöne und brauchbare Bilder gibt.

Am liebsten und mit den besten Resultaten verwendete ich jedoch die Färbung Boraxkarmin-Osmium-Holzessig nach SCHUBERG. Die in

der angegebenen Weise mit Boraxkarmin vorbehandelten Tentakel wurden in toto nach erfolgtem Extrahieren in eine einzehntelprozentige Lösung von »Übersmiumsäure« gebracht, in der sie am besten 6 Stunden gelassen wurden. Nach kurzem Ausspülen in Wasser kommen die Tentakel sodann in unverdünnten Holzessig, bis sie ganz schwarz geworden sind, was in einigen Stunden eintritt. Hierauf werden sie wie gewöhnlich eingebettet und geschnitten. Man kann auch den Holzessig weglassen, doch müssen dann die Tentakel 24—36 Stunden in einprozentiger Osmiumsäure liegen. Mit diesem Verfahren erzielt man eine Bräunung der Nerven- und Gangliensubstanz, die immer noch sehr wertvoll genannt werden muß, solange es für konserviertes Material keine brauchbare spezifische Nervenfärbung gibt.

Die vorliegende Arbeit entstand im zoologischen Institut der Universität Heidelberg auf Veranlassung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. BÜTSCHLI, dem ich gleich an dieser Stelle für seinen ständigen Rat und seine freundliche Hilfe meinen aufrichtigsten Dank erstatte. Auch Herr Prof. Dr. SCHUBERG hat mich durch zahlreiche wertvolle Winke, besonders in technischer Hinsicht, außerordentlich verpflichtet. Ferner hat auf die lebenswürdige Vermittlung des Herrn Prof. IJIMA in Tokyo Herr K. KISHINOUE sich der Mühe unterzogen, einige Exemplare von *Cardium muticum* für mich zu konservieren und zu senden, wodurch es mir möglich wurde, meine Untersuchungen auch auf diese wenig erforschte Species auszudehnen; beiden genannten Herren danke ich hierfür bestens.

Heidelberg, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1. 1795. J. X. POLI, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome tabulis aëneis illustrata. Parma 1795.
2. 1840. W. GRUBE, Über Augen bei Muscheln. MÜLLERS Archiv f. Anat. u. Physiol. 1840.
3. 1844. J. G. F. WILL, Über die Augen der Bivalven und Ascidien. FRORIEPS neue Notizen aus dem Gebiet der Natur- und Heilkunde. Bd. XXIX. S. 81—87 und 99—103.
4. 1848. TH. V. SIEBOLD, Vergl. Anatomie der Wirbellosen. p. 262.
5. 1885. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere.
6. 1885. B. SHARP, On the visual organs of Lamellibranchiata. Mitth. d. Zool. Station Neapel. Bd. V. S. 447—470.
7. 1886. W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. S. 542—756.

508 Erich Zugmayer, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus *Cardium*.

8. 1886. K. DROST, Über Nervensystem und Sinnesepithelien der Herzmuschel. Morph. Jahrbuch. Bd. XII. S. 163—201.
9. 1892. B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. Teil III. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwiss. Bd. XXVII.
10. 1894. K. KISHINOUE, Note on the eyes of *Cardium muticum* Reeve. The Journal of the college of science. Imperial University Tokyo. Bd. VI. p. 279—285.
11. 1896. W. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena.
12. 1897. W. NAGEL, Über räthselhafte Organe an den Siphopapillen von *Cardium oblongum*. Zool. Anzeiger. Bd. XX. S. 406.
13. 1900. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. Theil VI. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 379.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figg. 1, 4 und 6 mußten, da auf einem Schnitt nie alle charakteristischen Elemente vertreten waren, aus mehreren Schnitten mit möglichster Anlehnung an die Präparate konstruiert werden.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Bgw., Bindegewebe; *Bgz.*, FLEMMINGSche Bindegewebzellen; *Cu*, Cuticula; *Ep*, Epidermis; *G*, Ganglion; *Gz*, Ganglienzellen; *L*, Linse; *M*, Muskulatur; *N*, Nerv; *Pm*, Pigmentzellen; *Rz*, Retinazellen; *Sz*, Haarsinneszellen.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch einen augentragenden Tentakel von *Cardium edule*. Vergr. etwa 350. *Ag*, Argentea; *SE*, Sinnesepithel; *Sg*, Sehganglion.

Fig. 2. Sinnesepithel von *Cardium edule*. Vergr. etwa 1200. *As*, Alveolarraum; *Ex*, Epithelzellen.

Fig. 3. Partie aus der Linse von *Cardium edule*. Vergr. etwa 1200.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt durch einen Tentakel von *Cardium paucicostatum*. Vergr. etwa 350.

Fig. 5. Teil des Sinnesorgans von *Cardium paucicostatum*. Vergr. etwa 1300. *Stl*, stützende Lamelle zwischen den beiden Ringen von Sinneszellen; *f*, Fortsatz der Sinneszellen zwischen die Ganglienzellen.

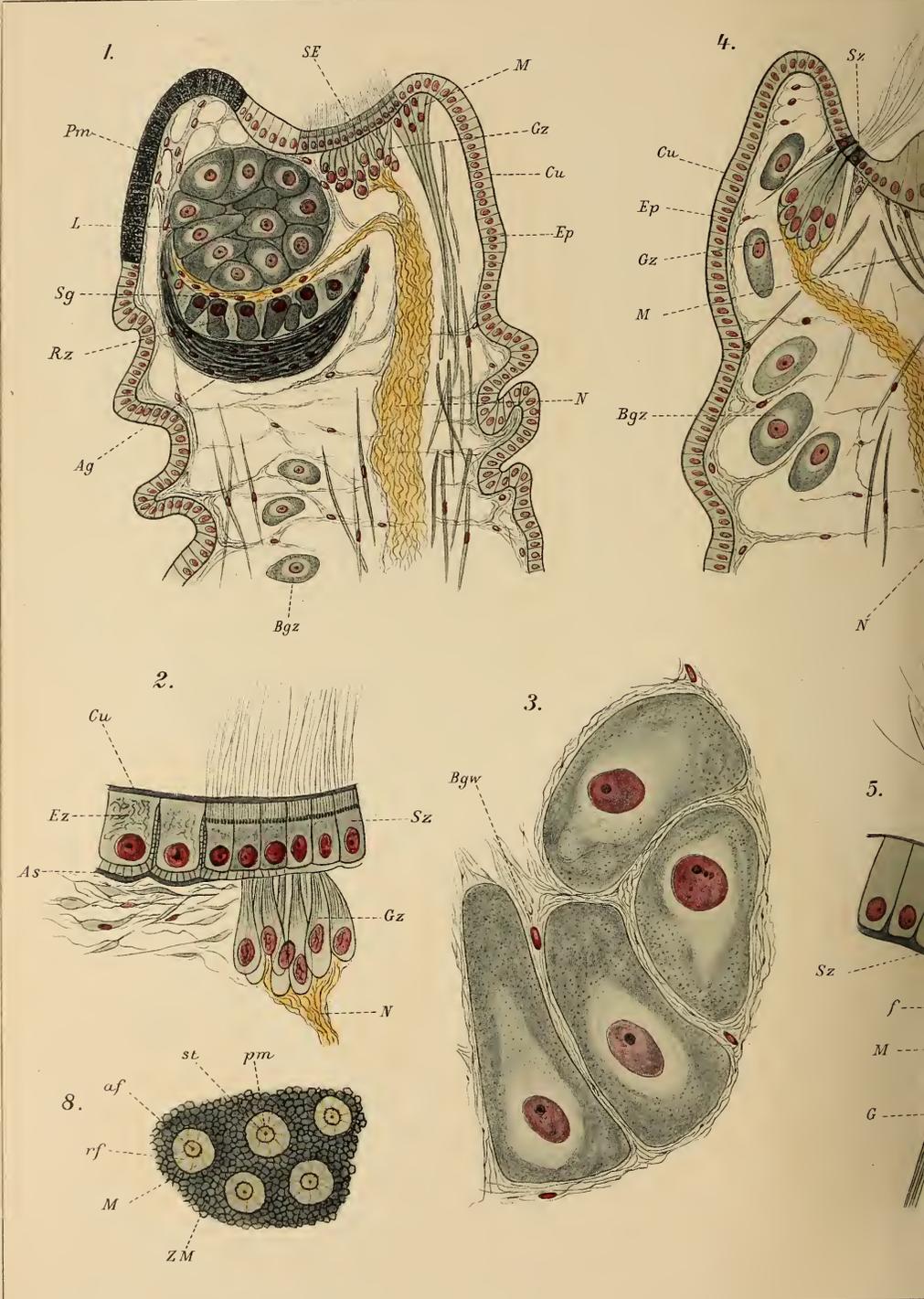
Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch ein Auge von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 350. *AK*, Augenkapsel; *C*, Cornea; *Ch*, Chorioid; *D*, *D*₁, Drüsenzellen; *GK*, Glaskörper; *R*, Retina; *S*, Spitze des Tentakels, die bei Kontraktion das Auge überdeckt; *Tpt*, Tapetum.

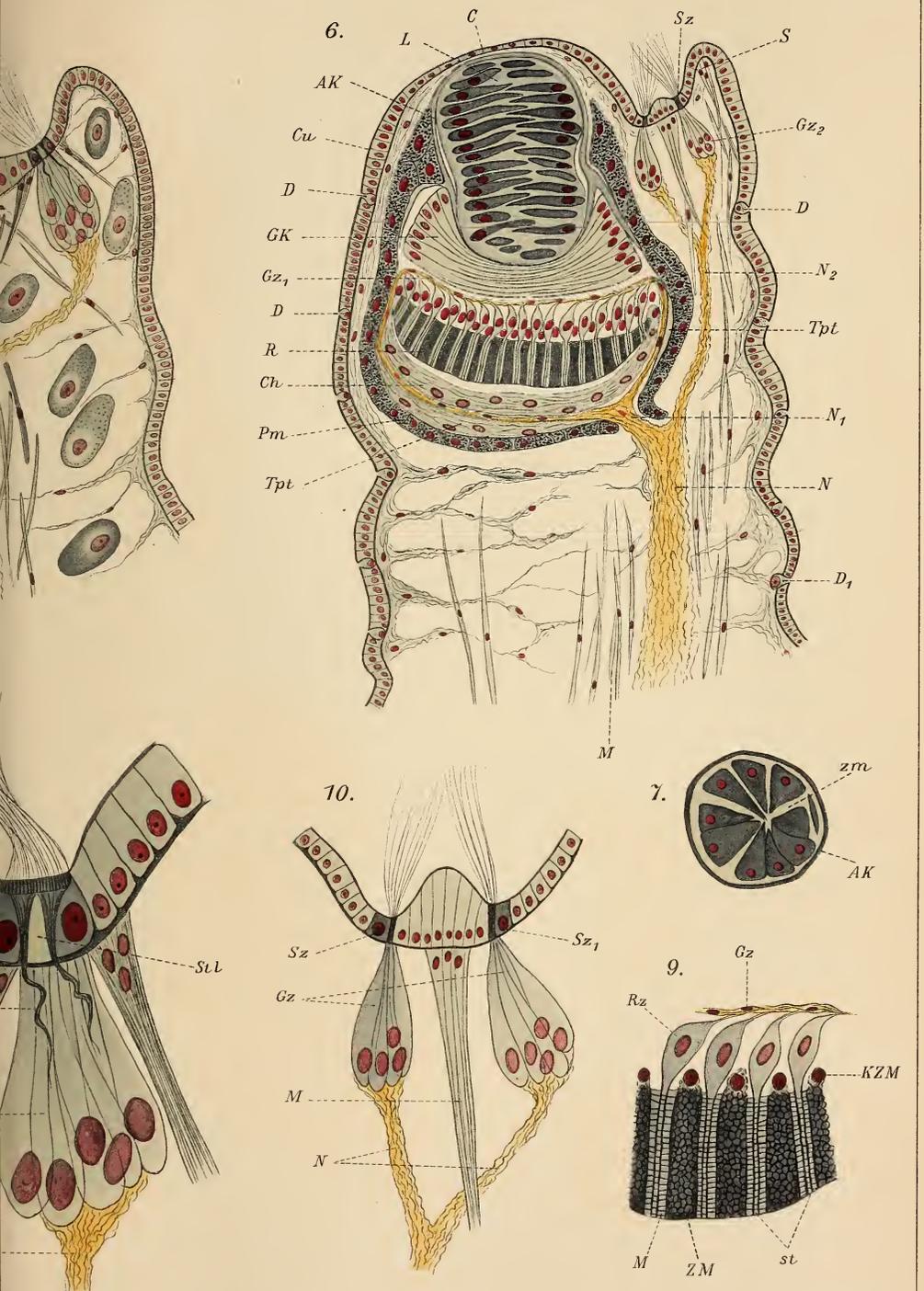
Fig. 7. Querschnitt durch die Linse von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 350. *AK*, Augenkapsel; *Zm*, hyaline Zwischenmasse.

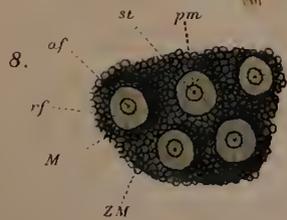
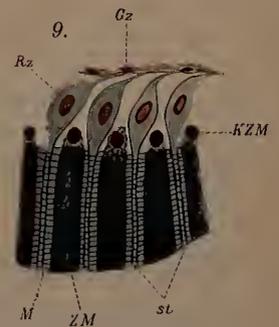
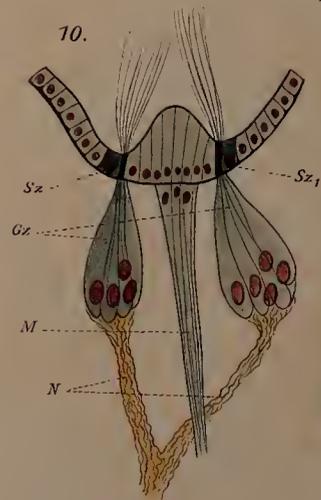
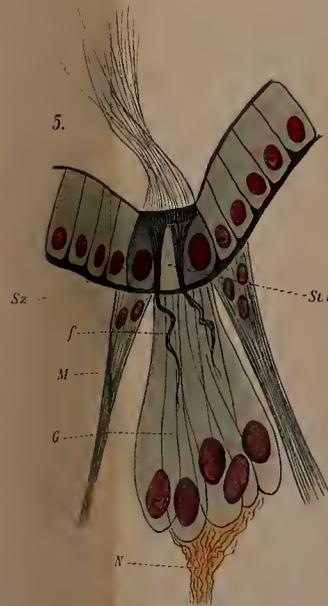
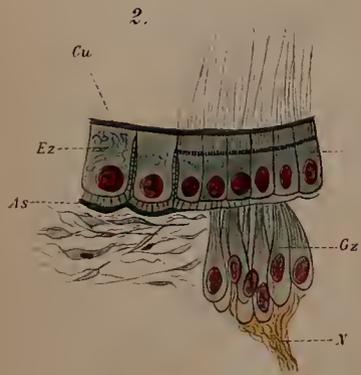
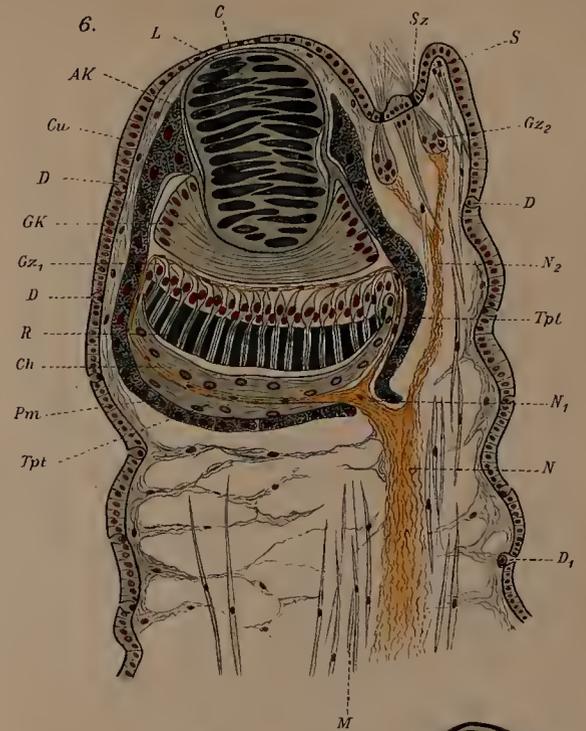
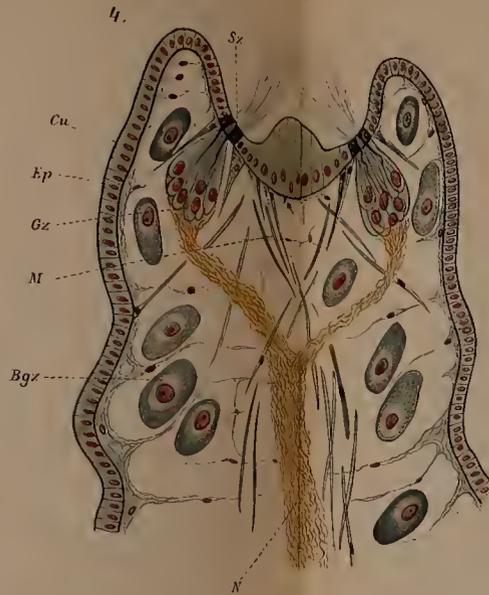
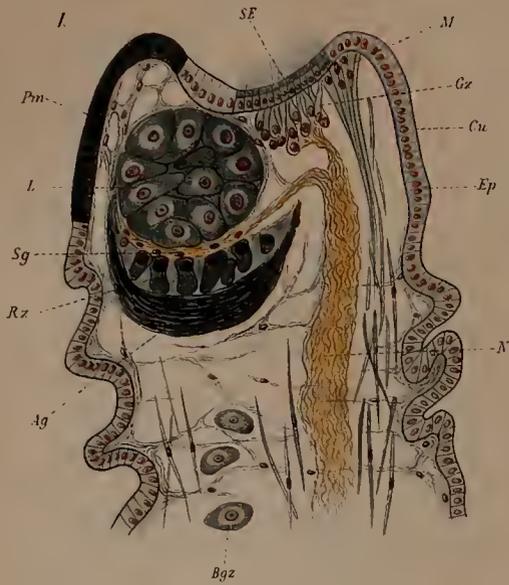
Fig. 8. Querschnitt durch die Stäbchenzone der Retina von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 2500. *Pm*, Pigmenthülle, um die Stäbchen; *st*, Stäbchen; *af*, axiale Fibrille; *rf*, radiäres Fachwerk des Stäbchenmantels *M*; *ZM*, Zwischenmasse.

Fig. 9. Partie aus der Retina von *Cardium muticum* im Längsschnitt. Vergr. etwa 1200. *M*, Mantel; *KZM*, Kerne der Zwischenmasse; *st*, Stäbchen; *ZM*, Zwischenmasse.

Fig. 10. Haarsinnesorgane von *Cardium muticum* im Längsschnitt. Vergr. etwa 1200.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [76](#)

Autor(en)/Author(s): Zugmayer Erich

Artikel/Article: [Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus Cardium 478-508](#)