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

Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden.

Von

Hugo Merton.

Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.

Mit Tafel XVII—XIX und zwei Figuren im Text.

Bei Erörterungen über die allmähliche Ausgestaltung der Sehorgane besitzt gerade das *Nautilus*-Auge eine wichtige Bedeutung, da es das einzige bekannte eigentliche Camera-Auge ist und ein Übergangsstadium zwischen dem Typus des Grubenauges und dem des sehr verbreiteten Blasenauges darstellt. Es muß daher von Interesse sein, über die Retina dieses Auges Näheres zu erfahren, um feststellen zu können, in welchem Verhältnis der Bau der Retina zur sonstigen Ausbildung des Auges steht.

Die Retina von *Nautilus* ist wahrscheinlich deshalb bisher noch nicht mit den Methoden der modernen mikroskopischen Technik genauer untersucht worden, weil es bei der Seltenheit des Materials fast ausgeschlossen ist, gut konservierte Augen zu bekommen. Auch mir stand kein histologisch konserviertes Material zu Gebote, so daß ich mich genötigt sah, zu meinen Untersuchungen Augen zu verwenden, die lediglich in Alkohol konserviert waren. Infolgedessen stieß ich beim Studium der feineren Verhältnisse der Retina auf ziemlich große Schwierigkeiten, da selbstverständlich durch Quellung und Maceration der verschiedenen Elemente mannigfache Täuschungen nahelagen, und auch Vergleiche mit ähnlich gebauten Retinae die Untersuchungen zunächst nicht zu fördern vermochten. Immerhin gelang es doch, nach Anfertigung zahlreicher Präparate und Auswahl geeigneter Stellen, bis auf wenige Punkte Klarheit zu gewinnen; damit war denn auch die Möglichkeit eines Vergleichs der Retina mit jener der dibranchiaten Cephalopoden gegeben.

Auf die Retina letzterer näher einzugehen, lag ursprünglich nicht

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

in meiner Absicht, zumal es nach den zahlreichen Untersuchungen, die hierüber vorliegen, überflüssig erscheinen möchte, die bisherigen Ergebnisse erneut nachzuprüfen. Als ich jedoch bei Herstellung einiger Schnittserien der Retina von *Sepia* und *Eledone*, die wesentlich als Vergleichsmaterial dienen sollten, meine mikroskopischen Bilder mit den Schilderungen und Abbildungen der vorhandenen Arbeiten verglich, vermochte ich keine vollständige Übereinstimmung mit den bisherigen Ergebnissen zu erzielen. Deshalb entschloß ich mich, auch die Retinae dieser Formen zu untersuchen. Dabei wurden im großen ganzen die bisherigen Befunde bestätigt; dazu gesellten sich aber einige neue Ergebnisse, die zusammen mit dem schon Bekannten zu einer von der bisherigen abweichenden Auffassung des Baues der nervösen Elemente führten. Auch für die Dibranchiaten können meine Ergebnisse leider keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen; gerade die neuen Ergebnisse konnten wegen der Mangelhaftigkeit, die jeder Konservierungsmethode mehr oder weniger anhaftet, und wegen der außerordentlichen Zartheit der Retinaelemente nicht so ausgiebig geprüft werden, wie es im Interesse des Gegenstandes wünschenswert gewesen wäre. Hierüber werden erst Untersuchungen am lebenden Material und mit noch besseren Konservierungsmethoden endgültigen Aufschluß geben können; so ist es auch nicht ausgeschlossen, daß das Wenige, womit ich unsre Kenntnisse der Retina fördern zu können glaube, zum Teil bei späteren Untersuchungen zusammen mit neuen Ergebnissen andre Deutungen erfahren wird.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen verdanke ich Herrn Prof. Dr. O. Bütschli. Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für das ständige Interesse und die anhaltende Unterstützung, die er mir bei der Ausführung der Arbeit in liebenswürdigster Weise zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. A. Schuberg bin ich für zahlreiche wertvolle Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

Material und Methoden.

a. *Nautilus*. Als Material für die Untersuchung der *Nautilus*-Retina standen mir zwei Paar Augen von *Nautilus pompilius* zur Verfügung, über deren Konservierung mir nichts bekannt ist; vermutlich sind sie direkt in Alkohol fixiert worden. Das eine Paar Augen eines ausgewachsenen Tieres verdankt das zoologische Institut der Güte des Herrn Prof. Dr. Haller, es stammt von der Semonschen Reiseausbeute her; das andre Paar Augen, resp. das ganze Exemplar eines jüngeren *Nautilus pompilius*, wurde dem zoologischen Institut von Herrn Dr. Lobianco in Neapel in liebenswürdigster Weise zur Verfügung

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

gestellt. Der Erhaltungszustand war ein mäßig guter; das erstgenannte Augenpaar war stark geschrumpft; die Retinae hatten sich zum Teil von ihrer Unterlage abgehoben und sich stark gefaltet, während die Augen des zweiten *Nautilus* im wesentlichen ihre natürliche Form bewahrt hatten, aber im distalen Teil der Retina starke Defekte aufwiesen. Bei der Färbung der Retinae stieß ich auf große Schwierigkeiten, da sich mit den gewöhnlichen Kern- und Plasmafarbstoffen nichts erreichen ließ; mit Boraxkarmin hatte ich gar keinen Erfolg, und Delafieldsches Hämatoxylin gab auch nur diffuse Färbung. Viel bessere Resultate erzielte ich mit den kräftiger färbenden Anilinfarbstoffen, wie Toluidinblau und polychromes Methylenblau nach Unna, beides Farben, die bei der Einfachheit ihrer Anwendung durch ihre polychromen Färbungen oft recht übersichtliche Präparate ergaben. Bei Toluidinblau verwandte ich mit Erfolg Beizen, und zwar entweder vor der Färbung Beizung mit Ammoniummolybdat nach Bethe (Lee und Mayer, S. 361) oder nachher mit Tannin-Brechweinstein, wie es Prof. Schuberg empfiehlt (diese Zeitschrift, Bd. LXXIV, S. 194). Mit diesen Methoden vermochte ich nervöse Fibrillen darzustellen, und hatte in ihnen zugleich eine Kontrollfärbung für die Eisenhämatoxylinmethode nach M. Heidenhain, die am deutlichsten alle faserigen Gebilde färbte. Nach der Eisenhämatoxylintinktion färbte ich meist mit 1% igem wässerigem Säurefuchsin nach und erhielt damit die brauchbarsten Bilder, indem hierbei Täuschungen, wie sie nach teilweiser Extraktion des Hämatoxylins mit Eisenalaun vorkommen, so gut wie ausgeschlossen waren. Auch die R. Heidenhainsche Färbung mit wässerigem Hämatoxylin und nachheriger Beize mit chromsaurem Kali lieferte zum Teil gute Bilder; ebenso erzielte ich mit der Eisenhämatoxylinmethode nach Bütschli (essigsaures Eisenoxyd — wässeriges Hämatoxylin) bei sehr dünnen Schnitten recht gute Präparate. Alle diese Färbungen wurden an Schnitten vorgenommen, nachdem ich mit Stückfärbung keine guten Erfahrungen gemacht hatte. Schnitte von 3 μ und weniger gelangen nur dann, wenn die der Retina unterlagernde dicke Schicht von Bindegewebe vor dem Einbetten entfernt worden war. Handelte es sich darum, die Retina im Zusammenhang mit dem darunter befindlichen Bindegewebe im Präparat zu erhalten, wie z. B. bei der Untersuchung des Zutritts der Nervenfasern, so benutzte ich für dünne Schnitte Mastix-Kollodium nach Heider. Bei der Herstellung von Längsschnitten[1] und zusammenhängenden Querschnittserien der Retina stieß ich auf große Schwierigkeiten, indem einmal wegen der starken Faltung der Retina die einzelnen Elemente in den verschiedensten Richtungen verliefen, und weil ferner die Elemente der distalen Retinaregion oft eine ganz andre Richtung hatten als die basalen; eine zusammenhängende Querschnittserie war daher der reine Zufall. Zum Bleichen des Pigments verwandte ich ein Gemisch von 85 Teilen 96% igen Alkohol und 15 Teilen Salpetersäure und einer Messerspitze von KCl oder $KClO_3$. Bei dieser Methode ist zu beachten, daß das Objekt mit dem KCl bzw. $KClO_3$ nicht in längere Berührung kommt, was eine Zerstörung des Gewebes zur Folge hat; am besten hängt man daher das Objekt in der Flüssigkeit auf. Will man den Vorgang der Entpigmentierung, der doch immerhin einige Tage in Anspruch nimmt, beschleunigen, so bringt man das Gefäß mit dem Objekt in den Thermostaten von etwa 38° und spart damit die Hälfte der Zeit; häufiges Nachsehen ist hierbei sehr zu raten, um das Objekt nach Beendigung

[1] Ich verwende die Bezeichnungen Längs- und Querschnitt, je nachdem die Retinazellen auf dem Schnitt längs oder quer getroffen sind.

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

des Bleichprozesses sofort aus der Flüssigkeit herauszunehmen und gründlich auszuwaschen, da eine längere Einwirkung des Gemisches nunmehr Maceration zur Folge hat. Mit Erfolg verwandte ich zum Entpigmentieren auch Chromsalpetersäure nach JANDER (Zeitschrift für wiss. Mikr., Bd. XV, S. 163); diese Flüssigkeit greift das Gewebe gar nicht an und eignet sich sehr zur Schnittentpigmentierung, während sie im Stück bei meinen Objekten zu lange Zeit in Anspruch nahm. Vor der Entpigmentierung überzog ich die Schnitte auf dem Objektträger mit einer dünnen Schicht einer $^1/_2$%igen Photoxylinlösung, um ein Ablösen bei der Einwirkung der Chromsäure zu verhüten (nach BLOCHMANN, Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XIV, S. 194).

b. Dibranchiaten. Mein Material von dibranchiaten Cephalopoden war in der Zoologischen Station in Neapel konserviert worden, und zwar standen mir die Augen folgender Species zur Verfügung: *Sepia officinalis*, *Eledone moschata*, *Illex coindetii*, *Octopus vulgaris*, *Loligo vulgaris* und *Sepiola rondeletii*. Bei der vorläufigen Durchmusterung der verschiedenen Arten erwiesen sich die drei erstgenannten hinsichtlich der Größe ihrer Retinaelemente und ihrer Konservierung geeigneter für die feinere Untersuchung als die übrigen, weshalb ich mich entschloß, mich auf sie zu beschränken. Konserviert waren die Augen teils in Sublimat-Eisessig, teils in ZENKERschem Gemisch, FLEMMINGschem Gemisch und 4%igem Formol. Besonders gut fand ich die in ZENKERschem Gemisch konservierten Retinae, abgesehen davon, daß sie zuweilen keine so prägnante Kernfärbung ergaben, wie die nach andern Methoden fixierten. Zum Färben verwandte ich einerseits HEIDENHAINS Eisenhämatoxylinmethode, die ich meist mit Bordeauxvorfärbung, bzw. Säurefuchsin- oder Orangenachfärbung kombinierte; ferner Boraxkarmin als Kernfarbstoff und zur Plasmanachfärbung Osmium-Holzessig oder die von BLOCHMANN eingeführte Flüssigkeit mit verschiedenem Pikrinsäurezusatz[1]; beide Kombinationen sind zuerst von Prof. SCHUBERG in der mikroskopischen Technik angewandt worden und lieferten mir sehr klare, übersichtliche Bilder. Die BLOCHMANNsche Flüssigkeit färbte die Nervenfasern schwach gelblich, während die übrigen plasmatischen Bestandteile blau tingiert wurden. Diese differente Färbung der Nervenfasern veranlaßte mich, die Färbung mit Boraxkarmin, Osmium und Holzessig, welche die Nerven bräunen, mit der BLOCHMANNschen Flüssigkeit zu kombinieren, was zum Teil vorzügliche Resultate lieferte. Dabei verfuhr ich so, daß ich alle Färbungen im Stück ausführte bis auf die mit BLOCHMANNscher Flüssigkeit, die ich auf die Schnitte einwirken ließ. Die Art der Färbung soll weiter unten bei der histologischen Beschreibung geschildert werden. Zur Entpigmentierung dienten mir die schon für *Nautilus* angegebenen Methoden.

Schließlich möchte ich noch in bezug auf die Schnittrichtungen bemerken, daß ich neben Vertikalschnitten durch die Retina auch besonderes Gewicht auf zusammenhängende Flächenschnittserien gelegt habe. Dies möchte ich deshalb hier betonen, weil mich die Flächenserien zuerst zu den von den bisherigen abweichenden Ergebnissen führten.

A. Nautilus.

Die Sonderstellung, welche das *Nautilus*-Auge unter den Cephalopoden im speziellen und auch unter den Lichtsinnesorganen der

[1] Siehe E. ZUGMAYER, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus *Cardium*. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 506.

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

übrigen Organismen einnimmt, wurde schon frühzeitig erkannt, aber zuerst nur unter großem Vorbehalt mitgeteilt. Bereits aus dem Jahre 1832 besitzen wir eine Schilderung der gröberen Verhältnisse der *Nautilus*-Augen von R. Owen, der schon erkannte, daß sie »das einfachste Verhalten eines Sehorgans zeigen, indem sie einzig aus einer dunklen kugligen Höhlung (Camera obscura) bestehen, in welche durch eine einzige Öffnung Licht zugelassen wird, während an der entgegengesetzten Seite ein Nerv ausgebreitet ist, den Lichteindruck aufzunehmen« (nach Hensen [65] zitiert S. 203). Besonders auffallend schien ihm das Fehlen jeglichen dioptrischen Apparates, denn er vermochte nicht die Spur von einem Glaskörper und einer Linse in dem Augenlumen zu entdecken, Verhältnisse, die er der Konservierung zuschreiben zu müssen glaubte. Ebensowenig vermochte Valenciennes (42) in seinen Untersuchungen über den Bau des *Nautilus*, worin er auch auf die Anatomie der Augen eingeht, irgend etwas von einer Inhaltsmasse zu konstatieren: »L'oeil a été vidé et je n'ai pu observer aucune des humeurs qu'il contient,« (42, S. 289). Also auch dieser Beobachter nahm an, daß irgendein Humor das Auge erfülle.

Die erste ausführliche Beschreibung des *Nautilus*-Auges verdanken wir den vortrefflichen Untersuchungen Hensens, der auch den feineren Bau der Retina zuerst studierte. Seit dieser grundlegenden Arbeit hat sich nur noch ein Forscher mit diesem Gegenstand beschäftigt. In seinen »Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie des *Nautilus pompilius*« gab Haller (95) auch eine Schilderung des Auges, die auf besserem Material basierend, Hensens Befunde zu berichtigen und erweitern vermochte. Etwas eingehender wurde der Bau der Retina untersucht, worauf ich weiter unten zu sprechen kommen werde.

Da mir, wie schon gesagt, nur weniges und mangelhaftes Material zur Verfügung stand, mußte ich natürlich von einem Studium der makroskopischen Verhältnisse absehen und mich auf den Bau der Retina und ihrer Übergangsstelle in die vordere Augenwand beschränken. Da ich jedoch im Laufe meiner Beschreibung Vergleiche und Differenzen zwischen den Augen des *Nautilus* und andrer Tierformen berücksichtigen möchte, wobei natürlich auch makroskopische Verhältnisse in Betracht gezogen werden müssen, so gebe ich zunächst eine kurze Darstellung dieser Verhältnisse bei *Nautilus*, im wesentlichen nach den Untersuchungen von Hensen und Haller. Diese Beschreibung mag auch zur Vervollständigung meiner Untersuchungen dienen und damit die Möglichkeit bieten, über die physiologische Leistung und die phylogenetische Stellung des *Nautilus*-Auges eine Vorstellung zu gewinnen.

Die Augen des *Nautilus* sitzen an den Seiten des Kopfes, dicht unter dem

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

hinteren Drittel des vorspringenden Randsaumes der Kopfkappe. Vor und hinter jedem Auge entspringt je ein kleiner sog. Augententakel, welchem nach Willey[1] Riechfunktion zukommen soll; außerdem hat ventral von dem Auge ein Geruchsorgan seinen Sitz, das aus einer Grube und einem zugehörigen Tentakel besteht. Das Auge hat etwa die Form einer Halbkugel, deren ebene Durchschnittsfläche seitlich nach außen gerichtet ist, während ihre konvexe Oberfläche durch den kurzen Augenstiel mit dem Kopf in Verbindung steht. In diesem Stiel verläuft der Nervus opticus. Die äußere ebene Augenwand ist der Medianebene des Kopfes nicht genau parallel, sondern konvergiert ventralwärts etwas gegen die Mittelebene. Diese Augenwand hat ungefähr die Form eines Dreiecks mit stark abgestumpften Ecken; die eine Seite des Dreiecks ist nach oben oder dorsal gerichtet, die beiden andern laufen nach unten ventralwärts zusammen. Die Höhe der dreieckigen Wand beträgt nach Hensen bei dem ausgewachsenen *Nautilus* 18,5 mm, ihr größter Breitendurchmesser 24 mm; diese Maße stimmen mit denjenigen des größeren Augenpaares, das mir zur Verfügung stand, ziemlich genau überein, so daß man das Verhältnis von 3 : 4 zwischen der Höhe und der Breite der äußeren Augenwand als Norm ansehen kann. Die ventral zusammenlaufenden Dreiecksseiten erheben sich zu einer dünnen Falte; an der ventralen Dreiecksspitze gehen die Randfalten ineinander über; an den dorsalen Enden der beiden Dreiecksseiten beginnen diese Falten ganz niedrig und nehmen ventralwärts an Höhe stetig zu. Diese Randfalte oder der »Kragen«, wie ihn Keferstein nennt, ist nur bei Ansicht des Auges von der Seite und von hinten deutlich zu sehen, während sie bei der Ansicht von vorn an der äußeren Augenwand als schwache, am Augenrand entlang laufende Furche zu bemerken ist.

Die äußere Augenwand ist in ihrer Mittellinie von einer runden Öffnung durchbrochen, die etwas über dem Zentrum der dreieckigen Augenfläche liegt und nach Hensen einen Durchmesser von 2,5 mm besitzt. Nach Valenciennes soll diese Pupille nur 1 mm im Durchmesser betragen und etwas dem dorsalen Augenrand genähert sein, wie das auch aus Hensens Abbildung hervorgeht; die Pupillenmessung von Valenciennes muß an geschrumpftem oder jugendlichem Material vorgenommen worden sein, wie ich aus einem Vergleich meiner Messung an dem größeren Augenpaar schließe, die ziemlich gut mit der Hensens übereinstimmt. Von der Pupille, wie Hensen diese Öffnung nennt, ventralwärts bis zu der Dreiecksspitze, wo sich ein kleiner Einschnitt in der Randfalte findet, verläuft eine mit starkem Flimmerepithel ausgekleidete Rinne. Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung vermutet Hensen darin, »daß durch sie ein kontinuierlicher Wasserstrom getrieben wird, der dazu dienen dürfte, die Pupille rein zu spülen und gegen eindringende Körper zu schützen«.

Die Pupille führt direkt in die Augenhöhle, die im Leben mit Meerwasser erfüllt ist, da keiner der bisherigen Untersucher irgend etwas von einer Inhaltsmasse, die etwa als dioptrischer Apparat dienen könnte, auffand. Der ganze Augenhöhlengrund erscheint hellgrau im Gegensatz zu der Innenfläche der äußeren Wand, die bis zum Pupillenrand ganz schwarz ist. Der graue Augenhöhlengrund wird von der Retina gebildet und hat seine Farbe daher, daß die ziemlich hohe distale Region der Retina, die kein Pigment enthält, einer stark schwarz pigmentierten proximalen Region aufliegt; diese letztere,

[1] A. Willey, The pre-ocular and post-ocular tentacles and osphradia of *Nautilus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XL. 1897.

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

durch die distale Region betrachtet, erscheint daher grau. Die unregelmäßige Felderung, die an der Retina wahrzunehmen ist und die ich ebenso wie frühere Forscher beobachtete, ist ein Produkt der Konservierung, ebenso sind die zahlreichen Falten der Retina auf Schrumpfungen zurückzuführen. Die Retina findet eine scharfe Grenze an der Umbiegungsstelle des Augengrundes in die äußere Augenwand, die, wie schon oben erwähnt, ganz schwarz erscheint, weil das sie innen auskleidende Epithel stark pigmentiert ist und von keiner weiteren Schicht überzogen wird. Dieses Pigmentepithel setzt sich an der Pupille in das äußere Flimmerepithel des Auges fort, welches auch eine schwache Pigmentierung zeigt und ziemlich viel einzellige Drüsen enthält.

Über die Beziehungen der verschiedenen Epithelien zueinander, sowie über den Eintritt des Nervus opticus in das Auge, gibt ein Sagittalschnitt des Auges die beste Einsicht. Derartige Sagittalschnitte haben Hensen (bei Keferstein, 62—65, Taf. CXV, Fig. 1) und Haller (95, Taf. XII, Fig. 21) abgebildet. Auf einem solchen Sagittalschnitt erscheint das *Nautilus*-Auge wie ein halbkugeliger Auswuchs des Körpers, der durch eine tiefe Einstülpung seiner äußeren Wand einen großen blasenartigen Hohlraum erhalten hat, welcher noch mit der Außenwelt in Verbindung steht, und dessen innere Wand sich zur Retina entwickelt hat. Eine ähnliche Darstellung gibt Hensen, wenn er sagt: »Das Auge ist in Beziehung auf seine Häute möglichst einfach gebaut, es stellt nämlich nur eine in einen Hautwulst eingelagerte, mit Retina versehene Höhlung dar« (65, S. 205). Die Wand des Auges ist verschieden dick; ihre dorsale Region ist weniger dick, wie die ventrale; letztere verbreitert sich an ihrem Ende auch ventralwärts in die Randfalte. Die äußere Augenwand ist bedeutend dünner als die seitliche und verjüngt sich zusehends nach der Pupille zu. Die Augenhöhle selbst erscheint nach Haller im Sagittalschnitt oval mit einem stumpfen oberen und einem etwas spitzeren unteren Pol (S. 190).

Hensen zeichnet auf seinem Durchschnittsschema durch das *Nautilus*-Auge eine wesentlich andre Form der Augenhöhle, indem nach ihm die Retina an der Umbiegungsstelle des Augengrundes in die distale Augenwand ziemlich scharf aufhört und mit der Innenfläche der äußeren Augenwand beinahe einen rechten Winkel bildet. Obgleich Haller auf seinem Sagittalschnitt diesen plötzlichen Übergang der Retina in die vordere Augenwand nicht genauer darstellt, so scheinen mir die Angaben Hensens, trotz des besseren Materials, welches Haller zur Verfügung stand, der Wirklichkeit näher zu kommen. Auch ich konnte bei der Untersuchung der Übergangszone, namentlich am dorsalen Rand, immer einen stumpfen Winkel nachweisen.

Der dicke Augenstiel wird von einer großen Anzahl Nervenfaserbündel, die von Bindegewebe umgeben sind, durchzogen. Diese Bündel entspringen von einer Anschwellung des Nervus opticus dicht nach seinem Austritt aus dem Cerebralganglion, die Keferstein als Ganglion opticum bezeichnet. Schon Owen spricht von einem Ganglion opticum, während Hensen nirgends im Verlauf des Opticus Ganglienzellen nachzuweisen vermochte und die Existenz eines Sehganglions leugnet; ja er bemerkt sogar: gerade »dieser Mangel eines Ganglion, bei Mangel brechender Medien, scheint mir sehr bemerkenswert« (65, S. 206). Es ist mir nicht bekannt, ob über diese Anschwellung des Opticus am Cerebralganglion irgendwelche histologische Untersuchungen angestellt worden sind, die doch erst dazu berufen wären, diese Frage zu entscheiden. Ich will noch anführen, daß H. v. Ihering in seiner vergleichenden Anatomie des Nervensystems der Mollusken dieses Ganglion

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

folgendermaßen beschreibt: »An der Grenze zwischen dem Supraoesophagealstrang und dem vorderen Suboesophagealstrang entspringt . . . . . halb vom einen, halb vom andern der dicke Sehnerv, der sofort in ein Ganglion anschwillt, dessen Größe aber hinter derjenigen desselben Ganglion der Dibranchiaten zurücksteht« (77, S. 262). Sollte sich die Anschwellung tatsächlich als ein Ganglion herausstellen, so hätten wir eigentlich nicht mehr die Berechtigung von einem eigentlichen Nervus opticus beim *Nautilus* zu reden, da ja die besprochene Anschwellung dem Cerebralganglion direkt aufsitzt. — Distalwärts spalten sich die Nervenfaserbündel in immer zahlreichere Stränge, die bei ihrem Eintritt in den Bulbus sich kelchförmig ausbreiten und in feinen Bündeln, die von besonderen Bindegewebshüllen umgeben sind, an die Retina herantreten. In dem Augenstiel beschreibt Hensen einen Kanal, der mit Flimmerepithel bekleidet ist. Einige Nervenfasern verlaufen auch zu Muskelfasern in der Augenwand, andre verteilen sich unter der Epidermis. Die Muskelfaserzüge beschränken sich im wesentlichen auf wenige Bündel, die meridional und äquatorial (d. h. das Auge für sich isoliert betrachtet) unter der Epidermis der retinalen Augenwand hinziehen; wogegen sich in der äußeren oder pupillaren Augenwand nur einige Fasern finden, die an die Augenrinne treten, und welche Hensen als Dilatatoren dieser Rinne betrachtet. Von einem Sphincter der Pupille fehlt jede Spur, ebenso auch Accommodationsmuskeln. Weitere Besonderheiten, die wir von den Dibranchiaten kennen, wie Argentea und Knorpelkapsel, fehlen dem *Nautilus*-Auge. Die ganze Masse der ziemlich dicken Augenwand zwischen Retina und äußerem Epithel wird von Bindegewebe gebildet. Außerdem finden sich noch Gefäße, die aber hier auffallenderweise niemals in die Retina eintreten, wie bei den dibranchiaten Cephalopoden. Dieser Unterschied soll später seine Erklärung finden.

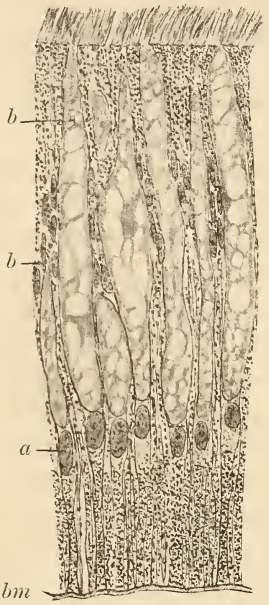
Wir beginnen mit der Betrachtung der inneren epithelialen Auskleidung der Augenhöhle an der Pupille; an dieser Stelle wird das von außen eintretende Epithel bedeutend niedriger. Ob die Zellen hier bewimpert sind, vermochte ich nicht festzustellen. Dagegen beginnt hier die Pigmentierung, die anfangs nur als dunkler Streifen in dem distalen Teil des Epithels wahrgenommen wird, bald aber auch als basale Verdunklung; beide Streifen sind durch eine mittlere helle Zone voneinander getrennt. Je mehr wir uns dem peripheren Rande der pupillaren Augenwand nähern, um so höher wird das Epithel und erreicht seine größte Höhe kurz vor der Umbiegungsstelle in die angrenzende Retina; die Höhe des Epithels beträgt hier 80 μ. An der Umbiegungsstelle selbst erniedrigt sich das Epithel bis 50 μ, um dann plötzlich zu dem Retinaepithel anzuwachsen, dessen proximale (oder basale) Region die direkte Fortsetzung des einfachen Epithels der pupillaren Augenwand darstellt (vgl. Textfig. 1).

Das innere Epithel der pupillaren Augenwand besteht in seinem pupillaren Teil aus hohen schmalen Flimmerzellen; in seinem peripheren sind zwischen diese zahlreiche einzellige Drüsen eingeschaltet,

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

die schaumig vacuoläres Sekret enthalten (vgl. Textfig. 2). Die eiförmigen Kerne der breiteren Drüsenzellen liegen ungefähr in gleicher Höhe, unmittelbar unterhalb der Sekretmasse, während die höher gelegenen spindelförmigen Kerne der schmalen Flimmerzellen in zwei bis drei Schichten in dem inneren, distalen Teil des Epithels übereinander gelagert sind. Das Sekret der Drüsenzellen färbt sich mit Toluidinblau violettrot und hebt sich daher gut ab von dem blaugefärbten Plasma der Zellen. Bei Anwendung dieser Färbung erkennt man, daß die in der peripheren Region gelegenen Drüsenzellen die größte Menge von Sekret enthalten, welches durch eine enge Öffnung der Zellen in die Augenhöhle entleert wird. Die Drüsenzellen sind nur in ihrem basalen Teil pigmentiert, während die Flimmerzellen auch

Textfig. 1.



Textfig. 2.

Fig. 1. Übergangsstelle der Retina in die vordere Augenwand. r^{pr}, proximale Region der Retina; r^d, distale Region der Retina; *no*, Nervenfaserbündel; *va*, vordere Augenwand; *a*, Drüsenzellen. Vergrößerung etwa 90fach. — Fig. 2. Partie aus der peripheren Region der pupillaren inneren Augenwand. *a*, Drüsenzellen: *b*, Epithelzellen; *bm*, Basalmembran. Vergrößerung etwa 700fach.

distal von Pigment erfüllt sind. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin erkennt man, daß den sehr feinen fadenförmigen, nur am distalen Ende etwas verbreiterten Flimmerzellen ein Wimperbüschel aufsitzt; diese sind an der Umbiegungsstelle in die Retina am längsten (siehe Textfig. 1). An der Basis eines sich flammenartig erhebenden Wimperbüschels liegen dunkle Pünktchen, die sich in das Zellplasma als feinste Fäserchen fortsetzen. Aus diesen Beobachtungen kann man mit ziemlicher Sicherheit für die Flimmerzellen den gleichen Bau annehmen, wie ihn zuerst Engelmann und später Andre näher beschrieben haben. Alle

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

Epithelzellen der pupillaren Augenwand sitzen einer ziemlich dicken, stark lichtbrechenden homogenen Membran auf, die wir als Basalmembran (*bm*) bezeichnen wollen; sie ist die direkte Fortsetzung derjenigen Membran, welcher das äußere Augenepithel aufsitzt und geht ferner ohne Unterbrechung in die Basalmembran der Retina über.

An der Übergangsstelle des geschilderten Epithels in die Retina (siehe Textfig. 1) steigt das Epithel rasch auf 116 μ Höhe (r^{pr}) und gleichzeitig gesellt sich zu ihm eine hohe distale Lage (r^{d}), die gleichsam die Fortsetzung der Reihe der Wimperbüschel bildet, aber im Gegensatz dazu eine zusammenhängende Schicht ist. Die zahlreichen vacuolenartigen Räume, die sich in dieser distalen Region der Retina finden, sind alle als Kunstprodukte anzusehen. Die gesamte Retina dieser Gegend besitzt eine Höhe von etwa 360 μ, wovon 244 μ auf die distale Region entfallen; diese unterscheidet sich leicht von der proximalen, indem sie pigmentfrei ist und zwei- bis dreimal so hoch als letztere. Gegen die Augenhöhle ist sie abgegrenzt durch eine homogen erscheinende Schicht. Die basale pigmentierte Region der Retina setzt sich scharf von der distalen ab, indem das Pigment überall in gleicher Höhe aufhört. Das Pigment ist in der distalen Hälfte der basalen Region stark angehäuft, nimmt dagegen basalwärts allmählich ab. Wir finden also in der Retina nur eine starke Pigmentzone im Gegensatz zu den beiden Zonen in dem inneren Epithel der pupillaren Augenwand.

Verfolgt man die Retina nach dem Zentrum des Augengrundes zu, so bemerkt man, daß die distale Region allmählich immer höher wird, die proximale dagegen bis auf geringe Schwankungen gleich hoch bleibt, wobei sie durch eine ziemlich zackig verlaufende Grenze der Pigmentzone von der distalen Partie getrennt ist (vgl. Haller XII, Fig. 22). Der Vertikalschnitt durch die Retina der hinteren Augenregion war durchschnittlich bei dem größeren Augenpaar etwa 426 μ dick, wobei das Verhältnis von proximaler zu distaler Partie 114 μ zu 312 μ betrug; bei dem kleineren Augenpaar war die Gesamthöhe etwa 402 μ mit einem Verhältnis von 122 μ zu 280 μ. Das Dickenverhältnis zwischen den beiden Retinaregionen ist also etwa 1 : 3. Die kleinen Differenzen in den Dicken bei den beiderlei Augen beruhen auf deren verschiedener Größe und Alter, die vermutlich ebenso, wie ich weiter unten bei Dibranchiaten zeigen werde, in einem bestimmten Verhältnis zur Retina stehen. Die von mir gefundene maximale Höhe der Retina ist etwa 70 μ niedriger als die von Hensen angegebene, eine Abweichung, die sich zum kleineren Teil durch die

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

tatsächlich zunehmende Höhe der Retina verschiedenen Alters oder auch durch Differenzen bei verschiedenen Individuen erklären dürfte; vielmehr beruht der Hauptunterschied darauf, daß Hensen noch ein äußeres Blatt zur Retina hinzurechnete, welches wir, als nicht zu ihr gehörig, aufgeben müssen. Hallers Angabe, daß die Epithelschicht der Retina an »der hinteren Fläche der Augenhöhle 1,53 mm und an ihrem Rand 1,35 mm« betrage, kann ich dagegen nicht für richtig halten.

In der Literatur heißt es gewöhnlich: Die Retina von *Nautilus* unterscheide sich im wesentlichen nicht sehr von der der Dibranchiaten, worauf sich auch die Meinung gründet, daß das *Nautilus*-Auge in Rückbildung begriffen sei. Diese Angaben stützen sich allerdings ausschließlich auf Hensens Untersuchungen. Grenacher betrachtet sogar das Auge, wie den ganzen *Nautilus*, als einen verkörperten Anachronismus (S. 43), indem das Auge »trotz seines embryonalen Charakters . . . eine Retina ausgebildet hat, die in den Hauptzügen an diejenige der Dibranchiaten erinnert«. Hensen selbst äußert sich nicht bestimmt zu der Frage, wie das *Nautilus*-Auge aufzufassen sei; er sagt nur: »Die Retina hat noch deutlich den Typus der Cephalopoden-Netzhaut beibehalten. Die mächtige Stäbchenschicht, die Lagerung des Pigments, die gestreckten Zellformen zeigen dem ersten Blick die Ähnlichkeit. Immerhin finden sich beträchtliche Abweichungen« (S. 208). Ich finde letztere so bedeutend, daß ich sehr wenig Übereinstimmung zwischen den Retinae festzustellen vermochte, was, wie ich hoffe, aus meiner Darstellung hervorgehen wird.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, will ich die Resultate von Hensen und Haller kurz schildern. Hensen unterscheidet zwei Lagen der Retina, eine niedrige äußere und eine hohe innere, die durch die Grenzmembran voneinander getrennt werden; diese Membran, welche der schon oben beschriebenen Basalmembran entspricht, wird nur von Nervenfaserbündeln durchbrochen. Die äußere oder basale Lage der Retina besteht aus schmalen eintretenden Nervenfaserbündeln und großkernigen Zellen mit Ausläufern, die nicht zu isolieren waren und ist proximal nicht scharf abgegrenzt; die innere Lage besteht aus einer basalen Schicht von Zylinderzellen und einer distalen Stäbchenregion. Die Zylinderzellen haben einen ovalen Kern und sind an ihrem inneren distalen Ende pigmentiert; ihre Form ist sehr verschieden, und zeigt alle Übergänge von zylindrischer bis zu fadenartiger Gestalt; diese Zellen werden sämtlich als physiologisch gleichwertig aufgefaßt. Die distale Zone der inneren Lage besteht aus Stäbchen von gallertiger Konsistenz, deren Grenzen schwer festzustellen sind und die von Fäden durchzogen werden. Die Stäbchen enden distal in einer verdichteten, eventuell als Zersetzungsprodukt aufzufassenden Substanz, die nach dem Augenlumen zu von einer homogenen Limitans abgegrenzt wird.

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

Ich bemerke noch, daß Hensen annimmt, daß zu jeder Zelle der inneren Lage eine Nervenfaser trete. Genauer auf seine Darstellungen einzugehen, glaube ich unterlassen zu dürfen, zumal Hensen selbst über viele Verhältnisse nicht klar wurde und seine Ergebnisse zum Teil als problematisch ansieht.

Haller geht nicht auf die beiden Lagen ein, welche Hensen in der Retina unterscheidet; von der »unter der Hensenschen Grenzmembran« gelegenen Schicht erwähnt er nur, daß die Nervenfaserbündel vor ihrem Eintritt in die Retina unter dieser Basalmembran, wie er sie richtiger nennt, verlaufen, womit er die Hensensche Auffassung der Zweischichtigkeit der Retina aufgibt, ohne es jedoch besonders zu betonen. Über der Basalmembran beschreibt er die Retina, die in eine äußere Epithelschicht und eine innere Stäbchenschicht zerfalle. Auch er vermag in der Epithelschicht zylindrische und schmale Zellen zu unterscheiden, die im Querschnitt regelmäßig nebeneinander alternieren, und deren weitere Unterschiede darauf beruhen, daß die breiteren Zellen einen tiefer gelegenen Kern haben, als die schmalen, daß letztere sich proximal vom Kern direkt in einen »feinen varicösen Nervenfaden« fortsetzen, und daß die breiteren Zellen fast nur distal von ihrem Kern pigmentiert sind, während die schmalen distal und proximal vom Kern von perlschnurartig aneinandergereihten größeren Pigmentkugeln erfüllt sind. Die breiteren Zellen »legen sich mit breiter Basis an die Zellmembran (d. h. die Basalmembran) an und werden, soweit ich erkennen konnte, immer oberhalb des Zellkerns innerviert« (94, S. 190).

In der Stäbchenschicht beschreibt Haller Stäbchen, an welchen er einen »axialen dunkleren Teil von einem diesen umhüllenden corticalen Teil« an Längs- und Querschnitten unterscheiden konnte. Differenzen in der Breite der Stäbchen konnte er nicht konstatieren. Mithin kommt er zu dem Schluß, daß »die schmäleren Zellen breitere, und die breiteren dünnere Stäbchen tragen, als ihrem Zellleibe entsprechen würde« (S. 94, 191). Als innere Begrenzung der Retina beschreibt Haller auch eine »detritusartige Auflagerung auf der Stäbchenschicht«, dagegen vermochte er in keinem Fall die von Hensen beschriebene innere homogene Membran aufzufinden. Aus dieser kurzen Wiedergabe geht hervor, daß Haller also zweierlei Zellformen in der Retina annimmt, welche er beide für Sehzellen ansieht, und den Beweis dafür in dem Nervenfaserzutritt und den Stäbchen findet. Der Fortschritt gegenüber Hensen besteht darin, daß hier zum erstenmal zwei konstante Zellformen unterschieden werden, und dann, daß die Retina als einschichtig aufgefaßt wird.

Wie schon oben erwähnt, nimmt die Retina von ihrer Randzone bis zum hinteren Fundusteil des Auges allmählich an Höhe zu und wir wollen nun den feineren Bau eines solches Stücks aus der hinteren Partie der Retina untersuchen. Die zwei Zonen oder Regionen der Retina sind, wie bemerkt, sehr scharf voneinander abgegrenzt, indem das Pigment der basalen in sämtlichen Elementen auf gleicher Höhe aufzuhören scheint (Fig. 1). Basalwärts wird diese basale Lage scharf abgegrenzt durch die Basalmembran (*Bm*), die auf ihrer der Retina zugekehrten Seite als ziemlich scharf konturierte Linie erscheint, während sie in das darunter angrenzende Bindegewebe ganz allmählich übergeht. Somit haben wir

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

zu unterscheiden zwischen der basalen oder proximalen Region der Retina und der distalen. Man wird sich vielleicht wundern, daß ich so indifferente Bezeichnungen wähle, während es doch näher läge, mindestens den distalen Teil als Stäbchenregion zu bezeichnen. Meine Bezeichnungsweise wird jedoch dadurch gerechtfertigt werden, daß ich eigentlich keine Bildung, die unbedingt als »Stäbchen« aufzufassen wäre, nachweisen konnte.

In dem basalen Teil der proximalen Retinaregion sind zweierlei Zellen zu unterscheiden, die sich bis in die Pigmentzone verfolgen lassen. Die einen sind in ihrem ganzen Verlauf schmale zylindrische Gebilde (Fig. 1, 24 sz^{pr}), während die andern nur aus einer ziemlich stark färbbaren Faser (*lf*) zu bestehen scheinen. Bei genauer Untersuchung bemerkt man in dem unteren Drittel der breiteren Zellen in verschiedener Höhe den Kern von eiförmiger Gestalt (Fig. 1—4, 6—8, 24 n^s). Derselbe ist etwas dicker als der zur Zelle gehörige plasmatische Teil, weshalb die Zelle an dieser Stelle etwas verbreitert ist. Diese Kerne tingieren sich an dem untersuchten Material sehr schwer; mit den sog. typischen Kernfarbstoffen fast nicht. In jedem Kern finden sich zwei, auch drei meist kugelige Gebilde, die wohl als Nucleoli aufzufassen sind; sie liegen in einem das übrige Kernlumen erfüllenden netzigen Gerüstwerk. Besonders in den Retinae des größeren Augenpaares, die in ihrem basalen Teil besser konserviert schienen, findet sich fast ausnahmslos an Stelle des einen Nucleolus ein Gebilde von regelmäßig rhombischem Umriß (Fig. 7), das daher jedenfalls als ein Kristall aufzufassen ist. Es hat ungefähr dieselbe Größe, wie sonst der Nucleolus und färbt sich auch mit Toluidinblau oder Eisenhämatoxylin genau wie ein solcher. Doppelbrechung konnte ich zwischen gekreuzten Nicols nicht beobachten. Ich glaube diese Bildung, obwohl ich sie nicht immer festzustellen vermochte, als konstant annehmen zu dürfen, und dann ist sie wegen der Seltenheit solcher Kristalle in den Kernen tierischer Zellen sicher bemerkenswert[1].

---

[1] Derartige Kristalle in Kernen tierischer Zellen sind bei Insekten in den Kernen der Epithelzellen des Mitteldarmes und bei Echiniden in den Kernen der Amöbocyten (List) beschrieben worden. Siehe: J. Frenzel, Berl. entom. Zeitschr. Bd. XXVI. 1882. P. Mingazzini, Mitt. der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1889. C. Rengel, Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897. Th. List, Anat. Anz. Bd. XIV. 1897. Auch bei Wirbeltieren sind Kristalle in den Kernen einiger Ganglienzellen beschrieben worden, so bei *Erinaceus* und bei *Cryptobranchus japonicus*.

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

Die Kerne der faserigen Zellen (Fig. 1, 5, 24 n^l) sind schwieriger aufzufinden; denn abgesehen von ihrer schmalen spindelartigen Gestalt liegen sie etwa an der Grenze des oberen und mittleren Drittels der basalen Retinaregion, daher noch in der Pigmentzone. Diese Kerne liegen etwa alle in gleicher Höhe, enthalten einen kleinen Nucleolus und sind nur 1—1,5 μ breit und etwas länger als die ovalen Kerne der breiteren Zellen. Es scheint, daß die beiden geschilderten Zellenformen den von Haller unterschiedenen entsprechen.

Wir betrachten nun die basalen Partien dieser Zellen. Es kommt hierbei vor allem darauf an festzustellen, welche derselben mit Nervenfasern in Verbindung stehen, und ob wir in beiden Formen Sehzellen anzunehmen haben, wie es seinerzeit Hilger für die Retina des Gastropodenauges beschrieben hat und Haller für die *Nautilus*-Retina annimmt, oder ob die eine Form als Zwischenzellen oder Limitanszellen anzusprechen sind, wie sie Grenacher bei Dibranchiaten beschrieben hat.

Die schon mehrfach erwähnte Basalmembran (*bm*) erscheint im Vertikalschnitt ganz verschieden, zum Teil hat sie das Aussehen einer aus mehreren dünnen Lamellen bestehenden Schicht, die immer nach kurzem Verlauf wieder miteinander verschmelzen (Taf. XVII, Fig. 2 und 4), zum Teil verläuft sie als etwas dickere homogene Schicht unter der Retina (Taf. XVII, Fig. 24), und hängt durch feine Fortsätze mit dem darunter liegenden Bindegewebe zusammen. Dicht unter der Basalmembran oder auch in geringer Entfernung von ihr liegen in unregelmäßiger Verteilung Kerne (*bz* od. n^b) von wenig Plasma umgeben, die sich von den Kernen der Sehzellen, mit welchen sie in gewissen Fällen verwechselt werden könnten, durch den Besitz nur eines Nucleolus unterscheiden. Diese Bindegewebszellen senden nach allen Seiten zahlreiche fadenartige und blattartige Fortsätze, welche in die Basalmembran übergehen, oder sich doch sehr innig mit ihr verbinden und sie jedenfalls erzeugen. Auf den Schnitten (Fig. 1—3 und 6) sind diese Zellen abgebildet und auch auf dem Flächenschnitt durch die tiefste Retinaregion (Fig. 9), der teils über, teils unterhalb der Basalmembran verläuft, sind sie (n^b) zu erkennen. Sie treten auch an den Unterbrechungsstellen der Membran, durch welche die Nervenfasern ziehen, in die Retina ein und von ihnen entspringen zuweilen faserige Ausläufer distad (Taf. XVII, Fig. 1, 2 *bz*), die jedoch, wie ich glaube, nicht eigentlich als Fortsätze der Bindegewebszellen betrachtet werden dürfen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

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

Die unbedingte Zugehörigkeit der Fasern (*lf*) zu den schmalen spindelförmigen Kernen (n^l) konnte ich, noch deutlicher als an entpigmentierten Längsschnitten, an zerklopften Schnittpräparaten nachweisen. An den beiden Stellen, wo die Faser den Kern erreicht oder vielmehr von ihm ausgeht, spaltet sie sich meistens in zwei bis drei feinere Fasern, die den Kern korbartig umfassen und am Ende desselben wieder zu einer einzigen Faser verschmelzen (Fig. 5). Die Zerspaltung und das Umgreifen der Fasern demonstriert klar das in Fig. 5 rechts abgebildete Zellenbruchstück (*d*), wo durch Druck der Kern etwas aus seiner ursprünglichen Lage verschoben worden ist. Die Faser einer andern Zelle (*c*) hat sich in zwei Fasern um den Kern herum geteilt. Zugleich erkennen wir aber auch an dieser entpigmentierten Zelle, daß sie nicht allein aus Kern und Faser besteht, sondern daß diese in einer zarten protoplasmatischen Umhüllung liegen, die nur bei sehr intensiver Färbung nachzuweisen ist. Vergleichen wir damit auf Fig. 5 die beiden links abgebildeten Bruchstücke solcher Zellen (*a* und *b*), deren Pigment nicht entfernt ist, so erkennen wir, daß das Pigment in diesem zarten Plasmaleib der Zellen eingeschlossen ist. Proximal verlaufen die Fasern bis auf einige geschlängelte Windungen ziemlich gerade; das zu den gleichen Zellen gehörige Pigment wird spärlicher und schon in der Höhe der ovalen Kerne werden die Fasern meist nur noch von einer Pigmentkörnchenreihe, die auch zeitweise unterbrochen ist, begleitet (Fig. 2 bis 4, 6). Der seitliche Abstand der Fasern voneinander ist ganz verschieden, und auch der Zwischenraum zweier nebeneinander verlaufender Fasern wechselt meist bei dem gebogenen Verlauf derselben; häufig fällt jedoch auf, daß zwei Fasern eine ganze Strecke weit genau in gleichem Abstand voneinander, der oft nur sehr gering ist, hinziehen. Solche Bilder kann ich mir nur so erklären, daß die die beiden Fasern umgebende plasmatische Substanz in engeren Connex getreten ist. Ja, ich vermute sogar, daß dieser parallele Verlauf der Fasern dem natürlichen Zustand mehr entspricht, und werde darin durch etwas regelmäßigere Anordnung der Fasern in den Retinae des größeren Augenpaares bestärkt (Fig. 6). Dafür scheinen auch die Querschnitte durch diese Region der Retina zu sprechen (Fig. 10), wo zwischen den Querschnitten der zylindrischen Zellen (sz^{pr}) eine ziemlich zusammenhängende protoplasmatische Substanz, in welche die Fasern (*lf*) eingebettet erscheinen, zu erkennen ist.

Kurz bevor die Fasern die Basalmembran erreichen, spalten sie sich in der Regel in zwei bis drei, oder eine ganze Anzahl feinerer

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

Fäserchen, die, auseinandertretend, einen kleinen Kegel bilden, der sich an der Basalmembran anheftet. Auf dem Querschnitt erkennt man diese proximalen Zerspaltungen der Fasern als Gruppen zusammenliegender Pünktchen. In keinem Fall vermochte ich eine Faser durch die Membran hindurch zu verfolgen; auf Fig. 3 möchte man vielleicht eine proximade Fortsetzung der Fasern unter die Basalmembran vermuten. Hier sitzen vier herablaufende Fasern einer horizontalen auf, die sich nach links unten fortzusetzen scheint; letztere ist aber die Basalmembran selbst, die auf dem Schnitt nur noch ganz fein getroffen ist, weil neben ihr Nervenfasern durch die Membran hindurchtreten. Wie schon oben bemerkt, sind einige Bindegewebszellen mit distalen faserigen Fortsätzen durch die Basalmembran mit den Nervenfasern durchgetreten (Fig. 1 und 2); da letztere Fortsätze vollständig den Fasern, die zu den spindelförmigen Kernen gehören, entsprechen, so vermute ich, daß sie eigentlich zu den schmalen Zellen gehören und nur der Bindegewebszelle aufsitzen; denn letztere ist die Basalmembranbildnerin, und die Basalmembran selbst fehlt an der Durchtrittsstelle der Nervenfasern.

Die Untersuchung hat also gezeigt, daß die zu den spindelförmigen Kernen gehörenden feinfädigen Zellen an der Basalmembran ihr Ende finden; die weitere Darstellung wird dartun, daß ihre distalen Fortsätze in die die Retina distal begrenzende Membran übergehen. Daher wollen wir, nach Analogie mit der Retina der Dibranchiaten, diese Zellen als Limitanszellen, und die in ihnen enthaltene Faser als Limitansfasern (*lf*) bezeichnen, da wir ihnen nur stützende und isolierende Funktionen zusprechen können, während wir als eigentliche photoreceptorische Zellen nur die breiteren Zellen zu betrachten haben, die wir daher Sehzellen (*sz*) nennen.

In den wenigsten Fällen ist in den Arbeiten über die Retina der Wirbellosen der Übergang der Nervenfaser in die Sehzelle überzeugend nachgewiesen worden; vielmehr werden meist in dem proximalen Teil der Retina Fasern dargestellt, aber sehr selten ihr direkter Übergang in die Zelle bewiesen. Die Schwierigkeit besteht in der Feinheit der Elemente und dem Unvermögen, die verschiedenen faserartigen Gebilde voneinander genügend zu unterscheiden. Auch in dem vorliegenden Fall hat die Untersuchung dieser Verhältnisse die größten Schwierigkeiten bereitet, da es mir nicht gelungen ist, spezifische Färbungen für die Darstellung der Nervenfasern aufzufinden. Am geeignetsten erwies sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin (siehe Technisches). Hierbei

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

tingierten sich zwar die Nervenfasern nicht intensiver wie die übrigen Elemente, aber immerhin ergab diese Farbenkombination etwas prägnantere Bilder. Die Nervenfasern sind als ganz schmale röhrchenartige Fäden zu erkennen, deren Inhalt schwächer lichtbrechend zu sein scheint, und ein ganz homogenes Aussehen hat (Fig. 9). Von einer Fibrille war in der Nervenfaser in keinem Fall, auch bei alleiniger Färbung mit Eisenhämatoxylin, etwas zu erkennen. Soviel ich sehe, scheint diese Beobachtung mit den früheren Beschreibungen der Nervenfasern bei Cephalopoden im Einklang zu stehen, abgesehen von Hensens Darstellung, der sie bei *Nautilus* als körnelig angibt; wahrscheinlich wird es sich jedoch bei ihm um Kunstprodukte gehandelt haben, denn soweit meine Erfahrungen reichen, bestehen zwischen den Nervenfasern der Dibranchiaten und Tetrabranchiaten keine wesentlichen Unterschiede.

Kleine Bündel von Nervenfasern (*nv*) treten durch die Basalmembran (Fig. 3) und zerteilen sich in der Retina angelangt sofort (Fig. 9), um schließlich als einzelne Nervenfasern an die Sehzellen heranzutreten. Diesen Faserverlauf oberhalb der Basalmembran kann man in den meisten Fällen erkennen, so daß als proximalste Partie der Retina eine, wenn auch nicht ganz gleichmäßige Nervenfaserschicht zu unterscheiden ist (*nv* Fig. 2, 24). In seltenen Fällen gelang es mir festzustellen, auf welche Weise die Nervenfasern mit den Sehzellen zusammenhängen. Dabei ergab sich (Fig. 8), daß die Faser nicht einfach als Fortsatz der Sehzelle aufzufassen ist, vielmehr ließ sie sich als sehr blasser, doppelt konturierter Faden meist bis zum Kern der Sehzelle verfolgen; in einem Fall vermochte ich die Faser selbst noch seitlich vom Kern festzustellen (Fig. 8 links) und in einem andern sogar direkt oberhalb desselben (Fig. 8 rechts). Das basale Ende der Sehzellen ist sehr verschieden gestaltet; es spaltet sich häufig in mehrere Fortsätze und sitzt mit diesen der Basalmembran auf (Fig. 8, 24); meistens vermochte ich jedoch keinen engeren Zusammenhang mit der Basalmembran festzustellen, vielmehr bogen die Sehzellen einfach in die einmündende Nervenfaser um. Vermutlich waren in diesen Fällen die basalen Fortsätze abgerissen. Hinsichtlich der Fortsetzung der Nervenfaser in der Sehzelle will ich noch hervorheben, daß, bei einem gewissen Extraktionszustand des Eisenhämatoxylins, zwei eng nebeneinander verlaufende Limitansfasern, die oberhalb oder unterhalb der Sehzelle lagen, fast genau wie eine in der Zelle verlaufende Nervenfaser sich ausnahmen; es war deshalb die allergrößte Vorsicht geboten, und ich habe mich nur dann dazu

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

entschlossen, eine Nervenfaser in der Zelle abzubilden, wenn jeder derartige Irrtum ausgeschlossen schien. Außerdem möchte ich noch bemerken, daß ich später bei der Untersuchung der Innervierungsverhältnisse der Dibranchiaten, deren Elemente größer sind und sich besser färben ließen, die gleichen Beobachtungen über den Eintritt der Nervenfasern in die Zellen machen konnte; damit ergab sich eine Bestätigung der Verhältnisse, wie ich sie zuerst bei *Nautilus* gefunden hatte, denen ich selbst anfangs mit Mißtrauen gegenüberstand.

Während die Fig. 1 und 24 ein wenig schematisiert dargestellt sind, indem der Übersichtlichkeit halber alle nur teilweise auf den Schnitten getroffenen Zellpartien weggelassen worden sind, und diejenigen Zellen, auf die es ankommt, zum Teil aus andern Schnitten ergänzt wurden, sind dagegen die Fig. 2, 3, 4, 6 genau so wiedergegeben, wie sie sich im mikroskopischen Bild darstellten. Diese Figuren sind dadurch vielleicht etwas weniger übersichtlich geworden, haben aber auch anderseits den Vorzug, daß man die Elemente so angeordnet findet, wie sie sich im Präparat zeigen. Vor allem fällt dabei auf, daß im großen ganzen die Sehzellen so dicht nebeneinander stehen, daß, wie schon oben erwähnt, ihre Kerne in verschiedener Höhe liegen und dem entsprechend auch, je nach ihrer etwas gepreßten oder freieren Lage, in ihrer Form etwas variieren. Eine auffallend zusammengerückte Stellung der Kerne zweier Zellen übereinander erweckte öfters den Eindruck, als ob zwei Kerne sich in einer Zelle befänden (Fig. 3); nur durch verschiedene Übergangsstadien dieser eigenartigen Pressungen vermochte ich mir diese Bilder zu erklären. Eine weitere Folge der gedrängten Stellung der Sehzellen ist, daß mehrfach eine Sehzelle mit ihrem Kernteil der Basalmembran fast auflag (Fig. 4) und man den Eindruck hatte, als ob sie wegen Platzmangel aus dem Bereich der übrigen Zellen herausgedrängt worden sei.

Im basalen Teile der Sehzellen des größeren untersuchten Augenpaares findet sich in der Regel, über oder unter dem Kern, ein eiförmiges Gebilde. Sehr verwundert war ich, daß bei dem kleineren Augenpaar diese Körper vollständig zu fehlen schienen; erst eingehende Untersuchungen ließen mich auf die Lösung des Rätsels kommen. Mein erster Gedanke bei der Untersuchung war, daß es sich hier um Kunstprodukte handle. Bald sah ich jedoch ein, daß die eiförmigen Gebilde als ein in jeder Sehzelle befindlicher Inhaltskörper zu betrachten seien, und daß in den Fällen, wo ich sie nicht fest-

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

zustellen vermochte, sie doch in vivo vorhanden sein mußten. Diese ellipsoidischen Körper sind heller als das umgebende Plasma, schwächer lichtbrechend und etwas weniger lang, dagegen etwas breiter, als die Sehzellenkerne. Sie liegen durchaus nicht in gleicher Höhe, sondern werden teils oberhalb, teils unterhalb der Sehzellenkerne angetroffen. In einigen Fällen fanden sich einzelne der Körper sogar unterhalb der Basalmembran (Fig. 6 *phs*), wohin sie vielleicht aus mechanischen Gründen verdrängt worden sind. Betrachtet man die Gebilde bei starken Vergrößerungen, so bemerkt man in ihnen eine eigenartige, nicht ganz konstante Struktur, die ihnen eine ganz isolierte Stellung unter ähnlichen Gebilden, welche bisher in Sehzellen beschrieben worden sind, einräumt. Ähnliche Körper von homogenem Aussehen sind von GÖPPERT bei den Salpen-Ocellen als Phaosphären und von HESSE bei Naideen und Lumbriciden als Phaosome beschrieben worden. Um die Nomenklatur nicht mit einem neuen Ausdruck zu bereichern, habe ich mich entschlossen, die Gebilde nach HESSE als Phaosome zu bezeichnen, obwohl auch, abgesehen von der Struktur, die Färbbarkeit dieser Körper eine verschiedene zu sein scheint; denn GÖPPERT gibt für seine Phaosphären eine stärkere Färbbarkeit gegenüber dem umgebenden Plasma an, während ich bei den Phaosomen von *Nautilus* im Gegenteil eine weniger intensive Färbung als im umgebenden Protoplasma zu erzielen vermochte.

In der Grundsubstanz der Phaosome bemerkt man zwei bis drei feinste parallele Liniensysteme, die in verschiedenen Richtungen verlaufen und sich daher kreuzen. Meist finden sich nur zwei solcher Liniensysteme, die sich unter mehr oder weniger spitzem Winkel kreuzen (Fig. 6 links), ja zuweilen fast genau rechtwinklig; dann ist das Bild vielfach ein wesentlich andres (Fig. 6 rechts). Während die meisten Liniensysteme die Phaosome schräg in der Breite durchlaufen, durchzieht bisweilen bei den sich rechtwinklig kreuzenden Systemen das eine System das Phaosom der Länge nach, das andre in der Breite (Fig. 7 links); eine weitere Komplikation ist die, daß, abgesehen von zwei sich spitzwinklig in der Breite kreuzenden Systemen, noch ein drittes das Phaosom der Länge nach durchzieht (Fig. 7 Mitte). Auf sehr feinen Schnitten sind an den Kreuzungspunkten dieser Systeme knotenartige Anschwellungen zu erkennen. die man lediglich als optische Erscheinungen, hervorgerufen durch zwei sich kreuzende Liniensysteme, auffassen könnte.

Man könnte sich vorstellen, daß man es hier mit spiralartig

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

verlaufenden Fibrillen zu tun hätte, ähnlich wie sie Hesse neuerdings in den Stäbchen und Zapfen der Wirbeltierretina beschrieb. Es wäre interessant zu wissen, wie sich diese Spiralwindungen der Fibrillen auf Querschnitten ausnehmen, um noch genauer als es bisher geschehen ist, ihren Verlauf kennen zu lernen. Für die Phaosome des *Nautilus* konnte ich erst bei genauem Studium der Querschnitte ein Bild von der Struktur gewinnen, denn hier ergaben sich im wesentlichen die gleichen Bilder, wie ich sie schon von Längsschnitten her kannte (Fig. 10). Man könnte gegen diese Querschnitte einwenden, daß es sich um Ansichten der Phaosome von oben oder unten handle, Behauptungen, die sich jedoch dadurch entkräften lassen, daß die Phaosome durchschnittlch 8 μ lang sind, während meine Querschnittsserien durchgängig 3 μ oder weniger dick waren. In vielen Fällen müssen also sicherlich richtige Querschnitte der Phaosome vorgelegen haben, und auf sämtlichen vermochte ich die kreuzstreifige Struktur festzustellen, wie sie Fig. 10 zeigt. Um eine fibrilläre Struktur kann es sich in unserm Fall also nicht handeln; wir können uns aber diese Strukturen nur schwer plastisch vorstellen und zwar etwa auf die Weise, daß die Phaosome in dem regelmäßigsten Fall aus einer Anzahl kleiner Würfel, oder bei schrägem Verlauf der Linien aus dementsprechend anders gestalteten Körpern bestehen, die mit ihren Flächen aufeinander sitzen und deren Kanten dann den Liniensystemen entsprechen, so daß die Phaosome von allen Seiten betrachtet, ihre Gitterwerkstruktur erkennen lassen würden. Viel einfacher scheint mir jedoch diese Struktur zu begreifen, wenn man sie sich durch Längsdehnung einer feinen Wabenstruktur entstanden denkt, in der Weise, wie das von Bütschli (98) für feinschaumige Strukturen näher dargelegt wurde [1].

Wie schon oben bemerkt, waren solche Phaosome bis auf einige Ausnahmen nur in den Sehzellen des größeren Augenpaares nachzuweisen, hier aber fanden sie sich in sämtlichen Sehzellen bis zum Rand der Retina. In den Sehzellen des kleineren *Nautilus* vermochte ich nur ausnahmsweise Phaosome mit sehr blasser Struktur zu beobachten; häufig dagegen fand ich kleinere, etwa kugelförmige, nicht strukturierte Gebilde, die an denselben Stellen lagen, wo sonst die Phaosome anzutreffen sind. Ich zweifle nicht, daß wir diese Gebilde als die Überreste zerfallener Phaosome anzusehen haben, die

[1] Vgl. O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898, besonders S. 191 ff.

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

offenbar aus einer leicht zerstörbaren Substanz bestehen, wie wir es z. B. von den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen bei Wirbeltieren aus Erfahrung wissen. Erwähnen will ich auch noch, daß vielfach oberhalb und unterhalb der Kerne sowie der Phaosome Vacuolen zu beobachten waren, die ich jedoch wegen ihrer unregelmäßigen Verteilung als Kunstprodukte betrachte.

Verfolgen wir die Sehzellen distalwärts der Phaosome (Taf. XVII, Fig. 1 und 24) im Längsschnitt, so tritt in ihnen in der Höhe der Limitanskerne Pigment auf, welches die Sehzellen in ihrem distalen Verlauf immer stärker erfüllt. Wir kommen damit in die Hauptpigmentzone der proximalen Retinaregion, in welcher Limitans- und Sehzellen reich mit Pigment erfüllt sind. An der nicht von Pigment befreiten Retina ist es daher unmöglich, in dieser Region die Elemente zu unterscheiden, indem alle in einer allgemeinen Pigmentmasse beinahe vollständig verschwinden; der einzige Anhaltspunkt, den man hier noch hat, ist der, daß sich die Limitansfasern als etwas dunklere Linien von der übrigen Masse abheben.

Das Pigment besteht aus schwarzbraunen, ziemlich feinen Körnchen, das in den fadenförmigen Limitanszellen in längsverlaufenden perlschnurförmigen Reihen angeordnet ist. In der distalen Region der Limitanszellen ziehen viele Pigmentkörnerreihen nebeneinander her, proximal nur wenige Reihen, bis schließlich ziemlich nahe der Basis nur noch eine Körnchenreihe der Limitansfaser entlang läuft. Dabei dringt das Pigment in den Limitanszellen der verschiedenen Retinae nicht ganz gleichweit gegen die Basalmembran vor, was den Gedanken nahelegt, daß es sich hier vielleicht um Pigmentwanderung, die etwa in irgendwelcher Beziehung zu den Phaosomen steht, handeln könne.

Das Pigment dringt also in den Limitanszellen weiter basalwärts vor, als in den Sehzellen, aber auch distal steigt es in den Limitanszellen etwas höher, als in den Sehzellen, was sich erst auf feinen Längs- und Querschnitten beobachten läßt (Fig. 1, 23, 24). Auf entpigmentierten Längsschnitten erkennt man, warum die Pigmentierung der Limitanszellen so plötzlich aufhört; das beruht darauf, daß an diesen Stellen eine feine Membran die Retina durchzieht, die sich an den Limitansfasern zu befestigen scheint und von ihnen etwas in die Höhe gezogen wird (siehe Fig. 23), während die Sehzellen durch die Membran etwas eingeschnürt werden. Diese Membran bezeichnet also die Grenze zwischen der pigmentierten Zone der proximalen Retinaregion und der distalen Region; wir bezeichnen

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

sie deshalb, analog mit Verhältnissen der Heteropodenretina (bei Dibranchiaten hat sie Hesse nur in einem Falle beobachtet) als Grenzmembran.

Einen Unterschied in der Größe der Pigmentkörner der beiden Zellformen, wie ihn Haller schildert und abbildet, vermochte ich nicht zu finden; ich kann mir nur denken, daß die Ketten größerer Pigmentkugeln, die nach Haller die Limitanszellen in einer Reihe durchziehen sollen, durch regelmäßigere Anordnung der Pigmentkörner vorgetäuscht worden sind. Die einzigen abweichenden Pigmentbildungen, die mir auffielen, waren kugliche Zusammenballungen von Pigmentkörnchen, die sich meist in der dichtesten Pigmentzone vorfanden (Fig. 24), die jedoch wegen ihres unregelmäßigen Auftretens nicht den Eindruck natürlicher Bildungen machten. — Wenn das Pigment durch eine der oben angegebenen Bleichungsmethoden entfernt war, so ließen sich die farblosen Restkörper, welche die Form der Pigmentkörner beibehalten hatten, bei Färbung mit Toluidinblau oder polychromem Methylenblau sichtbar machen, indem sie sich stärker als das umgebende Plasma färbten.

Bei Betrachtung der Übergangszone der proximalen Region in die distale (Fig. 1, 23, 24) erkennt man, daß in den Sehzellen ein schwächer lichtbrechendes Röhrchen (*i*) verläuft, das einen etwas geschlängelten Verlauf hat und sich nicht so intensiv färben läßt, als das es umgebende, dunkler erscheinende Plasma der Zelle. Mit dem Austritt der Sehzelle in die distale Region wird sie meist etwas breiter, und das Röhrchen erhält einen etwas stärker geschlängelten Verlauf. Nur sehr selten vermochte ich letzteres über eine große Strecke zu verfolgen. Noch seltener konnte ich auf dem Längsschnitt in dem Röhrchen ein, in einer ganz steilen Spirale verlaufendes feinstes Fädchen beobachten, das sich auf Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin- und auf Ammoniummolybdat-Toluidinblau-Präparaten nachweisen ließ. Überhaupt betone ich nochmals, daß ich nur selten gute Längsschnitte zu erzielen vermochte, die dann oft genug durch mangelhaften Erhaltungszustand der Elemente sich als wenig brauchbar erwiesen. Das geschilderte feinste Fädchen darf wohl als Nervenfibrille (*nf*) bezeichnet werden.

In der oberen pigmentierten Zone der proximalen Retinaregion waren auf nicht entpigmentierten Schnitten, wie schon oben bemerkt, nur die Limitansfasern zu erkennen, und zwar nicht nur wegen ihrer intensiveren Färbbarkeit, sondern auch deshalb, weil sich die Limitansfasern kurz vor ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran zusehends

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

verdicken, worauf sie sich nach dem Durchtritt in die distale Region in ihrer vorherigen Dicke fortsetzen. Diese Verdickungen kann man vielleicht mit der Bildung der Grenzmembran, die wahrscheinlich als Produkt der Limitanszellen aufzufassen ist, in Zusammenhang bringen. Zuweilen bemerkte ich in diesen Limitansfaseranschwellungen ein schmales längliches Lumen, so daß die Fasern an diesen Stellen die Gestalt eines Nadelöhrs hatten (Fig. 23 rechts).

Das Pigment der Limitanszellen selbst liegt, wie oben dargestellt wurde, in einer die Faser umgebenden protoplasmatischen Hülle. Auf den Längsschnitten vermochte ich jedoch nie eine eigentliche Begrenzung dieser Zellen gegeneinander zu erkennen; es machte vielmehr den Eindruck, daß die Sehzellen in eine zusammenhängende plasmatische Zwischensubstanz eingelagert seien, in welcher die Limitansfasern enthalten sind. Ich muß daher annehmen, daß die Limitanszellen mindestens durch zahlreiche Verbindungen miteinander in netzartigem Zusammenhang stehen.

Die Sehzellen behalten während ihres Verlaufs in der distalen Retinaregion im wesentlichen das gleiche Aussehen, wie es von der Übergangsstelle der proximalen in die distale Retinaregion beschrieben wurde. Der Abstand zweier Sehzellen voneinander ist schon an sich nicht konstant, wechselt aber auch noch durch den verschieden geschlängelten Verlauf der einzelnen Sehzellen. Distad vermochte ich sie auf den Längsschnitten bis zur oberen Grenze des mittleren Drittels der distalen Retinaregion zu verfolgen, wo sie offen, d. h. ohne einen eigentlichen Abschluß, zu enden scheinen. Derartige Endigungen sind von den Sehzellen einiger Polychäten bekannt, so daß es möglich ist, daß meine Befunde dem tatsächlichen Verhalten entsprechen; endgültig kann ich natürlich diese Frage nicht entscheiden. In der Retina des kleineren *Nautilus* sind die distalen Sehzellenteile so zu sehen, wie oben dargestellt wurde, während die Längsschnitte des größeren Augenpaars die Sehzellen zum Teil als bandartige Streifen von wabigem Aussehen erkennen lassen, in welchen ein, seltener zwei Fädchen verlaufen, welche Nervenfibrillen sein dürften (Fig. 21 *sz*^{d}).

Die Limitansfasern sind in ihrem Verlauf in der distalen Retinaregion proximal als dunkelfärbbare, mehr oder weniger geschlängelte Fasern, die einfache oder doppelte Konturen haben (siehe Fig. 1, 23 *lf*), zu erkennen. Ihr weiterer distaler Verlauf, wie er sich auf dem Längsschnitt darstellt, soll erst weiter unten, nach Erläuterung der Querschnittsserie, seine Besprechung finden.

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

Wie in der proximalen Retinaregion die Sehzellen in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet sind, die zu den Limitanszellen gehört, so sind auch die distalen Teile der Sehzellen von einer gemeinsamen Substanz umgeben, die ebenfalls den Limitanszellen zuzurechnen ist. Diese Zwischensubstanz (*zs*), in welcher die Limitansfasern liegen, hatte in den Retinae der beiden Augenpaare verschiedenes Aussehen. Sie zeigt in den Retinae des größeren Augenpaares meistenteils eine lamellöse Schichtung, deren einzelne Lamellen horizontal verlaufen (Fig. 21 *zs*), d. h. senkrecht zum Verlauf der Sehzellen und Limitansfasern. Die Zwischensubstanz in der distalen Retinaregion des kleineren Augenpaares hat dagegen eine netzigwabige Struktur (Fig. 23 *zs*). Ob diese letztgenannte Struktur durch Zerfall der lamellösen, wie ich vermute, entstanden ist, muß dahingestellt bleiben.

Über den eigentlichen Verlauf, den feineren Bau und schließlich auch die Lagebeziehungen der Elemente kann man erst durch das Studium der Querschnittserien Aufschluß erhalten. Ich will nun versuchen, an der Hand einer Reihe solcher Querschnitte, deren Schnitthöhen auf Fig. 1 (mit römischen Zahlen rechts) eingetragen sind, diese Verhältnisse zu erläutern.

Auf Fig. 9 (*I*) erblicken wir ein Nervenfaserbündel, das gerade durch die Basalmembran hindurch getreten ist und sich nunmehr weiter ausbreitet, um an die Sehzellen heranzutreten, die hier nur selten mit ihrem auf die Membran sich stützenden Fuß als unregelmäßige sternförmige Gebilde (sz^{pr}) zu erkennen sind; auf die dazwischen liegenden Limitansfaserenden (*lf*) und auf die Bindegewebszellen (n^b) ist schon oben hingewiesen worden. Ein Querschnitt in der Höhe der Sehzellkerne (Fig. 10 *II*) zeigt uns die Sehzellen in recht verschiedenen Bildern; zum Teil sind ihre Kerne getroffen (n^s), zum Teil sehen wir Querschnitte durch die Phaosome (*phs*) mit ihren Gitterstrukturen, und drittens Querschnitte durch Sehzellen (sz^{pr}) ohne besondere Einschlüsse, deren Plasma einen verschwommen wabigen Bau zeigt. In den Querschnitten der Sehzellen aus dieser Region vermochte ich nie etwas von einem inneren Röhrchen mit Sicherheit aufzufinden. Die Sehzellen sind umgeben von der zu den Limitanszellen zu rechnenden plasmatischen Substanz (*zs*), in welcher die Querschnitte der Limitansfasern (*lf*) in unregelmäßiger Verteilung als schwarze Punkte zu erkennen sind. Das Pigment ist hier ebenso wie auf den beiden folgenden Querschnitten der Übersichtlichkeit halber fortgelassen. Der nächste Querschnitt (Fig. 11 *III*) ist in der

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

Höhe der Limitanskerne geführt, die als kleine rote rundliche Gebilde hervortreten; nur hier und da ist eine Limitansfaser getroffen, deren Kern höher oder tiefer als die Schnittebene liegt. Die Sehzellenquerschnitte (sz^{pr}) sind in dieser Höhe kleiner als auf Schnitt 10 (*I*), die Zellen haben sich also verschmälert. In ihrem Querschnitt unterscheidet man bei genauem Zusehen eine hellere Mitte von einer dunkleren Randzone; dies hellere Zentrum ist der Querschnitt des oben geschilderten axialen Röhrchens. In diesen hellen Röhrchenquerschnitten beobachtet man ein, zwei oder drei dunkle Punkte, die manchmal abwärts zu verfolgen sind, und welche ich deshalb als Nervenfibrillen (*nf*) deuten möchte.

Fig. 12 (*IV*) ist ein Querschnitt durch die oberste Partie der proximalen Retinaregion, in der nur die Limitanszellen noch Pigment enthalten. Dieser Schnitt, ebenso wie Fig. 9, 14—18, sind der Retina des jüngeren *Nautilus* entnommen, während die Fig. 10, 11, 13 und 22 von der des ausgewachsenen stammen. Infolgedessen erscheinen die Elemente hier zum Teil etwas anders, als die in den ersterwähnten Schnitten und dem nachfolgenden (Fig. 13). Auch bestehen kleine Unterschiede in den Zahlenverhältnissen der beiden Zellentypen. — Bezüglich der tatsächlichen Breitenverhältnisse im Verlauf einer Sehzelle hebe ich hier folgendes hervor. An der Basis ist die Sehzelle in der Regel ziemlich schmal, sie verbreitert sich in der Höhe des Kerns und Phaosoms, verschmälert sich dann allmählich, bis sie über den Limitanszellkernen wieder breiter wird und, abgesehen von einer ziemlich kurzen Verschmälerung bei ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran, diese Breite in ihrem ganzen distalen Verlauf ungefähr beibehält. Wenn nun diese Verhältnisse auch für jede Sehzelle im allgemeinen gelten, so sind die Sehzellen derselben Retina doch durchaus nicht unter sich vollkommen gleich, wie das aus den Querschnitten der Fig. 14—16 hervorgeht.

Die Querschnitte der Sehzellen lassen in Fig. 12 (*IV*) in ihrer Mitte das axiale Röhrchen deutlich erkennen; im Zentrum desselben erkennt man die Fibrille und am Rande des Röhrchens kleine, schwarze Punkte und Striche, zum Teil wenige, oft eine ganze Anzahl; ihre Bedeutung wurde mir nicht klar. Ich kann sie nur mit feinsten Fädchen, die von der Fibrille nach der Röhrchenwand verlaufen, in Zusammenhang bringen; indem ich annehme, daß diese Fädchen an den Stellen, wo sie die Röhrenwand erreichen, sich etwas verbreitern, und daß bei Eisenhämatoxylinfärbung diese Stellen den Farbstoff etwas fester gehalten haben. Dieselben Radiärfädchen des

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

Röhrchens waren in der distalen Retinaregion noch viel deutlicher wahrzunehmen (Fig. 15*a*); hier jedoch niemals die Punkte an der Wand des Röhrchens. Die äußere Zone des Sehzellenquerschnitts auf Fig. 12 ließ keine weitere Struktur erkennen. Die Querschnitte der Limitansfasern sind hier ziemlich viel dicker und vielfach sternförmig, was von feinen Ausläufern derselben herrührt, die zuweilen von einer Faser bis zur andern reichen. Wir sind hier in der Region der verdickten Limitansfasern, die wir schon oben kennen gelernt haben, und die Ausläufer stehen möglicherweise mit der Grenzmembran in Zusammenhang; auf dem Längsschnitt vermochte ich nichts von jenen Ausläufern aufzufinden.

Der folgende Querschnitt Fig. 13 (*V*) geht durch den tiefsten Teil der distalen Retinaregion. Die Sehzellenquerschnitte sind bedeutend kleiner; man erkennt in ihnen meist eine Fibrille, seltener zwei bis vier. Die Zwischensubstanz hat sich etwas von den Sehzellen zurückgezogen und hängt nur an einigen Stellen mit ihnen durch radiäre Fädchen (eine Art Alveolarsaum) zusammen. In der Zwischensubstanz sind die Limitansfasern ziemlich regelmäßig angeordnet, indem meist fünf eine Sehzelle umgeben, welche sich jedoch zum Teil auch wieder an der Umstellung der angrenzenden Sehzelle beteiligen. Die Sehzellen selbst sind häufig in Reihen angeordnet, und gleichweit voneinander entfernt. In dieser Region findet sich überhaupt die regelmäßigste Verteilung und Anordnung der Retinaelemente, und man wäre fast versucht, daraufhin der *Nautilus*-Retina eine ähnliche regelmäßige Gruppierung der Elemente überhaupt zuzusprechen, wie sie Bütschli für die Retina der Gastropoden, als Übergangsstadium vom einfachen zum zusammengesetzten Augenbau hervorgehoben hat. Aber darüber erlaubt mir das ungenügende Material nicht ein endgültiges Urteil zu fällen.

Die Fig. 14 (*VI*), 15 (*VII*) und 16 (*VIII*), welche Querschnitte durch die untere, mittlere und obere distale Retinaregion darstellen, kann ich zusammen behandeln, da sie entsprechende Verhältnisse, nur in etwas veränderlicher Ausbildung zeigen. Die Sehzellen (sz^d) haben fast nie einen vollständig runden Querschnitt, da sie meist nicht genau quer getroffen sind, entsprechend den Längsschnitten, auf denen sie nie einen ganz geraden Verlauf haben. Auch hier können wir deutlich das axiale hellere Röhrchen (*i*) von einer dunkleren Randzone (*a*) unterscheiden; das Röhrchen hat einen etwas größeren Durchmesser als in der proximalen Retinaregion, und die Fibrille ist in ihm sehr deutlich wahrzunehmen, ebenso eine Anzahl Radiärfädchen,

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

häufig fünf oder sechs, die von der Fibrille zur Röhrchenwand ziehen (Fig. 15 *a*). Seltener waren drei Fibrillenquerschnitte in den Röhrchen zu sehen (Fig. 15 *a*), die wohl sicher drei getrennt verlaufenden Fibrillen entsprechen dürften, und nicht etwa als eine stark geschlängelte Fibrille aufzufassen sind, wie man annehmen könnte. Diese Inkonstanz in der Zahl der Fibrillen, wobei jedoch eine Fibrille den häufigsten Fall vorstellt, hat auch Hesse in den Stäbchen von *Pecten* beobachtet (00, Taf. XXVI, Fig. 15, 21). Die Randzone der Sehzellen hat eine ganz regelmäßige Struktur, die aus radiär verlaufenden feinen Fädchen besteht, die in ungefähr gleichem Abstand voneinander von innen nach außen verlaufen und in beide Wände mit geringen Verbreiterungen übergehen (Fig. 15 *a*). Diese Bilder sind zum Teil ganz außerordentlich klar; sie lassen sich wohl am einfachsten so deuten, daß die Randzone der Sehzellen aus einer Wabenschicht besteht und die beschriebenen Fädchen die radiär geordneten Wände der Waben sind. In ähnlicher Weise dürfte sich auch die Radiärstruktur des Röhrchenquerschnitts deuten lassen. Das heißt, daß das Röhrchen aus einer Schicht protoplasmatischer Waben besteht, die radiär angeordnet sind, und in deren axialer Wabenkante die Fibrillen verlaufen. Daß eine große Verschiedenheit des Plasmas des Röhrchens und des der Randzone bestehen muß, ist klar. In den distalen Partien der Sehzellen sind diese Verhältnisse oft schwer oder überhaupt nicht zu erkennen: ja in einzelnen Fällen schien die ganze Rindenschicht in ein feinstes Faserwerk aufgelöst (Fig. 16 [*VIII*] links unten). — Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß Hesse in seinen Untersuchungen über die Sehorgane der Polychäten einen Querschnitt durch die Stäbchenschicht der Retina von *Nereis pelagica* (99, Taf. XXII, Fig. 8) abbildet, der in bezug auf die Sehzellenquerschnitte den Verhältnissen bei *Nautilus* im wesentlichen zu entsprechen scheint. Er selbst gibt dazu keine Erklärung, aber aus seiner Abbildung erkennt man, daß es sich auch hier um eine Randzone und ein Röhrchen handelt, in welchem eine bis vier Fibrillen verlaufen. Auch die sehr verschiedene Größe der Querschnitte der Sehzellen zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Nautilus*. — Unser Querschnitt Fig. 22, der etwa in der gleichen Höhe wie Fig. 14 geführt ist, aber von der andern Retina stammt, zeigt die Sehzellen, die schlecht erhalten sind; sie sind kenntlich durch die in ihnen verlaufende Fibrille (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 21); die Zwischensubstanz erscheint nicht wabig und die Limitansfasern (*lf*) heben sich nur schwach von ihr

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

ab. Auf dem Längsschnitt (Fig. 21) durch die gleiche Region sieht man die lamellöse Struktur der Zwischensubstanz, die im Querschnitt keine Struktur zeigt.

Sehr große Schwierigkeiten bietet die Deutung der Limitansfaserquerschnitte der distalen Retinaregion, die so wechselnde und schwer verständliche Bilder zeigen, daß ich mich darauf beschränke, die Befunde einfach mitzuteilen. Auf Fig. 14 (*VI*) ist von der regelmäßigen Anordnung der Limitansfasern der Fig. 13 kaum mehr etwas zu erkennen; die Querschnitte der Fasern haben sehr verschiedene Formen angenommen: ja ich vermag nicht einmal in jedem einzelnen Fall mit Sicherheit zu entscheiden, was alles zu einer Limitansfaser gehört. Die Fasern erscheinen meist nicht mehr rund oder punktförmig, sondern als kurze oder längere Striche, die zum Teil in Reihen angeordnet sind. Zuweilen setzt sich ein solcher Strich aus einer Reihe von Punkten zusammen. Andre Fasern haben dreieckige Form und lassen in ihrem Inneren ein kleines Lumen erkennen. In der Zwischensubstanz haben sich vacuolenartige Hohlräume gebildet, an deren Wände die meisten Limitansfasern sich anlehnen. In der mittleren distalen Retinaregion Fig. 15 (*VII*) erscheinen die Limitansfasern noch im wesentlichen ebenso, nur mit dem Unterschied, daß sie häufiger aus Punktreihen bestehen. Auf dem Querschnitt durch die obere Retinapartie (Fig. 16 [*VIII*]) sind die einzelnen Fasern als solche gar nicht mehr zu erkennen; die ganze Substanz der Limitansfasern ist um die erwähnten vacuolenartigen Räume zusammengetreten, und diese Partien machen den Eindruck von siebartig durchbrochenen Platten, deren einzelne Durchbohrungen verschieden groß sind.

Ein Querschnitt durch eine etwas höher gelegene Partie läßt nur noch die Limitansfaserbildungen erkennen, die sich als Gruppen durchbrochener Platten darstellen, die durch Vacuolen voneinander getrennt sind. Eine derartige Gruppe von Limitansfaserbildungen zeigt Fig. 17 (*IX*); von den Sehzellen ist in dieser Höhe nichts mehr zu sehen, was auch den Längsschnitten durch diese Region (Fig. 19) entspricht. Der Querschnitt Fig. 17 ist etwa durch die untere Partie der Fig. 19 geführt. Die Limitansfasergebilde sind hier ziemlich dick und zerfasern sich distal immer feiner, bis sie in die bei schwacher Vergrößerung granuliert erscheinende Substanz, welche die Retina distal als ziemlich dicke Schicht begrenzt, übergehen. Ich will diese Schicht Limitansmembran (*lm*) nennen, da ich vermute, daß sie aus den Limitansfasern hervorgeht. Bei starker Vergrößerung erkennt

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

man einen wabig-netzigen Bau dieser Limitans und bemerkt, daß sie durch Längszüge von Wabenreihen, deren Lumina immer kleiner und deren Wände immer dicker werden, in die Limitansfasergebilde übergeht. Auf Fig. 20 ist dieser Übergang von Fasern in die Limitans bei starker Vergrößerung dargestellt; man bemerkt hier, daß sich die Limitansfasergebilde in feine Fäserchen auflösen, die aber durch zarte Querverbindungen miteinander zusammenhängen. Ich will diese Übergangszone als Limitansfaserkegel bezeichnen. Dieselben sind übrigens auch auf dem Schema Fig. 1 deutlich zu erkennen, hier jedoch der Übersichtlichkeit halber so dargestellt, als ob jede Limitansfaser einen ganz isolierten Verlauf habe, an ihrem terminalen Ende sich in einen Faserkegel auflöse und dann in die Limitans übergehe.

Ich glaube, daß die ununterbrochene Verfolgung der Querschnittsbilder die vorgetragene Ansicht über die distalen Enden der Limitansfasern und ihr Verhalten zu den Sehzellen im allgemeinen ganz sicher stellt. Ich betone das hier besonders, weil man vielleicht bei dem Vergleich der *Nautilus*-Retina mit der der cyclobranchen Prosobranchiaten, der doch bei dem verwandten Aufbau dieser Augen nahe liegt, den Eindruck gewinnen könnte, als ob die Deutung der Elemente, wie ich sie hier gegeben habe, gerade umgekehrt werden müßte. Bei *Patella* z. B. beschreibt Hesse das Stäbchen als ein spindelförmiges Faserbündel, das sich distal auffasert und in eine innere Sekretmasse vordringt (vgl. 1902, Taf. XXXIII, Fig. 8), ähnlich wie ich bei *Nautilus* die Auflösung der Limitansfaser in den Faserkegel und den Übergang in die Limitans beschrieben habe. Dem gegenüber muß also hier nochmals betont werden, daß die Natur der Sehzellen wegen ihrer Verbindung mit den Nervenfasern ganz zweifellos sichergestellt erscheint. Auch eine eventuelle Vergleichung der Limitansfasern mit den sogenannten Stäbchen der Dibranchiaten-Retina scheint kaum möglich. Jedenfalls lassen sich die Limitansfasern und ihre distalen Faserkegel in keiner Weise als etwas betrachten, was mit der Aufnahme des Lichtreizes in irgendeiner Beziehung steht.

Eine gesonderte Membran an der Innengrenze der beschriebenen Limitans, wie sie Hensen angibt, vermochte ich ebensowenig wie Haller aufzufinden.

Ich muß nun der Vollständigkeit halber noch zweierlei Gebilde erwähnen, die ich in der Limitans festzustellen vermochte, über deren Bedeutung ich mir jedoch nicht klar geworden bin, und die sehr wohl

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

von irgendwelchen postmortalen Veränderungen herrühren könnten. Einmal sind auf dem Längsschnitt (Fig. 19) in der Zone der Faserkegel (*hk*) halbkuglige homogene Gebilde zu erkennen, die sich auch nach der Limitans zu zerfasern. Zweitens fand ich rundliche Elemente im Querschnitt in der allerinnersten Schicht der Limitans (Fig. 18 *X*, *y*). Man möchte sie fast als Querschnitte von Sehzellen oder gar als Enden von solchen ansprechen; eine Vermutung, die damit hinfällig wird, daß diese Gebilde in keinem wahrnehmbaren Zusammenhang mit den Sehzellen stehen. Beide Bildungen fand ich ziemlich häufig, so daß ich dazu neige, ihnen irgendeine reale Unterlage zuzusprechen.

Ich gehe nun dazu über zu erörtern, welche Bedeutung den einzelnen Bestandteilen, die ich in den Sehzellen unterschied, in morphologischer und physiologischer Beziehung zukommen dürfte.

An der Basis der Sehzellen tritt eine Nervenfaser in sie ein, die aus vollständig homogener, schwach lichtbrechender Substanz besteht und bis an den Kern zu verfolgen ist; es folgt dann eine Partie, in der von der Nervenfaser meist nichts zu beobachten ist, in welcher Kern und Phaosom liegen, und nicht weit oberhalb derselben beginnt ein Röhrchen von ähnlicher Lichtbrechung, wie die zutretende Nervenfaser, in dem eine, seltener mehrere Fibrillen verlaufen. Der einzige Unterschied zwischen der proximalen Nervenfaser und diesem distalen Röhrchen ist also der, daß wir im letzteren noch eine Fibrille zu unterscheiden vermögen.

Darin besteht aber meines Erachtens kein so großer Unterschied, daß wir das distale Röhrchen nicht auch als Nervenfaser, die hier allerdings in der Zelle verlaufen würde, ansehen sollten, und damit kommen wir zu einer Vorstellung, die schon zu einer Zeit gebildet wurde, als man Nervenfibrillen und Nervenfasern noch nicht scharf voneinander trennte, nämlich die Sehzelle als eine periphere Nervenzelle aufzufassen, die mit ihrem distalen Nervenfortsatz den Reiz rezipiert und mit ihrem proximalen zentripetalen Fortsatz den Reiz nach dem Zentrum weiterleitet, wie das R. Greeff für die Sehzellen der Alciopiden angenommen hat. In diesem peripheren Fortsatz verläuft die Nervenfibrille, umgeben von schwächer lichtbrechender Substanz, die vermutlich dasselbe, wie die schwach myelinhaltige Perifibrillärsubstanz von Apáthy vorstellt. In der Fibrille können wir uns nun das lichtrecipierende Element vorstellen, welches zugleich den Reiz zentripetal leitet; ich konnte die Fibrille nicht bis an das Phaosom verfolgen und muß annehmen, daß sie sich entweder

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

schon vorher in noch feinere Primitivfibrillen spaltet, die ich nicht wahrzunehmen vermochte, oder daß sie überhaupt an ihrem sichtbaren Ende aufhört, und die Perifibrillärsubstanz oder andre Bestandteile die Leitung weiter übernehmen. Meine Beobachtungen entsprechen in diesem Punkt manchen Erfahrungen von R. Hesse, der auch oft in dem distalen Teil von Sehzellen Fibrillen beschrieben hat, die er proximad nicht weiter zu verfolgen vermochte; oft vielleicht deshalb, weil, wie er annimmt, die Fibrille in der Zelle eine andre Konsistenz hat und hier auch dicker ist. Ob dem Phaosom bei dem Receptionsprozeß irgendeine Bedeutung zufällt, ist schwer zu sagen; die nervöse Substanz, die sich oberhalb des Phaosoms vermutlich verteilt, sammelt sich unterhalb des Kerns wieder und bildet die centripetale Nervenfaser, die hier also nur aus der sogenannten Perifibrillärsubstanz bestehen würde, der wir damit aber auch leitende Funktionen zuerkennen müssen. Dieser Auffassung steht nun meines Erachtens nichts im Wege, da wir nach dem heutigen Stand unsrer neurologischen Kenntnisse noch nicht überzeugt sind, daß die Nervenfibrillen die einzig leitenden Elemente für nervöse Reize darstellen. Die Grundsubstanz der Phaosome hat das gleiche Aussehen, wie die Nervenfasern; man könnte daher versucht sein anzunehmen, daß die Phaosome von den Nerven gebildet werden, ebenso wie man früher annahm, daß die Stäbchen der Wirbellosen und die Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere als Teile von Nervenfasern anzusehen seien, was man ebenfalls aus der gleichen Konsistenz schließen zu dürfen glaubte. Tatsächlich hat auch Kühne nachgewiesen, daß die Substanz der Außenglieder der Stäbchen und Zapfen mit dem Myelin chemisch nahe verwandt ist und hat diese Substanz als Myeloid bezeichnet.

Hensen vertrat die Ansicht, daß die Nervenfaser direkt in die Sehzelle eintrete; seine Auffassung wurde bald schroff zurückgewiesen und als unmöglich bezeichnet und erst wieder wenigstens zum Teil möglich gemacht, als Apáthy überzeugend nachwies, daß die in den Nervenfasern verlaufende nervöse Fibrille in die Ganglienzelle bzw. Sinneszelle eintrete, während die eigentliche Faser allmählich in die Zelle übergehen soll.

Meistens wird diese Frage, ob die Nervenfaser als ganze in die Zelle eintritt, gar nicht näher untersucht, und man begnügt sich damit, entweder nur festzustellen, daß die Sehzelle einen Nervenfortsatz hat, oder daß eine Fibrille aus der Faser in die Zelle übergeht. Trotzdem scheint mir dieser Punkt doch von einiger Bedeutung

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

zu sein; abgesehen davon, daß es histologisch interessant ist, daß sich die Nervenfaser in der Zelle als gut unterscheidbares Element fortsetzt, kann diese Tatsache auch gerade für den schon oben erwähnten Punkt, daß Inhaltskörper wie Phaosome entweder direkt mit den Nervenfasern zusammenhängen oder doch wenigstens aus denselben entstanden zu denken sind, in Betracht kommen. Aber noch in andrer Beziehung kann der Nervenfasereintritt in die Sehzellen für die ganze Auffassung derselben von Bedeutung werden, insofern nämlich, ob die Sehzellen ausnahmslos als primäre Sinneszellen aufzufassen sind, wie man bisher annimmt, oder ob sie nicht vielleicht zum Teil als sekundäre Sinneszellen zu betrachten sind, eine Frage, die auch ganz abgesehen davon, ob sich der Begriff des Neurons aufrecht erhalten läßt oder nicht, von einigem Interesse sein muß. Denn, bei dem Nerveneintritt in die Retina von *Nautilus* und noch mehr, wie wir unten sehen werden, bei den Dibranchiaten, hat man den Eindruck, als ob die Nervenfaser in die Sehzelle hineingewachsen wäre, was aber allerdings noch tatsächlich festgestellt werden müßte. Im andern Fall, wenn die Nervenfaser als Produkt der Sinneszelle aufzufassen ist, müssen wir annehmen, daß das Röhrchen und der Nerv in der Zelle auf ähnliche Weise entsteht, wie bei der Entstehung der Nervenfaser der Wirbeltiere in den ausgewanderten Zellen, die sich zu Ketten zusammenschließen, sich homogene, schwächer lichtbrechende Röhrchen zu Achsenzylindern differenzieren sollen (nach Balfour, Dohrn, Beard u. a.).

Daß ich die distale Partie der Sehzelle nicht als Stäbchen bezeichne, hat folgende Gründe. Kurz vor dem Durchtritt durch die Grenzmembran hört die Pigmentierung der Sehzellen auf, sonst vermag ich keine wesentlichen Unterschiede in diesen beiden Teilen der Sehzellen zu erkennen. Die einzigen Punkte, die sich für die Stäbchennatur des distalen Teils der Sehzelle anführen ließen, sind die, daß sich das axiale Röhrchen distal allmählich etwas verbreitert, und daß die es umgebende Randzone der Sehzelle eine Struktur zeigt, welche ich in ihrem proximalen Teil nicht nachzuweisen vermochte. Diese Veränderungen scheinen jedoch nicht wesentlich genug, um den ganzen distalen Teil als Stäbchen zu bezeichnen. Unter dem Begriff »Stäbchen« sind schon so viele vollkommen verschiedene Elemente zusammengefaßt worden, daß es ausgeschlossen scheint, in dieser Menge von differenten Bildungen eine Einheit herauszufinden; ich will daher nur von solchen Tiergruppen Sehzellen zum Vergleich heranziehen, deren entsprechende distale Teile als »Stäbchen« be-

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

zeichnet worden sind, nämlich die Sehzellen von litoralen Raubanneliden und von einigen Lamellibranchiaten, welche meines Erachtens entschiedene Ähnlichkeit mit jenen von *Nautilus* aufweisen. Was die Sehzellen der Raubanneliden angeht, so habe ich schon oben, bei Besprechung der Querschnitte, auf die Ähnlichkeit meiner Befunde mit denen Hesses hingewiesen. Bei den Sehzellen dieser Polychäten ist allerdings die distale Region lange nicht so hoch wie bei *Nautilus*, aber es sind auch die Augen dieser beiden Formen sehr verschieden groß. Den basalen Nervenzutritt hat Hesse nicht genauer untersucht, da es ihm hauptsächlich darauf ankam, das Receptionsorgan in der Retina aufzufinden. Der distale oder Stäbchenteil der Sehzellen besteht aus »einer dichteren dunkler färbbaren Wand« (99, S. 452), die einen Hohlzylinder bildet, und einer helleren axialen Partie, in der eine Fibrille verläuft. Auf Taf. XXII, Fig. 13 bildet Hesse die Übergangsstelle der pigmentierten proximalen Sehzellenregion in die distale im Querschnitt ab; hier erkennen wir, daß der Durchmesser der Zelle in beiden Regionen im wesentlichen der gleiche ist; auf dem entpigmentierten Querschnitt erkennen wir auch, daß das zentrale Röhrchen sich hier noch findet, aber mit geringerem Durchmesser, genau wie bei *Nautilus*. Verschiedenheiten in der Färbbarkeit der das Röhrchen umgebenden Randzone in der distalen und proximalen Partie lassen sich nach Hesses Beschreibung nicht beurteilen, da er nur die Randzone des distalen Sehzellenteils schildert. Fragt man nun nach dem eigentlichen Unterschied in den beiden Regionen der Sehzellen, so ist es im wesentlichen nur die Pigmentierung, welche die proximale Region von der distalen unterscheidet. Ich bin nun mit Hesse auch der Ansicht, daß die distale Partie der Sehzellen als Lichtreceptionsorgan dient, sehe darin aber keinen Grund, diese ganze Partie als Stäbchen zu bezeichnen[1].

Aus dieser Darstellung des Baues der Sehzellen bei einigen Polychäten wird man erkennen, daß es sich hier, abgesehen von dem Phaosom, um entsprechende Verhältnisse handelt wie bei den Sehzellen von *Nautilus*; darum, weil sich bei *Nautilus* auch kein wesentlicher Unterschied in den beiden Teilen der Sehzellen beobachten ließ, habe ich von der Bezeichnung »Stäbchen« für die distale Region der Sehzelle abgesehen.

[1] Selbst wenn ein Unterschied zwischen der distalen und proximalen Randzone der Sehzelle besteht, so wäre doch nur diese, und nicht der ganze distale Sehzellenteil als Stäbchen zu bezeichnen.

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

Ich kann hier vielleicht noch die übrigen Übereinstimmungen zwischen dem Bau der Augen der litoralen Raubanneliden und des *Nautilus* hervorheben. Zwischen den beschriebenen Sehzellen liegen sogenannte Sekretzellen mit distaler gelegenen schmalen Kernen; von diesen geht je eine Faser aus, die zwischen den Sehzellen hinzieht, und vor ihrem Übergang in die, die Retina innen begrenzende Sekretmasse ebenfalls einen Kegel bildet. Die Sekretzellen sind den Sehzellen gegenüber allerdings sehr in der Minderzahl. Die Sekretmasse erfüllt bei diesen Polychäten stets das ganze Augenlumen, was einen Unterschied gegenüber dem *Nautilus*-Auge darstellt, der jedoch möglicherweise nur auf der Kleinheit des Lumens beruht. Während bei den Polychäten diese Sekretmasse als Linse funktioniert, wird die Verstärkung des Lichtreizes bei *Nautilus* vielleicht in jeder Zelle von dem Phaosom bewirkt; dieselbe Bedeutung hat vielleicht auch das Phaosom in den andern Sehzellen, bei welchen es bisher beschrieben wurde.

Die Sehzellen der Retina von *Cardium muticum* und die sogenannten Stäbchenzellen von *Pecten* zeigen ebenfalls eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Nautilus*, wenn sie auch geringer ist, als die mit den erwähnten Polychäten. In beiden Fällen ist an den Sehzellen ein Stäbchenteil beschrieben worden, nämlich der Teil, der als zylindrisches Gebilde in eine ihn umgebende Zwischenmasse eingebettet ist und den distalen Abschnitt der Sehzelle vorstellt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Sehzellpartien wird jedoch nicht erwähnt, und das, was in diesem Fall den Ausschlag zu der Bezeichnung »Stäbchen« gegeben haben dürfte, ist der Umstand, daß hier eine äußerlich scharfe Abgrenzung der Retina in zwei Zonen dadurch möglich ist, daß die distale Region, welche vermutlich die recipierende sein wird, von einem andern Medium umgeben ist.

Ein Vergleich des feineren Baues läßt sich nicht durchführen; aber schon aus dem Angeführten geht hervor, daß bei diesen Lamellibranchiatenformen, ebenso wie bei den besprochenen Polychäten, einfach die distalen recipierenden Elemente, die sich beide Male äußerlich scharf abgrenzen ließen, welchen aber keine wesentliche Differenzierung der Sehzellen entsprach, als Stäbchen bezeichnet worden sind. Das heißt aber die Elemente nach physiologischen Gesichtspunkten einteilen, wenn man Gebilde gleicher physiologischer Bedeutung zusammenstellt und mit einer gemeinsamen Bezeichnung versieht. Von diesem Gesichtspunkt ist es auch, wie schon Hesse

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

sehr richtig betont hat, für den Prozeß der Lichtreception ganz gleichgültig, welcher der beiden meist zu unterscheidenden Zelltypen die accessorischen und inkonstanten Bestandteile, wie Pigment, Stäbchen usw., enthält, resp. ausbildet, abgesehen natürlich von dem Nervenfortsatz, und der nervösen Fibrille, welche die Sehzelle charakterisieren. Daß jedoch für solche analogen Gebilde Bezeichnungen verwandt werden, die doch schon als morphologische Bestandteile von Zellen, nämlich als bestimmte plasmatische Differenzierungsprodukte der Sehzellen von cuticularer Konsistenz (z. B. Arthropoden, dibranchiaten Cephalopoden), ihre Bedeutung haben, halte ich nicht für richtig. Und gerade der Begriff »Stäbchen« ist so allgemein eingebürgert, daß es entschieden richtiger wäre, ihn auf solche Fälle zu beschränken, wo nur ein plasmatisches Differenzierungsprodukt, nicht aber ein aus einer oder wenigen Fibrillen bestehendes so bezeichnet wird. Ich weiß wohl, daß es oft schwierig ist, eine solche Scheidung durchzuführen, aber nur sie kann zu einer Klärung dieses bisher verworrenen Begriffes führen. Daß hierbei, wie es leicht vorkommen kann, Stäbchen und Receptionsorgan dasselbe Element sind, tut dieser Einteilung keinen Abbruch (Stiftchensäume bei Arthropoden), sondern eben nur, daß für morphologisch so offenbar verschiedene Elemente die gleiche Bezeichnung angewandt wird, ist zu vermeiden.

Hesse betont auch, daß den Stäbchen eine »morphologische Bedeutung« nicht zugesprochen werden dürfe, und er hat versucht, alle Stäbchen, die als solche beschrieben worden sind, in folgender Definition zusammenzufassen: »Ein Stäbchen ist ein äußerer, anatomisch einfach abtrennbarer Teil einer Sehzelle, der die recipierenden Endigungen enthält, außer diesen aber häufig noch andre Bestandteile umfaßt, wie lebendes Plasma oder Stützgebilde« (1902, S. 607). Wie man sieht, sucht diese Definition allen derartigen Bildungen möglichst gerecht zu werden, aber tatsächlich ist es ausgeschlossen, auf die Dauer die Bezeichnung Stäbchen für Receptionsorgan aufrecht zu erhalten, und es dürfte nur noch zu größerer Konfusion Veranlassung geben.

Nach der bisherigen Bezeichnungsweise hätte ich also, trotz des geringen Unterschiedes des proximalen und distalen Teils der Sehzellen des *Nautilus*, letzteren als Stäbchen zu bezeichnen. Ich ziehe es aber aus den besprochenen Gründen vor, diesen Teil einfach als »distalen Sehzellenteil« zu bezeichnen, mit der Erklärung, daß ich der Nervenfibrille in ihm lichtrecipierende Bedeutung

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

zuschreibe, analog den distalen Teilen der Sehzellen der Polychäten und Lamellibranchiaten. Es ist wohl möglich, daß bei dem Prozeß der Lichtreception noch weitere Elemente der Retina notwendig sind. Ich meine hier besonders die lamellöse Zwischensubstanz, die sehr wohl mit dem Receptionsprozeß in Zusammenhang stehen kann; ja, man könnte vermuten, daß ihr gewissermaßen die gleiche physiologische Bedeutung zufällt, wie der von M. Schultze beschriebenen Plättchenstruktur der Stäbchen der dibranchiaten Cephalopoden und der Außenglieder der Stäbchen und Zapfen bei Wirbeltieren.

Die Bedeutung der Limitanszellen ist wohl in folgendem zu suchen; die innere Schicht, die ich als Limitansmembran bezeichnet habe, und die ein Produkt der Limitanszellen ist, schützt die lichtrecipierenden Elemente gegen außen. In der darunter liegenden distalen Retinaregion sind die Limitansfasern jedenfalls als Stützorgane zu betrachten, während sie mit ihrer plasmatischen Substanz, welche die sog. Zwischensubstanz darstellt, die Sehzellen gegeneinander isolieren und sich event. am Receptionsprozeß beteiligen. In ihrer proximalen Region sind die Limitanszellen ziemlich stark pigmentiert, und, wie schon oben bemerkt, liegt Grund zur Annahme vor, daß in ihnen hier Pigmentwanderungen stattfinden, die dazu dienen dürften die basalen Teile der Sehzellen, vielleicht besonders die Phaosome, bei Einwirkung von Lichtreizen voneinander optisch zu isolieren. Wie bei Pigmentwanderungen überhaupt, müssen wir auch hier den Zellen, in welchen sich diese Wanderung vollzieht, eine gewisse Reaktion auf Lichtreize zusprechen.

Aus diesen Erörterungen geht hervor, daß in der Retina von *Nautilus* ziemlich komplizierte Verhältnisse vorliegen, und daß sie unter den bekannten Retinae der Wirbellosen eine ziemlich isolierte Stellung einnimmt. Hesse, der die Sehorgane nach morphologischen Gesichtspunkten eingeteilt hat, unterscheidet zwei Hauptgruppen derselben, von welcher die erste die große Menge der Organe umfaßt, deren Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden versehen sind. Als zweite Gruppe stellt er ihr jene Augen gegenüber, deren Sehzellen Phaosome enthalten, es sind dies nur ganz wenige. Diese zweite Gruppe, die uns hier besonders interessiert, teilt er wiederum in Sehorgane mit epithelialen Sehzellen und solche mit intraepithelialen Sehzellen ein; zu letzterer Gruppe rechnet er die Ocellen von *Stylaria lacustris* und die vermutlichen Sehzellen in der Haut der Lumbriciden. Zu der Gruppe von epithelialen Sehzellen mit

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

Phaosomen stellt er nur die Augen der Salpen, nach Göppert's Beschreibung, deren Natur ihm jedoch fraglich erscheint. Hesse bezeichnet diese ganze zweite Hauptgruppe nur als eine provisorische, da er vermutet, daß auch in den Phaosomsehzellen sich Fibrillen nachweisen lassen würden, was dann jeden grundsätzlichen Unterschied von der ersten Gruppe beseitigen würde. Einen solchen Zustand haben wir nunmehr in den *Nautilus*-Sehzellen gefunden, da sich in ihnen sowohl ein Phaosom, als auch eine Fibrille und nach der bisherigen Auffassung auch ein Stäbchenteil feststellen ließ. Ich kann daraus wohl schließen, daß Hesse nun seine zweite Gruppe überhaupt aufgeben wird, vorausgesetzt, daß er die Phaosome des *Nautilus*, ebenso wie ich, den bisher beschriebenen Phaosomen entsprechend erachtet.

Betrachten wir zum Schluß die *Nautilus*-Retina in ihrem Verhältnis zum ganzen Auge, so können wir auf Grund unsrer vergleichenden Kenntnisse nicht behaupten, daß die Retina für ein einfaches Camera-Auge zu kompliziert gebaut sei, oder gar hieraus schließen, daß das *Nautilus*-Auge von einem komplizierter gebauten Typus abzuleiten sei, also eine Hemmungsbildung darstelle. Wir fanden, daß die Retina der litoralen Raubanneliden einen ähnlichen Bau hat und können auch bei einem Vergleich der ganzen Augen miteinander eine etwa gleich hohe Entwicklungsstufe konstatieren. Bei jenen Polychäten ist allerdings nie das richtige Camera-Auge ausgebildet, sondern das Lumen fast immer von einer als Linse funktionierenden Sekretmasse erfüllt; häufig läßt sich bei diesen Augen noch der Zusammenhang zwischen Retina und äußerem Epithel, sowie von Sekretmasse und Cuticula wahrnehmen. Jedenfalls kommen diese Augenformen dem *Nautilus*-Auge näher, als die primitiven Sehorgane einiger Prosobranchiaten, deren Retina, wie im Laufe dieser Darstellung mitgeteilt wurde, keine Übereinstimmung in ihrem Bau mit der *Nautilus*-Retina aufweist.

Wie aus dem Vergleich der *Nautilus*-Retina mit jener der Dibranchiaten, der erst nach Behandlung der Retina der letzteren vorgenommen werden soll, hervorgeht, ist die *Nautilus*-Retina als eine ursprünglichere Form anzusehen, als die der Dibranchiaten. Diesen Umstand kann man für die primitivere Natur des *Nautilus*-Auges geltend machen. Hierfür spricht auch die Entwicklungsgeschichte des Dibranchiaten-Auges, die wir durch Grenacher kennen gelernt haben; wonach das Auge in seinem Entwicklungsgang das Stadium des einfachen Camera-Auges durchläuft und auch

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

für einige Zeit aus dem Kopf als gestieltes Organ hervorsteht; noch andre Gründe, die sich für die primitive Natur des *Nautilus* überhaupt anführen lassen, sind z. B. die Gehörorgane, die »mit der bleibenden Lage der Gehörorgane bei *Nautilus* übereinstimmen« (74, S. 483); ebenso soll die Trichterausbildung hierfür sprechen. Es ist allerdings fraglich, ob wir berechtigt sind, aus der Entwicklungsgeschichte der Dibranchiaten auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Nautilus* Rückschlüsse zu ziehen, denn das Camera-Auge ist eben ein Stadium, welches bei der Bildung des Blasenauges durchlaufen werden muß, während das *Nautilus*-Auge selbst doch schon durch Ausbildung des scharfen Übergangs der Retina in die vordere Augenwand sich von diesem Durchgangsstadium etwas entfernt hat. Daß die Retina nicht allmählich in die vordere Augenwand übergeht, könnte eventuell für die Auffassung geltend gemacht werden, daß das *Nautilus*-Auge eine Hemmungsbildung darstelle und von einem Blasenauge abzuleiten sei. Der Umstand, daß die vordere Öffnung viel zu groß ist, um ein Bild auf der Retina zu entwerfen, könnte diese Auffassung stützen, da es unwahrscheinlich ist, daß dieser Zustand konstant werden konnte, da das Auge bei einer geringen Vervollkommnung, nämlich durch Verkleinerung der Pupille, in seiner Leistungsfähigkeit bedeutend gewonnen hätte, indem, um mit Beer zu reden, das Photirorgan damit zu einem Idirorgan geworden wäre. Gegen die Ansicht, daß das *Nautilus*-Auge vom Blasenauge abzuleiten sei, möchte ich betonen, daß es nach den bisherigen Erfahrungen wenig einleuchtend ist, daß das Rudimentärwerden des Auges durch Bildung einer Öffnung sich äußern sollte, vielmehr dürften wir eher erwarten, daß besonders in der Ausdehnung und Differenzierung der Retina bedeutende Veränderungen eingetreten wären. Das sind, meines Erachtens, die Hauptpunkte, die sich für die Beurteilung der Stellung des *Nautilus*-Auges anführen lassen. Ob die Entwicklungsgeschichte hierüber noch einmal weiteren Aufschluß bringen kann, muß die Zukunft lehren.

B. Dibranchiaten.

Das Auge der Dibranchiaten ist frühzeitig genauer untersucht worden. Auch der feinere Bau seiner Retina wurde schon in den 60er Jahren eingehend von Hensen (65), Max Schultze (69) und Babuchin (69) erforscht. Erst Grenachers (84) hervorragenden Untersuchungen verdanken wir im wesentlichen unsre heutigen Kenntnisse vom Aufbau der Retina. Seitdem haben sich noch v. Lenhossék

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

und Hesse eingehender mit der Retina beschäftigt und besonders die Beziehungen der nervösen Elemente zu den Sehzellen untersucht. Grenacher meinte, daß die Rhabdome, die er, in Analogie mit den Verhältnissen bei Arthropoden, auch hier fand, als die eigentlichen Lichtreceptionsorgane anzusehen seien, wobei er sich jedoch der Schwierigkeiten bewußt war, die sich seiner Auffassung entgegenstellten. Als nervöses Element in der Sehzelle bezeichnet er eine »Nervenfaser«, die er im ganzen Verlauf der Sehzellen vom distalen Ende der Stäbchen bis in den proximalen Nervenfortsatz beschreibt und abbildet; sie soll die von den Rhabdomen recipierten Reize weiterleiten. Ein Hauptverdienst Grenachers besteht darin, daß er die Einschichtigkeit der Retina, im Gegensatz zu Hensen, nachwies und damit die Möglichkeit eines Vergleichs mit der ganzen Vertebraten-Retina ausschloß. Später versuchte v. Lenhossék (94) einen Teil der Vertebraten-Retina mit jener der Dibranchiaten zu homologisieren. Er bestritt auch die Existenz einer in die Sehzelle eintretenden Nervenfibrille und behauptete, daß die Nervenfaser einfach in die Zelle übergehe, ja daß es überhaupt als etwas Unmögliches zu betrachten sei, daß eine Nervenfaser in eine Sinneszelle eintrete; letztere sei vielmehr als Sinneszelle mit centripetalem Nervenfortsatz zu betrachten. Feinere Verhältnisse im Bau der Sehzellen scheinen Lenhossék, obwohl er verschiedene Konservierungs- und Färbungsmethoden anwandte, entgangen zu sein, da er fast alle Resultate nach Präparaten, die mit der Golgischen Silberimprägnations-Methode behandelt waren, beschreibt. Hesses (00) Untersuchungen fußten im wesentlichen auf Grenachers Befunden; ihr Hauptergebnis war, daß er als eigentliches Receptionsorgan in jeder Sehzelle eine Neurofibrille mit Endknöpfchen nachzuweisen suchte, die der Grenacherschen Nervenfaser entsprach. Er verfolgte die Fibrillen bis in den Nervenfortsatz und brachte sie schließlich hinsichtlich ihrer Funktionierung in sehr plausiblen Zusammenhang mit der von Rawitz (91) in der Dibranchiaten-Retina beobachteten Pigmentwanderung.

Ich wende mich gleich zur Schilderung meiner eignen Befunde und werde an geeigneter Stelle die bisherigen Angaben mit den meinigen vergleichen. Meine Untersuchungen führten mich, wie ich voraus bemerken will, zu dem wesentlichen Ergebnis, daß wir nicht berechtigt sind eine besondere Nervenfibrille als Receptionsorgan in der Sehzelle zu unterscheiden, daß ein Endknöpfchen mit einer Fibrille im Zusammenhang nicht

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

zu bestehen scheint, wir vielmehr die proximal in die Sehzelle eintretende eigentliche Nervenfaser, als wohl unterscheidbare Nervenlamelle, bis in die Höhe der Stäbchensockel zu verfolgen vermögen. Abgesehen davon, sollen aber auch die übrigen Verhältnisse in der Retina, wie Stäbchen usw., Berücksichtigung finden. Für eine Form (*Illex*) bin ich ferner in der Lage, einige für die Dibranchiaten-Retina bisher noch unbekannte Tatsachen mitzuteilen.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf die Retinae von *Sepia officinalis*, *Eledone moschata* und *Illex coindetii*, die ich, so weit die Verhältnisse die gleichen sind, zusammen behandeln kann, da sich die Befunde bei den einzelnen Formen wesentlich zu ergänzen vermögen, und es mir darauf ankommt, den Bau der Retina der Dibranchiaten im allgemeinen nach meinen Untersuchungen darzustellen. Bei der bildlichen Wiedergabe zog ich es vor, die zu einer Retina gehörigen Figuren auf der Tafel möglichst nebeneinander zu stellen, teils aus Rücksicht auf die Übersichtlichkeit, teils weil die Größenverhältnisse der Elemente verschiedener Species zu verschieden sind und eine Kombination nicht zusammengehöriger Figuren zu falschen Vorstellungen Anlaß geben könnte.

Ich bemerkte schon oben, daß ich zur Färbung mit gutem Erfolg eine Kombination von Boraxkarmin-Osmium-Holzessig und der Blochmannschen Flüssigkeit angewandt habe und will nun zunächst einen nach dieser Methode behandelten Längsschnitt, wie er auf Fig. 27, Taf. II in den richtigen Farben von *Sepia* abgebildet ist, näher erläutern; zunächst in seinem proximalen Teil. Dabei werde ich die entsprechenden Teile anders gefärbter Retinae mit in Betracht ziehen. Bekanntlich treten bei den Dibranchiaten, im Gegensatz zu *Nautilus*, die Sehzellen proximalwärts tief durch die Basalmembran (*bm*) hindurch, während die Limitanszellen (*lz*) nur bis zur Basalmembran reichen, der sie aufsitzen, ähnlich wie bei *Nautilus*. Die proximalen Enden der Limitanszellen (*lz*) sind daher auf Fig. 27 nur ganz oben zu sehen; sie sitzen der Basalmembran (*bm*) auf und zwischen ihnen verbreitern sich die durch die Basalmembran getretenen Sehzellen (*sz*). Die Sehzellen enthalten in ihrem proximalen, unter der Basalmembran gelegenen Teil einen spindelförmigen Kern (n^s) von verschiedener Form, welche von der mehr oder weniger starken Pressung durch die Nachbarzellen abhängt. Diese Kerne liegen in etwas verschiedener Höhe. Auf Fig. 27 bilden sie zwei Schichten; woraus jedoch nicht der Schluß zu ziehen ist, daß dies Verhältnis allgemein für

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

die Retina von *Sepia* gelte, vielmehr richtet sich das ganz nach dem Alter und dementsprechend der Höhe der Retina. Der vorliegende Schnitt ist einer verhältnismäßig hohen Retina entnommen; weshalb nur zwei Schichten von Kernen vorhanden und die Kerne selbst stark in die Länge gezogen sind, was vermutlich durch Streckung der Zellen hervorgerufen wurde. Jüngere Retinae haben drei bis vier, ja sogar fünf solcher Schichten von Kernen übereinander; ein Verhältnis, das natürlich bei den verschiedenen Arten etwas differiert, ebenso wie die Sehzellen junger Retinae breiter und weniger langgestreckt sind. Dementsprechend ist die Gestalt der Kerne bei jungen Formen eine ovale (vgl. Fig. 36 *a* und *b*). Somit hat die proximale Region der Retina ein verschiedenes Aussehen, je nach der Höhe der Sehzellen, bzw. dem Alter der Retina.

Die Kerne enthalten eine ganze Anzahl von Chromatinbrocken, die in das ziemlich dichte Netzwerk, welches den Kern durchsetzt, eingebettet sind. Eine etwas andre Struktur der Sehzellenkerne beobachtete ich bei *Illex* (Fig. 47 n^s). Die ovalen oder kugeligen Kerne bestehen hier meist aus einem oder zwei zentralen mit Kernfarbstoffen färbbaren Körnchen, die von einem hellen kaum gefärbten Hof umgeben sind; auf diesen folgt eine dichte chromatische Zone, die das Korn schalenartig umgibt, und von dieser strahlen viele feine gefärbte Fädchen zur Kernmembran. Gewisse länglich ovale Kerne färben sich so stark, daß man ihre Struktur kaum erkennen kann; sie machen den Eindruck, als ob sie auch zentrale Körner enthielten, die nach allen Seiten radiäre Fasern entsenden. Die in der gleichen Zone bei *Illex* gelegenen helleren Kerne gehören zu Bindegewebszellen (Fig. 47 *bz*). Es möchte vielleicht überflüssig erscheinen, daß ich diese Kerne von *Illex* so genau bespreche; es scheint mir jedoch von einiger Bedeutung, da gerade bei *Illex* gewisse abweichende Verhältnisse im Bau der Retina bestehen. Außerdem ist es von Interesse, derartige Ausnahmen mitzuteilen, da auch die Kerne der Sehzellen bei Wirbeltieren variable Bauverhältnisse zeigen, die Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind.

Betrachten wir nun den proximalen Verlauf der Sehzellen auf Fig. 27 (*Sepia*), so sind sie hier als gelbe bandförmige Gebilde zu erkennen, die über dem Kern breiter als unterhalb desselben sind, sich dann proximal allmählich verjüngen und von ihrer vertikalen Richtung schräg nach rechts unten umbiegen. An den beiden Rändern sind sie von einem schmalen blaugefärbten Saum begleitet. Ich muß bemerken, daß auf der Abbildung aus technischen Gründen die

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

Verhältnisse nicht ganz den Tatsachen entsprechend wiedergegeben werden konnten, indem die gelben Bänder so dargestellt wurden, als ob sie oben und unten am Kern aufhörten oder hinter demselben verliefen, was an manchen Kernen durch einen schmalen gelben Saum, der seitlich vom Kern hinzieht, angedeutet ist. Tatsächlich hätten natürlicherweise eine Anzahl Kerne von dem gelben Streifen bedeckt abgebildet werden müssen, wie es auf Fig. 36 *a* rechts dargestellt ist, wo zwei proximale Sehzellenpartien von *Eledone* bei Eisenhämatoxylinfärbung wiedergegeben sind, wobei sich die Bänder besonders dunkel darstellen, und von welchen dasjenige der rechten Zelle über den Kern verläuft. Daß es sich hier tatsächlich um bandartige Bildungen handelt, welche die Sehzellen zum größten Teil erfüllen und nur von einem ganz schmalen blaugefärbten Plasmasaum umhüllt sind, wird auf den Querschnitten, welche durch die Sehzellen geführt werden, klar. Auf diesen (Fig. 31 *II*) erkennt man, daß das gelbgefärbte Band in der Sehzelle liegt, von homogenem Aussehen ist und ringsherum von einem dünnen plasmatischen Saum umgeben ist. Zuweilen verläuft durch den Querschnitt des gelben Bandes eine feine blaue Linie, die andeutet, daß die gelbe Lamelle sich in zwei gespalten hat. Daß dem so ist, vermag ich auf Flächenschnitten von *Eledone*, die in der gleichen Höhe geführt sind, zu beweisen (Fig. 37). Die Querschnitte durch diese Sehzellen, welche bedeutend mehr Plasma enthalten, lassen ganz außerordentlich mannigfaltige Bilder erkennen; die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Lamelle besteht entweder aus einem einfachen gebogenen Band, oder sie besteht aus zwei, drei, ja sogar aus vier Blättern, die entweder zusammenhängen und dann gewissermaßen einen gefalteten Röhrenquerschnitt darstellen, oder zum Teil voneinander getrennt sind, oder alle isoliert im Plasma liegen. Auf Längsschnitten durch die entsprechenden Teile der Sehzellen von *Eledone* (Fig. 36 *b*) erhält man, wenn man die Querschnitte noch nicht kennt, ganz unverständliche Bilder. Die Zelle erscheint von einigen dunkeln, verschieden dicken Längsstreifen durchzogen, den Längsschnitten der Lamellen, die bald ganz getrennt verlaufen, bald dagegen in verschiedener Weise zusammenhängen und ähnlich Fibrillen erscheinen[1]. Wenn nur noch die Ränder der Lamelle das Eisenhämatoxylin zurückgehalten haben, oder wenn man die Schmalseite oder den

[1] Max Schultze hat schon einen längsfibrillären Bau der proximalen Teile der Sehzellen beschrieben, der vielleicht auch durch die gefaltete oder gespaltene Lamelle vorgetäuscht worden ist.

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

Längsdurchschnitt einer Lamelle sieht, glaubt man bestimmt Fibrillen zu sehen; dabei haben sie oft auch einen geschlängelten Verlauf, weshalb man, ohne Zuhilfenahme der Querschnitte, entschieden zu der Ansicht kommen würde, daß es sich um Fibrillen handle. Bei niederen Sehzellen war meist stärkere Faltung der Lamelle zu beobachten als bei höheren. Den Eindruck von Fibrillen gewinnt man besonders auf dem Längsschnitt durch die Sehzellen von *Illex* (Fig. 47); dennoch beweisen auch hier genau quergeführte Querschnitte (Fig. 48), daß es sich um Lamellen handelt, die sich bei langsamem Senken des Tubus zum Teil durch die ganze Dicke des Schnitts abwärts verfolgen lassen.

In der Höhe des Kerns ist die Lamelle auf den Querschnitten nicht immer leicht nachzuweisen, da sie sich stark verdünnt und dem Kern hart anliegt (Fig. 32 *III*); entweder als ein schmaler Streifen, der den Kern etwa zur Hälfte umfaßt, oder als zwei voneinander getrennte ganz dünne Streifen. Verfolgt man nun den Übergang des proximalen Endes der Sehzelle in die Nervenfaser, so beobachtet man, daß die gelbgefärbte Lamelle sich verschmälert und schließlich zu einem zylindrischen Faden wird, welcher einfach in die sich ebenso gelb färbende Hauptmasse der Nervenfaser übergeht (siehe Fig. 27 im Längsschnitt und Fig. 33 die Nervenfasern in einem Querschnitt, der in der Höhe der Fig. 27 *IV* geführt ist). Die aus den Sehzellen entspringenden Nervenfasern treten bündelweise zusammen, wie dies die beiden Figuren zeigen. Auch die Nervenfasern zeigen einen ganz schmalen sich blau färbenden Hüllsaum; während ihre Hauptmasse aus derselben sich gelbfärbenden Substanz besteht wie die Lamelle der Sehzelle. Auf Grund der geschilderten Beobachtungen gelange ich zu dem Schluß, daß die Lamelle in der Sehzelle eine intracelluläre Fortsetzung der Nervenfaser darstellt, die ich als Nervenlamelle (*Nl*) bezeichnen will, um ihre nervöse Natur anzudeuten. Den Übergang der Nervenfaser in die Nervenlamelle konnte ich häufig beobachten; viel schwieriger ist es aber die Stelle scharf zu bezeichnen, wo die Sehzelle aufhört und die Nervenfaser beginnt. Indem nämlich der plasmatische Saum der Sehzelle proximal immer schmäler wird, nimmt das bindegewebige Netzwerk zwischen den Sehzellen an Ausdehnung zu und umfaßt als vollkommen bindegewebige Scheide auch die entspringenden Nervenfasern, so daß ich eigentlich in keinem Fall eine nackte Nervenfaser zu Gesicht bekam. Dieses bindegewebige Netzwerk (*bg*), (welches Hensen, der noch annahm, daß die Cephalo-

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

podenretina aus mehreren Schichten bestände, als »Balkennetz« bezeichnet hat), entspringt von Bindegewebszellen (*bz*), die etwas unterhalb der Nervenschicht liegen (Fig. 26, 27, 54); diese Zellen schicken ihre Fortsätze größtenteils nach der Retina hin, zwischen deren Elemente sie eindringen. Die Fortsätze sind eigentlich lamellös und bilden ein System von Lamellen, welches blasige Hohlräume umschließt, die durch zahlreiche Öffnungen miteinander in Verbindung stehen. In diesem Lamellenwerk sind verschiedene Züge ausgebildet, welche mehr faserartiger Natur zu sein scheinen, sich auch als Fasern zwischen die Sehzellen hinauf fortsetzen, oft bis zur Basalmembran, um in diese überzugehen. Diese Fasern sind in ihrem distalen Teil häufig geschlängelt und erinnern daher an Fibrillen. Oft glaubte ich, wenn eine solche Faser über oder unter der Sehzelle verlief, daß ich eine Neurofibrille gefunden hätte; genaueres Zusehen aber überzeugte mich jedesmal von dem Irrtum. Etwa in der Höhe der Sehzellkerne treten diese Bindegewebsfasern aus dem allgemeinen Netzwerk heraus; bis in diese Region sind die Sehzellen in das Bindegewebsnetzwerk eingebettet, indem die Lamellen sich an die Zellen anheften, so daß es scheint, als ob sie Fortsätze der Sehzellen darstellten. Lenhossék hat sie denn auch als basale Verzweigungen von Sehzellen beschrieben.

Ich habe nie gesehen, daß außer den Nervenfasern irgendwelche Fortsätze von den proximalen Enden der Sehzellen ausgehen, und bin der Ansicht, daß derartige Bilder nur durch das bindegewebige Lamellensystem, das sich an die Zellen so dicht anlegt, vorgetäuscht worden sind. Wir haben hier vielleicht ähnliche Verhältnisse und Schwierigkeiten bei der Unterscheidung der Elemente, wie man sie bei der Glia und den nervösen Elementen der Vertebraten häufig antrifft. Auch auf Querschnitten durch die Region der eben ausgetretenen Nervenfasern erkennt man, ebenso wie auf Längsschnitten, daß das Bindegewebe vollständige Scheiden um die Nervenfasern bildet, die mit dem übrigen Bindegewebe in ununterbrochenem Zusammenhang stehen. Auf Fig. 33 *IV* habe ich diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Welche Stelle nun eigentlich als die Übergangsstelle der Nervenfaser in die Sehzelle zu bezeichnen ist, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Da es mir bei meinen Färbungsversuchen nicht gelang, die plasmatischen Bestandteile der Sehzelle von dem Bindegewebe in der Tinktion zu unterscheiden, beide sogar ineinander überzugehen scheinen, so kann ich nur vermuten, daß wir die Stelle als den Beginn der Nervenfaser

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

zu bezeichnen haben, an welcher die Lamelle völlig runden Querschnitt angenommen hat und ihr Durchmesser gleichbleibend gering geworden ist; diese Stelle liegt bei verschiedenen Sehzellen verschieden hoch und bei den Sehzellen verschieden hoher Retinae liegt sie mehr oder weniger weit unterhalb des Kernes.

Die geschilderten Ergebnisse stimmen nicht ganz mit Grenachers Befunden überein, da dieser Forscher nicht festzustellen vermochte, daß die eigentliche Nervenfaser in die Sehzelle eindringt. Er hat aber die Nervenlamelle sehr genau in allen ihren wechselnden Querschnittsbildern beschrieben, deutet sie jedoch als eine mantelartige Umhüllung der Sehzellen, obgleich er öfters zu beobachten glaubte, daß sie auch innerhalb der Zelle vorhanden wäre. Diese Mäntel beschreibt er teils als gefaltete Röhren, teils als Stücke von solchen und vermutet, daß die verschiedenen Bilder durch Schrumpfung entstanden seien, da die Bildungen um den Kern viel einfacher gestaltet waren als in der Region zwischen diesem und der Basalmembran. Grenacher hat also die Lamelle als solche vollständig richtig beschrieben; da er aber weder den proximalen Zusammenhang des sogenannten Mantels mit der Nervenfaser, noch den distalen mit dem unten zu besprechenden Sockelmantel festzustellen vermochte, so konnte er ihn nicht richtig deuten. Lenhossék geht auf die inneren Verhältnisse der Sehzellen nicht genauer ein, konnte aber mit der Golgi-Methode klar nachweisen, daß »alle Sehzellen an ihrem basalen Pol in Opticusfasern« übergehen (94, S. 648); diese Nervenfasern haben jedoch nach seiner Darstellung durchaus keinen übereinstimmenden Durchmesser, bald sind sie dick, bald dünn und mit kleinen eckigen Vorsprüngen besetzt, die wir uns jetzt, nachdem wir erfahren haben, daß die Nervenfaser mit einer Bindegewebsscheide umgeben ist, gut erklären können. Diese der Nervenfaser dicht anliegende Hülle hat sich offenbar gleichfalls mit Silber imprägniert und an den Stellen, wo sie mit dem übrigen Bindegewebe in Verbindung steht und etwas dicker ist, hatte sie auf dem Golgi-Präparat ein breiteres Aussehen. Auf die gleiche Weise erklären sich auch die Bilder, die Lenhossék von den proximalen Sehzellenenden erhielt und die ihn bestimmten, »zwei Typen aufzustellen, die allerdings vielfach durch Zwischenformen miteinander verbunden sind« (94, S. 649); trotzdem entschloß er sich zu bestimmten Bezeichnungen und unterschied einen »Riechzellentypus« und einen »*Lumbricus*-Typus«. Die Sehzellen nach dem »Riechzellentypus« sind »schmale spindelförmige Zellen«, deren Kern »in der Mitte der

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

Zellhöhe oder noch etwas weiter oben sitzt«; sie gehen proximal in eine Nervenfaser über, ohne seitliche Fortsätze zu bilden. Bei den Sehzellen vom »*Lumbricus*-Typus« sitzt der Kern tiefer, die Sehzelle ist basal immer breiter und endigt oft »mit einer fußartigen Abplattung«; das Charakteristische letzterer Sehzellen »ist die Gegenwart von feinen, varicösen, kurzen Fädchen, die von der Zelle an ihrer unteren Grenze, an den Seitenrändern ihrer basalen Abplattung, manchmal auch vom Anfang des Fortsatzes ausgehen« (S. 650). Ich zweifle nicht, daß sich diese beiden Zelltypen Lenhossés, die, wie er selbst sagt, zahlreiche Übergänge aufweisen, genau so erklären, wie das rauhe Aussehen der Nervenfasern, nämlich durch teilweise Imprägnation des die Fasern umgebenden Bindegewebes. Die Golgi-Methode hat ja mehrfach solche Täuschungen zur Folge gehabt. Als Beispiel dafür, daß zwei verschiedenartige Elemente bei der Golgi-Methode sich nicht voneinander unterscheiden ließen, will ich das rauhe Aussehen vieler Ganglienzellen der Wirbeltiere anführen; hierfür hat Bethe den Beweis erbracht, daß es sich um das der Ganglienzelle aufliegende sogenannte Golgi-Netz handelt, welches man früher bei der »Mitinkrustierung« einfach nicht als besonderen Bestandteil zu unterscheiden vermochte[1]. Sehr unwahrscheinlich ist auch die eventuelle Bedeutung, welche Lenhossék den basalen Fortsätzen der Sehzellen zuschreibt, wenn er sagt: »Ich fasse diese Fibrillen als etwas rudimentäre protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten auf und möchte versuchsweise ihre Bestimmung darin erblicken, die etwa noch zwischen den Sehzellen diffundierenden Lichtstrahlen aufzufangen« (S. 650).

Hesse hat die basalen Partien der Sehzellen nicht näher beschrieben; aus seinem Schema aber, welches er von der Dibranchiatenretina gibt, erkennt man, daß er die Lenhosséksche Auffassung der zwei Zelltypen angenommen zu haben scheint.

Ich gehe nun zur Beschreibung des distalen Verlaufs der Sehzellen über. Zuvor möchte ich noch auf die zahlreichen Capillaren (*bgf*) hinweisen, die in die Retina bis zur Basalmembran vordringen (Fig. 25, 26, 27, 44, 47) und unter ihr ein oft sehr dichtes anastomosierendes Netzwerk bilden, wie es Grenacher und Hesse richtig dargestellt haben. An einigen Stellen liegen an den Capillaren Kerne, die zu ihnen gehören; die Capillaren sind erfüllt von vacuolärem Gerinnsel der geronnenen Blutflüssigkeit und von Blutkörperchen, die

[1] A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. S. 76. 77. Leipzig 1903.

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

rundliche Gestalt haben und einen U-förmig gebogenen Kern enthalten (Fig. 27, 44 *bk*).

In der Mitte zwischen ihren Kernen und der Basalmembran sind die Sehzellen am breitesten; hierauf verjüngen sie sich zusehends (Fig. 27) gegen die Basalmembran und bei ihrem Durchtritt durch letztere sind sie größtenteils sehr schmal. Hierauf verbreitern sie sich wieder und bilden die von GRENACHER sogenannte »Sockelregion«, schnüren sich dann aber, bevor sie in die Stäbchen übergehen, nochmals ein, so daß der ganze Stäbchensockel[1] (*sts*) eine spindelförmige Gestalt besitzt (Fig. 25, 26, 27, 36 *a*). Diese Stäbchensockel sind in ihren zwei oberen Dritteln meist sehr stark pigmentiert, und zwar erkennt man auf feinen Schnitten, daß die Pigmentkügelchen in Reihen angeordnet sind, und daß sich diese Reihen zum Teil in die Stäbchenregion hinein verfolgen lassen (Fig. 26, 36 *a*). Den feineren Bau der Stäbchensockel kann man erst an entpigmentierten Schnitten erkennen; vor allen Dingen gelingt es erst dann, den Übergang der Nervenlamelle in die Pigmentregion festzustellen. Auf Fig. 25, einem Längsschnitt dieser Region von *Sepia*, sieht man die gelbe Nervenlamelle deutlich durch die Basalmembran hindurchtreten und sich hier etwas verbreitern. Hierauf scheint sie sich pinselartig zu zerfasern, wobei die einzelnen Haare des Pinsels in gleichen Abständen auszustrahlen scheinen. Ob diese Zerfaserung tatsächlich stattfindet, vermag ich nicht mit vollständiger Sicherheit zu behaupten; denn es ist wohl möglich, daß dies Bild nur vorgetäuscht wird durch den Teil des Sokels, welcher der Lamelle distal aufsitzt; dieser Teil besteht aus deutlich längsfibrillärem Plasma, dessen eigentliche Struktur als ein in die Länge gezogenes Wabenwerk auf dünnen Schnitten leicht zu beobachten ist. Stellt man sich nun vor, daß dieses Plasmawerk die Nervenlamelle noch etwas umhüllt, und daß sie durch das plasmatische Maschenwerk betrachtet wird, so könnte man ebenfalls den Eindruck erhalten, daß die Lamelle sich zerfasere. Gerade in der Zone, wo man das blaue Gitterwerk über der Lamelle sieht, tritt die Faserstruktur viel deutlicher hervor als distal davon, wo nur das Plasma vorhanden ist. Der untere Sockelteil scheint infolgedessen aus deutlichen Längsstreifen zu bestehen, und ich gebe hierfür am besten GRENACHERS Worte wieder, der die Verhältnisse für den Längsschnitt vollständig entsprechend beschreibt: »Die untere dünnere

[1] Obwohl ich mit HESSE der Ansicht bin, daß die Bezeichnung »Sockel« für diesen Teil nicht geeignet ist, werde ich diesen Ausdruck bei meiner Darstellung in Ermangelung einer andern Bezeichnung anwenden.

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

Hälfte des Sockels sieht aus, als wäre sie von einem aus feinsten Stäbchen gebildeten Gitterchen umschlossen« (S. 32). . . . . »Außerdem sah ich hier öfters bei sehr starken Vergrößerungen, besonders deutlich bei Anwendung schiefen Lichtes, die andre Hälfte des Sockels aufs zarteste längsgestreift; diese Streifung machte aber beim Wechseln der Fokaleinstellung durchaus den Eindruck einer lediglich auf die Oberfläche beschränkten« (S. 33). Grenacher beschränkt sich auf diese Darstellung seiner Befunde; eine Erklärung für die Bilder gibt er nicht und sucht sie auch nicht in Zusammenhang zu bringen. Die beschriebenen Verhältnisse gelten in erster Linie für *Sepia* und sind bei *Eledone* und *Illex* lange nicht so deutlich zu erkennen.

Wenn man die feinsten Strukturen verfolgen will, so reicht die kombinierte Färbung nicht mehr aus und es tritt die Eisenhämatoxylinmethode ergänzend ein. Diese hat mich denn auch zur Überzeugung geführt, daß die Nervenlamelle im untersten Teil der Pigmentzone des Stäbchensockels spitzer oder breiter ihr sichtbares Ende findet (Fig. 36 *a*). Der Vollständigkeit halber bemerke ich noch, daß ich bei *Eledone* nicht selten Vacuolen über der Lamellenendigung gefunden habe, vermutlich Kunstprodukte. Irgendwelche Fibrillen, die die Nervenlamelle distal fortsetzen, vermochte ich also nicht zu beobachten; doch ist es nicht ausgeschlossen, daß das fibrilläre Plasma auch die nervöse Fortsetzung der Nervenlamelle darstellt. Abgesehen von den geschilderten Verhältnissen vermochte ich weder in dieser Region, noch in der proximalen Sehzelle eine isoliert verlaufende Fibrille, die von Grenacher zuerst angegeben und nachher von Hesse als durch die ganze Sehzelle hinziehend beschrieben worden ist, festzustellen; auch Querschnitte, mit Eisenhämatoxylin und nach andern Methoden gefärbt, zeigten mir niemals etwas, was man als Fibrille hätte deuten können. Auf einem Querschnitt dicht oberhalb der Basalmembran durch die Retina von *Eledone* (Fig. 38) sieht man zwischen den Limitanskernen (n^l) die quergetroffenen Sehzellen (*sz*) und in ihrem Plasma nur die gefaltete Nervenlamelle (*Nl*). Von ihr sieht man nichts mehr auf einem entpigmentierten Schnitt durch die mittleren Stäbchensockel (Fig. 39), wo das fibrilläre Plasma quergetroffen ist und seine wabige Struktur besonders klar hervortritt. Namentlich die Randzone, die aus einer größeren Wabenreihe besteht, hebt sich als hellerer Alveolarsaum von dem dunkleren Mark gut ab. Von der Natur dieser Querschnitte habe ich mich auch noch an verschiedenen Mikrophotographien überzeugen können, indem Herr

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

Geheimrat Bütschli so liebenswürdig war, verschiedene meiner Präparate mit mir zusammen zu photographieren.

Wenn die Querschnitte der proximalen Sehzellenpartien ergaben, daß die von Grenacher beschriebenen cuticularen Sehzellenmäntel den quergetroffenen Nervenlamellen entsprechen, so läßt ein Querschnitt durch die distalen Enden der Nervenlamelle die Bildungen begreifen, welche Grenacher in den unteren Stäbchensockeln als Sockelmantel beschreibt (84, Taf. I, Fig. 3). Auf einem Schnitt durch diese Region von *Sepia* (Fig. 30 *I*) sieht man zwischen den Limitanskernen (n^l), umgeben von protoplasmatischen Ausläufern derselben, die zur Basalmembran gehören, Gruppen von Sehzellen (*sts*) im Querschnitt, in welchen zum Teil noch die gelbe Nervenlamelle (*Nl*) liegt, die meist einer Wand der Sehzelle genähert ist. Da die Nervenlamellen verschieden hoch in den Sehzellen enden, wie auf Längsschnitten ersichtlich ist, so sind dementsprechend die Lamellen nur in einigen Sehzellen noch zu sehen. Die kleinen hellen Bläschen, die sich außerdem in den Zellen vorfinden, rühren meiner Meinung nach von Pigmentkörnern her, welche durch den Entpigmentierungsprozeß entfernt worden sind; von der eigentlichen Struktur der Sehzellen ist auf diesen Schnitten nichts zu erkennen.

Grenachers Sockelmantel halte ich daher entschieden für die quergetroffene Nervenlamelle und muß annehmen, daß es ihm entgangen ist, daß der »Mantel« noch von einem Plasmasaum umgeben wird, daher nicht cuticularer Natur sein kann, wie er meint. Auch seine weiteren Angaben sprechen für die Identität des Mantels mit der Nervenlamelle: daß er nämlich sich nur im basalen Teil des Sockels meist nur einseitig findet und stark lichtbrechend ist. Der Fibrillenquerschnitt, den Grenacher sehr regelmäßig als blauen Punkt in die Sehzellenquerschnitte eingezeichnet hat, vermochte ich trotz genauester und vielfacher Untersuchung nicht aufzufinden. — Aus dem Querschnitt, den Hesse durch die Basalmembran von *Sepia elegans* abbildet, kann man nicht erkennen, wie die Verhältnisse in den Sehzellen gemeint sind; denn die Abbildung gibt nicht objektiv wieder, was auf dem Präparat zu sehen war, sondern es ist nur das abgebildet, worauf es Hesse speziell ankam, die Fibrille[1]. Dabei ist Derjenige, der die Präparate nicht kennt, im wesentlichen auf die Darstellung im Text angewiesen; denn auf

[1] Schon Apáthy hat die Abbildungen Hesses kritisiert, vgl. Apáthy, Die drei verschiedenen Formen von Lichtzellen bei Hirudineen. Verh. d. V. intern. Zoologenkongresses 1901. S. 712.

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

Fig. 85, Taf. XXXI, von Hesses Arbeit sind auf den Sehzellquerschnitten nur die Fibrillen in der Zahl von 1—4 abgebildet, während von dem übrigen Zellinhalt nichts dargestellt ist. Infolgedessen vermag ich mir nicht zu erklären, welche substantielle Unterlage diesem Bild entspricht, denn nach Hesses eigner Darstellung soll nur eine Fibrille in jeder Sehzelle verlaufen. Den auf dem Längsschnitt dargestellten Fibrillenverlauf in der Sockelregion von *Scaeurgus* (Fig. 88, Taf. XXXII) glaube ich auf die hier befindliche Lamelle beziehen zu müssen, was ich jedoch nicht bestimmt behaupten kann, da mir Material dieser Species nicht zur Verfügung stand.

Ich will nun zunächst die Beschreibung der Region zwischen Stäbchen und Basalmembran bei *Illex* einschieben, welche bei dieser Form von dem allgemeinen Aufbau abweicht, indem hier, und zwar hauptsächlich an den zentralen Retinazellen, spindelförmige Anschwellungen zu beobachten sind, die den bisher bekannten Dibranchiaten fehlen (Fig. 44, 45 *sp*). Schon bei Betrachtung eines Längsschnittes der Retina (Fig. 54) bei schwacher Vergrößerung fällt auf, daß die Zone zwischen Stäbchen und Basalmembran besonders hoch ist, daß das Pigment nur den allerobersten Teil dieser Region erfüllt und daß der Stäbchenteil wesentlich an Länge eingebüßt hat. Dicht unterhalb der Pigmentzone liegen die Limitanskerne (n^l) und die ganze unter ihr gelegene Partie bis zur Basalmembran scheint im wesentlichen aus spindelförmigen, blasigen Elementen zu bestehen. An die Untersuchung dieser Gebilde trat ich mit großer Skepsis heran, da ich zuerst bei *Illex* Stellen der Retina untersuchte, wo diese Gebilde nur selten waren (Fig. 45); daher lag der Gedanke nahe, daß die blasigen Erweiterungen nur Deformationen ihre Entstehung verdankten, die der Konservierung zuzuschreiben seien. Als ich aber in der Mitte der Retina Sehzellen fand, die in dieser Zwischenregion fast nur aus solchen blasigen Elementen bestanden (Fig. 44, 54), und wo diese Region zugleich höher war als in dem Retinateil mit meist einfachen Sehzellenstücken, sah ich mich doch veranlaßt, diese Verhältnisse genauer zu untersuchen, und kam zu dem Ergebnis, daß es sich hier wohl sicher um natürliche Verhältnisse handelt. Vor allem mußte ich annehmen, daß diese spindelförmigen Anschwellungen (*sp*), wie ich sie nennen will, in ihrem Innern irgend einen Inhaltskörper enthalten haben mußten, der bei der Konservierung geschwunden war, und den ich in den mit Flemmingscher Flüssigkeit konservierten Zellen als große und kleine tropfenartige Gebilde von dunkler Farbe, die in der

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

Stäbchenzone lagen, vermuten zu müssen glaube (Fig. 46 *b*). Bei Sublimat-Eisessig-Konservierung waren diese Gebilde in viel geringerer Zahl und nur noch in der distalsten Region der Stäbchen zu beobachten (Fig. 46 *a*), woraus ich folgere, daß die in den spindelförmigen Anschwellungen befindliche Substanz öliger oder fetthaltiger Natur gewesen sein muß und durch Osmiumsäure unlöslich gemacht wurde, während sie bei Sublimat-Eisessig-Konservierung und den darauffolgenden Prozeduren zum größten Teil entfernt worden ist.

Die meisten spindelförmigen Anschwellungen haben ein blasiges Aussehen und setzen sich nach oben und unten meist in feine Fasern fort, die sich nur selten länger verfolgen lassen. Weil die Körper ziemlich dicht aneinander gedrängt und seitlich gegeneinander verschoben sind, ist es meist unmöglich, eine Faser in ihrem Verlauf zu übersehen. Anfangs stand ich dieser Fülle von verschieden großen Bildungen ganz ratlos gegenüber, bis ich durch eingehenderes Studium zu einer bestimmten Auffassung über den Zusammenhang der Elemente gelangte. Der durchschnittliche Verlauf scheint der zu sein, daß die proximale Sehzelle (*szpr*) als schmales Gebilde durch die Basalmembran hindurchtritt, sich hier etwas verbreitert und höher oder tiefer über ihr sich in einen feinen Faden zuspitzt; dieser proximale Teil der Zelle ist daran kenntlich, daß er mit Plasma erfüllt ist (auf Fig. 44 grau). Der Faden geht in der Mitte der Zwischenregion in eine spindelförmige Anschwellung (*sp*) über, die verschieden groß sein kann, sich an ihrem distalen Ende abermals in eine Faser fortsetzt und in der Höhe der Limitanskerne oder noch über denselben sich wieder spindelförmig verbreitert (*sts*), hier aber mit Pigment erfüllt ist. Dieser Teil scheint dem eigentlichen Sockel der übrigen Retinae zu entsprechen. Dem Sockel sitzen die Stäbchen (*st*) auf, zwischen die dann das Pigment der Stäbchensockel noch ein Stück weit eintritt (vgl. Fig. 54). Was den Inhalt der einzelnen Teile angeht, so muß ich vor allen Dingen die Nervenlamelle (*Nl*) anführen, die sich bei *Illex* mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin sehr scharf darstellen ließ. Auf den Längsschnitten gewinnt man den Eindruck, daß es sich bei diesen Gebilden unmöglich um Fibrillen handeln kann (Fig. 44, 45 *Nl*); denn oft verlaufen deutlich zwei schwarze Streifen nebeneinander, die durch eine graue Fläche verbunden scheinen; die Streifen entsprechen den optischen Längsschnitten der gekrümmten Nervenlamelle, während die graue Fläche deren Flächenbild ist. Sehr überzeugend scheinen mir auch Querschnitte durch die spindelförmigen Körper, auf welchen

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

sich die Nervenlamelle als ein aus ein, zwei oder drei Blättern bestehendes Gebilde darstellt (Fig. 49). Die Nervenlamelle (*Nl*) war in den spindelförmigen Erweiterungen und in der Basis der eigentlichen Sockel deutlich nachzuweisen, wo sie ähnlich wie bei den übrigen Dibranchiaten zu endigen scheint, dagegen vermochte ich sie in den fadenartigen Verbindungen niemals mit Bestimmtheit nachzuweisen. Außer der Nervenlamelle war nur noch ein unregelmäßiges Netzwerk in den spindelförmigen Anschwellungen aufzufinden. Der Verlauf der Sehzelle, wie ich ihn hier beschrieb, ist auf Fig. 54 rechts schematisiert wiedergegeben, wobei das Pigment der Übersichtlichkeit halber fortgelassen ist. Die Ausnahmen von dieser beschriebenen Durchschnittsform scheinen mir nun auf folgenden Abweichungen zu beruhen. Erstens: Das proximale Sehzellenende erweitert sich schon blasenartig und ist nur an seinem breiteren proximalen Fortsatz von den Anschwellungen zu unterscheiden; dabei kann es über (Fig. 45) oder unter (Fig. 47) die Basalmembran zu liegen kommen; in letzterem Fall liegt meistens die folgende spindelförmige Anschwellung sehr nahe an der Basalmembran. Zweitens hatte ich öfters den Eindruck, als ob sich der Sockelteil nochmals als Spindelkörper von dem Stäbchenteil absetze und erst kurz vor dem Übergang in die Stäbchen wieder anschwelle. — Hinsichtlich der Pigmentierung muß ich noch bemerken, daß das Pigment auch öfter auf die spindelförmigen Anschwellungen übergetreten war, wobei es sie manchmal ganz erfüllte (Fig. 44). Dieser Fall traf jedoch im allgemeinen nur für solche Anschwellungen zu, die nahe der Pigmentzone lagen; in Ausnahmefällen waren auch in der proximaleren Region Anschwellungen mit Pigment erfüllt. Nicht zu verwechseln damit sind Bindegewebszellen, die auch zum Teil Pigment enthielten und öfters in der Nähe der Basalmembran vorkommen (*bx* Fig. 44, 47). Außerdem mache ich auf zahlreiche Bildungen aufmerksam, wie sie in Fig. 44 dargestellt sind, auf die ich hier nicht näher eingehen will und die sich dadurch erklären, daß sie angeschnittene Elemente sind. — Ich kann die Darstellung dieser Verhältnisse nicht beschließen, ohne nochmals auf die Unvollständigkeit meiner Resultate hinzuweisen, so daß mancher Irrtum hier nicht ausgeschlossen ist; ich hoffe jedoch bald über diese Verhältnisse, welche in ihrer Abweichung einiges Interesse beanspruchen, am lebenden Material Aufschluß zu erhalten.

Hesse, der auch die Retina von *Illex* untersucht hat, erwähnt nichts von diesen Bildungen; auf seinen Längsschnitten durch diese

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

Region stellt er die Sehzellen als schmale Bänder dar, ähnlich wie zum Teil auf meiner Fig. 45; ferner liegen die Limitanskerne bei ihm ziemlich nahe an der Basalmembran, während sie auf meinen Präparaten — bis auf einige Ausnahmen, wo ich auch Kerne, die vermutlich Limitanskerne waren, an der Basalmembran festzustellen vermochte (Fig. 44) — bedeutend näher an den Stäbchen liegen.

Auf die Limitanszellen (*lz*) bin ich bisher noch nicht näher eingegangen, weil ich sie in ihrem Verlauf bis zur Limitans (*lm*) zusammen behandeln wollte. Ich kann mich sehr kurz fassen, da ich nur wenig Neues über sie vorzubringen vermag. Was die Limitanskerne bei *Illex* betrifft (Fig. 44, 45), so habe ich schon bemerkt, daß sie an dem proximalen Ende der Pigmentzone etwa in gleicher Höhe liegen. Es sind im wesentlichen ovale Kerne (n^l), die an der Oberfläche und in dem Zentrum chromatisch sind, sonst aber hell aussehen. Um den Kern findet sich nur wenig Protoplasma, welches man oft überhaupt nicht wahrzunehmen vermag, und dieses setzt sich proximal in eine, seltener zwei feine Fasern fort, die unter günstigen Umständen bis zur Basalmembran zu verfolgen sind. Distal entsendet die Zelle etwa fünf bis sechs feine Fasern (Fig. 45 *lf*), die sich auf entpigmentierten Schnitten bis zum Beginn der Stäbchen verfolgen lassen. Über ihren weiteren Verlauf kann ich nichts Bestimmtes sagen; ich darf aber wohl annehmen, daß sie sich zwischen den Stäbchen bis zur Limitans fortsetzen, wie die der übrigen Dibranchiaten, von welchen sich die Limitanszellen des *Illex* vielleicht nur dadurch unterscheiden, daß sie nicht direkt die Fortsetzung der an die Retina angrenzenden Epithelzellen bilden, wie Grenacher im allgemeinen für die Dibranchiaten festgestellt hat, sondern etwas aus ihrer ursprünglichen Lage emporgerückt sind.

Bei den übrigen bekannten Dibranchiaten sitzen die Limitanszellen mit ihrem Kern meist der Basalmembran auf, oder derselbe erhebt sich nur ganz wenig über sie und hat dann auf dem Längsschnitt eher eine ovale Form, statt der proximal abgeplatteten (Fig. 25, 26). Die Querschnitte der Limitanskerne haben durchaus nicht immer die einfache Gestalt, wie man sie nach den Längsschnitten vermuten möchte, was vor allem für die gegen die Basalmembran abgeplatteten Kerne zutrifft, die auf dem Querschnitt meist verschiedeneckige Umrisse haben (Fig. 30 *I*), und einige bindegewebige Fortsätze aussenden. — Die Basalmembran ist bindegewebiger Natur und wird teils von den Limitanszellen, teils von den proximalen Bindegewebszellen gebildet, worauf Hesse schon aufmerksam

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

machte. Die Limitansfasern (*lf*), welche distal verlaufen, scheinen unmittelbar an der Kernoberfläche zu entspringen und sind anfangs noch von Plasma, das auch einiges Pigment enthält, umgeben; bald hört jedoch diese plasmatische Hülle auf und die Fasern ziehen nun nach verschiedenen Richtungen als feine varicöse Fädchen, welche zwischen die Stäbchen eindringen, ohne daß man sie hier auf dem Längsschnitt als distinkte Bildungen verfolgen könnte. Auch auf den Querschnitten vermochte ich sie nur zwischen den proximalen Teilen der Stäbchen als dunkle Punkte zu erkennen (Fig. 40, 41 *lf*).

Etwas abweichend sind die Verhältnisse bei *Eledone*, wo man auf dem Längsschnitt durch die Sockelpartie seitlich von den Sehzellen bedeutend dickere Limitansfasern findet (Fig. 36 *a*), die sich aber erst kurz vor der Stäbchenzone in feinere Fasern zerspalten. Auf dem Querschnitt (Fig. 39) scheinen diese Fasern aus einem Conglomerat von mehreren zu bestehen, die zum Teil beinahe netzartig die Sehzellen umgeben und vielleicht in irgend einem Zusammenhang mit einer Grenzmembran stehen, die früher bestanden hat, wie sie Hesse bei *Scaeurgus tetracirrus* an der unteren Grenze der Stäbchen nachzuweisen vermochte (vgl. auch bei *Nautilus* Taf. XVII, Fig. 12).

In dem größten Teil der Stäbchenregion vermochte ich, ebensowenig wie Grenacher, etwas von Limitansfasern aufzufinden, da die Stäbchen so dicht aneinander liegen, daß es ausgeschlossen ist, so feine Gebilde wie die Limitansfasern zwischen ihnen zu erkennen; ich bin aber mit ihm der Ansicht, daß die faserigen Elemente, die wir aus der distalsten Stäbchenzone heraustreten sehen (Fig. 34, 35 *lf*), und die hier, unter Bildung eines kleinen Faserkegels, in die Membrana limitans (*lm*) übergehen, als die Fortsetzungen der Limitansfasern anzusehen sind. Lenhossék vertritt dagegen die Ansicht, daß die Limitanszellen scharf begrenzt unter der Stäbchenregion aufhören, ein flaschenförmiges Aussehen haben, und daß die zwischen den Stäbchen befindliche Substanz, ebenso wie die Limitans, als ein Sekret dieser Zellen aufzufassen sei. Die beschriebenen Fasern zwischen den Stäbchen seien gewissermaßen der coagulierte Ausguß der Zwischenräume zwischen letzteren. — Über die eigentliche Natur der Limitansfasern, d. h. ob sie protoplasmatisch oder cuticular sind, äußert sich Grenacher sehr unbestimmt, wenn er sagt: »Sie sind lediglich Ausläufer von Zellen, welche in ihnen das Material zur Vergrößerung, resp. Verdickung der Limitansfasern produzieren« (S. 31), was man für beide Auffassungen auslegen kann.

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

Tatsächlich läßt sich auch nichts Bestimmtes darüber sagen; meine Auffassung ist: daß die eigentlichen Limitansfasern, als ein plasmatisches Differenzierungsprodukt der Limitanszellen anzusehen sind. Wahrscheinlich bestehen sie aus derselben Substanz, wie die Limitans; hierfür scheint mir nämlich zu sprechen, daß die Fasern in dem Plasma der Limitanszellen bis zum Kern zu verfolgen sind, woraus fast sicher hervorgehen dürfte, daß es sich nicht um einfache protoplasmatische Ausläufer der Limitanszellen handeln kann; außerdem können wir den direkten Übergang der Fasern in die Limitans beobachten und dürfen daher wohl annehmen, daß die Fasern die Bahnen darstellen, die das Material zur Verdickung der Limitans herbeiführen.

Das randliche Flächenwachstum der Limitans geschieht, wie Grenacher festgestellt hat, durch eine ringförmige Zone besonderer Epithelzellen, welche an die Peripherie der Retina direkt grenzen; während die nachträgliche Dickenzunahme auf Kosten der Limitanszellen vor sich geht. Von dieser verschiedenen Dicke der Limitans habe ich mich auch überzeugen können (Fig. 34, 35). Indem die distalen Enden der Sehzellen bei der Konservierung sich etwas von der Limitans zurückgezogen haben, vermag man auch deutlich den Übergang der Limitansfasern festzustellen. Entweder zerteilen sie sich in einen feinen Faserkegel (*Eledone* Fig. 35), oder sie gehen in ein allgemeines Netzwerk über, welches sich in die Limitans fortsetzt (*Sepia* Fig. 34, *Illex* Fig. 46 *a*).

Es bleibt noch übrig, die distale Region der Sehzellen mit ihren Stäbchenbildungen zu besprechen, wobei ich im wesentlichen auf bekannte Tatsachen zurückgreifen kann, die aber, wie mir scheint, bisher mit etwas vorgefaßter Meinung ausgelegt wurden. Infolgedessen wurden einige Verhältnisse als wertlos außer acht gelassen, die bei objektiver Wiedergabe der Verhältnisse Berücksichtigung verdienen. Grenacher vertrat die Ansicht, daß drei bis fünf Stäbchen sich zu einem Rhabdom zusammenschließen, und glaubte diese Auffassung nach Analogie mit den Verhältnissen der Arthropoden aufstellen zu dürfen, obwohl er sich bewußt war, daß die beiden Halbzylinder — die Stäbchen je einer Sehzelle — sich gleichzeitig an dem Aufbau zweier benachbarter Rhabdome beteiligten; dies war doch sehr schwierig mit der Annahme zu vereinigen, daß die in jeder Sehzelle verlaufende »Nervenfaser« die von den Rhabdomen aufgenommenen Reize zentralwärts leite. Hesse hat die Unmöglichkeit dieser Auffassung genügend dargetan, weshalb ich auf seine

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

Widerlegung verweisen möchte. Er deutet die Neurofibrille, welche er, durch die ganze Sehzelle hinziehend, nachzuweisen vermochte und an deren distalem Ende er ein Knöpfchen findet, als das »lichtrezipierende Element«. Lenhossék vermochte die Fibrille in dem distalen Teil der Sehzelle nicht aufzufinden und unterscheidet an der Zelle einen von den beiden »Halbzylindern« gebildeten Rindenteil von einem »axialen weicheren Teil« (S. 644), in welchem Pigmentkörnchenreihen von der Pigmentanhäufung am distalen Ende der Sehzelle bis zu dem stark pigmentierten Sockelteil verlaufen sollen. Meine Befunde veranlassen mich, einen zwischen der Auffassung von Hesse und von Lenhossék vermittelnden Standpunkt einzunehmen. Ich vermochte einerseits nachzuweisen, daß auch die Sehzellen in der Stäbchenregion von einem lockeren Plasmanetz, d. h. der Fortsetzung des Plasmas der Sockelteile, erfüllt sind, in dem stets einige fibrillenartige längsverlaufende Züge deutlicher hervortreten und die Grundlage für die Pigmentkörnchenreihen darstellen. Unter diesen Fibrillenzügen tritt bei *Eledone* (Fig. 35) meistens einer, seltener zwei etwas stärker hervor. Über die nervöse Natur dieser fibrillenartigen Bildungen kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da ich sie nur in der Stäbchenregion festzustellen vermochte und niemals an ihrem distalen Ende ein Knöpfchen beobachtete.

Bei der Beschreibung der Sockelteile wurde schon erwähnt, daß sie einen wabig-fibrillären Bau haben und ihre Pigmentkörnchenreihen dementsprechend auch in Längsreihen angeordnet sind. Viele dieser scheinbaren Fasern konnte ich nun direkt in das innerhalb der beiden Stäbchen gelegene axiale Plasma der Sehzelle verfolgen, nur mit der Eigentümlichkeit, daß sie auf dem Längsschnitt beinahe wie einfache Fibrillen aussahen, die ganz frei in den Stäbchen zu liegen schienen (Fig. 25, 26, 36). Es beruht dieser Eindruck jedenfalls auf einer Erscheinung, auf die schon Bütschli[1] bei der Untersuchung der Struktur von Nervenfasern aufmerksam gemacht hat, indem bei der stärkeren Ausbildung der längsverlaufenden Faserzüge die feineren Querverbindungen viel weniger deutlich hervortreten. Von der Richtigkeit dieser Auslegung kann man sich auf den Querschnitten überzeugen, wo man erkennt, daß das den distalen Teil der Sehzellen erfüllende Plasma einen netzig-maschigen Bau zeigt, der sich ganz

[1] Siehe O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskop. Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 94 ff. Ganglienzellen und Nervenfasern.

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

allmählich aus dem feinwabigen Bau hervorbildet, indem die Querverbindungen in der Längsrichtung immer seltener werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Wände des Wabenwerks bei diesem Umbildungsprozeß zum Teil durchbrochen werden und so ein netzigfibrilläres Gerüst entsteht. Ein Blick auf die Fig. 28 und 39—43 läßt diesen Übergang auf den einzelnen Querschnitten deutlich erkennen, wobei der Übersichtlichkeit halber das Pigment, welches in den Längsfaserzügen, bzw. in den Knotenpunkten des Maschenwerkes liegt, weggelassen wurde. In dem proximalen Teil der Stäbchenregion ist das Plasmawerk am dichtesten, distal wird es immer lockerer, um sich im distalen Ende der Sehzellen wieder stärker zu verdichten, indem es die Unterlage für die Pigmentanhäufungen bildet, die hier bei vielen Formen vorhanden sind. Auf entpigmentierten Schnitten erkennt man deutlich, daß die faserigen Elemente ganz allmählich in diese dichtere Plasmaansammlung übergehen (Fig. 35 rechts), entsprechend den Pigmentkörnerreihen, die in verschiedener Zahl durch den distalen Sehzellenteil ziehen und distal in einer starken Pigmentanhäufung enden, dem Pigmentkolben. In der Nähe desselben liegen die Pigmentkörnerreihen am dichtesten, was aber bei den einzelnen Arten variiert, ebenso wie die Pigmentkolben selbst, die bei *Eledone* viel stärker ausgebildet sind, als bei *Sepia* (vgl. Fig. 35 und 34). An Stellen, denen der distale Pigmentkolben fehlt, ist am distalen Ende kaum eine stärkere Plasmaansammlung zu beobachten, wovon ich mich auf Schnitten durch den »hellen Streifen« der *Sepia*-Retina — der sich von der übrigen Retina dadurch unterscheidet, daß er keine innere Pigmentzone hat — überzeugen konnte; hier vermochte ich nie etwas wahrzunehmen, was als Endknöpfchen einer Nervenfibrille anzusehen wäre. Dagegen unterlag ich öfters einer Täuschung, die mir erst bei genauerem Zusehen klar wurde, indem die Limitansfasern, welche sich mit Eisenhämatoxylin sehr stark färben und dann, über oder unter der Sehzelle verlaufend, vollkommen das Aussehen von Fibrillen hatten, die scheinbar in der Zelle verliefen. Sie erschienen auch am Ende verdickt, wenn sie, was häufig der Fall war, so angeschnitten waren, daß sie gerade mit dem Beginn der kegeligen Endzerfaserung aufhörten.

Bei *Illex* glaubte ich anfänglich die von Hesse hier als besonders groß geschilderten Endknöpfchen vor mir zu haben, als es mir gelang, runde kuglige Gebilde an den inneren Enden der Sehzellen deutlich nachzuweisen. Dabei fiel jedoch auf, daß diese

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

Gebilde nicht immer ganz gleich groß waren; ferner vermochte ich nie einen sicheren Zusammenhang mit einer proximal verlaufenden Fibrille nachzuweisen. Ich möchte nun nach meinen bisherigen Befunden die Existenz von Fibrillen mit Endknöpfchen bei *Illex* nicht durchaus in Abrede stellen, aber darauf hinweisen, daß es sehr wohl möglich ist, daß diese Endknöpfchen von kugeligen Gebilden vorgetäuscht worden sind, die, wie ich schon oben vermutungsweise äußerte, von einer in den spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen befindlichen Substanz herrühren, von deren Vorhandensein Hesse nichts bekannt war. Bei der Konservierung ist diese Substanz vermutlich in die Stäbchenteile eingedrungen, wobei das ganze in diesen befindliche Plasma samt den Fibrillen von den durchtretenden Tropfen verdrängt wurde; weshalb ich annehme, daß die verhältnismäßig dichte plasmatische Substanz, die ich am distalen Ende der Sehzellen vorfand, von dem ganzen zusammengeschobenen Plasma herrührt. Infolgedessen war auf den Querschnitten durch die Stäbchenregion von *Illex* nichts von plasmatischem Inhalte zu erkennen (Fig. 50 *a–c*), abgesehen von der obersten Stäbchenregion (Fig. 51), wo die Sehzelle von einem Plasmanetzwerk erfüllt wurde, das in der Mitte stark verdichtet war. Ich glaube jedoch nicht, daß es ein Knöpfchen im Querschnitt darstellt, da es noch eine schwach netzig-wabige Struktur erkennen läßt. Bei Sublimat-Eisessig-Konservierung waren nur in den distalen Enden kuglige Gebilde von etwa gleicher Größe wahrzunehmen (Fig. 46 *a* und 52), während bei Flemmingscher Konservierung die ganzen Stäbchen von größeren und kleineren tropfenartigen Gebilden erfüllt waren, die sich von den erst erwähnten Kugeln nicht unterscheiden ließen. Ich bemerke noch, um einer unrichtigen Deutung der Fig. 46 *b* vorzubeugen, daß die Kugeln, die hier an Enden von Fasern zu liegen scheinen, tatsächlich in den Faserkegeln liegen, den die Limitansfasern vor ihrem Übergang in die Limitans bilden. Dafür spricht auch der Querschnitt Fig. 53, der in dieser Höhe geführt ist und die Limitans in der Fläche zeigt; unter ihr sieht man die Faserkegel und in diesen die Kugeln, während die zwischen diesen Gebilden liegenden leeren Felder den etwas zurückgezogenen Sehzellen entsprechen[1].

[1] Wie ich vermuten möchte, sind die »grobkörnigen Massen« (00, S. 382), ebenso wie der proximale axiale Strang (00, S. 384), die Hesse in den Sehzellen von *Arca Noae* beschrieben hat, auf eine durch die Konservierung hervorgerufene Veränderung des von Carrière beschriebenen »kegelförmigen Binnen-

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

Schließlich komme ich noch auf die Stäbchen selbst zu sprechen, die von GRENACHER und zum Teil auch schon von früheren Untersuchern recht ausführlich und richtig beschrieben worden sind. Namentlich bei *Illex* zeigt die Stäbchenschicht durchschnittlich eine überaus regelmäßige Anordnung der einzelnen Elemente, deren drei hauptsächlichste Konfigurationen Fig. 50*a*—*c* im Querschnitt darstellen; dazu bemerke ich, daß namentlich die Übergangszone der einen Anordnung in die andre oft recht unregelmäßige Bilder liefert, und daß in der distalen Region die Regelmäßigkeit überhaupt verloren geht, während sie in der proximalen am häufigsten auftritt. Einen Grund für die Unterschiede in der Anordnung der Stäbchen in verschieden hohen Regionen der distalen Retinapartie vermag ich nicht anzugeben; ich vermute, daß sich die regelmäßige Anordnung der Stäbchen aus rein mechanischen Gründen erklärt, indem bei dieser Gruppierung der vorhandene Raum möglichst gut ausgenutzt wurde, und jede Zelle sich dadurch möglichst weit ausdehnen konnte. Allerdings trifft dieser Fall nicht für alle Zellen zu, denn häufig findet man in ein Viereck, welches von vier Halbzylindern vier verschiedener Sehzellen gebildet wird, eine andre Sehzelle mit zwei bedeutend kleineren Halbzylindern eingepfercht (*Sepia* Fig. 28, *Eledone* Fig. 42, *Illex* Fig. 50*b*). In den meisten von diesen Fällen sind die Stäbchen so dicht aneinander gepreßt, daß es ausgeschlossen ist, die Grenzen zwischen zwei benachbarten Stäbchen zu erkennen. Dieser Fall ist recht verbreitet und bereitet der Deutung vielfach große Schwierigkeiten. Er hat wohl vor allem GRENACHER veranlaßt, diese Bildungen als Rhabdome aufzufassen. Ich habe es vorgezogen, nur solche Stellen aus der Stäbchenregion abzubilden, wo ich immer noch mit einiger Sicherheit die Zugehörigkeit zweier Stäbchen zu einer Sehzelle nachzuweisen vermochte, was bei *Sepia* und *Eledone* häufig vollkommen ausgeschlossen ist. Überhaupt gehört in den Stäbchenregionen dieser Retinae die regelmäßige Anordnung zu den Seltenheiten, und häufig ist es ganz unmöglich, sich in dem unglaublichen Gewirr zurecht zu finden.

---

körpers« (89, S. 383), der den ganzen proximalen Teil der Sehzellen erfüllen soll, zurückzuführen. Dafür scheinen mir die sehr verschiedenen Bilder, die HESSE von diesen Teilen gibt, ebenso wie die Angaben CARRIÈRES zu sprechen, der die Körnerbildung der Einwirkung gewisser Konservierungsflüssigkeiten zuschreibt, was HESSE entgangen zu sein scheint. Da mir eigne Erfahrungen an diesem Objekt abgehen, will ich mich hier nur auf diese Vermutungen beschränken.

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

Der Übergang der Sockelpartie der Sehzellen in die Stäbchenregion findet nicht so plötzlich statt, wie man bisher angenommen hat, vielmehr konnte ich beobachten, daß die halbzylindrischen Stäbchen ganz allmählich in die Membran der Sockel übergehen (Fig. 25). Die Stäbchen erscheinen demnach als zwei gegenüberliegende halbzylindrische Verdickungsstreifen des distalen Teils der Sehzelle. Auf den Querschnitten durch die Stäbchenregion der Sehzellen beobachtet man daher auch stets, daß die Querschnitte der beiden zusammengehörigen Stäbchen durch eine feine Membran verbunden sind (Fig. 41, 42). In der mittleren und oberen Region der Stäbchen ist diese Verbindungsmembran jedoch wegen ihrer Dünne und der dichten Zusammenlagerung der Sehzellen in der Regel sehr schwer zu beobachten, bei genauem Studium aber sicher nachweisbar. In der proximalsten Partie der Stäbchenregion der Sehzellen bemerkt man auf dem Querschnitt, daß die Membran schon etwas dicker geworden ist als die der Sockel (Fig. 40 links); die Stäbchen sind hier nur als sehr schwache Verdickungen der Membran angedeutet und diese Verdickungen stehen sich noch nicht so regelmäßig gegenüber als in den höheren Partien der Sehzellen.

Wie ich nachzuweisen versuchte, geben die bisherigen Untersuchungen und die bisher angewandten Färbungsmethoden kein Recht zur Annahme einer Neurofibrille, welche die Sehzelle ihrer ganzen Länge nach durchzieht. Noch weniger hat sich ein Beweis dafür erbringen lassen, daß eine derartige Fibrille mit einem Knöpfchen distal endige. Die zahlreichen faserigen Elemente, die als Bestandteile eines den ganzen Stäbchenteil der Sehzelle erfüllenden Plasmanetzes anzusehen sind, sind als Substrat des Pigments zu betrachten, indem sie die Bahnen vorstellen, in welchen das Pigment wandert. Grenacher hat in seiner Erwiderung auf Lenhossèks Arbeit auch schon an diese Umdeutung der Fibrille gedacht, wenn er sagt: »Da in der Zeit, als ich meine Untersuchungen anstellte, noch so gut wie nichts über die Pigmentbewegungen im Cephalopodenauge bekannt war, konnte ich nicht gut jene Fasern damit in Beziehung bringen. Jetzt aber möchte ich auf diese, wenn auch entfernte Möglichkeit hinweisen« (95, S. 281). Als eigentliches nervöses Element vermochte ich nur die Nervenlamelle festzustellen, die in den basalen Teil der Sehzelle eindringt und sie bis in den proximalen Teil des Stäbchensockels durchzieht, wo sie in einer starken Pigmentanhäufung endigt. Diese

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

Erscheinung, daß eine ganze Nervenfaser oder doch ihre Hauptmasse als gut unterscheidbares Gebilde in die Sehzelle eindringt, wird ziemlich vereinzelt dastehen. Bei *Nautilus* konnte ich die Nervenfaser auf eine kurze Strecke in der Sehzelle verlaufen sehen; eine entsprechende Beobachtung machte auch Redikorzew, der in den Sehzellen von *Calopteryx splendens* das Eindringen einer wohl unterscheidbaren Nervenfaser beschrieben hat (00, Taf. XXXIX, Fig. 18, 19). Ob sonst noch entsprechende Verhältnisse bei Sehzellen beobachtet sind, ist mir nicht bekannt; denn die vielen Fälle, die wir von Arthropoden kennen, wo allmählich die Nervenfaser in die Sehzelle übergeht, lassen sich nicht hierfür anführen. Diese außergewöhnlichen Bildungen werden sich aber in die bisher bekannten Tatsachen besser einreihen lassen, wenn man annimmt, daß die ganze Nervenfaser eigentlich nur eine Fibrille mit einer ganz feinen Hülle darstellt, und es sind ja auch schon derartige Fasern beschrieben worden. Anderseits erklärt sich für die Dibranchiaten vielleicht die Nervenfaser in der Zelle in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht derart, daß die Sehzelle die Nervenfaser umwachsen hat; denn, wie wir durch Hesse wissen, befinden sich die Sehzellen ursprünglich über der Basalmembran und wandern erst während der Entwicklung durch sie hindurch, wobei sie das unterliegende Bindegewebe verdrängen. Wenn nun die Zellen schon vor ihrer Wanderung mit Nervenfasern zusammenhängen, was aber noch nicht beobachtet ist, so kann man sich vorstellen, daß die Zelle die Faser entlang wächst, und diese dadurch in erstere zu liegen kommt. Dafür scheinen mir auch die Vergleiche verschieden dicker Retinae und verschieden alter Augen derselben Species zu sprechen; dabei stellte sich heraus, daß die Sockelregion stets gleich hoch ist, während die Stäbchen bedeutend und die proximale Sehzellenregion etwas mit der Größe des Auges an Höhe zugenommen hatten, und daß sich damit die Dickendifferenzen erklärten.

Eine dritte Erklärung wäre die, auf welche ich schon am Schluß des die *Nautilus*-Retina behandelnden Teils hingewiesen habe; daß nämlich die Nervenfaser in die Sehzelle erst sekundär, als periphere Faser einer in dem Ganglion opticum liegenden Zelle, eingewandert wäre; was allerdings sowohl den bisherigen Erfahrungen über Sehzellen im allgemeinen, als auch den Verhältnissen in dem Ganglion opticum, welches bisher freilich nur mit der Golgi-Methode untersucht worden ist, widersprechen würde. Haben wir viertens aber die Sehzelle der Dibranchiaten als primäre Sinneszelle aufzufassen,

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

so ist die Nervenfaser als ein Differenzierungsprodukt in der Sehzelle zu betrachten.

Die Art der Lichtreception muß, bei tatsächlichem Fehlen der Neurofibrille im Stäbchenteil, eine etwas andre sein, als bisher angenommen worden ist; nimmt man an, daß die Endigung der Nervenlamelle im Stäbchensockel das eigentliche Receptionsorgan darstelle, so ergibt sich die Schwierigkeit, daß die vorgelagerten Pigmentmassen und ihre Wanderung sich nur sehr schwer damit in Zusammenhang bringen lassen. Nun ist aber über die tatsächliche physiologische Bedeutung des Pigments, die zweifellos eine sehr verschiedene sein kann, bisher noch kaum etwas Näheres bekannt; es ist daher nicht von vornherein auszuschließen, daß gerade die großen Pigmentanhäufungen durch starke Lichtabsorption an dem Photoreceptionsprozeß beteiligt sind und daß die Nervenendigungen in dem Sockel die Receptionsorgane darstellen.

Ich will derartige Erörterungen nicht weiter ausspinnen, da sie nur ganz hypothetischer Natur sein können, und möchte zum Schluß noch einen Vergleich der Dibranchiaten-Retina mit der des *Nautilus* und mit der Wirbeltierretina anstellen. Die Übereinstimmung im Aufbau der Dibranchiaten- und Tetrabranchiatenretina ist gering. Zu erwähnen ist eigentlich nur, daß sich in beiden Retinae Sehzellen und indifferente Zellen finden; letztere habe ich, nach Analogie mit den entsprechenden Zellen der Dibranchiaten, auch bei *Nautilus* als Limitanszellen bezeichnet. Von Bedeutung erscheint noch der Punkt, daß bei *Nautilus* alle Elemente der Basalmembran aufsitzen und die Nervenfasern durch dieselbe eintreten, während bei Dibranchiaten die Kernteile der Sehzellen unter die Basalmembran gewandert sind. Damit erklärt sich aber auch die Frage, warum sich in der *Nautilus*-Retina keine Gefäße finden, während diese doch in der Dibranchiatenretina so zahlreich auftreten. Der Grund beruht auf dem Durchwandern der Sehzellen bei Dibranchiaten, weshalb die Capillaren, die vorher unter der Retina lagen, nun zwischen die proximalen Teile der Sehzellen zu liegen kommen. Tatsächlich sind die Gefäße in beiden Fällen gleich weit vorgedrungen, nämlich bis zur Basalmembran. Dieser sitzen bei *Nautilus* alle Zellen der Retina auf. Stellen wir uns die Basalmembran der *Nautilus*-Retina distal verschoben vor, etwa bis dicht unter die Limitanskerne, so daß die Sehzellen dann mit ihren Kernteilen unter der Basalmembran liegen, so könnten wir die Retina nun ebenso wie die der Dibranchiaten in drei Zonen einteilen.

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

Lenhossék hat bekanntlich eine genaue Vergleichung der Dibranchiatenretina nebst dem zu ihr gehörigen Ganglion opticum mit den Schichten der Vertebratenretina vorgenommen und dabei eine wesentliche Übereinstimmung in der Zusammensetzung beider feststellen können. Ob sich der Vergleich in allen Punkten aufrecht erhalten läßt, will ich hier nicht untersuchen. Lenhossék wies nach, daß die Dibranchiatenretina nicht wie früher angenommen wurde, der ganzen Retina der Wirbeltiere entspreche, sondern speziell nur der Neuroepithelschicht derselben, und zwar hält er die »Sehzellen der Cephalopoden für Analoga der Zapfenzellen der Vertebraten« (96, S. 96). Er glaubt diesen Schluß ziehen zu dürfen wegen der ziemlich großen Übereinstimmung der zentripetalen Endigungen dieser beiden Zellenformen; beide endigen mit kegelförmigen Anschwellungen, die sich in feine Fasern auflösen. Weiter vergleicht er den spindelförmigen Stäbchensockel mit dem Innenglied der Zapfen; von einem Außenglied spricht er nicht. Mir scheint auch eine Analogisierung von Außen- und Innenglied der Zapfenzelle mit Stäbchen und Stäbchensockel der Dibranchiatensehzelle ganz plausibel. Die ganze Übereinstimmung wird natürlicherweise außerordentlich dadurch verwischt, daß sich bei den Dibranchiaten kein besonderes Pigmentepithel findet, sondern, daß das Pigment hier in die Sehzellen zu liegen kommt und Stäbchen und Sockel innerlich erfüllt, statt sie äußerlich zu umgeben. Diesen Vergleich zwischen den Sehzellen der beiden Retinae kann man nun noch etwas weiterführen; die Stäbchen der Dibranchiaten und die Außenglieder haben beide eine Plättchenstruktur[1]; die Stäbchensockel und die Innenglieder können beide Inhaltskörper enthalten (wie ich glaube, kann ich für diesen Vergleich die spindelförmigen Anschwellungen bei *Illex* zu den Stäbchensockeln rechnen), und Stäbchen und Stäbchensockel sind ebenso wie die Zapfen von dem Kernteil der Sehzellen durch eine Membran abgegrenzt. Die Limitanszellen und die Limitans würden für die Dibranchiaten als accessorisches Element hinzukommen, welches sich bei dem vertierten Aufbau des Auges als nötig erwies.

Diese konvergente Ausbildung der Retina der dibranchiaten Cephalopoden und der Neuroepithelschicht der Vertebraten, bei

[1] In einigen Fällen vermochte ich mich von der Plättchenstruktur der Stäbchen der Dibranchiaten zu überzeugen, die zuerst von Max Schultze beschrieben worden ist. Bei der Untersuchung der Stäbchen in Wasser und in Kanadabalsam konnte ich beobachten, daß diese Plättchen einen feinwabigen Bau haben.

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

Ausschluß jeglicher phylogenetischer Spekulationen, scheint mir ein Beweis dafür zu sein, daß es in der Natur eine beschränkte Zahl von Möglichkeiten der Ausgestaltung gibt, in welchen eine hochdifferenzierte Retina ihren Ausdruck finden kann.

Heidelberg, im Juli 1904.

Literaturverzeichnis.

97. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. S. 495—748.
66. A. Babuchin, Vergleichend-histologische Studien. I. Über den Bau der Cephalopodenretina. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. S. 127—140.
01. Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 11, 12 u. 13.
85. O. Bütschli, Nachschrift zu der Arbeit von Hilger. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. S. 372—375.
85. J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.
89. —— Über Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. S. 378—402.
92. E. Göppert, Untersuchungen über die Sehorgane der Salpen. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. S. 250—294.
75. R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Nov. Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XXXIX. S. 35—130.
00. R. Greeff, Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Graefe-Saemisch. Handb. der ges. Augenheilkunde. I. Teil. Bd. I. V. Kap.
74. H. Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XXIV. S. 419—498.
84. —— Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. S. 1—50.
95. —— Über die Retina der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XVIII.
95. B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. R. Semons Zoologische Forschungsreisen in Australien. Bd. V. S. 189—204.
65. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XV. S. 155—242.
96. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. S. 393—419.
99. —— Desgl. V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. S. 446—516.
00. —— Desgl. VI. Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. S. 379 bis 477.

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

02. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. S. 565—656.
04. —— Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Suppl. VII. S. 471—518.
85. C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morphol. Jahrb. Bd. X. S. 351—371.
77. H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
62—66. W. Keferstein, Malacozoa cephalophora. In: H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. III. 2. Teil.
94. M. v. Lenhossék, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. S. 636—660.
96. —— Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. S. 45—120.
32. R. Owen, Memoir on the pearly Nautilus etc. London 1832. Mit 8 Tafeln (Publ. by the R. Coll. of Surgeons.)
91. B. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. für Anat. u. Physiol. Physiolog. Abt. Jahrg. 1891. S. 367—372.
00. Wl. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 581—625.
69. M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. S. 1—25.
41. M. A. Valenciennes, Nouvelles Recherches sur le Nautile flambé (Nautilus pompilius Lam.). Arch. d. Muséum d'histoire naturelle. Tom. II. p. 257—314.
04. E. Zugmayer, Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus Cardium. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 478—508.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

bg, Bindegewebe;
bgf, Blutgefäß;
bk, Blutkörper;
bm, Basalmembran;
bz, Bindegewebszelle;
gm, Grenzmembran (*Nautilus*);
lf, Limitansfaser;
lfk, Limitansfaserkegel;
lm, Limitans;
lz, Limitanszelle;
n^b, Kern der Bindegewebszelle;
n^{bf}, Kern der Blutgefäße;
nf, Nervenfibrille;
n^l, Kern der Limitanszelle;
Nl, Nervenlamelle in der Sehzelle (Dibranchiaten);
n^s, Kern der Sehzelle;
nv, Nervenfaser;
phs, Phaosom (gestreifter Körper in den Sehzellen von *Nautilus*);
sp, spindelförmige Anschwellungen der Sehzellen von *Illex*;
sts, Stäbchensockel der Sehzelle;
st, Stäbchen;
st^d, distaler Stäbchenteil;
st^{pr}, proximaler Stäbchenteil;

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

sz, Sehzelle; a, Mantel, i, Röhrchen; sz^{pr}, proximaler Teil der Sehzelle; sz^{d}, distaler Teil der Sehzelle; sz^{p}, faseriges Protoplasma d. Sehzellen; zs, Zwischensubstanz.

Die Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen und einem Zeissschen Mikroskop ausgeführt worden.

Tafel XVII.

Fig. 1—24. Retina von *Nautilus pompilius*[1].

Fig. 1. Schema der Retina im Längsschnitt unter Beibehaltung der natürlichen Größenverhältnisse. Es sind vier Sehzellen (sz) und sechs Limitanszellen (lz) dargestellt, die alle der Basalmembran (bm) aufsitzen. Die breiteren Sehzellen sind an ihrem distalen Ende unvollständig. Die Limitanszellen verlaufen distal als Fasern (lf), die sich in Faserkegel spalten (lfk) und in die Limitans (lm) übergehen. Von den zwei Schichten von Kernen gehören die tiefer gelegenen eiförmigen (n^{s}) zu den Sehzellen, die höheren schmalen spindelförmigen (n^{l}) zu den Limitanszellen. Über oder unter den Sehzellkernen liegen die Phaosome (phs), als hellere eiförmige Gebilde. In den proximalen Sehzellenteil (sz^{pr}) tritt die Nervenfaser (nv) ein. Oberhalb des Sehzellenkerns, bzw. des Phaosoms (phs), beginnt in der Sehzelle das Röhrchen (i) und verläuft von hier durch den ganzen distalen Sehzellenteil (sz^{d}): das zu beiden Seiten des Röhrchens liegende Plasma (a) der Sehzelle bildet einen Mantel um das Röhrchen. Die Sehzellen liegen in einer Zwischensubstanz (zs). Die Grenzmembran (gm) trennt die distale Retinaregion von der proximalen pigmentierten. In letzterer sind die Sehzellen (sz^{pr}) nur auf eine kurze Strecke pigmentiert, während die Limitanszellen (lz^{pr}), in ihrem ganzen proximalen Verlauf Pigment enthalten. Eine Bindegewebszelle (bz) liegt oberhalb, eine unterhalb der Basalmembran. Die römischen Zahlen beziehen sich auf die Schnitthöhen der Querschnitte Fig. 9—18. Vergr. etwa 350.

Fig. 2*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Über der Basalmembran (bm) verlaufen zahlreiche Nervenfasern (nv). In den Sehzellen (sz^{pr}) liegen die zugehörigen Kerne (n^{s}), über einem derselben ein zerfallenes Phaosom (phs). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 3*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Die Basalmembran (bm) zeigt eine Unterbrechung, durch welche Nervenfasern (nv) zu den Sehzellen (sz^{pr}) herantreten. phs, Rest eines Phaosoms. Die beiden dicht übereinander liegenden Kerne gehören verschiedenen Sehzellen an. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 4*. Längsschnitt durch die basale Region der Retina. Eine horizontal liegende Sehzelle, über der sich mehrere andre zusammenschließen. Auf der linken Seite tritt eine Nervenfaser in eine Sehzelle (sz^{pr}) ein. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 5 a—d. Verschiedene im Klopfpräparat isolierte Teile von Limitanszellen. c und d sind entpigmentiert. Die Limitansfasern (lf) sind um den Kern (n^{l}) in zwei bis drei feinere Fasern zerspalten (c, d). In d ist der Kern aus der zerspaltenen Faser künstlich herausgedrückt. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 6. Längsschnitt durch die basale Partie zweier Sehzellen; unter den

[1] Die Figuren, die der Retina des kleineren *Nautilus* entnommen sind, sind in der Tafelerklärung mit einem * versehen.

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

Kernen (n^s) liegen Phaosome (*phs*) als gestreifte Körper. Zwei weitere Phaosome liegen unterhalb der Basalmembran (*bm*) im Verlauf von Nervenfasern. Wässeriges Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 750.

Fig. 7. Einige ausgewählte Sehzellen mit Phaosomen (*phs*), die verschiedene Streifung erkennen lassen. Die hellen Flecke in den Sehzellen sind Vacuolen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 8*. Einige ausgewählte proximale Teile von Sehzellen mit Nervenfasereintritt (*nr*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 9 (*I*)*. Querschnitt durch die Region der Nervenfasern direkt an der Basalmembran. Zwischen den Nervenfasern (*nr*) liegen die Querschnitte der basalen Limitansfaserkegel (*lf*) als Gruppen schwarzer Punkte; die Querschnitte der Sehzellen (sz^{pr}) erscheinen als sternförmige graue Flächen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 10 (*II*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Sehzellenkerne (n^s); außer diesen sind auch Sehzellen in der Höhe der Phaosome (*phs*) getroffen. Zwischen den Sehzellen liegen Limitansfasern (*lf*) mit zugehörigem Plasma. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 11 (*III*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (n^l). In den Sehzellen sind Röhrchenquerschnitte zum Teil mit Nervenfibrillen (*nf*) zu erkennen. Die wenigen Limitansfasern (*lf*) gehören zu Limitanszellen, deren Kerne höher oder tiefer liegen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 12 (*IV*)*. Entpigmentierter Querschnitt durch die oberste Pigmentregion. In den axialen Röhrchen (*i*) liegt eine Nervenfibrille (*nf*); an der Wand der Röhrchen liegen mehr oder weniger schwarze Punkte, die peripheren Ansatzstellen von radiären Plasmamaschen. Die Limitansfasern (*lf*) sind verdickt und mit feinen Fortsätzen versehen, die vermutlich in Beziehung zur Grenzmembran stehen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 13 (*V*). Querschnitt durch die unmittelbar über der Pigmentzone gelegene Region. Jede Sehzelle ist von einem hellen Hof umgeben (eine Art Alveolarsaum) in jeder Sehzelle liegen eine bis vier Nervenfibrillen (*nf*). Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 14 (*VI*)*. Querschnitt durch den basalen Teil der distalen Region der Sehzellen. Die Sehzellen bestehen aus einem wabigen äußeren Mantel (*a*) und einem axialen Röhrchen (*i*), das die Nervenfibrille (*nf*) enthält. Die Limitansfasern (*lf*) sind zum Teil miteinander verschmolzen oder liegen an Vacuolen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 15 (*VII*)*. Querschnitt durch die mittlere distale Sehzellenregion. Sehzellen wie in Fig. 14. Der Zusammentritt der Limitansfasern zu Gruppen ist weiter fortgeschritten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 15*a**. Einige ausgewählte Querschnitte von Sehzellen aus der Region der Fig. 15. Der Mantel (*a*) besteht aus einer Wabenlage; in dem axialen Röhrchen (*i*) befinden sich ein bis drei nervöse Fibrillen (*nf*), die durch radiale Fäserchen peripher befestigt sind. Diese Fäserchen sind die Wände von radiär angeordneten Plasmawaben. Zwischensubstanz (*zs*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergrößerung 1500.

Fig. 16 (*VIII*)*. Querschnitt durch die distalste Region der Sehzellen, die hier verschieden großen Durchmesser haben. An Zelle *x* ist weder Mantel noch Röhrchen, sondern nur die Fibrille zu unterscheiden. Die Limitansfasern (*lf*)

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

sind zu unregelmäßigen Bündeln, meist an Vacuolen zusammengetreten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 17 (*LX*)*. Querschnitt durch die Basis der Limitansfaserkegel. Sehzellen sind nicht mehr nachweisbar. Die schwarzen durchlöcherten Platten (*lf*) sind durch Verschmelzung von Limitansfasern entstanden zu denken, die sich in Faserkegel zerspalten. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 18 (*X*)*. Querschnitt durch die Limitans (*lm*) mit wabig globulitischer Struktur; in ihr liegen unregelmäßig zerstreute rundliche Körper von unbekannter Herkunft und Bedeutung (*y*). Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. G. 1000.

Fig. 19. Längsschnitt durch die distalste Region der Retina. Die Limitansfasern (*lf*) lösen sich in Faserkegel (*lflz*) auf, die in die Limitans (*lm*) übergehen. *hk*, halbkugelige homogene Körper (nicht dieselben wie in Fig. 18). Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 750.

Fig. 20. Übergang einer Limitansfaser in den Faserkegel und die Limitans im Längsschnitt. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1500.

Fig. 21. Mittlere Partie der distalen Sehzellenregion im Längsschnitt mit lamellös geschichteter Zwischensubstanz (*zs*). Die Sehzellen (sz^d) sind an ihrem geraden Verlauf kenntlich; in ihnen verläuft eine Nervenfibrille (*nf*). Die geschlängelten Limitansfasern (*lf*) haben einfache oder doppelte Konturen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 22. Die gleiche Region wie Fig. 21 im Querschnitt. Die lamellöse Zwischensubstanz erscheint fast homogen. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergrößerung 1000.

Fig. 23*. Längsschnitt durch die Übergangszone der proximalen Region der Retina in die distale. Die rechte Seite ist nach einem entpigmentierten Präparat gezeichnet. Die Sehzellen sind in der Höhe der Grenzmembran (*gm*) etwas eingeschnürt. In ihnen verläuft in schwachen Schlängelungen das axiale Röhrchen (*i*), in dessen Inneren die Nervenfibrille (*nf*) in schraubigen Windungen hinzieht. Die zwischen den Sehzellen verlaufenden Limitansfasern (*lf*) verdicken sich vor ihrem Durchtritt durch die Grenzmembran (*gm*). Die wabig erscheinende Zwischensubstanz (*sz*) ist durch eine schmale Reihe spaltenartiger Lückenräume von der Grenzmembran getrennt. Das Pigment der Limitanszellen reicht bis zur Höhe der Grenzmembran. Die Figur ist aus zwei Präparaten kombiniert; der pigmentierte linke Teil: Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Präparat, der entpigmentierte rechte Teil: Ammoniummolybdat-Toluidinblau-Präparat. Vergr. 1500.

Fig. 24. Proximale Region der Retina; auf der rechten Seite nach einem entpigmentierten Präparat gezeichnet. Die Lage der Kernschichten ist zu erkennen, und besonders die Beziehungen der Phaosome (*phs*) zu den Sehzellkernen (n^s). Im pigmentierten Teil der Sehzellen liegen vereinzelt Pigmentklumpen. Die Elemente, die auf dem Schnitt nur unvollständig getroffen waren, sind fortgelassen. Polychrom. Methylenblau. Vergr. 500.

Tafel XVIII.

Fig. 25—34 von *Sepia officinalis*.

Fig. 25. Entpigmentierter Längsschnitt der Stäbchensockelregion. Die gelbe Nervenlamelle (*Nl*) hört bald nach ihrem Durchtritt durch die Basalmembran (*bm*) auf, indem an ihre Stelle das längsfaserig-wabige, blaugefärbte Plasma tritt. Die Maschenstruktur dieses Plasmas wird in der Stäbchenregion immer lockerer, wobei die Längsfasern deutlicher sind als die Querverbindungen (*szp*). Zwei Sockelteile sind eben angeschnitten und nur bis zur Basalmembran zu

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

verfolgen. Letzterer sitzen die Limitanszellen (*lz*) auf und entsenden distal Limitansfasern (*lf*). 4%iges Formol, Boraxkarmin, Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 26. Schema eines Längsschnittes der Retina von *Sepia officinalis* und *Eledone moschata* (auf letztere beziehen sich die rechtsstehenden Zahlen, die die Schnitthöhen der Flächenschnitte Fig. 37—43 angeben). Auf der rechten Seite ist das Pigment fortgelassen, um das faserige Plasma (*szp*), in welchem das Pigment liegt, zu veranschaulichen. Die Nervenfaser (*nv*) tritt in die Sehzelle ein und verbreitert sich hier zur Nervenlamelle (*Nl*), die bis zur unteren Sockelpartie zieht; die Nervenlamelle ist ungefaltet oder gefaltet, oder streckenweise in mehrere Lamellen gespalten. Von dem pigmentierten Stäbchensockel (*sts*) zieht das pigmentierte Plasmafasernetz durch die Stäbchenschicht bis zur distalen Pigmentanhäufung. Die Sockelregion (*sts*) ist nach unten von der Basalmembran begrenzt; letzterer sitzen pigmentierte Limitanszellen (*lz*) auf, die zwischen die Stäbchen (*st*) Fasern (*lf*) entsenden, welche in der distalsten Region der Retina wieder sichtbar werden und in die Limitans (*lm*) übergehen. Vergrößerung etwa 350.

Fig. 27. Proximale Region der Retina im Längsschnitt. Zwischen den Sehzellen verteilt sich ein lamellöses Bindegewebsgerüst (*bg*), das von den proximalen Bindegewebszellen (*bz*) entspringt und bildet vollständige Hüllen um die Nervenfasern (*nv*). Aus technischen Rücksichten sind die Nervenlamellen immer so dargestellt, als wenn die Sehzellenkerne (n^s) auf ihnen liegen. Längs beider Ränder der Nervenlamelle verläuft ein schwach blaugefärbter plasmatischer Saum, d. h. das Plasma der Sehzellen, in welchem die Nervenlamelle liegt. (Die rechtsstehenden römischen Zahlen beziehen sich auf die Querschnitte Fig. 30—33.) 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 750.

Fig. 28. Entpigmentierter Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion. Die Querschnitte der Sehzellen und ihrer Stäbchen sind sehr verschieden groß, so daß oft kleinere Querschnitte von Sehzellen mit den zugehörigen Stäbchen zwischen größeren eingeschlossen sind. *szp*, plasmatisches Netzwerk der Sehzellen. Zenkersche Mischung, Boraxkarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergrößerung 1000.

Fig. 29. Querschnitt durch die distalen Pigmentanhäufungen in den Sehzellen (sz^d), dazwischen Limitanszerfaserung (*lf*). Vgl. Fig. 34 im Längsschnitt. Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 30 (*I*). Entpigmentierter Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (n^l) (vgl. Fig. 25 und 27). Nur auf einigen Sehzellenquerschnitten ist das innerste Ende der Nervenlamelle (*Nl*) zu erkennen; die meisten zeigen ein vacuoläres Plasma. Die Limitanszellen sind durch feine Fortsätze, welche die Basalmembran bilden, untereinander verbunden. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

Fig. 31 (*II*). Entpigmentierter Querschnitt in der Region *II* der Fig. 27. Die Nervenlamellen (*Nl*) lassen hier zum Teil eine Zusammensetzung aus zwei Platten erkennen. *bgf* Blutgefäß. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

Fig. 32 (*III*). Querschnitt durch die Kernregion der Sehzellen (n^s). Die Nervenlamelle umfaßt den Kern eng. Zwischen den Zellen verbreitet sich ein bindegewebiges Netzwerk (*bg*). 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1000.

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

Fig. 33 (*IV*). Querschnitt in der Höhe *IV*, Fig. 27. Die Nervenfasern (*nv*) sind zu Gruppen zusammengetreten. 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 34. Längsschnitt durch die distalste Sehzellenregion. Drei Sehzellen sind dargestellt: die mittlere im optischen Längsschnitt, die beiden seitlichen dagegen in der Aufsicht. Von den distalen Pigmentanhäufungen zieht das mit Pigmentkörnchen erfüllte plasmatische Faserwerk proximal. Die Sehzellen haben sich von der Limitans (*lm*) zurückgezogen, so daß das Limitansfaserwerk (*lf*) deutlich zu sehen ist. Zenkersche Mischung, 4%iges Formol, Boraxkarmin-Osmium-Holzessig, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 35—43 von *Eledone moschata.*

Fig. 35. Längsschnitt durch die distalste Sehzellenregion; die rechte Sehzelle ist entpigmentiert, so daß das Plasma, das sich proximal in Längsfasern fortsetzt, sichtbar ist. Eine der Fasern erscheint meist etwas dicker. Zenkersche Mischung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 36*a* und *b*. Längsschnitt durch die proximale Region der Sehzellen. Fig. 36*b* zeigt zwei Sehzellen einer niedrigeren Retina als Fig. 36*a*; die verschiedenen schwarzen Streifen sind die Längsschnitte der gefalteten Nervenlamellen (*Nl*). Die beiden längeren Sehzellen der Fig. 36*a* sind von einer einfachen Nervenlamelle durchzogen, die in der Sockelregion (*sts*) endigt. In der rechten Zelle von Fig. 36*a* verläuft die Lamelle über dem Kern. Die starken Fasern zwischen den Stäbchensockeln gehören zu den Limitanszellen und zerspalten sich vor dem Eintritt in die Stäbchenregion. Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin Vergr. 750.

Fig. 37 (vgl. Fig. 26). Querschnitt durch die mittlere proximale Partie der Sehzellen. Die schwarze Nervenlamelle (*Nl*) zeigt sehr verschiedene Querschnittsbilder. 4%iges Formol, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 38. Querschnitt durch die Region der Limitanskerne (*n^l*). Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 39. Entpigmentierter Querschnitt durch die mittlere Stäbchensockelregion. Das Sockelplasma (*sts*) ist wabig strukturiert mit einem ziemlich deutlichen Alveolarsaum. Die dazwischen liegenden Querschnitte der Limitansfasern sind zum Teil lamellenartig und verzweigt; auch finden sich Zusammenhänge zwischen benachbarten Fasern. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 40. Etwas schräg geführter entpigmentierter Querschnitt durch die Übergangszone der Sockel in die Stäbchenregion. Links sind noch die obersten Sockelteile getroffen mit zum Teil schon verdickter Membran; rechts dagegen hat sich die Wand zu den basalsten Teilen der Stäbchen verdickt. Das alveoläre Sockelplasma wird in der Stäbchenregion locker wabig. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Tafel XIX.

Fig. 41—43 von *Eledone moschata.*

Fig. 41. Querschnitt durch die untere Stäbchenregion. Die Zugehörigkeit zweier halbzylindrischer Stäbchenquerschnitte zu einer Sehzelle ist leicht zu erkennen. Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 42. Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion. Die beiden oberen Stäbchenvierecke (sog. Rhabdome Grenachers) schließen je eine kleinere Sehzelle mit zugehörigen Stäbchen ein. Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

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

Fig. 43. Querschnitt durch die mittlere Stäbchenregion mit unregelmäßiger Anordnung der Stäbchen. Zenkersche Mischung, Eisenhämatoxylin. Vergrößerung 1000.

Fig. 44—54 von *Illex coindetii*.

Fig. 44. Längsschnitt durch die Region der Stäbchensockel und der spindelförmigen Anschwellungen der Sehzellen. Diese verschmälern sich nach Durchtritt durch die Basalmembran (*bm*) in wechselnder Höhe zu feinen Fäden, die sich alsbald wieder zu spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) erweitern. Diese verjüngen sich abermals zu Fäden und verbreitern sich zu den pigmentierten Stäbchensockeln (*sts*). Von diesen zieht fibrilläres Plasma (*szp*), das in seinem untersten Teil Pigment enthält, distal durch die Stäbchenregion der Sehzellen. Die Nervenlamelle (*Nl*) verläuft in den proximalen Teilen der Sehzellen (sz^{pr}), in den spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) und noch im proximalen Teil der Stäbchensockel (*sts*). In den Zwischenfäden sieht man höchst selten die Nervenlamelle (siehe †). Die Limitanszellen (*lz*) entsenden feine Fasern zwischen die Stäbchen und nach der Basalmembran (*bm*). Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 45. Entpigmentierter Längsschnitt durch eine niedrigere Retinapartie; einige Sehzellen ohne spindelförmige Anschwellungen. Limitansfasern (*lf*) sind deutlich. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 750.

Fig. 46*a*. Längsschnitt durch die distalste Stäbchenregion (st^d); in den Sehzellenenden liegen kugelige Körper verschiedener Größe. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 46*b*. Wie Fig. 46*a*. In den Limitansfaserkegeln liegen kugelige schwarze Körper, ebenso innerhalb der Sehzellen, von gleicher Farbe und ganz verschiedener Größe. Flemmingsches Gemisch, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 47. Längsschnitt durch die proximale Region der Retina; die Nervenlamelle (*Nl* ist ziemlich schmal. Eigentümliche Struktur der Sehzellenkerne (n^s) nach Boraxkarminpräparat. Eine pigmentierte Bindegewebszelle (*bz*) ragt durch die Basalmembran (*bm*). Zwei Sehzellen sind unterhalb der Basalmembran spindelförmig angeschwollen. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergrößerung 750.

Fig. 48. Querschnitt dicht unterhalb der Basalmembran geführt (vgl. Fig. 54), Capillarenanastomose (*bgf*), Blutgefäßkern (n^{bf}). Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 49. Querschnitt durch die Region der spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) der Sehzellen. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1000.

Fig. 50*a—c*. Querschnitte durch die Stäbchenregion, welche die häufigsten Gruppierungen darstellen. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 51. Querschnitt durch die distalste Stäbchenregion. In jeder Sehzelle liegt dunkel gefärbtes Plasma, von dem Fäden zur Wand (Stäbchen) ziehen. Stäbchengruppierung unregelmäßig. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 52. Querschnitt durch die distalen Sehzellenendigungen. In den meisten liegen ein bis zwei verschieden große Kugeln. Sublimat-Eisessig, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 53. Querschnitt durch die Limitans und die darunter liegenden Limi-

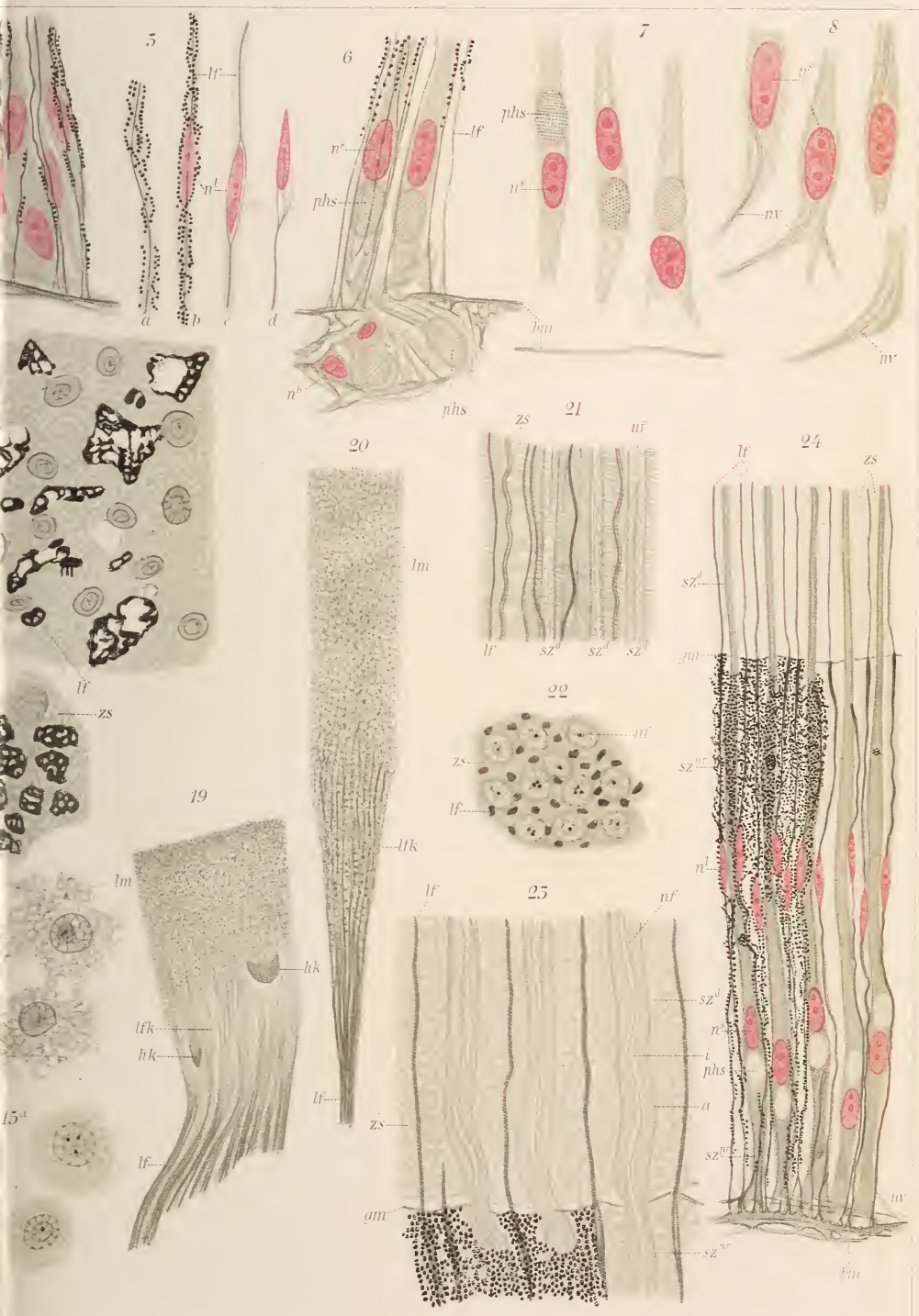
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tansfaserkegel (*lfk*), zum Teil mit eingelagerten Kugeln. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000.

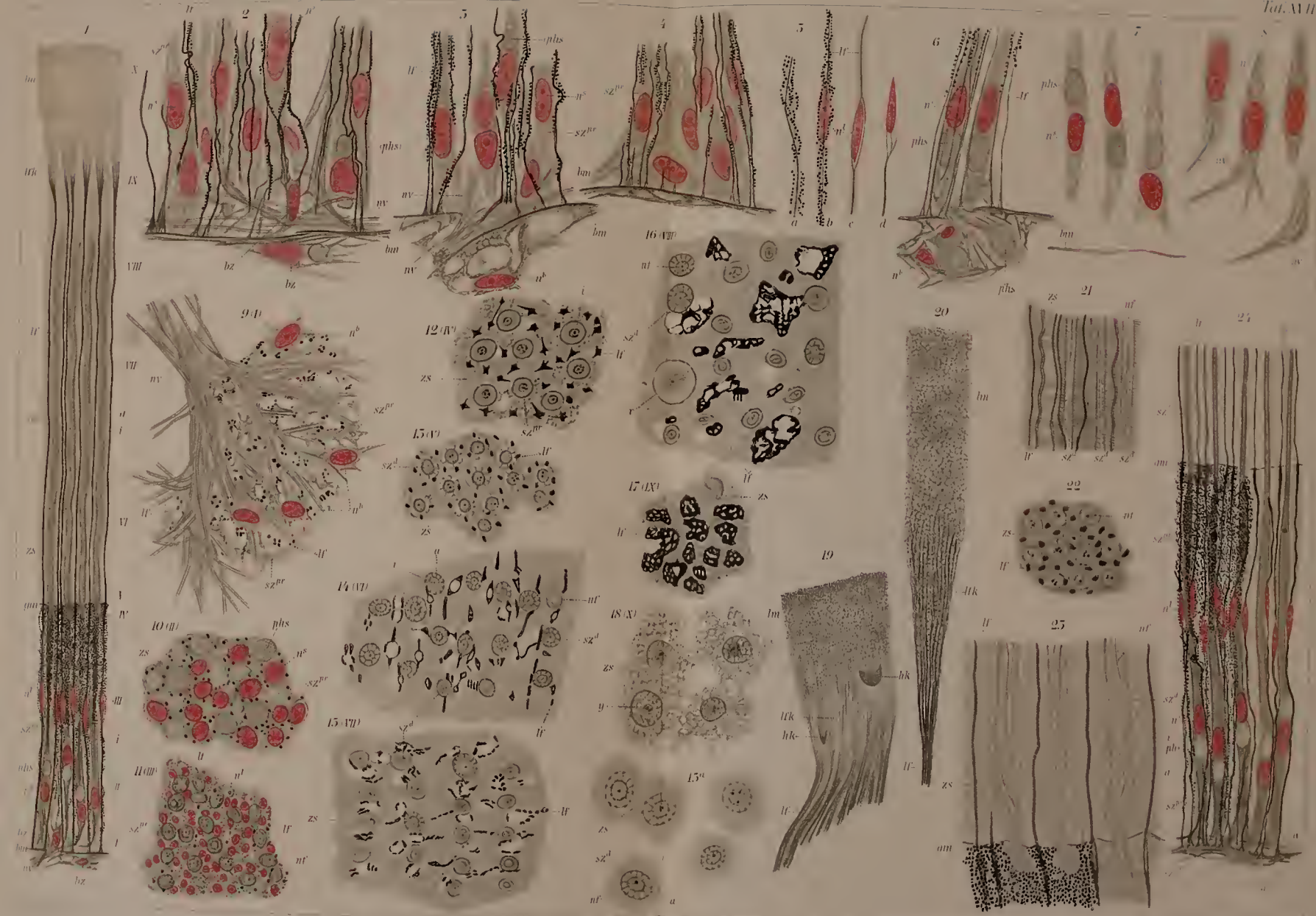
Fig. 54. Längsschnitt der Retina etwas schematisiert. Rechts eine einzelne Sehzelle. Die proximale Retinaregion hat eine ziemlich hohe Schicht von Sehzellenkernen (n^s). Die Region der spindelförmigen Anschwellungen (*sp*) liegt oberhalb der Basalmembran (*bm*), hierauf folgt die pigmentierte Sockelregion (*sts*), von der auch noch Pigment in die untere Stäbchenregion vordringt. Die distalen Sehzellenenden sind mit dichterem Plasma erfüllt (vgl. S. 382). Die Nervenlamelle (*Nl*) zieht durch die Sehzellen bis zur Basis der Stäbchensockel (*sts*). (Die rechts stehenden eingeklammerten Zahlen geben die Schnittregion der Querschnitte Fig. 48—53 an.) Sublimat-Eisessig. Vergr. etwa 350.

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

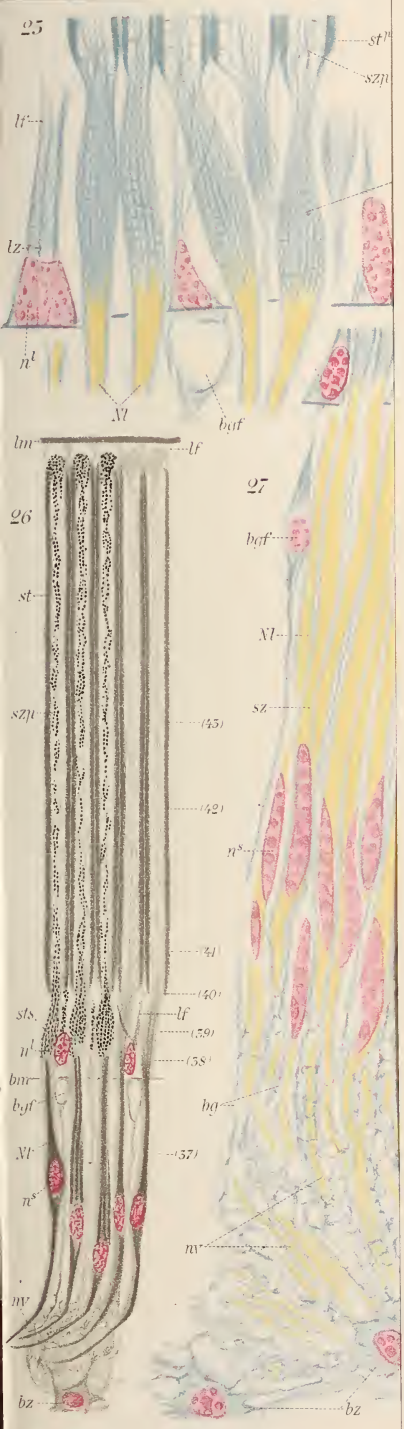
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



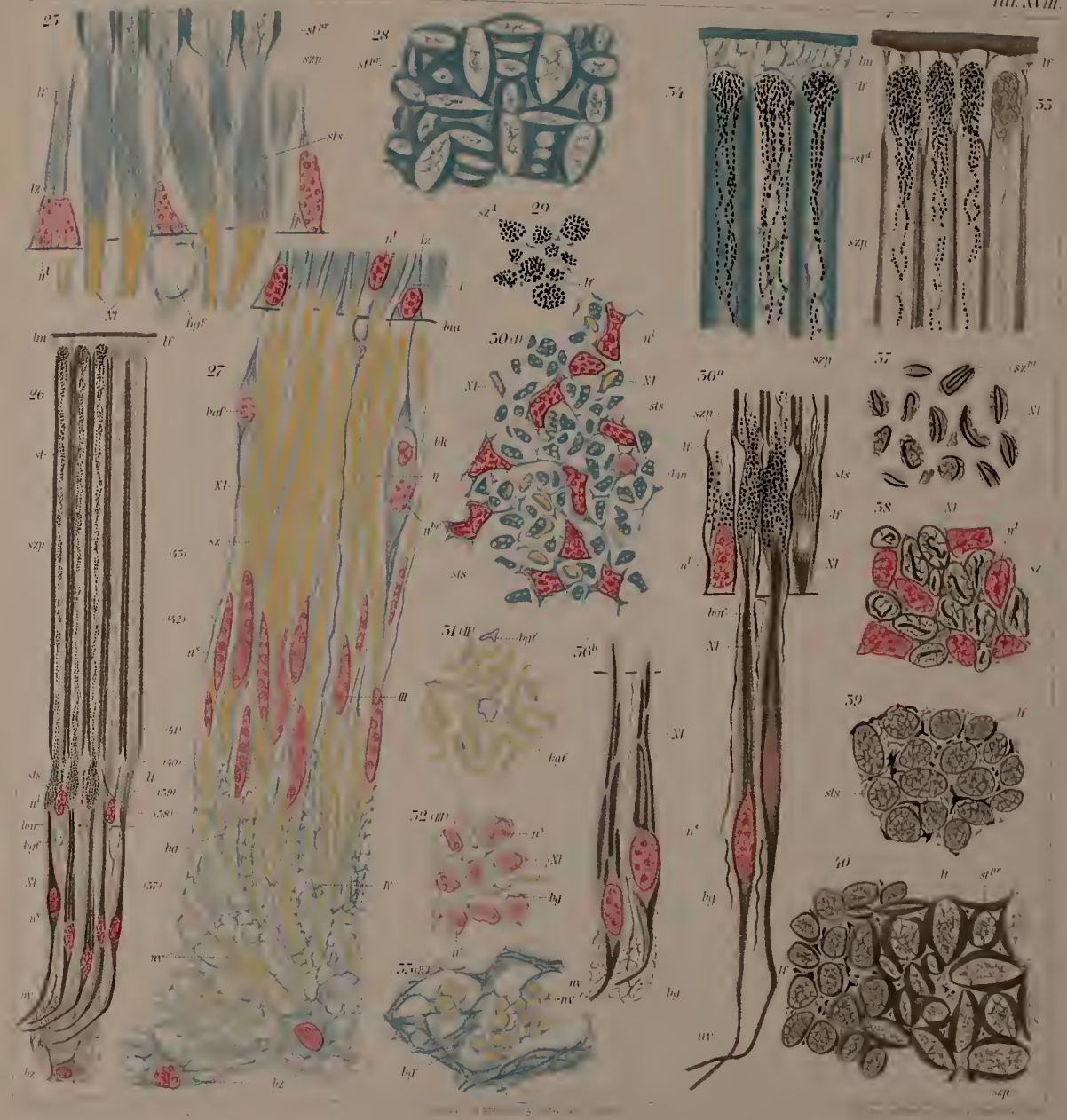
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



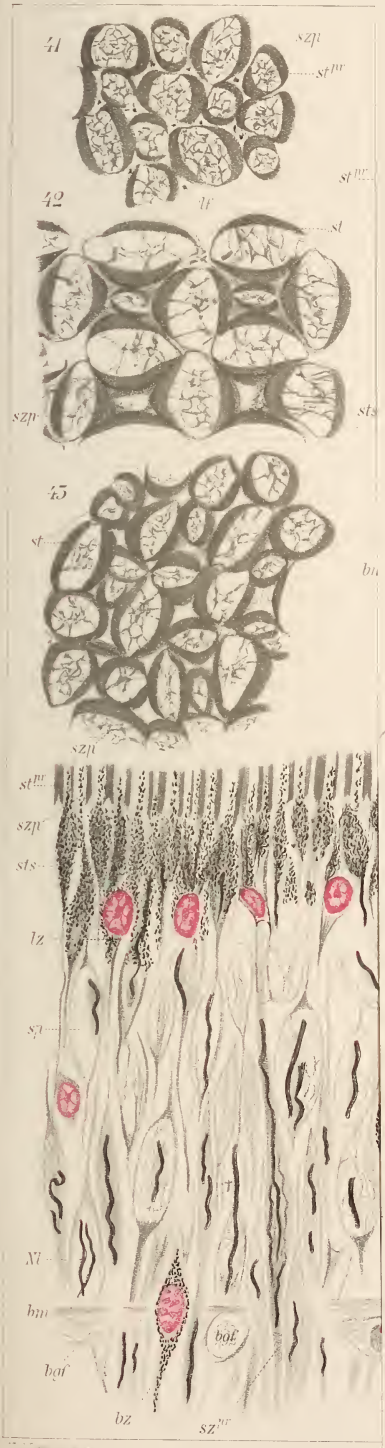
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



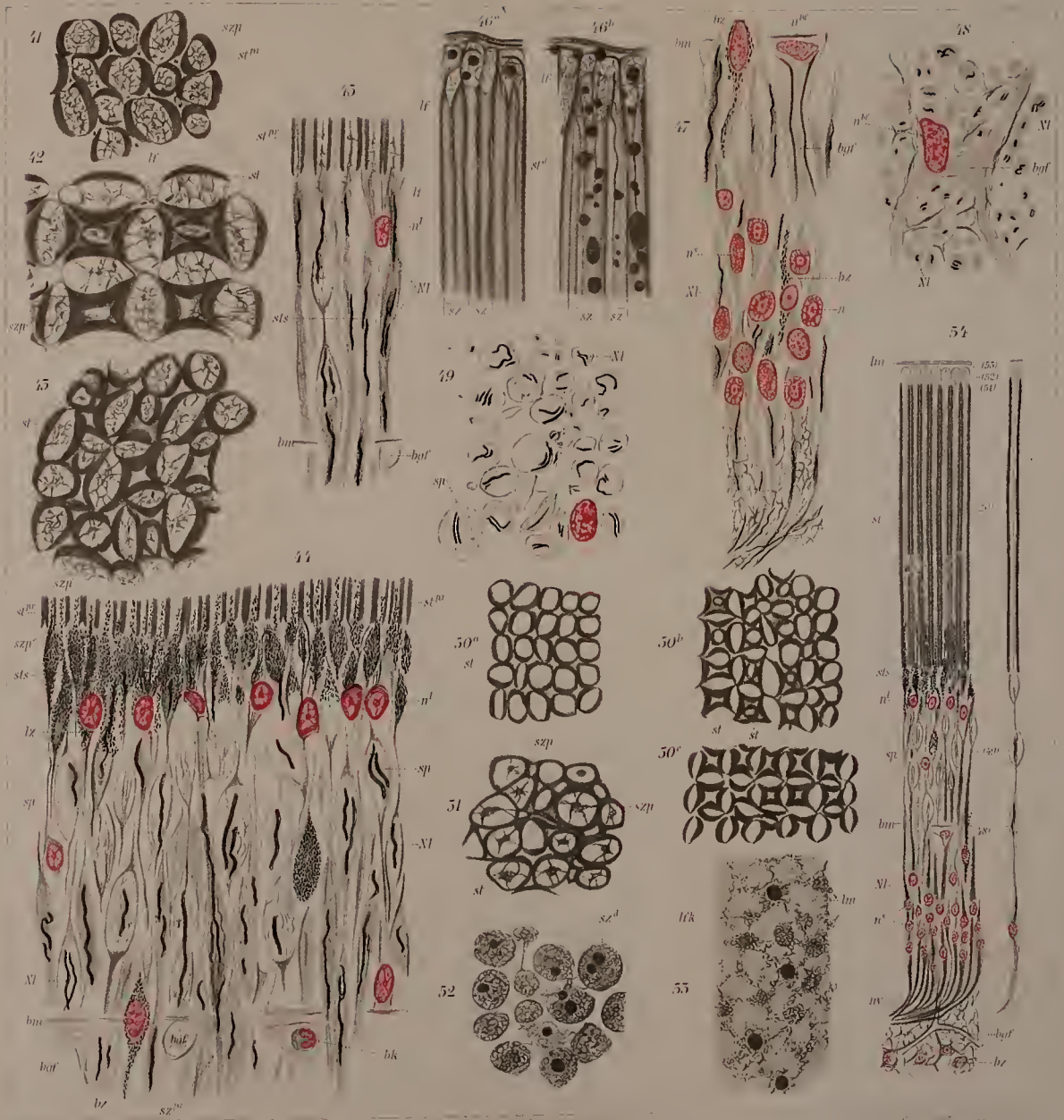
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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



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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Merton Hugo

Artikel/Article: Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden 325-395