

Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben.

Von

Dr. M. Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel X, XI und 4 Figuren im Text.

Wie bekannt, sind die Schalen einiger tropischen Chitonen mit eigenartigen Augen versehen. Diese, von MOSELEY im Jahre 1885 entdeckten Organe wurden seitdem nur wenig untersucht, weshalb ich auf Anregung von Prof. BÜTSCHLI eine nochmalige Prüfung ihres Baues für zweckmäßig hielt. Im Laufe meiner Untersuchung gelang es mir, einige interessante Verhältnisse im Bau der sog. Faserstränge, welche die Augen mit der Epidermis verbinden, festzustellen, was mich zum Studium anderer Sinnesorgane der Placophorenschale, der sog. Aestheten, veranlaßte. Dabei mußte ich auch die Beziehungen, welche zwischen den Aesthetenkappen und der Schalensubstanz existieren, berücksichtigen.

Die Resultate meiner Untersuchung habe ich in drei Abschnitten behandelt. In dem ersten bespreche ich die Schalenaugen, im zweiten die Aestheten; der dritte Abschnitt behandelt den Bau und die Innerierung der Faserstränge.

Als Material konnte ich zunächst einige Placophorenexemplare aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts verwenden, die mir vom Herrn Prof. O. BÜTSCHLI freundlichst zur Untersuchung überlassen wurden. Hierfür und ebenso für seine liebenswürdige Unterstützung während der Arbeit bin ich Herrn BÜTSCHLI zu bestem Danke verpflichtet. Das weitere Material verdanke ich durch Vermittlung von Prof. BÜTSCHLI Herrn Dr. J. THIELE, der mir einige tropische Chitonen überließ, sowie Herrn Dr. O. SCHRÖDER, von dem ich zwei gut konservierte Exemplare des *Chiton olivaceus* aus Rovigno erhielt.

Im ganzen benutzte ich bei meinen Untersuchungen folgende Arten der Familie der Chitonidae (nach PLATES System, 01):

Subfam. Toniciinae:

Tonicia chiloensis (Sow.),

Tonicia (Lucilina) suzensis (Rv.),

Tonicia swainsoni (Sow.),

Acanthopleura spinigera (Sow.),

Acanthopleura spinosa (Brug.),

Acanthopleura (Liolophura) japonica (Lischke).

Subfam. Liolophurinae:

Enoplochiton niger (Barnes),

Schizochiton incisus (Sow.).

Subfam. Chitoninae:

Chiton sp. von Neapel,

Chiton olivaceus (Spengler).

Die Konservierungsart der meisten von mir untersuchten Placophoren war mir nicht bekannt. Die beiden Exemplare von *Chiton olivaceus* waren in GIESONscher Flüssigkeit konserviert. Zum Entkalken der Schale gebrauchte ich mit bestem Erfolge 1%ige Lösung von Salpetersäure im 70%igen Alkohol. In dieser Flüssigkeit ließ ich meine Objekte mehrere Tage (bis zu 8). Eine sehr deutliche Differenzierung der verschiedenartigen Zellen, und auch zwischen Bindegewebs- und Nervenfasern erzielte ich durch Färbung der Schnitte nach der MALLORYSchen Methode (EHRlich-WEIGERT, Encyclopädie der Mikroskop. Technik Bd. I, S. 43). Ein bedeutender Nachteil dieser Methode besteht nur darin, daß die Zellkerne dabei manchmal undeutlich werden. Neben dunkler gefärbten trifft man oft auch ganz helle, gelb gefärbte Kerne, was die Untersuchung wesentlich erschwert. Diesen Nachteil habe ich dadurch zu beseitigen versucht, daß ich meine Objekte vor dem Einbetten mit Boraxkarmin behandelte und nachher die Farbe mit angesäuertem Alkohol längere Zeit extrahierte. Bei Anwendung der MALLORYSchen Dreifachfärbung auf solche, mit Boraxkarmin vorgefärbte Schnitte erhielt ich die Zellkerne gleichmäßig dunkelrot tingiert. Zum Studium feinerer histologischer Details wurden die Objekte entweder mit Eisenhämatoxylin oder mit Osmiumsäure behandelt.

I. Die Schalenaugen.

PLATE (01, S. 503) unterscheidet zwei Formen der Schalenaugen: extrapigmentäre und intrapigmentäre. Die erstere Form charakterisiert die Vertreter der Subfamilie Toniciinae und Liolophurinae. Jedes Auge steht hier an der Stelle eines Megalaestheten und ist von Microaestheten umgeben. Die von THIELE (90) entdeckten sog. intra-

pigmentären Augen wurden bis jetzt nur bei *Chiton cumingsi*, *subfuscus* und *rubicundus*, außerdem bei *Callochiton laevis* und *puniceus* beobachtet. Letztere Augen liegen im Innern eines Megalaestheten; jedes Auge ersetzt also nicht ein ganzes Megalaesthet, sondern nur einen Teil eines solchen. Ich habe nur die ersterwähnten, höher entwickelten oder extrapigmentären Schalenaugen untersucht.

Die Verteilung der Augen auf der Oberfläche der Schale hat PLATE (01, S. 504) bei verschiedenen Chitonformen sehr genau beschrieben und sogar in Zusammenhang mit der systematischen Stellung der betreffenden Formen zu bringen versucht. Er unterscheidet nämlich: 1) Diejenigen Schalen, deren Augen auf jedem Seitenfelde einer Platte in einer Reihe längs der Diagonallinie angeordnet sind (*Schizochiton incisus*), 2) solche Schalen, deren Augen einen mehrreihigen Streifen längs der Diagonallinie bilden (die meisten Tonicien und *Enoplochiton niger*) und 3) diejenigen Schalen, bei welchen dieser Streifen doppelt ist (*Acanthopleura*-Arten). Es muß jedoch bemerkt werden, daß die eben angeführten Angaben sich nur auf die sechs mittleren Schalenplatten beziehen. Die hintere, besonders aber die vordere Platte sind viel reichlicher mit Augen versehen.

Unter den extrapigmentären Augen unterscheidet PLATE solche ohne und solche mit Glaskörper. Die letzteren kommen, seiner Ansicht nach, nur bei *Sch. incisus* vor. Diese Einteilung trifft, wie wir später sehen werden, jedoch nicht zu, da sämtliche extrapigmentäre Augen einen Glaskörper besitzen. Ich finde auch, daß die Augen von *Sch. incisus* etwas abweichend von den übrigen Schalenaugen gebaut sind, doch ist dieser Unterschied rein quantitativer Natur. Deswegen will ich im folgenden die Augen aller von mir untersuchten Chitonen gemeinsam betrachten.

Der Entdecker der Schalenaugen, MOSELEY (85), hat schon ihre wichtigsten Bestandteile ziemlich richtig beschrieben. Er fand zunächst, daß das Auge, welches in einer birnförmigen Aushöhlung des Tegmentums liegt, dorsal von einer kalkigen Cornea bedeckt wird. Diese soll »continuous all round its margin with the superficial calcareous layer of the tegmentum« sein (S. 47). Unter der Cornea befindet sich eine vollkommen durchsichtige, homogene Linse, und weiter im Innern der birnförmigen Höhle liegt eine konkave Retinaschicht, die aus einer Reihe kerntragender Stäbchen (»rods«) besteht. Diese Stäbchen entsprechen jedenfalls dem, was wir heute als Sehzellen bezeichnen. Zwischen der Linse und der Retina beschreibt MOSELEY (S. 48) einen Hohlraum, welcher wahrscheinlich dem von mir gefundenen Glaskörper

entspricht. Das Augenpigment liegt, nach MOSELEYS Beobachtungen, nicht in besonderen Zellen, sondern in einer chitinartigen Membran, welche den birnförmigen Hohlraum des Tegmentums umgrenzt und auf diese Weise eine Augenkapsel bildet.

Der einzige Forscher, welcher nach MOSELEY die extrapigmentären Placophorenaugen untersucht hat, ist PLATE (97—01). Er beschreibt im Auge die schon oben aufgezählten Bestandteile, mit dem Unterschied jedoch, daß er in sämtlichen Augen, abgesehen von denen des *Sch. incisus*, die Retinazellen bis zu der Linse verfolgen zu können glaubt. Dabei führt er den, auch von ihm zuweilen zwischen der Linse und der Retina beobachteten, spaltförmigen Raum auf Schrumpfung zurück. Ferner findet PLATE (97, S. 194), abweichend von MOSELEY, daß das Augenpigment von besonderen Pigmentzellen gebildet und der organischen Grundsubstanz der Schale einverleibt wird. Eine Folge davon ist, daß die Pigmentzone in das eigentliche Tegmentum »ganz allmählich übergeht«. Der letztere Umstand ist auch auf meinen Präparaten ganz deutlich zu erkennen (Fig. 1, 2 P).

Der Schalenhohlraum, welcher das Auge enthält und den PLATE als Augenbulbus bezeichnet, wurde, wie erwähnt, von MOSELEY als birnförmig beschrieben. PLATE macht jedoch auf seine Asymmetrie aufmerksam. Diese kommt dadurch zustande, daß der sog. Faserstrang, welcher das Auge mit der Epidermis verbindet und mit Nerven versorgt, mehr oder weniger seitlich zum Augenbulbus tritt. Die Form des Bulbus ist jedoch, wie aus meinen Fig. 1, 2 und 7 folgt, bei verschiedenen Species ziemlich verschieden.

Die sog. Cornea (Fig. 1, 2, 7 C) besteht nach MOSELEY und PLATE aus der obersten Schicht der kalkigen Schale »der außen wie gewöhnlich das Periostracum aufliegt« (PLATE, 97, S. 194). Von den vier Lagen, aus welchen das Tegmentum der Schale nach PLATE (01, S. 380) besteht, können wir in der Cornea die drei obersten, nämlich Periostracum (*Postr*), Suprategmentum (*St*) und Tegmentum (*T*) unterscheiden. Das Periostracum ist jedoch meistens an der Schale der älteren Tiere abgerieben, und die kalkige Cornea erscheint manchmal in Form einer sehr dünnen Lamelle (Fig. 7 C).

Die Linse.

Die Gestalt der Linse ist bei den von mir untersuchten Chitonon ziemlich verschieden. Im Auge von *A. spinigera* (Fig. 1 L) erscheint sie bikonvex. Bei einigen andern Arten ist jedoch ihre der Retina zu-

gekehrte Seite viel stärker gewölbt als die äußere (Fig. 2 *L*). Diese äußere Seite erscheint bei *Sch. incisus* sogar ganz eben (Fig. 7 *L*).

Die Angaben der früheren Autoren stimmen darin überein, daß die Linse eine wasserklare, vollständig strukturlose Bildung sei. Ich habe auch mehrere Schnitte durch entkalkte Schalen beobachtet, wo man an Stelle der Linse nur einen, wie es scheint, völlig leeren Raum erblickt (Fig. 7, 11 *L*). Ein ganz andres Bild fand ich jedoch auf Schnitten durch das Auge von *A. japonica* (Fig. 2 *L*). Schon bei schwacher Vergrößerung bemerkt man hier eine konzentrische Schichtung der Linse, welche auch auf Schliffen durch die nicht entkalkte Schale (Fig. 14) deutlich hervortritt. Diese Schichtung erinnert lebhaft an die Struktur der Stärkekörner. Die Ähnlichkeit wird dadurch noch größer, daß man neben den gewöhnlichen Linsen (Fig. 2), wo die konzentrischen Schichten um ein einziges Centrum angeordnet sind, auch Linsen mit doppeltem Centrum findet (Fig. 14). Hier sieht man zwei dicht nebeneinander liegende Centra und denen entsprechend zwei ineinander übergehende Systeme konzentrischer Schichten. Eine solche Doppellinse weicht auch in ihrer äußeren Gestalt von den gewöhnlichen (Fig. 2 *L*) ab. Ihre äußere, der Cornea anliegende Seite erscheint nämlich am stärksten gewölbt.

Bei der Untersuchung der unentkalkten Linsen im polarisierten Lichte war ein dunkles Kreuz, wie es die Sphärokristalle charakterisiert, nicht wahrzunehmen. Die Linse erwies sich dabei stark doppelbrechend.

Die Betrachtung der unentkalkten Linsen mit stärkeren Vergrößerungen ließ keine weitere Struktur entdecken. Das beruht jedoch jedenfalls darauf, daß meine Schliffe zu dick waren. Ich war nicht imstande einen ganz dünnen Schliff anzufertigen, weil das Tegmentum beim Schleifen leicht zerbricht. Die Schnitte durch die entkalkten Linsen von *A. japonica* zeigten jedoch bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen das auf Fig. 2 *L* wiedergegebene Bild. Man sieht hier, daß die Räume zwischen den dunklen Linsenschichten von ganz feinen, radiär angeordneten Bälkchen durchsetzt sind. An Stellen, wo die radiären Linien mit den konzentrischen in Berührung treten, bemerke ich überall dunkel gefärbte Punkte. Die Anwesenheit solcher Knotenpunkte berechtigt die Möglichkeit, den Bau dieser Linsen als einen wabigen oder alveolären aufzufassen und mit den Strukturen zu vergleichen, welche BÜTSCHLI (98) im verkalkten Krebspanzer oder bei zahlreichen Sphärokristallen nachgewiesen hat. Die von mir in der Linse beobachteten Netzmaschen sind etwa $1\ \mu$ breit und $2\text{--}3\ \mu$ lang.

Ihrer Größe nach entsprechen sie also auch einigermaßen den gewöhnlichen Waben, deren Durchmesser nach BÜTSCHLI meistens etwa $1\ \mu$ beträgt.

Ich konnte diese deutliche Struktur nur in den Linsen von *A. japonica* wahrnehmen. Das steht wahrscheinlich mit dem Reichtum dieser Linsen an organischer Substanz in Zusammenhang. Auf Schnitten durch die entkalkten Linsen anderer Chitonen finde ich oft mehr oder weniger erhebliche Reste einer schwach färbbaren Substanz, die gewöhnlich den Linsengrenzen anliegen und die, wenn sie nicht zu stark zusammengeschrumpft sind, eine konzentrisch verlaufende Schichtung zeigen (Fig. 1 *L*). Dieser Umstand berechtigt zu der Annahme, daß in den Linsen der Schalenaugen überall eine Struktur existiert, welche der von *A. japonica* entspricht. Wegen der geringen Menge organischer Substanz jedoch, welche außerdem beim Entkalken stark zusammenschrumpft, verschwindet diese Struktur auf decalcinierten Schnitten teilweise oder vollständig.

Dazu möchte ich ferner bemerken, daß eine ähnliche Struktur auch in den Stacheln einiger Chitonen mit großer Deutlichkeit hervortritt. Diese Struktur wurde schon von BLUMRICH bei *Chitonellus* als »helle, dunkel umsäumte parallele Querstreifen in unregelmäßigen Abständen voneinander und eine hindurchgehende sehr zarte Längsstreifung« beschrieben (91, S. 443). Ich habe diese Struktur am deutlichsten in riesigen Stacheln von *A. spinosa* beobachtet, wo sie aber bedeutend gröber als in der Linse ist. Meine Messungen zeigen, daß die Länge der Netzmaschen hier im Durchschnitt $4\text{--}8\ \mu$, ihre Breite $2\text{--}3\ \mu$ erreicht.

Eine weitere Analogie zwischen den Stacheln und der Linse besteht in der Bildungsweise beider Organe. Hinsichtlich der Entwicklung der Hartgebilde des Mantels bestätigt PLATE die Resultate von BLUMRICH, »nach denen zwei Hauptmodi zu unterscheiden sind, je nachdem eine ‚Bildungszelle‘ allein, bzw. in erster Linie, den Stachel liefert oder viele gleichartige Zellen denselben ausscheiden« (PLATE, 01, S. 372). Die Bildung der Linse geschieht nach dem ersteren Modus, wie es aus der Betrachtung meiner Fig. 11 und 12 folgt. Wenn man diese Figuren mit den Abbildungen der jungen Borsten (PLATE, 99, Taf. X, Fig. 300 *d*¹ und BLUMRICH, 91, Taf. XXVII, Fig. 31—34) vergleicht, so tritt die Ähnlichkeit der Entstehungsweise der beiden Organe deutlich hervor. In einem sehr frühen Stadium der Augenentwicklung (Fig. 11), wo die Linse (*L*) noch ganz klein ist, wird ihre proximale Hälfte von dem kelchförmig ausgebreiteten Ende einer sog. »Bildungszelle« (*lz*) um-

geben. Diese Zelle ist durch ihre bedeutendere Breite und ihren größeren Kern von den übrigen Zellen unterschieden. Neben der Bildungszelle und in enger Berührung mit derselben, befinden sich einige benachbarte Zellen. Diese ganze Zellgruppe ist von den umgebenden Zellen durch Spalträume mehr oder weniger deutlich abge sondert. Ich kann nicht mit Sicherheit sagen, ob auch die Nebenzellen bei der Ausscheidung der Linse irgendwelche Rolle spielen.

Ein etwas späteres Stadium der Augenentwicklung ist auf Fig. 12 dargestellt. Hier hat die Linse (*L*) schon ihre charakteristische flach bikonvexe Form angenommen; ihre innere Hälfte bleibt jedoch mit der ausgebreiteten Partie der Bildungszelle (*lz*) in Verbindung. Die Bildungszelle ist durch dunkler färbbares Plasma ausgezeichnet. Ihr großer Kern erscheint auf diesem Stadium viel blasser und homogener als die übrigen Zellkerne; seine Chromatinkörnchen sind schwierig zu unterscheiden. Die den Bildungszellen anliegenden Nebenzellen sind auch in diesem Stadium noch vorhanden.

Was das weitere Schicksal der Bildungszelle angeht, so möchte ich vermuten, daß sie, nachdem die Linse vollendet ist, zugrunde geht. Darauf deutet schon das blässere Aussehen ihres Kernes auf dem späteren Stadium hin. Im Glaskörper des ausgebildeten Auges fand ich oft einen rundlichen homogenen Körper (Fig. 1 *bzn*), dessen Tinktionsfähigkeit an die eines Zellkernes erinnert, was ihn von den umgebenden Glaskörperfasern deutlich hervorhebt. Diesen Körper halte ich für einen Rest der zugrunde gegangenen Bildungszelle oder Bildungszellgruppe der Linse.

Man könnte vielleicht die doppelte Natur der auf Fig. 14 abgebildeten Linse dadurch erklären, daß bei ihrer Entwicklung zwei Bildungszellen bzw. zwei Bildungszellgruppen nebeneinander wirkten.

Die Retina.

Die Linse wird dorsalwärts und manchmal auch seitlich vom Tegmentum, ventral vom Glaskörper begrenzt. Zwischen diesen beiden bleibt aber peripher eine schmale Zone der Linse, welche mit den periphersten Zellen der Retina in Berührung tritt. Die Retina besitzt bei einigen Chitonen, wie z. B. bei *A. spinigera* (Fig. 1) und *A. japonica* (Fig. 2), die Form einer hohlen Halbkugel, bei andern jedoch (*Sch. incisus* Fig. 7) hat sie die Gestalt eines tieferen Sackes.

Sowohl MOSELEY (85, S. 48) als auch PLATE (97, S. 195) haben in der Retina der Schalenaugen nur eine Art von Zellen gefunden, die nach PLATE an ihrem proximalen Ende »in eine zarte, sehr schwer

nachweisbare Faser übergehen«. Diese, auch von mir beobachteten Zellen möchte ich als Sehzellen bezeichnen (Fig. 1, 2, 7 rz). Sie sind gewöhnlich mehr oder weniger in die Länge gezogen und gehen proximalwärts in je eine Nervenfasern über (Fig. 1, 2 Nf). Besonders lang sind diese Zellen in der beutelförmigen Retina von *Sch. incisus* (Fig. 6, 7 rz). Die Gestalt der Zellen kann in einem und demselben Auge ziemlich stark differieren. Man trifft mannigfaltige Übergänge zwischen rundlich-quadratischen und birnförmigen Zellen. Auf Querschnitten erscheinen die Zellen polygonal oder rundlich-polygonal (Fig. 3, 5, 8 rz). Charakteristisch sind für diese Zellen ihre distalen, stets gewölbten Enden. Die Wölbung ist bei einigen Species, z. B. bei *Sch. incisus* (Fig. 6, 7) sehr stark, bei andern (*A. spinigera* Fig. 1) weniger deutlich ausgesprochen. Auf diese Eigentümlichkeit werde ich bei der Besprechung der sog. Zwischenzellen etwas näher eingehen.

Das Protoplasma der Sehzellen färbt sich gewöhnlich sehr schwach. Der Zellkern übertrifft an Größe die Kerne des umgebenden Gewebes, ist meistens rund, selten etwas oval und enthält, ebenso wie die übrigen, zum Auge gehörigen Kerne, mehrere Chromatinkörnchen, dagegen keinen deutlichen Nucleolus. In den Sehzellen von *A. spinigera* und *A. japonica* (Fig. 1, 2) liegt distalwärts vom Kerne je ein runder Körper (*bk*), der manchmal einen größeren Teil der Zelle erfüllt. Daß dieser Körper eine selbständige Bildung und nicht etwa ein bei der Fixierung entstandenes Protoplasma-coagulat ist, ergibt die Betrachtung der Querschnitte durch die Retina von *A. spinosa* (Fig. 5 *bk*). Hier liegen diese Binnenkörper seitlich von den Zellkernen, welche dadurch ganz an die Peripherie der Zelle gedrängt werden und eine abgeplattete, manchmal sogar nierenförmige Gestalt annehmen. Neben runden Binnenkörpern trifft man hier auch ovale, zweiteilige und anders gestaltete. Vom umgebenden Plasma sind sie ziemlich scharf abgegrenzt. Es ist sehr schwer, in den Binnenkörpern irgendwelche Struktur nachzuweisen. Nur selten konnte ich in ihnen eine undeutliche Punktierung beobachten. Bei Anwendung der MALLORYSchen Dreifachfärbung erscheinen sie rötlich und treten dabei deutlich aus dem äußerst blaß tingierten Plasma hervor. In den Sehzellen von *Sch. incisus* (Fig. 6, 7, 8 rz) sind diese Gebilde entweder sehr schwach oder gar nicht angedeutet.

Ähnliche Binnenkörper der Sehzellen wurden in der Literatur schon mehrfach beschrieben. RAY LANKESTER und BOURNE (83, S. 185, 193) haben beim Skorpion solche sphärische Gebilde gefunden, die vom umgebenden Protoplasma durch stärkere Färbbarkeit zu unterscheiden waren. Die genannten Autoren vergleichen diese Organe, welche sie

»Phaosphären« nennen, mit Rhabdomen, schreiben ihnen also eine lichtpercipierende Funktion zu. Ähnliche Körper von homogenem Aussehen hat GÖPPER (92) in den Sehzellen der Salpenaugen beobachtet. In jeder Sehzelle liegen hier eine oder zwei solche Phaosphären. Zu derselben Kategorie möchte ich die von mir in Chitonenaugen gefundenen Binnenkörper rechnen, welche auch dunkler als das umgebende Plasma aussehen. Auf Fig. 5 sieht man, daß diese Körper auch zweiteilig sein können. Bei meiner Untersuchung des Medianauges der Ostracoden habe ich in den Sehzellen ebenfalls ähnliche Binnenkörper gesehen. Hier fand ich in jeder Sehzelle entweder eine größere »Phaosphäre« oder mehrere kleine. Zu derselben Gruppe von Gebilden gehört, meiner Ansicht nach, der von HESSE (01, S. 350) bei *Eucalanus elongatus* beschriebene, »bandförmige, geschlängelte Binnenkörper von homogener Substanz, der sich vom Zellplasma scharf abhebt und für Farbstoffe mehr empfänglich ist als dieses«. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Binnenkörpern der Sehzellen von Ostracoden zeigen weiter die von mir in *Limnadia*-Augen gefundenen Einschlüsse dichterem Plasmas.

Wenn die aufgezählten Körper manchmal in ihrer Form und Größe stark voneinander abweichen, so kann man doch zwischen ihnen alle möglichen Übergangsstufen nachweisen. Wegen ihrer im Vergleich mit dem umgebenden Plasma stärkeren Färbbarkeit möchte ich der ganzen Gruppe von Gebilden den Namen »stark färbbare Binnenkörper der Sehzellen« verleihen.

Eine andre Gruppe bilden die schwach färbbaren Binnenkörper der Sehzellen, welche in den Augen von Naideen und Lumbriciden von HESSE (96 und 02) als Phaosomen beschrieben wurden. Auch MERTON (05) hat in den langen Sehzellen von *Nautilus* ähnliche Gebilde gefunden, die jedoch nicht homogen, wie die Phaosomen der obengenannten Würmer waren, sondern eine netzig-wabige Struktur zeigten. Eine ähnliche Struktur hat übrigens auch schon PURCELL in den Phaosphären von Arachnoideen beschrieben.

Von einigen Autoren wurde die Meinung geäußert, daß die Binnenkörper im Dienste einer unmittelbaren Lichtwahrnehmung stehen sollen. Demgemäß unterscheidet auch HESSE (02, S. 598) »in bezug auf die Beschaffenheit der lichtrecipierenden Elementarteile zweierlei Sehzellen: einmal solche mit freien Neurofibrillenenden . . . und zweitens solche mit Phaosomen«. Hinsichtlich der Sehfunktion der sog. Phaosphären der Skorpione und anderer Arachnoideen wurden schon von PURCELL und HESSE Zweifel erhoben, da PURCELL dieselben Gebilde sowohl in Leberzellen als auch in Hypodermiszellen der Arachnoideen gefunden

hatte. Ich habe auch in einigen Epidermiszellen von *Chiton olivaceus* (Fig. 21 *bk*) neben den Kernen ovale, homogene Binnenkörper beobachtet, die den Phaosphären sehr ähnlich sahen. Infolgedessen glaube auch ich, daß die stark färbbaren Binnenkörper keine spezifischen Bestandteile der Sehzellen sind und bei der Lichtreception keine Rolle spielen. Das unregelmäßige Auftreten dieser Gebilde sowohl, welche nach PURCELL nicht in allen Retinazellen vorhanden sind, als ihre mannigfaltige Gestalt und wechselnde Zahl in den Zellen einer und derselben Retina, sind Tatsachen, welche meine eben ausgesprochene Meinung unterstützen. Als Ausscheidungsprodukte des Protoplasmas entstanden, könnten diese Binnenkörper in einigen Fällen vielleicht einen dioptrischen Apparat, eine Art intracellulärer Linse darstellen, welche Vermutung mit ihrem stärkeren Brechungsexponenten übereinstimmte.

In bezug auf die schwach färbbaren Binnenkörper der Sehzellen (Phaosomen) möchte ich hervorheben, daß bis jetzt keine Beweise für die Wahrscheinlichkeit ihrer lichtrezipierenden Funktion existieren. Das betrifft besonders die Phaosomen von *Nautilus*, welche tief in der Retina, in den proximalen Partien der langen Sehzellen liegen. Oberhalb dieser Phaosomen werden die Sehzellen auf eine gewisse Strecke pigmentiert, so daß die Lichtstrahlen kaum zu ihnen gelangen können.

Im Gegensatz zu den Angaben der früheren Forscher konnte ich in der Retina der Schalenaugen eine zweite Zellenart nachweisen, die ich als Zwischenzellen bezeichne. Das Vorhandensein dieser Zellen ist bei vielen Chitonon ziemlich schwer festzustellen, sowohl auf den Längsschnitten (Fig. 1, 2 *zz*), wo sie meist als dünne Fasern zwischen den Sehzellen verlaufen, als auch auf Querschnitten (Fig. 3, 5 *zz*) durch die mittlere Region der Retina, wo sie manchmal als verdickte Grenzen der Sehzellen erscheinen. Diese Schwierigkeit beruht hauptsächlich auf der Gestalt der Zwischenzellen, die nur an beiden Enden erweitert, in der Mitte dagegen ganz dünn sind. Ihre basale, kernführende Erweiterung liegt zwischen den proximalen Enden der Sehzellen und steht mit den Zellen, die den freien Raum des Augenbulbus erfüllen (*fz*), in Zusammenhang. Der obere, distale Teil jeder Zwischenzelle verbreitet sich zwischen den abgerundeten Enden der Sehzellen. Diese Ausbreitungen sind manchmal so bedeutend, daß sie eine pilzhut- oder schirmartige Form annehmen und die Enden benachbarter Sehzellen bedecken (Fig. 2). Neben Zwischenzellen mit ganz dünnen, fadenartigen mittleren Teilen habe ich gelegentlich auch (sowohl bei *A. spinigera*, als *A. japonica*, Fig. 2) einige solche beobachtet, die ziemlich dick waren. In diesem Falle rückt der Zellkern manchmal distalwärts in die mittlere

Partie der Zelle hinein, was auf Fig. 2 in der Mitte der Retina zu sehen ist. Die distalen, über den Sehzellen ausgebreiteten Enden der Zwischenzellen tragen eine Menge langer, bis an die Linse reichender, feiner Fasern, welche den Glaskörper bilden.

In den Augen von *Sch. incisus* traten die Zwischenzellen deutlicher hervor als bei den früher genannten Species. Durch ihre intensivere Färbbarkeit unterscheiden sie sich scharf von den Sehzellen. Auf Längsschnitten durch die Retina (Fig. 6, 7 *zz*) beobachtet man nicht selten, daß die Kerne dieser Zellen zwischen den mittleren Regionen der Sehzellen liegen; dann sind die Kerne, entsprechend der Gestalt der Zwischenzellen, in die Länge ausgezogen. Sehr schön sind hier auch die verbreiterten distalen Enden der Zwischenzellen zu verfolgen, welche in die Fasern des Glaskörpers übergehen. Die erweiterten Basalenden der Zellen stehen durch besondere Fortsätze mit den später zu besprechenden Füllzellen (*fz*) in Zusammenhang. Die Querschnitte der Retina von *Sch. incisus* sind gleichfalls zum Studium der Zwischenzellen recht geeignet. Auf Fig. 8, welche einen schrägen Querschnitt durch die distale Hälfte der Retina und einen Teil des Glaskörpers darstellt, ist unten etwa die mittlere, kerntragende Region der Sehzellen getroffen. Die Zwischenzellen (*zz*) sind hier ganz schmal, aber deutlich von den blaß gefärbten Sehzellen (*rz*) zu unterscheiden. Distalwärts, also näher zu dem Glaskörper, werden die Durchschnitte der Zwischenzellen immer breiter. Ganz oben endlich treffen wir an Stelle der ausgebreiteten Zellenenden punktförmige Querschnitte durch die Fasern des Glaskörpers (*gk*).

Der Glaskörper.

Zum Studium des fasrigen Glaskörpers sind die nach MALLORY gefärbten Präparate besonders geeignet. Die Fasern, deren Zusammenhang mit den Zwischenzellen schon oben geschildert wurde, erhalten dabei eine intensiv violette Färbung (Fig. 1, 2, 7 *gk*), welche sie von den blassen Sehzellen scharf abhebt. Der Glaskörper füllt gewöhnlich den ganzen Raum zwischen der Retina und Linse aus. Die Spalten, welche auf einigen meiner Präparate (Fig. 2) hervortreten und den Glaskörper von der Retina trennen, dürfen wohl sicher auf Schrumpfung zurückgeführt werden. Man bemerkt fast immer, daß die Partie des Glaskörpers, welche unmittelbar den Sehzellen aufliegt, viel schwächer gefärbt ist (Fig. 1, 4). Diese Erscheinung weist meiner Ansicht nach darauf hin, daß der Glaskörper ausschließlich von den Zwischenzellen erzeugt wird. Ganz sicher möchte ich dies jedoch nicht behaupten,

da es mir zuweilen schien, daß die Sehzellen, soweit sie von den erweiterten Enden der Zwischenzellen nicht bedeckt sind, einige wenige Fortsätze in den Glaskörper entsenden. Ich beobachtete im Glaskörper öfters auch dunklere, parallel den Fasern ziehende Linien. Es sind dies wohl Fortsetzungen der Grenzen der faserbildenden Zwischenzellen. Eben diese Linien haben vermutlich bei PLATE die Ansicht hervorgerufen, daß die Sehzellen bis zur Linse reichen.

Die Unterscheidung der extrapigmentären Schalenaugen in solche mit und ohne Glaskörper kann, wie ich schon oben zeigte, nicht aufrecht erhalten werden. Man kann jedoch die Augen nach der Größe ihres Glaskörpers unterscheiden. Dieser Unterschied entspricht, wie aus der Tabelle I hervorgeht, auch der systematischen Stellung der betreffenden Placophoren. Die Tabelle gibt außer den Glaskörperdimensionen auch die der Linsen und der ganzen Augen.

Tabelle I.

	Glaskörper		Breite der Linse μ	Breite des Bulbus ohne Pigmentschicht μ
	Breite μ	Höhe μ		
<i>Acanthopleura japonica</i>	22	15	37—50	68—80
<i>Acanthopleura spinigera</i>	30	20	37	75
<i>Acanthopleura spinosa</i>	28	20	40—50	75
<i>Tonicia swainsoni</i>	25	25	37	65
<i>Tonicia suzensis</i>	20	25	25—35	41
<i>Enoplochiton niger</i>	24	31	22	68
<i>Schizochiton incisus</i>	16—40	48	32—47	90—100

In diese Tabelle sind die sämtlichen mit extrapigmentären Augen versehenen Gattungen (mit Ausnahme von *Onitochiton*) aufgenommen. Den niedrigsten und breitesten Glaskörper finden wir bei Vertretern der Gattung *Acanthopleura* aus der Subfamilie Toniciinae. Gewöhnlich verhält sich die Höhe dieser Glaskörper zu ihrer Breite wie 2 : 3. Man trifft aber auch viel breitere Glaskörper, wie es z. B. auf Fig. 1 dargestellt ist. Die Fasern des Glaskörpers verlaufen hier, wie gut getroffene Schnitte (Fig. 1 *gk*) zeigen, radiär zur Linsenoberfläche. Deswegen erscheinen Querschnitte dieser Glaskörper (Fig. 4) fein punktiert.

Ganz andre Verhältnisse der Dimensionen zeigt der Glaskörper in der Subfamilie Liolophurinae. Sowohl *Enoplochiton niger*, als auch *Schizochiton incisus* besitzen eine tief beutelförmige Retina, weshalb

ihr Glaskörper sehr hoch ist. Die Augen meiner *E. niger* waren schlecht erhalten; den Glaskörper von *Sch. incisus* konnte ich dagegen ziemlich genau studieren. Seine Gestalt läßt sich am besten aus Querschnitten erkennen (Fig. 6 *gk*). Er stellt nämlich ein mehr oder weniger regelmäßig dreiteiliges Gebilde dar, welches gewissen Rhabdomen (z. B. denen der Skorpione) ähnelt. Manchmal habe ich in seiner Mitte auch eine Art Centralkanal bemerkt. Die Fasern sind in diesem Glaskörper nicht gegen die Linse gerichtet, wie es bei der Gattung *Acanthopleura* der Fall war, vielmehr stehen sie senkrecht auf der Fläche der Retina und da diese ein auf dem Querschnitt wie ein etwa kleeblattförmig ausgebuchteter dreiteiliger Beutel erscheint, so stoßen die Glaskörperfasern der sich gegenüberstehenden Wände des Beutels direkt aufeinander und bilden eine entsprechende kleeblattförmige Figur, die in ihrer Gesamtheit, wie gesagt, eine gewisse Ähnlichkeit mit einem dreiteiligen Rhabdom darbietet.

Diese Ähnlichkeit ist jedoch nur eine äußerliche. An der Bildung eines solchen Rhabdoms nehmen nur drei Zellen teil, während jede Seite des betreffenden Glaskörpers von einer großen Menge Zellen gebildet wird. Ein zweiter und hauptsächlichster Unterschied besteht darin, daß das Rhabdom von Sehzellen, der fragliche Glaskörper aber ausschließlich oder doch ganz vorwiegend von Zwischenzellen hervorgebracht wird.

Auf Längsschnitten durch das Auge von *Sch. incisus* kann man zweierlei Bilder des Glaskörpers antreffen. Einmal kann der Schnitt eine der drei Abteilungen des Glaskörpers längs durchschneiden; dabei kommt das auf Fig. 7 dargestellte Bild zustande. Der Glaskörper erscheint hier sehr schmal und besteht aus zwei Reihen gegeneinander ziehender Fasern. Andernfalls kann der Schnitt zwei der drei Glaskörperblätter tangential durchschneiden; in diesem Falle erhält man das Bild eines viel breiteren Glaskörpers, dessen Fasern quergetroffen sind und der daher aus einer »hellen, sehr feinkörnigen Masse« zu bestehen scheint. Einen solchen Glaskörper hat PLATE in seiner Textfig. G (97, S. 226) abgebildet.

Die Vertreter der Gattung *Tonicia* nehmen in bezug auf die Dimensionen ihres Glaskörpers eine mittlere Stellung zwischen *Acanthopleura* und *Liolophurinen* ein (siehe Tab. I). *T. swainsoni* besitzt einen ebenso hohen wie breiten Glaskörper; der von *T. suezensis* dagegen erfüllt einen tieferen Retinasack und ist daher dem Glaskörper von *Sch. incisus* ähnlich. Er ist aber nicht dreiteilig wie bei der letzteren Art, seine Fasern sind jedoch auch nicht radiär zur Linse gerichtet, wie

es bei *Acanthopleura* der Fall war. Sie verlaufen vielmehr (auf Querschnitten durch das Auge) in zwei Lagen gegeneinander.

Die Elemente des Auges von *T. swainsoni* waren leider zu schlecht erhalten, als daß ich etwas über die Anordnung der Glaskörperfasern ermitteln konnte.

Die Entstehung der oben geschilderten komplizierteren Glaskörper läßt sich wohl durch eine Vergrößerung der Retinaoberfläche erklären. Hierdurch wird zuerst der Retinabecher tiefer, wie wir es bei *T. suezensis* beobachten. Eine noch weitere Vergrößerung der Oberfläche wird wegen des Raummangels im Augenvulbus zur Bildung der drei Einfaltungen der Retinawand führen, welche ihrerseits die dreigeteilte Form des Glaskörpers bedingen.

Hinsichtlich der Zusammensetzung des Glaskörpers aus feinen Fasern, die von den Zwischenzellen erzeugt werden, möchte ich bemerken, daß ähnliche Tatsachen auch bei andern Tierabteilungen beobachtet wurden. Ich will hier z. B. an die Angabe von HESSE (99, S. 451) erinnern. Dieser Autor hat nämlich im Auge von *Nereis cultrifera* beobachtet, daß von jeder Zwischenzelle (Secretzelle) »ein Faden entspringt, der sich mit der Substanz des lichtbrechenden Körpers vereinigt«. Auch die Fasern des Glaskörpers von Wirbeltieren stammen von Zwischenzellen der Retina — den sog. MÜLLERSchen Stützfäsern.

Die Füllzellen.

Unter diesem Namen fasse ich diejenigen Zellen zusammen, welche den von den seither geschilderten Elementen freien Raum des Augenvulbus erfüllen (Fig. 1, 2, 6, 7 fz). Auch die Pigment- und die Microaesthetenzellen sollen zu dieser Kategorie von Elementen gerechnet werden. Alle diese Zellen sind reichlich verzweigt und ihre Ausläufer miteinander verbunden. Das von ihnen gebildete Gewebe hat also große Ähnlichkeit mit netzigem Bindegewebe, wogegen es sicher ist, daß seine Zellen epithelialer Natur sind.

Um dies näher zu begründen, will ich hier mit wenigen Worten die Entwicklungsgeschichte des Schalenauges, soweit ich sie verfolgen konnte, schildern. In seinem ersten Entwicklungsstadium besteht das Auge, wie zuerst PLATE (97, S. 197) festgestellt hat, aus einer Gruppe von Epidermiszellen, die in der Epidermis der sog. aesthetenbildenden Kante (d. h. längs des seitlichen Randes des Tegmentums) eine halbkugelförmige Erhebung bildet (Fig. 11). Auf diesem Stadium unterscheidet man in der Augenanlage nur die schon oben geschilderte Bildungszelle der Linse (*lz*), sowie einige Pigmentzellen (*pz*), die mit ihren

verbreiterten Distalenden dem Tegmentum dicht anliegen und die Substanz des letzteren mit Pigment versorgen. Merkwürdig ist dabei, daß die Zellen selbst gewöhnlich vollständig pigmentfrei sind. Das Pigment wird also wahrscheinlich nur an ihrer Oberfläche gebildet. Die Pigmentkörnchen sind in Reihen angeordnet, welche zur ausscheidenden Oberfläche der Zellen senkrecht stehen. Eine solche Anordnung der Pigmentkörnchen kann man oft auch an ausgebildeten Augen beobachten (Fig. 1 *P*). In der Masse dieser Pigmentkörnchen (besonders deutlich bei *Sch. incisus*, Fig. 6, 7 *P*) lassen sich die Fortsetzungen der Pigmentzellgrenzen in Form von hellen Linien zuweilen noch deutlich erkennen. Ich vermute, daß die von PLATE (97, S. 227) beschriebenen Löcher im Pigmentbecher eben diesen Zellbezirken entsprechen.

Ein späteres Entwicklungsstadium des Auges, welches ich auf Fig. 12 abgebildet habe, unterscheidet sich vom vorigen dadurch, daß sich hier unter der Linse eine besondere Gruppe von Zellen differenziert hat; es ist wahrscheinlich die Anlage der zukünftigen Retina.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden von der das Auge umgebenden Epidermis immer neue Tegmentumschichten abgelagert, so daß dadurch der Augenbulbus von der aesthetenbildenden Kante in das randliche Tegmentum verlagert und emporgehoben wird. Dabei bleibt er jedoch mit der Epidermis durch einen Kanal in Verbindung, in welchem der sog. Faserstrang verläuft. Bei der Erhebung über und der Entfernung der Pigmentzellen von der Epidermiskante folgen ihnen auch einige andre Epithelzellen, welche sich einerseits mit den ersteren, anderseits untereinander, sowie mit den in der Epidermisfläche gebliebenen Zellen durch Ausläufer in Verbindung erhalten. In der Epidermis der Placophoren bemerkt man sehr oft spaltförmige Interzellarräume, die in der Nähe des Abgangs der Faserstränge größer werden und von zarten Ausläufern der Epithelzellen durchsetzt sind (Fig. 9 *Ep*). Derartige bindegewebsähnliche Netze von Epithelzellen ziehen sich auch in die Faserstränge hinein und erfüllen den freien Raum sowohl im Augenbulbus, als auch in dem zu ihm führenden Kanal.

Weiter unten werde ich etwas näher auf den Bau der Faserstränge eingehen, nachdem ich die andern Endorgane dieser Stränge, die Aestheten, besprochen habe.

II. Die Aestheten.

Im Gegensatz zu den bei Placophoren nur selten vorkommenden Augen muß man die Aestheten als beständige Organe der Chitonenschalen bezeichnen. Es wird gewöhnlich angenommen, daß die Aestheten

eine ausschließliche Eigentümlichkeit der Placophorenschale darstellen und einen typischen Unterschied zwischen dieser und den Schalen der übrigen Mollusken bilden. Eine solche Annahme scheint mir jedoch nicht richtig zu sein, denn vor kurzem hat SCHRÖDER (97) auch bei einer Lamellibranchiate (*Calyculina lacustris*) ähnliche Kanäle beobachtet, welche die ganze Dicke der Schale durchsetzen und von welchen jeder einen Fortsatz der Mantelepithelzelle enthält.

Die Aestheten wurden viel früher als die Schalenaugen entdeckt. Schon MIDDENDORFF (49) hat in den Chitonenschalen Kanäle beschrieben, »qui traversent toute l'épaisseur de la valve et se remplissent d'une masse poreuse, d'apparence crayeuse«. MARSHALL (69) beobachtete ovale Anschwellungen dieser Kanäle in der Nähe der Schalenoberfläche. Eine gute Abbildung der Aestheten soll nach MOSELEYS Angabe in VAN BEMMELENS »Proefschrift« (82) sich befinden, welche Arbeit mir leider unzugänglich blieb. Eine eingehendere Beschreibung dieser Organe enthält MOSELEYS Arbeit (85). Er schuf den Namen Megalaesthet für die von MARSHALL entdeckte Anschwellung des Schalenkanals, welche an der Schalenoberfläche durch eine besondere Kappe abgeschlossen wird. Von dieser Anschwellung entspringen allseitig zahlreiche feinere Kanälchen — MOSELEYS Micraestheten —, die gleichfalls bis zur Schalenoberfläche aufsteigen und hier von ähnlichen Kappen abgeschlossen werden. Diese beiden sog. Aesthetenformen (Megalaesthet und Micraesthet) hält MOSELEY für Tastorgane, um so mehr, als, wie bekannt, den Chitonon andre Tastorgane in Form von Tentakeln fehlen.

In neuerer Zeit wurden die Aestheten sehr eingehend von BLUMRICH (91) und PLATE (97—01) untersucht. Nach BLUMRICH besteht der Inhalt der Aestheten aus drei Arten von Zellen: 1) großen Drüsenzellen mit basalständigem, abgeplattetem Kern; 2) schmalen, fadenartigen Zellen, die zwischen den ersteren verlaufen, und 3) Micraesthetenzellen, deren Kern an den Abzweigungsstellen der Micraesthetenkanäle gelegen ist. Die Drüsenzellen reichen bis zu der chitinigen Scheitelkappe, welche, von der Seite betrachtet, eine konzentrische Schichtung zeigt, was schon MOSELEY beobachtet hat. Die Chitinkappen der Micraestheten nennt BLUMRICH Nebenkappen und findet in ihnen keine Struktur.

PLATE bestätigte das Vorhandensein der drei von BLUMRICH beschriebenen Zellarten, meint aber, daß sie alle von einer und derselben Natur seien. Er findet, daß »die Drüsenzellen hinter dem Kern sich in einen dünnen Faden ausziehen, der in eine Faser des Faserstranges übergeht« (97, S. 188). Diese Zellen, bemerkt er weiter: »scheinen eine

doppelte Funktion zu haben, nämlich sensibel zu sein und außerdem die Scheitelkappe in demselben Maße zu regenerieren, wie sie an ihrer über das Schalenniveau etwas vorspringenden Oberfläche durch die Wasserbewegung abgerieben wird« (01, S. 498). Die Fadenzellen betrachtet PLATE als Ersatzelemente für die Drüsenzellen. Die Micraestheten besitzen nach ihm auch einen in den Faserstrang ziehenden Faden, sind also den Drüsenzellen homolog.

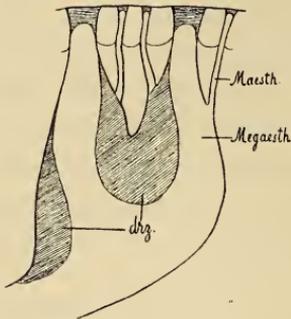
Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich ebenfalls schließen, daß alle Aesthetenzellen, ebenso wie die Schalenaugenzellen insofern als homologe Bildungen aufgefaßt werden können, als sie sämtlich von Epidermiszellen herkommen. Ihrer Funktion nach zërfallen sie jedoch in Sinnes- und Füllzellen.

Am auffallendsten sind ohne Zweifel die Drüsenzellen. Die verschiedene Beschaffenheit des Secrets innerhalb einer und derselben dieser Zellen habe ich auch, wie schon BLUMRICH und PLATE, beobachtet. Dieses Secret besitzt manchmal eine gleichmäßig körnige Struktur, manchmal zerfällt dagegen der ganze Inhalt einer Drüsenzelle in einige größere homogen aussehende Klumpen. Auch gegenüber Farbstoffen verhalten sich die Drüsenzellen, oft sogar Teile einer und derselben Zelle verschieden. So sieht man zuweilen, daß einige Drüsenzellen nach Behandlung mit MALLORYSchen Farben blau, die andern rot geworden sind. Diese bigamen Drüsenzellen sind nicht bei sämtlichen Chitonen nachzuweisen. Sie fehlen z. B. bei den von mir untersuchten Exemplaren von *T. chiloensis*, *A. japonica* und *A. spinosa*.

In keinem Megalaesthet dagegen vermißte ich erstens einige vereinzelte oder gruppenweise angeordnete, schmale, oft spindelförmige Zellen (Fig. 15, 17 sz), zweitens Zellnetze (fz), welche den oben beschriebenen Füllzellen des Schalenauges vollkommen ähnlich sind. Die ersteren Zellen, die den Fadenzellen von PLATE entsprechen, sind recht gut in denjenigen Aestheten zu beobachten, denen die stark angeschwollenen Drüsenzellen fehlen, wie es bei *A. spinosa* (Fig. 15) der Fall ist, oder wo letztere (z. B. *Sch. incisus*, Fig. 17) in geringerer Zahl vorhanden sind und nicht den ganzen Raum des Aestheten ausfüllen, sondern nur der Wand anliegen. Die spindelförmigen Zellen lassen sich hier von ihrer Umgebung durch stärkere Färbbarkeit scharf unterscheiden. Gegen die Schalenoberfläche verlängern sie sich in dünne Fortsätze, welche in Form eines Stranges beinahe bis zur Scheitelkappe reichen. An seinem Distalende, in einem geringen Abstände von der Kappe, schwillt manchmal der Strang kolbenförmig an. Von solchem Endkölbchen entspringen einige kurze radiär angeordnete Fädchen (Fig. 15).

Ähnliche Zellgruppen mit distalwärts ziehenden Strängen und Endköhlchen habe ich auch in einigen drüsenreichen Megalaestheten (z. B. bei *T. suzensis*) beobachtet, wo sie zwischen den Drüsenzellen gelegen sind. Die proximalen Enden der Zellen gehen in fadenförmige Fortsätze über, deren Verbindung mit den Nerven des Faserstranges (*Fs*) auf manchen Präparaten (Fig. 15) sehr klar hervortritt. Die aufgezählten Eigenschaften erlauben mit großer Sicherheit, diese Zellen als Sinneszellen aufzufassen.

Was dagegen die Drüsenzellen angeht, so bezweifle ich ihre sensitive Natur, und zwar aus folgenden Gründen. Obgleich ich ihren faserartigen proximalen Fortsatz bei vielen Formen (*Ch. olivaceus*, *Chiton sp.*, *T. suzensis*) beobachtet habe, konnte ich doch nie eine Verbindung dieses Fortsatzes mit den Nervenfasern feststellen. Die Fortsätze sind bei einigen Chitononen mehr, bei andern weniger deutlich ausgesprochen; bei *Sch. incisus* endlich (Fig. 17) fehlen sie vollständig.



Textfig. 1.

Längsschnitt durch ein doppeltes Aesthet von *Schizochiton incisus*. *Megaesth*, Megalaesthet; *Maesth*, Micraesthet; *drz*, Drüsenzellen.

Bei letzterer Art trifft man auch nicht selten Bilder, wo eine und dieselbe Drüsenzelle (*drz*) sich in zwei nebeneinander gelegene Megalaestheten erstreckt, wie es auf der beigegebenen Textfig. 1 schematisch dargestellt ist. In den drüsenlosen Megalaestheten beobachtete ich, daß der distale Strang der Sinneszellen gewöhnlich von Zellen mit wenig tingierbarem Protoplasma umgeben ist, welche, wie die Drüsenzellen, dicht der Scheitelkappe anliegen, nach unten aber mit Füllzellen in Zusammenhang treten. Dieser Umstand legt mir den Gedanken nahe, daß die Drüsenzellen nichts anderes, als durch intensive Secretion stark angeschwollene Füllzellen sind. Ihr Secret dient vermutlich vor allem zum Aufbau der Scheitelkappen, möglicherweise auch der Nebenkappen.

Die Füllzellen liegen entweder an der kalkigen Wand des Aestheten oder im freien Hohlraum desselben. Sie sind alle durch Ausläufer untereinander verbunden, genau so wie in den Schalenaugen.

In jedem Micraesthet (Fig. 2, 7, 15, 17 *Mic*) finde ich, in Übereinstimmung mit den früheren Forschern, nur eine einzige Zelle, deren Protoplasma bis zur Nebenkappe reicht. Der Zellkern befindet sich meistens an der Basis des Micraesthetenkanals, manchmal aber auch

in dem Kanal selbst. Die am Ursprung des Kanals liegende Partie der Zelle ist gewöhnlich etwas erweitert und geht proximalwärts in einen Fortsatz über. Irgendwelche Verbindung dieses Fortsatzes mit dem Nervenstrang konnte ich nie feststellen, dagegen sah ich oft, sowohl in Aestheten als auch in Augen, daß dieser Fortsatz mit Ausläufern der Füllzellen verschmolz, ganz ähnlich den Fortsätzen der wandständigen Füllzellen (Fig. 7, 15, 17 *mz*). Wenn wir weiterhin berücksichtigen, daß auch die Tinktionsfähigkeit der Micraesthetenzellen der der Füllzellen vollkommen entspricht, so dürfen wir, wie ich glaube, mit Bestimmtheit die Identität dieser beiden Zellarten behaupten.

Schon MOSELEY (85, S. 55) hat auf die Homologie der Schalenaugen und der Megalaestheten hingewiesen. Diese Homologie wurde seitdem auch von andern Autoren anerkannt. Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, bestehen die beiden genannten Organe aus Sinnes- und Füllzellen, die alle vom Epithel stammen. Die Sinneszellen eines Auges (Sehzellen) sind viel zahlreicher als die eines Aestheten. Die sämtlichen Füllzellen jedes Organs stehen miteinander durch anastomosierende Ausläufer im Zusammenhang. Wir unterscheiden neben den gewöhnlichen Füllzellen noch folgende Modifikationen derselben; in dem Auge: Zwischen-, Pigment- und Micraesthetenzellen; in dem Aesthet: Drüsen- und Micraesthetenzellen. Eine so weitgehende Ähnlichkeit der Zellelemente der Schalenaugen und Aestheten liefert, meiner Ansicht nach, eine weitere Bestätigung der Homologie der genannten Organe.

Dagegen vermag ich mich PLATES Ansicht (01, S. 503), daß die Linse eine modifizierte Scheitelkappe sei, nicht anzuschließen. Dem widerspricht erstens die verschiedene Lage beider Gebilde: die Linse liegt unter einer Schicht der Kalkschale, die Scheitelkappe ganz oberflächlich im Zusammenhang mit dem Periostracum; zweitens spricht dagegen auch die Verschiedenheit ihrer chemischen Zusammensetzung und ihrer Struktur. Vielleicht könnte man sowohl die Linse, als auch die Scheitelkappe phylogenetisch von einer und derselben Bildung, nämlich von den Mantelstacheln ableiten. In diesem Falle kann aber die Linse nur dem kalkigen Teil des Stachels entsprechen, dem sie sowohl morphologisch als auch entwicklungsgeschichtlich ähnlich ist. Die Scheitelkappe dagegen kann mit derselben Sicherheit dem basalen Stachelteile, dem sog. Chitinbecher des Stachels, homologisiert werden.

Meine Beurteilung der Megalaestheten und Micraestheten weicht daher von der der früheren Forscher insofern ab, als ich nur die ersteren für Sinnesorgane halte.

Über die wahrscheinliche Funktion der Aestheten habe ich in der Literatur folgende Angaben gefunden. Im Gegensatz zu der schon früher erwähnten Ansicht MOSELEYS und BLUMRICHS über die Aestheten als eine Art Tastorgane, hat THIELE vermutet, daß die Aestheten, wie auch die Hypodermisfortsätze der Solenogastren »eine allgemeine Wahrnehmung von Wasserbewegungen vermitteln mögen« (02, S. 309). PLATE hat eine sehr wahrscheinliche Hypothese über die Schalenaugen aufgestellt, deren Funktion nach ihm darin bestehen soll, »die Tiere von solchen Regionen fern zu halten, in denen das Wasser durch Sand oder andre Schmutzteilchen verunreinigt ist« (01, S. 506). Dabei gedenkt er aber nur kurz der Bedeutung der Aestheten. »Das Niederfallen von Sandkörnchen auf die Schale«, sagt er, »wird durch die stets in großer Zahl vorhandenen Aestheten wahrgenommen« (ebenda).

Alle genannten Autoren sind also damit einverstanden, daß die Aestheten, und zwar sowohl Megalaestheten als Microaestheten, Hautsinnesorgane seien. Bei dieser Auffassung bleibt aber die Tatsache sehr schwer verständlich, daß die Microaesthetenkappen bei gewissen Chitonen ganz dicht nebeneinander stehen, ja sogar untereinander verschmelzen (siehe z. B. die Fig. 10 von BLUMRICH, 91, oder meine Fig. 10). Wenn wir bedenken, daß beim Menschen die kleinste, durch die Hautsinnesorgane wahrnehmbare Distanz an besonders empfindlichen Körperregionen, z. B. am Kleinfingerballen und Handteller 0,1 mm, an Rücken schon 4—6 mm beträgt (TIGERSTEDT, 02, Bd. II, S. 95), so muß es uns sehr erstaunlich erscheinen, daß ähnliche Sinnesorgane an der kalkigen Chitonenschale viel dichter angeordnet sind (siehe Tabelle II). Nachdem ich aber den Mangel nervöser Elemente in den Microaestheten sehr wahrscheinlich gemacht habe, kann ich die sensorischen Funktionen der Haut nur den Megalaestheten zuschreiben, deren Abstand voneinander, wie es aus meiner Tabelle II ersichtlich ist, mit den oben angeführten Distanzen zwischen den Hautsinnesorganen des Menschen in keinem großen Gegensatz steht.

Eine weitere Funktion der Megalaestheten, ebenso wie die ausschließliche Funktion der Microaestheten, dürfte, wie es aus weiter unten folgenden Erörterungen wohl sicher hervorgeht, bestehen: erstens in der Bildung des sog. Periostracums, des die jüngeren Schalen bedeckenden Häutchens, zweitens in dem Schutz der kalkigen Schalen durch die Kappen gegen Algen und andre kalkauflösende Mikroorganismen.

Bei der Schilderung der mikroskopischen Struktur der Chitonenschale erwähnt schon MARSHALL (69, S. 333), daß das Tegmentum äußerlich von der Epidermis bedeckt werde. Diese Epidermis hat

VAN BEMMELEN (82) als ein dünnes, zwischen den Chitinkappen der Aestheten ausgespanntes Häutchen beschrieben, und ihr den Namen *Periostracum* verliehen. Einer interessanten Angabe über das *Periostracum* von *Callochiton laevis* begegnen wir bei PLATE (99, S. 170). Das *Periostracum* oder die *Cuticula* der Schale, wie PLATE es manchmal auch bezeichnet, wird hier ungewöhnlich dick. Die den Nebenkappen entsprechenden Teile der *Micraestheten* »stellen solide Zapfen einer Substanz dar, welche von der *Cuticula* kaum zu unterscheiden und jedenfalls nicht scharf in Form einer Kappe von ihr abgesetzt ist«.

Das *Periostracum*, welches bei den meisten Chitonen nur in Form eines dünnen Häutchens auftritt, wird durch äußere mechanische Einriffe (Wasserbewegung, Sand, Schlamm usw.) sehr rasch abgerieben. Die blauen Linien, welche auf Fig. 1 und 2 über dem Auge verlaufen, stellen kein *Periostracum*, sondern einen an der Oberfläche der Schale später gebildeten Niederschlag dar. Überall aber, wo ich an der Schale ein wirkliches *Periostracum* erhalten fand, sehe ich (Fig. 15 *Postr*), daß es in die Substanz der Scheitel- und Nebenkappen ohne irgend eine scharfe Grenze übergeht. Besonders deutlich tritt dieses Verhalten bei einem kleinen, von mir auf Querschnitten untersuchten Exemplar von *Ch. olivaceus*¹ (Fig. 10, 16) hervor, wo das *Periostracum* und die Aesthetskappen der oben angeführten Beschreibung dieser Gebilde von *Callochiton laevis* entsprechen. Bei diesem Objekte (*Ch. olivaceus*) bin ich imstande gewesen auch den Bildungsprozeß der Aesthetskappen und des *Periostracums* zu verfolgen.

Die *Megalaestheten* und *Micraestheten* entstehen hier, wie auch bei den übrigen Chitonen, als Auswüchse der sog. aesthetenbildenden Kante der Epidermis (Fig. 10 *Aebk*) in gleichmäßigen Abständen voneinander. Der seitliche Rand der Schalen, welcher die jüngeren Aestheten enthält, wird von einem Vorsprung der Mantelcuticula (*Cut*) überdeckt. Zur Erzeugung dieses Cuticularvorsprungs existiert neben der aesthetenbildenden Epidermiskante eine besondere drüsenartige Einsenkung der Epidermis, welche auf Fig. 10 dargestellt ist. Man bemerkt hier, daß die Cuticularmasse, welche aus dieser Einsenkung hervortritt und sich über den Schalenrand ausbreitet, einen faserigen Bau besitzt. Dicht an der unteren Seite dieser *Cuticula* liegen die distalen Enden von Aestheten (*Meg*, *Mic*). Aus Fig. 16 ist auch der feinere Bau dieser *Micraestheten* ersichtlich. Schon das jüngste *Micraesthet* (*Mic*¹), das rechte der Figur, läßt in seinem distalen, das sog. *Suprategmentum*

¹ Ich habe leider die Länge des Tieres nicht gemessen. Seine Breite auf Querschnitten beträgt 5 mm.

(*St*) durchsetzenden Teile drei verschiedene Regionen unterscheiden. Basal findet sich das auf meinen Präparaten körnig aussehende, schwach färbbare Protoplasma der Micraesthetenzelle. Darüber liegt eine scheibenförmige, dunkler gefärbte Schicht, welche vermutlich aus verdichtetem Plasma besteht. Diese Scheibe ist feinfaserig, wobei die Fasern in der Längsrichtung des Micraestheten verlaufen. Von der Scheibe entspringt ein Büschel von Fasern, welches sich nach oben fächerförmig ausbreitet und mit seinem verbreiterten Ende an die Cuticula (*Cut*) stößt. Die Fasern scheinen miteinander verklebt zu sein; an ihren Abgangsstellen von der Scheibe sieht man stets dunkel färbbare Punkte, die möglicherweise den Basalkörperchen der Flimmerepithelien entsprechen. Je älter das Micraesthet wird, je weiter es sich also von der aesthetenbildenden Kante entfernt, um so breiter wird die Ausbreitzungszone seines büschelförmigen Endstückes, so daß schließlich (Fig. 16 *Mic*⁴, *Mic*⁵) zwei solche Nachbarstücke miteinander in Verbindung treten. Gleichzeitig bemerken wir auch Veränderung in der Tinktionsfähigkeit dieser wohl der Nebenkappe entsprechenden Partie des Micraestheten. Zuerst (*Mic*²) bemerkt man, daß die Fasern nur an ihren, der Cuticula anliegenden Enden dunkel gefärbt werden. Der nächste Micraesthet (*Mic*³) zeigt schon eine größere dunkel gefärbte Partie des Endstückes. Endlich bilden alle zusammengewachsenen Endstücke (Kappen) der Micraestheten ein dickes, dunkel gefärbtes, längsstreifiges Periostracum (Fig. 10, 16 *Postr*). Im Umkreis der Scheitelkappen der Megalaestheten (Fig. 10 *Meg*) wird dies Periostracum dünner und bildet hier eine ringförmige Einsenkung.

Bei dem zweiten, größeren (2 cm langen) Exemplar von *Ch. olivaceus* fand ich kein so dickes Periostracum mehr. Dementsprechend waren dort auch die Aesthetenkappen nicht verwachsen, obgleich sie sehr dicht nebeneinander lagen. Es ist wahrscheinlich, daß nur die jüngeren Tiere, deren Schale noch verhältnismäßig fein ist, ein dickes Periostracum besitzen.

Obgleich ich bei den übrigen Chitonon die Bildung des Periostracums nicht verfolgen konnte, erlauben doch die obenerwähnten unmitttelbaren Übergänge der Substanz der Chitinkappen in die des Periostracums mit Sicherheit zu behaupten, daß die Substanz des letzteren überall von Aestheten geliefert wird. Die von verschiedenen Autoren (MARSHALL, 69, S. 336; MOSELEY, 85, S. 55; BLUMRICH, 91, S. 416; PLATE, 97, S. 190 u. 216) beobachtete regelmäßige Anordnung der Aesthetenkappen an der Oberfläche der Schale stimmt mit meiner Auffassung vollständig überein.

Die Möglichkeit, das Periostracum als eine Fortsetzung der Mantelcuticula zu deuten, ist, abgesehen von den oben angeführten Gründen, auch deshalb unannehmbar, weil erstens zwischen diesen beiden Bildungen immer eine deutliche Grenze besteht, und zweitens, weil bei Anwendung einer Mehrfachfärbung (wie z. B. der MALLORYSchen Methode) das Periostracum stets eine andre Farbe als die Cuticula zeigt (Fig. 10).

Das Periostracum kann seine Aufgabe, die Schale gegen kalkauflösende Organismen zu schützen, nicht lange erfüllen, weil es meist, wie ich schon oben erwähnte, frühzeitig abgerieben wird. Zu dieser Zeit hat jedoch die Schale schon eine bedeutende Dicke erreicht, so daß die Angriffe der Parasiten sie nicht mehr sehr gefährden. Außerdem persistieren die schalenschützenden Aesthetenkappen gewöhnlich das ganze Leben hindurch an der Schale, weil sie von unten durch die Tätigkeit der Zellen stets nachwachsen. Obgleich die Aestheten das abgeriebene Periostracum nicht mehr regenerieren können, bilden sie doch durch ihre Kappen, falls diese dicht nebeneinander angeordnet sind, einen wesentlichen Schutz für die Schale gegen die kalkauflösende Tätigkeit der Mikroorganismen. In dieser Hinsicht sind aber die Schalen verschiedener Chitonen nicht gleich günstig gebaut, wie man aus der beigegebenen Tabelle II erschen kann. In ihr habe ich erstens die Resultate meiner Messungen der Entfernungen zwischen den Kappen der Megalaestheten und Micraestheten, zweitens meine Beobachtungen über den Zustand der Schale sämtlicher, von mir untersuchten Chitonen eingetragen. Selbstverständlich können diese Zahlen nur als ungefährer Durchschnitt gelten, obgleich ich in den meisten Fällen die Messungen, welche in der Flächenbetrachtung der Schalen ausgeführt wurden, durch solche auf Schnitten kontrolliert habe.

Tabelle II.

	Abstand der Scheitelkappen voneinander μ	Abstand der Nebenkappen voneinander μ	Zahl der Micraestheten	Erhaltungszustand der Schalenoberfläche
<i>Acanthopleura japonica</i>	50—120	} 40—300	} gering	} beschädigt
<i>Acanthopleura spinigera</i>	100—240			
<i>Acanthopleura spinosa</i>	300			
<i>Tonicia chiloensis</i>	30—300	6—25	} groß	} wenig beschädigt
<i>Tonicia swainsoni</i>	30—100	3—5		
<i>Tonicia zuezensis</i>	25—50	1,5		
<i>Enoplochiton niger</i>	30—300	6—25	} groß	} unbeschädigt
<i>Schizochiton incisus</i>	75—150	10—20		
<i>Chiton</i> sp.	40	3—5		
<i>Chiton olivaceus</i>	75—300	0—15		

Die Zwischenräume zwischen den Scheitelkappen, welche in der ersten Rubrik der Tabelle angegeben sind, zeigen keine besonders auffallenden Differenzen bei verschiedenen Chitonarten. Die Zahl der Megalaestheten steht in keiner Beziehung zu dem in der vierten Rubrik verzeichneten Erhaltungszustande der Schale. Beim Vergleichen der drei letzteren Rubriken der Tabelle tritt jedoch die Abhängigkeit des Erhaltungszustandes der Schale von der Menge der in ihr vorhandenen Microaestheten hervor. Nach der Zahl der Microaestheten können wir alle in der Tabelle angeführten Chitonen in zwei Gruppen zerlegen. Die erste Gruppe umfaßt die Vertreter der Gattung *Acanthopleura*, deren Schale nur wenig Microaestheten besitzt. Die Nebenkappen sind an der Schalenoberfläche durch große unregelmäßige Zwischenräume voneinander getrennt. Der schlechte Erhaltungszustand der Schalenoberfläche von *Acanthopleuren*, welche gewöhnlich von zahlreichen Diatomeen und andern Algen angegriffen und manchmal sogar bis in die tieferen Schichten zerstört ist, steht wohl in Zusammenhang mit der geringen Zahl der Nebenkappen an ihrer Oberfläche. Ich habe auf Fig. 13 eine beschädigte Stelle der Schale von *A. spinigera* abgebildet. Die einzelligen Algen (*A*) sind hier in die Substanz der Schale und sogar in das Auge eingedrungen. Das letztere ist dadurch vollständig zerstört. Weniger tief ist der Zerstörungsprozeß in der Umgebung des auf Fig. 1 abgebildeten Auges gegangen. Die Fig. 2 zeigt eine Partie der gewöhnlich beschädigten Schale von *A. japonica*, die jedoch hier noch ganz gut erhalten war. Die Bedingung hierfür bildeten wohl zahlreiche, das Auge umgebende Microaesthetenkappen. Ebenso sehen wir auf Fig. 15 ein unangegriffenes Stück der Schale von *A. spinosa*. In diesem Falle ist die Schale durch das noch erhaltene Periostracum vor den zahlreichen an ihrer Oberfläche angesammelten Algen geschützt.

Die Abhängigkeit des besseren Erhaltungszustandes der Schale von ihrem Reichtum an Microaestheten tritt in der zweiten Gruppe der von mir untersuchten Chitonen sehr klar hervor. Bei den Gattungen *Tonicia*, *Chiton*, *Enoplochiton* und *Schizochiton* (siehe Tabelle II) fand ich eine viel größere Zahl von Microaestheten als bei *Acanthopleura*. Die Zwischenräume zwischen Nebenkappen sind hier meistens nur einige μ groß; bei dem kleinen *Ch. olivaceus* fehlen diese Zwischenräume ganz; dementsprechend sind auch die Schalen dieser Chitonen entweder ganz unbeschädigt, oder im Vergleich mit den *Acanthopleura*-Schalen sehr wenig angegriffen. Eine Ausnahme bildet davon nur *T. chiloensis*, deren Augen sehr oft von Mikroorganismen erfüllt werden. Diese Ausnahme ist jedoch nur eine scheinbare. Ich beobachtete

nämlich in den meisten Zerstörungsfällen, daß die Algen hier nicht seitlich, wie bei *A. spinigera* (Fig. 13), in das Auge eindringen, sondern von oben, nachdem sie die Linse zerstört haben. Ich möchte also annehmen, daß die Linse, welche gewöhnlich sehr widerstandsfähig ist, bei *T. chiloensis* aus einer leichter angreifbaren Substanz besteht und daher ein Eindringen der Algen in die Schale ermöglicht.

Hinsichtlich der Schutzfunktion der Microaestheten ist vielleicht die Tatsache nicht ohne Interesse, daß sie oft um die Sinnesorgane der Schale, also um die Megalaestheten und Augen, besonders dicht angehäuft sind.

Eine wichtige Frage, die ich jedoch unentschieden lassen muß, ist es, ob die Aestheten nur mit Hilfe ihrer gegen Säuren widerstandsfähigen Kappen, oder vielleicht auch durch Versorgung der sie umgebenden Kalkmasse mit irgendeiner, die Mikroorganismen abschreckenden Substanz die Schale schützen.

III. Die Faserstränge.

Unter dem von BLUMRICH (91) eingeführten Namen Faserstränge versteht man das Gewebe, welches in den Kanälen der Chitonenschale sich befindet und die Aestheten bzw. die Augen mit den weichen Körperpartien des Tieres verbindet. Dieses Gewebe besitzt einen längsfaserigen Charakter, obgleich es aus verschiedenen Elementen besteht, wie wir auseinandersetzen werden.

Die Struktur der Faserstränge haben schon die früheren Forscher eingehend studiert. MOSELEY (85, S. 43) meint, daß sie Nervenfasern enthalten, was auch von BLUMRICH (91, S. 422) bestätigt wird. Die Faserstränge, sagt BLUMRICH: »bestehen aus einem Bündel heller Fasern und spärlichem, granuliertem Plasma. Hin und wieder enthalten sie Zellkerne, von denen ich ausdrücklich hervorheben muß, daß sie nicht im Innern derselben gelegen sind, sondern stets der Wandung angepreßt liegen, welche das Faserbündel umhüllt«. Im Gegensatz hierzu findet PLATE (97, S. 190) »keine Kerne in der Membran selbst, welche die Fasern umhüllt«. Die Fasern bestehen nach ihm »aus hellem, homogenem Protoplasma, dem in wechselndem Maße Körnchen eingelagert sind; in den breiten Strängen ist der Körnerreichtum weit bedeutender als in den schmalen. Von Strecke zu Strecke schwillt die Faser spindelförmig an und trägt hier einen länglichen, granulierten Kern. Zuweilen liegen in derselben Faser zwei Kerne nicht weit voneinander; hieraus und aus der im Verhältnis zur Zahl der Fasern sehr

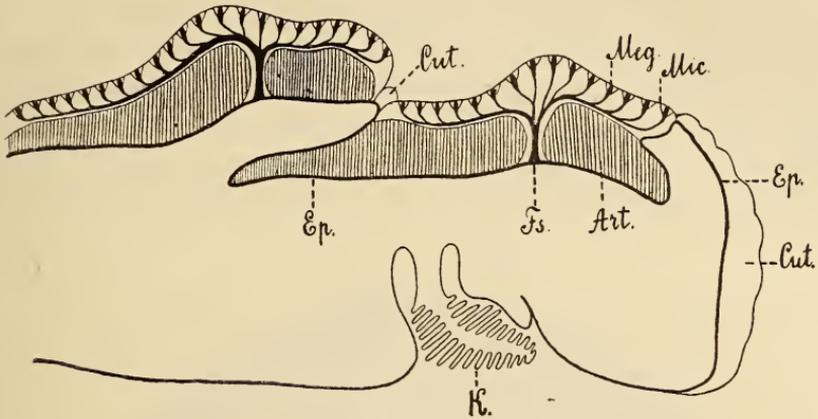
großen Zahl von Kernen folgt, daß die Fasern vielkernig sind, daß sie also Zellenstränge darstellen« (PLATE, 97, S. 189).

Ich halte es für das Richtige, den Bau der Faserstränge auf gut geführten, dünnen und intensiv gefärbten Querschnitten zu untersuchen. Beim Studium eines solchen Schnittes (Fig. 18) unterscheiden wir ohne Schwierigkeit zweierlei Elemente des Stranges. In seinem Innern verläuft ein Nervenstrang (*Nf*), welcher die Fortsetzung der aus den Sehzellen des Auges oder der Sinneszellen der Megalaestheten entspringenden Fasern bildet. Im übrigen wird der Faserstrang von Zellen (*z*) gebildet, wie wir sie schon früher als Füllzellen in den Augen wie den Megalaestheten gefunden haben. Einige dieser Zellen bilden BLUMRICHS kernhaltige Wand, liegen also der Kalkmasse des Tegmentums dicht an, wie wir es ebenso in den Aestheten und Augen beobachteten; die übrigen Zellen verlaufen im Innern des Faserstranges neben den Nervenfasern. Die Nervenfasern bilden aber nicht immer einen kompakten Strang, wie es auf Fig. 18 und 21 dargestellt ist, denn in dickeren Fasersträngen sind sie nicht selten auf mehrere Bündel verteilt (Fig. 19), zwischen welchen sich Füllzellen einschieben. Alle Füllzellen sind mit protoplasmatischen Ausläufern versehen, welche in verschiedenen Richtungen ziehen und untereinander anastomosieren (Fig. 18, 19 *z*). Diese Anastomosen, welche »vielfach ein reticuläres Aussehen erhalten«, hat auch PLATE (97, S. 190) beobachtet; er hielt sie jedoch für geronnene Blutmasse. Die von PLATE beschriebenen Anschwellungen der Nervenfasern entsprechen, meiner Ansicht nach, den Füllzellen. Die von ihm hervorgehobene Vielkernigkeit der Faserstränge wird durch die große Zahl der Füllzellen erklärt. Ich habe zuweilen auch Kerne gesehen, die dicht an den Nervenfasern lagen (Fig. 19), doch ist schwer zu entscheiden, ob diese Kerne den Fasern oder den Füllzellen angehören.

Auf Längsschnitten durch die Faserstränge beobachtet man dieselben Verhältnisse (Fig. 19, 21, 23 *Fs*) doch sind hier die Fortsätze der Füllzellen und die Nervenfasern sehr schwer voneinander zu unterscheiden. Dieser Umstand hat wahrscheinlich PLATE zu Identifizierung der beiderlei Elemente des Faserstranges geführt.

Die Faserstränge verlaufen, wie gesagt, zwischen Aestheten und Augen einerseits und Epidermis anderseits. Durch Vergleichen der Quer- und Längsschnitte war ich imstande, eine ganz regelmäßige Anordnung der Faserstränge in den Schalenplatten festzustellen. Die nebenstehende Textfig. 2 zeigt einen Sagittalschnitt durch die zwei hinteren Schalenplatten von *Ch. olivaceus*. Hier bemerkt man, wie

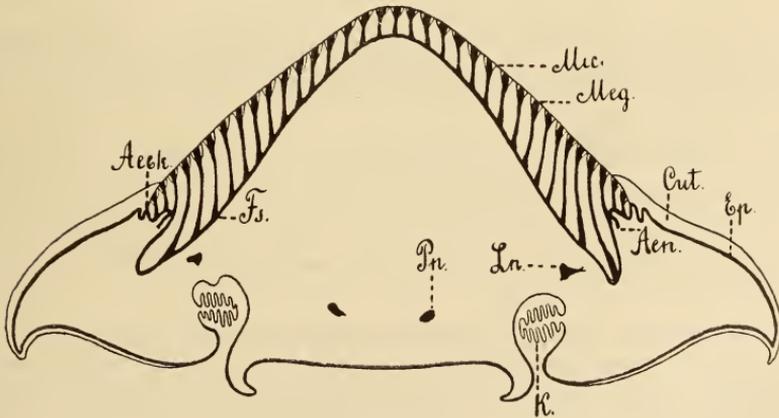
das Articulamentum (*Art*) jeder Platte etwa in seiner Mitte von einem mächtigen Faserstrang (*Fs*) durchbrochen wird. Dieser Strang entspringt von der Epidermis (*Ep*) und verzweigt sich bei seinem Austritt



Textfig. 2.

Sagittalschnitt durch die zwei hinteren Körperteile von *Chiton olivaceus*. *Art*, Articulamentum; *Cut*, Cuticula; *Ep*, Epidermis; *Fs*, Faserstrang; *K*, Kieme; *Meg*, Megalaesthet; *Mic*, Microaesthet.

aus dem Articulamentum baumartig im Tegmentum. Einige kleinere Zweige ziehen direkt zur Oberfläche des Tegmentums und gehen hier

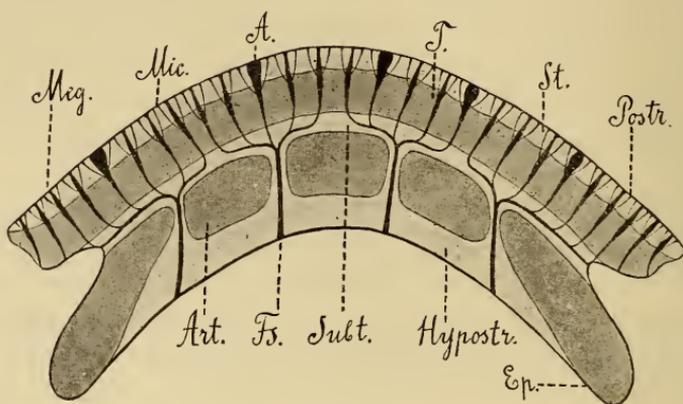


Textfig. 3.

Querschnitt durch *Chiton olivaceus*. *Aebk*, aesthetenbildende Kante; *Aen*, Aesthetennerv; *La*, lateraler Nervenstrang; *Pn*, pedaler Nervenstrang. Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 2.

in Aestheten (*Meg*, *Mic*) über. Die zwei Hauptzweige des Stranges dagegen verlaufen horizontal, der eine nach vorn, der andre nach hinten. Sie liegen zwischen Tegmentum und Articulamentum in der Schalen-

lage, welche von PLATE (01) als Subtegmentum bezeichnet wird. Von diesen beiden Hauptzweigen erheben sich in regelmäßigen Abständen voneinander die feinen, zu den Aestheten ziehenden Stränge. Auf Querschnitten durch diejenige Region der Schalenplatten, wo die dicken Faserstränge vom Epithel entspringen (Textfig. 3), findet man, daß diese Stränge (*Fs*) in sehr großer Zahl vorhanden und nur durch kleine regelmäßige Zwischenräume voneinander getrennt sind; sie durchziehen verzweigt die ganze Dicke der Schalenplatte bis zu den Aestheten (*Meg*, *Mic*). Die jugendlichen Faserstränge stehen, nachdem sie aus der aesthetenbildenden Kante (*Aebk*) hervorgewachsen sind, eine Zeit



Textfig. 4.

Querschnitt durch die Schale von *Tonicia suezensis*. *A*, Schalenaug; *Art*, Articulamentum; *Ep*, Epidermis; *Fs*, Faserstrang; *Hypostr*, Hypostracum; *Meg*, Megalaesthet; *Mic*, Microaesthet; *Postr*, Periostracum; *St*, Suprategmentum; *Subt*, Subtegmentum; *T*, Tegmentum.

lang mit der seitlichen Epidermispattie in Verbindung. Mit dem Breitenwachstum der Schalenplatte jedoch, welche durch eine beiderseitige Auflagerung neuer Kalkschichten (Fig. 24) vor sich geht¹, wird die seitliche Epidermispattie allmählich nach unten verschoben, so daß

¹ Die dunklen Grenzlinien der Anwachszone verlaufen auf Fig. 24 vollständig ununterbrochen durch Tegmentum (*T*), Subtegmentum (*Subt*) und Articulamentum (*Art*). In andern Fällen (Fig. 10) ist der Unterschied zwischen den zwei Hauptlagen der Schale deutlicher ausgeprägt, indem die Anwachszone des Articulamentums (*Art*) nur horizontal verlaufen. Es scheint jedoch auch hier am Rande der Schale ein allmählicher Übergang zwischen Tegmentum (*T*) und Articulamentum stattzufinden. Dieser Umstand beweist eine einheitliche Entstehung der verschiedenen Lagen der kalkigen Chitonenschale und spricht gegen die Annahme einiger Autoren (VAN BEMMELN, 83, S. 364, BLUMRICH, 91, S. 457, PLATE, 01, S. 388), nach welchen das Tegmentum und Articulamentum verschiedenen Ursprungs sein sollen.

die älteren Faserstränge ganz vertikal aufsteigen. Das Articulamentum ist zwischen diesen dicht nebeneinander angeordneten Strängen gar nicht zu sehen; in jeder Schalenplatte ist es also in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt zerlegt (Textfig. 2).

Bei einigen andern Placophoren, z. B. *T. suzensis* (Textfig. 4), erfolgt die Verzweigung der Faserstränge (*Fs*) nicht nur in längsgerichteten Ebenen, wie bei *Ch. olivaceus*, sondern auch in der Querrichtung der Schale. In diesem Falle stehen die unverzweigten Stämme der Faserstränge, welche auf Querschnitten durch *T. suzensis* in der Vierzahl vorhanden sind (Textfig. 4 *Fs*), ziemlich weit voneinander; infolgedessen ist hier das Articulamentum (*Art*) nicht in zwei Abschnitte geteilt wie bei *Ch. olivaceus*, sondern nur durchlöchert.

Eine Durchlöcherung des Articulamentums durch die Faserstränge konnte ich bei sämtlichen von mir untersuchten Chitonen konstatieren. Eine Einteilung der Placophorenschalen in solche, bei denen nur das Tegmentum, und solche, bei denen auch das Articulamentum von Fasersträngen durchsetzt wird (THIELE, 02, S. 289), ist also, wenigstens für die von mir untersuchten Chitonen, nicht durchführbar.

Die Innervierung der Faserstränge hat zuerst BLUMRICH (91, S. 428) beobachtet. Dieser Autor sah auf Querschnitten durch *Ch. siculus*, daß sich ein Nervenstrang von dem Palliovisceralstrang (Lateralmark) abzweigte und »seitlich bis unter die Schale in die Region einer Naht heranreichte, wo einige der starken Faserstränge das Articulamentum durchsetzen«. Nach PLATE (01, S. 499) werden die Aestheten und die Augen vom oberen Rückennerven des Lateralmarkes innerviert, welcher bei *Ischnochiton imitator* »an einem Punkte die Basalmembran durchbricht, dann zwischen den unteren Enden der Epithelzellen, intercellular, sich ausbreitet und so an viele Faserstränge seine Ausläufer abgeben kann«.

Ähnliche Verhältnisse konnte ich auch bei mehreren Chitonenarten beobachten. Bei *Ch. olivaceus* (Textfig. 3 *Aen*) tritt der Aesthetennerv ein wenig median von der aesthetenbildenden Kante in die Epidermis ein, und zwar auf der Grenze zwischen Articulamentum und Tegmentum, wo die Epidermis etwas ausgebuchtet ist. Sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten durch *Ch. olivaceus* sah ich nirgendwo anders Aesthetennerven in das Epithel eintreten. Ein Nervenstrang versorgt hier also die Aestheten je einer ganzen Hälfte der Schalenplatte.

Auch bei *A. japonica* habe ich den Nerveneintritt nur seitlich an den Schalenplatten, unmittelbar unter der aesthetenbildenden Kante beobachtet (Fig. 9 *Ns*). Hier sind aber die Nerven viel mächtiger als

bei *Ch. olivaceus* und treten in mehreren Strängen zur Epidermis. Dieser Umstand steht anscheinend mit dem Vorhandensein der Schalenaugen in Zusammenhang. Bei Anwendung der MALLORYschen Färbung werden die Nerven rötlich und lassen sich ohne Schwierigkeit zwischen den tiefblauen Bindegewebsfasern (*Bg*) auffinden. Der wellige Verlauf ihrer Fasern, sowie ihr blässereres Aussehen läßt sie auch von Muskelfasern (*M*) leicht unterscheiden. Zwischen den Fasern eines Nervenstranges finde ich oft spindelförmige Ansammlungen körnigen Plasmas mit Zellkernen (Fig. 9, 23 *Ns*). Ob solche Ansammlungen den Füllzellen der Faserstränge entsprechen, oder in einer näheren Beziehung zu den Nervenfasern stehen, konnte ich nicht entscheiden. Für bemerkenswert halte ich jedoch die Tatsache, daß dies Plasma in seiner Tinktionsfähigkeit den Epithelelementen ähnlich ist, daß es auf den nach MALLORY behandelten Schnitten also rötlich erscheint (Fig. 9).

Bei einigen andern Chitonenarten, z. B. *T. suezensis*, dringen die Aesthetennerven an mehreren Stellen unter dem Articulamentum in die Epidermis ein. An einer solchen Stelle (Fig. 23) verzweigt sich ein mächtiger Nervenstrang (*Ns*) unmittelbar unter der Epidermis und schickt in dieselbe mehrere Zweige, welche nach allen Richtungen zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen verlaufen (*Nf*). An der linken Seite der Figur sieht man wie ein Teil der Nervenfasern zu einem Faserstrange emporsteigt.

Nachdem ein Nervenstrang in die Epidermis eingetreten ist, verläuft er in dieser intercellular, wie auch PLATE angab. Das ist jedoch nicht immer der Fall. Die ganz feinen Nervenfasern verlaufen, wie ich es an der Epidermis von *Ch. olivaceus* beobachten konnte, intracellular. Fig. 20 stellt einen Flächenschnitt durch eine Partie dieser Epidermis dar. Die länglich-polygonalen Zellen sind hier in kettenartigen Reihen angeordnet (*Ep*). Zahlreiche feine Zellverbindungen durchsetzen die spaltförmigen Intercellularräume. Das auf Querschnitten durch die Epidermis (Fig. 21, 22) fein vertikal-faserige Protoplasma erscheint auf dem Flächenbild der Zellen dunkel-körnig. Der abgeplattete oder nierenförmige Kern liegt gewöhnlich am Rande der Zellen. Durch die Achse solcher Zellketten ziehen blasse Fasern, die von Zelle zu Zelle ununterbrochen verlaufen (*Nf*). Es sind Aesthetennerven, welche sich hier zweifellos als Differenzierungsprodukte des Protoplasmas der Epithelzellen erweisen. Auf Querschnitten durch solche Nerven (Fig. 22 *Nf*) beobachtet man den Nervenstrang in Form eines hellen Kreischens inmitten des Plasmas der Epidermiszellen. Manchmal ist er mehr gegen die Zellbasis verschoben (Fig. 22 oben).

Ähnliche Bilder beschrieb DOHRN in seiner Arbeit über die Histogenese der Nervenfasern bei Wirbeltieren, indem er die Entstehung der Nervenfasern aus »kettenartig aneinander gereihten Ectodermzellen« (91, S. 281) nachzuweisen suchte.

Soweit ich es nach meinen Präparaten beurteilen kann, muß der Prozeß der Nervenfaserbildung aus Epidermiszellen bei Chiton wahrscheinlich in folgender Weise vor sich gehen. Zuerst differenziert sich in den kettenartig einandergereihten Epidermiszellen ein ganz feiner Strang, wie es auf Fig. 22 (*Nf*) unten zu sehen ist. Dieser Strang wird allmählich dicker durch weitere Differenzierung des ihn umgebenden Plasmas. Endlich verwandelt sich das ganze Protoplasma einer oder vielleicht auch mehrerer nebeneinander liegender Zellenreihen in Fasern, und auf diese Weise kommt es zur Bildung großer intercellular verlaufender Nervenstränge (Fig. 19 *Nf*). Vielleicht sind die mit Nervenfasern in näherer Beziehung stehenden Zellkerne (Fig. 19), deren ich oben bei der Beschreibung der Faserstränge gedachte, nichts andres, als Reste der nervenbildenden Zellen.

Heidelberg, im März 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

83. J. F. VAN BEMMELEN, Zur Anatomie der Chitonen. Zoolog. Anz. Jahrg. 6. S. 340—4, 361—5.
91. J. BLUMRICH, Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschrift Bd. LIII.
98. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
91. A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 17. Nervenfasern und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mitteilungen a. d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. X.
92. E. GÖPPERT, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.
96. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Diese Zeitschrift Bd. LXI.
99. — Desgl. V. Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda Bd. LXV.
01. — Desgl. VII. Von den Arthropoden-Augen. Ebenda Bd. LXX.
02. — Desgl. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda Bd. LXXII.
69. W. MARSHALL, Note sur l'histoire naturelle des Chitons. Arch. Néerlandaises IV.
05. H. MERTON, Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden. Diese Zeitschrift Bd. LXXIX.^f

49. A. TH. MIDDENDORFF, Beiträge zu einer Malacozoologia Rossica. I. Beschreibung und Anatomie ganz neuer, oder für Rußland neuer Chitonien. Mémoires de l'Acad. de S. Pétersbourg. Série 6. Tome VI.
85. H. N. MOSELEY, On the presence of eyes in the shell of certain Chitonidae and on the structure of these organs. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XXV.
05. M. NOWIKOFF, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschrift Bd. LXXIX.
97. L. H. PLATE, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonien. Teil A. Zoolog. Jahrbücher. Supplem. IV.
99. — Desgl. Teil B. Ebenda. Supplem. IV.
01. — Desgl. Teil C. Ebenda. Supplem. V.
94. FR. PURCELL, Über den Bau der Phalangiden-Augen. Diese Zeitschrift Bd. LVIII.
83. E. RAY LANKESTER and A. G. BOURNE, The Minute Structure of the Lateral and Central Eyes of Limulus and Scorpio. Quart. Journ. Microsc. Sc. V. XXIII.
07. O. SCHRÖDER, Beiträge zur Histologie des Mantels von Calyculina lacustris. Zoolog. Anz. Bd. XXXI.
90. J. THIELE, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschrift Bd. XLIX.
93. — Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale. Ebenda Bd. LV.
02. — Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Ebenda Bd. LXXII.
02. R. TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

<i>A</i> , Algen;	<i>M</i> , Muskel;
<i>Aebk</i> , aesthetenbildende Kante;	<i>Meg</i> , Megalaesthet;
<i>Art</i> , Articulamentum;	<i>Mic</i> , Micraesthet;
<i>Bg</i> , Bindegewebe;	<i>mz</i> , Micraesthetenzelle;
<i>bk</i> , Binnenkörper (Phaosphäre);	<i>Nf</i> , Nervenfasern;
<i>Bl</i> , Blutlacune;	<i>Ns</i> , Nervenstrang;
<i>C</i> , Cornea;	<i>P</i> , Pigment;
<i>Cut</i> , Cuticula;	<i>Postr</i> , Periostacum;
<i>drz</i> , Drüsenzelle;	<i>pz</i> , Pigmentzelle;
<i>Ep</i> , Epidermis;	<i>rz</i> , Sehzelle;
<i>Fs</i> , Faserstrang;	<i>St</i> , Suprategmentum;
<i>fz</i> , Füllzellen;	<i>Subt</i> , Subtegmentum;
<i>gk</i> , Glaskörper;	<i>sz</i> , Sinneszellen;
<i>Hyp</i> , Hypostacum;	<i>T</i> , Tegmentum;
<i>L</i> , Linse;	<i>zz</i> , Zwischenzellen.
<i>lz</i> , linsenbildende Zelle;	

Tafel X.

Auf Fig. 1—10 sind die nach MALLORY behandelten Präparate in naturgetreuen Farben wiedergegeben.

Fig. 1. *Acanthopleura spinigera*. Längsschnitt durch ein Schalenauge. Obj. 2 mm, Oc. 4 (ZEISS). Vergr. 500. *bzn*, Rest der linsenbildenden Zellen.

Fig. 2. *Acanthopleura japonica*. Längsschnitt durch ein Schalenauge. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 3. *Acanthopleura japonica*. Querschnitt durch die Retina des Schalenauges. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 4. *Acanthopleura japonica*. Querschnitt durch den Glaskörper des Schalenauges. Obj. 2 mm, Oc. 4, Vergr. 500.

Fig. 5. *Acanthopleura spinosa*. Querschnitt durch die Retina des Schalenauges. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 6. *Schizochiton incisus*. Querschnitt durch ein Schalenauge. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 7. *Schizochiton incisus*. Längsschnitt durch ein Schalenauge. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 8. *Schizochiton incisus*. Schräger Querschnitt durch die Retina und den Glaskörper des Schalenauges. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 9. *Acanthopleura japonica*. Schräger Sagittalschnitt durch einen Teil des Tieres. (Die Richtung des Schnittes ist auf Fig. 10 durch den Pfeil *a* angegeben.) Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 10. *Chiton olivaceus*. Querschnitt durch einen Teil der Schale. Obj. C, Oc. 1. Vergr. 100.

Tafel XI.

Fig. 11. *Tonicia suezensis*. Längsschnitt durch ein junges (erstes Stadium) Schalenauge. (Aus einem Querschnitte durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 12. *Tonicia suezensis*. Dasselbe wie Fig. 11 (zweites Stadium). Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 13. *Acanthopleura spinigera*. Längsschnitt durch ein Schalenauge. Sowohl das Auge als auch die Schale sind durch Mikroorganismen angegriffen. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 14. *Acanthopleura japonica*. Linse eines Schalenauges. Aus einem Sagittalschliffe durch die Schale. Obj. 4 mm, Oc. 12. Vergr. 750.

Fig. 15. *Acanthopleura spinosa*. Längsschnitt durch ein Aesthet. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 16. *Chiton olivaceus*. Längsschnitt durch die fünf der aesthetenbildenden Kante nächstliegenden Microaestheten. (Aus einem Querschnitte durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 17. *Schizochiton incisus*. Längsschnitt durch ein Aesthet. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 18. *Schizochiton incisus*. Querschnitt durch einen Faserstrang. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 19. *Chiton olivaceus*. Längsschnitt durch die basale Partie eines Faserstranges. (Aus einem Sagittalschnitte durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 20. *Chiton olivaceus*. Flächenschnitt durch das unter der Schale gelegene Epithel. (Aus einem Querschnitte durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

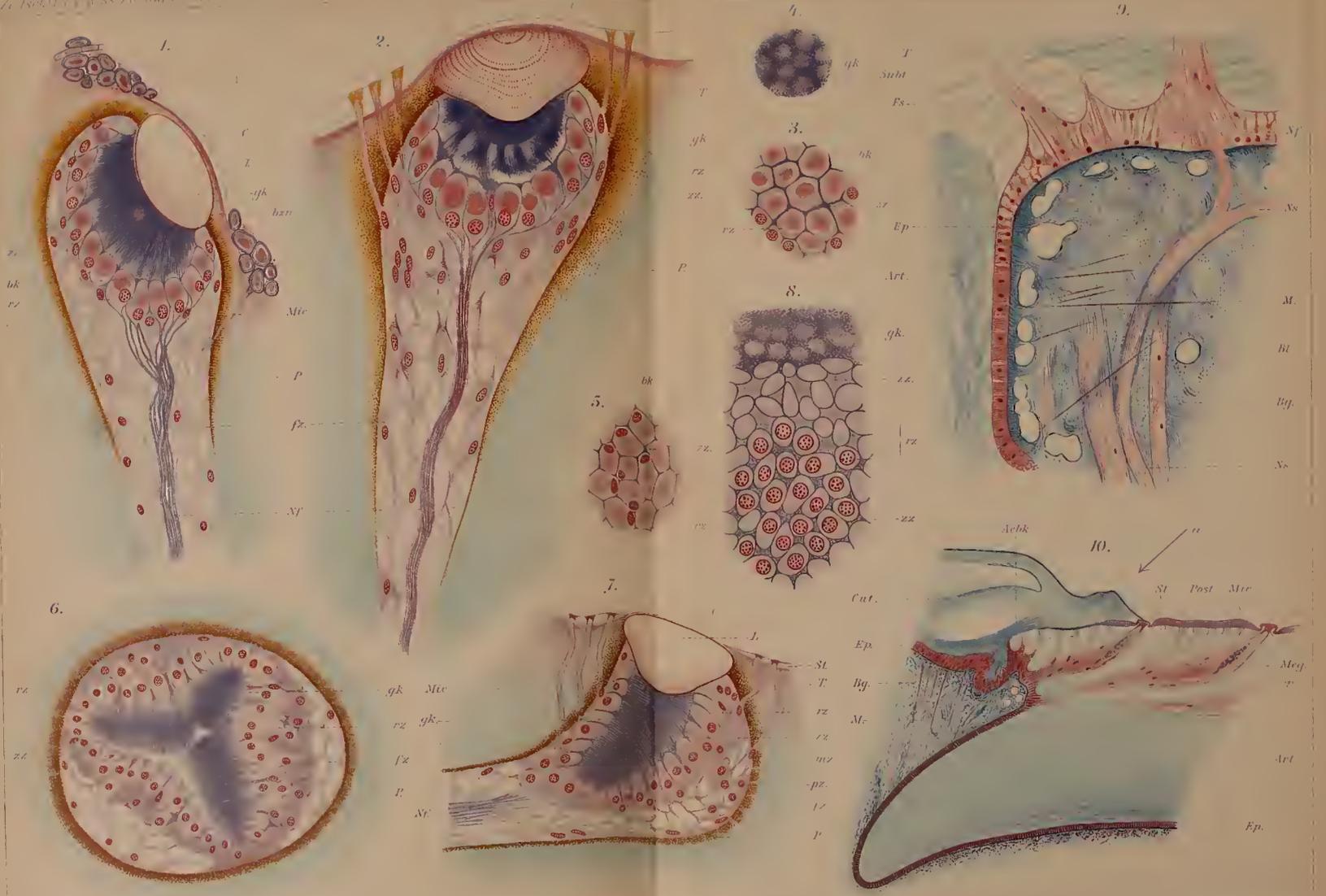
Fig. 21. *Chiton olivaceus*. Längsschnitt durch die basale Partie eines Faserstranges. (Aus einem Querschnitte durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

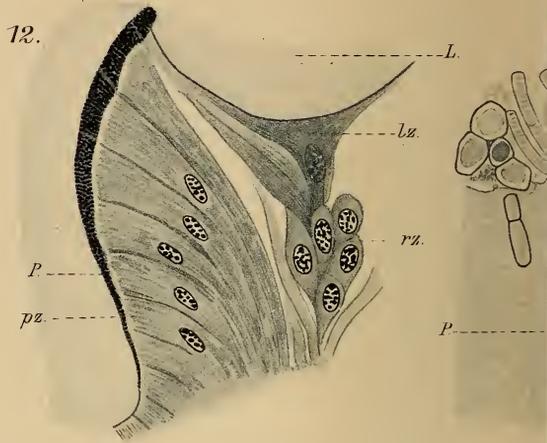
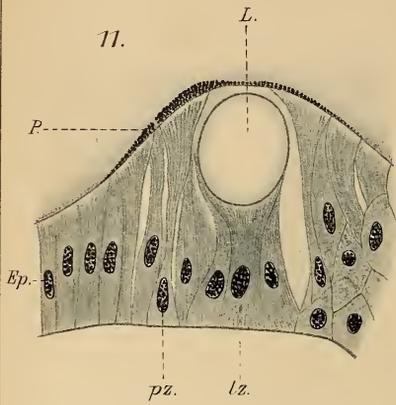
Fig. 22. *Chiton olivaceus*. Längsschnitt durch einige, unter der Schale liegende Epithelzellen. (Aus einem Querschnitt durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 23. *Tonicia suzensis*. Eintrittsstelle eines Aesthetennerven in die Epidermis. (Aus einem Querschnitt durch das Tier.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

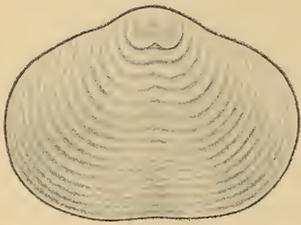
Fig. 24. *Tonicia chiloensis*. Querschnitt durch einen Rand der Schale. Obj. A, Oc. 1. Vergr. 41.



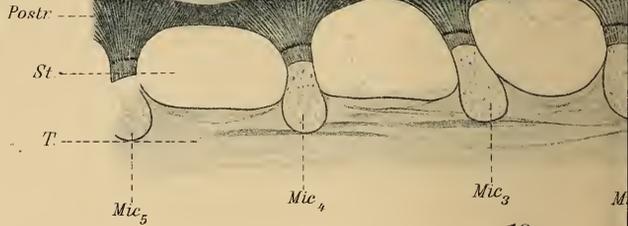




14.

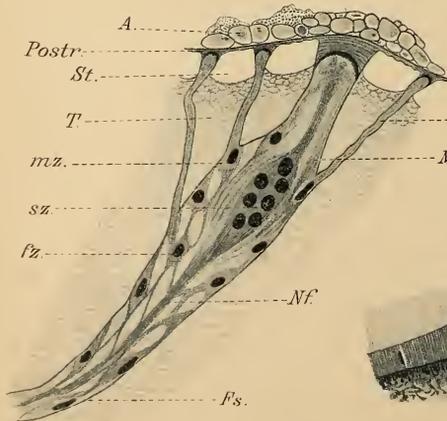


15.

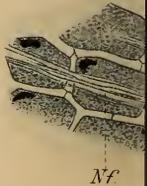
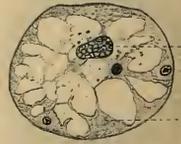
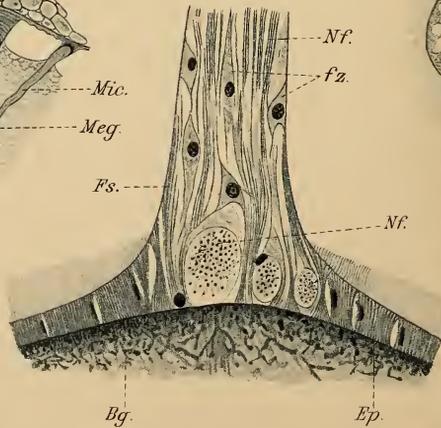


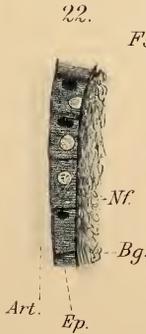
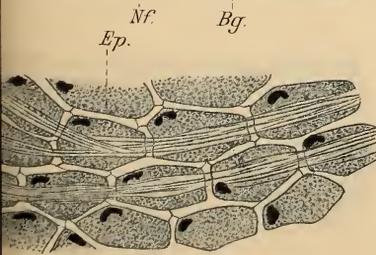
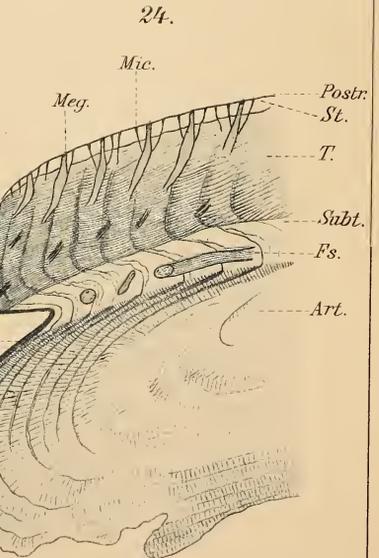
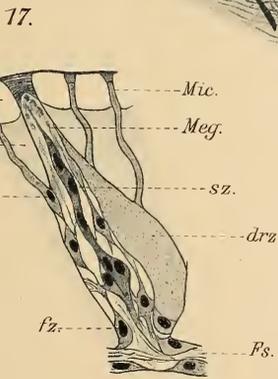
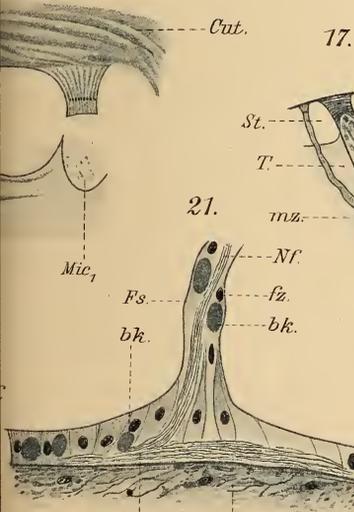
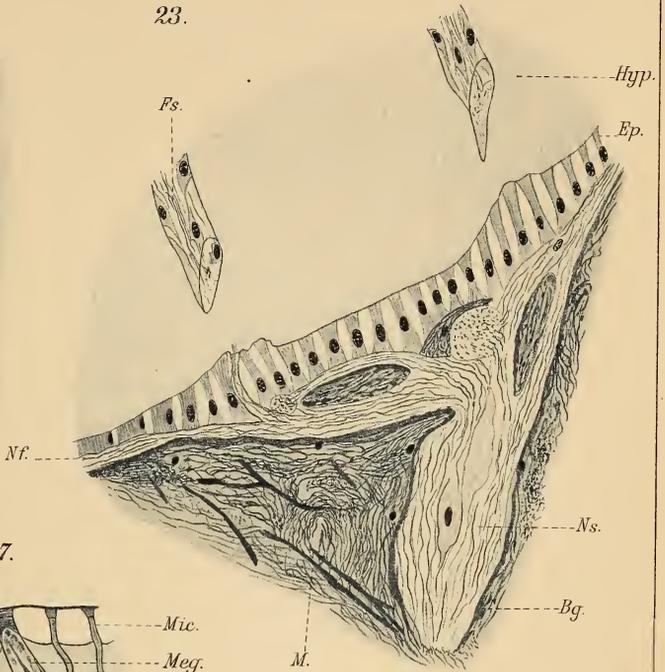
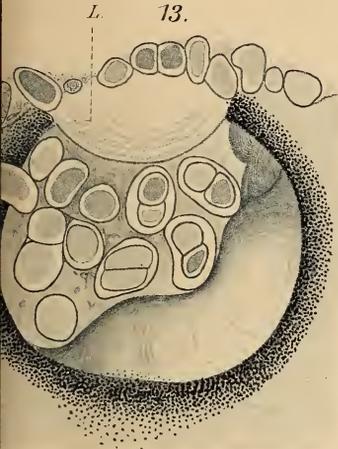
16.

18.



19.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Nowikoff Michael

Artikel/Article: [Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben 153-186](#)