

- Fig. 8 bis 10. Kerne aus den Wimperzellen von der Gaumenschleimhaut der *Salamandra maculata*.  
 Fig. 11. Wimperzelle ebendaher. Sehr feine Längsfäden im Innern.  
 Fig. 12, 13, 14. Kerne aus Zellen von der inneren Fläche der Tentakel von *Aegineta*.  
 Fig. 15. Ektodermzelle vom Schirmrandring von *Carmarina hastata*.  
 Fig. 16 u. 18. Von Häckel sogenannte Knorpelzellen aus dem Schirmrandring von *Carmarina hastata*.  
 Fig. 17. Kern aus einer eben solchen Zelle.  
 Fig. 19. Ganglienzelle aus demselben Thiere.  
 Fig. 20 u. 21. Kiemenepithelien von *Anodonta*. In 21 ist die die Körnchen der Körnchenschale verbindende Linie wegzudenken.  
 Fig. 22. Schema, zur Verdeutlichung der Körnchenschale sammt Strahlenfäden.

Fig. 1 u. 2 mit Tauchlinse 10, Okular 3 Hartnack:  $\frac{750}{1}$ , die übrigen

mit Tauchlinse 8 Seibert und Kraft, Okular 3 Hartnack: etwa  $\frac{1000}{1}$  gezeichnet

Fig. 1, 2, 8, 9, 10, 11, 20 u. 21 nach frischen, die übrigen nach mit schwachen Chromkalilösungen behandelten Objekten gezeichnet.

## Ueber Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus

nebst

Bemerkungen über einige andere histologische Eigen-  
 thümlichkeiten verschiedener Cephalophoren.

Von

**C. Semper.**

Mit 2 Holzschnitten.

Da meine morphologischen Molluskenstudien wohl einstweilen ihr Ende erreicht haben werden und meine Monographie über die Pulmonaten — in der ich mancherlei anatomisch-histologisches Material vergraben habe — den meisten Lesern dieser Zeitschrift unbekannt sein und bleiben dürfte: so erlaube ich mir, hier kurz auf einige eigenthümliche Funde hinzuweisen, die, wie ich glaube, allgemeineres Interesse erwecken möchten.

Zunächst habe ich über sehr wunderbare Schneckenaugen zu berichten, die ich bei der Gattung *Onchidium* kürzlich aufgefunden habe.

Man weiss, dass alle Augen der Wirbellosen sich von denen

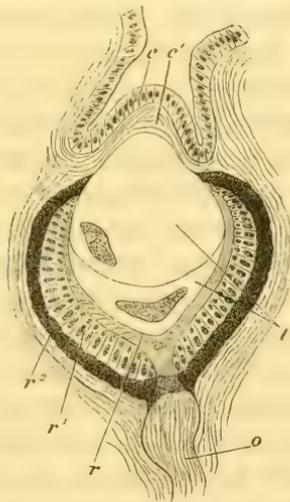
der Wirbelthiere wesentlich dadurch unterscheiden, dass bei ihnen die letzten (Stäbchen) Enden der Retina-Fasern gegen die Linse und das Licht hin gerichtet, bei diesen dagegen von Licht und Linse abgewendet sind; dem entsprechend liegt bei den Wirbelthieren die Faserschicht der Retina nach innen, bei den Wirbellosen nach aussen. Die einzigen bis jetzt bekannten Ausnahmen liefern der Blutegel und die Gattung Pecten. Aber die Augen jener sind so ungemein einfach gebaut, dass hier kaum von einer besonderen Retina, geschweige denn von einer Schichtung derselben gesprochen werden kann; und das Auge der Muschelgattung Pecten ist durch seine zwei Sehnerven und die Art ihrer Verbindung in der sehr complicirten Retina gerade soweit vom Typus des Wirbelthier-, wie von dem des eigentlichen Mollusken-Auges entfernt.

Die Gattung Onchidium — welche mit zu den interessantesten jetzt lebenden Schnecken gehört — besitzt nun aber Augen, welche ganz den Typus des Wirbelthierauges zeigen. Ich gebe nebenstehend

Durchschnitt durch das Rückenauge von Onchidium.

- o Opticus.
- c } zweischichtige
- c' } Cornea.
- l Linsenzellen.
- r Faserschicht
- r' Stäbchenzellensch.
- r'' Pigmentschicht

} d. Retina.



einen schematisirten Durchschnitt durch ein solches indem ich dabei auf die in meiner Monographie (Reisen i. Archipel der Philippinen, Band III) erscheinende ausführliche Schilderung verweise. Der Opticus tritt an die Hinter-

fläche des dunkel braunschwarz pigmentirten Augenbulbus heran, durchbohrt die Pigmentschicht, und ein bei den verschiedenen Arten verschieden dickes inneres zelliges Stratum, um sich an der innern Fläche des letzteren in die dritte Schicht, die Faserschicht der Retina aufzulösen. Alle 3 Retinaschichten — um welche eine besondere Sclerotica allerdings nicht nachzuweisen ist — verlaufen nach

vorn allmählig sich verjüngend bis zu einem Pigmentring, welcher die sehr grosse und die innere Augenhöhle völlig ausfüllende Linse eng umfasst. Die Linse selbst besteht aus 1—7 grossen Zellen, deren Kern immer am hinteren Ende liegt und deren vorderste grösste schalenartig von den kleineren hinteren umfasst wird. Vorn, wo durch den Pigmentring die Linse eng umspannt wird, tritt diese in eine bei einzelnen Arten recht stark nach aussen convexe Höhlung vor, welche sie mitunter nicht einmal ganz auszufüllen scheint, so dass hier der Anschein einer wirklichen Augenkammer hervorgehoben wird. Da leider diese Schnecken nur in der gewöhnlichen Weise behandelt wurden, also weder mit Osmium- noch Chromsäure, sondern nur mit Spiritus, so ist hierüber keine Gewissheit zu erlangen. Nach vorn wird die problematische Augenkammer abgeschlossen durch eine ziemlich dicke aus Epidermis und Cutis gebildete und meist stark vorgewölbte Cornea. Bei der Betrachtung von oben sieht man die, durch den vorderen Pigmentring erzeugte Pupille innerhalb eines meist kreisförmigen schwarzen Fleckes, welcher dem grössten Durchmesser des Augenbulbus entspricht. Liegen die so betrachteten Augen günstig, so kann man durch die Pupille hindurch in jedem den blinden Fleck erkennen, welcher wie bei dem Wirbelthierauge dadurch entstehen muss, dass der Sehnerv die Pigment- und Zellschicht der Retina durchbohrt, um sich innerhalb derselben zur Faserschicht auszubreiten.

Die typische Uebereinstimmung mit dem Wirbelthierauge ist evident, trotz der sonstigen grösseren Einfachheit im Bau. Es fehlt eine abgegrenzte Sclerotica, ebenfalls Glaskörper und echter Ciliarkörper; auch die Augenkammer ist, wenn nicht vielleicht ganz Kunstproduct, sehr klein. Die Retina selbst ist auch in ihrem zelligen Theil ungemein einfach gebaut; meist hat sie nur eine einzige Stäbchenzellenschicht, die epithelartig gebildet ist; der Faserschicht zunächst liegt die regelmässige Reihe der Zellkerne, welche sich im Pikrocarmin leicht färben; die an die Pigmentschicht anstossenden Zellenenden enthalten meistens wirkliche Stäbchen, die jedoch nur kurz sind; die Linse endlich besteht meistens aus 1—7 Zellen, welche keine Andeutung einer Umbildung in Faser- oder Bandzellen zeigen, wie in der Wirbelthierlinse. Alle diese Unterschiede verwischen indessen den durch die Schichtfolge und durch den damit nothwendig hervorgerufenen blinden Fleck scharf bezeichneten Typus nicht: es ist derjenige der Wirbelthiere. Wenn es mir

gestattet ist, hier eine Vermuthung auszusprechen, so möchte ich als solche hinstellen, dass man durch ein genaues Studium des — wie ich aus eigenen vorläufigen Untersuchungen weiss — ungemein mannichfaltigen Annelidenauges vielleicht ein Verständniss der verschiedenen Augentypen gewinnen dürfte.

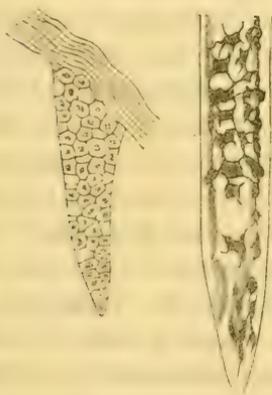
Nicht weniger interessant als die Structur ist auch das Vorkommen des hier kurz beschriebenen Onchidiumauges. Es steht nämlich nicht, wie wohl alle Leser angenommen haben werden, auf oder an den Tentakeln — diese tragen Augen vom gewöhnlichen Molluskentypus mit umgekehrter Schichtfolge der Retina — sondern oben auf dem Rücken. Die Arten der Gattung *Onchidium* tragen nie eine Schale; ihr nackter Rücken ist bald glatt, bald körnig, bald stark tuberculös oder selbst mit langen Papillen dicht besetzt, die bis in die neueste Zeit hinein in ganz oberflächlicher Weise als Kiemen angesehen werden. Auf der Spitze mancher dieser Papillen und Tuberkel stehen nun die oben beschriebenen Augen, mitunter einzeln (*O. coriaceum*, *luteum* etc.) oder in Gruppen; wenn sie in Gruppen vorkommen meist zu 2—4 vereinigt (*O. tonganum*, *tumidum* etc.), nur selten bis zu 7 oder 8 in einem Haufen (*O. verruculatum*). Auch giebt es Arten derselben Gattung, welchen diese Rückenaugen gänzlich fehlen (*O. australe*, *Steindachneri* etc.). Diese Mannichfaltigkeit innerhalb der Gattung wird noch dadurch vermehrt, dass ihre Zahl nicht einmal bei den Individuen derselben Art constant ist. Von *Onchidium verruculatum* habe ich Exemplare desselben Fundortes mit 11 und mit 73 Augen, hier sind es durchschnittlich die kleineren (und theilweise noch nicht geschlechtlich entwickelten) Thiere, welche die absolut grösste Zahl von Augen haben. Man könnte daraus schliessen, dass die Zahl der Augen mit zunehmendem Alter allmählig abnimmt. Bei einer andern Art finde ich sehr bedeutende geographische Abweichungen in dieser Beziehung: *Onchidium ambiguum* hat auf den Palauinseln nur 3—5 Augen, in Singapore und auf den Nicobaren dagegen 12—33. Unter den 19 von mir bis jetzt untersuchten Arten der Gattung habe ich diese Augen bei 16 aufgefunden; die 3 derselben entbehrenden gehören auch sonst eigenthümlich abweichenden Untergattungen an.

Die Innervation dieser Augen geschieht durch die 3 (resp. 4) Pallialnerven, welche sämmtlich von dem Visceralganglion des Schlundringes entspringen. Die Optici der Tentakelaugen entspringen wie immer vom Centralganglion.

Merkwürdig genug sind diese Augen bisher fast gänzlich, selbst von den Speciesbeschreibern übersehen worden, obgleich man die Pupille bei einzelnen Arten schon mit der Lupe sehr deutlich erkennt; nur Stoliczka erwähnt ihrer bei der Beschreibung von *O. typhae* Buchanan, ohne sie freilich für etwas mehr, als kleine Pigmentflecke zu halten.

Man weiss, dass zu wiederholten Malen Knochenkörperchen oder ihnen ähnelnde Zellen bei Wirbellosen fälschlich beschrieben wurden. Die Gattung *Onchidium* liefert, so viel ich weiss, das erste Beispiel von sternförmigen und mit ihren Ausläufern — wie im Knochen der Wirbelthiere — anastomosirenden Zellen innerhalb einer knorpeligen Grundsubstanz.

Durch Cuvier ist zuerst die eigenthümliche mit dem Penis zugleich neben dem rechten Tentakel ausmündende Penisdrüse von *Onchidium* beschrieben worden; er hat auch bemerkt, dass sie in einem harten, braunen Stachel endigt, welcher durch eine fleischige Papille hindurch in das männliche Antrum vorgestreckt werden kann. Dieser Penisdrüsenstachel ist von allen spätern Untersuchern übersehen worden, obgleich er allen bisher anatomisch untersuchten Arten zukommt (ausgenommen vielleicht *O. celticum*); er besteht aus sehr fester Knorpelsubstanz mit eingelagerten sternförmigen Zellen (s. d.



Penisdrüsenstachel. Peniszahn  
von *Onchidium typhae*.

Holzschnitt); die letzteren sind an der Basis am stärksten gehäuft und durchkreuzen sich mit ihren Ausläufern nach allen Richtungen; in der Mitte fehlen sie oft vollständig; an der verbreiterten Mündung des Stachels häufen sie sich wieder.

Gleichzeitig will ich erwähnen, dass die Mehrzahl der *Onchidium*arten in ihrem Penis sehr schöne Knorpelzähne (siehe nebenstehenden Holzschnitt) haben, die in ihrer Structur und Anordnung ungemein charakteristisch für die einzelnen Arten sind.

Aehnliche Knorpelstacheln des Penis habe ich schon früher von verschiedenen Landmollusken beschrieben (Reisen etc. Band III Tafel III Fig. 2, Tafel V Fig. 2 und 3).

Der dritte hier kurz zu besprechende Punct ist das von Ihering bei Chiton, Haliotis und Fissurella entdeckte Strickleiternervensystem, welches durch die Pedalnerven und ihre in regelmässigen Abständen sich wiederholenden Quercommissuren gebildet wird. Er baut darauf den weitgehenden Schluss, dass die eine Hälfte der Cephalophoren direct von den Anneliden (resp. Amphipneusten) abzuleiten sei, während die andere, gebildet durch die Zwitterschnecken, von den Planarien direct abstammen solle.

Nun hat sich, wie es scheint, Herr v. Ihering gar nicht die Frage vorgelegt, ob denn nicht jenes Strickleiternervensystem überhaupt für die Cephalophoren bezeichnend sei; wenigstens finde ich nirgends in seinem dicken Buche eine eingehende Discussion darüber. Hätte er sich aber wirklich bemüht, gründlich diese Verhältnisse kennen zu lernen — statt sich in voreiligen Schlüssen zu üben —, so würde er — vielleicht! — eingesehen haben, dass die von ihm aufgenommene Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden und Mollusken doch nicht so gar sicher und rasch jetzt schon zu beantworten sein dürfte. Er würde dann vielleicht auch erkannt haben, dass die vergleichende Morphologie des Nervensystems der Mollusken auch durch ihn nicht endgültig behandelt worden sei.

Ich kann nun nach eigenen Untersuchungen bestimmt versichern, dass es in der That »Platycochliden« giebt, welche ein Strickleiternervensystem im Fusse tragen, wie es kaum besser entwickelt gedacht werden kann. Am besten ausgebildet habe ich es bei *Vaginulus Tannaysi* gefunden. Hier ist der ganze Fuss von 2 Längsnerven durchzogen, welche in ziemlich regelmässigen Abständen (von  $\frac{1}{2}$ — $1$ mm) durch Quercommissuren verbunden sind; wo diese entspringen, bildet sich regelmässig eine durch schöne Ganglienzellen erzeugte Anschwellung und diese Ganglienzellen begleiten die Commissuren in ihrer ganzen Länge. Zwischen den Ganglienknoten haben die Längsnerven keine Ganglienzellen. Entsprechend den Knoten wiederholen sich auch die von ihnen oder den Commissuren abtretenden Nerven in regelmässiger Folge; mit einigen derselben sind auch noch accessorische Ganglien verbunden. Noch viel schöner entwickelt sind die Ganglienknoten der Pedalnerven bei *Limax*; die Quercommissuren sind hier indessen vielleicht aufgelöst in ein unregelmässiges Netz.

Diese im Fuss liegenden Längsnerven sind aber echte Pedal-

nerven; sie treten an die Pedalganglien heran. Entweder muss dieses pedale Strickleiternnervensystem dem von Chiton, Fissurella und Haliotis gleichzustellen sein: dann wäre die Frage aufgetaucht — welche Herr v. Ihering sich gar nicht gestellt zu haben scheint — ob nicht seine »Platycochlid« doch auch durch Vereinfachung aus den Anneliden, wie die »Arthrocochlid« entstanden seien. Oder er hätte — wenn er durchaus die polyphyletische Abstammung der 2 Cephalophorenreihen retten wollte — zeigen müssen, dass das Strickleiternnervensystem der Fissurella und Haliotis wirklich vererbt sei, dasjenige der Vaginulus (und anderer Formen, bei denen es gleichfalls in etwas modificirter Form vorzukommen scheint) trotz der merkwürdigen morphologischen Uebereinstimmung mit jenem doch nur durch Anpassung erworben sei. Das wäre nun freilich recht schwierig gewesen; unter allen Umständen wäre er dabei in die von ihm so sehr perhorrescirte Entwicklungsgeschichte hineingerathen.

Endlich will ich noch erwähnen, dass auch in Bezug auf das Strickleiternnervensystem von Chiton die Angaben Herrn v. Ihering's nicht exact sind. Er sagt, es hätten die beiden Pedalnerven keine ganglionären Anschwellungen. Knoten fehlen allerdings. Die mikroskopische Untersuchung aber zeigt, dass sie in ihrer ganzen Länge bis zur Schwanzspitze gleichmässig mit Ganglienzellen belegt sind. Im Grunde genommen ist also das Strickleiternnervensystem von Vaginulus viel typischer ausgebildet (wenn man das Wort in dem für die Anneliden gebräuchlichen Sinne nimmt), als selbst bei Chiton, obgleich Ihering diese Schnecke vorzugsweise wegen jenes Charakters in die neue Würmergruppe der »Amphineura« stellen will.