

Aus dem biologischen Laboratorium der Universität Bonn.

Die Regeneration des Auges bei *Arion empiricorum*.

Von
E. König.

Hierzu Tafel X und 3 Textfiguren.

Untersucht man Serienschritte normaler Augenfühlerkuppen von *Arion empiricorum*, so zeigen sie neben oder hinter dem Auge ein grosses Ganglion. Diese Lage des Ganglion hatte bei älteren Autoren die Vermutung aufkommen lassen, dass das Ganglion zum Auge gehöre oder dass wenigstens eine Verbindung zwischen beiden bestehe, so dass sein Verbleiben im Tentakel bei Entfernung des Auges für dessen Neubildung notwendig sei.

„Schon im ersten Drittel des 18. Jahrhunderts“, so berichtet J. Carrière (Regeneration bei den Pulmonaten, 1880) „beobachtete man die Wiedererzeugung der Tentakel bei den Schnecken“. 1768 wurde dann von Spallanzani durch ausgedehnte Versuche nachgewiesen, dass Gehäuse- sowohl wie Nacktschnecken Teile des Kopfes regenerieren. Seine Ansicht dagegen, dass, wenn man „einer Schnecke den ganzen Kopf abschneidet, ein neuer entsteht“, „die Regeneration findet statt, ob man den Kopf vor oder hinter dem Gehirn entfernt hat“, wurde von A. F. Schweigger (Handbuch der Naturgeschichte der skelettlosen ungegliederten Tiere, 1820) folgendermassen widerlegt: „Als man die Schnecken, die Spallanzani in Weingeist aufbewahrt hatte, anatomisch untersuchte, fand man, dass durch den Schnitt, den Spallanzani geführt hatte, das Gehirn nicht abgetrennt war, also auch nicht der Kopf, sondern nur das Gesicht der Schnecke und dass das unverletzte Gehirn deutlich zu erkennen war“.

Dagegen entfernte Carrière tatsächlich einer Anzahl von *Helix pomatia*, *hortensis*, *nemoralis* den Kopf mit dem ganzen Schlundkopf oder mit einem grösseren Teil desselben, aber statt Neubildung trat bald nach der Operation bei diesen Tieren der Tod ein. Erfolgreich waren seine Versuche, wenn er Gehäuseschnecken „beide Augenträger mit der sie verbindenden Hautbrücke

abgeschnitten hatte. Bei einer *Helix hortensis* zeigte sich nach 41 Tagen der linke Augenträger 1 mm, der rechte 0,5 mm regeneriert. In beiden Fällen war das Auge bereits entwickelt, die Pigmentierung hatte begonnen“. Auch als Carrière „einer Anzahl *Helix hortensis* die Epithelkuppe des ausgestreckten Augenträgers mit dem Auge abtrennte, ohne das Fühlerganglion zu verletzen“, konnte er ebenfalls Neubildung der Augen beobachten. Allerdings fand er, als er nach 55 Tagen vier von diesen zu derselben Zeit operierten Tieren die Augenträger zur Untersuchung abschnitt, das Auge in „ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung“. Er beobachtete, dass diese Ungleichmässigkeit in der Regeneration sich nicht auf vereinzelte Fälle bezog, sondern die Regel bildete. Carrière weist nach, dass das Auge bei den Gehäuseschnecken aus dem Aussenepithel neu gebildet, dass die Linse von den Zellen der Augenblase ausgeschieden wird. Die geeignetste Operationszeit, um eine Regeneration des Auges zu erzielen, fällt nach ihm in die Monate April und Mai.

„Keine deutlichen Regenerations-Erscheinungen“ konnte Carrière an Nacktschnecken wahrnehmen. „In den kleineren Glasgefässen, welche ich dazu verwandte“, so schreibt er, „konnte ich ihnen die natürlichen Lebensbedingungen nicht in ausreichendem Maße gewähren, und die Tiere erlagen rasch der Ungunst der Verhältnisse.“

Dagegen erzielte A. d. Černý (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXIII, 1907), Neubildungen der Augenfühler bei der Nacktschnecke, *Limax arborum*. „Er schnitt 24 Exemplaren den halben rechten Fühler ab und erhielt nach 3—4 Wochen Augenregenerate. Der regenerierte Fühler wurde erst nach Bildung des Auges wieder ausgestülpt.“ Auch Černý beobachtete bei seinen operierten Tieren grosse Verschiedenheit in der Zeitdauer der Regeneration. Durch seine erfolgreichen Versuche konnte er die von Spallanzani und Schaefer gemachten Angaben betreffs Wiedererzeugung der Tentakel, speziell der Augenträger bei Nacktschnecken bestätigen.

Weitere günstige Resultate betreffs Neubildung der Augenfühler etc. bei Wasser- und Landpulmonaten hatte G. Těchow zu verzeichnen (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXXI, 1911). Ich möchte hier nur auf seine Versuche an Nacktschnecken näher eingehen. Von diesen operierte er *Arion empiricorum* und *Limax maximus*. „Von 20 Tieren der ersten Art“, so berichtet er,

„denen am 20. Juni der rechte Augenfühler entfernt wurde, bildeten zwei ein Regenerat.“ Am 4. August beobachtete er „an dem einen einen 2 mm langen, am 4. September an dem andern einen 1 mm langen Regenerationskegel, an beiden war noch kein Auge zu erkennen.“

Am 6. Juli wurden nochmals 50 Tiere derselben Art in der gleichen Weise operiert. Am 17. August wird an 2 Tieren ein 1 mm und an 12 eine $1\frac{1}{2}$ mm lange Neubildung beobachtet. Am 26. August lebten nur noch 10 von den operierten Schnecken. „Von diesen zeigte ein Exemplar einen $1\frac{1}{2}$ mm langen Ersatzfühler mit Auge, ein anderes einen 2 mm langen Regenerationskegel, aber scheinbar ohne Auge. Die übrigen Schnecken waren mit einer ungefähr 1 mm langen Tentakelneubildung versehen. Am 31. August lebten nur noch 3 von diesen operierten Schnecken, an deren Zustand sich aber nichts verändert hatte.“

Dass Techow bei diesen im Juli operierten Tieren eine bessere Regeneration als bei denen im Juni erzielte, führt er auf ihre Aufbewahrung im Freien zurück. Die im Juni verstümmelten Schnecken waren nämlich im geschlossenen Raume gehalten worden.

Bei *Limax maximus* schnitt Techow am 6. Juni 7 Tieren den rechten Fühler ab. Von diesen im Garten aufbewahrten Tieren waren schliesslich alle aus ihrem Behälter entschwunden. Aber als man diesen am 29. August aufhob, fanden sich in einer Vertiefung darunter zwei von den operierten Schnecken wieder. „Trotz des gänzlichen Mangels an Licht und Nahrung hatten beide Tiere einen 2 mm langen weisslichen Ersatzfühler mit deutlich sichtbarem Auge gebildet.“

Techow beobachtete gleich Carrière, dass die regenerierten Augen der Schnecken epithelialer Abkunft sind, dass die Linse aus einer Sekretion der Augenzellen hervorgeht. Aber er bemerkt im Gegensatz zu Carrière das Auftreten der Linse erst nach der Pigmentierung des Auges. Auch er konstatiert wie Carrière und Černý grosse Verschiedenheit in der Regenerationsdauer bei der gleichen Art von Schnecken.

Die jüngsten Berichte über Neubildung der Augenfühler finden wir bei B. Hanko (Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen, Bd. XXXVIII, 3. Heft, 1914) und zwar über *Nassa mutabilis*. Diese Schnecken müssen eine erstaunlich grosse und schnelle

Regenerationsfähigkeit besitzen. „Bereits nach einer Woche zeigt sich ein kleiner weisser Regenerationskegel, der nach 10—12 Tagen die Hälfte der ursprünglichen Länge hat. Am 12.—15. Tage deutet ein kleiner schwarzer Fleck am regenerierten Fühler das neugebildete pigmentierte Auge an.“ Nach 20—29 Tagen fand Hanko vollkommen fertige, funktionierende Augen vor. „Die Schnecken dieser Art“, so berichtet er, „vertrugen wiederholte Verstümmlung sehr gut; das Auge entwickelte sich stets von neuem. Die Entstehung des Auges und der Linse bei *Nassa mutabilis* vollzieht sich in der von Carrière und Tschow von andern Schneckenarten angegebenen Weise. Gleich Tschow beobachtete er die Linse erst nach Pigmentierung des Auges. Je mehr sich die Linse entwickelt, desto härter wird das sie bildende Sekret, worauf Hanko das in Stückerbrechen der älteren Linsen beim Schneiden zurückführt, was er bei jüngeren nicht bemerkte.

Betreffs der Regeneration der Nerven und speziell des Sehnerven schreibt Hanko: „Anfangs sind in der Nähe der sich bildenden Augenblase keine Nerven auffindbar; sie entwickeln sich erst später den unter dem Auge befindlichen Nervenknotten bildend, von welchem sich die Nerven, nach allen Richtungen hin verzweigend, in Schalen um den Augapfel legen. Vom 28. Tage ist der Sehnerv sichtbar, von welchem büschelweise auslaufende Nervenfasern die Sehnervenzellen versorgen.“

Über meine Versuche ist das folgende zu berichten: Am 2. Mai 1913 wurden 5 Nacktschnecken, *Arion empiricorum*, von beiden Augenfühlern die Kuppen möglichst kurz abgeschnitten, damit das im Fühler neben oder hinter dem Auge gelegene Ganglion erhalten bliebe (Serie I). Die operierten Schnecken, die viel Schleim absonderten, wurden in innen angefeuchtete Glasschalen gebracht, die mit Glasdeckeln so dicht verschlossen wurden, dass die Tiere nicht entweichen konnten, aber noch genügend Luft zum Atmen hatten. Die Glasschalen wurden vor einfallendem Lichte geschützt. Trotz der Verstümmelung streckten die Schnecken noch einige Stunden lang ihre Augenfühler aus.

Vom 2. Tage nach der Operation erhielten die Schnecken frische Salatblätter als Futter. Am 4. Tage befreite ich sie aus ihren niedrigen engen Gefängnissen und versuchte ihnen, indem ich sie in grosse, hohe Glaskästen brachte, auf deren Boden

Gras und Salat in Erde gepflanzt waren, den Aufenthalt im Freien soweit als möglich zu ersetzen. Den Verschluss dieser Kästen bildeten mit Gaze bespannte Deckel.

Diese Behälter, die nach der Fensterseite zu durch Pappscheiben verdunkelt wurden, standen bis Mitte August und dann wieder von Mitte September bis in den Oktober in einem meist geschlossenen Raume des biologischen Laboratoriums. Darin lebten die jetzt und später operierten Nacktschnecken, *Arion empiricorum*, während, wie oben bemerkt, Tchow meint, dass „von 20 Arionen deshalb nur zwei regeneriert hätten, weil sie im geschlossenen Raume gehalten wurden.“

Salat, der jeden 2. Tag erneuert wurde, blieb während der ganzen Zeit das einzige Futter meiner Versuchstiere, und zwar bevorzugten sie festen Kopfsalat. Von anderen Salatarten frassen sie nur wenig.

Für die mikroskopische Untersuchung wurde folgende Methode verwandt: Die Präparate kamen für 10 Minuten in Sublimat, danach für 24 Stunden in 50% jodhaltigen Alkohol, darauf je 24 Stunden in 70%, 80%, 96% und für 2 Stunden in absol. Alkohol. Dann je $\frac{1}{2}$ Stunde in Alkohol-Xylol, Xylol, Xylol-Paraffin und schliesslich in Paraffin, das innerhalb dieser Zeit nochmals erneuert wurde. Dann wurden die Präparate eingebettet. Dasselbe Verfahren, höchstens mit dem Unterschiede, dass ich manchmal Chloroform statt Xylol verwendete, diente zum Fixieren und Härten bei allen abgeschnittenen Tentakeln etc., nur die Zeitdauer wurde je nach der Grösse des Objektes verändert. Die Stärke der Schnitte beträgt 5 bis $7,5 \mu$ oder wenn es sich nicht anders ermöglichen liess 10μ . Zum Färben wurde Haematoxylin nach Ehrlich und Haemalaun, Eosin und Kongo-rot benützt. Auch nach van Gieson wurde gefärbt.



Fig. 1.

In dem eingestülpten Fühler liegt am Grunde des Einstülpungspaltes dieses Schnittes das Auge mit dem gewundenen N. opticus, rechts vom Auge das Fühlerganglion. (Die drei Textfiguren nach Photographien bei einer Vergrösserung von Leitz Nr. 3, A. 1).

Die Serienschritte der am 2. Mai konservierten normalen Tentakelkuppen zeigten neben dem Auge das Fühlerganglion wie die beistehende Textfigur 1 erläutert. Es war also zugleich mit dem Auge entfernt worden. Darnach wäre, wenn die Ansicht zuträfe „das Auge wird nur regeneriert, wenn das danebenliegende Ganglion im Fühler erhalten bleibt“, keine Regeneration des Sehorgans in diesem Falle zu erwarten.

Am 27. Mai streckte eine der operierten Schnecken ihren rechten Fühler wieder aus. (Einige Stunden nach der Operation hatten alle Schnecken ihre verstümmelten Fühler eingezogen und dauernd in dieser Lage gehalten.) An der ehemaligen Schnittfläche des betreffenden Fühlers ist ein grauweißer, halb durchsichtiger, ungefähr 1 mm langer Regenerationskegel zu bemerken. Mit breiter Basis sitzt er dem normalen Fühlerende auf. Vorn lateral an der Neubildung ist ein kleiner schwarzer Fleck zu sehen. Am 4. Juni wird auch von dieser Schnecke — sie wurde im Verzeichnis als 4. Schnecke geführt — der linke Fühler ausgestülpt. An ihm ist ebenfalls eine kleine grauweiße Neubildung mit vorn seitlich schwarzem Punkt vorhanden. Am 10. Juni, also nach 39 Tagen, werden von dieser Schnecke die beiden ungefähr 2 mm langen Regenerate und noch ein kleiner Teil des ursprünglichen Tentakels abgeschnitten und nach oben beschriebenem Verfahren konserviert, da an beiden Neubildungen die regenerierten Augen schon makroskopisch zu erkennen sind. Die Schnecke wurde weiter aufbewahrt, lebte bis Anfang August und regenerierte im Juli nochmals ihre Augen. Am 10. Juni ist bei der zweiten Schnecke am rechten Fühler ein kleiner Regenerationskegel mit vorn seitlich schwarzem Tupfen zu bemerken; der linke Fühler wird noch nicht wieder ausgestülpt.

Die dritte Schnecke zeigt den 10. Juni eine dem normalen Tentakel schief aufsitzende, ungefähr 1 mm lange Neubildung; am linken Fühler, der ebenfalls wieder ausgestreckt wird, ist die Schnittfläche spitz zulaufend vernarbt. Weder jetzt noch später wird eine Neubildung des Auges daran bemerkt.

Erst am 15. Juni sind bei der ersten Schnecke kleine Regenerationskegel mit vorn seitlich schwarzem Punkt wahrnehmbar. Bei der fünften Schnecke zeigen am 18. Juni beide Fühler Neubildungen; am linken Fühler ist der Pigmentfleck schon deutlich zu erkennen.

Den 21. Juni, also nach 50 Tagen, werden der zweiten Schnecke zwecks Untersuchung die Fühlerregenerate entfernt, da an beiden nunmehr die regenerierten Augen deutlich zu sehen sind. Die Schnecke wird wie die vierte Schnecke aufbewahrt; sie regenerierte nochmals und ging kurz danach am 27. Juli zu Grunde.

Der dritten Schnecke wird auch am 21. Juni vom rechten Fühler das Regenerat abgeschnitten und für die histologische Untersuchung vorbereitet, da der Pigmentfleck sich als Auge erwies. Der linke Tentakel zeigte, wie ich schon erwähnte, keine Regeneration seiner Kuppe.

Am 3. Juli können auch von der ersten Schnecke die Fühlerneubildungen mit Augen konserviert werden. Der fünften Schnecke liess ich ihre regenerierten Tentakelkuppen, an denen Anfang Juli nunmehr beide Augen deutlich sichtbar waren, stehen, um daran zu beobachten, wann die noch grauweissen Regenerationskegel ihre ursprüngliche rotbraune pigmentierte Farbe annehmen würden. Das war Ende Juli der Fall. Nur eine feine grauweisse Linie bezeichnete noch die Stelle, wo der Schnitt geführt worden war. Nur daran konnte überhaupt nachgewiesen werden, wie weit die Tentakelkuppen regeneriert waren, sonst unterschieden sie sich weder in Farbe noch in Form von normalen.

Schnittresultat der regenerierten Tentakelkuppen von Serie I.

Vierte Schnecke: rechter Regenerationskegel entfernt nach 39 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke $7,5\ \mu$.

Die Serienschnitte zeigen im eingestülpten Fühler das regenerierte Fühlerganglion und das neugebildete Auge gelegen. Zwischen beiden ist, wie bei den normalen, keine Verbindung wahrzunehmen. Das Auge, vom Aussenepithel durch Bindegewebe getrennt, enthält Cornea, Retina und Linse. Die Cornea besteht aus verflachten prismatischen Zellen, deren Kerne am Aussenrande gelegen sind, die Retina aus einer Pigmentschicht, der längere helle Zellen zwischengelagert sind. Die Linse hat ungefähr ovale Form und zeigt genau dasselbe homogene Aussehen wie der Cutikularsaum des Epithels. Zellen und Kerne lassen sich darin nicht nachweisen. Auge und Linse haben noch nicht ganz normale Grösse. Auch der N. opticus ist hier noch nicht so deutlich nachweisbar als wie an fertigen Augen.

An einer andern Stelle der Fühlereinstülpung ist noch im Zusammenhang mit dem übrigen Epithel eine Hauteinstülpung

zu sehen, die grosse Ähnlichkeit mit der von Carrière beschriebenen „Augenblase in der Abschnürung begriffen“ hat. Danach wären an diesem Tentakel zwei Augen Neubildungen im Gange gewesen.

Vierte Schnecke: linker Regenerationskegel, ebenfalls entfernt nach 39 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke $7,5 \mu$.

Fühlerganglion und Auge sind hier ebenfalls regeneriert, aber noch nicht so entwickelt wie in dem eben beschriebenen Regenerat, wodurch die Ungleichmässigkeit in der Neubildung hervortritt.

Zweite Schnecke: linker Regenerationskegel, entfernt nach 50 Tagen. Querschnitt. Schnittstärke $7,5 \mu$.

Die Querschnitte zeigen das regenerierte Tentakelganglion und unter einer knopfartigen Vorwölbung des Fühlers, direkt unter dem Epithel, dessen Zellen hier stets abgeflacht sind, das neugebildete Auge. Bindegewebe umgibt es nur hinten und an den Seiten und erstreckt sich dann unter dem seitlich vom Auge gelegenen Zylinderepithel weiter. Dieser Befund ist in Übereinstimmung mit der Art der Regeneration des Auges, das vom Epithel der Haut abstammt, sich davon abschnürt und somit erst später an der Abschnürungsstelle vom Bindegewebe umgeben und vom Aussenepithel getrennt werden kann. Das Auge besitzt die Grösse und die Bestandteile des normalen. An der einen Seite zeigt es eine Ausbiegung, die ich noch an manchen andern Arionenaugen bemerken konnte. Die Corneazellen sind durchsichtig; an den seitlich gelegenen ist die Prismenform deutlich zu erkennen; ihre Kerne liegen am Aussenrande. Zwischen und hinter der Pigmentschicht des Auges sind die hellen, stäbchenförmigen Zellen der Retina wahrzunehmen. Die ovale, entwickelte Linse füllt besonders seitlich nicht den ganzen Hohlraum des Auges aus. Aber eine Substanz stellt hinten und seitlich die Verbindung zwischen der Linse und den Augenzellen her, wodurch eine vordere Augenkammer entsteht (Taf. X, Fig. 1). Dasselbe veranschaulicht von der ersten Schnecke das grosse Auge des linken Fühlers (Taf. X, Fig. 2).

Techow meint von dieser „Substanz, die als breiter Saum der Retina aufgelagert ist, dass sie als gerade in Ausscheidung begriffene Linsensubstanz aufzufassen ist.“ Da diese Linse und die des linken Auges der ersten Schnecke von Serie I (Taf. X,

Fig. 2) einen vollkommen entwickelten Eindruck machen, und diese Substanz überhaupt nur in vollständig regenerierten und in normalen Augen (Taf. X, Fig. 3)¹⁾ zu bemerken war, so scheint sie nicht zur Bildung der Linse zu dienen. Vielmehr sieht es nach meinen Präparaten aus, als wenn diese Masse sekundär von den Retinazellen ausgeschieden wird, um den zwischen fertiger Linse und Retina entstandenen Raum auszufüllen und die Linse seitlich zu befestigen. Vergl. H a n k o, Arch. f. Entw.-Mech. 1914, 38. Bd., 3. Heft.

Die Retinazellen gehen in Nervenfasern über, die sich hinter dem Auge in dessen Längsachse zum Nervus opticus vereinen. Auch neugebildete Muskeln treten an dies Auge schon hinan.

Ferner zeigt dieser Fühler noch zwei andere Augenregenerate. Beide besitzen Linsen; in beiden ist die Retina schon pigmentiert; aber noch an keinem ist der Sehnerv wahrzunehmen. Beide Augen sind kleiner als das eben beschriebene. Die drei Augen liegen nicht neben- oder dicht hintereinander im Fühler. Von dem letzten Schnitt, der das zuerst beschriebene grosse Auge zeigt, enthalten die darauffolgenden zwölf Schnitte an dieser Stelle des Tentakels keine Spur von einem zweiten Auge. Erst der 13. Schnitt zeigt ungefähr an derselben Stelle des Fühlers das äusserste Ende des zweiten Auges, dessen weitere Bestandteile in den darauffolgenden Schnitten enthalten sind. Das dritte Auge liegt überhaupt an einer ganz andern Stelle des Fühlers.

Zweite Schnecke: rechter Regenerationskegel, entfernt nach 50 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke $7,5 \mu$.

Das Fühlerganglion sowohl wie das Auge sind neugebildet und vollkommen entwickelt. An diesem regenerierten Auge stellen sich die Zellen der Retina so dar, wie sie R. B ä c k e r (Arb. Z. Inst., Wien, 14. Bd.) bei den normalen Augen von *Arion* beobachtete: „Die Pigmentzellen sind verkehrt kegelförmig und enthalten basal den Kern. Die pigmentlosen Zellen sind basal am breitesten; ihr Kern liegt höher als der der Pigmentzellen. Sie gehen basal in eine Nervenfaser über und tragen distal einen Stiftchen-saum. Diese Zellen sind die Sinneszellen. Die Pigmentzellen blenden falsch einfallendes Licht ab und dienen als Stützzellen, da eine

¹⁾ Diese Substanz haftet hier zum Teil der Linse und zum Teil der Retina an. Die Trennung scheint durch Schrumpfung der Linse bei der Konservierung verursacht zu sein.

Gliafaser sie ganz durchzieht und basal einen Fortsatz bildet.“ An einer Stelle des Auges haben sich scheinbar die Zellen der Augenblase bei ihrer Differenzierung zu Retinazellen so weit in den Hohlraum des Auges gestreckt, dass dadurch die Linse durchteilt wurde. Ein ähnliches Bild der Linsendurchtrennung — nur von einem jüngeren Augenstadium — gibt Abb. 12. Danach wäre es auch möglich, dass zu Anfang der Augenentwicklung die Augenblase eine kleine Ausstülpung gebildet hätte. Es wird natürlich schwer zu entscheiden sein, ob die Annahme einer Querteilung oder einer Ausstülpung der einfach angelegten Augenblase das Richtige trifft. Auf jeden Fall hat an der Trennungsfläche eine Dehnung der jetzt darin gelegenen Zellen stattgefunden, da man keine Kerne in den abgeplatteten Zellen an dieser Stelle findet.

Erste Schnecke: linker Regenerationskegel, entfernt nach 62 Tagen. Schräger Querschnitt. Schnittstärke $7,5 \mu$.

Die Schnitte dieses Präparates zeigen wieder das Tentakelganglion regeneriert und ausserdem zwei selbständig angelegte mit Cornea, Retina, Pigmentschicht und Linse versehene Augen und zwar: ein aussergewöhnlich grosses Auge, unter der knopfartigen Vorwölbung des Epithels (Taf. X, Fig. 2) und ein kleineres Auge, an einer anderen Stelle des Fühlers unter einer Epitheleinsenkung (Taf. X, Fig. 4) gelegen. Die ovale, entwickelte Linse des grossen Auges (Taf. X, Fig. 2) ist seitlich scheinbar durch die von der Retina ausgeschiedene Substanz an dieser befestigt, wodurch (besonders links) die Trennung in vordere und hintere Augenkammer deutlich wird. (Vergl. auch H a n k o, Arch. f. Entw.-Mech. 1914.)

In den Zellen der Retina sind Nervenfasern zu sehen, die sich hinter dem Auge zum N. opticus verflechten. Eine Bindegewebshülle umgibt dies Auge.

An Stelle dieses grossen Auges, das in neun Schnitten enthalten ist, zeigen die drei nächstfolgenden Schnitte in derselben Bindegewebshülle zwei kleinere pigmentierte augenähnliche Gebilde (Tafel X, Figur 5), die aber keine Linsen und keine Cornea besitzen. Nur die Cornea des zuerst beschriebenen Auges ist seitlich von dem grösseren der beiden kleinen zu sehen. Danach scheint sich das grosse Auge im Anfang seiner Entwicklung gegen sein Inneres so eingestülpt zu haben, dass dieses in drei Teile geteilt wurde, wodurch dann nach der Differenzierung der

Zellen infolge der Schnittführung drei pigmentierte Augen-neubildungen vorgetäuscht werden. Tschow beobachtete Gleiches bei den Augen von *Helix*, Hantko bei denen von *Nassa mutabilis*.

Erste Schnecke: rechter Regenerationskegel, entfernt nach 62 Tagen. Querschnitt. Schnittstärke $7,5 \mu$.

Das Fühlerganglion und das Auge sind auch hier neugebildet und entwickelt.

Dritte Schnecke: rechter Regenerationskegel, entfernt nach 50 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke 5μ .

Die Schnitte dieses Regenerates zeigen ungefähr dieselbe Entwicklungsstufe vom Auge wie diejenigen des rechten Fühlers der vierten Schnecke nach 39 Tagen.

Das Tentakelganglion ist hier auch neugebildet.

Dritte Schnecke: linker Fühler wurde, weil er keine Neubildung zeigte, nicht konserviert.

Das Ergebnis der eben beschriebenen Versuche lässt sich somit dahin zusammenfassen: Das Auge von *Arion empiricorum* wurde regeneriert, wenn auch das daneben liegende Ganglion mitentfernt worden war. Danach vollzieht sich die Neubildung des Auges unabhängig vom Tentakelganglion. Nun könnte man einwenden: Das beweist noch nicht, dass die Regeneration des Auges nicht von diesem ausgeht oder dass seine Entwicklung nicht teilweise von ihm abhängt, denn jedes Fühlerregenerat zeigte nicht nur das Auge, sondern auch das Ganglion neugebildet. Infolgedessen müssen die Anfangs- und weiteren Entwicklungsstadien des Auges aufgesucht und beschrieben werden.

Ausser der Regeneration des Auges zeigten die Serienschnitte dieser 1. Versuchsreihe, dass auch das Tentakelganglion neugebildet wird. Nun fragte es sich: werden auch die anderen Bestandteile des Augenfühlers: Muskeln, N. opticus und Tentakelnerv regeneriert, wenn man sie teilweise oder ganz entfernt? Wie bekannt durchziehen N. opticus und Tentakelnerv nebeneinander in Längsrichtung den Augenfühler und verbinden Auge und Tentakelganglion mit dem Cerebralganglion. — Wenn nach Entfernung des ganzen Tentakelganglion zugleich ein kleiner Teil des Tentakelnerven mitgenommen wurde und im Regenerat wieder erschien, so blieb doch unentschieden, auf welche Weise der Nerv sich regeneriert habe.

Ich hatte unterdessen am 2. Juni 5 Nacktschnecken (wieder *Arion empiricorum*) die Augenfühler bis zur Wurzel und am 12. Juni 7 Tieren derselben Art die Augententakel zur Hälfte entfernt. Bei den am 2. Juni (Serie II) und den am 12. Juni (Serie III) operierten Schnecken wurde betreffs ihrer Aufbewahrung und betreffs Konservierung der Präparate genau dasselbe Verfahren, wie oben beschrieben, angewendet.

In dem Verhalten dieser Schnecken war nichts Abweichendes von denen der 1. Serie zu bemerken. Dieselbe starke Schleimabsonderung und nur noch kurze Zeit nach der Operation Ausstrecken der zur Hälfte stehen gelassenen Augenfühler; dann andauerndes Einziehen derselben. Als die Schnecken Futter erhielten, zeigten sie guten Appetit und sahen bald so wohlgenährt wie ihre Vorgänger aus. Die entfernten normalen Fühler, resp. Fühlerhälften zeigten das Auge mit dem N. opticus, das Tentakelganglion mit dem Tentakelnerv, Muskeln etc.

Am 3. Juli (also nach 31 Tagen) zeigt die erste Schnecke von Serie II rechts ein Regenerat mit Auge. Am 13. Juli wurde es konserviert, da es ungefähr die Länge des normalen Fühlers besass. Ganz genau kann man das ja nie sagen, wenn man beide Fühler der Schnecke entfernt hatte. Links streckt dieses Exemplar erst den 14. Juli (nach 42 Tagen) eine Neubildung mit Auge aus, die am 24. Juli dem ursprünglichen ähnlich ist und deshalb für die histologische Untersuchung vorbereitet werden kann.

Bei der zweiten Schnecke konnten die Regenerate am 22. Juli (nach 50 Tagen), bei der dritten Schnecke am 30. Juli (nach 58 Tagen) entfernt werden, da sich die Neubildungen mit Augen nunmehr zu Ersatzfühlern ausgewachsen hatten.

Auch die Schnecken dieser II. Serie streckten erst das Regenerat aus, wenn das Auge sich erneuert hatte — kenntlich vorn seitlich durch schwarzen Fleck — was nach 31—42 Tagen der Fall war.

Obgleich diesen Schnecken die Augenfühler vollständig entfernt worden waren, hatten sie sie in ungefähr derselben Zeit regeneriert wie die Schnecken von Serie I, denen nur die Fühlerkuppen abgeschnitten worden waren.

Die 4. und 5. Schnecke hatten sich meiner Beobachtung entzogen, indem sie eines Morgens aus ihren Behältern entwischt waren. Wie sie sich unter den Deckeln durchgezwängt haben, ist mir heute noch rätselhaft. —

Schnittresultate der regenerierten Fühler von Serie II.

Erste Schnecke: rechtes Regenerat entfernt nach 41 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke 10 μ .

Das regenerierte Auge (Tafel X Fig. 7), das die Bestandteile und die Grösse des normalen Auges aufweist, liegt eingestülpt an der Stelle der Fühlerfurche, die typisch ist für die Lage des normalen (Tafel X Fig. 6) wie des regenerierten Auges (Tafel X Fig. 7).

Kein Bindegewebe ist zwischen einem Teil der Corneazellen und dem Aussenepithel zu sehen. Cornea, Retina und Linse sind vollständig entwickelt, die Linse scheinbar infolge der Konservierung oder des Schneidens (vergl. Hanko, Arch. f. Entw.-Mech. 1914) gerissen und gesplittert.

Der N. opticus ist ebenfalls neugebildet. Die untenstehende Textfigur 2 zeigt ihn, wie er den Fühler durchzieht. Soweit ich es nach meinen Präparaten ohne Anwendung eines spez. Nervenfärbemittels beurteilen kann, sind die Nervenfasern des N. opticus einzeln



Fig. 2.

Schnitt durch einen regenerierten Fühler von *Arion empiricorum* 42 Tage nach der Operation. Am Grunde der Fühlereinstülpung liegt das neugebildete Auge, weiter nach unten der N. opticus, rechts davon der breite Tentakelnerv. Das Tentakelganglion liegt rechts von N. opticus und Auge.

oder mehrere zusammen Fortsätze der Retinazellen, die sich hinter dem Auge in dessen Längsachse zur Bildung des Sehnerven vereinigen, indem die in der Mitte liegenden Nervenfasern sich kreuzen und verflechten, während die äusseren parallel verlaufend (Tafel X Fig. 7) sie umsäumen. Direkt hinter dem Auge ist der N. opticus dünner als in seinem späteren Verlauf. Bindegewebszellen und Fasern sind dem Sehnerven eingelagert, und eine Bindegewebs-scheide umgibt ihn.

Das regenerierte Tentakelganglion gleicht ganz dem normalen. In der Textfig. 2 sind seine oberen Nervenzweige nicht mehr zu sehen. Die vorhergehenden Schnitte enthalten sie. Ich wählte diesen Schnitt zur Wiedergabe, weil er das meiste vom neugebildeten N. opticus und vom Tentakelnerv veranschaulicht. Infolge der Einstülpung des Fühlers sind viele Biegungen an beiden vorhanden. Deshalb würde es sich vielleicht für manche Zwecke empfehlen, künftig zur Fixierung von Schneckententakeln statt Sublimat Carrières Verfahren anzuwenden und die Tentakel in „eine verdünnte Chromsäurelösung zu legen, worin sie einige Stunden verblieben. Sie streckten sich darin meistens, stülpten sich aus und wurden so prall wie im Leben.“

Der regenerierte Tentakelnerv unterscheidet sich in nichts mehr vom ursprünglichen. Bindegewebe stützt seine Nervenfasern und bildet um ihn wie um das Ganglion eine Hülle.

Die Muskeln, die das Auge, Ganglion etc. versorgen, sind ebenfalls neugebildet.

Die andern Fühler dieser zweiten Versuchsreihe sind ebenso vollkommen regeneriert, wie dieser erste. Deshalb würde eine ausführliche Beschreibung nur eine Wiederholung des hier Gegebenen sein. Nur den Unterschied, den der linke Fühler der zweiten Schnecke zeigt, will ich noch erwähnen.

Zweite Schnecke: linker Fühler, entfernt nach 50 Tagen. Längsschnitt. Schnittstärke 10 μ .

Im fast ausgestülpten Fühler liegt das neugebildete Auge. Obgleich es schon ganz entwickelt ist, liegt es doch noch mit seiner cornealen Peripherie direkt unter dem Aussenepithel (Taf. X, Fig. 8); Bindegewebe umgrenzt nur die Retina; an der Cornea biegt es ab und erstreckt sich weiter unter das seitlich gelegene Fühlerepithel.

Da die Schnitte von diesem Präparate parallel zur Längsachse des Auges geführt sind, so zeigen sie das Auge mit einer

Seite auf dem regenerierten Fühlerganglion und dessen Zweigen. Diesem Bilde von normalen Tentakeln zufolge entstand die frühere Meinung, dass dies Ganglion zum Auge gehöre und dass sein Verbleiben im Tentakel zur Regeneration des Auges notwendig sei.

Von den sieben Nacktschnecken der Serie III, denen am 12. Juni die Augenfühler halb entfernt worden waren, zeigten die 1. und die 2. Schnecke ihre rechten Fühler schon am 3. Juli (nach 21 Tagen) regeneriert. Da an beiden das Auge zu sehen ist, werden sie konserviert.

Der linke Fühler der ersten Schnecke wurde erst am 14. Juli (nach 32 Tagen), der der zweiten Schnecke erst am 18. Juli wieder ausgestreckt. Beide Regenerate gleichen den entfernten Fühlerhälften bis auf die Pigmentierung; beide enthalten das Auge, werden deshalb an den betreffenden Tagen konserviert.

Die dritte Schnecke stülpt am 14. Juli (nach 32 Tagen), die vierte Schnecke am 22. Juli (nach 40 Tagen) ihre Fühler mit Augen daran wieder aus.

Am 2. August streckt die fünfte Schnecke ihre operierten Fühler wieder aus; aber nur der linke erwies sich als vollkommen regeneriert; der rechte zeigt erst eine kleine Neubildung, an der kein Auge zu entdecken ist. Auch die mikroskopische Untersuchung bestätigt das Fehlen des Auges und ausserdem das des Fühlerganglion. Entweder sollten diese Organe noch regeneriert werden und bildete dieser Fühler eine Ausnahme zu der Regel, dass wenn vom Fühler mehr als das Auge entfernt wird, er nicht vor Neubildung desselben wieder ausgestreckt wird — eine Beobachtung, die Carrière an Gehäuseschnecken, Černý an Nacktschnecken machte — oder es fand hier überhaupt keine weitere Neubildung statt, wie es ähnlich bei der dritten Schnecke von Serie I der Fall war.

Die Fühler der 6. und 7. Schnecke glichen Anfang August vollständig in Form und Farbe normalen. Mit Augen waren sie schon früher versehen.

Schnittresultat der regenerierten Fühlerhälften von Serie III:

Erste Schnecke: rechtes Regenerat, konserviert nach 21 Tagen. Querschnitt. Schnittstärke 7,5 μ .

Im eingestülpten Fühler liegt das neugebildete Auge, was dem von Serie II 1. Schnecke, rechter Fühler (siehe Textfig. 2) gleicht. Das entfernte Stück des Tentakelnerven ist regeneriert, desgleichen dasjenige des N. opticus. Die hier beigegebene Textfigur 3 zeigt ihn bei a im Querschnitt in seiner Bindegewebs-



Fig. 3.

Querschnitt durch einen regenerierten Fühler von *Arion empiricorum* 21 Tage nach der Verletzung. a Nervus opticus, b Ganglion des Fühlernerven.

scheide. Infolge der Schnittführung ist das regenerierte Tentakelganglion im Zusammenhang mit seinen Nervenästen zu sehen, durch die die Verbindung des Cerebralganglion mit der Tentakalkuppe vermittelt wird.

Dritte Schnecke: linkes Regenerat, konserviert nach 32 Tagen. Längsschnitte, Schnittstärke 10 μ .

Das Auge ist hier noch nicht so vollkommen entwickelt und noch nicht so gross wie das eben beschriebene nach 21 Tagen. Auch der N. opticus ist noch nicht mit Sicherheit nachweisbar. Dafür aber zeigt dieses Regenerat noch an einer andern Stelle ein zweites Auge (Taf. X, Fig. 9). Unter den Schnitten ist einer, wo noch kein Bindegewebe das Auge vom Epithel trennt. Das Präparat ist trotz seiner Wichtigkeit (vergl. übrigens Tafelfigur 8) nicht abgebildet, weil darauf die Linse noch nicht zu sehen war.

Die Augenfühler von Nacktschnecken wurden also neugebildet ob sie einzeln kurz, zur Hälfte oder ganz abgeschnitten worden waren, oder gar beide zugleich mit der sie verbindenden Hautpartie (Stirnklappen). Beweis für letztere Annahme: 2 Arionen, denen am 24. Juni die Augenfühler mit einer sie verbindenden Hautbrücke entfernt worden waren, zeigten Fühlerregenerate mit Augen gegen Ende Juli. Die entfernte Hautpartie ist nachgewuchert, aber noch weissgrau wie die Fühlerneubildungen. Ob und wann diese ihre ursprüngliche Länge und Farbe erreicht haben, kann ich leider nicht sagen, da die Tiere während meiner Abwesenheit im August zu Grunde gegangen waren.

Bei einer 3. Schnecke, der ebenfalls am 24. Juni die Partie zwischen den Augenfühlern mitsamt diesen tiefer nach innen entfernt worden war, war bis zum 3. September, wo sie starb, keine Spur von Regeneration zu sehen. Aber die Untersuchung zeigte die neugebildeten Augenfühler eingestülpt im Kopfe gelegen.

Nach den Schnecken dieser vier Versuchsreihen zu urteilen, vollzog sich die Erneuerung der Augententakel am langsamsten (39 Tage), wenn nur ihre Kuppe, ungefähr gleich schnell, wenn sie halb (21 Tage), ganz (41 Tage) oder beide im Zusammenhang (37 Tage) entfernt worden waren.

Die schnellste Regenerationsdauer des Auges zeigte der halb, die langsamste der nur ganz kurz abgeschnitten gewesene Fühler.

Die mikroskopische Durchsicht ergab nach 21 Tagen die vollständige Regeneration des Tentakelganglion, des entfernten Teiles vom Tentakel- und vom Sehnerven.

Woraus werden nun diese Bestandteile des Fühlers: Auge, Ganglion, N. opticus und Tentakelnerv neugebildet?

Da meine Arionen bis auf eine Ausnahme, die aber keine Regenerationsanfänge dieser Teile zeigte, ihre Fühler nicht vor der Pigmentierung des Auges wieder ausgestreckt hatten, so war eine sich daran schliessende Konservierung der ersten Regenerationsstadien an ihnen unmöglich gewesen. Wenn die Schnecken wie z. B. die Amphibien gleichmässig regeneriert hätten, so hätte ich mir, auch wenn sie die Fühler nicht ausstülpten, leicht nach Berechnung an wenig Exemplaren die Entwicklungsstufen zusammenstellen können. Aber wie die vorhergehenden Angaben bewiesen haben, ist die Dauer der Regeneration bei derselben Art von Nacktschnecken, die alle ausgewachsene Tiere waren, zu derselben Stunde und in derselben Weise operiert waren, eine oft sehr verschiedene und differiert manchmal noch zwischen dem rechten und dem linken Fühler. Z. B. von Serie I regeneriert eine Schnecke das Auge nach 39 Tagen, eine andere nach 62 Tagen. Von Serie II ist bei der 1. Schnecke der rechte Fühler nach 41, der linke erst nach 52 Tagen erneuert. Von Serie III zeigte die 1. Schnecke ihren rechten Fühler nach 21, ihren linken nach 32 Tagen regeneriert; eine andere — in derselben Weise operiert — erst nach 51 Tagen. Danach konnte nur aufs Geratewohl versucht werden, die einzelnen Regenerationsstadien zu er-

langen, indem einer grossen Anzahl von Schnecken die Augenfühler entfernt wurden, um dann nach einiger Zeit jeden Tag von einer Schnecke das möglicherweise neugebildete Tentakelstück zwecks Untersuchung zu konservieren. Am 5. Juli wurden infolgedessen erst 14, dann 27 *Arion empiricorum* beide Augententakel bis zur Wurzel abgeschnitten, um wenn möglich dadurch festzustellen, in wie weit das Cerebralganglion an der Neubildung dieser Bestandteile des Fühlers mitbeteiligt ist. Nach 10 Tagen fing ich mit dem Konservieren an und hoffte — nach meinen Erfahrungen an Serie II — selbst wenn einige Schnecken nicht regenerieren oder zu Grunde gehen würden, innerhalb von 45 Tagen die Anfangsstadien der Neubildungen zu haben, (die Schnecken von Serie II, deren Fühler auch total entfernt worden waren, hatten diese nach 41 bis 61 Tagen vollständig regeneriert). Da auch die Schnecken dieser V. Serie trotz all meiner Bemühungen ihre Regenerate im Kopf eingezogen behielten, so war ich gezwungen, nach vorangegangener Betäubung den Kopf zu konservieren. Die Präparate liess ich zirka 12 Stunden in Sublimat; es folgte Auswaschen und weitere Konservierung wie früher beschrieben.

Bis zum 2. August hatte ich alle meine operierten Schnecken im geschlossenen Zimmer aufbewahrt. Von den 41 waren 18 konserviert worden; es blieben 23, da keine gestorben war. Fünf gönnte ich das Leben, liess sie aber in ihren Behältern, um zu beobachten, ob sie ihre Fühler auch wieder so vollständig regenerieren würden wie die von Serie II; die übrigen aber packte ich mir in Gläser, stopfte Salat hinein, etikettierte, numerierte, band durchlöchertes Zeitungspapier zum Verschluss darüber und setzte sie mit Flüssigkeiten zum Konservieren und mit Instrumenten in einen Korb auf den Boden eines offenen Autos, worin sie eine grössere Fahrt ohne Schaden zu nehmen mitmachten; auch schien sie das fernere Verbleiben in diesen primitiven Behältern, die fortan wieder im Zimmer aufbewahrt wurden, nicht zu irritieren.

Ich hatte am 4. Juli einer *Limax cinereus* die Hälfte ihrer beiden Augenfühler abgeschnitten. Am 2. August zeigte sich ihr linker Tentakel mit Auge daran regeneriert. Diese Schnecke und eine andere, der ich am 24. Juni beide Augenfühler im Zusammenhang mit der sie verbindenden Hautpartie entfernt hatte, waren auch zwecks Beobachtung mitgenommen worden. Auch diesen

Tieren schien die veränderte und im Raum beschränkte Aufbewahrung — 3—4 Wochen lang — nichts anzuhaben. *Limax cinereus* zeigte Mitte August auch ihren rechten Tentakel mit Auge neugebildet. Diese beiden Exemplare brachte ich nach Bonn zurück, doch gingen sie dort Anfang September ein.

Weniger widerstandsfähig hatten sich die in Bonn zurückgelassenen Schnecken erwiesen. Sie waren wegen der Hitze, die im August in den Zimmern des biologischen Laboratorium herrschte, in einen Keller getragen worden. Dort waren sie ungefähr Mitte August gestorben. Entweder war dieses Absterben schon der Anfang des im Herbst regelmässig stattfindenden Zugrundegehens, von dem Tschow berichtet: von 50 Arionen, am 6. Juli operiert, waren drei nur noch am 31. August am Leben oder sie konnten — im Gegensatz zu operierten Fröschen etc., die darin regenerierten, — den Aufenthalt in diesem Keller, in den zeitweise damals Dampf drang, nicht vertragen. Diese letztere Vermutung erwies sich für diese Lungenschnecken scheinbar als zutreffend: von 22 Arionen, denen ich am 16. September beide Augenfühler halb entfernt hatte, und die am 19. September in frisch vorgerichtete Behälter in diesen Keller gebracht worden waren, fand ich am nächsten Tage 17 tot vor. Die übrigen wieder ins Zimmer zurückgebrachten Schnecken lebten bis Mitte Oktober weiter.

Die Präparate von Serie V, die mir die Regenerationsstadien bringen sollten, zeigten das Folgende: Das Regenerat hatte sich auch nicht in der Konservierungsflüssigkeit aus dem Schneckenkopfe hervorgestülpt. Infolgedessen konnten die Schnitte nicht entsprechend der Lage der Fühlerneubildungen geführt werden; der Kopf war nur in Quer-, oder Längs- oder Frontalschnitte zu zerlegen. Die Bilder, die mir nun diese im ganzen geschnittenen Köpfe von den Anfangs- und Entwicklungsstadien des Tentakels zeigten, waren keineswegs so übersichtlich, dass ich daraus mit Sicherheit die Entstehung des Tentakelganglion oder des Tentakelnerven nachweisen könnte. Dazu kam, dass manches Präparat riss, wenn das Messer auf die Radula stiess, dass die Färbung die Gewebsbestandteile nicht genau differenzierte und dass infolge der Ungleichmässigkeit in der Neubildung mir nicht eine kontinuierliche Reihe von Regenerationsstadien zur Verfügung stand.

Ich könnte hier nur noch hinzufügen, was Tschow über diese Verhältnisse bemerkt hat: „Die Lagebeziehungen der in

Betracht kommenden Organe sind bei den Schnecken für derartige Untersuchungen ungünstig. An der operierten Stelle ist der Fühlernerv mitsamt der ihn umgebenden Muskulatur vollständig zurückgezogen und bisweilen wegen seiner Verlagerung nicht aufzufinden. Eine weitere Schwierigkeit für das Studium dieser Verhältnisse liegt in dem ungleichmässigen Verlauf der Regenerationsvorgänge. Carrière sagt schon, es ist sehr schwer durch differente Färbungen die Gewebsbestandteile des Regenerats auseinander zu halten. Ursprünglich sollte das Verhalten der Augen bei der Fühlerregeneration im Hinblick auf das Vorhandensein oder Fehlen des Gehirns geprüft werden. Leider aber waren die einer solchen Untersuchung sich entgegenstellenden Schwierigkeiten so gross, dass ich mich auf das Studium der Fühler und Augenregeneration beschränken musste.“

So kann ich auch nur über die Neuentwicklung des Auges und eventuell des N. opticus berichten.

Die Regeneration des Auges von *Arion empiricorum* geht unabhängig vom Tentakelganglion, vom Cerebralganglion und von deren Nerven vor sich. Das Auge wird nur vom Epithel neugebildet und vollzieht sich auch bei dem Arionauge in der zuerst von Carrière an *Helix*, dann von Tschow, Hanko u. A. an andern Schneckenarten beobachteten Weise. Ich glaube, es ist bei allen Schnecken gleich. Das Epithel bildet eine grubenförmige Einsenkung, die sich vertieft und deren Öffnung sich allmählich verengert und schliesst. Tafelfig. 10 zeigt die Einstülpung in der Abschnürung vom Aussenepithel begriffen, von dem sie gebildet wurde. Der erste Schnitt enthält die eine seitliche Wand, der abgebildete zweite geht durch den Hohlraum, der dritte zeigt die andere seitliche Wand der Einstülpung. An den eingestülpten Zellen hat sich der Cutikularsaum erhalten.— Nächstes Stadium: Entfernung der Einstülpung von ihrem Mutterboden, Entstehung der primären Augenblase. Den Hohlraum der Augenblase füllt eine homogene Substanz aus: die Linse (Tafelfig. 11). Auch andere Präparate von diesen frühen Augenstadien enthalten die Linse (z. B. das, wonach Tafelfig. 12 entworfen ist). Danach wird die Linse bei den Augen von *Arion* schon von den Zellen der primären Augenblase ausgeschieden. Carrière beobachtete das Auftreten der Linse bei den Augen von *Helix* vor oder gleichzeitig mit der Pigmentierung, Tschow bei einheimischen Nackt-

schnecken, wie auch HANKO bei den Augen von *Nassa mutabilis* erst nach der Pigmentierung.

Die Linse stellt sich auch bei den Arionenaugen wie schon Carrière an den Augen von *Helix* beobachtete, als eine „massive Cutikularbildung dar, ausgeschieden von den Zellen der Augenblase. „Sie wächst gleichmässig mit der Vergrößerung der Augenblase durch die Sekretion der die Wand des Auges bildenden Zellen.“

Füllt die Linse während ihrer Entwicklung nicht den ganzen Hohlraum des Auges aus, so halte ich das für eine Schrumpfung der Linse, hervorgerufen durch die Einwirkung von Reagentien.

Die Linse hat keinen zelligen Bau, sie ist homogen und das Ausscheidungsprodukt von Zellen der Augenblase. Tafelfigur 12 zeigt scheinbar zwei Augenblasen nebeneinander, wovon die kleinere von beiden, da man sie nur auf diesem Schnitte sieht, nur durch Einstülpung der anfänglich einheitlichen Augenblase entstanden sein kann. Vergl. Serie I, 2. Schnecke, rechter Regenerationskegel.

An allen Augen Neubildungen dieser Entwicklungsstufe sind weder am Auge noch in dessen Nähe Nerven wahrzunehmen. Auch Muskeln treten noch nicht an das Auge heran. Erst wenn die dem Aussenepithel zunächst gelegenen Zellen der Augenblase sich zu den verflachten hohen Corneazellen mit den Kernen an der Peripherie umgewandelt, wenn sich die übrigen zwei Drittel der Zellen zu den oben beschriebenen Stäbchen- und Pigmentzellen differenziert haben, (Tafelfigur 9), dann erst konnte ich Nerven und zwar als Ausläufer der Retinazellen im Auge bemerken, die sich hinter dem Auge zum N. opticus vereinigen (Tafelfigur 7).

Aus diesen Entwicklungsstadien des Auges geht also hervor, dass das Fühlerganglion trotz seiner nahen Lage am Auge nicht an dessen Regeneration und dessen Versorgung mit Nerven beteiligt ist.

In dieser Serie V zeigten mir die Schnitte das Auge schon nach 23 Tagen regeneriert, während ich es bei Serie II, wo der Fühler auch bis zur Wurzel entfernt war, erst nach 31 Tagen durch Wiederausstülpen des Fühlers wahrnehmen konnte. Ob diese Differenz in der Regenerationsdauer daher kommt, dass das Auge bei ganz oder halb abgeschnittenen Fühlern schon

einige Zeit, bevor der Fühler wieder ausgestreckt wird, neugebildet ist und nur in Ermangelung der dazu erforderlichen Muskeln nicht früher ausgestülpt werden kann?

Nach diesen eingestülpten Fühlerregeneraten kann ich es leider nicht entscheiden.

Um übersichtliche Präparate von den Entwicklungsstadien der Muskeln, Nerven und dem Tentakelganglion zu erhalten, müsste man eine Fixierung anwenden, die die im Kopf gelegenen Fühlerregenerate streckt und wenn möglich ausstülpt. 60° warmes Sublimat brachte es nicht zu wege. Vielleicht aber die von Carrière empfohlene „verdünnte Chromsäure-Lösung“? Während der Härtung in 70% Alkohol müsste dann der Stirnlappen entfernt werden, damit die äussere Fläche der Fühlerneubildungen blossgelegt wird, und die Schnitte später ihnen entsprechend geführt werden können. Der Schneckenkopf wäre wenigstens bis zur Radula zu verkürzen, denn wenn das Messer des Mikrotoms darauf traf, so teilte sich oft infolgedessen der Schnitt.

Und nun noch einige Worte, ob meine im Herbst operierten Nacktschnecken eine verlangsamte oder verminderte Regenerationsfähigkeit zeigten, wie sie Carrière an seinen Gehäuseschnecken beobachtete. „Wenn sie im Herbst“, so schreibt er „kurz ehe sie sich eindecken, nicht zu grosse Teile vom Kopf entfernt bekommen, ersetzen sie diese, wenn die Erneuerung auch langsamer und weniger vollständig vor sich geht.“ Speziell für die Regeneration des Auges „erwiesen sich ihm die Monate April und Mai zur Operation am geeignetsten“. Meine Beobachtungen an *Arion empiricorum* gehen dahin, dass die fünf am 16. September der halben Fühler beraubten Schnecken diese nach ungefähr derselben Zeit als regeneriert und mit Augen versehen wieder ausstreckten, wie die im Juni auf dieselbe Weise operierten Schnecken. Ferner, dass je später im Herbst ich ihnen einen Teil des Tentakels entfernte, desto schneller sie diesen ersetzten. Beweis: Ich hatte Ende September fünf Arionen die Augenfühler halb abgeschnitten. Mitte Oktober fand ich drei von ihnen tot vor, als ich morgens ins Laboratorium kam. Infolgedessen konservierte ich die zwei noch lebenden. Die Schnittserien zeigten mir an je einem Fühler das neugebildete Auge und das Tentakelganglion nach 16 Tagen; an den zwei andern Fühlern war nur das Ganglion regeneriert.

Am 17. Oktober entfernte ich fünf Schnecken derselben Art die Tentakelkuppen. Am 19. Oktober fand ich die erste tot vor, am 22. Oktober die fünfte, weshalb ich die zweite, dritte und vierte konservierte. Die zweite Schnecke zeigte an keinem Fühler eine Spur von Neubildung, aber die dritte und vierte an je einem Fühler das Auge und Ganglion regeneriert.

Diese aussergewöhnlich starke Abkürzung der gewöhnlichen Regenerationsdauer kann nur auf eine Anpassung zurückgeführt werden, deren Ursachen durch neue Versuche festgestellt werden müssen.

Das Ergebnis dieser Untersuchung lässt sich somit dahin zusammenfassen:

Die Neubildung des Auges bei der Nacktschnecke *Arion empiricorum* vollzieht sich unabhängig von dem neben ihm liegenden Fühlerganglion, dem Cerebralganglion und dessen Nerven. Das Auge wird aus Epithelzellen regeneriert, wie dies zuerst von Carrière an Gehäuseschnecken beobachtet wurde. Das Epithel erzeugt die Cornea, die Linse und die verschiedenen Zellarten der Retina und den N. opticus. Für die in letzter Zeit so vielfach behandelte Frage der Regeneration und ihrer Abhängigkeit vom Nervensystem lässt sich das Regenerat des SchneckenAuges nur so verwerten, dass der Ursprung sich unabhängig vom Nervensystem vollzieht und dass die Verbindung mit dem Nervensystem erst nach Ausbildung des ganzen Auges, erst nach der Sonderung in seine später verschiedenen, aber alle aus dem äusseren Epithel des Körpers hervorgegangenen Gewebsbestandteile erfolgt.

Auch die übrigen Organe des Augenfühlers wie N. opticus, Tentakelnerv, Tentakelganglion, Muskeln etc. werden nach vollständiger oder teilweiser Entfernung neugebildet. Die Regeneration des Tentakelganglion findet gleichzeitig mit oder vor der Augen-neubildung statt.

Der N. opticus wird nach meinen Präparaten durch Fortsätze der Retinazellen gebildet, die sich in der Längsachse des Auges zum Sehnerven vereinigen.

Woraus Tentakelganglion und Nerv regeneriert werden, konnte infolge des Nichtausstreckens des Regenerates, infolge der indifferenten Färbung der Gewebsbestandteile und der Ungleichmässigkeit in der Regeneration mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden.

Die Dauer der Augenregeneration war bei derselben Art von Schnecken, die alle gleich weit entwickelte Tiere waren, zu derselben Stunde und in derselben Weise operiert und unter den gleichen Lebensbedingungen gehalten wurden, eine ganz verschiedene. So beobachtete ich bei Schnecken, deren Fühler halb entfernt waren, das Auge bald nach 16, und bald nach 51 Tagen. Die längste Zeit nahm die Augenneubildung in Anspruch, wenn nur die Fühlerkuppe abgeschnitten war: 39—62 Tage.

Nach 31—42 Tagen war das Auge bei ganz abgeschnittenem Fühler wieder zu sehen; nach 37 Tagen, wenn beide Fühler im Zusammenhang entfernt worden waren.

Die kürzeste Regenerationsdauer des Auges und des Ganglion wurde im Herbst bemerkt.

Bei der Neubildung war von keinem Einfluss, ob die Schnecken im geschlossenen Raume oder im Freien etc. aufbewahrt wurden.

Die Regenerationsfähigkeit ist bei *Arion empiricorum* eine grosse. Das entfernte Auge wurde meistens nicht allein einmal, sondern wiederholt völlig neugebildet und öfters auch noch ein zweites oder gar drittes dazu, die aber nicht die Grösse eines normalen Auges zeigten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X.

Alle Zeichnungen, ausgenommen die vom normalen Auge (Tafelfig. 3), sind entworfen nach Seibert Comp. Oc. 2, Apochromat 4 mm, ausgeführt nach Comp. Oc. 8, Apochromat 4 mm. Tafelfig. 3 ist nach Leitz Oc. 3, Obj. 3 entworfen, nach Oc. 3, Obj. 7 ausgeführt.

- Fig. 1. Serie I, 2. Schnecke, linkes Regenerat: Neugebildetes Auge, bestehend aus Cornea, Retina und Linse. Zwischen der Retina und der Linse eine scheinbar von den Retinazellen ausgeschiedene Substanz, wodurch eine vordere und hintere Augenkammer entstanden ist; hinter dem Auge der regenerierte N. opticus.
- Fig. 2. Serie I, 1. Schnecke, linkes Regenerat: 1. grosses entwickeltes Auge. Seitliche Befestigung der Linse durch oben beschriebene Substanz, wodurch wieder — besonders links — die Trennung in eine vordere und hintere Augenkammer deutlich wird.

- Fig. 3. Serie I, 1. Schnecke, normales Auge. Die Substanz zwischen entwickelter Linse und Retina haftet hier zum Teil der Linse, zum Teil der Retina an. Diese Trennung muss durch Schrumpfung der Linse bei der Konservierung verursacht worden sein.
- Fig. 4. Serie I, 1. Schnecke, linkes Regenerat: 2. kleines selbständig angelegtes Auge. An einer anderen Stelle dieses Präparates sieht man Querschnitte von Epitheleinstülpungen, die aber keine Augenanlagen sind.
- Fig. 5. Serie I, 1. Schnecke, linkes Regenerat täuscht zwei pigmentierte Augen vor, die aber nur Einstülpungen des grossen Auges und im Anfang von dessen Entwicklung entstanden sind.
- Fig. 6. Normales Auge an der typischen Stelle des ausgestülpten Fühlers gelegen.
- Fig. 7. Serie II, 1. Schnecke, rechter regenerierter Fühler: neugebildetes Auge an der typischen Stelle des eingestülpten Fühlers gelegen.
- Fig. 8. Serie III, 2. Schnecke, linker Fühler zeigt einen Teil des regenerierten Auges, das trotz seiner Ausbildung noch direkt unter dem Epithel gelegen ist.
- Fig. 9. Serie III, 3. Schnecke: Das Regenerat weist wieder zwei Augen Neubildungen an verschiedenen Stellen des Fühlers auf; aber nie hat dasjenige Auge, was nicht an der typischen Stelle des eingestülpten Fühlers gelegen ist, die Grösse des ausgebildeten Auges.
- Fig. 10. Serie IV zeigt die geschlossene Einstülpung des Auges, wie sie sich vom Epithel, aus dem sie entstanden ist, abschnürt.
- Fig. 11. Serie IV primäre Augenblase, deren Hohlraum die Linse ausfüllt.
- Fig. 12. Serie IV zeigt zwei Augenblasen nebeneinander. Da man aber die kleinere nur auf diesem Schnitte sieht, so ist es kein selbständiges Auge. Die zwei Linsen, getrennt durch Epithel, können durch Zellen, die sich während der Bildung des Auges zwischen die Linse geschoben haben, entstanden sein.

NB. Die Figuren 9 und 11 sind durch ein Versehen im Vergleich zu den übrigen falsch orientiert: oben ist mit unten vertauscht. Herrn Dr. Lauche bin ich für die zu den Textfiguren benutzten Photographieen nach meinen Präparaten zu grossem Dank verpflichtet.

