ZB MED Informationszentrum Lebenswissenschaften

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1924

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

X. Kapitel. Die Augen der Evertebraten.

urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373

Visual Library

bewegungen des Kopfes kommt es nicht selten vor, daß ein Individuum plötzlich seine Richtung ändert und auf das andere Licht zukriecht, weil dieses in seine Blickrichtung gefallen ist (c, *1* wollte erst nach rechts, ist aber dann nach links umgebogen). Stehen beide Lichter nahe beieinander, so wirken sie wie eins (e). Ist nur ein Auge vorhanden (*Daphnia*), oder haben beide Augen ein großes gemeinsames Gesichtsfeld (g), so wirken auch zwei etwas auseinanderstehende Lichter zunächst wie eins (d), und das Tier bewegt sich in der Mittellinie auf sie zu. Ist aber das Tier in die Nähe der Lichter gekommen, so wirkt bei den Kopfbewegungen plötzlich eins stärker als das andere, und das Tier dreht sich nach diesem herum. Buridans Esel war nur in der scholastischen Philosophie so dumm, daß er in der Mitte zwischen zwei Heubündeln verhungerte. In Wirklichkeit zwang ihn der Hunger zu Suchbewegungen, und diese führten ihn erst zu dem einen und dann zum andern Bündel. Man kann der Phototropismenlehre wohl vorwerfen, sie biete nur ein Wort, keine wirkliche Erklärung, wie dieser Instinkt eigentlich zustande kommt, warum dieselbe Lichtmenge einmal positiv, ein anderes Mal negativ oder indifferent wirkt. Dieser Schwierigkeit stehen wir bei allen Instinkten gegenüber. Wenn Mast anstatt jener Lehre den Satz aufstellt, daß die Art des Muskelreflexes davon abhängt, welcher Punkt der Retina gereizt worden ist, so bietet er uns nichts prinzipiell Neues, sondern nur eine etwas andere Form der Tropismentheorie.

X. Kapitel.

Die Augen der Evertebraten.

Wir geben zunächst eine morphologische Uebersicht über die Augen und augenähnlichen Organe der wichtigsten Wirbellosen einschließlich des *Amphioxus* und werden manche physiologische Betrachtungen direkt an sie anschließen. Im Kapitel XI soll dann eine vergleichende Uebersicht gegeben und geschildert werden, wie die Lichtsinnesorgane sich phyletisch entwickelt und ihre Leistungsfähigkeit gleichzeitig erhöht haben.

a) Protisten.

Unter den einzelligen Geschöpfen finden wir Lichtorganellen nur bei gewissen Flagellaten, und zwar sind sie weit verbreitet bei den Schwärmern der Algen, bei Euflagellaten und finden sich ferner bei einigen Peridineen. Unter den Euflagellaten kommen sie namentlich bei den mit Chromatophoren versehenen, sehr hochstehenden Familien der Euglenoiden und Volvocineen vor, doch sind auch farblose Gattungen mit ihnen versehen. Sie sitzen am Vorderende in der Nähe der Geißeln als ein roter Fleck, Stigma genannt, dessen plasmatischer Grundsubstanz zahlreiche rote ölartige Körperchen eingelagert sind, welche aus einer dem Chlorophyll verwandten Substanz, Hämatochrom

genannt, bestehen. Sie umschließen nach FRANZÉ einen oder mehrere stark lichtbrechende Körper, sog. Linsen, welche aus Paramylum oder Amylum bestehen. Im einfachsten Falle (**374** A, B, C, G, H) ist nur eine Linse vorhanden, welche dann meist auf der einen Seite von der schüsselförmigen Pigmentschicht umgeben wird. Bei *Euglena acus* (G) ragt sie auf beiden Seiten über die Pigmentmasse hervor. Bei manchen anderen Arten dieser Gattung wird eine große zentrale Linse von einer Anzahl kleinerer in mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung umgeben. Dieselbe Art (D, E, J) kann erheblich variieren. Größere Linsen liegen in dem Pigment eingebettet oder durchsetzen dasselbe, während kleine ihm aufliegen. Bei Chlamydomonaden, Volvocineen, Dinobryoneen wird das eine größere Amylumkorn allseitig von Pigment umgeben. Diese sehr variable Lagerung zum Pigment muß die Deutung dieser Gebilde als Linse unmöglich machen. Wahrscheinlich stellen sie nur Stoffwechselprodukte dar. Als Linsen kann man natürlich diese lichtbrechenden Körper nur dann ansprechen, wenn sie vor dem Pigment liegen, nicht wenn sie von ihm umhüllt werden. STRASBURGER beschreibt das Stigma der Schwärmsporen von *Cladophora* (**375**) als ein in der Hautschicht liegendes, etwas vorgewölbtes Pigmentband und darunter einen homogenen linsenartigen Raum; dieser kann also wegen seiner vom Licht abgewandten Lage nicht zum Sammeln desselben dienen. Dazu kommt, daß WAGER, welcher die Gattung *Euglena* sehr genau untersucht hat, überhaupt das Vorkommen lichtbrechender Körper bestreitet. Der unregelmäßige Pigmentfleck umgibt nach ihm die Basis der Schlundröhre am Uebergang in die Hauptvakuole des Exkretionssystems (**376**). An dieser Stelle spaltet sich die Geißel in zwei Fäden, welche in einer besonderen Protoplasmamasse am Boden der Vakuole wurzeln, und eine dieser beiden Wurzeln bildet in der Nähe des Stigmas eine Verdickung, welche möglicherweise ein Kraftzentrum der Bewegung der Geißel ist. Da nun die Verdickung in nächster Nähe des Pigmentflecks liegt, könnte dieser Beschattungsreize auf sie werfen und dadurch die Bewegung beeinflussen.

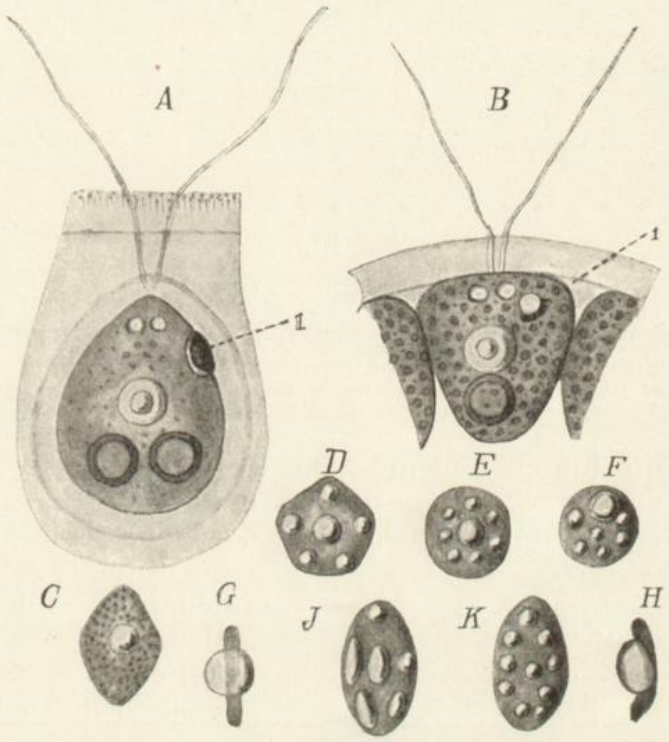


Fig. **374**. Stigmata von Flagellaten nach FRANZÉ. **A** *Eudorina elegans*, ein Individuum der Kolonie, von der Seite gesehen; das Stigma (*1*) ist abnorm groß. **B** *Pandorina morum*, halbschematisch. **C** Stigma von *Trachelomonas volvocina*; **D** von *Euglena viridis*, typische Form; **E** von *Euglena viridis* mit mehreren einwärts liegenden Linsen; **F** von *Euglena velata*; **G** von *Euglena acus*, Seitenansicht; **H** von *Euglena deses*; **J** von *Euglena viridis* mit stäbchenförmiger Linse; **K** von *Euglena velata* mit unregelmäßig angeordneten Linsen.

Hiergegen spricht, daß „Schreckbewegungen“ auch nach plötzlicher Aufhellung eintreten können. Daher ist es wahrscheinlicher, daß das Pigment als Sensibilisator auf seine Umgebung einwirkt, also auch auf

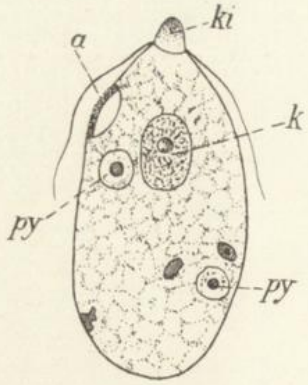


Fig. 375.

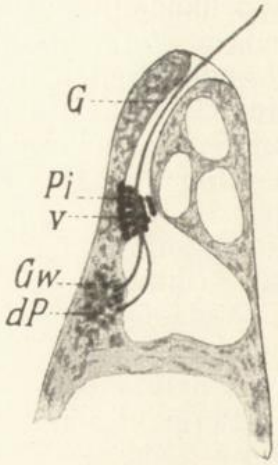


Fig. 376.

Fig. 375. Schwärmspore von *Cladophora* nach STRASBURGER. *a* Augenfleck, *py* Pyrenoid, *k* Kern, *ki* kinoplasmatisches Vorderende.

Fig. 376. Vorderende von *Euglena viridis* nach WAGER. *dP* dichte Stelle im Plasma, *G* Geißel, *Gw* deren gespaltene Wurzel, *Pi* Pigmentstigma, *v* Verdickung der Geißel. Die hellen Räume gehören zur kontraktilen Vakuole.

die hinter ihm gelegene Protoplasmamasse, aus dem die Geißel entspringt. Dieser Einfluß erstreckt sich auch nach vorn, denn nach ENGELMANN erfolgt eine Zuckung beim Uebergang aus dem Hellen ins Dunkle, noch ehe der Schatten auf den Fleck selbst gefallen ist. Wenngleich also der Mechanismus der Wirkung des Augenflecks noch sehr unklar ist, so ist doch nicht zu bezweifeln, daß er in engster

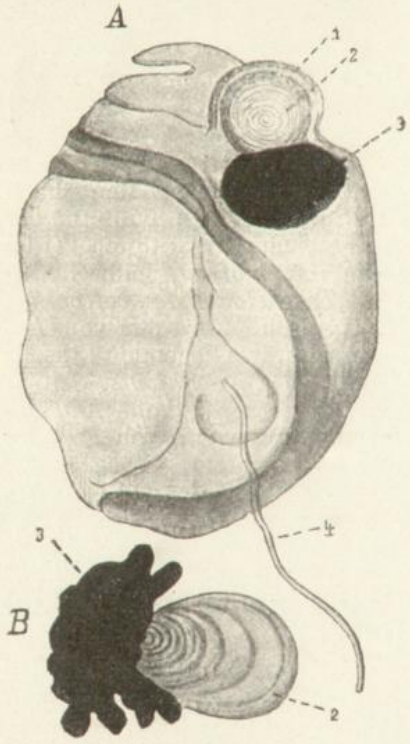


Fig. 377.

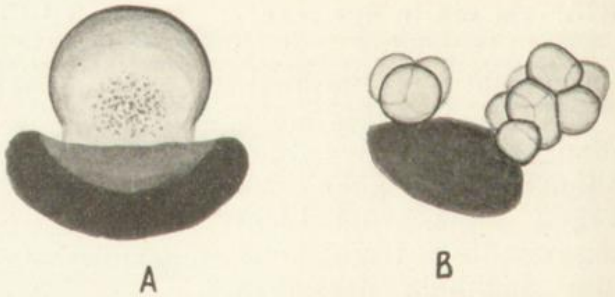


Fig. 378.

Fig. 377. **A** Stigma von *Pouchetia cornuta*, Ventralansicht. *1* Plasmahaut über der Linse, *2* Linse, *3* Pigment, *4* Längsgeißel. **B** Stigma von *Pouchetia juno* von einem Tier, dessen Pigment unter dem Deckglas ausfließt. Nach SCHÜTT.

Fig. 378. Stigma von *Erythropsis agilis* nach FAURET-FREMIET. A im frischen Zustand. B Entstehung der Linse innerhalb einer Cyste.

Beziehung zur Lichtempfindung steht, denn alle diejenigen chlorophyllhaltigen Einzelligen, welche sehr auf Licht reagieren, besitzen ihn.

Die Lichtreaktion der Euglenen ist ausgesprochen phototaktisch (vgl. S. 396).

Unter den Peridineen finden sich Augenflecke bei den im Süßwasser lebenden Gattungen *Gymnodinium* und *Glenodinium*. *Gymnodinium polyphemus* Pouchet soll auch eine große Linse besitzen. Bei der nahestehenden marinen Gattung *Pouchetia* ist das Stigma ungewöhnlich hoch entwickelt. *P. rosea* und *compacta* besitzen in der Hautschicht einen tiefschwarzen, häufig in amöboide Fortsätze ausgezogenen Pigmentfleck, dem gegen das Zellinnere zu einige lichtbrechende Kugeln anliegen. Bei *P. juno* und *polyphemus* ist das Pigment braunschwarz und trägt eine große, sehr stark lichtbrechende, konzentrisch geschichtete Linse (**377** A), welche von außen von einer zarten Plasmalage umgeben wird. Das Pigment ist für gewöhnlich starr umgrenzt, kann aber unter dem Druck des Deckglases ausfließen (**377** B). Die von R. Hertwig beschriebene *Erythropsis agilis* ist der *Pouchetia cornuta* sehr ähnlich, jedoch wird der geißelförmige Anhang sehr rasch vorgestreckt und wieder eingezogen, scheint also keine echte Geißel zu sein. Die Art wird vereinzelt zwischen Braunalgen beobachtet. Die Linse erreicht einen Durchmesser von 15 μ und hat im Zentrum der Schichten einen körnigen Kern (**378** A). Sie entsteht innerhalb des encystierten Organismus aus der Verschmelzung mehrerer Tropfen (B). Versuche über die Lichtempfindlichkeit dieser Arten fehlen leider noch. Nach Pouchet sollen die Peridineen mit Auge nicht lichtempfindlicher sein als diejenigen ohne dasselbe.

b) Coelentera.

Unter den Hohltieren finden sich Augen nur bei den beweglichen Medusen, sie fehlen den sessilen Hydro- und Scyphopolypen und den Anthozoen vollständig. Die häufig vorhandene Lichtempfindlichkeit dieser festsitzenden Gruppen ist eine Funktion der Haut (vgl. S. 396). Auch bei Siphonophoren und Ctenophoren sind Augen trotz der schwimmenden Lebensweise bis jetzt nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden, obwohl man einige Pigmentflecke so gedeutet hat.

Hydromedusen. In dieser Ordnung haben die Anthomedusen fast immer Augen und keine Statocysten und werden deshalb als Ocellaten zusammengefaßt, während die Mehrzahl der Leptomedusen diese Balanceorgane, aber keine Augen aufweisen und daher Vesiculaten genannt werden. Beide Sinnesorgane kommen übrigens bei einigen Mitrocomiden nebeneinander vor. Sie schließen sich also nicht aus irgendeinem physiologischen Grunde aus, und ihr getrenntes Vorkommen weist darauf hin, daß Anthomedusen und Leptomedusen zwei selbständige phyletische Zweige sind. Die Narcomedusen besitzen keine, die Trachomedusen nur sehr selten Ocellen. Die Augen der Anthomedusen sitzen meist auf den angeschwollenen Basalenden der Tentakel und zwar auf der Außenseite, weil diese dem Lichte zugekehrt ist. Nur bei einigen Gattungen (*Lizzia*), welche die Tentakel nach oben geschlagen tragen, finden sie sich auf der Innenseite der Fühlerbasis. Zuweilen sind gewisse Tentakel so stark rückgebildet, daß sie nur noch einen kleinen Höcker mit einem Augenfleck, den sog. Ocellarkolben, bilden. Da die Ocellen nach außen vom Velum liegen, werden sie vom äußeren Nervenring versorgt (vgl. das Schema einer Meduse I, **334**, S. 347), nur bei den Leptomedusen *Tiaropsis* und *Octogonade* liegen sehr

eigentümliche subepitheliale Augen am Rande der Statocyste und gehören dann zum inneren Ring. Diese Augen bestehen aus einem Pfropf von subepithelialen „Sehzellen", welche wie bipolare Ganglienzellen aussehen und von einem entodermalen Pigmentbecher umgeben werden. Zwischen beiden liegt die zarte vorgewölbte Stützlamelle. Diese Augen haben also ganz den Bau derjenigen von *Aurelia* (**96** *O*). Da die Sehzellen ihr distales Ende vom Licht abwenden, so werden sie als abgewandte oder invertierte Augen bezeichnet.

Bei allen übrigen Hydromedusen sind die Augen rein ectodermale und im Niveau des Epithels liegende Bildungen, welche bald als einfacher

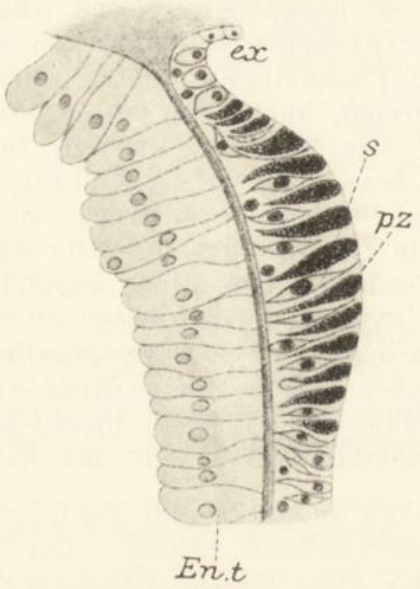


Fig 379.

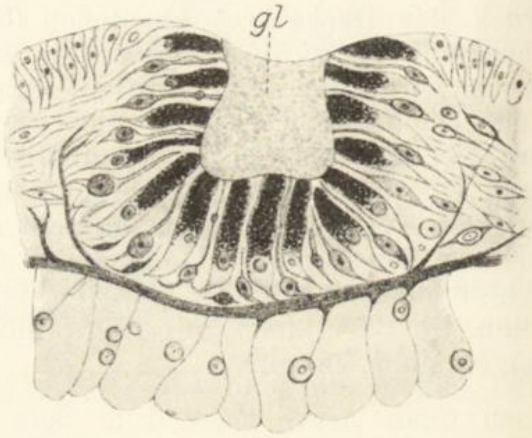


Fig. 380.

Fig. **379**. Längsschnitt durch einen Ocellus an der Basis des Tentakels der Anthomeduse *Catablema eurystoma* nach Linko. Das Auge steht auf der Stufe eines nach außen vorgewölbten Pigmentflecks.

Fig. **380**. Becherauge der Anthomeduse *Sarsia mirabilis* nach Linko. *gl* Glaskörper.

Pigmentfleck (**379**) oder seichte Pigmentgrube ohne Glaskörper, bald als tieferer Augenbecher mit zentralem Glaskörper (**380**) auftreten. Das lichtempfindliche Epithel besteht aus schmalen Sinneszellen, welche abwechseln mit breiteren braunroten Pigmentzellen. Bei *Sarsia* (**380**) endet die Sinneszelle distal mit einer knopfartigen Anschwellung, welche ein Stäbchen trägt. Daß diese Organe wirklich Augen sind, geht daraus hervor, daß die an sich phototropischen Sarsien nicht mehr auf Licht reagieren, wenn die Augen entfernt werden.

Scyphomedusen. Während bei *Cyanea, Pelagia, Rhizostoma* und anderen Gattungen keine Augen vorhanden sind, finden sie sich bei *Nausithoe, Charybdaea, Aurelia* u. a. an den „Randkörpern", welche wir schon früher bei den statischen Sinnesorganen kennen gelernt haben. Histologisch setzen sie sich aus Pigmentzellen und Sehzellen zusammen, welch' letztere dem Lichte zugekehrt sind. Nur bei *Aurelia* (**96** *O*) finden wir auf der Unterseite des Randkörpers ein invertiertes Auge nach der Art der eben von *Tiaropsis* beschriebenen. Hiervon abgesehen, zeigen die Augen der Quallen eine vollständige Stufenleiter. Die niedrigste Stufe des einfachen Pigmentflecks ohne Linse zeigt der auf der Oberfläche des Randkörpers gelegene Ocellus

(**96** *Oc*). Bei *Nausithoe* (**381**) hat der Fleck (*oc*) eine Linse (*l*), welche als eine Verdickung der epithelialen Cuticula anzusehen ist. Besonders reichlich mit Sehorganen versehen ist *Charybdaea marsupialis*, welche in 4 perradialen Nischen über dem Rand der Glocke je einen gestielten Randkörper (**382**) mit 6 Augen besitzt; die 2 medianen (*PO, DO*)

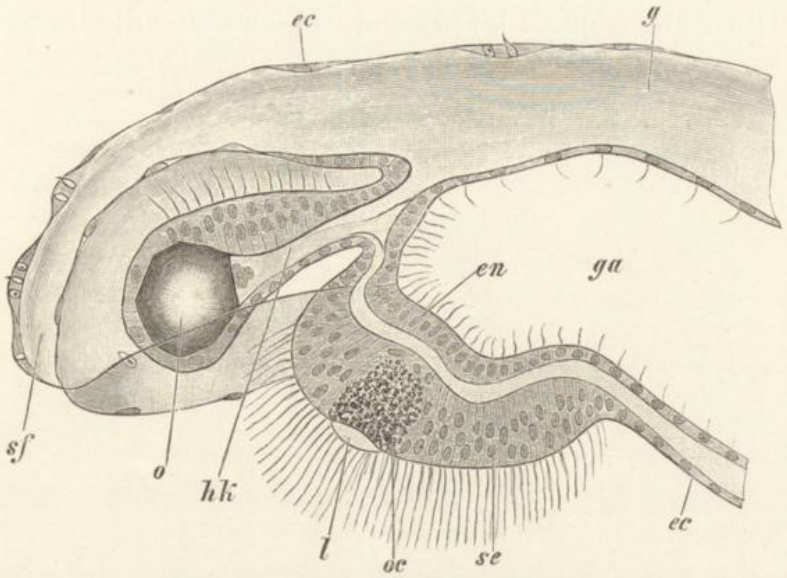


Fig. **381**. Randorgan der Scyphomeduse *Nausithoë albida* nach HERTWIG. *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *ga* Gastralkanal, *hk* Randkolben, *l* Linse, *o* Statolith, *oc* Auge, *se* Sinnesepithel, *sf* Sinnesfalte.

sind Blasenaugen mit einer großen Linse, während jederseits 2 seitliche (*Po, Do*) auf der einfacheren Stufe des linsenlosen Epithelbechers (**383**) stehen. Der Hohlraum der Blase wird von einer gallertigen Masse erfüllt. Fig. **384** zeigt einen Längsschnitt durch die Blasenaugen, von denen das proximale kleiner ist als das distale. Bei beiden zieht

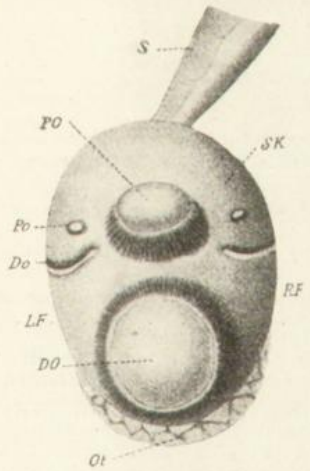


Fig. **382**.

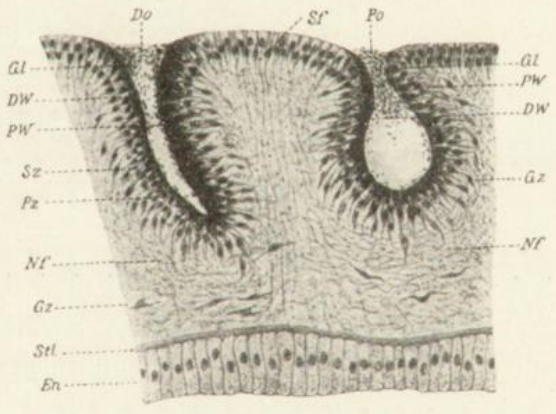


Fig. **383**.

Fig. **382**. Randkörper von *Charybdaea*, von der Unterseite gesehen, nach SCHEWIAKOFF. *S* Stiel, *Sk* Sinneskolben, *PO, DO* große Augen mit Linsen, *Po, Do* kleine Augenbecher ohne Linsen, *RF, LF* rechte, linke Seitenfläche, *Ot* Statolithen.

Fig. **383**. Längsschnitt durch die Becheraugen (*Do, Po*) von *Charybdaea* nach SCHEWIAKOFF. *Gl* Glaskörper, *DW, PW* distale, proximale Wand, *Sz* Sinneszellen, *Pz* Pigmentzellen, *Nf* Nervenfasern, *Gz* Ganglienzellen, *Stl* Stützlamelle, *En* Entoderm, *Sf* Stützfasern.

das äußere Epithel als zarte Cornea (*C*) über die Blase hinweg, deren vorderes Epithel sich zu einer mächtigen, weit über die Augenblase vorspringenden Linse (*L*) verdickt hat. Im feineren Bau sind die Linsen beider Augen etwas verschieden: diejenige des großen Auges springt nach außen vor, während diejenige des kleinen die Eigentümlichkeit aufweist, daß Ausläufer der Stützlamelle (*G. St.*) in sie eindringen. Die Zellen der Blasenwand, welche an die Linse anstoßen,

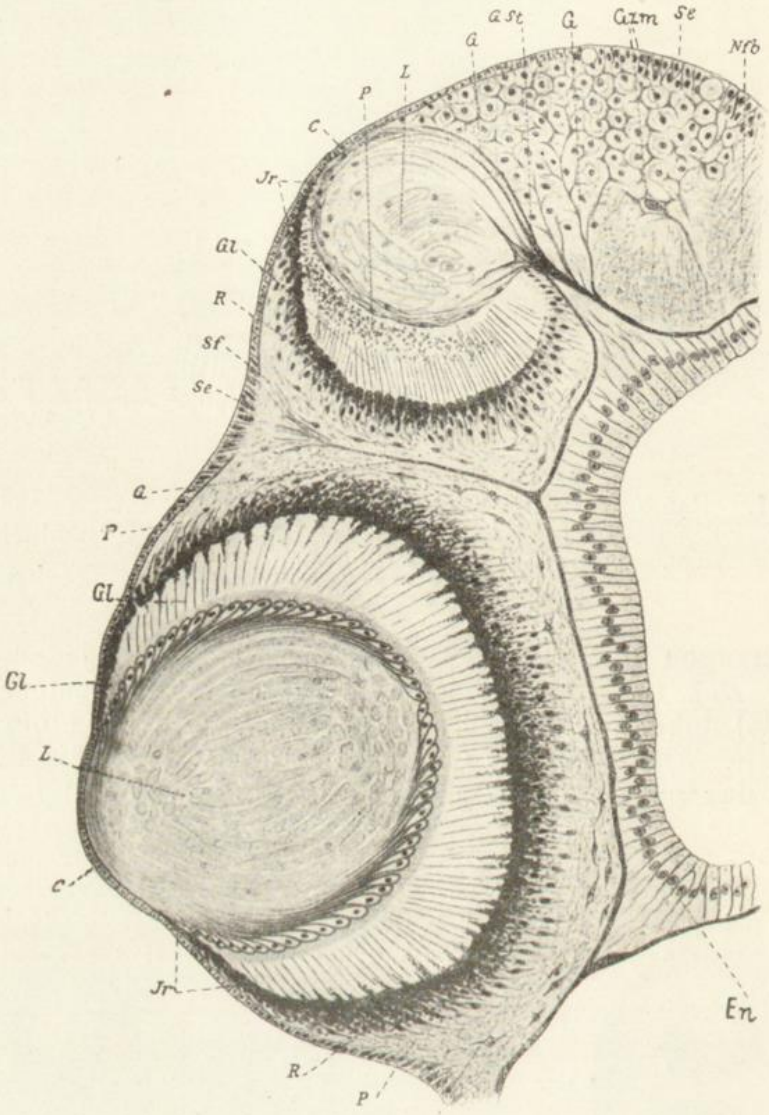


Fig. 384. Längsschnitt durch die großen Blasenaugen von *Charybdaea* nach SCHEWIAKOFF. *G* gallertige Ausläufer der Stützlamelle, *G.St* gallertige Stütze der Linse, *C* Cornea, *P* Pigment, *Jr* Iris, *Gl* Glaskörper, *R* Retina, *Sf* Stützfasern, *Se* Sinnesepithel, *L* Linse, *Nfb* Nervenfibrillen, *En* Entoderm, *Gzm* Ganglienzellen.

bestehen nur aus Pigmentzellen, während weiter nach hinten Sinneszellen und Pigmentzellen miteinander abwechseln. Die ersteren tragen sehr lange, ungefähr bis zur Linse reichende fadenförmige Stäbchen. Sie durchsetzen einen gallertigen Glaskörper (*Gl*), der von den Pigmentzellen ausgeschieden ist, wie die ihm eingelagerten Pigmentkörner beweisen.

c) Echinodermata.

Augen sind bis jetzt nur bei Seesternen sicher nachgewiesen worden. Die Spitzen der Arme schließen mit einer Kalkplatte ab, und unter dieser liegt der Endfühler (**385** *fl*, stark kontrahiert), ein zum Wassergefäßsystem gehöriges unpaares Tastfüßchen. Dieser Fühler bildet an seiner Basis ein längliches Augenpolster (*aup*), welches ganz durchsetzt ist von zahlreichen roten Augen (*au*). Ihre Zahl nimmt mit dem Alter zu: junge *Asterias rubens* besitzen etwa 50, alte doppelt so viel. Bei *Asterias glacialis* (**386**) können bis 200 vorhanden sein. Diese Augen stehen senkrecht zur Oberfläche des rundlichen Polsters, können also die Lichtstrahlen von verschiedenen Seiten aufnehmen und daher zum Richtungssehen dienen. Die Seesterne biegen beim Gehen die Armspitze nach oben, so daß das Licht direkt auf das Augenpolster fallen kann. Die Stacheln der Endplatten und der Adambulacralplatten legen sich bei kontrahierter Ambulacralrinne schützend über den Fühler und das Augenpolster, während sie bei der Bewegung nach außen gerichtet sind. Das Augenpolster ist eine verdickte Partie des

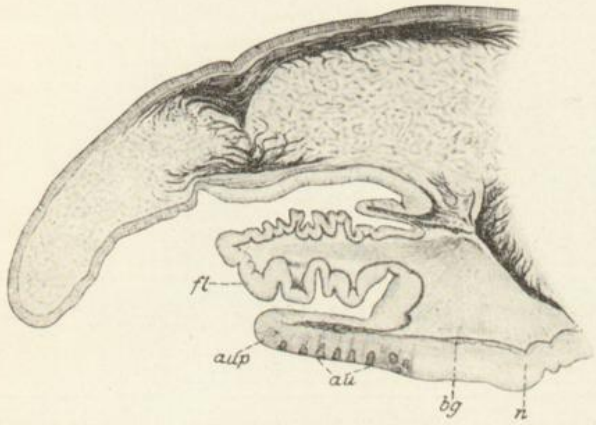


Fig. 385.

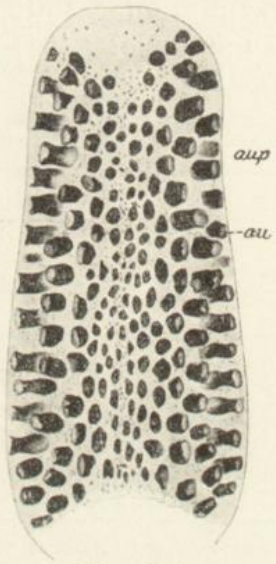


Fig. 386.

Fig. **385**. Längsschnitt durch die Armspitze von *Asterias glacialis* nach PFEFFER. $^{60}/_{1}$. *fl* Fühler, *aup* Augenpolster, *au* Auge, *bg* Bindegewebe, *n* Nerv.

Fig. **386**. Augenpolster von *Asterias glacialis* nach PFEFFER, von der Fläche gesehen. $^{60}/_{1}$. Die 150—180 Augengruben sind in der Mitte weniger tief als an den Seiten.

Radialnerven (vgl. I, **367**, S. 383), dessen Fasern intraepithelial verlaufen (I, **369**, S. 385, *nf*). Die Kerne (*Ke*) dieser Epithelzellen bilden eine dicke Lage dicht unter der Cuticula und gehören teils zu Sinneszellen (*siz*, I, **370**, S. 386), teils zu Stützzellen (*stz*); erstere enden distal unter der inneren Cuticularschicht ohne weiteren Endapparat, während ihr proximaler Ausläufer in die Nervenfaser (*nf*) übergeht. Letztere setzen sich nach innen in einen Fortsatz fort, welcher durch die Nervenfasern hindurch bis zu einer Basalmembran sich verfolgen läßt. In den Augenpolstern ist die Zahl der Sinneszellen sehr vermehrt, und sie sind dicht erfüllt von roten Pigmentkörnern. Im einfachsten Fall, bei *Astropecten mülleri* (**387** A) und *pentacanthus* ist das Augenpolster gleichmäßig tingiert, weil es überall von Retinazellen durchsetzt ist, welche an einzelnen dunkeler gefärbten Flecken besonders gehäuft sind. Jede Zelle endet mit einem kurzen lichtbrechenden Stäbchen und ent-

springt proximal aus der Zone der Nervenfasern. Die Stäbchen sitzen nach außen von einer zarten Grenzmembran (*gm*), welche die Retinazellen untereinander verbindet. Bei dieser ersten Gruppe hat also das Epithel des Augenpolsters fast denselben Bau wie dasjenige des Radialnerven und unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß die Sinneszellen echte Retinazellen mit Stäbchen, Grenzmembran und Pigment geworden sind. Solche Sehzellen werden autochrome genannt im Gegensatz zu den exochromen, welche wie bei den Medusen mit Pigmentzellen abwechseln. In einer zweiten Gruppe von Seesternen (B), zu der *Astropecten aurantiacus*, *Palmipes membranaceus*, *Solaster papposus* u. a. gehören, sind die Sehzellen auf eine kegelförmige Gruppe konzentriert, welche von der Cuticula der Stützzellen (*ep*) überdeckt wird. Bei einer dritten Gruppe (C) hat die innere Schicht der Cuticula eine lichtbrechende Linse gebildet: so bei *Echinaster sepositus*, *Asterina gibbosa*, *Asterias*-Arten. Die Stützzellen lassen sich bis vor den Hohlraum des Auges verfolgen, indem ihre distalen Enden nach innen umbiegen und bei B unter der Cuticula, bei C in der Linse enden. Der Hohlraum der Augenkegel wird ertüllt von einer sehr weichen Gallerte. *Luidia ciliaris* bildet einen Uebergang zwischen A und B, indem die Grenz-

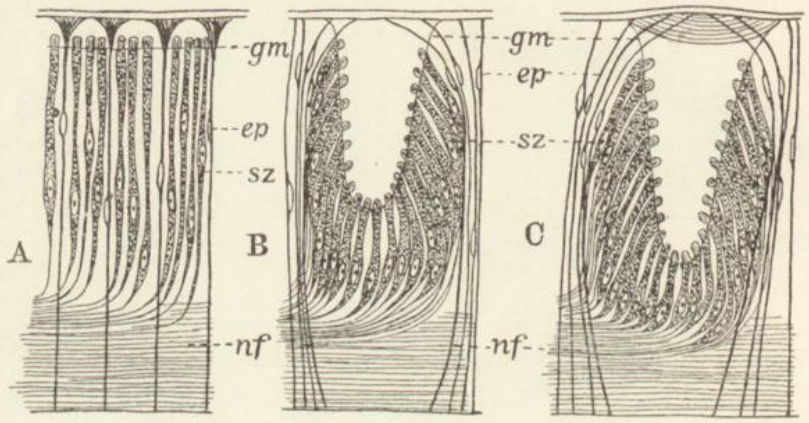


Fig. 387. Längsschnitte durch die Augen von Seesternen, schematisiert, nach Pfeffer, aus Hesse. **A** *Astropecten mülleri*. **B** *Astropecten aurantiacus*. **C** *Asterias glacialis*. *gm* Grenzmembran, *ep* Stützzellen, *sz* Sinneszellen, *nf* Nervenfasern.

membran der Sehzellen sich meist nur zu einer flachen Grube einsenkt. Die hier erwähnten 3 Typen von Sehorganen sind auch bei einigen Tiefsee-Asteriden gefunden worden, welche aus 628—3667 m stammen; bei anderen Tiefseebewohnern sind die Augen verschwunden, während das Polster noch vorhanden ist. Ganz verschwunden ist dieses bei *Porcellanaster vicinus* aus 5868 m. Es besteht keine strenge Abhängigkeit der Augenrückbildung von der Meerestiefe, denn in derselben Tiefe sind bei einer Art Augen vorhanden, während sie bei einer anderen fehlen. Es erklärt sich dies wohl daraus, daß manche Arten erst seit kurzer Zeit in die lichtlose Zone eingewandert sind. Ueber die Lichtempfindlichkeit der Seesterne vgl. S. 398.

Die Pigmentflecke auf den Ocellarplatten der Echiniden sollen nicht Augen sein, obwohl sie in ihrer Lage den Augen der Seesterne entsprechen. Vielleicht sind sie daher als rückgebildete Sehorgane anzusehen. Sie bestehen aus einem Polster hoher, pigmenthaltiger, fadenförmiger Epithelzellen, ohne Stäbchen, welche Sinneszellen sind, da sie nach innen in die Fasern des Radialnerven übergehen. Dieser durchbohrt

die Ocellarplatte, bevor er die Zellen versorgt. Der Wassergefäßkanal endigt blind unter dem Polster, welches demnach dem Fühler der Seesterne homolog ist, obwohl es nicht ausgestülpt werden kann. Die Ansicht, daß diese Flecke keine optische Funktion haben, scheint mir einer erneuten Prüfung auf experimentellem Wege zu bedürfen. Ihr Bau spricht jedenfalls für eine solche Bedeutung. Die Deutung der blauen Flecke, welche bei *Diadema* (388) und *Astropyga* in großer Zahl über

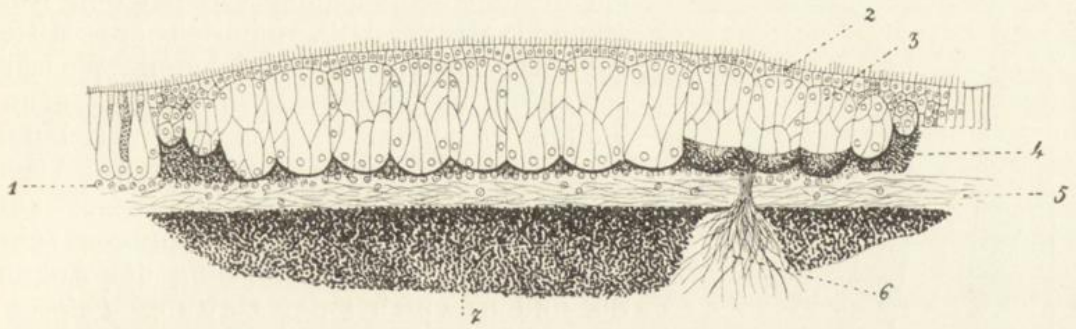


Fig. 388. Schnitt durch einen blauen „Augenfleck" von *Diadema setosum* nach SARASIN, aus LANG. *1* Ganglienzellen der Nervenschicht, *2* „Cornea", *3* lichtbrechende Körper (Epithelzellen), *4* Pigmentbecher, *5* Nervenschicht, *6* Bindegewebsfasern, *7* Pigment unter der Nervenschicht.

den Körper verteilt sind, als Augen ist sehr unsicher. Vielleicht sind es Leuchtorgane. Desgleichen bedürfen die 2 Pigmentflecke an der Basis eines jeden Fühlers bei *Synapta* noch näherer Untersuchung.

d) Plathelminthes.

Wo Augen unter den Plattwürmern vorkommen, sind sie mit ganz vereinzelten Ausnahmen nach demselben Typus gebaut: sie liegen unter der Epidermis, im Parenchym und bestehen aus einem ein- oder vielzelligen Becher, in den sich ein oder mehrere in Sehzellen umgewandelte Ganglienzellen einsenken. Nur selten ist der Becher nach vorn geschlossen, oder sind es ihm linsenartige Zellen vorgelagert. Sehr häufig treten diese

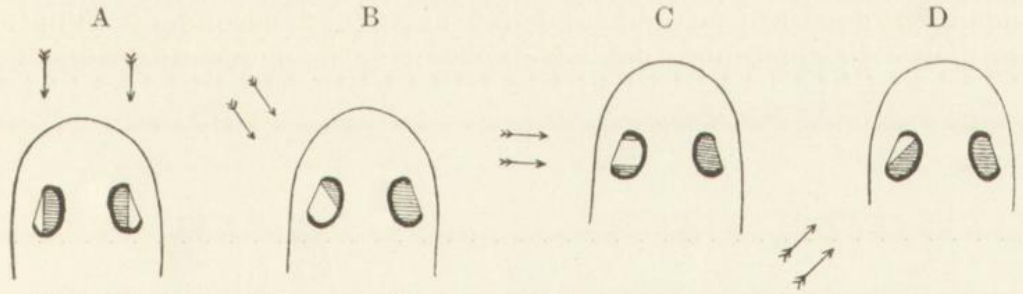


Fig. 389. Verschiedene Belichtung der Planarienaugen bei wechselnder Richtung der Lichtstrahlen, nach HESSE. Die nicht vom Lichte getroffenen Teile des Bechers sind schraffiert gehalten.

Pigmentbecher in größerer Zahl auf, sind aber dann mit der Längsachse nach verschiedenen Richtungen gestellt (389) und vermitteln dadurch ein Richtungssehen.

Die Turbellarien besitzen neben ihrer Hautlichtempfindlichkeit meistens Augen. Unter den Rhabdocölen gibt es freilich auch viele augenlose Arten; darunter einige, die sie sekundär verloren haben, wie

Planaria alpina in tiefen Seen; die meisten besitzen in der Nähe des Gehirns oder darin eingebettet 2 Augen, welche sich bei einigen zu einem unpaaren Fleck vereinigen. Diese paarigen Augenflecke stellen den primitiven Zustand dar. Zuweilen gehen aus diesen durch Teilung 4 Augen hervor. Die Farbe derselben ist schwarz oder schwarzbraun, selten rot. Einige marine Arten haben im Flachwasser schwarze, in größerer Tiefe rote Augen; darin sehe ich dieselb eAnpassung wie bei den Rotalgen (vgl. S. 379), nämlich ein Mittel zur Absorption der in jenen Wasserschichten fast allein vorhandenen grünblauen Strahlen. Unter den Tricladen besitzen die meisten marinen Arten 2 Augen. Bei den im Süßwasser und auf dem Lande lebenden Gattungen zeigt sich vielfach eine Vermehrung der Augen. So finden wir bei der Gattung *Polycelis* 50—100 Augen in einfacher Reihe am Seitenrande des Vorderendes. Unter den Bewohnern des Baikalsees besitzen manche Arten viele Hunderte von Augen. Besonders reich sind die terricolen Geoplaniden und Bipaliiden mit ihnen versehen. Sie umsäumen, dicht unter der Epidermis liegend, den ganzen Körperrand und stehen bei *Geoplana* (**390**) besonders dicht gedrängt zu beiden Seiten des Kopfendes, bei *Bipalium* (**391**) am Dorsalrand der Kopfplatte und am ventralen Halsfleck (*ha*). Auch die Polycladen haben immer viele, oft Hunderte von Augen, welche sich in 3 Gruppen anordnen (**392**). Eine verteilt sich auf die Umgebung des Gehirns, wenn wir absehen von den Cotyleen, welche noch die 2 ursprünglichen Augen am Rande des Gehirns aufweisen. Eine zweite Gruppe umsäumt als Randaugen den Körperrand und ist am Kopf besonders zahlreich. Eine dritte Ansammlung von Augen findet sich an der Basis der Tentakel oder auf ihnen. Sie ist auch bei manchen Leptoplaniden vorhanden, obwohl die Tentakel verschwunden sind. Die Gruppe der Gehirnhofaugen ist bei den Polycladen immer vorhanden, während die zweite und dritte zuweilen fehlt. Bei den Turbellarien mit vielen Augen nimmt die Zahl derselben durch Teilung während des Wachstums zu.

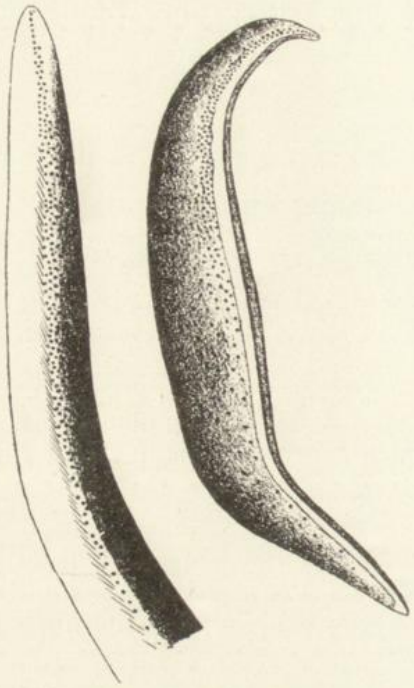


Fig. **390**. Stellung der Augen bei *Geoplana maximiliani* (links) und *G. polyophthalmus* (rechts), nach v. Graff.

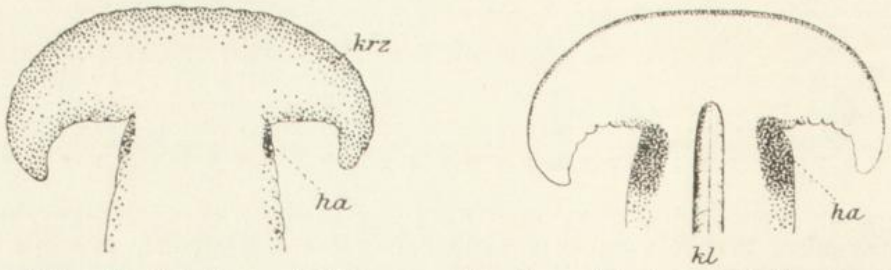


Fig. **391**. Kopfplatte und Hals von *Bipalium falcatum*. Links dorsal, rechts ventral. *ha* Halsfleck, *kl* Kriechleiste. Nach v. Graff.

Die Stellung der Augen ist nicht regellos, wie daraus hervorgeht, daß die entsprechenden rechten und linken Augen gleich orientiert sind. Die Längsachsen der Pigmentbecher sind dabei nach den verschiedensten Richtungen gestellt, häufig auch ventralwärts, da die Tiere nicht selten an der Oberfläche des Wassers mit der Bauchseite nach oben schwimmen. Dadurch sind diese Augen befähigt, die Lichtstrahlen aus den verschiedensten Richtungen wahrzunehmen.

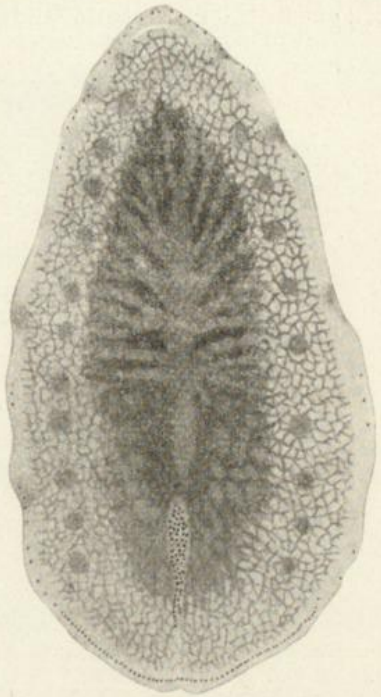


Fig. **392.** *Anonymus virilis*, ein polyclades Turbellar, mit Gruppen von Augen am Gehirn und am Körperrande, nach LANG. Der Darmkanal schimmert durch.

Histologischer Bau. Abgesehen von den epithelialen Pigmentflecken ohne Linse, welche bei den *Alaurina*-Arten und *Microstomum lineare* vorkommen, zeigen die Augen der Turbellarien durch ihre Lagerung und ihren histologischen Bau einen sehr eigenartigen Typus, welcher für alle Trochophoratiere charakteristisch ist. Sie liegen im Parenchym und bestehen aus einem Pigmentbecher, welcher die vom Lichte abgewandten Sehzellen umschließt. Wir bezeichnen sie daher kurz als parenchymatöse abgewandte Becheraugen. Von diesen leiten sich bei gewissen Landplanarien eigentümliche Sehorgane ab, die wir kurz „geschlossene Becheraugen“ nennen wollen. Die Entstehung dieses Augentypus erklärt sich aus den überall im Parenchym der Plathelminthen vorkommenden Pigmentzellen und Ganglienzellen, die sich nur zu vereinigen brauchten, um ein Lichtsinnesorgan zu erzeugen. So finden wir als eine Vorstufe dieser Augen bei *Phaenacora unipunctata* eine Sehzelle, d. h. eine Ganglienzelle mit Stiftchenkappe seitlich vom Gehirn und dorsal von ihr eine Pigmentmasse, welche das von oben kommende Licht abblendet, aber noch keinen Becher bildet. Im einfachsten Falle (**393**) vereinigen sich eine Pigmentzelle und eine Sehzelle, deren Protoplasma fibrillär gebaut ist und mit einer Kappe von Stiftchen sich dem Pigmentbecher anschmiegt. Jede Fibrille geht in ein Stiftchen über. Im frischen Zustand ist die Stiftchenkappe durchtränkt von einem roten Farbstoff, welcher vermutlich wie Sehpurpur im Wirbeltierauge als Sensibilisator dient. Augen dieser Art kommen vor bei *Planaria vitta* und bei *Polycelis*-Arten. Auf einer höheren Stufe vereinigen sich mehrere solche Sehzellen in dem einzelligen Becher: so bis 3 Zellen bei *Planaria torva*, *Mesostoma*- und *Polycelis*-Arten. Hieran schließt sich das bei *Dendrocoelum* und vielen Polycladen beobachtete Verhalten: eine Anzahl Sehzellen — bei ersterer Gattung ca. 30 — liegen außerhalb des einzelligen Pigmentbechers und senken sich in diesen ein mit je einem langen

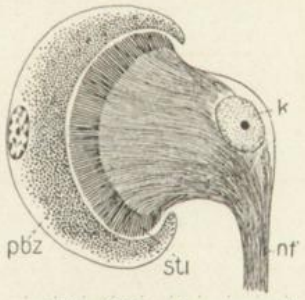


Fig. **393.** Abgewandtes Pigmentbecherocell von *Polycelis*, schematisch, nach HESSE. *k* Kern der Sehzelle, *nf* Nervenfortsatz derselben, *sti* Stiftchenkappe, *pbz* Pigmentbecherzelle.

cylindrischen, fibrillär gebauten „Sehkolben“. Man kann annehmen, daß ein Sehkolben einer Stiftchenkappe homolog ist. Wird nun die Zahl der Sehzellen noch größer, so entsteht ein vielzelliger Pigment-

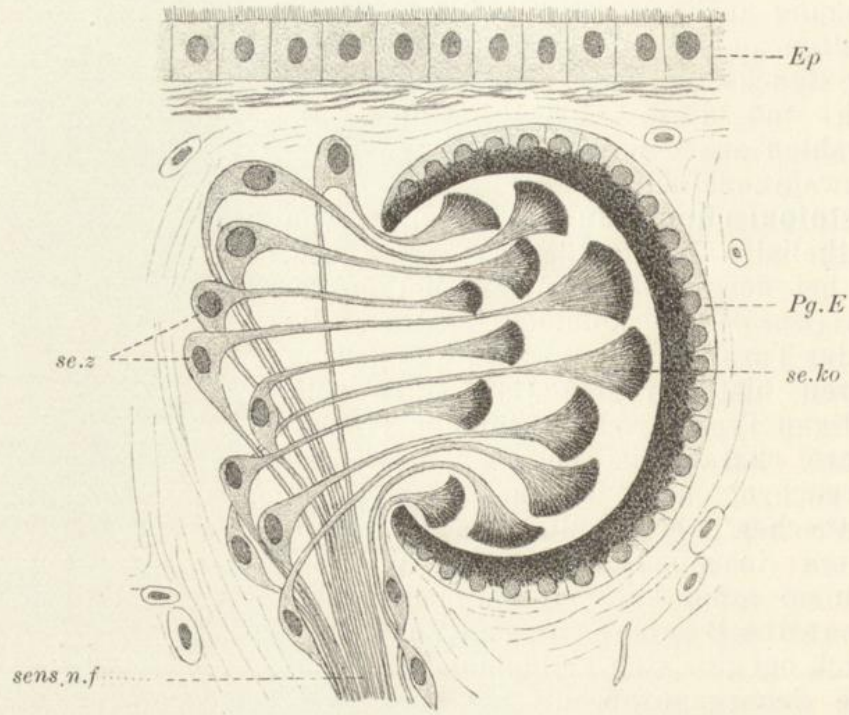


Fig. **394**. Abgewandtes Becherauge von *Planaria gonocephala* nach Hesse. *Ep* Epidermis, *Pg.E* vielzelliges Epithel des Pigmentbechers, *se.z* Sinneszelle, welche sich mit dem Sehkolben *se.ko* in den Becher einsenkt, *sens.nf* sensibele Nervenfaser.

becher; Fig. **394** zeigt ein solches Auge von *Planaria gonocephala* mit über 150 Sehzellen, die sehr verschieden weit in den Becher vordringen. Bei einigen Turbellarien (*Plagiostomum* und andere *Alloiocoela*) vervollkommnet sich das Auge, indem sich einige durchsichtige Parenchymzellen als eine Art Linse vor den Pigmentbecher legen. Die höchste Stufe erreicht das Sehorgan der Landplanarien, indem der Becher sich vorn schließt durch eine durchsichtige Cornealmembran. Fig. **395** zeigt den Anfang dieses Entwicklungsweges von einer *Geoplana*-Art. Die eine Cornealzelle (*co*) geht direkt in den Becher über, so daß sie als ein Teil desselben angesehen werden kann. Der Verschluß ist noch kein vollständiger, denn die 1—8 Sehzellen dringen von vorn in den

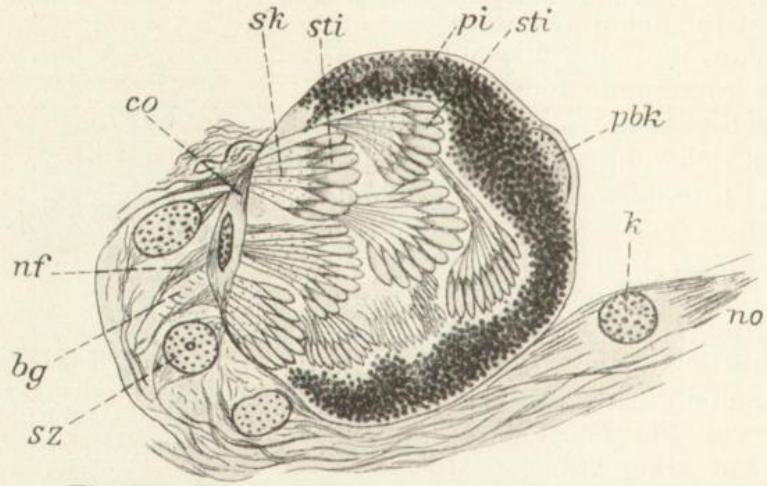


Fig. **395**. Pigmentbecherauge von *Geoplana rufiventris* mit 8 Sehzellen (*sz*), aus v. Graff. *sti* Stiftchen, *sk* Sehkolben, *nf* Nervenfasern, *bg* Bindegewebe, *k* Kern der Sehzelle, *pbk* Kern des Pigmentbechers, *co* Cornealzelle.

Becher ein. Das Auge ist also noch abgewandt. Bei *Polycladus* und *Dolichoplana* vollzieht sich eine sehr eigenartige Neuerung, indem nur ein Teil der Sehzellen von vorn, ein anderer Teil von der Seite und von hinten zwischen den Pigmentzellen hindurch, also auf dem kürzesten Wege, in den Becher einwandert. Endlich bei *Platydemus* (**396**) und *Rhynchodemus* ist der Verschluß des Bechers vollständig, so daß wir dieses sog. Retinaauge (v. GRAFF) besser als „geschlossenes Becherauge" bezeichnen. Jederseits liegt ein Auge dieser Art eingebettet in dem mächtigen Ganglion opticum nach außen vom Gehirn und hängt mit diesem durch den Opticus (*no*) zusammen. Die Cornea (*co*) ist vielzellig und nach außen und ventralwärts gerichtet; die Ontogenie bedarf noch der Aufklärung. Der Becher wird von vielen Ganglienzellen umgeben, von denen ein Teil als Sehzellen fungiert, indem ihre distalen Enden die Pigmentschicht durchbohren und im Becher zu starken lichtbrechenden Stäbchen anschwellen. Diese Zellen bilden aber keine epithelartige Schicht, können also nicht als Retina bezeichnet werden. Bei *Platydemus* konvergieren die Stäbchen alle gegen die Mitte des Bechers, so daß nur die vorderen noch eine inverse Lage haben, während bei *Rhynchodemus putzei* alle dem Licht zugewandt sind und in der Längsachse des Bechers zusammenstoßen.

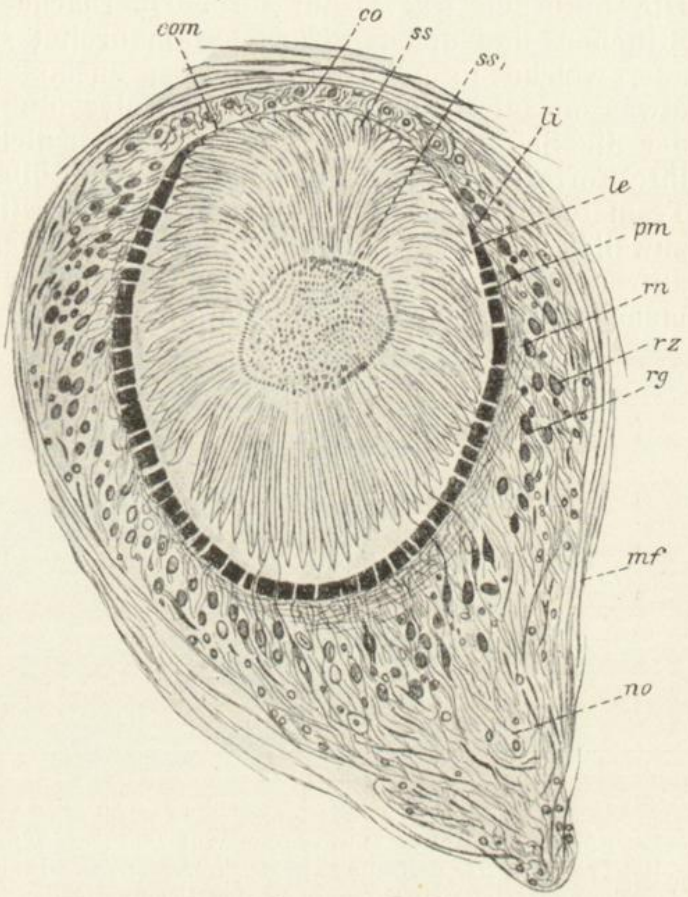


Fig. **396.** Geschlossenes Becherauge von *Platydemus grandis* nach v. GRAFF. *co* Cornea, *com* Corneamembran, *ss* Sekretprismen, *ss*, dieselben quer getroffen, *li*, *le* innere und äußere Membran des Pigmentbechers *pm*, *rn* Bindegewebsgerüst des Ganglion opticum, welches durch den Opticus *no* mit dem Gehirn zusammenhängt, *rg* Region der Retinazellen *rz*, *mf* Muskeln. Die etwas geschrumpften Sekretprismen sind zum Teil im Zusammenhange mit den Sehzellen gezeichnet worden.

v. GRAFF schließt aus der starken Lichtbrechung der Stäbchen, daß sie als Linse wirken, während ich sie als die percipierenden, den Sehkolben entsprechenden Elemente ansehe. Diese geschlossenen Becheraugen haben demnach nichts mit den epithelialen Blasenaugen, wie wir sie von Mollusken und Anneliden her kennen, zu tun, sondern sind modifizierte Pigmentbecheraugen.

Trematoden. Wir erwähnen hier zuerst die Familie der *Temnocephalen*, welche ectoparasitisch auf Krebsen leben, und zwar schon das Flimmerepithel verloren haben, aber doch durch manche Verhält-

nisse der Haut, des Darms und des Geschlechtsapparats noch so sehr an die rhabdocölen Turbellarien erinnern, daß sie als eine Uebergangsgruppe von diesen zu den Saugwürmern anzusehen sind. Während bei *Monodiscus parvus* Sehorgane fehlen, liegen bei *Caridinicola indica, Scutariella didactyla* und den *Temnocephala*-Arten zwei rote, braune oder schwarze Augen dem Gehirn an, welche bei letzterer Gattung den aus **397** ersichtlichen Bau haben: es sind Doppelaugen, in denen eine große Pigmentzelle nach außen und nach innen einen Becher bildet, in den sich je eine mit Stäbchen versehene Sehzelle einsenkt. Die Stäbchen tragen auf ihrer Oberfläche einen dichten Besatz von Stiftchen, und um den Kern herum breitet sich ein Netz von Fibrillen aus, welche in den Stäbchen frei auslaufen. Diese Augen erinnern etwas an die Doppelaugen der Polyclade *Pseudoceros maximus,* bei der die Sehzellen von 2 Pigmentbechern dicht zusammenliegen, so daß ihre Fortsätze einen gemeinsamen Nerven bilden. Unter den eigentlichen Trematoden haben die meisten ectoparasitisch lebenden Monogenea zuweilen 2 oder 4 Augen, einzelne Arten sogar 6—8, welche dem Gehirn auf- oder in seiner Nähe liegen. So haben die *Tristomum*-Arten und manche Gyrodactyliden 4, junge *Diplozoon paradoxum* 2 Augen. Es

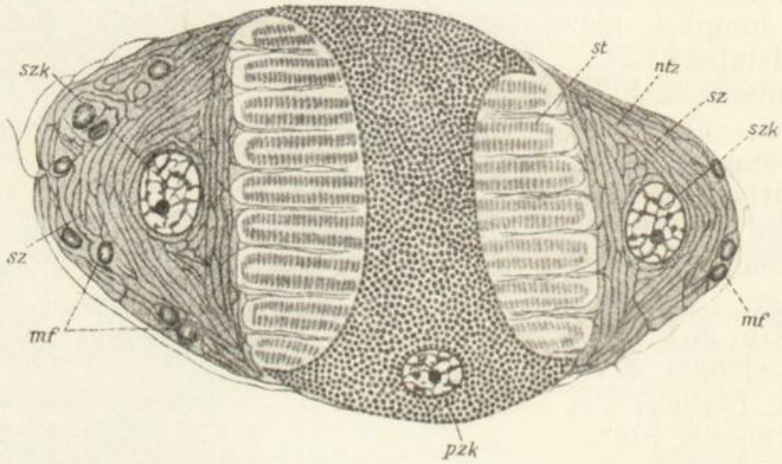


Fig. **397.** Linkes Doppelauge von *Temnocephala rouxii* nach MERTON. *sz* Sehzelle, *szk* Kern der Sehzelle, *mf* Muskelfasern, *ntz* Fibrillennetz der Sehzelle, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *st* Stiftchen an der Peripherie der Stäbchen.

ist interessant, daß das hierhergehörige, aber im Innern der Froschharnblase lebende *Polystomum integerrimum* 4 braun pigmentierte Augen besitzt, welche an den jungen Tieren leicht zu sehen sind, später aber nicht an Größe zunehmen, worin sich der hemmende Einfluß des dunklen Aufenthalts kundgibt. Daher fehlen auch bei den entoparasitischen Digenea die Augen stets. Dagegen sind bei ihren im Wasser lebenden und als Miracidium bezeichneten Jugendformen 2 dem Gehirn aufsitzende Augenflecke weit verbreitet und verwachsen zuweilen in der Mediane. Die Augen von *Polystomum* und *Tristomum* sind gebaut nach dem Modus der einfachsten Turbellarienaugen (**393**).

Nemertinen. Augen kommen nicht bei allen Schnurwürmern vor. Sie finden sich besonders bei den bewaffneten, weniger bei den unbewaffneten Gattungen, und haben ihren Sitz an der Kopfspitze unter der Epidermis im Parenchym; einige Arten haben 2, andere 4, nicht nicht wenige 30, 50 oder selbst über 100 Augen. Sind zahlreiche Sehorgane vorhanden, so bilden sie meist jederseits eine vordere und

eine hintere Gruppe. Häufig ist auch die Zahl der Augen auf beiden Seiten nicht gleich, besonders bei den vieläugigen Amphiporen. Die Augen sind meist sehr klein, nur bei *Drepanophorus* und *Tetrastemma* so groß, daß sie schon ohne Lupe auffallen. Ueber den feineren Bau der Augen gehen die Angaben in vieler Hinsicht auseinander. Fest steht, daß es sich um ein abgewandtes Becherauge handelt. Hesse gibt von *Drepanophorus spectabilis* das in 398 wiedergegebene schematische Bild. Die Sehzellen sollen von zweierlei Art sein, eigentliche faserförmige (*fsz*), welche an die tiefste Stelle des Bechergrundes herantreten, und zweitens kolbenförmige, welche einen Saum von hohen Stiftchen tragen und deren Kerne (*ksz*) am Eingang des Bechers liegen. Andere Forscher

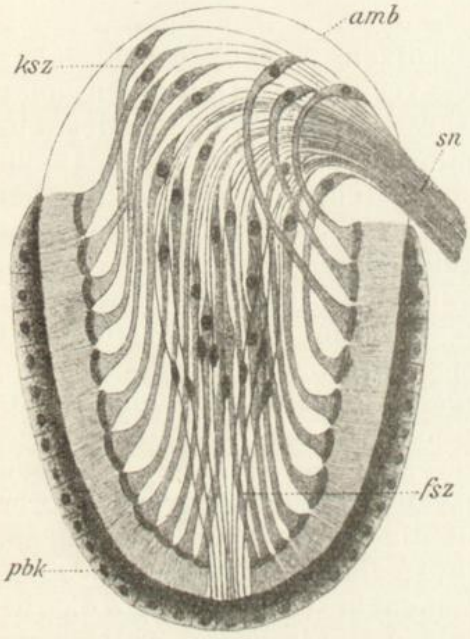


Fig. 398.

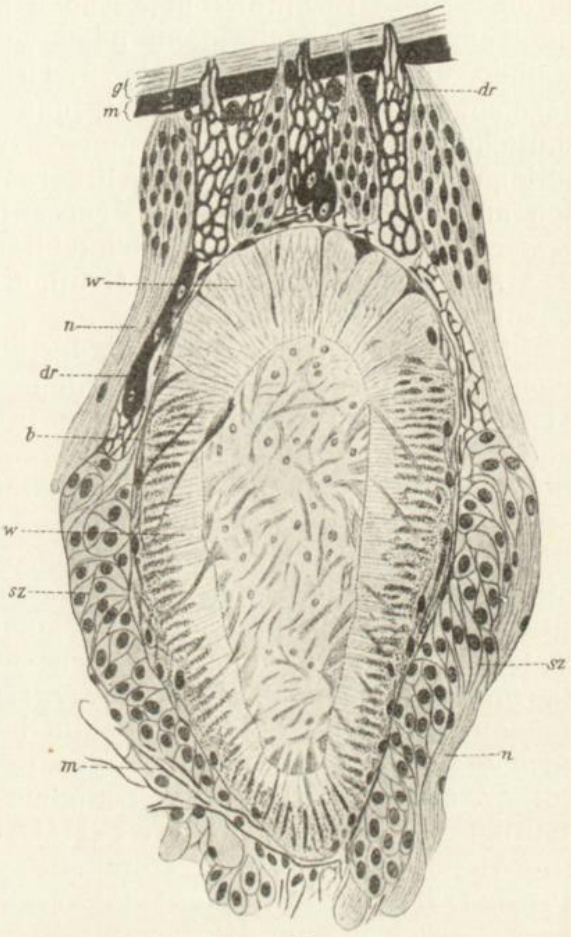


Fig. 399.

Fig. 398. Auge der Nemertine *Drepanophorus spectabilis*, schematisch, nach Hesse. *sn* Sehnerv, *ksz* Kern der Sehzelle, *pbk* Kern der Pigmentzelle, *fsz* faserförmige Zelle.

Fig. 399. Längsschnitt durch das Auge von *Geonemertes palaensis* nach Schröder. Die Epidermiszellen sind nicht gezeichnet. *g* Basalmembran der Epidermis, *m* Muskeln, *dr* Drüsen, *w* Wand der Augenblase, *sz* Sehzellen, *n* Nerv, *b* bindegewebige Umhüllung der Augenblase.

finden in der Kolbenerweiterung noch einen Kern und weiter nach innen noch einen dritten. Bei *Eupolia* sind die Augen einfacher gebaut, ohne faserförmige Zellen, und jede Zelle läuft in ein Stiftchen aus. Bei *Stichostemma graecense*, einer Süßwasserform, fehlen die faserförmigen Zellen ebenfalls, und jede Sehzelle trägt mehrere Stiftchen.

Die Landnemertine *Geonemertes palaensis* hat jederseits am Kopf 3 Augen vor dem Gehirn, ein vorderes größeres nach vorn gerichtetes und 2 kleinere seitlich gerichtete, welche nach dem Typus der „geschlossenen Becheraugen“ (S. 435) gebaut sind. Sie bestehen aus einer

eiförmigen Blase (**399**) unter der Epidermis, deren Zellen mit Ausnahme der vorderen Pigment führen. Die Sehzellen (*sz*) liegen nach außen von der Blase in größerer Anzahl und geben mehrere Nerven (*n*) ab. Ihre distalen Ausläufer durchsetzen die Wand der Blase, treten in den Binnenraum derselben über und enden mit einer kegelförmigen Verbreiterung an der Innenfläche unter Bildung kleiner Pünktchen, die als Enden der Neurofibrillen anzusehen sind. Einige solche Ausläufer treten auch zwischen den vorderen unpigmentierten Zellen hindurch. Diese rezeptorischen Enden der Sehzellen sind teils dem Licht zugekehrt, teils auch mehr oder weniger von ihm abgewandt. Wir können ein solches Auge als halbabgewandt (halbinvertiert) bezeichnen. Es ist interessant, daß bei einigen Landplanarien (**396**) ähnliche Verhältnisse vorkommen. Während bei den pelagischen Anneliden die Augen sehr hoch differenziert zu sein pflegen, sind sie bei den an der Oberfläche des Meeres lebenden Schnurwürmern (*Pelagonemertes*, *Armaueria*) so rückgebildet, daß ihre Deutung zweifelhaft ist. Sie bestehen aus einer Gruppe von Sinneszellen unter der Epidermis ohne Pigmenthülle.

Rotatoria. Sehr viele Rädertiere besitzen Augen, welche aber auch bei zahlreichen Arten fehlen. Nah verwandte Gattungen oder Arten derselben Gattung können in dieser Hinsicht voneinander abweichen. So finden wir innerhalb der Philodiniden bei *Rotifer* 2 Augen auf dem Rüssel, bei *Philodina* 2 über dem Gehirn, während sie bei *Callidina* fehlen. In der Gattung *Diaschiza* finden sich Arten mit einem Stirnauge, andere mit einem Gehirnauge und wieder andere ohne Lichtorgane. Bei Arten, deren ♀ in der Jugend frei umherschwimmen und sich dann später festheften, kommen die Augen zuweilen nur auf ersterem Stadium vor und bilden sich später zurück (*Oecistes socialis*, *Lacinularia socialis*, *Floscularia campanulata*). Bei den beiden letztgenannten Arten tragen auch die beweglichen ♂ Augen. Bei *Floscularia ambigua* zerfallen die Augen in mehrere Pigmentflecke und fehlen bei *Fl. conklini* ♀ schon von Jugend an. Man ersieht hieraus wieder deutlich den Einfluß der Sessilität auf die Rückbildung der Augen. Die Augen der Rädertiere treten in zwei Formen auf: als ein unpaares, nur bei *Triophthalmus dorsalis* aus 3 Flecken bestehendes „Nackenauge", welches am Hinterrand oder auf der Ventralseite des Gehirns sitzt, und als paarige „Stirnaugen" am Dorsalrand des Räderapparats. Die meisten Rädertiere mit Sehorganen besitzen nur das Nackenauge, einige Gattungen (*Metopidia*, *Rhinops*, *Pedalion*, *Stephanops*) haben nur die 2 Stirnaugen, viele andere (*Synchaeta*) haben beide Sorten, welche bei *S. triophthalma* und *littoralis* durch einen Pigmentstreifen zusammenhängen. Das Augenpigment der Rädertiere hat eine rote Farbe und erhält sich so zeitlebens; nur bei *Polyarthra*, *Synchaeta* und *Pompholyx* wird es im Alter erst violett und schließlich blauschwarz. Wegen ihrer Kleinheit sind die Augen der Rotatoria noch nicht histologisch untersucht worden, doch sind sie wahrscheinlich nach dem Typus des *Polycelis*-Auges (**393**) gebaut, denn das Pigment erscheint meist becherförmig, während die Sehzelle häufig so hell aussieht, daß sie von manchen Forschern als Linse beschrieben worden ist. Bei manchen Arten hat man beobachtet, daß sie sich auf der Lichtseite des Aquariums ansammeln.

e) Die Nematoden

entbehren fast immer der Augen, und zwar gilt dies nicht nur für die parasitischen, sondern auch für fast alle freilebenden Arten. Sie fehlen allen Erdnematoden und kommen nur bei einigen wenigen Wasserbewohnern vor als kleine rote Flecke am vorderen Körperende. Da sie am Oesophagus unter der Haut liegen, so haben sie wahrscheinlich einen Bau ähnlich wie bei den Turbellarien, doch fehlen noch genaue Untersuchungen über sie. *Monohystera paludicola* hat einen unpaaren Fleck mit 2 kleinen hellen linsenartigen Körperchen; bei *M. microphthalma, Chromadora bioculata* und *Oerleyi* sind die Flecke paarig. Daß sie wirklich als Augen dienen, bleibt noch zu erweisen. Bei *Paragordius varius* liegt über dem Oesophagus ein heller unpaarer Fleck, welcher von Nerven des Kopfganglions versorgt wird und trotz des fehlenden Pigments als ein Auge gedeutet worden ist; er besteht aus einer rundlichen, mit Flüssigkeit gefüllten Höhle, welche vorn von hohen Epidermiszellen, im übrigen von einer derben parenchymatösen Kapsel begrenzt wird. Die 2 Nerven durchbohren diese und laufen in zahlreiche kleine spindelförmige Zellen aus, welche den Hintergrund der Höhle erfüllen und als Sehzellen gedeutet werden. Ich halte dieses Organ eher für einen Tastapparat, da alle Druckreize, welche auf die Kopfblase ausgeübt werden, durch die Flüssigkeit auf die Sinneszellen übertragen werden müssen. RAUTHER sieht darin das Gehirn. Im Dunkeln halten sich die im Wasser lebenden ausgewachsenen Gordiiden ruhig, während sie im Lichte das Vorderende hin und herschlängeln, auch wenn der Kopf abgeschnitten wird.

f) Polychäten.

Es gibt wenige Tiergruppen, bei denen die Augen sowohl nach Zahl und Verteilung am Körper als auch nach histologischem Bau eine solche Verschiedenartigkeit bekunden, wie die polychäten Ringelwürmer. Neben manchen augenlosen Arten finden wir bei den meisten freibeweglichen und bei vielen tubicolen Formen Augen am Kopf und

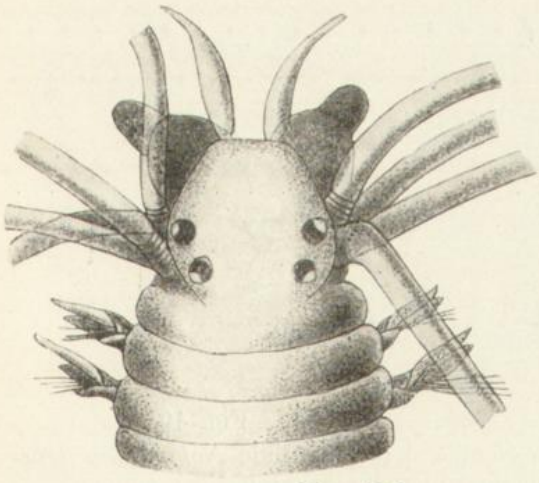


Fig. 400.

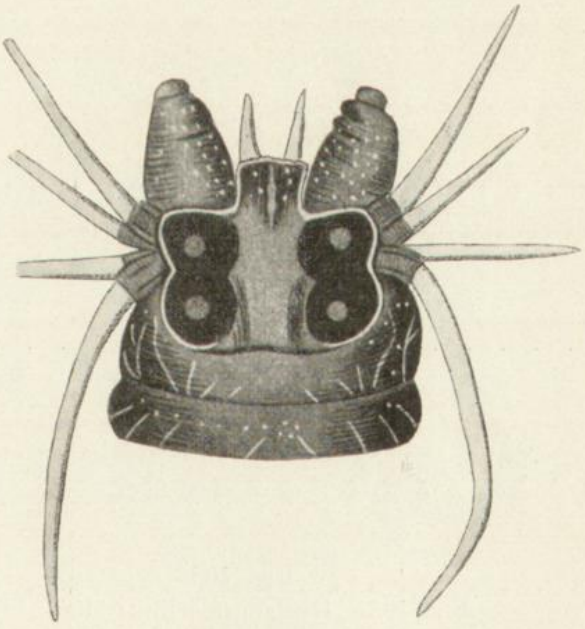


Fig. 401.

Fig. 400. Kopf von *Nereis limbata*, von oben gesehen, nach ANDREWS. Fig. 401. Heteronereide Form von *Nereis cultrifera*, nach CLAPARÈDE.

häufig auch an andern Körperregionen. Selbst einige parasitische Arten sind mit ihnen versehen: *Oligognathus bonelliae,* eine Eunicide aus der Leibeshöhle von *Bonellia,* und die im Magenraum von *Cydippe* lebende *Alciopina parasitica.* Ebenso haben die Trochophoralarven der Ringelwürmer meist 2 Augen auf der Scheitelplatte, auch bei Arten, die später augenlos sind. Die Raubanneliden besitzen meist 2 (*Eulalia, Nephthys*) oder 4 (*Eunice, Nereis, Syllis*) Augen (**400**), deren Achsen nach außen und vorn bzw. hinten gerichtet sind. Bei den am Boden lebenden *Nereis*-For-

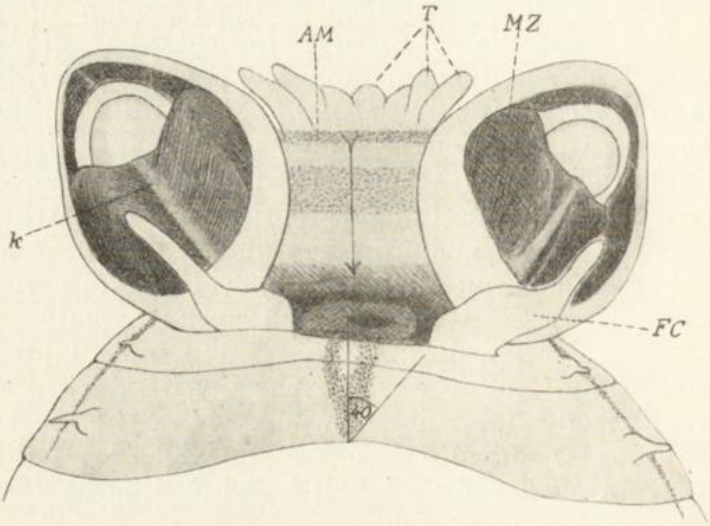


Fig. **402.** Kopf von *Alciopa contrainii*, von unten gesehen, nach DEMOLL. *AM* transversaler Augenmuskel, *MZ* Zone des Meridionalmuskels, *k* Dorsoventralleiste, *T* Tentakel, *FC* Fühlercirren. $^{55}/_{1}$.

men sind die beiden Augen jeder Seite deutlich getrennt; später steigen die Tiere als anders gestaltete, an den hinteren Segmenten mit langen Schwimmborsten versehene *Heteronereis*-Formen zur Oberfläche des Meeres, wobei die Augen jeder Seite sich so vergrößern, daß sie zusammenstoßen (**401**). Auch bei *Pholoe synophthalmica* und *Myrianida*

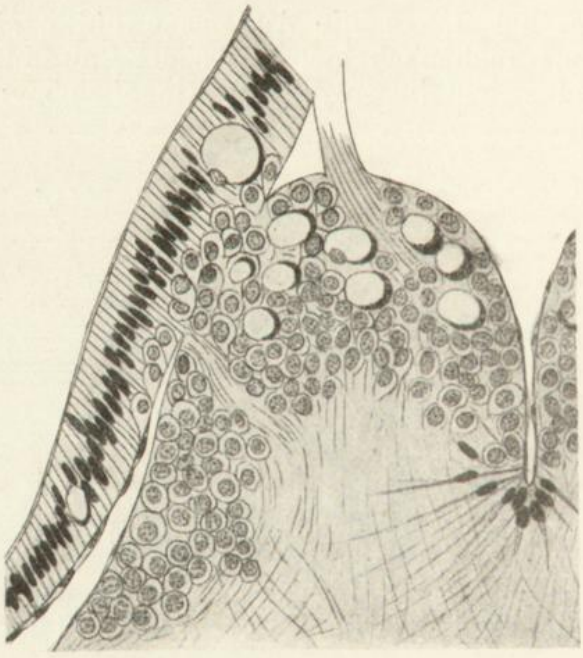


Fig. **403.**

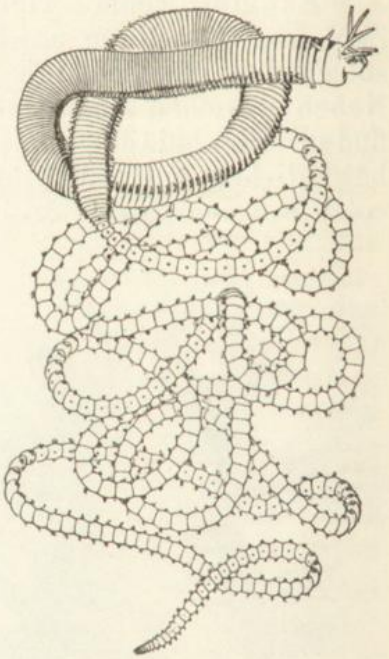


Fig. **404.**

Fig. **403.** Horizontalschnitt durch das Gehirn der Capitellide *Notomastus lineatus* mit zahlreichen, im Epithel und Gehirn liegenden invertierten Becheraugen.

Fig. **404.** *Eunice viridis* nach WOODWORTH, ungefähr nat. Gr. Der hintere dünne Abschnitt steigt als Palolo mit den Geschlechtszellen zur Wasseroberfläche empor und trägt in jedem Segment ein medianes Ventralauge.

maculata hat eine solche Verschmelzung stattgefunden. Bei *Syllis sexoculata* finden sich jederseits 3 Kopfaugen. Während nun diese in

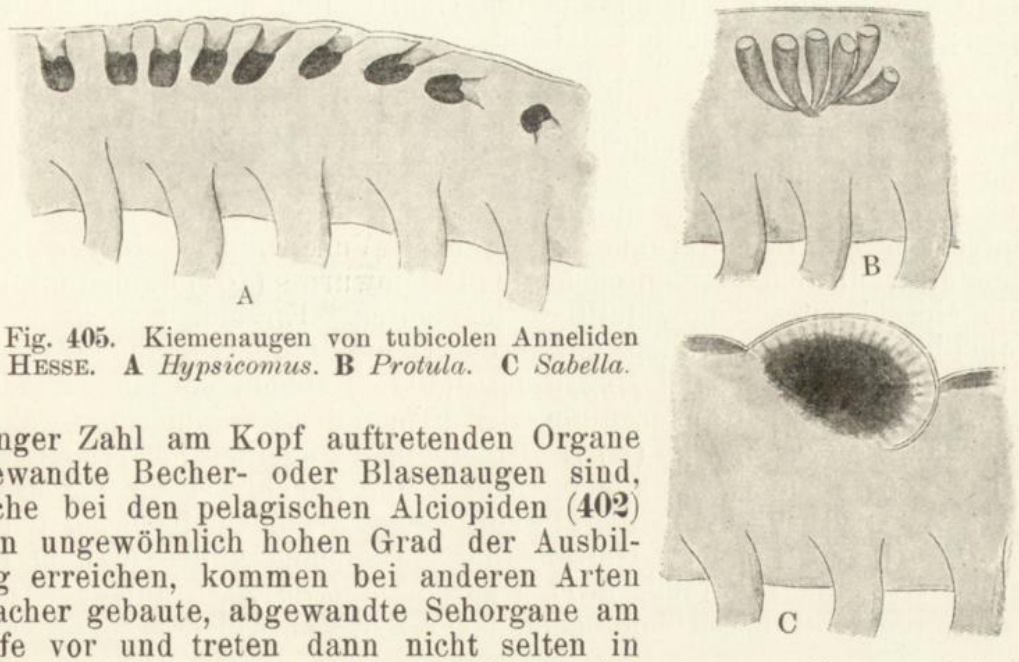


Fig. 405. Kiemenaugen von tubicolen Anneliden nach HESSE. **A** *Hypsicomus*. **B** *Protula*. **C** *Sabella*.

geringer Zahl am Kopf auftretenden Organe zugewandte Becher- oder Blasenaugen sind, welche bei den pelagischen Alciopiden (**402**) einen ungewöhnlich hohen Grad der Ausbildung erreichen, kommen bei anderen Arten einfacher gebaute, abgewandte Sehorgane am Kopfe vor und treten dann nicht selten in größerer Zahl auf: so bei Capitelliden (*Notomastus lineatus* jederseits 40 [**403**], *Dasybranchus caducus* jederseits über 200) und Terebel-



Fig. 406.

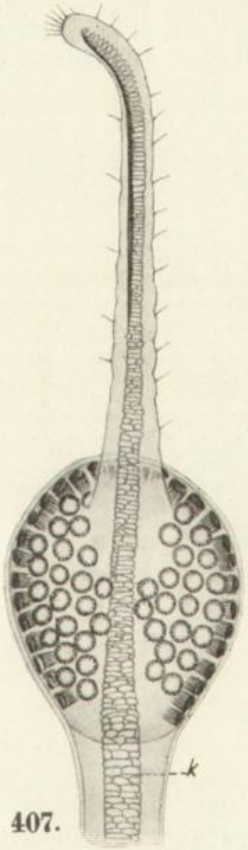


Fig. 407.

Fig. 406. Der Röhrenwurm *Branchiomma vigilans*, ausgestreckt, mit einem Auge auf jeder Kieme, nach CLAPARÈDE. Die 2 dorsalen, medianen Kiemen werden wie Fühler nach vorn gerichtet.

Fig. 407. Ende einer Kieme von *Branchiomma vigilans* mit zusammengesetztem Auge, von außen gesehen, nach CLAPARÈDE. *k* Knorpelachse.

liden (*Leprea* ein Querband von über 100). Solche invertierte Augen sitzen zuweilen an den Körpersegmenten. So hat *Amphiglena mediterranea* 3 jederseits am Gehirn und andere am Schwanzende; ähnlich verhalten sich *Myxicola* und *Fabricia*. *Polyophthalmus pictus* hat 3 Augen dieser Art, welche eingewandert sind in das Mittelhirn, und außerdem vom 8.—21. Segment jederseits ein Auge. Aehnliche Seitenflecke kommen bei *Haplosyllis spongicola* an den hinteren mit Schwimmborsten versehenen Segmenten vor, ferner bei manchen Euniciden und Opheliaceen. Sie werden von manchen Forschern als Leuchtorgane bezeichnet. Von wieder anderer Bauart sind die ventralen Pigmentflecke des Palolowurms (**404**) an den hinteren, mit Geschlechtszellen gefüllten Segmenten. Endlich tragen manche Sabelliden und Serpuliden auf ihren Kiemententakeln lange Sehzellen von besonderer Art; bei *Hypsicomus* (**405** A) stehen sie einzeln und in zwei Reihen auf der äußeren dorsalen Fläche der Kiemenachse, während sich bei *Protula protula* (B) 5—9 derselben zu einer lockeren Gruppe vereinigen; dichter zusammengedrängt und nach Art eines Facettenauges nach allen Seiten divergierend finden wir sie bei *Sabella* (C) und *Branchiomma*. Letztere Gattung hat ein solches Auge vor dem Ende jedes Kiemenfadens (**406**, **407**), während *Sabella* 2—5 auf der Außenfläche der ventralen Kiemenfäden jeder Seite aufweist.

I. Abgewandte Augen.

Diese einfachen Sehorgane stimmen im Bau überein mit den invertierten Augen der Turbellarien (**393**): eine Sehzelle mit Stiftchensaum senkt sich ein in einen von einer oder von mehreren Zellen gebildeten

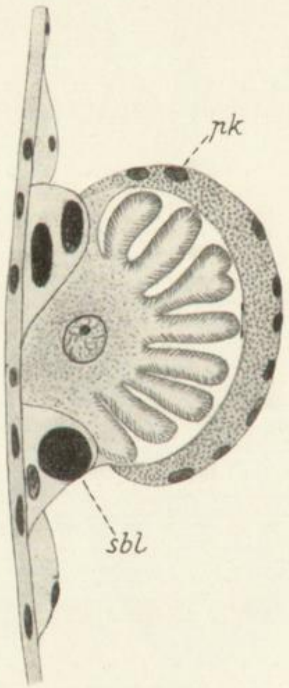


Fig. **408**.

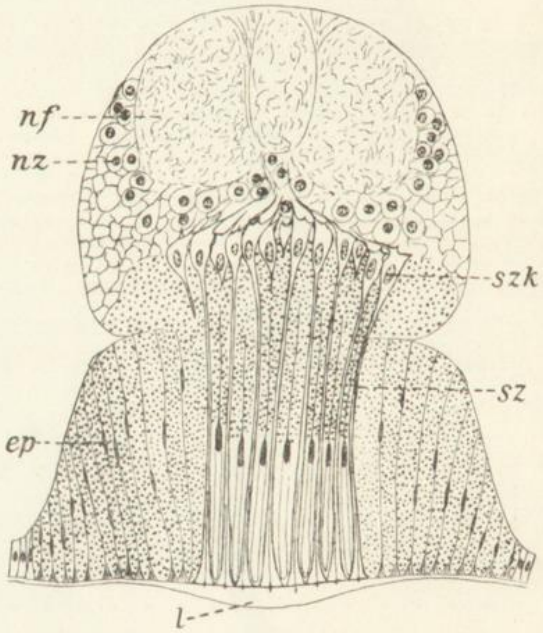


Fig. **409**.

Fig. **408**. Seitenauge von *Polyophthalmus pictus* nach Hesse. Vergr. $^{750}/_{1}$. *pk* Kern des Pigmentbechers, *sbl* lichtbrechende Körper unbekannter Natur.

Fig. **409**. Querschnitt durch das Ventralauge der geschlechtsreifen Segmente des Palolowurms *Eunice viridis* nach Schröder. *sz* Sehzellen, *szk* deren Kern, *ep* pigmenthaltige Epidermiszellen, *l* cuticulare Linse, *nz* Nervenzellen des Bauchmarks, *nf* Nervenfilz desselben.

Pigmentbecher. Man kann hierin einen Beweis dafür sehen, daß die Ringelwürmer von Turbellarien abstammen, wofür ja auch die Trochophoralarve spricht. Ein Unterschied zu den Planarien besteht nur insofern, als sie nicht nur wie bei diesen unter der Epidermis, sondern auch in ihr liegen können (**403**). Sie kommen vor als Kopfaugen im Gehirn oder in dessen Nähe, oder auch, wie schon angedeutet, als Seitenaugen an gewissen Körpersegmenten. Fig. **408** zeigt ein solches Seitenauge von *Polyophthalmus*: die Sehzelle hat fingerförmige Fortsätze gebildet zur Vergrößerung der Oberfläche. Die Augenflecke in der Scheitelplatte der Annelidenlarven stehen wahrscheinlich auf der Stufe der abgewandten Augen. Bei *Dialychone acustica* und Verwandten sollen Sehzellen ohne Pigmenthüllen vorkommen.

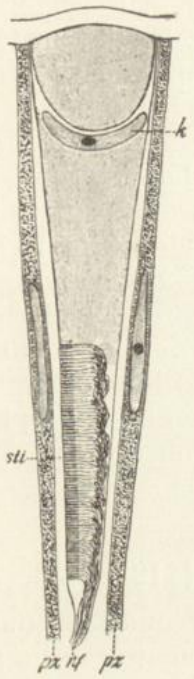


Fig. 410.

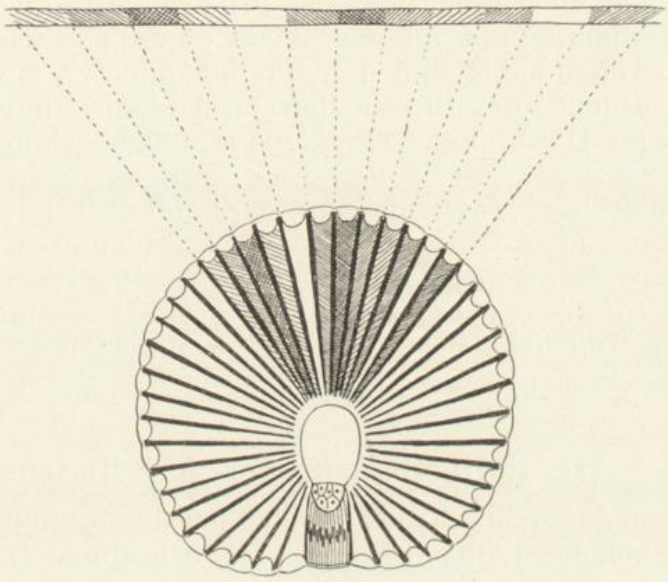


Fig. 411.

Fig. **410**. Langgestreckte Sehzelle mit umhüllender Pigmentröhre aus dem Kiemenauge von *Branchiomma* nach Hesse. *k* Kern der Sehzelle hinter der Linse, *sti* Stiftchensaum, *px* Pigmentzelle, *nf* Nervenfaser.

Fig. **411**. Schematischer Querschnitt durch das Kiemenauge von *Branchiomma*, um zu zeigen, daß das Bild aus vielen Bildpunkten, der Zahl der Einzelaugen entsprechend, besteht. In der Mitte Fortsetzung der Leibeshöhle mit Blutgefäßen. Darunter ein Knorpelstrang und dann ein schmaler Epidermisstreifen. Nach Hesse

II. Zugewandte Augen.

Ihnen allen ist gemeinsam, daß das distale Ende der Sehzelle dem Licht zugekehrt ist, und daß das Auge im Epithel der Haut liegt oder sich dieser eng anschmiegt. Wir können hier drei verschiedene Formen von Augen unterscheiden, die sich unabhängig voneinander aus epithelialen Sehzellen entwickelt haben: 1) das Scheibenauge, 2) Reihen oder Gruppen von Sehzellen mit Einzellinsen, 3) Becher- bzw. Blasenaugen.

1. Das Scheibenauge von *Eunice viridis*, dem Palolowurm (**404**), findet sich in der Mitte der Ventralfläche der hinteren Segmente als ein heller, von Pigment umgebener Hautfleck. Das Bauchmark liegt unmittelbar unter der Epidermis (**409**) und ein Teil seiner Ganglienzellen bildet durch epitheliale Anordnung eine Retina von Sehzellen, welche von einer niedrigen cuticularen Linse bedeckt werden. In jeder

Sehzelle verläuft eine Neurofibrille und endet mit einer kleinen Anschwellung (Stäbchen?) am Grunde der Linse. Zwischen den Sehzellen liegen schmale hohe Epithelzellen mit strichförmigen Kernen. Ebensolche bilden einen Pigmentring um die Retina. Ein solches Auge steht auf dem Stadium des epithelialen Flachauges, welches sonst bei Ringelwürmern noch nicht beobachtet worden ist.

2. Die langen Sehzellen mit Einzellinse und röhrenförmigem Pigmentmantel (**410**) sind charakteristisch für die Kiemenaugen der Sabelliden und Serpuliden. Bei *Dasychone* und Verwandten kommen sie auch zu einem oder mehreren an den Segmenten vor. Auf ihre verschiedene Anordnung in Reihen oder lockeren Gruppen oder nach Art eines Facettenauges haben wir schon oben (**405**) hingewiesen. Jede Sehzelle von *Branchiomma* besitzt unter der gewölbten Cuticula eine große Linse, welche der Cuticula entstammt, und dicht darunter liegt der große napfförmige Kern. Es folgen dann eine dunkle und an der Basis eine helle Zone in der Zelle und in letzterer, querstehend und übereinander zu einer rhabdomartigen Säule angeordnet, die Stiftchen (*sti*), welche sich in die Nervenfaser (*nf*) fortsetzen. Die Pigmentzellen (*px*) schieben sich als Scheidewände zwischen die Sehzellen und isolieren sie optisch voneinander. Durch alle diese Verhältnisse entsteht ein zusammengesetztes Auge, welches dem Facettenauge der Arthropoden im Bau und in der Funktion sehr ähnlich ist, denn das gesehene Bild besteht aus vielen Bildpunkten (**411**). Bei *Hypsicomus* ist die Linse dreimal so lang als der protoplasmatische Teil der Sehzelle, welche an ihrer ganzen Peripherie einen Mantel von Stiftchen trägt.

III. Epitheliale Becher- und Blasenaugen (412—415)

bilden die Mehrzahl der Kopfaugen der Ringelwürmer und sind namentlich bei den Raubanneliden weit verbreitet. Im einfachsten Falle finden wir becherförmige Einstülpungen im Bereiche der Epidermis (**412** A von der Chätopteride *Ranzania sagittaria*, welche 2 Augen besitzt, an jeder Tentakelbasis eins). Der Hohlraum wird ausgefüllt von einem Zapfen der äußeren Cuticularschicht, während die innere sich fortsetzt in die Zone der Stäbchen. Die Sehzellen enthalten zugleich das Pigment. *Telepsavus* besitzt ein derartiges Auge am Grunde einer tiefen kanalartigen Einstülpung des Epithels; ähnlich bei manchen Gephyreen (*Phascolosoma*), bei denen der Kanal sich bis in das Gehirn einsenkt. Ein merkwürdiges Auge dieser Art kommt bei *Branchiomma* vor: ein tiefer Hautkanal jederseits neben dem Gehirn, welcher auf der Gehirnseite mit Pigmentzellen, gegenüber mit Stäbchenzellen ausgekleidet ist. Bei *Syllis* und *Hesione* (B) führt der Cuticularzapfen in ein blasenförmiges Becherauge, dessen Hohlraum von vielen Sekretfäden (*sf*) erfüllt ist. Sie stammen von indifferenten Zellen (*ix*), welche zugleich die Hauptträger des Pigments sind, und zwischen denen sich die Sehzellen mit basalem Kern und kurzem Stäbchen einschieben. Eine weitere Entwicklungsstufe stellt das Auge von *Phyllodoce laminosa* (**413**) dar, dessen Füllmasse eine lichtbrechende Linse mit heller Innen- und dunklerer Außenschicht bildet. Sie wird ausgeschieden von einer einzigen großen Sekretzelle, welche neben dem Opticus liegt. Hierdurch und durch die corneaartig vorspringende Epidermis erinnert dieses Auge an die Alciopiden. Bei *Nereis cultrifera* (**412** C) hat sich das

Auge vollständig von der Epidermis abgelöst, und aus dem Becherauge ist das geschlossene Blasenauge geworden. Die Epidermiszellen schieben sich bogenförmig vor das Auge und bilden so eine äußere Cornea, an die sich die nicht pigmentführenden Zellen der vorderen Blasenwand als

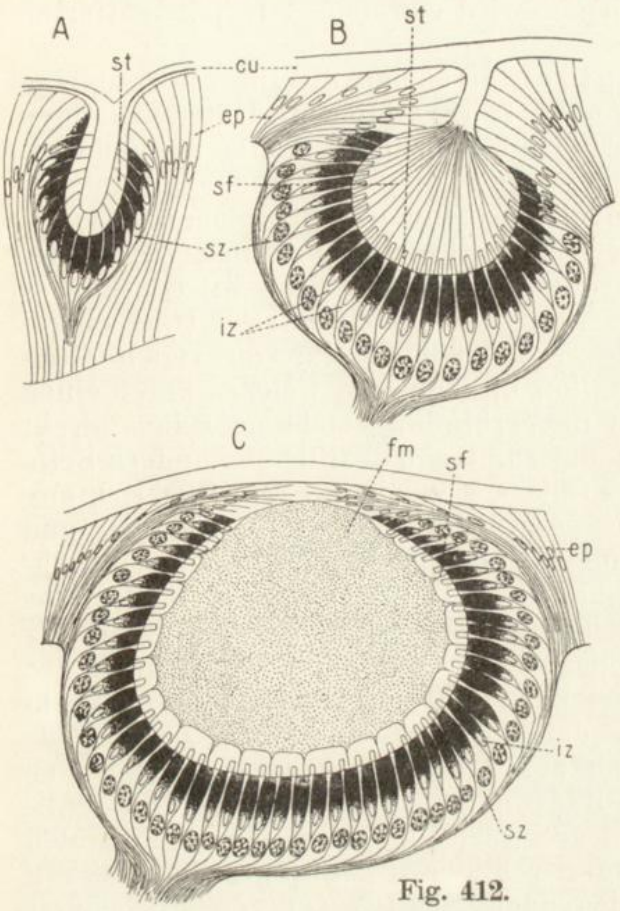


Fig. 412.

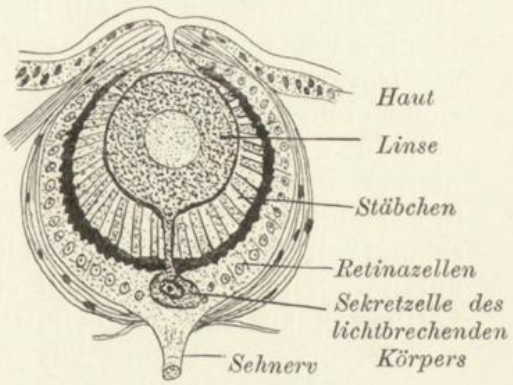


Fig. 413.

Fig. 412. Augen von Anneliden nach Hesse. **A** Becherauge von *Ranzania*. **B** Becherauge von *Syllis*. **C** Blasenauge von *Nereis*. *cut* Cuticula, *ep* Epidermis, *sz* Sinneszellen mit Stäbchen *st*, *iz* indifferente Sekretzellen, deren Sekretfäden *sf* die Füllmasse (Glaskörper) *fm* liefern.

Fig. 413. Auge des Ringelwurms *Phyllodoce* nach Hesse.

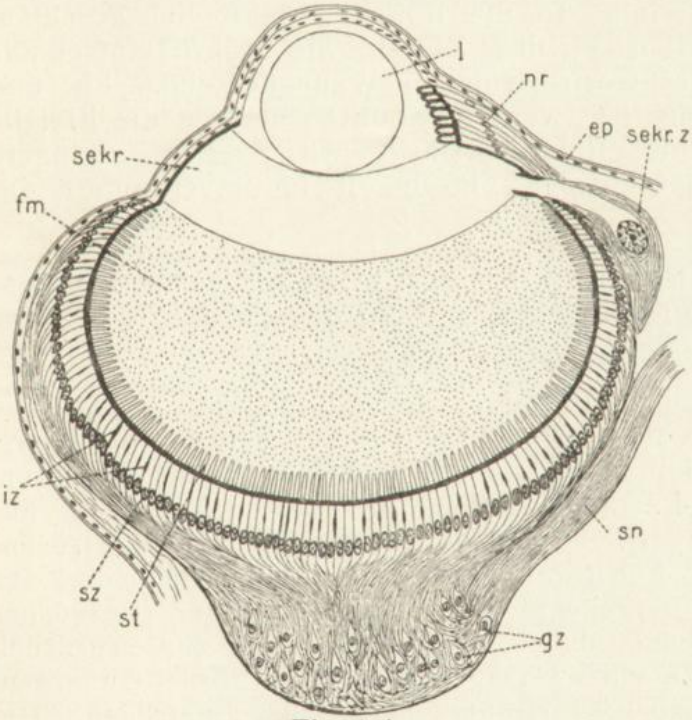


Fig. 414.



Fig. 415.

Fig. 414. Längsschnitt durch das Auge der Alciopide *Vanadis formosa* nach Hesse. *l* Linse, *nr* Nebenretina, *ep* Epidermis, *sekr.z* Sekretzelle, *sn* Sehnerv, *gz* Ganglienzelle, *st* Stäbchen der Sehzellen *sz*, *iz* indifferente Sekretzellen, *fm* wässerige Füllmasse, *sekr* glaskörperartige Sekretmasse.

Fig. 415. Auge der Alciopide *Vanadis formosa*, von vorn und unten gesehen, nach Hess, um die silberglänzenden Fasern zu zeigen, welche die Linse umgeben.

innere Cornea anlegen. Die Retinazellen sind schwach pigmentiert und laufen in ein Stäbchen mit zentraler Neurofibrille aus. Die lichtbrechende Masse (*fm*) des Glaskörpers wird von den stark pigmentierten Sekretzellen (*iz*) ausgeschieden.

Bei den pelagischen Alciopiden erreichen die Blasenaugen eine ungewöhnlich hohe Ausbildung, aber trotz vielfacher Untersuchungen gehen die Ansichten der Forscher noch in manchen Punkten auseinander. Die 2 riesigen Augen (**402**) springen halbkugelig über das Niveau des Kopfes vor und zerfallen von außen nach innen in drei Zonen (**414**), in die Cornealregion mit runder, stark lichtbrechender Linse (*l*), in die Zone einer schüsselförmigen Sekretmasse (*sekr*), welche wir Glaskörper nennen wollen, und in die von sehr weicher Füllmasse (*fm*) eingenommene Retinalzone. An diese schließt sich ein von vielen Ganglienzellen (*gz*) durchsetztes Ganglion opticum an, welches durch einen Sehnerven (*sn*) mit dem Gehirn in Verbindung steht oder ihm direkt aufsitzt. Die Fasern lassen sich bis zur Gehirnhälfte der andern Seite verfolgen, so daß ein primitives Chiasma vorliegt. Die Blickrichtung der Augen ist schräg nach vorn und außen und etwas nach unten. Das braunrote Pigment durchzieht die Retina in Form eines schmalen Streifens (**416** *p*) am distalen Ende der Sehzellen unter der Basis der Stäbchen. Diese sind am Grunde der Augenblase am längsten und stehen hier auch am dichtesten, so daß hier offenbar eine Zone deutlichsten Sehens zur Aufnahme des von der Linse entworfenen Bildes liegt. Die Stäbchen sind cuticulare Röhren, deren weiche Füllmassen am distalen Ende aneinander schließen, während die zwischen den Röhren liegenden Spalten (*z*) von Flüssigkeit erfüllt sind. In der Röhre verläuft eine geschlängelte Neurofibrille. Der in die Röhre eintretende Lichtstrahl wird von der Wand derselben hin und her reflektiert werden, wodurch der auf die Fibrille ausgeübte Reiz verstärkt wird. Die geringere Brechbarkeit der Flüssigkeit in *z* verhindert das

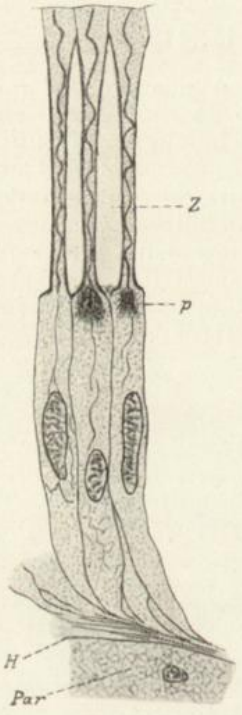


Fig. **416**. Sehzellen der Hauptretina von *Alciopa contrainii* nach Demoll. *z* mit Flüssigkeit gefüllte Spalträume zwischen den Stäbchen der Sehzellen, *p* Pigment, *H* Hüllmembran, *Par* Parenchym.

Austreten des Strahls, so daß die Röhre wie eine Lichtfalle wirkt. Die Fibrille läßt sich bis in die Nähe des Kerns der Sehzelle verfolgen. Zwischen den Sehzellen kommen, wenigstens bei jugendlichen Tieren, schmale Sekretzellen (**414** *iz*) vor, welche die weiche Masse *fm* absondern. Der Glaskörper (*sekr*) wird von einer sehr großen Drüsenzelle (*sekr.z*) abgesondert, welche durch Aufnahme von Zellen aus der umgebenden Retina vorübergehend mehrkernig ist. Der Glaskörper hält die Linse in ihrer Lage, da er, was in **414** nicht zum Ausdruck gebracht ist, die Linse auch seitlich und vorn umgibt. Außerdem kann er die aus der Linse hervortretenden Strahlen zerstreuen. Die Linse entsteht ontogenetisch sehr früh aus einer besonderen Zelle, deren Kern später zerfällt, und sie wächst dann durch Anlagerung von Glaskörpermaterial, welches aus zerfallenen Zellen der Wand hervorgeht.

Die Wand der Augenblase nach außen vom Glaskörper wird von einem niedrigen pigmenthaltigen Epithel gebildet, welches sich nach vorn in die „innere Cornea“ fortsetzt. Diese besteht in der Jugend aus einem niedrigen Epithel. Später sollen die Zellen zu langen, sich verfilzenden, silberglänzenden Fäden auswachsen (**415**), welche das Licht reflektieren und so das Auge, von unten gesehen, hell erscheinen lassen. Demoll hält diese Fäden für Muskeln, deren Kontraktion die Linse nach vorn drückt zur Akkommodation in der Nähe. Nach Hess sind es keine Muskeln, denn sie kontrahieren sich nicht bei elektrischer Reizung und haben daher auch nichts mit der Akkommodation zu tun. Diese kommt nach Hess dadurch zustande, daß ein die große Sekretzelle (*sekr.z*) umgebender Muskel sich zusammenzieht und Sekret in den Glaskörper preßt, wodurch die Linse etwas nach vorn geschoben wird. Es findet auf diese Weise eine „aktive Nahakkommodation“ statt. Beim Aufhören des Druckes fließt das Sekret in den Kanal und den Hohlraum der Zelle zurück, und die Linse nimmt wieder die ursprüngliche Stellung ein. Ich vermute, daß jene Fäden zwar Muskeln sind und der Akkommodation dienen, aber nicht aus dem Epithel der inneren Cornea hervorgehen, was sehr merkwürdig wäre, sondern daß sie parenchymatischer Natur sind. Die große Sekretzelle würde dann für das Wachstum des Glaskörpers und der Linse sorgen. Die „äußere Cornea“ wird von niedrigen Epithelzellen mit Cuticula gebildet. Sehr eigentümlich und in ihrer Bedeutung noch strittig ist die Nebenretina (*nr*), welche sich ventral von der hinteren Hälfte der Linse ausbreitet und dicke Stäbchen mit einer deutlichen Stäbchenkappe aufweist. Sie geht ontogenetisch durch Abspaltung aus der Hauptretina hervor. Da sie vornehmlich das von oben einfallende Licht wahrnimmt, so orientiert sie nach meiner Meinung das Tier über die Lage der Wasseroberfläche. Nach Demoll soll sie die Reflexe von 3 Augenmuskeln auslösen, welche sich zwischen den Augen ausspannen (**402** *Au M*) und die Blickrichtungen konvergenter machen.

Onychophora. An die Sehorgane der Anneliden schließen sich ungezwungen die Blasenaugen von *Peripatus,* von denen jederseits eins am Grunde des Fühlers sitzt. Sie erinnern an *Phyllodoce* (**413**) durch den großen runden Binnenkörper (Linse), nur sind die beiden Epithellagen der Cornea sehr niedrig, wie beim Blasenauge von *Murex* (**424** C). Die Retina ist am distalen Rande pigmentiert und trägt die Kerne in verschiedener Höhe. Die faserige Masse zwischen Pigment und Linse besteht vermutlich aus Stäbchen und Sekretfäden, ähnlich wie bei *Syllis* (**412** B). Solche Blasenaugen sind sonst von Arthropoden nicht bekannt und weisen daher in Uebereinstimmung mit den Segmentalorganen und andern Verhältnissen darauf hin, daß die Gliederfüßler von den Ringelwürmern abstammen.

g) Oligochäten.

Bei den Regenwürmern werden eigentümliche Zellen als Lichtsinnesorgane gedeutet, welche zwischen den basalen Enden der Epidermiszellen liegen, in eine Nervenfaser auslaufen und einen eigentümlichen Binnen- oder Glanzkörper (Phaosom) von runder, länglicher oder gewundener, zuweilen sogar verzweigter Gestalt enthalten (**417**), welcher nach Apáthy an seiner Peripherie einen Mantel von Stiftchen als rezeptorische Elemente trägt. Freilich ist ein Zusammenhang der

letzteren mit Neurofibrillen noch nicht nachgewiesen. Für ihre optische Bedeutung spricht namentlich der Umstand, daß ihre Häufigkeit an verschiedenen Körperstellen der Lichtempfindlichkeit derselben entspricht (vgl. S. 400); sie finden sich am zahlreichsten in der Oberlippe, weniger häufig am Schwanzende und noch weniger an den dazwischen liegenden Segmenten. Bei einigen Arten kommen solche Zellen infolge sekundärer Verlagerung auch unter der Epidermis vor, namentlich im Kopflappen, in dem sie in größerer Anzahl den Kopfnerven anliegen, ferner auch zwischen den Ganglienzellen des Gehirns. Diese subepitheliale Lage spricht dafür, daß es sich nicht um chemische, Temperatur- oder Tastsinneszellen, sondern, wie bei den ähnlichen Organen der Blutegel, um optische Apparate handelt. Pigment fehlt in ihrer Umgebung vollständig. Bei den Naiden finden sich jederseits am Kopf schwarze Augenflecke von sehr einfachem Bau. Sie bestehen bei *Stylaria lacustris* (*Nais proboscidea*) aus fünf oder sechs senkrecht übereinander liegenden, großen Sehzellen, welche an ihrer caudalen und proximalen Fläche von einer Anzahl Pigmentzellen begleitet werden (**418** a). Der Horizontalschnitt **418** b zeigt nur eine Sehzelle, läßt aber deutlich erkennen, daß das Auge vollständig im Epithel liegt. Jede Sehzelle geht an ihrer Basis in eine Nervenfaser (*nf*) über, welche mit dem Schlundring sich verbindet. Sie umschließt neben der Pigmentwand und in der Nähe der Cuticula ein Phaosom und nach vorn vom Kern mehrere Vakuolen, die vielleicht wie Linsen wirken.



Fig. 417.

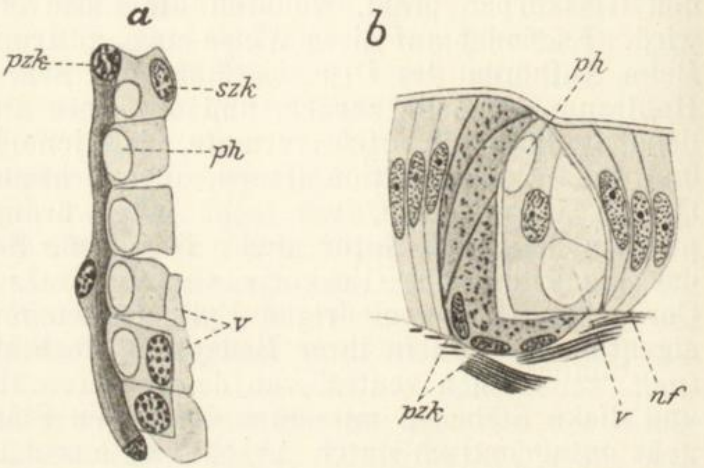


Fig. 418.

Fig. 417. Intraepitheliale Sehzelle aus der Epidermis des Regenwurms nach Hesse.

Fig. 418. Schnitte durch das Auge der Oligochäte *Stylaria lacustris* nach Hesse, etwas verändert. a dorsoventral, b horizontal. *szk* Kern der Sehzelle, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *ph* Phaosom, *v* Vakuole, *nf* Nervenfaser.

h) Die Hirudineen

besitzen Sehzellen mit einem oder mit mehreren Phaosomen (Glaskörper), deren Außenrand eine Stiftchenzone trägt (**419** *St*). Diese Körper sollen bei jugendlichen Tieren teils in einzelnen isolierten Sinneszellen der Epidermis liegen, teils in den Sinnesknospen (Hachlov). Später wandern die Zellen in die Tiefe und finden sich im Bindegewebe unter der Epidermis oder bei *Branchellion* sogar teilweise im perivisceralen Bindegewebe zwischen den Längsmuskeln, und zwar in diesem Falle derartig von allen Seiten von Pigment überlagert, daß kein Licht zu ihnen dringen kann. Trotzdem ist an ihrer Bedeutung

als Lichtzellen nicht zu zweifeln; sie treten auf entweder als einzelne zerstreute Zellen ohne Pigmenthülle oder in Gruppen ohne Pigmenthülle oder endlich als echte Augen in Gruppen mit bestimmter Lagerung und Pigmenthülle (**420**, **421**). Alle diese verschiedenen Stufen finden sich namentlich in den Kopfsegmenten und am Endsaugnapf, die eigentlichen Augen kommen sogar nur hier vor, und zwar häufig

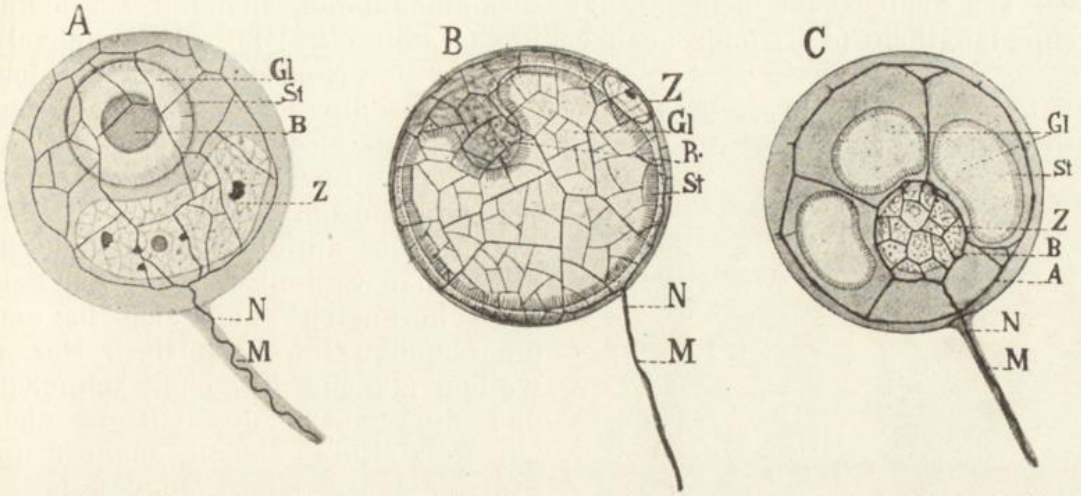


Fig. **419**. Lichtzellen von Hirudineen nach APATHY. **A** *Pseudobranchellion*, **B** *Hirudo*, **C** *Pontobdella*. *A* Außengitter, *B* Binnengitter, *Bi* Binnenkörper, *Gl* Glanzkörper, *M* Mantel der Neurofibrille *N*, *Pr* Protoplasmahöcker, *St* Stiftchenzone, *Z* Zellkern.

in mehrfacher Zahl. So bei *Piscicola piscium* 2 Paar Augen auf der Rückenseite des Mundsaugnapfs und 5 Paar auf der hinteren Saugscheibe. Bei *Clepsine bioculata, sexoculata* und *Nephelis octoculata* gibt der Artname die Zahl der Augen an. Sehr reich an Augen ist die Ichthyobdellide *Crangonobdella murmanica*, welche 2 Paar am vor-

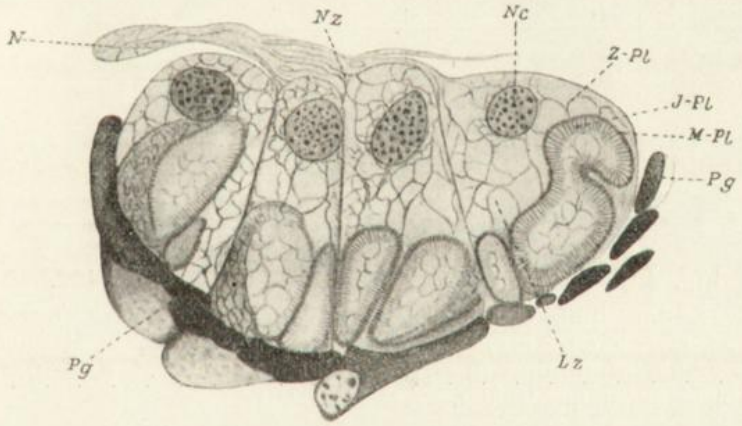


Fig. **420**. Auge von *Piscicola* nach MAIER. *N* Nerv, *Nz* Zusammenhang der Sehzelle mit dem Nerven, *Nc* Kern der Sehzelle, *Lz* Sehzelle, *M-Pl* Membranplasma des Glanzkörpers, *J-Pl* Stiftchenzone desselben, *Pg* Pigmentzelle.

deren Saugnapf, ein drittes dicht dahinter dorsal, ferner einen Kranz von 14 am hinteren Saugnapf besitzt und endlich noch in den mittleren Segmenten je 4 aufweist, die in der Mitte zwischen den Median- und den Seitenlinien sitzen. *Hirudo medicinalis, Aulastomum gulo* und Verwandte haben 5 Paar Augen am Kopf, deren Anordnung und Blickrichtung aus **422** ersichtlich ist. Es ist zweifelhaft, ob die peripheren

Stiftchensäume als die rezeptorischen Elemente angesehen werden dürfen, da sie nicht mit der Neurofibrille der Zelle zusammenhängen; vielleicht sind sie der Ausdruck einer Wabenstruktur. Die glänzende Binnensubstanz dient vermutlich zur Sammlung des Lichts. Man kann nach den Binnenkörpern drei verschiedene Arten von Sehzellen (**419** A, B, C) unterscheiden, welche im allgemeinen eine rundliche Form haben; nur wo sie dicht zusammengedrängt zusammenliegen, nehmen sie häufig eine längliche (**420**) oder auch eckige Gestalt (**421**) an. Jede Sehzelle läuft in eine Nervenfaser aus, welche eine Neurofibrille umschließt. Diese bildet in der Zelle ein peripher gelagertes Gitterwerk, welches nicht in das Phaosom und den Kern eindringt, aber auffallenderweise häufig mit seinen Seitenästen aus der Sehzelle heraustritt und sich in dem umgebenden Gewebe verliert. Daraus wollen manche Forscher schließen, daß die Fasern des Gitters nicht zur Reizleitung dienen, sondern nur Stützelemente sind. Jedenfalls ist es klar, daß die Stiftchen nicht identisch sind mit den in eine Neurofibrille übergehenden Stäbchen anderer Sinneszellen. Das Phaosom hat keine

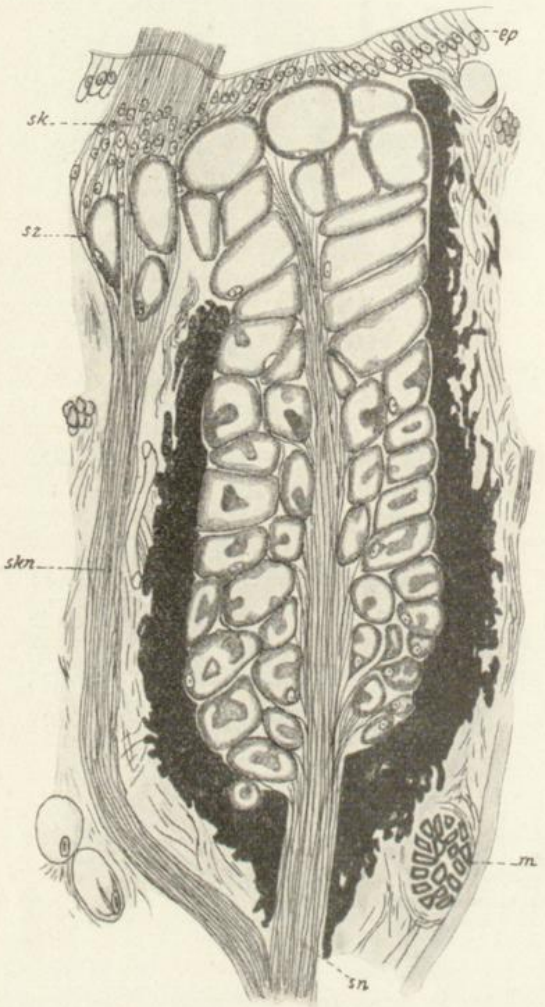


Fig. 421.

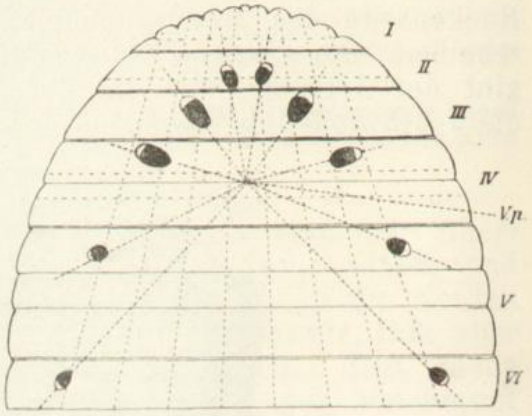


Fig. 422.

Fig. 421. Längsschnitt durch das Auge von *Hirudo medicinalis* nach Hesse. *sk* Sinnesknospe, *skn* deren Nerv, *sn* Sehnerv, *ep* Epidermis, *m* Muskel.

Fig. 422. Augenstellung von *Hirudo* nach Apathy. *Vp* Punkt, in dem die Achsen der Augen zusammentreffen.

eigene Membran, sondern erscheint wie eine helle Vakuole im Protoplasma mit dichter radiärstreifiger Außenwand. Auf der niedersten Stufe (A von *Pseudobranchellion*) ist es noch klein im Vergleich zum Kern, während es bei *Hirudo* (B) fast die ganze Zelle erfüllt, so daß der kleine Kern an den Außenrand gedrückt ist. Häufig stülpt sich das Protoplasma höckerartig ein, namentlich bei den Zellen des Bechergrundes (**421**). Am reichsten entwickelt ist das Gitterwerk von *Pontobdella* (C), indem es hier ein den Kern umspinnendes inneres und ein äußeres Maschenwerk bildet. Es sind zuweilen mehrere Phaosome in derselben

Zelle vorhanden, welche aber im Alter miteinander verschmelzen können. Es handelt sich also um sehr weiche Zellorgane.

Die phyletische Entwicklung ist in den beiden Hauptgruppen unabhängig voneinander erfolgt. Die Lichtsinnesorgane der Rhynchobdelliden sind einfacher gebaut als diejenigen der Kieferegel. *Pontobdella* repräsentiert den niedrigsten Typus, da nur einzelne freie Sehzellen vorkommen. Dies gilt auch für *Branchellion,* welche Gattung aber insofern schon auf etwas höherer Stufe steht, als sich die Sehzellen im Kopf zu beiden Seiten einer queren Pigmentwand anordnen, wodurch die Unterscheidung vermittelt wird, ob das Licht von vorn oder von hinten kommt. Auf der nächsten Stufe treffen wir (abgesehen von freien Sehzellen, welche bei allen Blutegeln vorkommen) einen mehrzelligen Pigmentbecher an, in den sich die Sehzellen in verschiedener Zahl nach Art eines invertierten Ocellus einlagern. Die Augen von *Crangonobdella* bestehen nur aus einer Sehzelle mit Ausnahme der vordersten 2 Paare, welche 4—6 in epithelartiger Anordnung aufweisen. Bei *Piscicola* (**420**) umschließt der Becher meist nur wenige in einer Schicht liegende Sehzellen, von denen jede mehrere Phaosome hat, bei *Pseudobranchellion* sind es 10 Sehzellen, endlich bei *Clepsine* und *Haementeria* ist die Zahl derselben so groß geworden, daß sie nur mit ihrem distalen verschmälerten Ende, welches das Phaosom birgt, in den Becher hineinragen, während der eigentliche Zellkörper vor demselben liegt. Für die Gnathobdelliden ist ein tiefer schmaler Pigmentbecher charakteristisch, in dem die Sehzellen in mehreren Lagen übereinander liegen, und zwar so, daß sie sich um den axialen Sehnerven gruppieren und ihre distalen Enden mit den Glanzkörpern der Pigmentwand zukehren. Bei *Nephelis octoculata* ist der Becher noch kurz und die Zahl der Sehzellen daher nicht groß. Der Sehnerv kommt meistens von vorn zum Becher wie bei einem typischen invertierten Auge, zuweilen zieht er auch seitlich durch die Pigmentwand hindurch als Ueberleitung zu einem halbinvertierten Auge. *Hirudo* und *Aulastomum* zeigen das Auge der Blutegel auf seiner höchsten Ausbildungsstufe (**421**). Der Nerv (*sn*) verläßt den Pigmentbecher an seinem Grunde und vereinigt sich hier mit einem andern (*skn*), welcher von einer Sinnesknospe (*sk*) kommt; nur bei dem hintersten Augenpaar durchbricht der Nerv die hintere Becherwand in der Nähe des Grundes. Die Lage des Sehnerven ist also wie bei einem zugewandten Auge. Da aber die Sehzellen noch ihre invertierte Lage beibehalten haben, indem sie ihr distales Ende gegen das Pigment kehren, so bezeichnen wir das Auge als ein halbinvertiertes. Die Sehzellen sind am Grunde des Bechers klein und werden nach außen größer, was wohl darauf beruht, daß sie an der Becheröffnung mehr Platz zur Ausbreitung haben. In den kleinsten Sehzellen finden sich zuweilen mehrere Glanzkörper, die später miteinander verschmelzen. *Haemadispa* besitzt dauernd in jeder Sehzelle mehrere bandförmige Glanzkörper.

Die phyletische Entwicklung der Lichtsinnesorgane der Blutegel wird man sich nach dem Gesagten so vorzustellen haben. In den Hautsinneszellen, welche wohl schon eine gewisse Lichtempfindlichkeit hatten, traten lichtbrechende Glanzkörper auf, wodurch die Zellen zu Sehzellen wurden. Sie wanderten einzeln oder in Gruppen in das darunter liegende Bindegewebe. Pigmentzellen ordneten sich in der Nähe solcher Gruppen zusammen und bildeten zunächst unregelmäßig verteilte Lichtschirme, ähnlich wie jetzt noch bei *Branchellion.* Durch den engeren Zusammen-

schluß beider Elemente entstand zuerst ein flaches invertiertes Auge, welches bei den Rüsselegeln (**420**) bestehen blieb, während es bei den Kieferegeln durch Vermehrung der Zahl der Sehzellen zu einem halbinvertierten wurde, wobei der Sehnerv gegen den Grund des Pigmentbechers wanderte, um auf dem kürzesten Wege zum Nervenzentrum zu gelangen. Eine ähnliche Verlagerung der Nervenfasern haben wir schon bei Landturbellarien (**396**) und Landnemertinen (**399**) kennen gelernt.

i) Gephyreen, Bryozoen.

Die Sipunculiden besitzen jederseits am Rüssel eine röhrenförmige Einstülpung, welche dorsal neben der Mediane nach außen von den Tentakeln ausmündet. Man nennt sie Cerebralorgan, weil sie bis zum Gehirn vordringt. Ueber ihre Funktion ist nichts Näheres bekannt. Bei *Phymosoma* dringt das blinde Ende jeder Röhre in die seitliche Portion des Gehirns ein, und da das Epithel viel Pigment enthält, sind diese zwei Gruben als rudimentäre Augen gedeutet worden. Bei *Phascolosoma gouldii* finden sich die gleichen Gruben, aber ohne Pigment. Bei dieser Art besitzt die Trochophoralarve und der junge Wurm bis in der zweiten und dritten Woche ein Paar gelbrote, dem Gehirn anliegende Augenflecke, welche nach dem Planarientypus (**393**) gebaut sind; die Oeffnung des Pigmentbechers ist nach der Seite gerichtet. Bei Priapuliden, Echiuren, *Phoronis* und Bryozoen sind im ausgewachsenen Zustand keine Augen gefunden worden. Bei den letzteren hat die Trochophoralarve der Entoprocta 2 Augenflecke.

k) Die Chätognathen

besitzen 2 dorsale Augen im Kopf etwas hinter dem Gehirn. Jedes besteht aus 5 miteinander verschmolzenen, nach verschiedenen Richtungen sehenden invertierten Becheraugen und wird von einer gemeinsamen Hüllmembran (**423** *hm*) umschlossen. Von den fünfteiligen Augen ist eins besonders groß und nach außen gerichtet (*lat*), während die übrigen vier die innere Hälfte des flachkegelförmigen Organs ein-

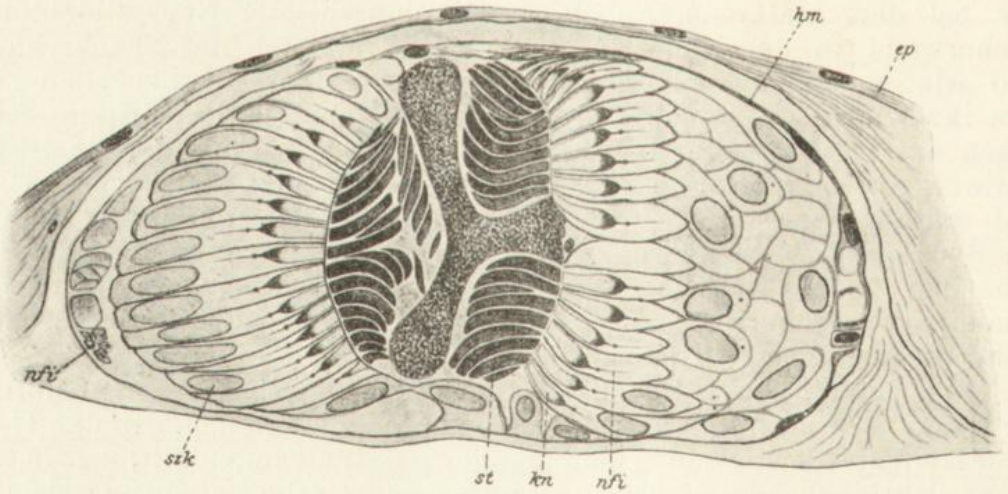


Fig. **423.** Querschnitt durch das Vorderende des Auges der Chätognathe *Spadella hexaptera* nach Hesse. Es besteht aus 5 verschmolzenen invertierten Becheraugen. *ep* Epithel, *hm* Hüllmembran, *lat* lateral, *szk* Kern der Sehzelle, *st* Stäbchen derselben, welches sich in der Sehzelle in den Knauf *kn* und weiter in die Neurofibrille *nfi* fortsetzt.

nehmen. Zwei von diesen sind in der Abbildung zu sehen. Die Sehzellen ragen nur mit ihren langen Stäbchen (*st*) in die 5 Pigmentbecher hinein, während ihre Zellkörper als helle rundliche Massen ihnen vorgelagert sind. Jedes Stäbchen setzt sich mit einer knaufförmigen Verlängerung in die Zelle fort und geht dann in eine Neurofibrille (*nfi*) über. Die austretenden Nervenfasern vereinigen sich zu einem nach vorn zum Gehirn ziehenden Opticus. Stäbchen und Knauf sind im frischen Zustand stark lichtbrechend, und letztere fallen, da sie vor dem Pigmentbecher liegen, schon am lebenden Tier auf.

l) Mollusken.

Gastropoden. Bei den Schnecken finden wir eine ganz ähnliche Entwicklungsreihe wie bei den Ringelwürmern, von einer offenen Epidermisgrube bis zu einem subepithelialen Blasenauge mit großer Linse. Es lassen sich hier fünf verschiedene Stadien unterscheiden, von denen die ersten drei bei den auch in den übrigen Organen primitiv gebauten Diotocardiern angetroffen werden. Auf der niedrigsten Stufe steht das Auge gewisser Docoglossen (*Patella*-Arten und *Acmaea virginea*): es bildet eine Grube mit weiter Oeffnung (**424** A) von flacher oder sackförmiger Gestalt. Die Retina wird nach außen von der Stäbchenzone nur von einer niedrigen Sekretschicht (*sekr*) bedeckt. Auf der nächsten

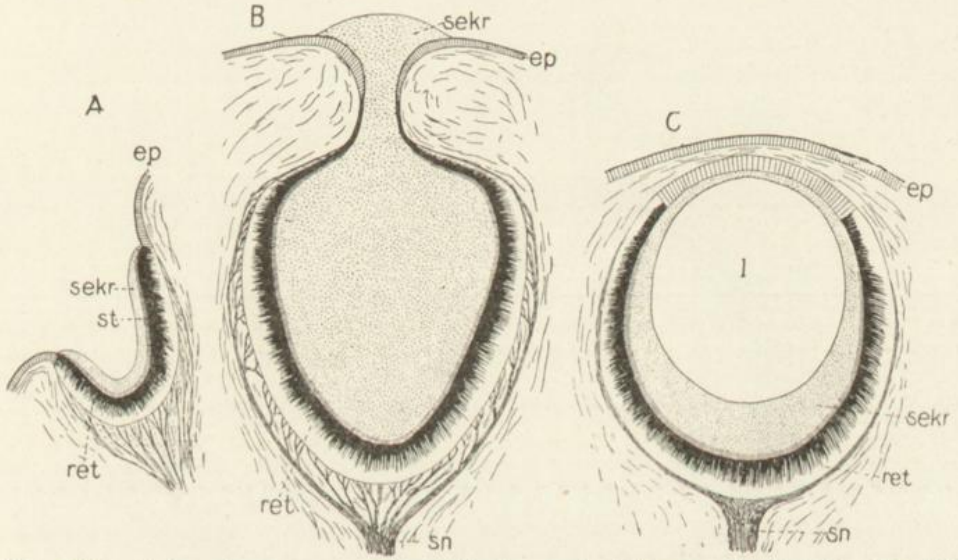


Fig. **424**. Schneckenaugen, schematisch, nach Hesse. **A** *Patella*. **B** *Haliotis*. **C** *Murex*. *ep* Epidermis, *sekr* Sekretmasse, *st* Stäbchen, *ret* Retina, *sn* Sehnerv, *l* Linse.

Stufe (B) hat sich die Oeffnung der Grube fast zusammengezogen, so daß das Auge flaschen- oder birnförmig geworden ist. Am Flaschenhalse befindet sich das gewöhnliche Epithel, welches allmählich in die pigmentierte Retina übergeht. Der Hohlraum des Auges ist von einem homogenen gallertartigen Glaskörper (*sekr*) erfüllt, welcher bis über die Oeffnung vorquillt und das Eindringen von Schmutz verhindert. Hierhin gehören einige Docoglossen (*Scurria, Acmaea*), *Haliotis* und Trochiden. Der Opticus tritt, wie auch bei Patellen, mit einer Anzahl von Aesten an die Retina heran. Bei *Trochus magus* ist das Auge kugelig, entspricht aber sonst dieser zweiten Stufe. Auf der dritten Stufe hat sich das Auge von der Epidermis abgeschnürt, besitzt aber

zunächst nur eine kleine innere Cornea, die sog. Pellucida interna, welche dicht unter der hellen äußeren Cornea (Pellucida externa) sitzt. Das Auge hat meist noch die primitive längliche Form. Eine Linse fehlt im Glaskörper. Ein Auge dieser Art besitzen *Fissurella, Emarginula, Scutum* (**425**), die Neritinen und Helicinen, endlich auch die Gattung *Turbo*, bei der das Auge schon die kugelige Form als Ausdruck einer höheren Differenzierung angenommen hat. Den nächsten

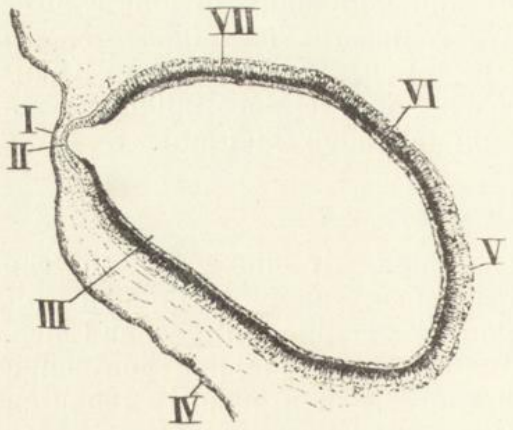


Fig. **425**. Medianschnitt durch das Auge von *Scutum* nach PELSENEER. *I* äußere, *II* innere Cornea, *III* Glaskörper, *IV* pigmentierte Epidermis, *V* Nervenfasern, *VI* Stäbchen, *VII* Retina. $^{60}/_{1}$.

Entwicklungsgrad treffen wir bei der Mehrzahl der Wasserschnecken an: die innere Cornea des kugeligen Auges ist größer geworden, und dicht hinter ihr liegt eine Linse, welche von dem Glaskörper umgriffen wird. Der Nerv tritt als kompakter Strang an das Sehorgan heran.

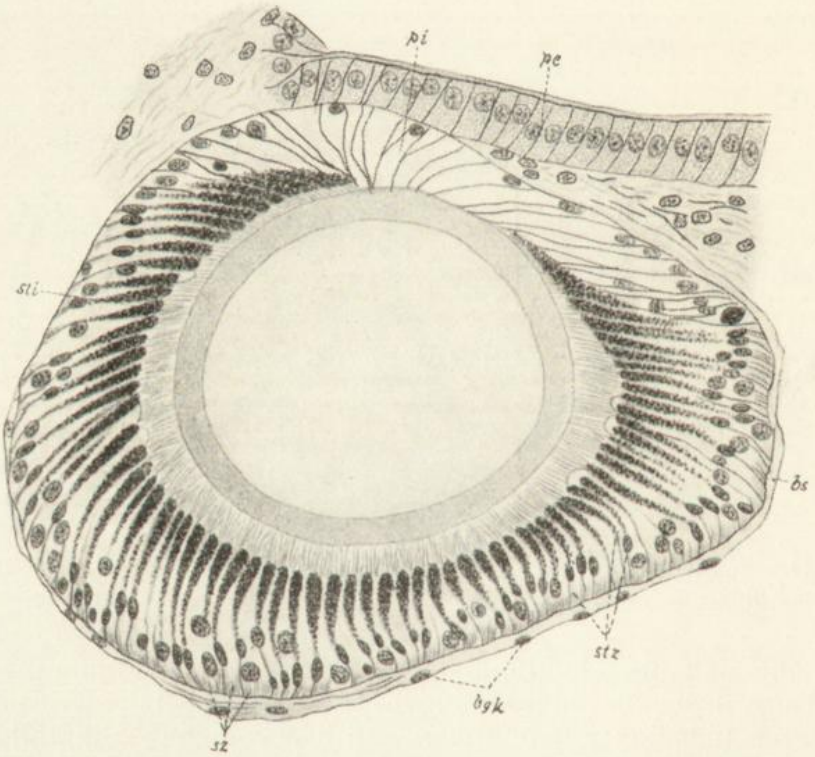


Fig. **426**. Medianschnitt durch das Auge von *Helix pomatia* nach BÄCKER. *pe*, *pi* Pellucida externa, interna, *l* Linse, *gl* Glaskörper, *sz* Sehzellen, *sti* deren Stiftchen, *stz* Stützzellen mit Pigment, *bgk* Bindegewebskern der Basalschicht *bs*.

Hierher die Basommatophoren, *Paludina, Cyclostoma* und die große Mehrzahl der marinen Prosobranchier (**424** C) und manche Opisthobranchier. Endlich auf der höchsten Stufe steht das Auge der Landpulmonaten (**426**), in dem die Linse so groß geworden ist, daß sie fast

den ganzen Innenraum des Auges erfüllt und für den Glaskörper nur eine schmale Zone übrig bleibt. Wahrscheinlich kommt diese Form auch vielen Prosobranchiern zu, aber die Zeichnungen der Untersucher lassen in vielen Fällen nicht erkennen (**427**), ob der Innenraum von Linse und Glaskörper oder nur von letzterem erfüllt ist. Einen Uebergang zu dieser Stufe bildet *Valvata piscinalis,* deren Linse viermal so dick ist als der Glaskörper. Bei sehr vielen Schnecken rückt das Auge mehr oder weniger von der Haut weg, und es lagert sich ihm ein von Blut erfüllter Präcornealsinus (**427** *l*) vor. Er wird bei Basommatophoren und manchen Opisthobranchiern so groß, daß er das Auge fast von allen Seiten umgreift und es in die Tiefe verlagert. Da diese Arten wohl nur hell und dunkel unterscheiden, wird die Leistungsfähigkeit des Auges hierdurch kaum beeinträchtigt, und das Auge ist mehr geschützt vor Verletzungen. Bei den Landpulmonaten, welche unter den Schnecken das beste Sehvermögen haben sollen, fehlt dieser Sinus, ebenso

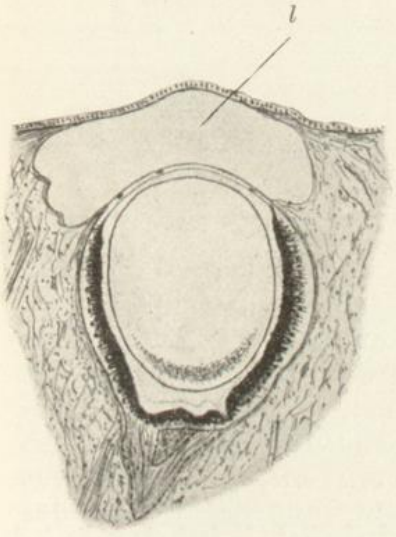


Fig. 427.

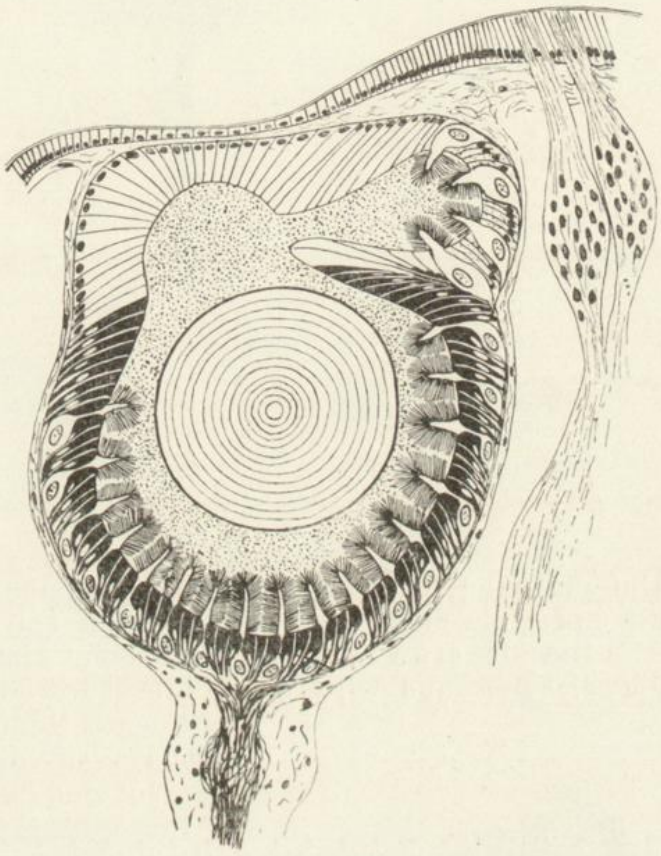


Fig. 428.

Fig. **427**. Schnitt durch das Auge von *Dolium galea* nach Willem. *l* präcornealer Blutsinus.

Fig. **428**. Schnitt durch das Auge von *Limax maximus* nach Hesse.

bei manchen primitiven Formen (*Fissurella, Turbo*) und bei den sehr hochstehenden Gattungen *Conus* und *Cypraea*. Das Auge liegt dann dicht unter der Epidermis. Wir haben in Vorstehendem die Ansicht vertreten, daß die Augenblase phylogenetisch zuerst von länglicher Gestalt war und später rundlich wurde. Das schließt nicht aus, daß ein elliptischer oder eiförmiger Bulbus noch jetzt bei manchen hochdifferenzierten Schnecken (*Fusus, Cassidaria, Triton*) vorkommt.

Die meistens runde, zuweilen auch elliptische (**427**) Linse ist von fester Konsistenz und stark lichtbrechend. Die Embryonallinse von *Paludina vivipara* ist konzentrisch geschichtet, und dasselbe gilt auch für die fertige Linse von *Limax* (**428**) und wahrscheinlich auch für

viele Linsen, welche bei nicht genauer Untersuchung skulpturlos erscheinen. Ueber die Entstehungsweise der Schneckenlinse fehlen noch

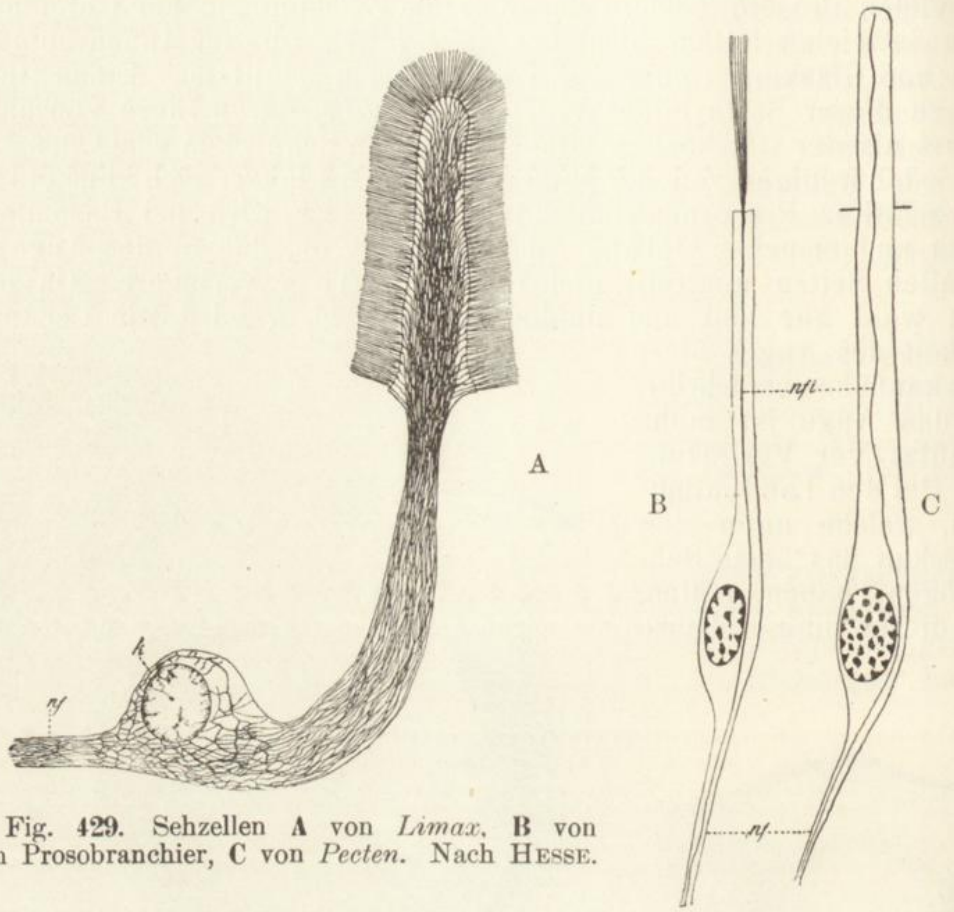


Fig. 429. Sehzellen **A** von *Limax*, **B** von einem Prosobranchier, **C** von *Pecten*. Nach HESSE.

Untersuchungen. Der Glaskörper ist homogen und weich. Man kann die Linse als einen besonders dichten Teil desselben ansehen.

Die Retina ist in der Regel im Fundus der Augenhöhle am dicksten und wird gegen die flache innere Cornea zu niedriger. Bei dem Nudibranchier *Polycerella zoobotryon* ist die Retina außerordentlich dick, so daß nur ein kleiner Raum für die Linse übrig bleibt, und der Boden des Retinabechers wird von einer riesigen Zelle gebildet. Nur bei *Nerita* ist das Epithel im Hintergrunde niedrig und in der mittleren Region am höchsten. Der Uebergang der schwarzen Retina in die helle Cornea vollzieht sich allmählich, so daß diese Zone für die Untersuchung häufig besonders günstig ist. Ueber die feinere Zusammensetzung der Retina gehen die Ansichten der Forscher noch sehr auseinander, da die Pigmente die Untersuchung sehr erschweren. Wir folgen hier den Ausführungen von HESSE. In der Retina kommen zwei Sorten von Zellen vor, Sehzellen (Sz) mit Stäbchen und basaler Nervenfaser und Stützzellen (Stz) ohne Stäbchen und Nervenfasern, von denen anzu-



Fig. 430. Retinazellen von *Helix* nach BÄCKER. *sti* Stiftchen, *si.z* Sinneszelle.

nehmen ist, daß sie den Glaskörper sezernieren. Das Pigment kann in beiden Sorten vorkommen, bei einzelnen Arten auch in beiden fehlen, so daß folgende 4 Fälle zu verzeichnen sind:

1. Sz und Stz pigmentiert: manche Docoglossen, *Murex, Pleurobranchus.*
2. Sz pigmentiert, Stz hell: *Patella.*
3. Sz hell, Stz pigmentiert: *Helix* (**430**), *Limax* (**428**), *Turbo,* Trochiden, *Gastropteron.*
4. Sz und Stz hell: Nebenretina von *Limax* (**428**), manche rückgebildete Augen.

Die Stäbchen sind als die lichtrezipierenden Teile der Sehzellen anzusehen. Sie treten in zwei Formen auf, entweder als breiter, den ganzen freien Rand der Zellen einnehmender Stiftchensaum (**429** A, **430**) oder als schmales pinselförmiges Gebilde (**429** B). Die ersteren finden sich dort, wo verhältnismäßig wenige breite Sehzellen vorhanden sind (ca. 10 bei Opisthobranchiern, einige 100 bei Pulmonaten), jede mit vielen Neurofibrillen, die in die Stiftchen übergehen, die letzteren bei sehr vielen schmalen Sehzellen (Prosobranchier), mit einer Neurofibrille. Bäcker weicht von Hesse darin ab, daß er die Stiftchenpinsel von *Haliotis* in den Glaskörper auslaufen und von den mit einer Stützfaser versehenen Pigmentzellen ausgehen läßt. Die hellen Sehzellen sollen kleinere Stäbchen anderer Art tragen. Eine Nebenretina ist bis jetzt nur bei *Limax maximus* (**428**) gefunden worden. Sie enthält nur 10–15 Sehzellen und empfängt ihr Licht hauptsächlich von hinten und durch die Haut hindurch. Die zugehörigen Stützzellen sind pigmentfrei, was dafür spricht, daß es sich hier um einen rückgebildeten Teil der Retina handelt. Andererseits sind die Stäbchen sehr gut entwickelt in Form eines zapfenartig vorspringenden Stiftchensaums. Vielleicht dient das Auge nicht mehr zum Formensehen, aber noch zur Wahrnehmung von Schwankungen der Lichtintensität. Bei *Bulimus* und *Stenogyra* sind einige große pigmentfreie Zellen am Uebergang von Retina und innerer Cornea beobachtet worden, deren Bedeutung noch unklar ist. Vielleicht stehen sie in Beziehung zur Ausscheidung des Glaskörpers.

Eine **Rückbildung der Augen,** zuweilen bis zum vollständigen Schwund, wird bei verschiedenen Gastropoden beobachtet: bei Tiefseeschnecken; bei Arten, die im Sande graben (unter den Olividen *Ancilla, Olivella,* unter den Naticiden *Sigaretus*); bei der höhlenbewohnenden *Vitrella*; bei der im Darm von Holothurien lebenden *Entoconcha* und bei manchen Docoglossen, welche ihren Kopf nicht unter der Schale hervorstrecken. Während in allen diesen Fällen Lichtmangel Ursache der Rückbildung ist, sind merkwürdigerweise die Augen auch bei der pelagischen *Janthina* fast vollständig verschwunden, was wohl mit der Anheftung des Tieres an dem von seinem Fuß ausgeschiedenen Floß zusammenhängt. Sehen wir doch auch, daß die an der Haut des Seesterns *Palmipes* festgeheftete *Mucronalia palmipedis* die Augen verloren hat, während nahe Verwandte mit gleicher Lebensweise sie noch besitzen. Sessilität bewirkt über kurz oder lang die Rückbildung der Augen. Die Rückbildung erfolgt in sehr verschiedener Weise: bei *Acmaea virginea* und manchen Lepetiden hat das Auge noch die normale Bechergestalt, entbehrt aber des Pigments; bei der Tiefseeschnecke *Guivillea* besteht die Wand der Augenblase überall aus niedrigen hellen Zellen, nur im Hintergrund hat sich an einer kleinen Stelle ein hohes

Stäbchenepithel erhalten, welches aber kein Pigment enthält. Der Verlust des Pigments scheint im allgemeinen die erste Stufe der Augenrückbildung zu sein.

Ueber das Sehvermögen der Schnecken vgl. S. 401. Eigenartige Sehorgane, welche eine besondere Besprechung erheischen, finden sich bei Heteropoden, Oncidien und Chitonen.

Die **Heteropoden**

besitzen 2 ungewöhnlich große und komplizierte Augen am Kopf, welche von je einer vorspringenden Hautblase überzogen werden und durch eine Anzahl von dieser entspringender Muskeln nach verschiedenen Richtungen eingestellt werden können. Bei einer 20 cm langen *Carinaria mediterranea* haben wir einen Längsdurchmesser von etwas über 4 mm. Ihrer Form nach gehören sie zu den sog. Teleskopaugen (**431**), da sie in ihrem mittleren, schwarz pigmentierten

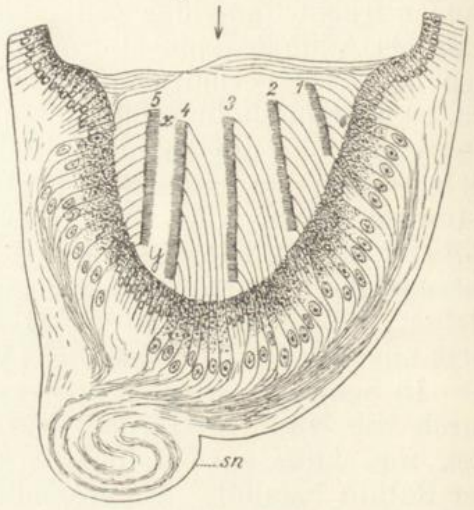


Fig. 432.

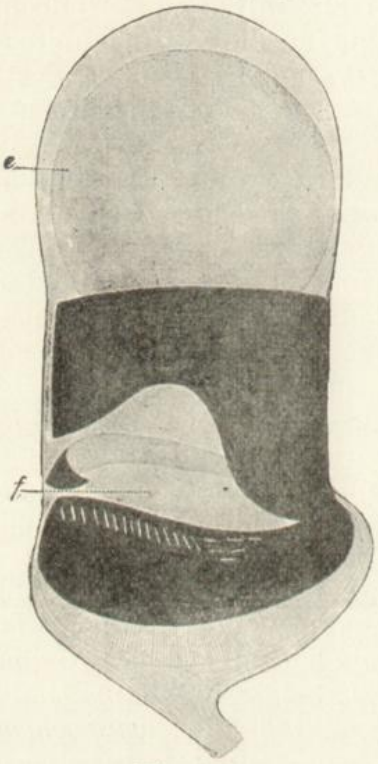


Fig. 431.

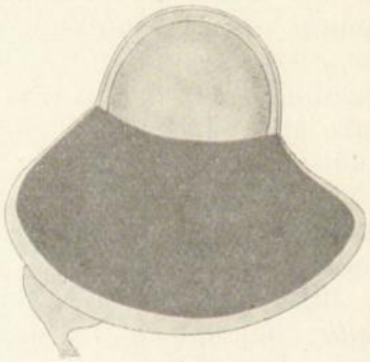


Fig. 433.

Fig. **431**. Ventralseite des Auges von *Pterotrachea coronata* nach Hesse. *l* Linse, *f* Fenster.

Fig. **432**. Querschnitt durch die Retina von *Pterotrachea mutica* nach Hesse. *1—5* Gruppen von Sehzellen mit übereinander liegenden Stiftchenplatten, *sn* Sehnerv. Der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalls.

Fig. **433**. Auge von *Oxygyrus keraudreinii* nach Hesse.

Abschnitt röhrenartig verlängert sind und gleichzeitig dorsiventral sich abplatten. Vor diesem liegt die kugelig vorspringende Cornea, welche die sehr große konzentrisch geschichtete Linse (*l*) umschließt, hinter diesem die Retina und der Sehnerv. Zwischen Linse und Cornea liegt eine schmale vordere Augenkammer, welche es ermöglicht, daß die Linse etwas nach vorn rückt, wenn durch einen Muskel der

hinteren Bulbuswand ein Druck auf den Glaskörper ausgeübt wird. Es kommt so eine aktive Nahakkommodation durch Vergrößerung des Abstandes der Linse von der Netzhaut zustande. Die eigentümliche Gestalt des Auges erklärt sich daraus, daß die Heteropoden pelagische Raubschnecken sind, welche hauptsächlich während der Dämmerung und nachts an der Oberfläche des Meeres nach Beute ausgehen; daher ihr großes Lichtbedürfnis, welches durch die bedeutende Größe der Linse befriedigt wird, während der weite Abstand der Retina die Kurzsichtigkeit bedingt. Hätte das Auge die ursprüngliche kugelige Form behalten, so wäre es unnötig groß geworden. Es hat sich daher gleichsam nur der mittlere Ausschnitt desselben erhalten. Bei dem auch in anderer Hinsicht (großer Eingeweidesack, spiralige Schale) primitiven *Oxygyrus keraudreinii* (**433**) ist die röhrenförmige Einschnürung noch nicht so weit gediehen. Bei dieser Art und bei *Atalanta* ist die „Pigmenthaut" des mittleren Abschnitts noch gleichmäßig von dunklem Farbstoff durchsetzt, während bei den höher entwickelten Gattungen eigentümliche pigmentfreie „Fenster" (**431** f) auftreten. *Carinaria mediterranea* besitzt ein dorsales Fenster, während die *Pterotrachea*-Arten ein dorsales und ein ventrales Fenster und hinter dem dorsalen noch einen schmalen pigmentfreien Querstreifen aufweisen. Dazu kommen bei *Carinaria* ventrale, bei *Pterotrachea* dorsale und ventrale Punkte oder Striche in der Pigmenthaut (**431**), welche wie die Poren eines Siebes dicht beisammenliegen. Diesen Fenstern und

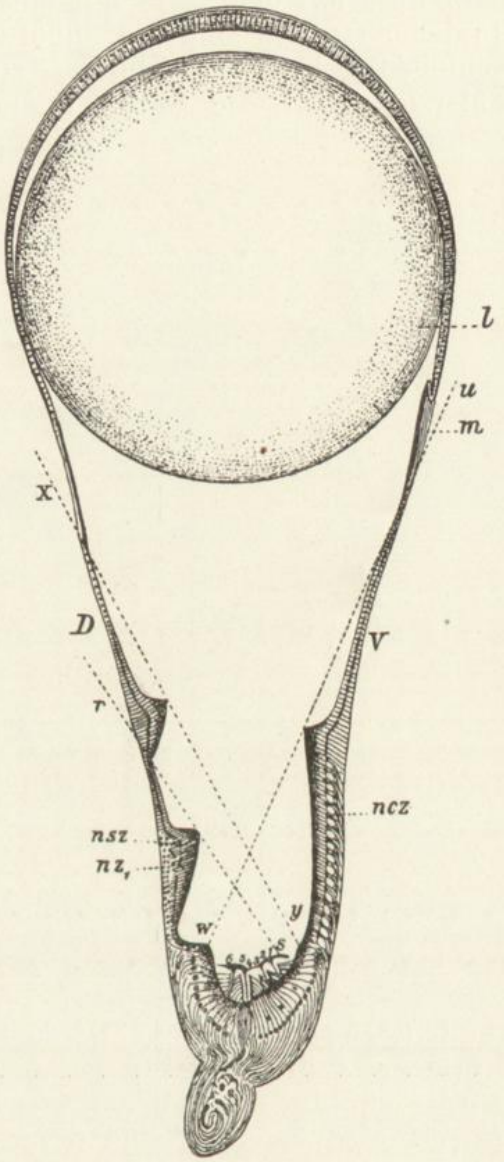


Fig. **434**. Längsschnitt durch das Auge von *Pterotrachea coronata* nach HESSE. *1—6* die Gruppen von Sehzellen, *D* dorsal, *V* ventral, *l* Linse, *m* Ventralmuskeln, die vielleicht zur Akkommodation dienen, *ncz* sog. Costalzellen, *nsz* Nebensehzellen, nz_1 unipolare Ganglienzellen, die Linien *uw*, *xy*, *rs* zeigen die Strahlen an, welche die Nebensehzellen in der Umgebung der Hauptretina treffen können.

Siebplatten gegenüber liegen eigentümliche „Nebensehzellen" (**434** *nsz*), welche ihr Licht offenbar durch jene hellen Stellen hindurch empfangen, was eine Erweiterung des Sehfeldes zur Folge hat. Bei *Oxygyrus* fehlen mit den Fenstern und Siebplatten auch die Nebensehzellen. Fig. **434** läßt erkennen, daß die hinteren Ränder der Fenster aus hohen Pigmentzellen gebildet werden, welche wie Blenden wirken, so daß die hindurchtretenden Lichtstrahlen wohl zu den Nebenzellen in der Umgebung der Hauptretina, nicht aber zu dieser gelangen können. Das

Nebenlicht wird zwar eine gewisse Abschwächung des Bildes der Hauptretina bedingen, die aber, wie man annehmen darf, durch die Lichtstärke der Linse ausgeglichen wird. Im Hintergrunde des Auges verläuft quer eine bogenförmige Furche mit den Hauptsehzellen (**431** von der Ventralseite gesehen; **432**, **434** im dorsoventralen Querschnitt). Aus Fig. **432** ist ersichtlich, daß diese Zellen bei *Pterotrachea mutica* 5 Leisten bilden und zwar sitzen No. 1—4 auf der ventralen, No. 5 auf der dorsalen Wand der Furche. Sie gehen an ihrer Basis in eine Nervenfaser über, sind in der Umgebung des Kernes hell, enthalten am distalen Rande viel dunkelbraunes Pigment und laufen in einen durchsichtigen Fortsatz aus, auf dem, wie auf einem Sockel, zahlreiche Stiftchen sitzen. In jeder Gruppe sind die äußeren Sehzellen länger als die inneren und schieben sich über sie hinaus, so daß 5 mit Stiftchen besetzte Flächen entstehen und die Stiftchen senkrecht zum Lichte angeordnet sind

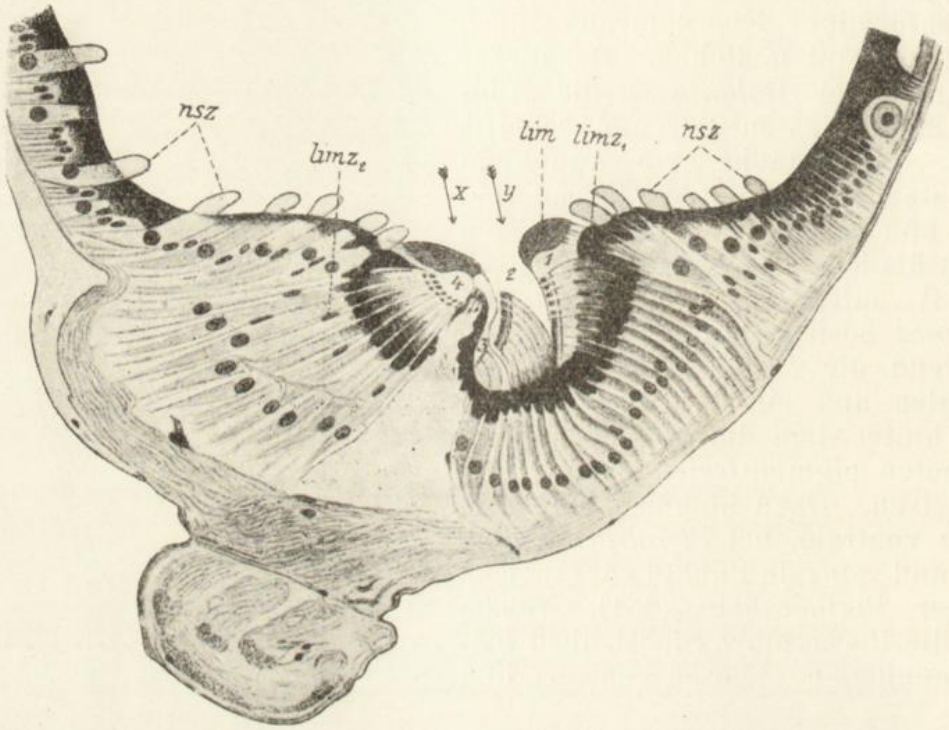


Fig. 435. Schnitt durch die Retina von *Carinaria mediterranea* am äußeren Rande des Auges. *lim* gallertige Membrana limitans, ausgeschieden von $limz_1$ und innerhalb der Netzhaut von $limz_2$, *nsz* Nebensehzellen. *1—4* Leisten der Hauptretina.

(halbabgewandte Lage). Diese Einrichtung hat wohl den Zweck, die Entfernung der Objekte genau abzuschätzen; ein naher Gegenstand wird mehr die distalen, ein ferner die proximalen Stiftchen reizen. Bei *Pterotrachea coronata* sind 6 Leisten (5 zentrale, 1 dorsale, **434**) vorhanden, bei *Oxygyrus* 3, bei *Carinaria* 2. An den lateralen Enden können diese Zahlen sich erhöhen, so z. B. bei *Carinaria* um 2 weitere (**435** No. 3 und 4). Auf diese Leisten folgen am Rand der Retinalfurche Zellen (*limz*), welche eine gallertige Membran (*lim*) ausscheiden, die sich schützend über die Sehzellen ausbreitet. Aehnliche Zellen kommen auch zwischen den Sehzellen vor und sind an ihren schmalen Kernen zu erkennen. Diese Schicht bildet den Abschluß des homogenen Glaskörpers, welcher den ganzen Raum hinter der Linse erfüllt und von den Zellen der Pigmenthaut abgeschieden wird. Die Neben-

sehzellen finden sich in größerer Zahl im Augenhintergrund um die Retina herum (*nsz*), ferner an den verschiedensten Stellen der Pigmenthaut gegenüber den Fenstern und Siebplatten. In den Einzelheiten des Stiftchensaums zeigen sie manche Unterschiede bei den verschiedenen Arten. In der ventralen Wand von *Pterotrachea coronata* kommen sie in eigenartiger Ausbildung als sog. Costalzellen (**434** *ncz*) vor: sie setzen sich nicht bis in den Binnenraum des Auges fort, sondern liegen subepithelial zwischen den Pigmentzellen, enthalten kein Pigment und keine Stäbchen, aber einen homogenen Körper, ähnlich wie die Sehzellen der Regenwürmer und Blutegel. Vielleicht nehmen sie das außerhalb des Auges befindliche Licht wahr. In ähnlicher Lage kommen in der Pigmenthaut unipolare (*nzl*) und multipolare Ganglienzellen vor.

Die Oncidien

bilden eine eigentümliche Gruppe von sandfressenden Pulmonaten, welche neben manchen primitiven Zügen (Leben in der Gezeitenzone, Bau des Nervensystems und der Geschlechtsorgane) in vieler Hinsicht hoch differenziert ist. In letzterer Beziehung sind die an das hintere Körperende verlagerte Lunge und Niere, der Verlust der Schale und die zahlreichen Rückenaugen zu nennen, neben denen am Kopf noch 2 Fühler mit je einem gewöhnlichen Auge nach dem Typus des *Helix*-

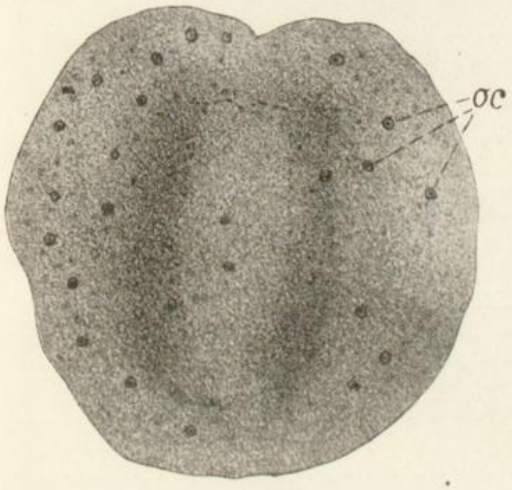


Fig. 436.



Fig. 437.

Fig. **436**. Rückenansicht von *Oncis martensii* nach PLATE. *oc* die ca. 90 Rückenwarzen mit je einem Auge, einzelne haben auch zwei Augen. Die Punkte des Rückens sind kleine Erhebungen ohne Augen.

Fig. **437**. Rückenfläche von *Oncidium verruculatum* nach PLATE, Lupenvergrößerung. *a* große, *b* kleine Kiemenbüschel, *c* und *f* Papillen mit Rückenaugen, *d*, *e* kleine Warzen ohne Augen.

Auges an der Spitze vorhanden sind. Ueber die Lichtempfindlichkeit der Haut vgl. S. 402. Die Rückenaugen fehlen noch bei den auch in anderer Hinsicht besonders einfach gebauten Gattungen *Oncidina* und *Oncidiella*, während sie *Oncidium*, *Oncis* und *Peronina* mit Ausnahme einzelner Arten zukommen. Bei *Oncis* (**436**) verteilen sie sich als zahlreiche Einzelaugen über den ganzen Rücken, während sie bei *Oncidium* (**437**) einzeln oder in Gruppen von 2—7 auftreten und dabei häufig auf kleinen einstülpbaren Papillen sitzen, die zuweilen auf den Scheitel des Rückens

beschränkt sind. Die hintersten Augenpapillen können durch kleine Lappen überleiten zu den Kiemenbäumchen des hinteren Körperendes (**437** c). Diese Rückenaugen haben eine entfernte Aehnlichkeit mit Wirbeltieraugen, da die Opticusfasern sich vor den invertierten Retinazellen ausbreiten und an der Eintrittsstelle diese und die Pigmentschicht durchsetzen, wodurch ein blinder Fleck (*Bl*) entsteht (**438**, **439**). Es sind keine Blasenaugen, sondern in den bindegewebigen, aus mehreren Zellenlagen gebildeten Pigmentbecher (*P*) haben sich eine Anzahl riesiger Zellen, die wohl modifizierte Schleimzellen sind, als Linse (*L*) und dahinter die Sehzellen (*sz*) eingelagert. Bei *Oncidium bütschlii* wird die Linse nur aus einer großen Zelle gebildet, welche in zwei Abschnitte zerfällt, in einen vorderen grobfaserigen und dichten,

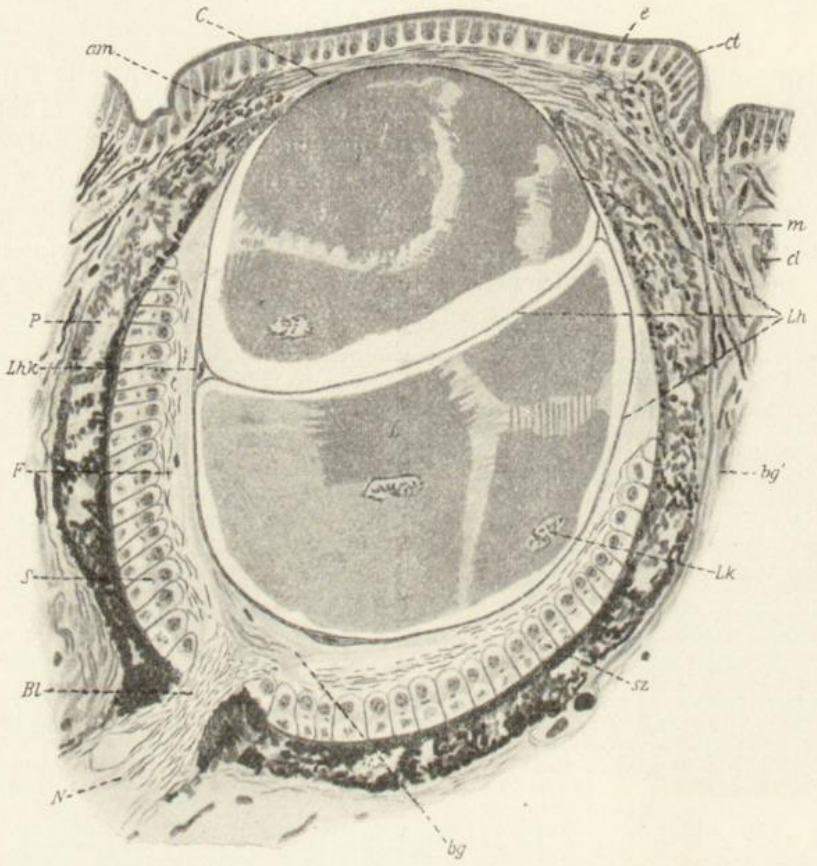


Fig. **438**. Längsschnitt durch das Auge von *Oncidium verruculatum* nach Stantschinsky. $^{420}/_{1}$. *am* Akkommodationsmuskel, *bg* Bindegewebe, *bm* Basalmembran, *Bl* blinder Fleck, *C* Cornea, *cl* Intercellulargang, *ct* Cuticula, *e* Epithel, *F* Nervenfaserschicht, *kl* knäuelartiges Gebilde in den Sehzellen, *kn* Knöpfchen, *L* Linse, *Lh* bindegewebige Linsenhülle, *Lhk* deren Kern, *m* Muskel, *N* Nerv, *P* Pigment, *pf* Nervenfibrillenverzweigungen, *px* Pigmentzelle, *pxk* deren Kern, *S* Retina, *sx* deren Zellen.

welcher als lichtbrechender Apparat zu dienen scheint, und in einen hinteren, homogenen mit dem Kern. Auch bei *Oncidium typhae* ist die Linse einzellig. Bei den meisten Arten setzt sie sich aus mehreren Zellen zusammen, die durch Fortsätze zusammenhängen und ebenfalls in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerfallen. Bei *Oncidium verruculatum* (**439**) hat der erstere meist eine, der letztere 4—5 Zellen. Die große Vorderzelle zerfällt wieder in einen basalen Abschnitt von Becherform mit dem Kern und in einen distalen, welcher in der Jugend

fibrillär, später homogen erscheint. Das Pigment läßt nur den vordersten Teil der Linse frei hervorragen und bildet so eine Art Pupille, der sich Ring- und Radialmuskeln (*am*) anlagern. Ihre Kontraktion muß die Pupille verengern und die Vorderfläche der Linse stärker wölben, bzw. die erstere vergrößern, weshalb sie als Akkommodationseinrichtung gedeutet worden sind. Diese Augen können einen Durchmesser von 0,25 mm erreichen. Nach der Anordnung der Sehzellen kann man mehrere Arten von Rückenaugen unterscheiden. Auf der niedrigsten Stufe (*Oncidium typhae, ambiguum*) bilden sie einen vielzelligen Haufen hinter der Linse, welcher ungefähr den halben Augenbecher ausfüllt und durchsetzt wird von den Ausläufern des Opticus, der die Pigmentwand durchbohrt. Es fehlt hier also noch der blinde Fleck und die Nervenfaserschicht. Auf der zweiten Stufe (*Oncis glabra, coriacea, lutea*) sind die Sehzellen epithelartig zu 2—4 Schichten angeordnet, welche von den Fasern des Opticus an einer Stelle (blinder Fleck) durchbrochen werden, ehe sie eine innere Faserschicht bilden. Auf der dritten Stufe, welche am weistesten verbreitet ist (**439**), bildet die Retina ein einschichtiges Epithel; der proximale, in die Nervenfaser übergehende Teil jeder Sehzelle umschließt den großen Kern, während der dem Pigment zugekehrte Abschnitt ein knäuelartiges Gebilde (*kl*) enthält, welches durch Fasern (*pf*) mit dem Basalteil zusammenhängt. Zwischen beide schiebt sich ein stark färbbares Knöpfchen (*kn*). Die Deutung dieses Apparats als eine Art Stäbchen erscheint sehr zweifelhaft, selbst wenn jene Fasern Primitivfibrillen sein sollten, welche mit der Nervenfaser zusammenhängen. Eher könnte man an ein Phaosom nach Art der Hirudineen und Regenwürmer denken. Eine bindegewebige Basalmembran (*bm*), die sich zwischen die Sehzellen fortsetzt, trennt diese von der Pigmentschicht, ist aber vielleicht nur ein Teil von letzterer. Ueber die Ontogenie dieser merkwürdigen Sehorgane ist wenig bekannt, aber man wird annehmen dürfen, daß die Sehzellen in die Tiefe verlagerte Ectodermzellen sind, während das Pigment bindegewebigen Ursprungs ist. Nach Hirasaka soll auch die eine sehr große Zelle, welche zuerst als Linse dient, an der Basis in eine Nervenfaser übergehen, also ursprünglich sensibler Natur sein. Ich stehe dieser Angabe skeptisch gegenüber. Es spricht nichts dafür, daß diese Augen nach Art derjenigen der Wirbeltiere durch Einstülpung einer Augenblase angelegt werden. Die Augen einer Gruppe scheinen

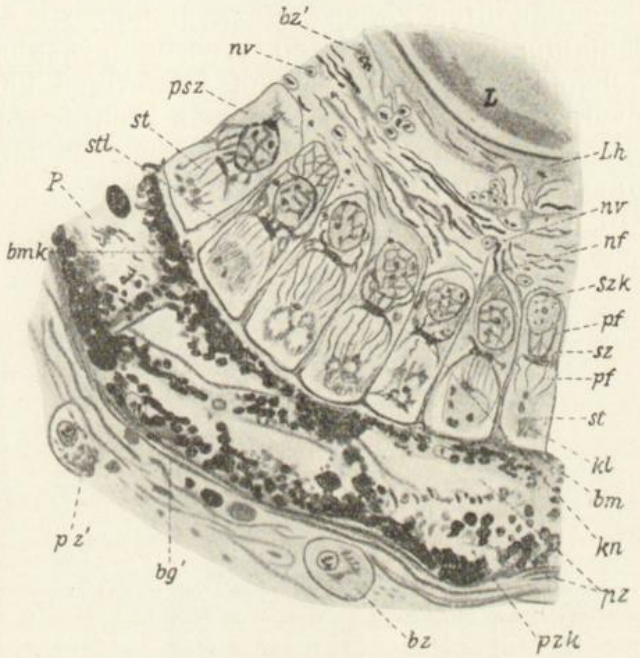


Fig. **439**. Schnitt durch die Retina von *Oncidium verruculatum* nach Stanschinsky. $^{1000}/_{1}$. *nf* Nervenfibrille, *nv* Nervenfaser, *st* Stäbchen, *szk* Retinazellenkern, die übrigen Bezeichnungen wie in **438**.

durch Teilung zu entstehen. Ihre biologische Bedeutung ist noch unklar. An Stelle der etwas phantastischen Vorstellung, daß sie die am Strande umherspringenden *Periophthalmus*-Fische erkennen sollen, um diese durch einen Sprühregen von Drüsensekret fernzuhalten, läßt sich die Vermutung äußern, daß sie die Tiere innerhalb der Gezeitenzone festhalten, weil sie als Lungenatmer nicht längere Zeit unter Wasser leben können. Geraten sie einmal einige Fuß unter Wasser, so finden sie mit Hilfe der Rückenaugen den Weg nach oben. Dieselbe Funktion dürften die in der Dorsallage und in der Vielzahl ihnen gleichenden

Schalenaugen der Chitonen

haben. Die Placophoren leben, wie die Oncidien, überwiegend in der Gezeitenzone, sind aber Algenfresser und mit zahlreichen Mantelkiemen versehen. Es ist daher anzunehmen, daß ihre Rückenaugen außer dem ebengenannten Zwecke dazu dienen, sie aus trübem, durch Sand oder Schlamm verunreinigten Wasser fernzuhalten, weil sich hier wenig Gelegenheit zum Abweiden von Algen findet, und die Atmungsorgane leicht verschmutzen. Diese hinsichtlich ihrer Lage im ganzen Tierreich wohl einzig dastehenden Schalenaugen sind ohne Zweifel aus den Makrästheten (vgl. S. 24) hervorgegangen, wobei sie sich nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelten, die wir als extra- und intrapigmen-

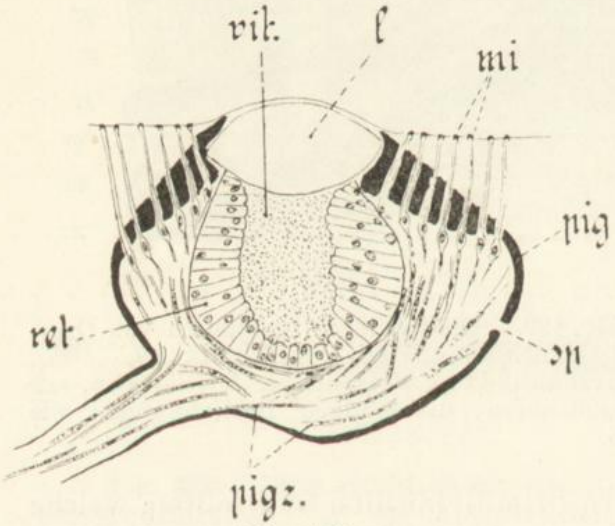


Fig. 440.

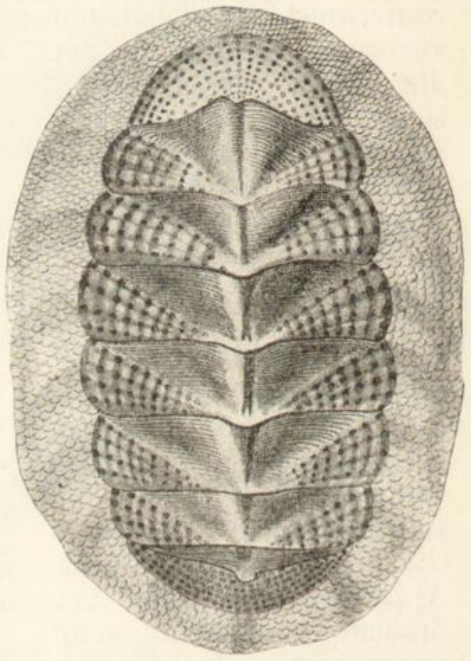


Fig. 441.

Fig. 440. Schalenauge von *Schizochiton incisus* nach PLATE. *l* Linse, *mi* Mikrästhet, *pig* Pigmentbecher, *pigz* Pigmentzellen, *ret* Retina, *vit* Glaskörper.

Fig. 441. Habitusbild eines tropischen *Chiton* mit zahlreichen Schalenaugen, aus Voyage de l'Astrolabe.

täre unterscheiden können. Wie wir früher betonten (S. 401), sind die Makrästheten schon lichtempfindlich, woraus sich ihre Differenzierung zu Linsenaugen erklärt. Nach ihrem Bau muß man sie auch für druckempfindlich, wie die Mikrästheten, halten, sie besitzen also vermutlich 2 verschiedene Sinneszellen. Bei den extrapigmentären Schalenaugen (**10**) liegt das Pigment (*8*) außerhalb des eigentlichen Organs in dem Tegmentum (*6*) der Schale und wird von besonderen Epithel-

zellen (*7*) ausgeschieden, die sehr lang ausgezogen sind und von der ästhetenbildenden Kante des Mantels entspringen. Aus der Abbildung erhellt die Uebereinstimmung des Auges mit den Makrästheten: die Linse ist aus der Scheitelkappe (*2*) hervorgegangen, während die Retinazellen (*4*) den wohl gleichzeitig sensiblen Drüsenzellen (*9*) entsprechen und auch die Linse ausscheiden. Sie gehen an ihrer Basis in die Nervenfasern über, welche sich zusammen bis zu den Nerven des Mantels und damit bis zu den pleurovisceralen Marksträngen verfolgen lassen (vgl. I, **434**, S. 443). Da diese Sinnesorgane von der sie erzeugenden Mantelkante allmählich abrücken, tritt der Faserstrang mit den Nervenfasern, Pigmentzellen und anderen Füllzellen seitlich an das Auge heran. Nach NOWIKOFF schiebt sich zwischen Retina und Linse noch ein faseriger Glaskörper ein, ein Verhalten, welches ich nur bei *Schizochiton incisus* (**440**) gefunden habe, und es sollen zwischen den eigentlichen Sehzellen, die einen besonderen „Binnenkörper" enthalten, schmale Stützzellen vorkommen, denen die Ausscheidung des Glaskörpers zugeschrieben wird. Derartige Schalenaugen finden sich nur bei den auch in anderen Organen besonders hoch differenzierten Subfamilien der Toniciinen und Liolophurinen, zu denen viele Arten aus warmen Meeren gehören. Die Augen treten stets in großer Zahl auf und verteilen sich auf die erste und die letzte Schale und die Seitenfelder der mittleren Schalen, wobei sie in Reihen angeordnet sind, die sich mit dem Wachstum des Tieres spalten. Es lassen sich drei Typen der Anordnung feststellen, welche zugleich eine phyletische Reihe bilden (**442**). Bei dem *Schizochiton*-Typus (1) bilden die Augen eine Reihe längs der Diagonallinie. Hierher nur *Sch. incisus*, welcher ungefähr 360 Augen hat, und die Gattung *Lorica*. Vorübergehend wird dieses Stadium von den Jugendformen der beiden nächsten Typen durchlaufen. Beim *Tonicia*-Typus (2) bilden die Augen einen mehrreihigen Streifen, der bei verschiedenen Arten verschieden breit wird. Beim *Acanthopleura*-Typus (3) kommt hierzu ein schmaler mehrreihiger Streifen am Hinterrand des Seitenfeldes der Schale. *Ac. echinata* besitzt bei mäßiger Schätzung über 8000 unversehrte Schalenaugen und dazu noch sehr viele, die durch Pilze und andere Parasiten der Schalen mehr oder weniger zerstört sind. Die intrapigmentären Schalenaugen sind bis jetzt bekannt von *Callochiton laevis* und *puniceus* und von *Chiton subfuscus* und *cummingsi*. Sie liegen in einem Makrästheten seitlich neben und kurz hinter dessen Scheitelkappe und bestehen aus einem Pigmentbecher, in den sich anscheinend eine oder

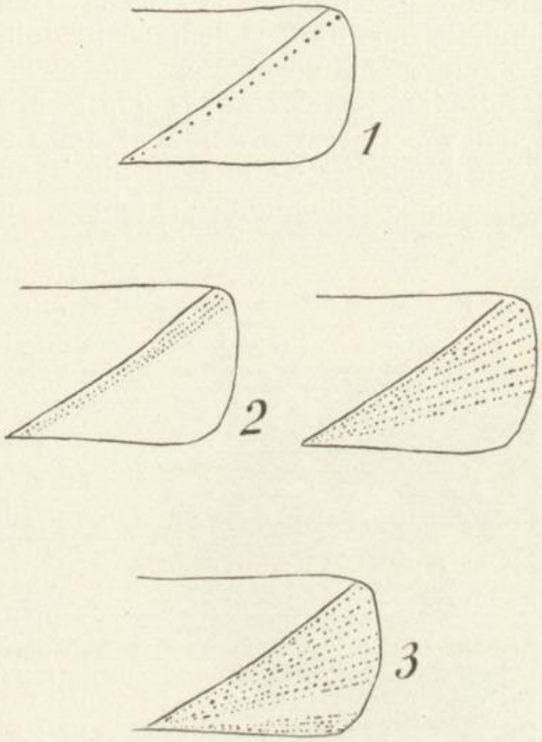


Fig. 442. Die Stellung der Schalenaugen auf den Seitenfeldern der Mittelschalen bei verschiedenen Chitonen, nach PLATE. 1 *Schizochiton*, 2 *Tonicia calbucensis* links, *T. lineolata* rechts, 3 *Acanthopleura*.

mehrere invertierte Sehzellen einsenken. Davor liegt eine Linse, welche bei *Callochiton* aus dem Tegmentum, bei *Chiton*-Arten aus einer besonderen Zelle hervorgeht. Die feineren Verhältnisse dieser winzigen Augen bedürfen noch weiterer Untersuchung. Die Chitonenlarven besitzen 2 Augen außerhalb des Velums, die noch nicht näher untersucht worden sind, aber vermutlich invertierte Pigmentbecherocellen darstellen. Die Augen der

m) Lamellibranchier

zeigen recht verschiedene Verhältnisse, indem neben primitiven Becheraugen (Filibranchier, *Lima*) zusammengesetzte Fächeraugen bei *Arca* und recht komplizierte invertierte Augen bei den springenden *Cardium* und den schwimmenden *Pecten*-Arten vorkommen. Bei den auf niedrigster phyletischer Stufe stehenden Protobranchiern (*Nucula*, *Yoldia*) sind Sehorgane nicht vorhanden, so daß die bei zahlreichen Filibranchiern (Mytiliden, Arciden, *Anomia*) und einigen Pseudolamellibranchiern (*Avicula*, *Perna*) sowohl bei den Larven wie auch bei den Erwachsenen vorhandenen 2 Kopfaugen als Neuerwerbungen und nicht als ein Erbteil schneckenartiger Vorfahren anzusehen sind. Ihre Lage ist sehr eigentümlich. Sie sitzen am Grunde des vordersten Fadens der inneren Kiemenreihe, so daß sie von der äußeren Reihe und von der Schale verdeckt werden und daher nur wenig Licht empfangen können. Trotzdem funktionieren sie noch, was daraus hervorgeht, daß sie bei Arciden und Mytiliden der Tiefsee verschwunden sind, und daß bei *Anomia* und *Meleagrina* von den 2 larvalen Augen nur dasjenige der linken Seite sich erhält, weil die Tiere auf der rechten Schale aufliegen und daher das rechte Auge vom Lichte abgewandt ist. Fig. **443** gibt ein Bild eines solchen Becherauges von *Modiolaria marmorata:* die Linse (*Li*) hängt mit der Cuticula des benachbarten Kiemenepithels zusammen und ist als eine cuticulare Bildung anzusehen, welche durch Sekretfäden mit den pigmentierten Sehzellen verbunden ist. Stiftchen oder Stäbchen sind bis jetzt nicht nachgewiesen. Bei *Mytilus minimus* ist die Bildung einer Linse noch nicht deutlich, sondern der Becher wird nur wie bei *Patella* von einer homogenen Sekretmasse eingenommen. Bei *Lima squamosa* (**444**) und *excavata* finden wir auf etwas höherer Stufe stehende Becheraugen, die freilich mit den Kiemenaugen nicht homologisiert werden können, da sie am Mantelrande zwischen den Tentakeln in größerer Zahl (15) sitzen. Ihr Erwerb hängt wohl mit dem Schwimmvermögen dieser Tiere zusammen. An der Mündung sind die Augen kreisartig eingeschnürt, und die Retina besteht aus pigmenthaltigen Sekretzellen, welche die Glaskörpermasse (*emp*) ausscheiden, und aus hellen Sehzellen, welche

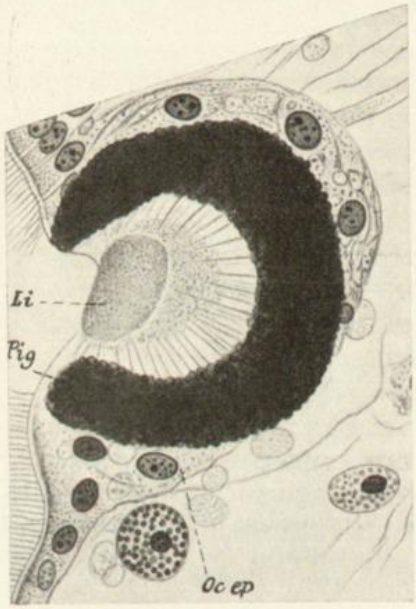


Fig. 443. Kiemenauge von *Modiolaria marmorata* nach List. *Li* Linse, *Pig* Pigment, *Cut* Cuticula, *Kep* Kiemenepithel, *Oc.ep* Retina.

mit einem kolbenförmigen Stäbchen (*stb*) in die Sekretmasse eintauchen. Sie werden von einer Neurofibrille durchzogen, die im Stäbchen mit einer Verdickung endet und proximal in die Nervenfaser übergeht. Der Opticus entspringt aus dem Ringnerven des Mantels.

Die Komplex- oder Fächeraugen der festgehefteten *Arca noae* und der freibeweglichen *Pectunculus*-Arten erinnern in vieler Hinsicht an die Kiemenaugen von *Branchiomma* (**411**). Sie sitzen am Mantelrand und zwar da, wo der mittlere Teil desselben der Unterlage zugekehrt ist, nur vorn und hinten. Bei *Arca* können gegen

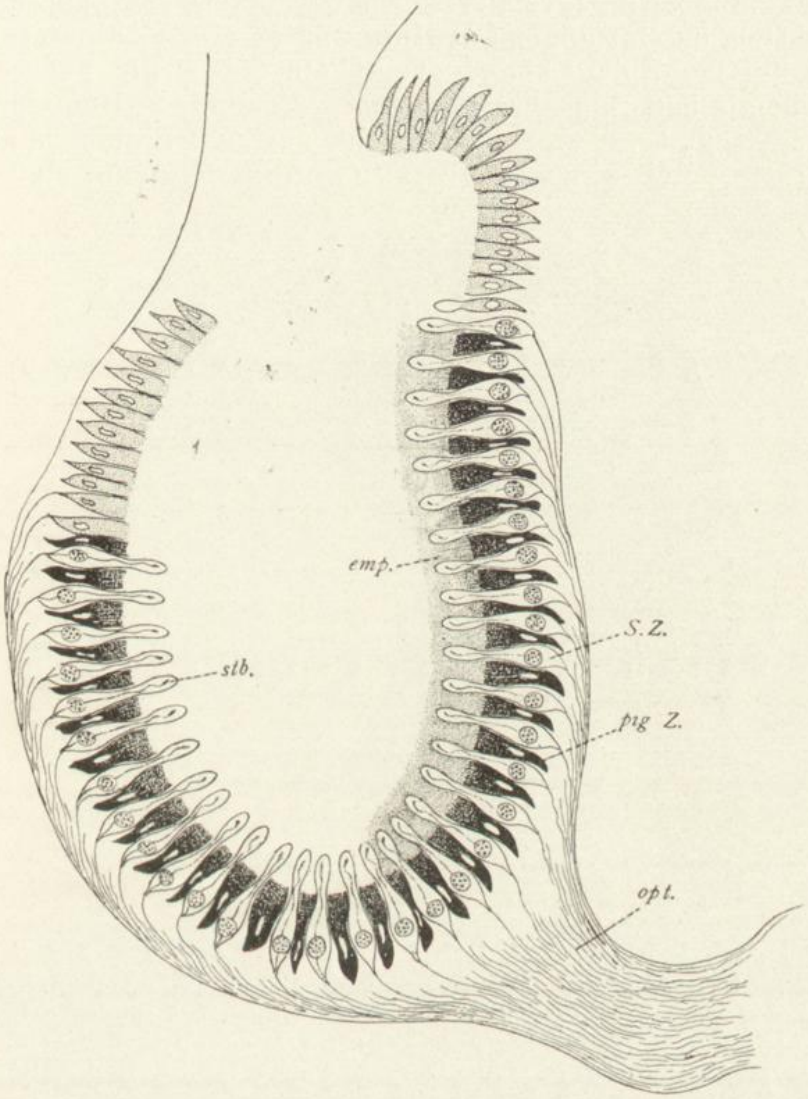


Fig. 444. Mantelauge von *Lima squamosa*, schematisiert, nach Hesses Angaben aus Küpfer. *emp* Emplem, Glaskörper (nur rechts angedeutet), *stb* Stäbchen, *SZ* Sehzelle, *pigZ* Pigmentzelle, *opt* Sehnerv.

100 Augen an jedem Mantelsaum vorkommen, welche verschieden groß sind und aus 10—80 Einzelaugen (Ommen) bestehen. Jedes derselben (**445**) wird von einer Sehzelle und einer Scheide von Pigmentzellen gebildet, welche beide verlängerte Epithelzellen sind. Die Sehzelle beginnt distal mit einer konvex-konkaven cuticularen Kappe (*cu*), welcher sich der Zellkern dicht anlegt. In dem darauf folgenden durchsichtigen Protoplasma liegen grobkörnige Massen in bestimmter Anordnung (*diop. ap.*); ob sie aber eine dioptrische Bedeutung haben, ist

zweifelhaft. Die Nervenfaser durchzieht den basalen Zellabschnitt und soll hier dicht mit rechtwinklig zu ihr gestellten Stiftchen, also mit einem inneren Stiftchensaum, besetzt sein. Die zur optischen Isolierung dienenden Pigmentzellen bilden um jede Sehzelle eine eigene Hülle; es kann aber vorkommen, daß eine Zelle 2 benachbarten Pigmentzellen angehört. Gewisse Fasern zwischen beiden Zellsorten bedürfen noch der Aufklärung. Durch die Verlagerung der rezipierenden Elemente in die Tiefe der Sehzellen wird bewirkt, daß nur mit der Zellachse parallele Strahlen zur Wirkung kommen.

Sehr komplizierte invertierte Augen finden sich am Mantelrand mancher Arten der Gattungen **Cardium** und *Pecten*. Bei ersterer Gattung sitzen sie auf der Spitze kleiner Tentakeln (**446**), die außerdem noch ein zur chemischen Sinneswahrnehmung dienendes „Haarsinnesorgan" (*si.ha.*) tragen und in größerer Anzahl auf den Siphonen und neben ihnen wurzeln. Bei dem sehr großen *Cardium muticum* sind etwa 200

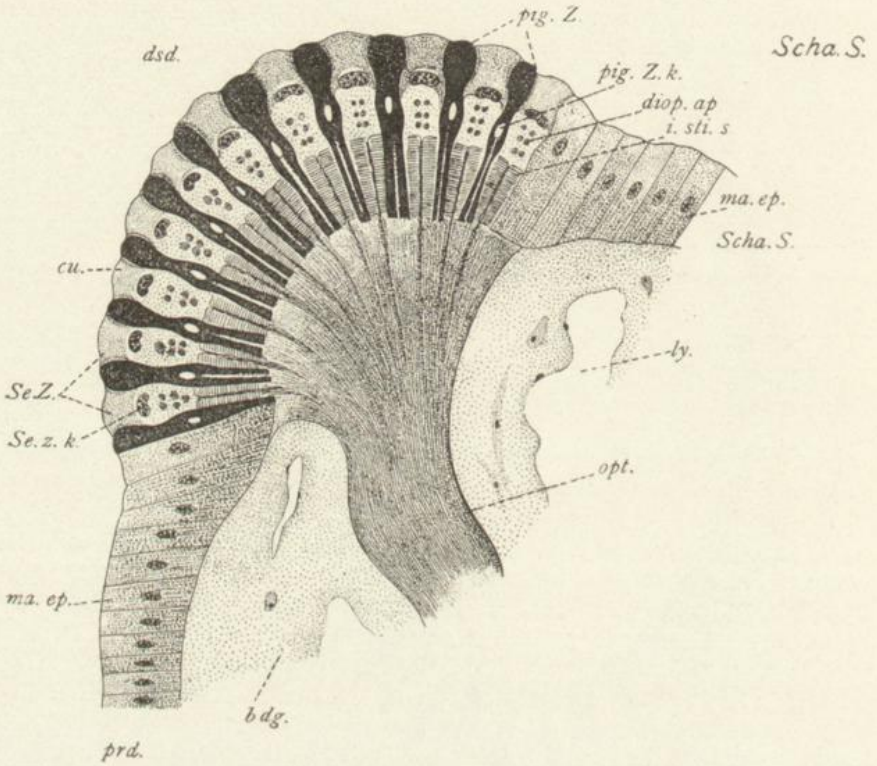


Fig. 445. Komplex- oder Fächerauge vom Mantelrande von *Arca noae* nach KÜPFER. *dsd* distad, *prd* proximad, *Scha.S* Schalenseite, *bdg* Bindegewebe, *cu* linsenartige Cuticula, *diop.ap* dioptrischer Apparat, *i.sti.s* innerer Stiftchensaum, *ly* Lymphraum, *ma.ep* Mantelepithel, *opt* Opticus, *pig.Z* Pigmentzellen, *pig.Zk* Kern der Pigmentzelle, *Se.Z* Sehzelle, *Se.z.k* deren Kern.

Tentakeln vorhanden, von denen die Hälfte Augen tragen, die einen Durchmesser von 300 μ erreichen können. Bei *Cardium edule* sind die Augen einfacher gebaut als bei *muticum* und fehlen bei manchen Arten dieser Gattung vollständig. Bei *C. muticum* folgt auf die Cornea eine große Linse (*li*), deren schmale Zellen nach hinten zu breiter und wasserreicher werden und so ohne scharfe Grenze in den sog. Glaskörper (*Gl.k.*) übergehen. Der mit vielen dunkelbraunen Farbstoffen gefüllte Pigmentbecher ist nach WEBER vorn dickwandiger als hinten, was in Fig. **446** nicht richtig wiedergegeben ist. Er wird von einer dünnen bindegewebigen und weiter nach außen von einer muskulösen Hülle umgegen, welche vielleicht durch Veränderung der Linsen-

form eine Akkommodation bewirkt. Der Pigmentbecher wird hinten durchsetzt vom Opticus, welcher sich in mehrere Aeste spaltet, welche die Retina umgreifen und unter Einschaltung einiger Ganglienzellen (*g. z.*) in die Sehzellen von vorn übergehen. Diese haben also eine invertierte Lage. Der eigentliche Zellkörper trägt einen dunklen Kolben, das Stäbchen, und beide Abschnitte werden von der Neurofibrille (*ax.fi*) durchzogen. Die benachbarten Zellen und Stäbchen schließen eng aneinander. Die darauf nach hinten folgende Schicht von kubischen Stützzellen (die sog. Chorioidea) schiebt sich zwar etwas zwischen die Stäbchen, aber nicht in dem Maße, wie es in dem Schema dargestellt ist. Das sog. Tapetum (*tap*) ist eine faserige Schicht, welche nach

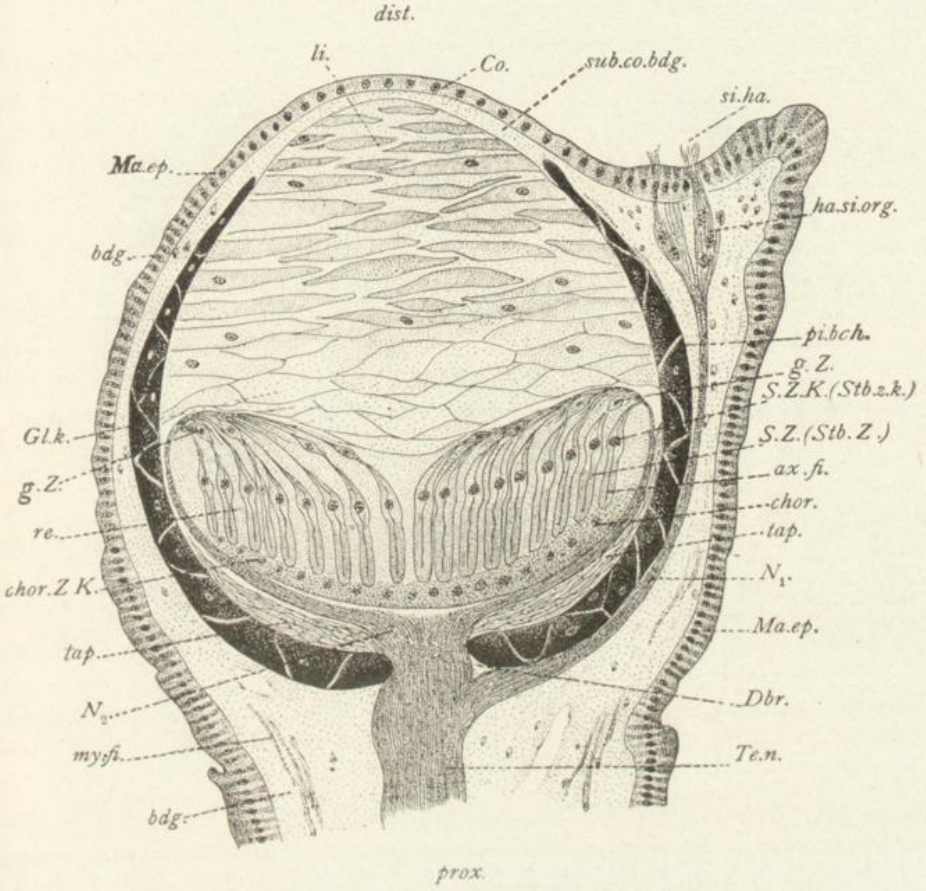


Fig. 446. Medianschnitt durch das Mantelauge von *Cardium muticum*, schematisiert, nach WEBER (die Sehzellen schließen eng aneinander und der Pigmentbecher ist vorn dicker als hinten). *ax.fi* Axialfibrille, *bdg* Bindegewebe, *chor* sog. Chorioidea, *chor.Z.K* deren Kerne, *Co* Cornea, *Dbr* Durchbruchstelle des Opticus, *dist* distal, *Gl.k* Glaskörper, *g.Z* Ganglienzellen, *g.Z.K* deren Kerne, *ha.si.org* Haarsinnesorgan, *li* Linse, *my.fi* Muskelfibrillen, *Ma.ep* Mantelepithel, N_1 Nerv zum Haarsinnesorgan, N_2 Opticus, *pi.bch* Pigmentbecher, *prox* proximal, *re* Retina, *si.ha* Sinneshaare, *sub.co.bdg* subcorneales Bindegewebe, *S.Z* Sehzelle, *S.Z.K* deren Kern, *tap* Tapetum, *Te.n* Tentakelnerv.

WEBER zu den Pigmentzellen gehört und von diesen auch stellenweise durchsetzt wird. Sie bedarf noch der Aufklärung. Linse, Glaskörper, Sehzellen und Chorioidea entstehen aus abgeschnürten Epidermiszellen, während die Pigmentzellen und das Tapetum mesodermalen Ursprungs sind. *C. edule* und das augenlose *C. tuberculatum* sehen nicht einen ihnen genäherten Stab, sind aber für Lichtreize und besonders für Beschattung empfindlich.

Bei **Pecten** sitzen am Mantelrand zwischen zahlreichen langen Tentakeln, welche überall pigmentiert sind, viele helle kleine Fortsätze mit einem großen Auge. Dieses erscheint bei schwächerer Vergrößerung als ein dunkelbrauner Pigmentring mit stark vorspringender Cornea. Bei *Spondylus* ist das Auge in allen wesentlichen Verhältnissen ebenso gebaut wie bei *Pecten*, aber es ist kleiner und sitzt auf einem kürzeren Stielchen. Wie ein Vergleich der Fig. **447** mit **446** erkennen läßt, hat das *Pecten*-Auge eine große Aehnlichkeit mit demjenigen von *Cardium*, was bei der sonstigen Verschiedenheit beider Gattungen nur als Homoiologie gedeutet werden kann. Der Hauptunterschied besteht darin, daß

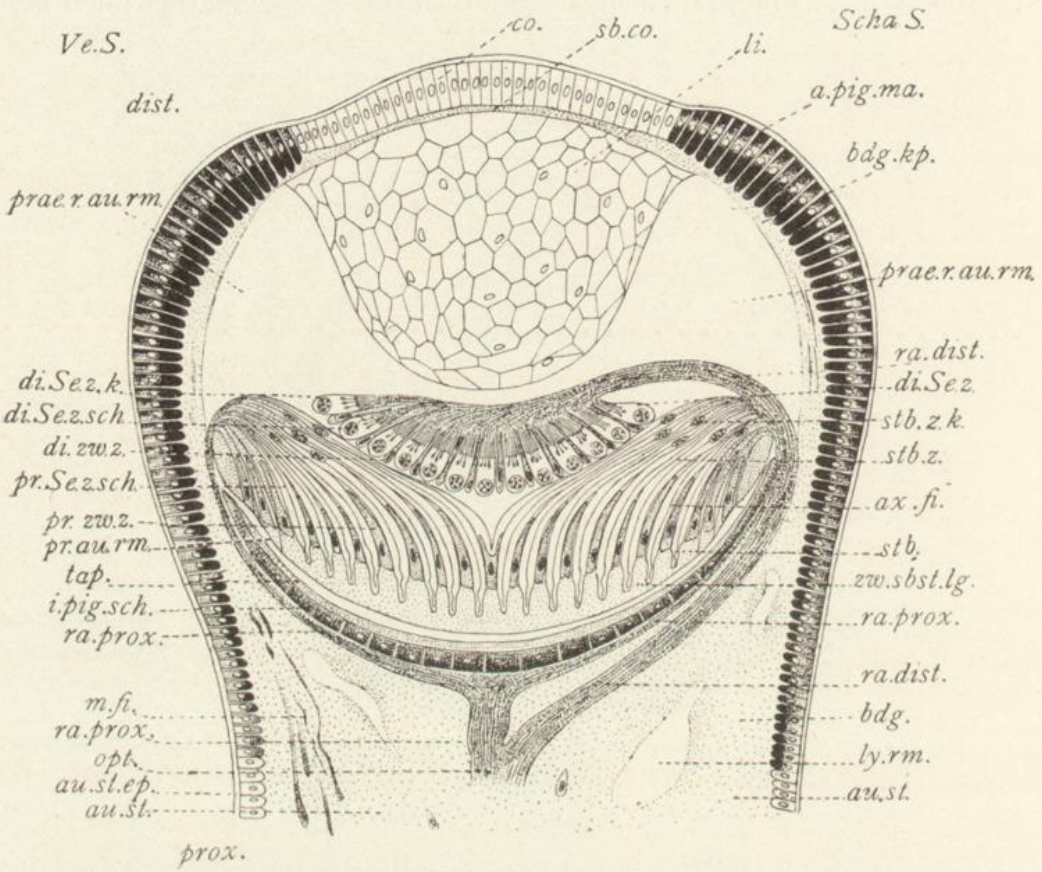


Fig. 447. Medianer Durchschnitt durch das Mantelauge von *Pecten*, schematisch nach Küpfer. *dist* distal, *prox* proximal, *Scha.S* Schalenseite, *Ve.S* Velarseite, *a.pig.ma*, *i.pig.ma* äußerer, innerer Pigmentmantel, *au.st* Augenstiel, *au.st.ep* dessen Epithel, *ax.fi* axiale Fibrille, *bdg* Bindegewebe, *co* Cornea, *di.Se.z* distale Sehzelle, *di.Se.z.k* deren Kern, *di.Se.z.sch* distale Sehzellenschicht, *di.zw.z* distale Zwischenzellen, *li* Linse, *ly* Lymphraum, *m.fi* Muskelfibrille, *opt* Opticus, *pr.Se.z* proximale Sehzelle, *prae.r.au.rm* präretinaler Augenraum, *pr.au.rm* proximaler Augenraum, *ra.dist*, *ra.prox* Ramus distalis, proximalis, *sb.co* Subcornea, *stb* Stäbchen, *stb.z* Stäbchenzelle, *tap* Tapetum, *zw.sbst.lg* Zwischensubstanzlage.

die Kammuschel eine äußere und eine innere Pigmentschicht und zwei Lagen von Sehzellen besitzt. Die äußere Pigmentschicht gehört dem Epithel des Augenstiels an und läßt nur die gewölbte und in der Mitte aus besonders hohen Zellen gebildete Cornea frei. Das innere Pigment (*i.pig.sch*) umgreift als flache Schüssel die Retina, wird aber nicht, wie bei *Cardium*, von dem Opticus durchbrochen. Dieser zerfällt in einen Ramus proximalis, welcher nach außen vom Pigment nach vorn zieht zu den hinteren Sehzellen, und in einen R. distalis für die vorderen

Sehzellen. Vermutlich dienen die distalen, der Linse näheren Sehzellen zum Sehen in die Ferne, die proximalen zum Nahsehen. Ihre Unterschiede im feineren Bau machen es aber wahrscheinlich, daß noch andere physiologische Differenzen vorliegen. Die bindegewebige Hülle unter dem äußeren Pigmentepithel bildet hinter der Cornea eine dünne Lamelle, die Subcornea (*sb.co*), an die sich nach hinten die bikonvexe, aus großen hellen polygonalen Zellen gebildete Linse anschließt. Der präretinale Augenraum ist ein gewebefreier, vermutlich von Blut erfüllter Lymphraum, wie solche auch weiter nach hinten im Stiel vorkommen. Die distalen Sehzellen (*di. Se.*) verschmälern sich proximal und gehen hier in eine Nervenfaser über, deren Fibrillen im basalen Drittel der Zelle nebeneinander verlaufen und hier frei enden. Man nennt diese Zellen daher auch wohl Bürstenzellen. Sie sind früher als Flimmerzellen gedeutet worden. Der große Kern liegt im distalen Zellende und, da die Zellen invertiert sind, nach hinten von dem inneren Stiftchensaum. Zwischen diesen Zellen liegen Zwischenzellen (*di.zw.z*), welche nicht in eine Nervenfaser auslaufen und daher als Stützelemente anzusehen sind. Die viel größeren proximalen Sehzellen werden auch Stäbchenzellen (*stb.z*) genannt, weil sie mit einem kolbenförmigen, in der Richtung der Sehachse liegenden Stäbchen abschließen, während der basale Abschnitt nach außen umbiegt. Sie werden in ganzer Länge von einer Neurofibrille durchzogen (**429** C). Zwischen diesen schlanken Gebilden schieben sich fadenförmige Zwischenzellen ein, von denen häufig nur die Kerne zu erkennen sind. Die Stäbchen tauchen in eine „Zwischensubstanz" ein, welche anfangs zellig ist, später kernlos und homogen wird. Auf der Innenfläche der inneren Pigmentschicht breitet sich ein stark lichtbrechendes Tapetum (*tap*) aus, welches aussieht, als ob es sich aus dünnen Blättchen aufbaut. Nach Hesse enthält es einen Kern und ist daher als eine eigentümliche Zelle anzusehen. Sie dient zur Reflexion und dadurch zur vermehrten Reizung der Stäbchen. Ein an den Präparaten stets beobachteter schmaler Spaltraum zwischen Tapetum und Zwischensubstanz ist wohl Kunstprodukt.

Die frühere Auffassung, daß ontogenetisch das *Pecten*-Auge wie dasjenige der Wirbeltiere sich anlegt, indem eine ectodermale Augenblase sich einstülpt und aus ihrer vorderen Lage die doppelschichtige Retina, aus der hinteren den Pigmentbecher hervorgehen läßt, hat sich nicht bestätigt. Nach Küpfer treten frühzeitige Ectodermzellen auf und wandern als erste Anlage der Retina in die Tiefe. Zuerst entstehen aus ihnen die distalen Sehzellen und ordnen sich epithelartig an. Ihre Randzellen werden zu den proximalen und schieben sich nach innen und hinten vor die zuerst angelegten. Die Linse ist mesodermalen Ursprungs und geht aus Bindegewebszellen hervor, die in die Augenpapille einwandern. Tapetum, innere Pigmentschicht und Zwischensubstanz sind wahrscheinlich ebenfalls mesodermale Bildungen. Die Augen sind auf frühen Stadien so gestellt, daß ihre optische Achse senkrecht zum Augenstiel und zur Schale steht. Sie beschreiben dann eine allmähliche Drehung um 90°, wodurch diese Achse mit derjenigen des Augenstiels zusammenfällt. Hand in Hand damit spaltet sich der anfangs einheitliche Opticus in zwei Aeste. Die Zahl der Augen nimmt während des Gesamtwachstums beständig zu, so daß alte Tiere des sehr großen *Pecten tenuicostatus* 100 Augen an jedem Mantelrand haben können, während der mittelgroße *P. jacobaeus* 40—60, der kleine *P. opercularis* 20—40 aufweist. Die ungleichschaligen Arten haben

an dem nach oben gekehrten Mantelrand (meist dem linken) zahlreichere und größere Augen als an dem unteren.

n) Cephalopoden.

Bei den primitiven Tetrabranchiaten (**Nautilus**) steht das Auge auf so viel einfacherer Stufe als bei den Dibranchiaten, daß jede Gruppe eine besondere Schilderung erheischt. Das Auge von *Nautilus* sitzt jederseits am Kopf und ist im Vergleich mit den höheren Tintenfischen sehr klein (vgl. I, **470**, *oc*). Es ruht auf einem Stiel (**450** A, *a*), welcher die zahlreichen Bündel des Sehnerven (**448**) umschließt und durch Muskeln etwas verkürzt, aber sonst nicht bewegt werden kann. Das Auge ohne Stiel hat etwa eine Höhe von 25 mm und eine Breite von 24 mm. Die etwas nach außen gewölbte Vorderfläche wird von einer Oeffnung durchbrochen, die bei wenig Licht einen Durchmesser von 2,5 mm hat, aber bei starker Belichtung bis auf einen schmalen Schlitz zusammengezogen werden kann. Es muß also in der vorderen Augenwand ein anatomisch noch nicht nachgewiesener Sphinkter vorhanden sein. Die Oeffnung führt in eine etwa 14 mm tiefe Augenhöhle, welche mit Seewasser gefüllt ist und keinerlei lichtbrechenden Apparat enthält. Das Auge steht also, wie bei *Patella* und *Mytilus*, auf der Stufe einer offenen Grube, erhebt sich aber durch die kontraktile Pupille zu hoher Leistungsfähigkeit. Eine weitere Besonderheit ist eine Rinne mit starkem Flimmerepithel (**450** C, *b*), welches von der Pupille ventralwärts zum Rand der

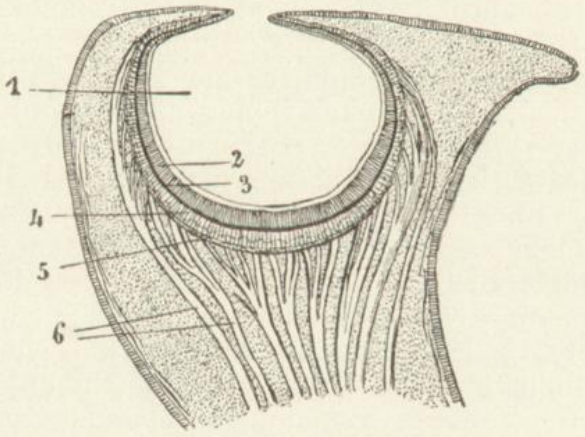


Fig. 448.

Fig. 448. Auge von *Nautilus* nach HENSEN. *1* Augenhöhle, *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Schicht der Kerne der Sehzellen und Stützzellen, *5* Zone der Bindegewebszellen, *6* Aeste der Sehnerven.

Fig. 449. Längsschnitt durch die Retina von *Nautilus* nach MERTON, schematisch. *bm* Basalmembran, *bz* Bindegewebszelle, *gm* Grenzmembran, *lf* Stützfaser der Limitanszelle, *lfk* deren Aufsplitterung und Uebergang in *lm* Limitansschicht, *ns* Kern der Sehzelle, *nl* Kern der Limitanszelle, *phs* Phaosom, *szpr*, *szd* proximaler, distaler Teil der Sehzelle, *zs* Zwischensubstanz.

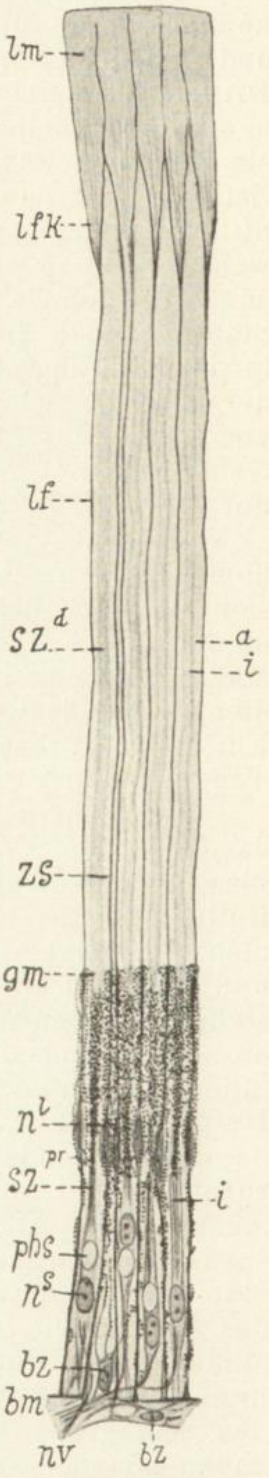


Fig. 449.

Vorderseite verläuft und wohl dazu dient, etwa eingedrungene Schmutzteile aus dem Auge herauszuschwemmen. Der Ventralrand der Vorderseite wird von einer niedrigen Hautfalte (C, *b*) umfaßt, deren Bedeutung nicht klar ist. Die Innenseite der Vorderfläche ist tiefschwarz, während die die ganze Augenhöhle auskleidende Retina grau erscheint, da ihre basale Pigmentlage von einer pigmentfreien Stäbchenschicht überdeckt ist, welche ungefähr doppelt so hoch ist (**448**, **449**). Die aus dem Ganglion opticum des Gehirns entspringenden Nervenbündel spalten sich in viele Fasern, welche durch zahlreiche Poren der Basalmembran (**449** *bm*) zu den Sehzellen gelangen. Außer von einigen Muskeln wird das Auge nur von Bindegewebe umgeben. Eine Knorpelkapsel und eine Argentea fehlen. Es treten auch keine Blutgefäße in die Retina.

Die Retina setzt sich aus Sehzellen (*sz*) und Stützzellen, sog. Limitanszellen zusammen. Daneben kommen jederseits der Basalmembran einige Bindegewebszellen (*bz*) vor, es fehlen aber Ganglienzellen. Die Stützzellen sind sehr lange Elemente, welche von einer

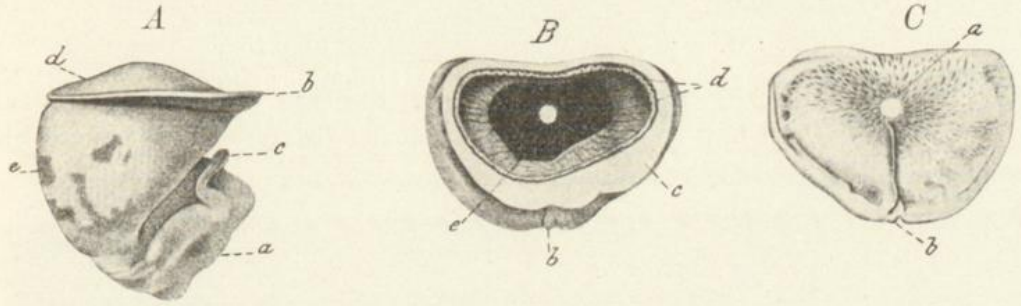


Fig. **450**. Auge von *Nautilus* nach HENSEN. **A** von der Seite. *a* der Stiel, *b* der membranöse Rand, *c* Augententakel, *d* Ort der Pupille, *e* Epithelreste. **B** Vorderfläche des Auges, von hinten und innen gesehen. **C** von vorn gesehen. *a* Pupille, *b* Augenrinne, *c* Augenhülle, *d* Durchschnitt der Retina, *e* künstlich erzeugter Fleck in der Pigmenthaut.

Stützfaser (*lf*) durchzogen werden, die sich am distalen Ende kegelförmig aufspaltet und in die homogene Limitans (*lm*) übergeht. Die Basalmembran und die den pigmentierten Teil nach vorn abschließende Grenzmembran (*gm*) scheinen durch seitliche Verlängerungen der Stützfaser gebildet zu werden. Die Stützzellen sind bis zur Grenzmembran dicht pigmentiert. Die zwischen ihnen liegenden Sehzellen sind an der Basis pigmentfrei und enthalten hier außer dem Kern einen glänzenden Binnenkörper (Phaosom?). Bis zur Grenzmembran führen sie darauf ebenfalls Pigment; weiter nach außen verschmälern sie sich zu dem sog. Stäbchen, einer Röhre mit zentraler Neurofibrille, welche sich fast bis zur Limitans verfolgen läßt. Die Stäbchen liegen eingebettet in einer „Zwischensubstanz" und sind ohne Zweifel die rezipierenden Elemente. Ein Vergleich mit der Retina der höheren Tintenfische (**463**) lehrt, daß sie bei *Nautilus* noch insofern primitiver gebaut ist, als die Körper der Sehzellen noch nicht unter das Niveau der Basalmembran gerückt sind.

Die Augen der dibranchiaten Tintenfische sind von bedeutender Größe. Dies gilt besonders für diejenigen der Decapoden, welche etwas größer sind als diejenigen der Octopoden. Ich gebe hier nach BEER von einigen Arten die Körperlänge und die Augenlänge in cm an: *Todarodes veranyi* 14 : 1,8; *Sepiola rondeleti* 8,5 : 1; *Sepia officinalis* 26 : 3; *Loligo vulgaris* 24 : 1,8; *Octopus vulgaris* 56 : 1,7; *Eledone*

moschata 42 : 1,6. Bei den Zehnfüßlern übertrifft das Auge meist $^1/_{10}$ der Körperlänge, während es bei den Achtfüßlern $^1/_{20}-^1/_{30}$ dieser Länge mißt. Da die Octopoden im allgemeinen primitiver sind als die Decapoden, so hat die Größe der Augen im Laufe der Stammesgeschichte zugenommen. Fig. **451** zeigt die durchsichtige pelagische *Sepiola rondeleti*, bei der die Größe der Augen besonders auffällt. Sie können hier $^1/_4$ des Körpergewichts erreichen. Bei einem zehn-

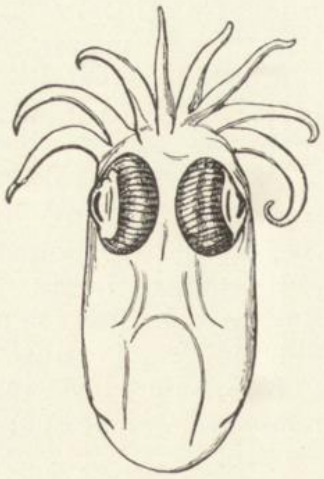


Fig. 451.

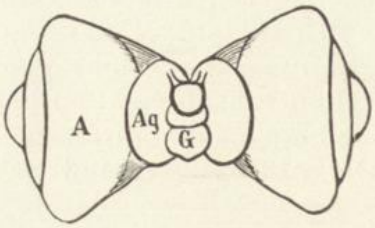


Fig. 452.

Fig. 451. *Sepiola rondeleti*, nat. Gr., um die Größe der Augen zu zeigen. Nach Beer.

Fig. 452. Gehirn und Augen eines 16 cm langen *Todarodes veranyi* nach Beer. *A* Auge, *Ag* Augenganglion, *G* Gehirn.

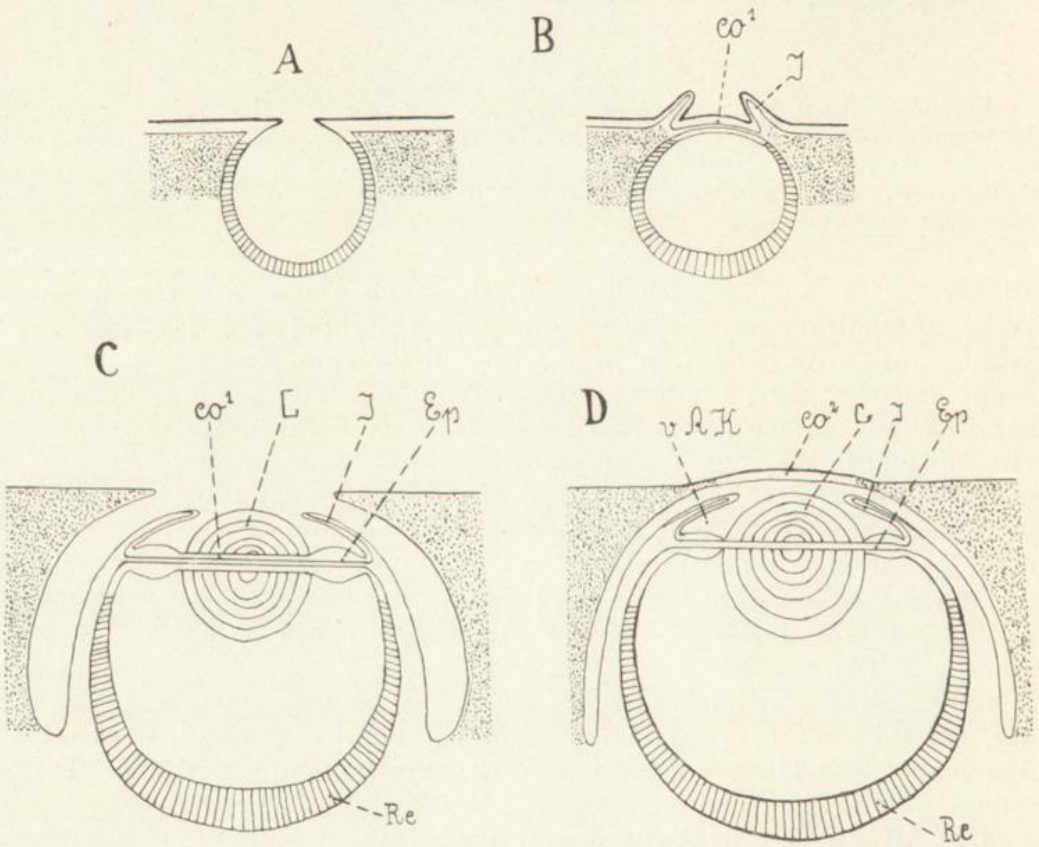


Fig. 453. Schemata zur Entwicklung des Auges der dibranchiaten Cephalopoden. **A** erste Anlage (*Nautilus*-Stadium). **B** Abschnürung der Augenblase und Anlage der Iris. **C** Schema des Oegopsidenauges (*Ommastrephes*). **D** Schema des Myopsidenauges mit geschlossener vorderer Augenkammer, aber noch ohne Lidfalten. co^1 primäre Cornea, co^2 sekundäre, bleibende Cornea, *J* Iris, *L* Linse, *Ep* Epithelkörper, *Re* Retina, *vAK* vordere Augenkammer. Körperhaut punktiert. Orig.

füßigen Riesentintenfisch von 10 m Armlnge hatäte das Auge einen Durchmesser von 37 cm und stellte damit das größte überhaupt bekannte Sehorgan dar. Aus der Größe der Augen erklärt es sich auch, daß die Augenganglien viel größer sind als das Gehirn (**452**). Die Augen sitzen bei den Decapoden an den Seiten des Kopfes, bei den Octopoden etwas mehr gegen den Rücken zu.

Ihr komplizierter Bau wird am leichtesten verständlich an der Hand der Entwicklungsgeschichte (**453**). Nachdem das Stadium des offenen *Nautilus*-Auges (*A*) durchlaufen und die Augenblase (*B*) gebildet ist, erhebt sich um die Vorderwand eine Ringfalte, die Iris (*I*). Es erfolgt dann die Bildung der Linse in einer in der ganzen Tierreihe einzig dastehenden Weise, indem deren vordere Calotte von dem Hautepithel, die größere hintere Halbkugel von dem vorderen Epithel der Augenblase ausgeschieden wird. Die Linse ist also zweiteilig und wird anfänglich durchzogen von zwei zarten Epithelien. Auf dem Stadium C bleiben unter den Decapoden die sämtlichen Oigopsiden[1]) (*Loligopsis, Ommastrephes, Corynomma* [**457**] *Calliteuthis, Histioteuthis* etc.) und von den Myopsiden[1]) die Gattung *Spirula* dauernd stehen, ferner von den Octopoden die Gattungen *Bolitaena, Eledonella* und *Amphitretus* (**459**, **460**). Dabei liegt das Auge in einer tiefen Hauttasche, durch deren

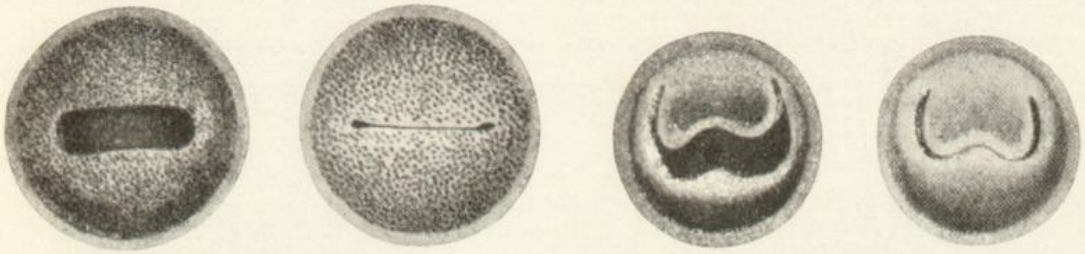


Fig. 454. Fig. 455.

Fig. 454. Lidspalte von *Eledone* und *Octopus*, offen und geschlossen, nach Hess.
Fig. 455. Lidspalte von *Sepia*, offen und geschlossen, nach Hess.

weite Oeffnung das Seewasser eindringt. Die Linse ragt mehr oder weniger weit aus der runden Irispupille hervor. Bei allen übrigen Tintenfischen, also bei den Myopsiden (*Loligo, Sepiola, Sepia*, **456** *Po*) unter den Zehnfüßlern und fast allen Octopoden hat sich die Hauttasche ganz oder bis auf einen kleinen Porus geschlossen und ist dadurch zur vorderen Augenkammer geworden. Die Verschlußhaut ist in der Mitte durchsichtig und geht außen in die Körperhaut über. Wir bezeichnen sie als Cornea (*co*^{2}), fügen aber hinzu, daß dieser Terminus irrtümlich von älteren Anatomen für die Iris gebraucht wird; diese Cornea heißt richtiger sekundäre Cornea im Gegensatz zur primären (*co*^{1}), welche die Linse erzeugt und der Cornea im Schneckenauge (**426** *pi* + *pe*) homolog ist. Die vordere Augenkammer von *Sepia* ist mit Seewasser erfüllt, welches durch jenen Porus eintritt, der am Augenrande dicht unter der Lidspalte liegt. Bei *Loligo* und allen Octopoden fehlt der Porus und die vordere Augenkammer ist daher geschlossen. Ein weiterer Fortschritt kommt bei manchen Myopsiden und einigen Octopoden zustande, indem um die Cornea herum eine Lidfalte (**456** *Li*) mit einem Sphinkter von der Körperhaut gebildet wird. Sie hat bei *Sepia* die Form einer Ringfalte, während *Octopus* und *Eledone* nur ein

1) οἴγνυμι öffnen, μύω sich schließen, ὄψ Auge.

von oben-dorsal herabhängendes Augenlid besitzen. Außerdem kann die Lichtmenge durch die Irispupille reguliert werden. Bei *Octopus* und *Eledone* (**454**) erscheint die Pupille meist als eine quere bandförmige Oeffnung, kann aber durch den Sphinkter so verengt werden, daß nur am vorderen und hinteren Ende je eine kleine Oeffnung übrig bleibt zum Sehen nach vorn und hinten. Bei *Sepia* (**455**) bildet der obere Pupillenrand einen zweiteiligen Lappen, welcher die Oeffnung bis auf einen vorderen und hinteren Schlitz schließen kann.

Die feineren Verhältnisse eines auf höchster Stufe stehenden Auges (*Sepia*) möge der Leser aus **456** entnehmen. Die Außenwand von Iris und Bulbus fällt durch ihren metallischen grünlichen oder rötlichen

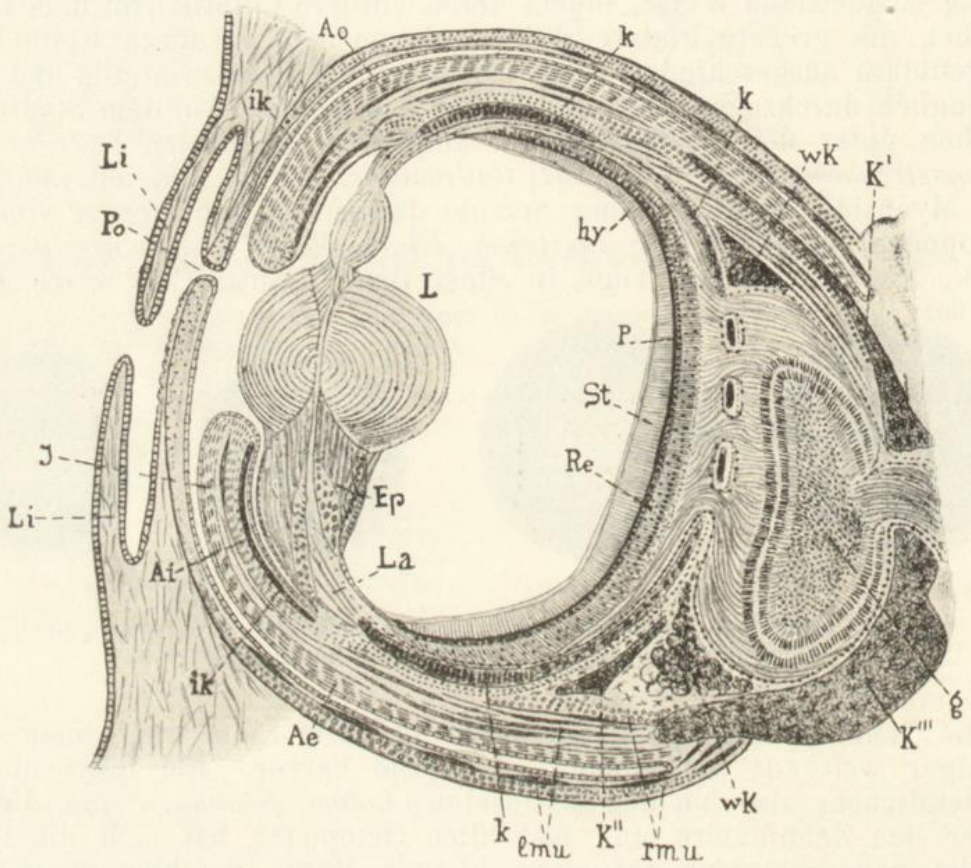


Fig. 456. Horizontaler Medianschnitt durch das linke Auge von *Sepia* nach HENSEN, schematisch, etwas verändert. Vergr. $^3/_1$. *Li* Lidfalte, *Po* Oeffnung der Cornea, *Ai*, *Ae* Argentea interna, externa, *ik* Irisknorpel, *K* Aequatorialknorpel, *K'* Trochlearknorpel, *K''* Hufeisenknorpel, *K'''* Orbitalknorpel, *J* Iris, *L* Linse, *Ep* Epithelkörper, *La* Ciliarregion mit LANGERschem Muskel, *hy* hyaline Limitans, *St* Stäbchen, *P* Pigment, *Re* Zellen der Retina, *g* Augenganglion, *wK* weißer Körper, *lmu*, *rmu* Längs- und Ringmuskeln.

Glanz auf. Er wird erzeugt durch eine sog. Argentea externa (*Ae*) und interna (*Ai*), welche durch Längsmuskeln (*lmu*) voneinander getrennt werden. Jede enthält große Bindegewebszellen, welche dicht erfüllt sind von parallelen Plättchen, die das Licht brechen und reflektieren. In der Iris folgt nach innen der Irisknorpel (*iK*). Viel stärker ist der sog. Aequatorialknorpel (*K*) in der Seitenwand des Bulbus entwickelt, der namentlich nach vorn zu verdickt ist. Das mächtige Augenganglion (*g*) wird geschützt von dem vorderen Trochlearknorpel (*K'*) und dem hinteren dicken Orbitalknorpel (*K'''*), an den sich die Kapsel

und die Bulbuswand anheften. Dazu kommt noch in der hinteren Wand der Hufeisenknorpel (*K''*) und ferner eine dünne siebartig durchbrochene Knorpelplatte, durch deren Löcher die zahlreichen Bündel des Opticus hindurchtreten, welche aus dem Ganglion opticum entspringen. Um diese herum liegt der viellappige sog. weiße Körper, Corpus album (*wk*), der aus einem bindegewebigen Maschenwerk mit zahllosen sehr kleinen Zellen sich aufbaut und dadurch an eine Lymphdrüse erinnert. Seine Funktion ist unsicher. Da bei *Corynomma* die beiden Nervi ophthalmici (**457**) durch ihn hindurchtreten, um sodann

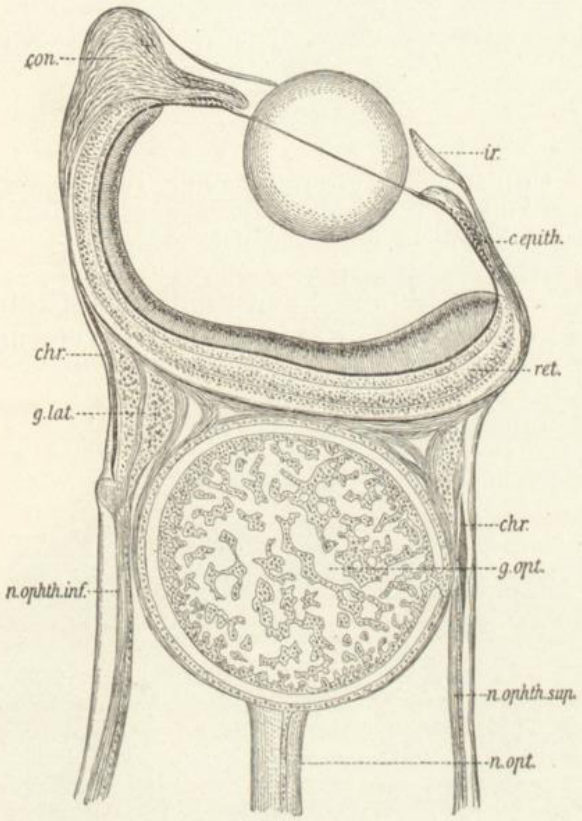


Fig. 457.



Fig. 458.

Fig. **457**. Medianer Längsschnitt durch das Stielauge von *Corynomma speculator* nach Chun. *chr* Chromatophoren, *c.epith* Epithelkörper der Linse, *con* ventraler bindegewebiger Conus des Bulbus, *g.lat* Ganglion laterale („weißer Körper"), *g.opt* Ganglion opticum, *ir* Iris, *n.opt* Nervus opticus, *n.ophth.inf* und *n.ophth.sup* Nervus ophthalmicus inferior und superior, *ret* Retina.

Fig. **458**. *Corynomma speculator* Chun. $^3/_1$. Aus der Tiefsee, mit Stielaugen.

die Seitenwand zu versorgen, wird er von Chun als ein Ganglion gedeutet, was aber sicher unrichtig ist, denn es besteht bei *Octopus* und *Ommastrephes* keine Verbindung mit dem Augenganglion. Ich vermute in ihm eine Drüse mit innerer Sekretion.

Die Linse und ihr Zusammenhang mit dem Epithelkörper (**456** *Ep*) ist in vieler Hinsicht noch unklar. Ihre vordere Portion ist bei *Sepia*, *Octopus* und vielen andern Arten kleiner als die hintere, während bei manchen Tiefseeformen (**460**) das umgekehrte Verhalten zutrifft; bei den meisten Arten hat die vordere die Gestalt einer Kugelkappe, die hintere ist stärker gewölbt, ungefähr parabolisch geformt. Jede Portion besteht aus zahllosen sehr feinen Lamellen, die nur bei starker Ver-

größerung hervortreten. Außerdem läßt sich eine ähnliche, aber viel größere konzentrische Schichtung schon unter der Lupe oder mit bloßem Auge wahrnehmen, die darauf beruht, daß immer eine Anzahl Lamellen

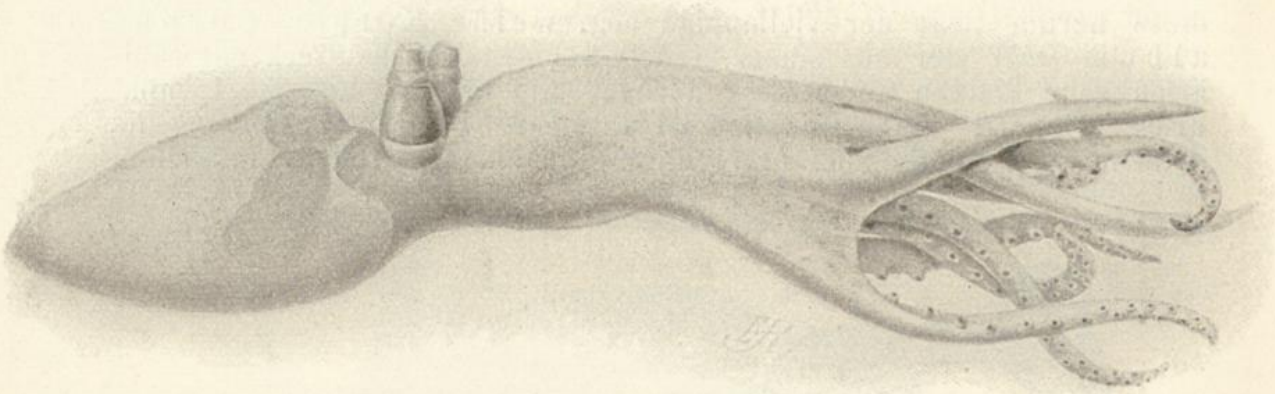


Fig. **459.** *Amphitretus pelagicus* CHUN, wenig vergrößert, mit Teleskopaugen. Die dicke gallertige und durchsichtige Außenschicht des Körpers war bei dem abgebildeten Exemplar abgerieben und ist daher nicht mitgezeichnet worden.

besonders fest zusammenhängen und zwischen ihnen Spalten auftreten. Vielleicht ist diese zweite Schichtung nur eine Folge der Konservierung.

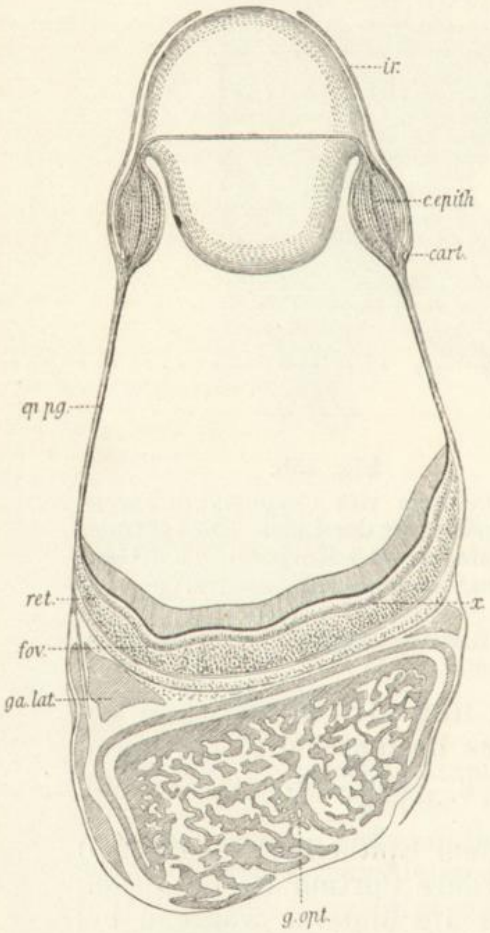


Fig. **460.**

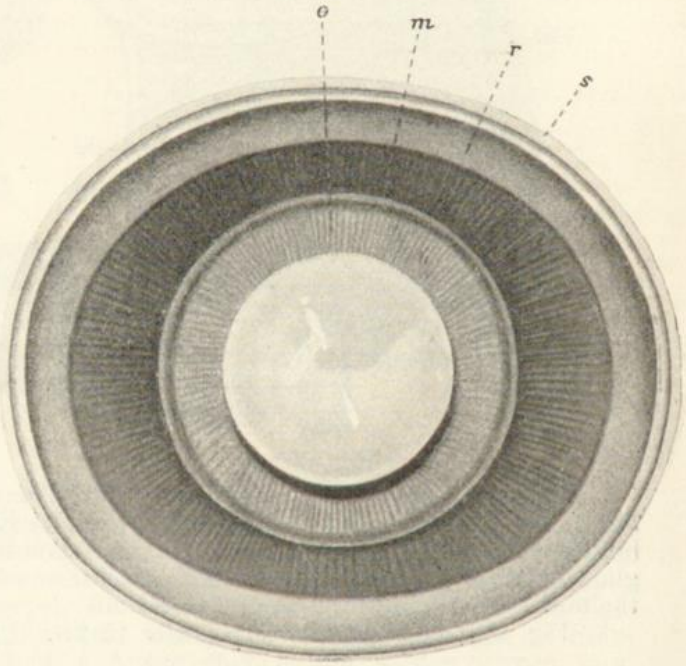


Fig. **461.**

Fig. **460.** Längsschnitt durch das Auge von *Amphitretus* nach CHUN. *cart* Knorpel, *ep.pg* Pigmentepithel, *fov* Fovea, welche auch an der Außenfläche des Bulbus hervortritt, *x* eine ähnliche zweite Stelle. Uebrige Bezeichnungen wie in **457.**

Fig. **461.** Vorderer Abschnitt eines *Octopus*-Auges, von hinten gesehen, nach HESS. *e* der Epithelkörper, *m* der mit Pigmentepithel bedeckte muskulöse Teil, *r* Retina, *s* Außenschicht.

Die frische Linse ist außen weich, im Innern hart. Die vordere und hintere Portion sind in der Mitte ganz fest miteinander verwachsen,

weichen aber weiter nach außen auseinander, und in die so gebildete keilförmige Ringfurche schieben sich die Ausläufer des Epithelkörpers

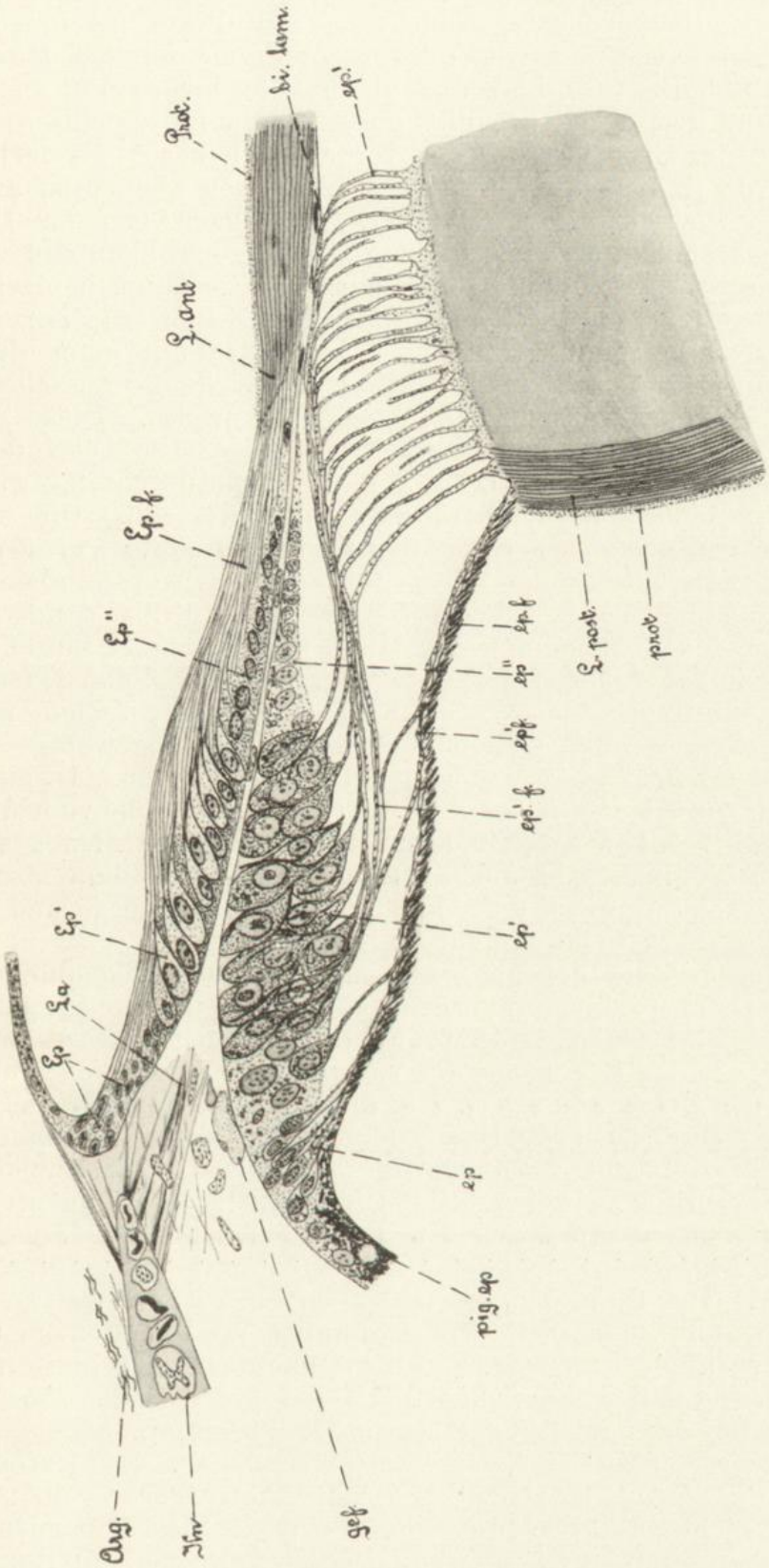


Fig. 462. Etwas exzentrischer Medianschnitt durch Linse, Epithelkörper und Retina eines *Octopus*. *Arg* Argentea, *bi.lam* bindegewebige Lamelle, *Ep*, *ep* Bildungsepithel, *Ep.f*, *ep.f* die fadenförmigen Ausläufer der Zellen desselben, *Ep'*, *ep'* Wachstumsepithel, *Ep''*, *ep''* degeneriertes Epithel, *gef* Blutgefäß, *La* LANGERscher Muskel, *L. ant*, *L. post* vordere, hintere Linsenportion, *Kn* Knorpel, *Prot*, *prot* Protoplasmahülle. Orig.

ein. Auf früher Entwicklungsstufe liegt die primäre Cornea, d. h. zwei Epithelschichten und eine sie verbindende Bindegewebslage, zwischen

den beiden Linsenhälften. Später aber zerreißt oder degeneriert dieses Septum, indem beide Linsenportionen miteinander verwachsen. Betrachtet man die Linse von hinten und innen (**461**), so grenzt an sie der schwarze Epithelkörper (*e*), welcher außen dicker als innen ist. Dann folgt nach außen ein von schwarzem Pigmentepithel besetzter muskulöser Abschnitt (*m*), und auf diesen die mehr grau gefärbte Retina (*r*). Auf dem Medianschnitt durch beide Linsenhälften (**462**) sieht man, daß der Epithelkörper der vorderen kleiner ist als derjenige der hinteren, da ja auch die vordere Linsenportion kleiner ist als die hintere. Die Zellen des Epithelkörpers sind nach eigenen Untersuchungen eines kleinen *Octopus* an der Basis angeschwollen und ziehen sich distal in sehr lange dünne Fäden aus. Sie zerfallen in drei verschiedene Sorten. Zu äußerst liegen diejenigen Zellen (*Ep*, *ep*), deren distale Ausläufer die ganze Oberfläche der Linse mit einer dünnen Protoplasmahülle (*Prot*, *prot*) bedecken, durch welche die Ausscheidung neuer Linsenlamellen während des Wachstums erfolgt. Diese Zellen sind also die eigentlichen Bildungszellen der Linse. Die Ausläufer des hinteren Epithelkörpers sind bei *Octopus* mit Pigment durchsetzt, welches aber in der protoplasmatischen Hüllschicht (*prot.*) fehlt. Die darauf nach innen folgende zweite Sorte Zellen (*Ep'*, *ep'*) ist viel größer und ihre Ausläufer enden mit kleinen Verbreiterungen an den Linsenlamellen, deren Größenzunahme sie bedingen. Sie sind also die Wachstumszellen der Linse, von denen diejenigen der Hinterlinse Pigment führen. Zu innerst liegen Zellen (*Ep''*, *ep''*), welche nach innen zu immer niedriger werden und schließlich aufhören. Es sind degenerierte Zellen, welche früher als Wachstumszellen gedient haben. Eine bindegewebige fibrilläre Haut (*bi.lam*) liegt zwischen beiden Epithelschichten. In sie hinein setzen sich die Langerschen Muskeln (*La*) fort, welche vom Aequatorialknorpel (*kn*) entspringen und zur Akkommodation dienen sollen, indem sie den Epithelkörper und damit die Linse nach hinten ziehen. Sie erscheinen hierzu ganz ungeeignet wegen ihrer Kürze und Zartheit und weil sie sich nicht bis zur Linse fortsetzen.

Die **Retina** bedeckt den ganzen Hintergrund der Augenhöhle und reicht bei den Flachwassertintenfischen bis nahe an das Corpus epitheliale heran. Bei manchen Bewohnern des tiefen Wassers streckt sich der Bulbus in die Länge, da die vergrößerte Linse einen weiteren Abstand von der Netzhaut fordert, und diese zieht sich mehr und mehr auf den Hintergrund zurück. Bei *Bathyteuthis* ist die Streckung nur gering und die Netzhaut reicht dorsal noch bis zum Epithelkörper, während sich ventral zwischen beiden ein niedriges Pigmentepithel einschiebt. Bei dem mit „Teleskopaugen" versehenen *Amphitretus pelagicus* (**459**, **460**) hingegen bildet das Pigmentepithel einen allseitigen breiten Gürtel. Der Epithelkörper ist entsprechend der riesigen Linse auffallend groß und steht nicht wie gewöhnlich im Aequator der Linse, sondern fast vertikal, um das Auge nicht unnötig zu verbreitern und dem Wasserdruck möglichst wenig Widerstand zu bieten. Aus demselben Grunde hat das ganze Auge die schmale Röhrenform angenommen. Der Langersche Muskel ist sehr schwach entwickelt. Die Entfernung der Linse bedingt große Kurzsichtigkeit; die Tiere sehen wohl nur im Bereiche des Lichts der Leuchtorgane. So erklärt es sich auch, daß bei manchen Tiefseetintenfischen, wie ausnahmsweise bei mit ihnen zusammenlebenden Knochenfischen (**638**), das Auge auf einem Stiel sitzt, der so lang oder länger als der Bulbus ist (**458**): das Auge rückt in

dem schwachen Lichte möglichst dicht an den Gegenstand heran und wird nicht so leicht von den eigenen Armen verdeckt.

Der histologische Aufbau der Retina ist recht kompliziert, wenn er auch nicht an den der Wirbeltiere heranreicht. Schreiten wir von der Nervenfaserschicht (**463** *nf*) aus vor, so stoßen wir zuerst auf die Schicht der Sehzellen (*sz*), deren Kerne in sehr verschiedener Höhe liegen, dann auf eine bindegewebige Basalmembran (*bm*), dann auf die Limitans- oder Stützzellen (*limz*), dann auf die Pigmentzone, die Stäbchenschicht und endlich auf die homogene Limitans (*lim*), welche sich leicht abhebt und daher in **464** nicht mitgezeichnet worden ist. Man gewinnt zunächst den Eindruck eines vielschichtigen Epithels, und trotzdem handelt es sich um ein einschichtiges, bei dem die Körper der Sehzellen durch die Basalmembran hindurch in die Tiefe gerückt und so unter das Niveau der Limitanszellen verlagert sind. Ontogenetisch liegen beide Sorten ursprünglich nebeneinander, und auch am Uebergang in den Epithelkörper zeigt sich, daß das Epithel des letzteren in die Stützzellen übergeht und die Körper der Sehzellen sich von ihnen durch allmähliche Verlängerung nach innen absondern. Die bindegewebige Natur der Basalmembran geht aus eingelagerten Blutgefäßen (*bgf*) und aus ihrer Verbindung mit tiefer gelegenen Bindegewebszellen (*bg*) hervor. Die langen Körper der Sehzellen schieben sich zwischen die Limitanszellen (*limz*) hindurch und tragen ein sehr langes Stäbchen, welches aus einer protoplasmatischen Achse besteht, die von zwei cuticularen Halbrinnen eingehüllt wird. Je vier benachbarte Halbrinnen verschmelzen mehr oder weniger zu einem Stützgebilde (früher Rhabdom genannt), welches aber

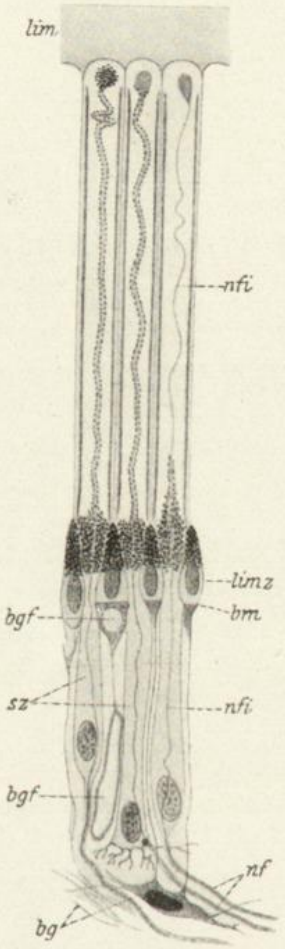


Fig. 463. Schema der Cephalopodenretina nach Hesse. *lim* Limitans (Hyaloidea), *limz* deren Zellen, *sz* Sehzellen, *nfi* deren Neurofibrille, *nf* Nervenfaser, *bm* Basalmembran, *bg* Bindegewebe, *bgf* Blutgefäß. Die Pigmentierung zeigt in der rechten Sehzelle das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen und den Zustand der Dunkelretina bei den littoralen Formen. Das linke Stäbchen zeigt den Zustand der belichteten Retina der littoralen Formen außerhalb des hellen Streifens, das mittlere das Verhalten im hellen Streifen.

von einem Sekretfaden der Limitanszellen durchzogen wird, die daher als Erzeuger der Limitans zu gelten haben. Als perzipierendes Element finden wir eine Neurofibrille (*nfi*), die im geschlängelten Verlauf die ganze Sehzelle durchzieht und mit einem Endknopf als dem eigentlichen Rezeptor abschließt. *Loligo* besitzt in der Retina eine Art Sehpurpur, denn sie sieht bei einem im Dunkeln gehaltenen Tier purpurrot aus und nimmt am Lichte sehr rasch eine braungelbe Farbe an. Bei *Sepia* ist dieser sich leicht zersetzende Farbstoff nur im geringen Maße, bei *Eledone* und *Octopus*, wie es scheint, gar nicht vorhanden. Hinsichtlich der Lagerung des Retinapigments zeigen sich charakteristische, von der Lebensweise abhängige Unterschiede. Die Küstenformen *Rossia, Sepiola, Sepia, Octopus, Eledone*, welche sich am Tage versteckt halten und im Dunkeln auf Raub ausgehen, können ihr Pig-

ment verschieben. Am Tage (**463** linkes Stäbchen) erstreckt sich das Pigment längs der Fibrille bis zum Endknopf, welcher dicht umhüllt und damit vor zu starker Reizung geschützt wird. Auf Schnitten sieht

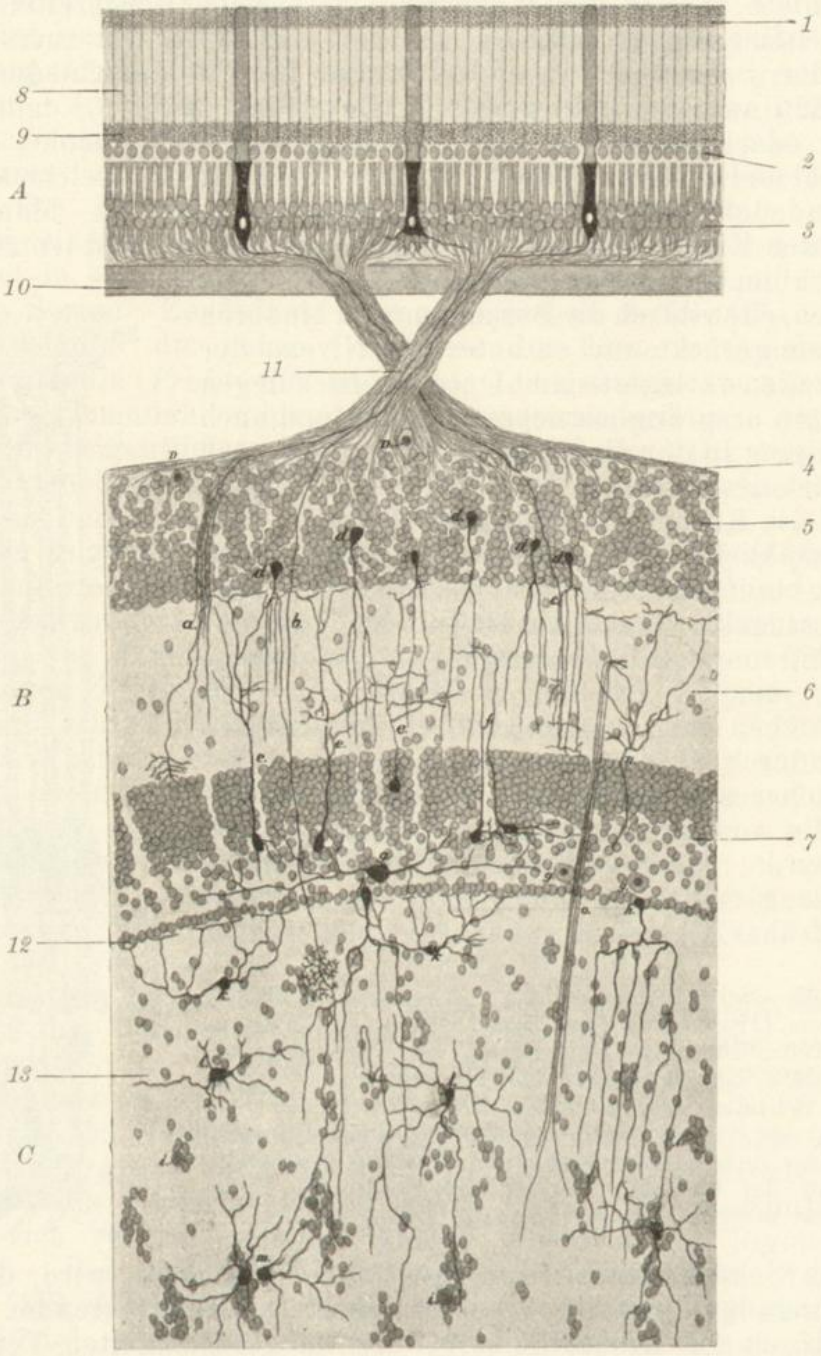


Fig. **464**. Schema des feineren Baus der Netzhaut und des Ganglion opticum von *Loligo* nach KOPSCH. Die Limitans und die Basalmembran sind fortgelassen. *1* Stäbchen mit distalem Pigment, *2* Kern der Limitanszellen, *3* Körper der Sehzellen (äußere Körner), *4* Faserschicht der Sehzellen, *5* mittlere Körnerschicht, *6* retikuläre Schicht, *7* innere Körnerschicht, *8* Stäbchen, *9* basale Pigmentregion, *10* Knorpel, *11* Kreuzung der Sehzellenfasern, *12* Pallisadenzellen, *13* Zone der regellos liegenden Ganglienzellen, *A* Retina, *B* Rindenschicht, *C* Markschicht des Ganglion opticum. Drei Sehzellen sind schwarz gehalten, um den Verlauf ihrer Nervenfasern zu zeigen.

man daher zwei Pigmentbänder (**464** *1* und *9*). Die Retina der am Tage getöteten Tiere sieht schwarz aus mit Ausnahme eines schmalen hellen, in der Mitte des Augengrundes verlaufenden Querstreifens. Hier läßt das

Pigment den Endknopf frei (**463** mittleres Stäbchen), und mit diesem Streifen scheinen die Tiere hauptsächlich am Tage zu sehen. Er entspricht auch wohl der Zone des deutlichsten Sehens, denn die Stäbchen sind hier länger, schmäler und ungefähr doppelt so zahlreich als außerhalb des Streifens. Nachts nimmt die Netzhaut ein graues Ansehen an, denn das Pigment zieht sich auf das proximale Band zurück (Dunkelstellung, rechtes Stäbchen), damit die Fibrille dem wenigen Licht möglichst ausgesetzt ist. Es ist daher nicht auffallend, daß die Tiefseeformen das Pigment stets in der Dunkelstellung zeigen. Einige derselben besitzen außerdem eine Fovea (Grube, **460**) mit besonders langen und schmalen Stäbchen. Sehr merkwürdig aber ist, daß die pelagischen Gattungen *Illex, Loligo, Todarodes, Ommastrephes,* obwohl sie nicht selten im Sonnenlicht an der Oberfläche oder in geringer Tiefe gefangen werden, das Pigment stets in der Dunkelstellung aufweisen: die Retina der konservierten Tiere sieht grau aus, und das lebende Auge erscheint blau, weil die Lichtstrahlen von dem in der Tiefe liegenden Pigment zurückgeworfen werden. Bei *Ommastrephes gigas* finde ich auf dem graugelblichen Grunde eine Anzahl gewundener und verästelter schwarzer Linien, an denen das Pigment bis zum Endknopf gewandert ist, vielleicht in Anpassung an sehr grelle Belichtung. Ich nehme an, daß diese Gattungen hauptsächlich nachts an die Oberfläche kommen, tagsüber aber in einiger Tiefe sich aufhalten und die Fähigkeit der Pigmentverschiebung noch nicht oder nur sehr unvollkommen besitzen, da sie auch die Pupille stets offen halten. Die hohe Ausbildung der Netzhaut zeigt sich auch in der enormen Zahl der Stäbchen. Nach Hesse finden sich auf 1 qmm annähernd bei *Loligo* 162400, *Sepia* 106000, *Octopus* 64000, *Scaeurgus* (Tiefenbewohner) 26000. Ein *Sepia*-Auge vom Durchmesser des menschlichen Auges würde danach ungefähr 70 Millionen Stäbchen haben, während die Zahl derselben beim Menschen nur auf 50 Millionen geschätzt wird. Fig. **464** gibt ein schematisches Bild der Verbindung der Retina mit dem Ganglion opticum. Es ist interessant, daß die von der Oberfläche massenweise abgehenden Faserbündel der Sehzellen sich vielfach kreuzen, und daß wie bei den Wirbeltieren auf die Sehzellen (*3*) zwei Schichten von Neuronen folgen (*5* und *7*) in der Rinde (*B*) des Ganglion opticum, während im Mark (*C*) die Zellen regellos (*13*) angeordnet sind. Wir haben diese Verhältnisse schon in der Einleitung (s. S. 18) als ein Mittel zur Verstärkung der zentralen Erregungen gedeutet. Man kann auch dieselben Bezeichnungen wie bei den Wirbeltieren (**686**, **687**) anwenden, nämlich „äußere Körner“ (*3*) für die Kerne der Sehzellen, „innere Körner“ (*7*) für die innerste Neuronenschicht, muß sich aber darüber klar sein, daß die inneren Körner der Wirbeltiere nach ihrer Lage den mittleren der Tintenfische entsprechen, und daß die Ausdrücke innen und außen in beiden Gruppen verschieden gebraucht werden, bei den Tintenfischen im Sinne: von der Außenwelt gegen das Körperinnere, bei den Wirbeltieren im Sinne: vom Innern des Auges nach außen.

Das Auge der Tintenfische wird reichlich von Blutgefäßen durchzogen. An der inneren Oberfläche der Sehzellenschicht breiten sich zwischen den Nervenfasern zahlreiche arterielle Wundernetze (**463**) aus und auf der äußeren Oberfläche ebensolche venöse, die durch zarte Capillaren mit jenen zusammenhängen. Man hat daher diese Zone früher irrtümlich als Chorioidea bezeichnet. Viele Wundernetze finden sich ferner in dem dünnen Ring zwischen Linse und Epithelkörper. Schon

Darwin (Ursprung der Arten, Kap. 6) hat gegen Mivart mit Recht hervorgehoben, daß die Aehnlichkeit zwischen den Augen der Wirbeltiere und der Tintenfische eine rein äußerliche ist. Sie beschränkt sich auf das Vorhandensein und die gleiche räumliche Anordnung von Lidfalten, Cornea, Linse, Retina, vorderer und hinterer Augenkammer. Aber in jeder Gruppe hat jeder Teil seinen besonderen Bau, so daß hier nur ein schönes Beispiel von Konvergenz vorliegt. Man sollte daher bei den Tintenfischen auch nicht von einer Sclera, einer Chorioidea und einem Ciliarkörper sprechen.

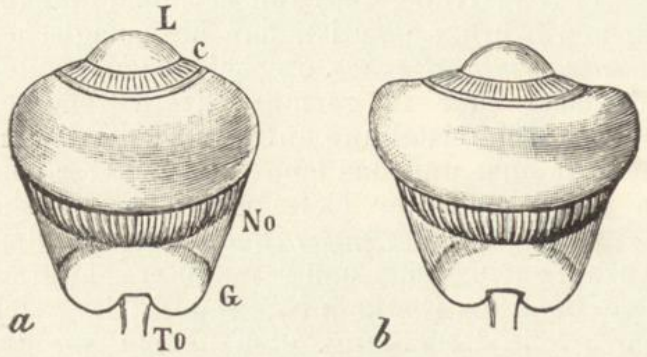


Fig. 465. Linker Bulbus eines *Octopus vulgaris* im Wasser schwebend. a im Ruhezustand, b während elektrischer Reizung, nach Beer. Die Formveränderung des Bulbus ist ein wenig übertrieben. Die Iris und vordere Augenkammer sind abgetragen. *L* Linse, *C* Epithelkörper, *No* Nervenfaserbündel, *G* Ganglion, *To* Tractus opticus.

Es scheint sicher zu sein, daß die Tintenfische akkommodieren können, wenngleich über den hierbei tätigen Mechanismus noch Unklarheit herrscht. Wie Beer gezeigt hat, ändert sich die Form des Bulbus (**465**), wenn der Langersche Muskel sich kontrahiert, indem die Vorderfläche des Bulbus sich verkürzt und einsinkt. Dies soll eine Annäherung der Linse an die Retina, also eine Akkommodation für die Ferne zur Folge haben. Nach Hess aber soll hierdurch der intrabulbäre Druck gesteigert und die Linse nach vorn geschoben werden, was eine Anpassung des Auges für die Nähe bedeuten würde. Es ist wohl möglich, daß die Bewegung der Linse nach vorn durch den gesteigerten Binnendruck größer ist, als ihre Bewegung nach hinten infolge der Kontraktion des Langerschen Muskels. Vielleicht aber liegt hier ein Fall von doppelsinniger Akkommodation vor je nach dem Bedürfnis. Die langen fadenförmigen Epithelzellen des Corpus epitheliale sind vielleicht elastisch und ziehen die Linse wieder in die Normalstellung zurück.

o) Tunicaten.

Unter den Manteltieren finden wir Augen bei den freibeweglichen Formen mit Ausnahme der primitiven Appendicularien, nämlich bei den Pyrosomen, den Salpen und den Ascidienlarven. Aus der phyletischen Stellung dieser drei Gruppen zueinander und aus dem Bau der Augen geht hervor, daß diese Organe unabhängig entstanden sind. Sobald die Ascidien sich festgesetzt haben, verlieren sie die Sehorgane, denn die gelbroten Pigmentflecke an den Ingestions- und Egestionsöffnungen sind angeblich nicht als solche anzusehen, was von vornherein nicht wahrscheinlich ist; vielleicht sind sie schattenempfindlich. Am höchsten ausgebildet sind die Augen bei den Salpen, mit deren Darstellung ich deshalb beginne. Ganz ähnlich gebaut sind diejenigen der Pyrosomen. Andere Verhältnisse finden wir bei Ascidienlarven und wieder ganz andere beim *Amphioxus*, so daß sie nicht miteinander homologisiert werden können. Ihnen allen ist nur gemeinsam — und

dies gilt auch für die Retina der Augen der Wirbeltiere —, daß sie aus Teilen des Zentralnervensystems hervorgehen. Ueber das Verhältnis des Stirnauges und der Seitenaugen der Wirbeltiere zu diesen Bildungen vergleiche den Abschnitt über die phyletische Entstehung des Wirbeltierauges.

Salpen. Ein Auge fehlt bei den Cyclomyariern (*Doliolum*), während es den Desmomyariern in beiden Generationen zukommt. Die Abhängigkeit des Auges von der Gesamtorganisation kommt darin zum Ausdruck, daß die Solitärform einer Art andere Augen hat als die zugehörige Kettenform. Bei sämtlichen solitären Formen zeigt das Auge denselben Bau, während unter den Kettenformen verschiedene Augen vorkommen. Das erstere ist viel einfacher gebaut als das letztere, so daß das Auge der Kettenformen von demjenigen der Einzelformen abzuleiten ist. Die Augen sind immer Teile der Dorsalfläche des Gehirns, und zwar sind sie bei den Solitären sitzend, bei den Kettentieren

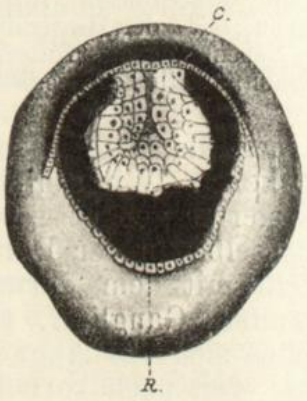


Fig. 466.

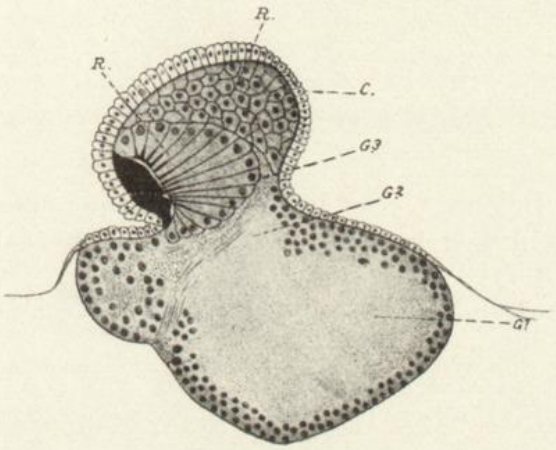


Fig. 467.

Fig. 466. Dorsalansicht des Auges der Solitärform von *Salpa democratica-mucronata* nach GÖPPERT. *C* Cornea der äußern Haut, *R* Retina. Das Gehirn ist grau angelegt. Die ventralsten Sehzellen ragen am Außenrande des Pigments hervor.

Fig. 467. Sagittalschnitt durch das Ganglion und Auge von *Salpa democratica-mucronata*, Solitärform, etwas seitlich neben der Mediane. Daher ist ein Teil der Sehzellen quer getroffen worden. *C* Cornea der Haut, *R* Retina, G^1 ventralster Teil, G^2 mittlerer Teil, G^3 Augenteil des Gehirns.

meist gestielt und ziemlich weit vorragend. Außerdem kommen bei letzteren eigentümliche pigmentlose Augen vor.

Solitärformen. Das Auge der Solitärformen ist verhältnismäßig einfach gebaut und variiert nur wenig bei verschiedenen Arten. Es liegt auf einer hufeisenförmigen Erhebung der Rückenfläche des Gehirns als ein ebenso gestalteter Pigmentfleck, dessen Oeffnung nach vorn gekehrt ist (**466**). Die Retinazellen kleiden den Hohlraum des Hufeisens aus, während die einschichtige Lage der Pigmentzellen außen liegt (**467**). Bei *Salpa democratica-mucronata* sind die Sehzellen so lang, daß sie fast den ganzen Hohlraum ausfüllen, während sie bei anderen Arten viel kürzer sind. Sie sind abgewandt (invertiert), denn ihre Stäbchen sind dem Pigment zugekehrt und gleichen im Bau denjenigen der Augen der Kettenformen. Bei *S. cordiformis-zonaria* beschreibt das Auge nur einen flachen, nach vorn geöffneten Bogen, kein eigentliches Hufeisen. Das Pigment verschiedener Arten differiert darin, daß es bald mehr ventral (**467**), bald mehr lateral, bald mehr dorsal

zu den Sehzellen liegt. Das Hautepithel schließt sich eng an den Außenrand des Auges an, während innerhalb der Schenkel, zwischen der Haut und dem Gehirn, ein großer Blutraum sich ausbreitet. Zwischen den Pigmentzellen und den Stäbchen kommen nach einer Angabe Zwischenzellen unbekannter Natur vor. Seh-, Pigment- und Zwischenzellen gehen hervor aus Ganglienzellen des Gehirns, bald nachdem dieses seinen embryonalen Hohlraum verloren hat (vgl. I, S. 478).

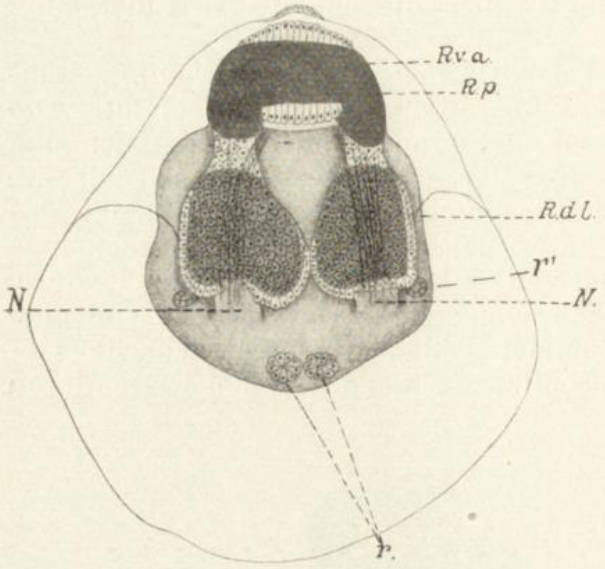


Fig. 468. Dorsalansicht der Augengruppe von *Salpa pinnata*, Kettenform, nach GÖPPERT; etwas verändert, mit dem darunter liegenden Ganglion. *N* Augennerv, *R.v.a* Retina der Vorderaugen, *R.p* der Mittelaugen, *R.d.l* der Hinteraugen, *r* hintere Nebenaugen am Hinterrand des Ganglion, *r'* seitliche Nebenaugen.

Bei den Kettenformen hat das Auge ebenfalls Hufeisenform, aber die Oeffnung desselben ist nach hinten gekehrt. Wir schildern es zuerst von der *Salpa pinnata*, wo es komplizierter gebaut ist als bei irgendeiner anderen Art. Fig. **468** zeigt dasselbe in der Dorsalansicht mit dem darunter liegenden Ganglion, über welches sich das Auge ein Stück weit nach vorn hinausschiebt. Es liegt frei in der Epidermisblase, welche von Blut erfüllt ist, und stellt eine Gruppe von 3 paarigen Organen dar, die wir als Vorder-, Mittel- und Hinteraugen (**469** *Va, Ma, Ha*) unterscheiden wollen. Jedes Auge besitzt eine

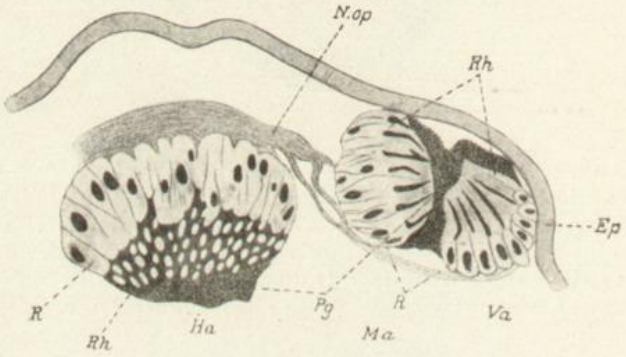


Fig. 469.

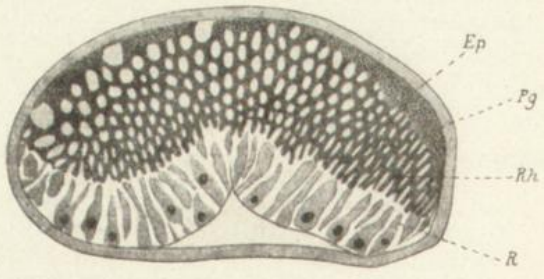


Fig. 470.

Fig. **469**. Sagittalschnitt durch die linke Hälfte des Komplexauges von *Salpa pinnata*, Kettenform; Fig. **470** frontaler Querschnitt durch das Mittelauge. Nach REDIKORZEW. *R* Retina, *Rh* sog. Rhabdom, *Pg* Pigment, *Ep* Hautepithel, *N.opt* Opticus, dessen Verlauf etwas weiter eingezeichnet ist als im Original, *Va* Vorderauge, *Ma* Mittelauge, *Ha* Hinterauge.

einschichtige Lage von Pigmentzellen, die dicht mit braunen Körnern gefüllt sind, und eine Schicht von hohen invertierten Sehzellen. Die Hinteraugen sehen nach hinten und oben, die Mittelaugen nach

hinten und etwas nach unten und die Vorderaugen nach vorn und unten. Vorder- und Mittelaugen (**468** *R.v.a, R.p*) erscheinen auf den ersten Blick unpaar, aber auf dem Querschnitt (**470**) tritt nach einer Angabe, die allerdings von METCALF bestritten wird, ihre Duplizität deutlich hervor. Der Opticus (**469** *N.opt*) entspringt von der Dorsalfläche des Ganglion, wendet sich der Rückenseite des Hinterauges zu und gibt dabei Fasern an die Sehzellen desselben ab. Dann spaltet er sich in zwei Bündel, von denen das innere das Mittelauge versorgt, während das äußere zur ventralen Fläche des letzteren herabsteigt und den Sehzellen des Vorderauges zuläuft.

Die Sehzellen (**471**) bestehen aus einem breiten Zellkörper, welcher außer dem Kern ein oder zwei stark lichtbrechende und Farbstoffe aufspeichernde Phaosome (auch wohl Phaosphäre genannt) enthalten, und einem schmäleren Aufsatz, dem sog. Stäbchen. An diesem läßt sich eine innere protoplasmatische Achse und eine äußere Wandverdickung (*w*) erkennen. Diese Verdickungen der benachbarten Zellen legen sich so dicht aneinander, daß sie auf dem Längsschnitt an die Insektenrhabdome erinnern und daher irrtümlich auch so genannt sind, während sie auf Querschnitten (**470**) wie Gitter oder Siebplatten erscheinen. Ueber die Neurofibrillen ist nichts bekannt, daher ist es zurzeit noch unsicher, ob das Stäbchen oder ob die Phaosome oder ob beide als rezipierende Elemente anzusehen sind. Die Wandverdickungen der Stäbchen dienen vielleicht nur zur Verfestigung. Die sog. Nebenaugen sind kugelige pigmentlose Gebilde, deren eine Zellage die Wand einer Blase bildet und aus ebensolchen Zellen besteht wie die Sehzellen. Sie kehren ihre Stäbchen nach dem Inneren der Blase in ziemlich regelloser Weise. Es sind zwei Paare vorhanden, ein vorderes, mehr halbkugeliges (**468** *r'*) an der Außenseite des Opticus, und ein hinteres am Hintergrunde des Ganglion (*r*). Beide Paare liegen zwischen den äußeren Zellen des Ganglion. Bei einigen Salpen sollen Sehzellen vorkommen ohne jede reizaufnehmende Differenzierung, was zwar theoretisch nicht unmöglich ist (vgl. S. 386), aber der Bestätigung bedarf.

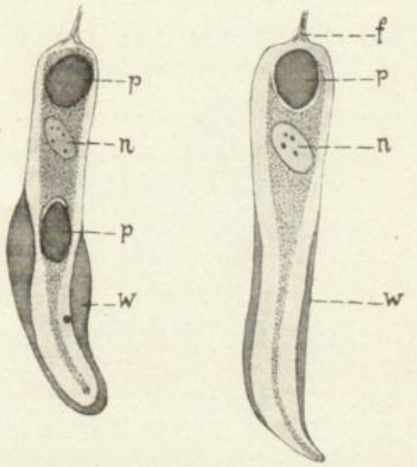


Fig. **471**. Isolierte Sehzellen von *Salpa pinnata*, Kettenform, nach GÖPPERT. *n* Kern, *p* Phaosom, *w* Wandverdickung (Rhabdom), *f* Nervenfaser (von mir eingetragen).

In der Ontogenie geht das Auge der Kettenform von *S. pinnata* hervor aus einer hufeisenförmigen Erhebung des Gehirns, welche wie bei der Solitärform nach vorn geöffnet ist. Es leitet sich daher jenes phylogenetisch von diesem ab. Nachdem dieses Stadium rasch durchlaufen ist, erhebt sich die Anlage als senkrechte Scheibe, welche mit dem darunter gelegenen Gehirn nur durch Fasern verbunden ist, klappt nach vorn über und entwickelt aus den Ganglienzellen der Anlage die Seh- und Pigmentzellen der 3 Augenpaare. Dabei erfolgt die Spaltung in eine linke und eine rechte Gruppe erst am Schluß der Entwicklung. Es werden also in der Ontogenie die Stadien II und III (**472**) durchlaufen, und diese sind daher als die primitiveren anzusehen. Die Augen der Kettenformen sind bei anderen Arten einfacher gebaut als bei

S. pinnata, aber es läßt sich eine Reihe aufstellen, welche als Ausdruck der phyletischen Entwicklung angesehen werden kann (**472**). Auf der niedrigsten Stufe steht *S. costata-tillesii* (I): ein von der Dorsalfläche des Gehirns nach vorn vorspringender Zapfen enthält einen unregelmäßigen Haufen von noch nicht verlängerten polyedrischen Sehzellen, welche vorn von einem Pigmentmantel umgriffen werden. Dieser läßt eine undeutliche Sonderung in eine dorsale (*Va*) und eine ventrale Portion (*Ha*) erkennen. An der Hinterseite des Ganglion findet sich ein Haufen von Nebensehzellen (*r*) ohne Pigment. Bei *S. cordiformis-*

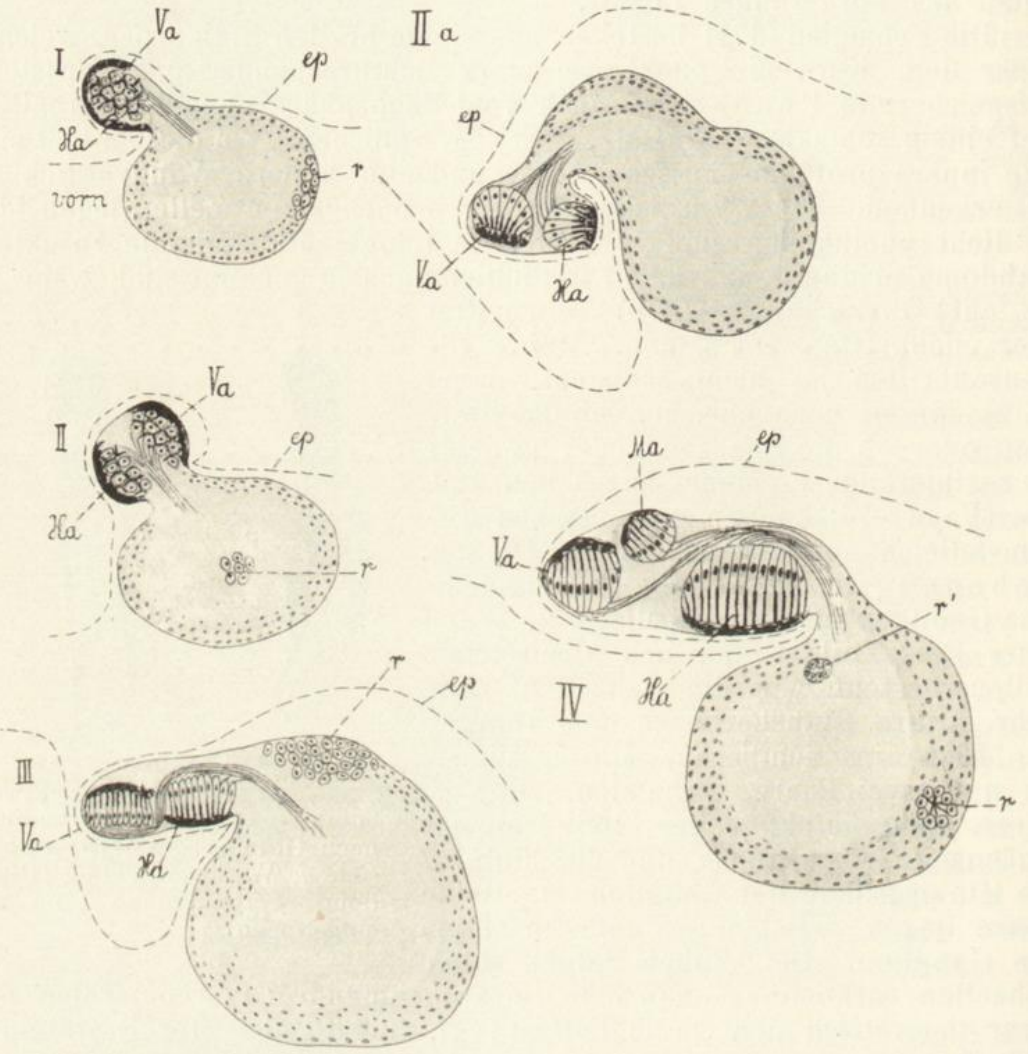


Fig. **472**. Verschiedene Augenformen bei Salpen, Original in Anlehnung an METCALF und GÖPPERT. I *Salpa costata-tillesii*, II *S. scutigera-confoederata*, IIa *S. democratica-mucronata*, III *S. africana-maxima*, IV *S. pinnata*. Das Auge ist nach links und nach vorn gewandert. *Va* Vorderauge. *Ha* Hinterauge, *Ma* Mittelauge, *ep* Epidermis, *r*, *r'* Nebenaugen.

zonaria zeigt das Kettenauge ungefähr dieselben Verhältnisse, aber die Sehzellen haben sich verlängert und die Spaltung in zwei Portionen ist deutlicher. Auf der nächsten Stufe (II) steht das Kettenauge von *S. scutigera-confoederata*, wo die Spaltung sich vollzogen hat. Die Sehzellen sind noch nicht verlängert. Die Nebensehzellen (*r*) bilden an jeder Seite des Gehirns eine Gruppe. Ebenso verhält sich *S. bicaudata*, bei der aber die Nebenzellen fehlen. Von dieser zweiten Stufe aus

hat sich die phyletische Entwicklung nach zwei Richtungen gespalten. *S. democratica-mucronata* (II a) nimmt eine isolierte Stellung ein, indem sich das Ganglion so gedreht hat, daß die beiden Augen stark ventralwärts verschoben sind. Die Hauptentwicklungsrichtung führt zur dritten Stufe (III), welche bei *S. africana-maxima, runcinata-*

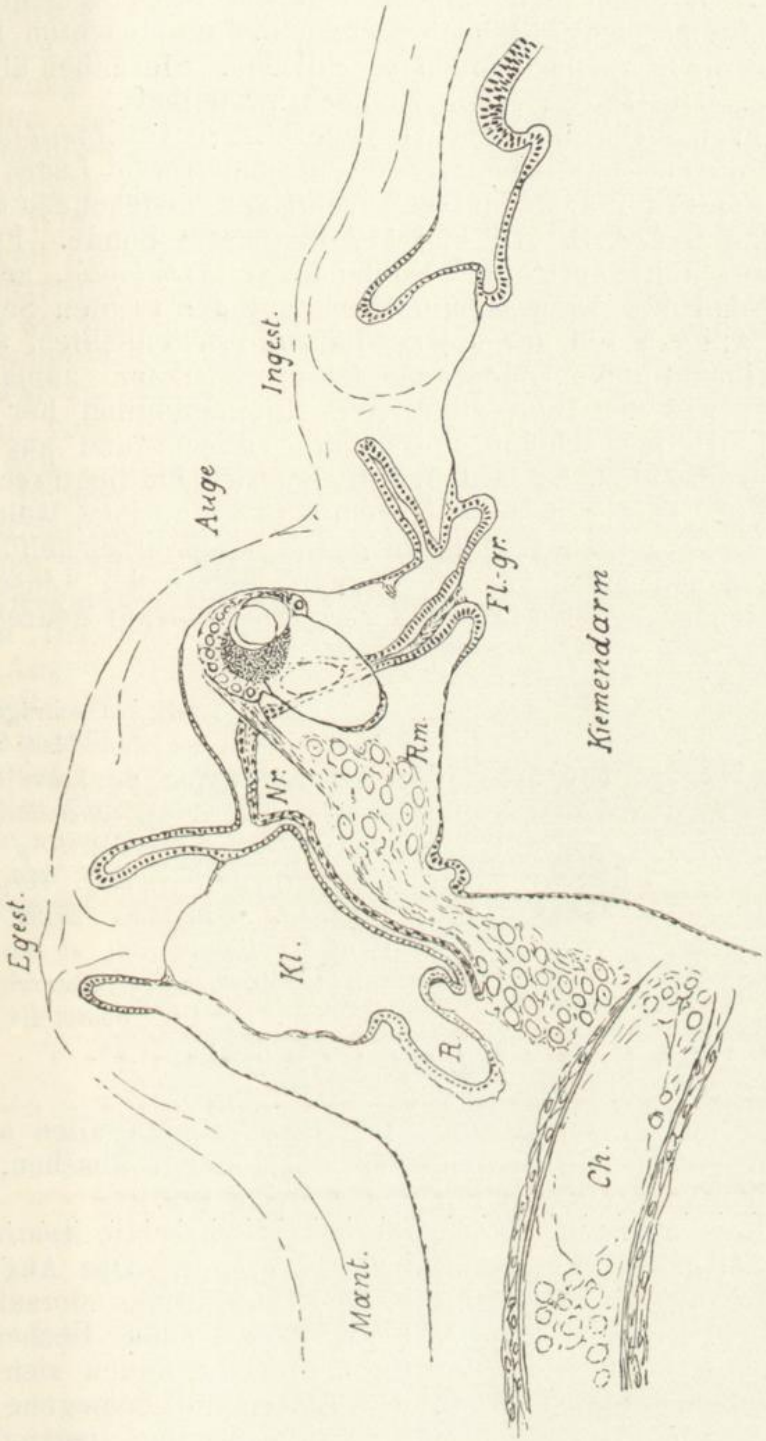


Fig. 473. Querschnitt durch das Kopfende einer Ascidienlarve (*Distaplia magnilarva*), vom Kopfende her gesehen, mit dem rechtsseitigen Auge. *x* Rudiment eines linken Auges, *Cer* Gehirn, *Rm* Rumpfganglion, *Ch* Chorda, *Fl.gr.kan* Anfang des Flimmergrubenkanals, welcher aus der Sinnesblase des Gehirns in den Kiemendarm führt. Die Vorderlinse (sog. Meniscus) überdeckt einen Teil der Hinterlinse. Nach Froriep.

fusiformis, hexagona und *cylindrica* beobachtet wird: *Va* ist vor *Ha* gewandert, woraus sich der Verlauf der Nerven und die entgegengesetzte Lage der Augen erklärt. Auf der höchsten Stufe (IV) bei *S. pinnata* und *chamissonis* hat sich vom Hinterrand des Vorderauges das Mittelauge (*Ma*) abgespalten. Während bei III die Nebenzellen

noch als unpaarer dorsaler Haufen zusammenliegen, haben sie bei IV paarige kleine Augen gebildet (*r*, *r'*).

Pyrosomen. Das unpaare rote Auge nimmt die Hinterfläche des Gehirns ein und besteht aus einem dorsalen mittleren Abschnitt und zwei seitlichen, mehr ventralen Flügeln. Es hat daher eine hufeisenförmige Gestalt. Wie bei den Salpen, liegt die rote Pigmentschicht nach außen, während sich die noch nicht näher untersuchten Retinazellen mit ihren Stäbchen nach innen anschließen. Sie haben also eine invertierte Lage. Die Innervierung ist noch zweifelhaft.

Ascidienlarven. Das unpaare Auge der Larve von *Phallusia* und *Ascidia* ist ungenügend untersucht. Seine asymmetrische Lage an der dorsalen Hinterkante der aus dem Gehirnventrikel entstehenden Sinnesblase erhellt aus I, **477**, S. 478 und **117** in diesem Bande. Fig. **473** zeigt einen Querschnitt durch das Kopfende von *Distaplia*, aus dem zu ersehen ist, daß das Auge asymmetrisch auf der rechten Seite des Gehirns liegt. Auf der linken Seite (*x*) liegt ein Zellenhaufen, welcher als Rudiment eines linken Auges gedeutet werden kann, zumal er in derselben Weise wie das Hauptauge vom Rumpfganglion her innerviert wird. Die Retina scheint einschichtig zu sein und aus hohen distal pigmentierten Zellen zu bestehen, denen sich ein lichtbrechender Apparat vorlagert. Dieser besteht aus einer inneren Linse, welche aus etwa drei Zellen hervorgehen soll, und zwei äußeren sichelförmigen „Menisci", von denen einer vor, der andere hinter der Linse liegt. Das Auge hat sich so gegen die etwas vorgewölbte Haut gedreht, daß

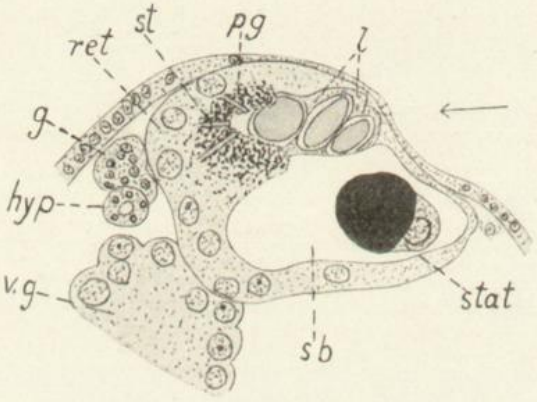


Fig. **474**. Etwas schräger Querschnitt durch die Sinnesblase mit dem zugewandten Auge der Larve der Synascidie *Amaroucium constellatum* nach GRAVE, etwas verändert. *g* Gehirn, *hyp* Neuraldrüse (sog. Hypophyse), *l* Linsen, je in einer Zelle, *pg* Pigment der Retina (*ret*), *sb* Sinnesblase, *stat* Statolithenzelle, *v.g* Visceral(Rumpf)-ganglion. Der Pfeil deutet die Einfallsrichtung des Lichts an.

das Licht direkt auf dasselbe fällt. Im Gegensatz zu allen anderen Augen der Chordaten, wenn wir von dem Parietalauge absehen, haben wir es hier mit einem zugewandten Sehorgan zu tun.

Neuere Untersuchungen an der Larve der Synascidie *Amaroucium constellatum* (**474**) haben diese Auffassung bestätigt. Das Auge liegt hier am Hinterende der Sinnesblase, und zwar links dorsal. Die Retinazellen sind distal pigmentiert und bilden einen Becher, dem 3 Linsen vorgelagert sind. In der Pigmentmasse finden sich einige dem Lichte zugekehrte Stäbchen (*st*). Die Linsen sind homogene weiche Körper, welche in einer Vakuole ihrer Bildungszellen liegen. Diese gehören zum Epithel der Sinnesblase, und haben zuerst einen großen Kern, der später degeneriert und daher auf der Figur nicht zu sehen ist. Ein Opticus fehlt, da die Sinnesblase dem Gehirn direkt anliegt, von dem sie nur ein Teil ist. Ueber die Schattenempfindlichkeit dieser Larven vgl. S. 413.

p) Acrania.

Die Augen des *Amphioxus* weichen von denen der Tunicaten erheblich ab, so daß sie nicht von ihnen abgeleitet werden können. Sie stehen auf der niedrigsten Stufe, welche von einem pigmentierten Auge überhaupt bekannt ist, nämlich auf der Stufe einer von einer Pigmentzelle teilweise umgebenen, invertierten Sehzelle (**477**). Diese Ausbildung haben wir bei Turbellarien (**393**), Rädertieren, *Trochophora*-Larven und Nematoden früher schon kennen gelernt. Wie bei diesen Tieren das Ocell häufig direkt im Gehirn sitzt oder ihm anliegt, so treffen wir auch die Augenflecke des *Amphioxus* im Rückenmark, und zwar zu beiden Seiten und ventral vom Zentralkanal an (**475, 476**). Von der Seite gesehen liegen sie in Gruppen, welche der Segmentierung entsprechen, und zwar vom dritten Muskelsegment an (**476**). In diesem liegen jederseits nur zwei Augen, vom vierten ab jederseits 25. In der Mitte des Körpers wird ihre Zahl in jeder Gruppe geringer, und sie fehlen in manchen Segmenten, um gegen das Schwanzende wieder zuzunehmen, denn von dem im Sande eingegrabenen Tier ragt nicht nur der Kopf, sondern oft auch der Schwanz frei hervor. Die Asymmetrie der Nerven und Muskeln kehrt auch hier wieder, in jedem Segment liegen die Augen links weiter nach vorn als rechts. Die unter dem Kanal liegenden sehen nach unten, was sich daraus erklärt, daß der in den Sand eingegrabene *Amphioxus* die Bauchseite mit der Mundöffnung nach oben kehrt. Von den neben dem Kanal liegenden Augen

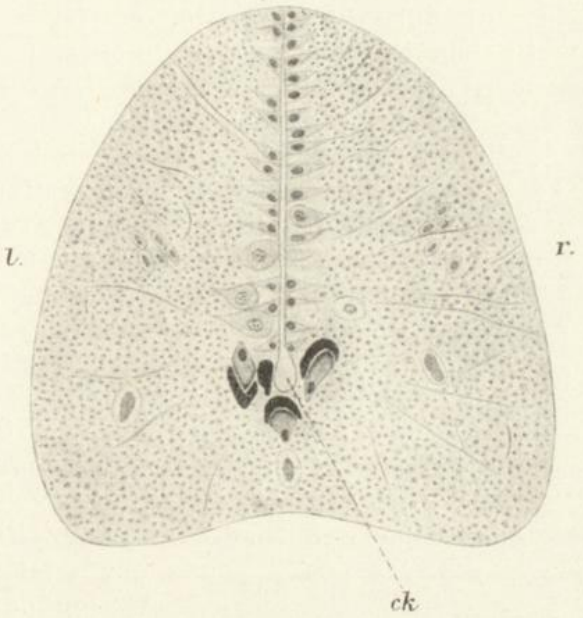


Fig. 475. Querschnitt durch das Rückenmark des *Amphioxus* mit den Becheraugen, nach Hesse. *ck* Zentralkanal, *l* links, *r* rechts.

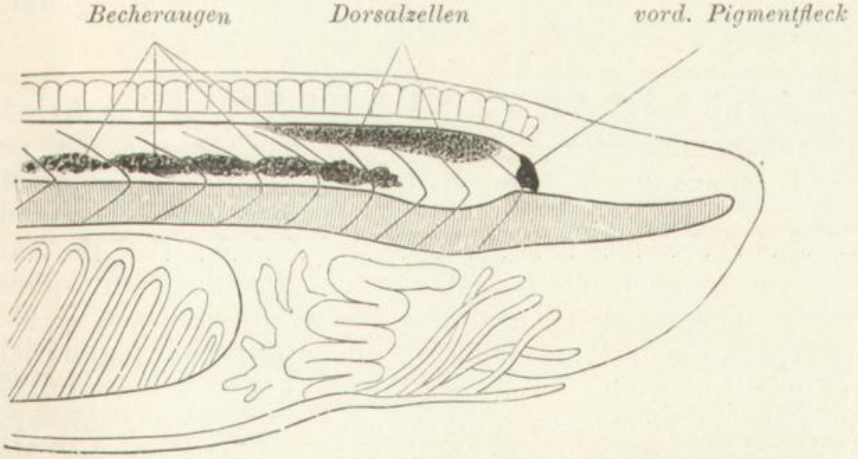


Fig. 476. Vorderende eines jungen *Amphioxus*, schwach vergrößert. Nach Joseph.

sehen im Vorderkörper die linken überwiegend dorsalwärts, die rechten ventralwärts, und zwar auf beiden Seiten besonders nach rechts (**475**), während sie nach FRANZ im Hinterkörper gerade umgekehrt orientiert sind und in der Mitte seitlich nach außen blicken. Die vordersten Augen im 3. und 4. Segment sind nach vorn gerichtet. Da der *Amphioxus* oft frei auf dem Sande liegt, und zwar bald auf der rechten, bald auf der linken Seite, so ist immer ein Teil der Augen dem Lichte zugekehrt. Die Pigmentzelle ist dicht mit schwarzbraunen Körnern erfüllt und ihr Kern liegt am konvexen Außenrande. Ihr Becher ist etwa 15 μ breit und 6 μ tief. Die Sehzelle trägt am Rande des in die Pigmentzelle eingesenkten Abschnittes einen Stiftchensaum (**477**), der von FRANZ als ein Kunstprodukt aufgefaßt wird. Der freie hervorragende Teil der Zelle ist größer und umschließt am Ursprung der Nervenfaser den Kern. Der große Pigmentfleck an der Vorderwand der Gehirnblase (**476** und I, **481**, S. 482) ist kein Auge, denn man kann an ihm keine Sehzellen unterscheiden, was nicht ausschließt, daß er ein Rudiment des larvalen Ascidienauges ist und daß sich aus dieser Pigmentregion das paarige Auge der Wirbeltiere entwickelt hat. Ich halte diesen Fleck für ein funktionsloses Gebilde, wofür namentlich spricht, daß er in Größe und Form individuell sehr variert und nicht selten in mehrere Pigmenthaufen aufgelöst ist. FRANZ meint, daß er einen Schatten auf das Infundibularorgan wirft und dieses erregt. Da es aber kein Pigment enthält, sondern die Sinneszellen auffallend lange Geißeln tragen, so ist eine skioptische Funktion sehr unwahrscheinlich, zumal bei der großen Zahl von Augen. Ich habe daher oben (S. 204) die Vermutung ausgesprochen, daß er eine statische Bedeutung hat.

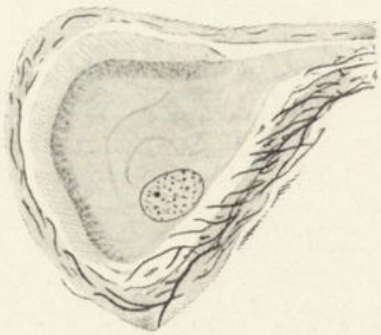


Fig. **477**. Eine dorsale Ganglienzelle aus dem Vorderende des Rückenmarks von *Amphioxus*, umgeben von schwarz tingierten Gliafasern. Nach JOSEPH.

q) Crustaceen.

Bei den Krebsen finden sich zwei Sorten von Augen: abgewandte, unpaare, aber mehrteilige Medianaugen und zugewandte, paarige und seitliche Komplexaugen. Die Medianaugen sind die einfacheren und primitiveren. Sie treten früh in der Ontogenese auf und kommen hauptsächlich den Entomostracen zu, bei denen sie als Naupliusauge und auch im erwachsenen Zustande eine große Rolle spielen, da sie häufig das einzige Sehorgan sind. Unter den höheren Krebsen finden wir es bei den Zoëalarven vieler Decapoden und bei jugendlichen Dichelopoden und Stomatopoden. Es ist nachgewiesen auch bei vielen ausgewachsenen Malacostracen (*Palaemonetes, Homarus, Palinurus, Munida, Eupagurus, Homola, Squilla, Euphausia*). Der Nerv des Medianauges entspringt vom Mittelteil des Gehirns, von dem aus auch die sog. Frontalorgane versorgt werden. Die Komplex- oder Fazettenaugen sind viel komplizierter gebaut, treten ontogenetisch später auf, fehlen vielen Entomostracen und bilden das Hauptsehorgan der höheren Krebse. Sie hängen mit den seitlichen Teilen des Gehirns zusammen, meist durch besondere Ganglia optica.

I. Die Medianaugen und Frontalorgane.

Diese Augen wurden früher als x-förmiger Augenfleck beschrieben, da sie häufig in dieser Gestalt und mit roter Farbe dem Gehirn aufliegen. Becheraugen werden sie genannt, weil in der Dorsalansicht die zentrale Pigmentmasse auf beiden Seiten ausgehöhlt erscheint (**478**), während die davor liegenden stark lichtbrechenden und durchsichtigen Retinazellen (*rz*) bei schwacher Vergrößerung wie Linsen aussehen. Es kommt dazu noch ein kleiner ventraler Becher (p^1), dessen Zellen nach vorn und unten gerichtet sind, während die Seitenbecher mehr nach oben sehen. Bei Phyllopoden (außer *Artemia*) kommt hierzu noch ein vierter dorsaler Becher. Das Medianauge ist in erster Linie ein Richtungsauge, welches dem Tiere anzeigt, von welcher Seite her das Licht kommt, was namentlich für die täglichen Vertikalwanderungen der Entomostracen

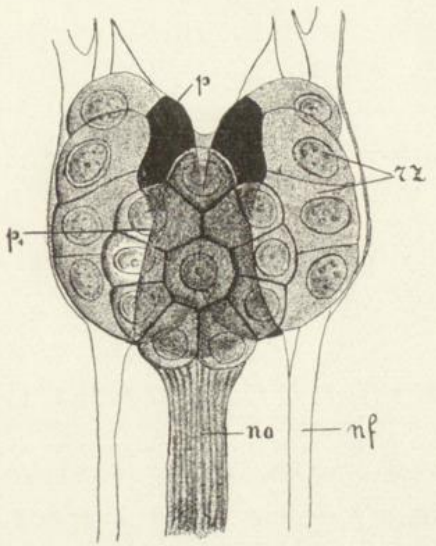


Fig. 478. Medianauge von *Eucalanus attenuatus* (*Calanella mediterranea*) nach GRENACHER, von der Ventralseite. *no* Opticus, *nf* Nerven zum Frontalorgan, *rz* Retinazellen, *p*, p_1 Pigment der seitlichen und der ventralen Augenbecher.

von Bedeutung ist. Unter den Copepoden finden wir bei *Miracia*, Pontelliden und Corycäiden besondere Verhältnisse, so daß wir diese Augen für sich besprechen werden. Das Medianauge entsteht als eine einheitliche Epidermiseinstülpung, zwischen zwei ebensolchen Wucherungen, aus denen das Gehirn wird (**479**). Daher sitzt das Medianauge, indem diese Teile später in die Tiefe rücken, dem

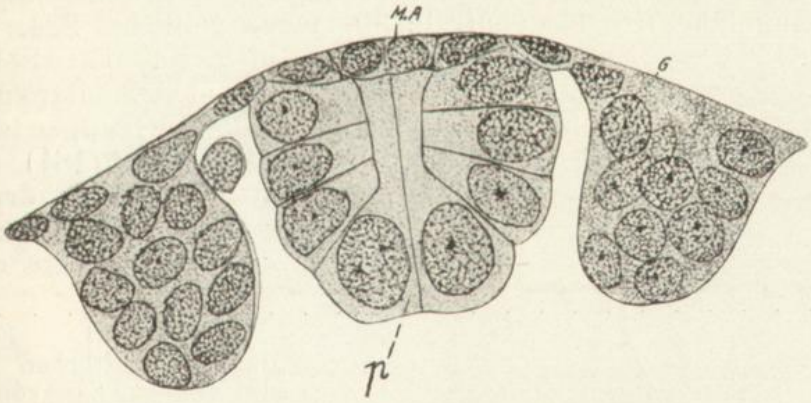


Fig. 479. Querschnitt durch die Anlage des Medianauges (*M.A*) und des Gehirns (*G*) bei *Artemia salina* nach MOROFF. $^{800}/_{1}$. *p* Pigmentzelle.

Gehirn meist direkt auf oder liegt etwas vor ihm und verbindet sich mit ihm durch einen kürzeren oder längeren Opticus. Die zentralen Zellen der Anlagen zeichnen sich früh durch besondere Größe aus und werden zu den Pigmentzellen. Die Zahl derselben ist meist sehr gering, bei *Artemia* und *Cypris* nur zwei (**487**, **479** *p*), bei *Eucalanus* sogar nur eine (**481**). Die umliegenden Zellen bilden drei einschichtige Gruppen von

Retinazellen, welche ihr distales Ende dem Pigment zukehren, während die von den proximalen Enden ausstrahlenden Nervenfasern sich zum Opticus vereinigen, mit dem auch die Nerven der paarigen sog. Frontalorgane zusammenhängen. Diese drei Nerven entspringen aus dem medialen Teil des Vorderhirns; die Sehzellen sind also abgewandt. Nur für *Eucalanus attenuatus* wird von GRENACHER und ESTERLY übereinstimmend angegeben, daß die Fasern an dem dem Pigment zugekehrten Ende eintreten. Demgegenüber sollen nach HESSE die Fasern an dem proximalen Ende austreten. Die Zahl der Sehzellen eines Bechers

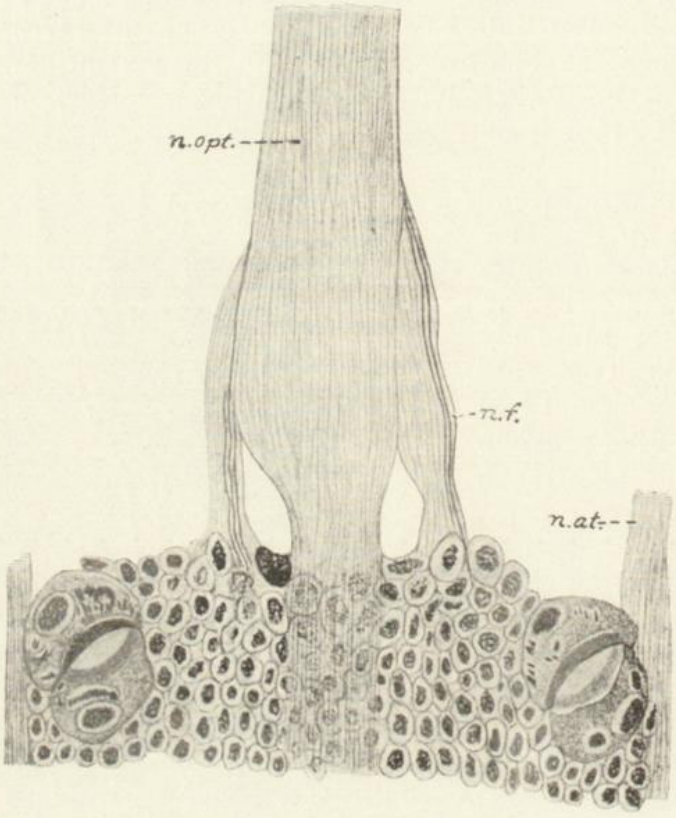


Fig. 480. Vorderteil des Gehirns von *Eucalanus attenuatus* von der Dorsalseite nach Entfernung des Pigments mit den Frontalorganen. *ph* Phaosom, *n* Kern, *bp* Basalplatte, *n.opt* Nerv des Medianauges, *n.f* Stirnnerv, *n.at* Antennennerv. $^{305}/_{1}$. Nach ESTERLY.

ist in der Regel klein (Ostracoden Mittelbecher 7—8, jeder Seitenbecher 10—15; *Eucalanus elongatus* Mittelbecher 10, Seitenbecher 9; *Branchipus* und Verwandte noch weniger); nur bei *Apus* hat der dorsale ungefähr 70, der ventrale 30, jeder seitliche 224, zusammen also ca. 550 Sehzellen in einem Medianauge. Bei einigen Gruppen sind in den Sehzellen (**481**) phaosomartige Binnenkörper nachgewiesen worden. Ueber die Endapparate der Neuro-

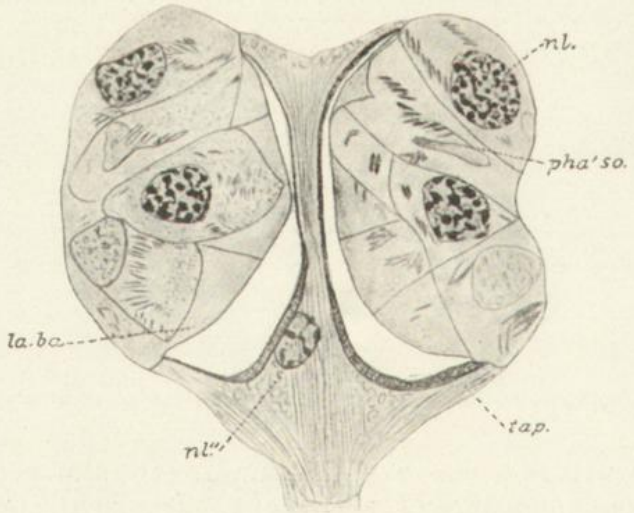


Fig. 481. Frontalschnitt durch die seitlichen Augenbecher des Medianauges von *Eucalanus* nach ESTERLY. *nl* Kern der Sehzelle, *nl''* Kern der Pigmentzelle. Daneben die Fasern, welche den Augennerv bilden. *la.ba* Basalplatte, *pha* Phaosom, *tap* Tepetum. $^{665}/_{1}$.

fibrillen gehen die Angaben weit auseinander, da sie als Stiftchensaum, Alveolensaum, Wandverdickungen (**481, 486**), Rhabdome (**490, 492**) und freie Ausläufer beschrieben werden. Auf der Innenfläche jedes Pigment-

bechers breitet sich eine dünne Schicht von Schuppen aus, welche das Licht reflektieren und so den Reiz verstärken. Da in diesem Tapetum (**481**) keine eigenen Kerne vorkommen, handelt es sich um Bildungen der Pigmentzellen. Bei *Limnadia* fehlt das Tapetum, wenn die Tiere stark belichtet waren, wahrscheinlich weil die Pigmentkörner nach außen gewandert sind und die Schuppen verdeckt haben; die Medianaugen haben in der Regel keine Linse, nur bei *Artemia, Branchipus*, einigen Ostracoden und Copepoden kommt sie als umgewandelter Teil der Haut vor (**487, 495**). Wenn Komplexaugen neben einem Medianauge vorhanden sind, so ist jedes von ihnen viel größer als das Stirnauge. Nur bei *Estheria ticiniensis* und *Limnetis brachyura,* zwei beschalten Phyllopoden, ist das Medianauge größer als die Komplexaugen, welche zu einem Dorsalauge verschmolzen sind, das über ihm liegt. Bei Dunkeltieren (Tiefseeostracoden, *Typhlocypris* in unterirdischen Gewässern) kann eine Rückbildung des Medianauges eintreten. Einige Copepoden vermögen dasselbe durch besondere Muskeln zu bewegen.

Die eben erwähnten **Frontalorgane** sind Gruppen von unter der Hypodermis liegenden, aber mit dieser meist verbundenen, vom Gehirn versorgten Sinneszellen, welche bei Entomostracen und manchen larvalen Malacostracen vorkommen, und zwar zu beiden Seiten des Medianauges, eventuell auch als eine dritte mediane, mehr ventrale Gruppe. *Gammarus* und andere Amphipoden zeigen ein ähnliches Organ jederseits im Kopf vor den Augen. Da diese Sinneszellen der lateralen Organe zum Teil eine gewisse Uebereinstimmung mit den Sehzellen des Medianauges zeigen, sind sie trotz fehlenden Pigments als rückgebildete (?) Augen gedeutet worden, während sie von andern Forschern als Drüsen angesehen werden. Bei *Eucalanus* liegen sie als sog. Claussche Organe

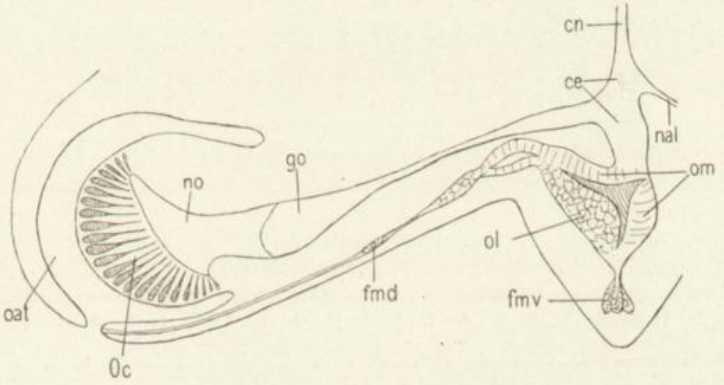


Fig. **482.** Sagittalschnitt durch den Kopf von *Limnadia* nach Nowikoff. Der Körper liegt nach rechts zu, die Ventralseite ist nach unten gekehrt. *ce* Gehirn, *cn* Schlundkonnektiv, *fmd, fmv* dorsaler, ventraler Teil des medialen Frontalorgans, *go* Ganglion opticum, *nal* Antennennerv, *no* Opticus, *oat* Augenkammer, *Oc* Komplexauge, *ol* seitlicher Augenbecher, *om* dorsaler und ventraler Augenbecher.

jederseits im Gehirn und bestehen aus zwei durch eine „Basalplatte" verbundenen großen Zellen, welche zusammen einen runden Körper bilden (**480**). Jede Zelle enthält mehrere bandförmige, aus kleinen Stäbchen zusammengesetzte Phaosome, wie sie in gleicher Art in den Sehzellen des Medianauges vorkommen (**481**). Diesen Organen scheinen die Scheitelsinnesorgane der Cladoceren homolog zu sein. Die medianen Frontalorgane (**482**) sind zu wenig bekannt, um Vermutungen über ihre Bedeutung auszusprechen.

Nach dieser allgemeinen Schilderung fügen wir noch einige spezielle Angaben hinzu. Wegen seiner Lage am Gehirn und der abgewandten Sehzellen kann das Medianauge als ein Erbteil der Plathelminthen an-

gesehen werden, welches auf die Trochophoralarve der Ringelwürmer und weiter auf die Naupliuslarve übertragen wurde.

Phyllopoden. Das Medianauge sitzt dem Gehirn dicht auf, nur bei *Cypris* (**487**) und *Branchipus* (**485**) liegt es vor ihm und ist jederseits durch einen kurzen Opticus mit ihm verbunden. Bei *Apus* liegen die Komplexaugen dicht beieinander und zwischen ihren Vorderenden schiebt sich das Medianauge ein, was zur Folge hat, daß die von einer Hautfalte vor den beiden Komplexaugen gebildete Augenkammer noch den hinteren Teil des Medianauges überdeckt (**483**, **484**). Hinter diesem liegt das hier unpaare, aus drei Sinneszellen bestehende Frontalorgan (*Fr.or*). Eine solche Kammer kommt auch *Limnadia* (**482**) und *Limnetis* zu, ohne aber das Medianauge zu überdachen, während sie bei *Branchipus* fehlt. Bei *Artemia* ist das

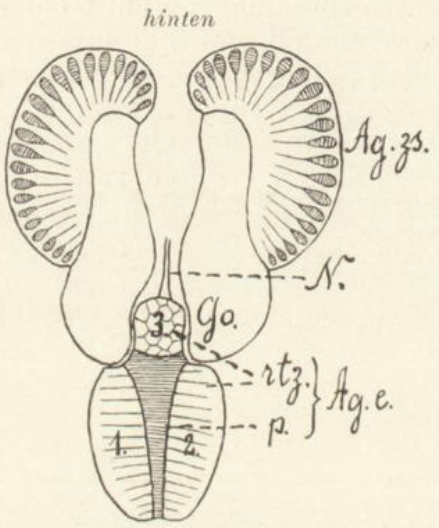


Fig. 483.

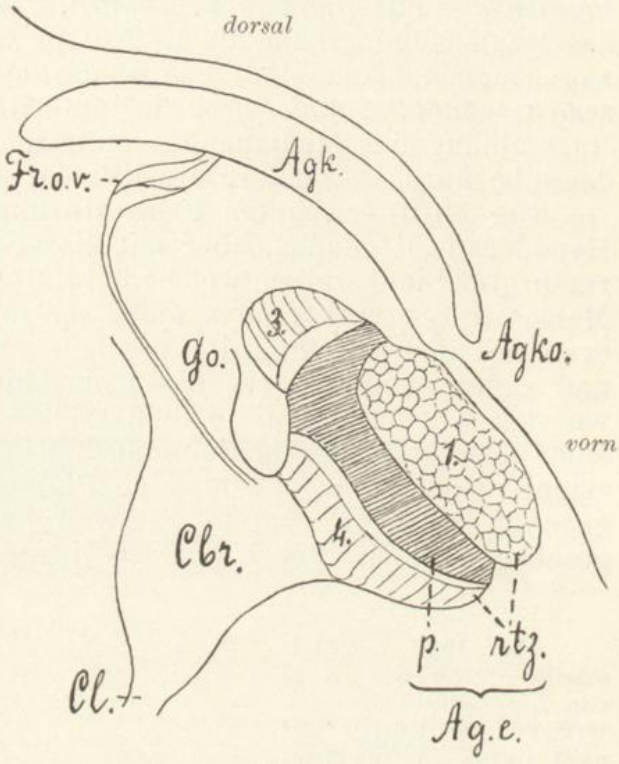


Fig. 484.

Fig. **483**. Horizontalschnitt durch das Auge von *Apus productus*. Fig. **484**. Sagittalschnitt durch dasselbe. Nach NOWIKOFF. $^{44}/_{1}$. *Ag.zs* zusammengesetztes Auge, *Ag.e* einfaches Medianauge, *Cbr* Gehirn, *Cl* Schlundring, *Go* Ganglion opticum, *N* Nerv des Frontalorgans (*Fr.o.r*), *p* Pigment, *rtz* Retinazellen, *1*, *2* medialer Becher, *3* dorsaler, *4* ventraler Becher. In **483** ist nur der hintere Teil der Komplexaugen getroffen, daher sieht es so aus, als ob diese hinter dem einfachen Auge lägen. In **484** legt sich *Agk*, die Augenkammer, von hinten und oben über das Medianauge hinüber.

Medianauge dreiteilig, bei allen übrigen vierteilig, indem ein dorsaler nach hinten und oben gerichteter Mittelbecher hinzugekommen ist (**484** 3). *Artemia salina* vom Pamir und Baikal besitzt vor dem seitlichen Becher eine Erhebuug der Epidermis mit großem Kern und erhärtetem Inhalt, welche als Linse dient, während Exemplare von Sebastopol sie nicht aufweisen. Auch sonst scheint das Auge sehr zu variieren, denn MOROFF vermißte den Opticus. Dieselbe Bedeutung als Linse hat wahrscheinlich eine große durchsichtige Zelle (**485** *l*) zwischen dem Seitenbecher und dem lateralen Frontalorgan von *Branchipus*.

Ueber die feinere Struktur der Sehzellen gehen die Angaben weit auseinander. NOWIKOFF beschreibt von *Limnadia* Binnenkörper und am distalen Ende (**486**) cuticulare Verdickungen mit darunter liegendem

alveolären Protoplasma. HESSE deutet diese Skulptur als einen schmalen Stiftchensaum. Nach WENKE wird die Sehzelle von *Apus* von zahlreichen Neurofibrillen durchzogen, welche gegen die Seite des distalen Zellendes abbiegen und hier Stiftchensäume bilden, die immer von zwei benachbarten Zellen zu einem Rhabdomer verkleben. Ueber die Bedeutung des Medianauges für das Rückenschwimmen von *Branchipus* vgl. S. 94 und S. 413.

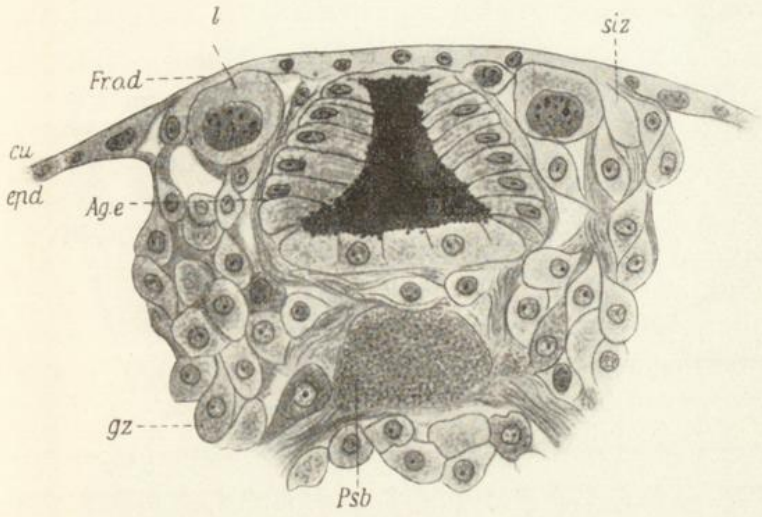


Fig. 485.

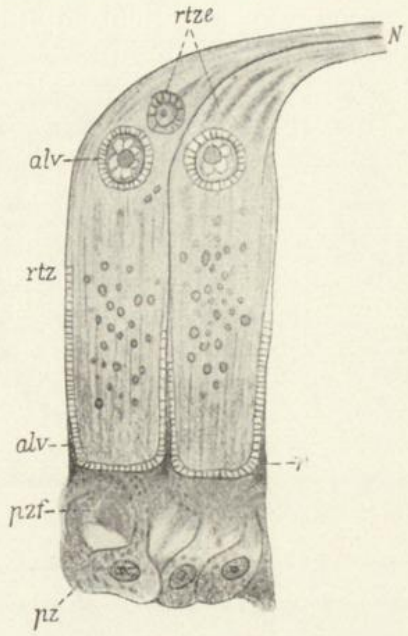


Fig. 486.

Fig. **485**. Querschnitt durch die Seitenbecher und den Ventralbecher des Medianauges von *Branchipus stagnalis* nach NOWIKOFF. $^{175}/_{1}$. *l* Linsenzelle, *Ag.e* einfaches Auge, *G.Ag.e* Ganglion desselben, *gz* Ganglienzelle, *Psb* Neuropil des Gehirns, *siz* Sinneszellen des lateralen Frontalorgans, *Fr.o.d* rechtes Frontalorgan.

Fig. **486**. Längsschnitt durch zwei Retinazellen des Medianauges von *Limnadia lenticularis* nach NOWIKOFF, depigmentiert. *rtz* Retinazelle, *px* Pigmentzelle, *pxf* Fortsatz der Pigmentzelle, *alv* Alveolen, *r* Wandverdickung. $^{500}/_{1}$.

Ostracoden. Das Medianauge mit drei Bechern liegt in einem Vorsprung der Stirn über der Wurzel der ersten Antenne. Da die wenig durchsichtige Schale bei der Bewegung aufgeklappt wird, kann das Licht zu ihm gelangen. Bei manchen Arten ist die Schale über dem Auge durchsichtig. Die Fig. **487** bedarf keiner längeren Erklärung. Die Sehzellen enthalten einen oder mehrere stark färbbare Binnenkörper, welche aber auch bei einigen Arten fehlen können, und entsprechen in übrigen der Fig. **486**. Um die austretenden Nervenfasern legt sich eine protoplasmatische Scheide mit einzelnen Kernen. Die Linse wird von zwei oder drei durchsichtigen Zellen gebildet, welche sich mit einzelnen, bindegewebigen Strängen bis zur Haut fortsetzen. Bei Cypriden fehlt die Linse. Bei Süßwassercypriden enthält jeder Becher je nach der Art 6—30 Sehzellen (*Cyprinotus incongruens* hat 6—8 in dem mittleren, 10—15 in den beiden seitlichen), bei den marinen Cypriden und Cytheriden 6—10 oder noch weniger. Die drei Becher der Gattung *Loxoconcha* sind weit voneinander gerückt und stielartig ausgezogen. Bei einigen Ostracoden fehlt der Mittelbecher oder auch wohl das ganze Auge. So haben die Halocypriden der Tiefsee das Medianauge und die Seitenaugen verloren, während die ebenfalls abyssische *Gigantocypris* sie besitzt. Das Medianauge (**488**) dieser Gattung besteht jederseits aus einem langgestielten birnförmigen Körper, welcher die Sehzellen

enthält, während der viel größere braune Pigmentbecher schüsselförmig vertieft ist, im Leben perlmutterartig glänzt und als Reflektor wirkt. Die vor diesem gelegene Leibeshaut ist ausgebuchtet und soll als Linse dienen; sie kann durch einen Muskel verschieden eingestellt werden. Die sehr langen Sehzellen enthalten keine Stäbchen, sondern viele kleine Kugeln als lichtempfindliches Element. Man wird dieser Darstellung vorläufig sehr skeptisch gegenüberstehen müssen.

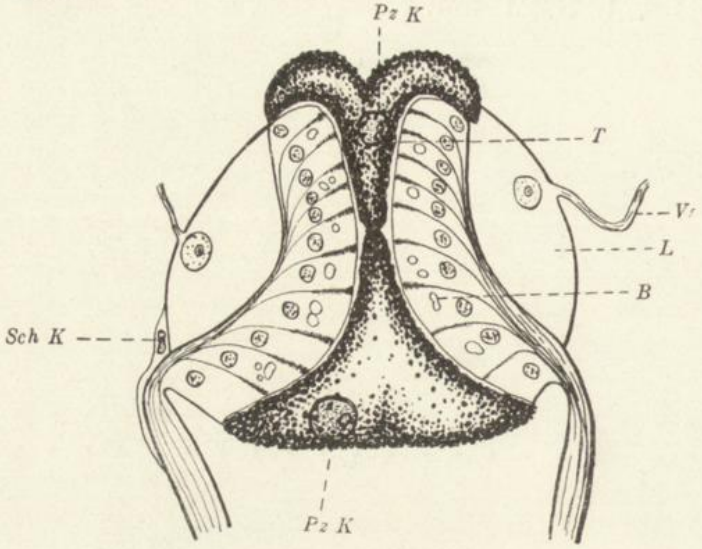


Fig. 487.

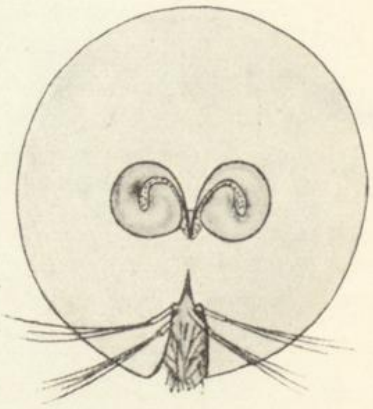


Fig. 488.

Fig. 487. Querschnitt durch das Medianauge von *Cypris crassa* nach NOWIKOFF. *Pz.K* Kern der Pigmentzelle, *T* Zone des Tapetums, *L* Linse, von der Bindegewebsstränge (*Vs*) zur Epidermis gehen, *B* Binnenkörper, *Sch.K* Kern der plasmatischen Nervenscheide.

Fig. 488. Eine Tiefsee-Ostracode *Gigantocypris agassixi* MÜLLER mit bandförmigen Augen und runden Reflektoren. Nach WOLTERECK.

Cladoceren. Das Medianauge ist, wohl infolge der riesigen Ausdehnung des Komplexauges, immer klein und fehlt manchen Arten ganz. Bei *Daphnia pulex* enthält jeder der drei Becher vier Sehzellen. Für *Simocephalus simus* wird nur eine Pigmentmasse mit vier Sehzellen angegeben. Bei manchen *Lynceus*-Arten ist es so groß, wie das zusammengesetzte Auge.

Branchiuren (*Argulus*). Das Medianauge ist sehr groß, dreiteilig, und sitzt der Rückenfläche des Gehirns hinten auf. Pigmentbecher mit Tapetum. Jeder Becher mit ziemlich vielen Sehzellen.

Cirripedien. Das Medianauge ist dreiteilig, mit kleinem ventralen Becher. Es erhält sich von der Naupliuslarve an bis zum festsitzenden Geschlechtstier, während die 2 Komplexaugen beim Uebergang in das sessile Stadium mit der zweiklappigen Schale abgeworfen werden.

Copepoden. Das Medianauge sitzt dem Gehirn vorn auf oder liegt vor ihm (*Eucalanus* **478**, **480**). Es kann sehr verschieden gestaltet sein. Die Sehzellen enden an der dem Pigment zugekehrten Seite mit einer dunklen Zone, welche von HESSE als Stiftchensaum angesehen wird, während sie von ESTERLY einfach als Basalplatte (**481** *la.ba*) beschrieben wird, da er die Nervenfasern durch sie hindurchgehen und mit kleinen Knöpfchen in der Nähe der Binnenkörper enden sah. Die im allgemeinen typische Form hat in einigen Familien bedeutende Umwandlung erfahren durch Hinzutreten von großen Linsen oder Zerfall in sekundäre Becher, ohne aber irgendwie zu den Komplexaugen überzuleiten. So

hat sich bei der Asterocheride *Dyspontius* und Verwandten jeder Seitenbecher in einen vorderen und einen hinteren gesondert, so daß das Auge fünfteilig ist.

Bei *Pontella mediterranea* hat sich das Medianauge in zwei Dorsalaugen und ein Ventralauge gespalten. Jedes der beiden Dorsalaugen besteht aus einer cuticularen zylindrischen Linse und vier Pigmentbechern mit Sehzellen, von denen zwei medial und zwei lateral liegen (**489**). Die Innenfläche der Becher wird von einem Tapetum bedeckt. Von den medianen Bechern hat der vordere zwei, der hintere eine invertierte Sehzelle mit einem großen, wohl durch Wandverdickung entstandenen „Rhabdom", welches von einer hellen „Schaltzone" umgeben ist, die von den Neurofibrillen durchzogen wird. Die 2 Sehzellen des lateralen Bechers stoßen mit einer Basalplatte zusammen, welche wohl dem Rhabdom entspricht, enthalten außerdem Binnenkörper (Phaosome? in **489** nicht dargestellt) und sind wahrscheinlich nicht invertiert. Das unpaare Ventralauge (**490**) enthält 6 Sehzellen, die

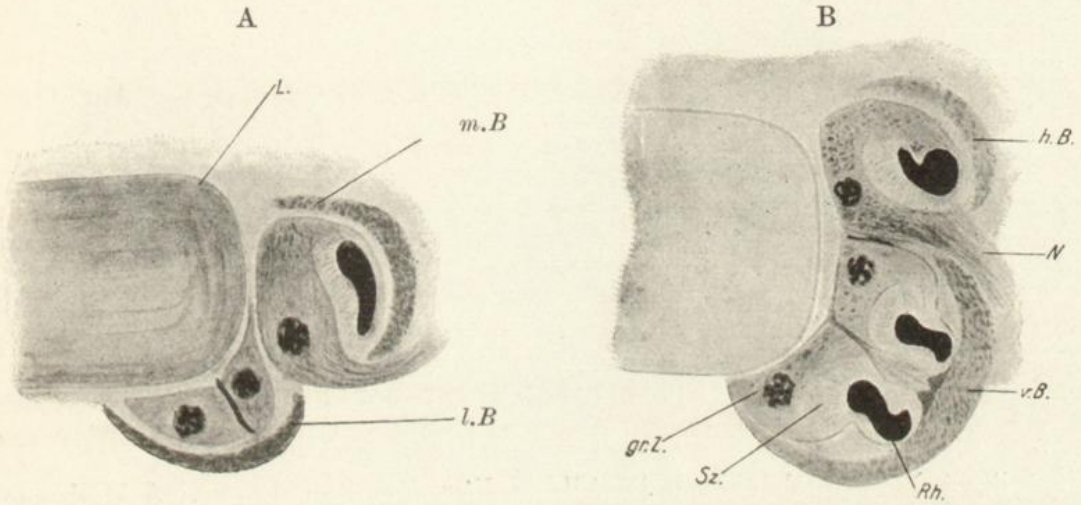


Fig. **489**. **A** Querschnitt durch das Dorsalauge von *Pontella mediterranea* nach Leder. **B** Horizontalschnitt durch das Dorsalauge von *Pontella mediterranea* nach Leder, schematisiert. Es sind nur die medialen Becher zu sehen, weil sie mehr dorsal liegen als die lateralen. *L* Linse, *m.B*, *l.B*, *v.B*, *h.B* medialer, lateraler, vorderer, hinterer Becher, *gr.Z* granulierte Zone mit Kernen, *Tx* Schaltzone, *Rh* Rhabdom, *N* Nervenfaser.

paarweise zusammen gehören. Drei von ihnen (*v.M*, *i.L*) legen sich mit einer faltigen Wandverdickung gegen die größeren Zellen (*h.M*, *ä.L*), welche ein Rhabdom mit umgebenen Schaltzonen umschließen. Der große Pigmentbecher scheint aus zwei Riesenzellen zu bestehen und scheidet ein grünlich schillerndes Tapetum ab. Die Nervenfasern treten von unten an die Sehzellen heran, so daß diese eine Mittelstellung zwischen einer zugewandten und einer abgewandten Lage haben. Das Chitin verdickt sich zu einer corneaartigen Linse, und zwar bei beiden Geschlechtern in etwas verschiedener Weise. Die Augen dieser Art zeigen prinzipiell nichts Neues im Vergleich mit dem dreiteiligen typischen Medianauge. Man kann daher annehmen, daß sie aus diesem durch Abspaltung und weiterer Differenzierung entstanden sind, zumal die Neigung zu solchen Vorgängen bei Copepoden wiederholt beobachtet wird. So besitzt die Pontellide *Anomalocera* jederseits 2 Augen mit je einer Linse.

Bei der Harpactide *Miracia efferata* zeigt sich der Anfang einer Entwicklungsrichtung, welche weiterhin zu den eigenartigen Verhältnissen der Corycäiden und der Pontellide *Labidocera* führt: zwischen Linse und Sehzellen schiebt sich als ein zweiter dioptrischer Apparat ein Kristallkörper ein, wodurch eine äußere Aehnlichkeit mit dem Omma eines Fazettenauges entsteht. Bei *Miracia* (**491**, **492**) haben sich die Seitenbecher sehr vergrößert, während der Mittelbecher rückgebildet ist auf einen schmalen Strang, welcher die beiden Augen fest verbindet, die noch dem Gehirn dicht aufsitzen. In einiger Entfernung von ihnen haben sich aus der Epidermis zwei riesige Linsen gebildet, von deren Umgebung bindegewebige Fäden zu den Augen ziehen und zwei unvollständige Röhren darstellen. Die vier Sehzellen (drei große und eine kleine) enthalten je einen länglichen, wohl als Phaosom zu deutenden Binnenkörper und scheinen zusammen den großen Kristallkörper (*Kk*)

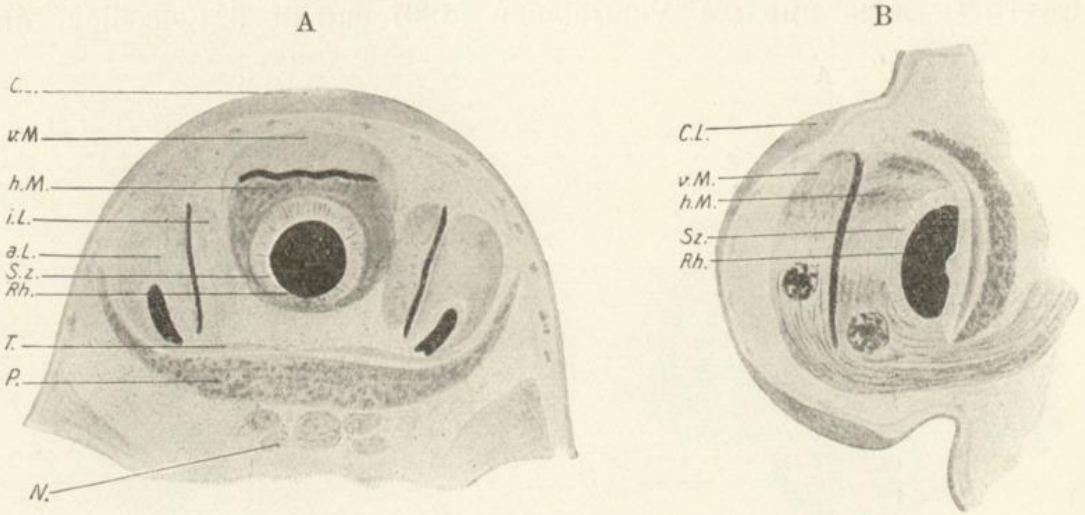


Fig. 490. Ventralauge von *Pontella mediterranea* nach Leder. **A** Horizontalschnitt. **B** Sagittalschnitt, schematisch. *C.l* Corneallinse, *v.M, h.M* vordere, hintere Medianzelle, *i.L, ä.L* innere, äußere Lateralzelle, *T* Tapetum, *P* Pigment, *N* Nerv, *S.z* Schaltzone, *Rh* Rhabdom.

ausgeschieden zu haben, falls sich nicht später herausstellen sollte, daß er wie bei *Labidocera* zelliger Natur ist. Der Pigmentbecher besteht aus einem dorsalen, einem hinteren und einem seitlichen Stück und umfaßt jede Sehzelle mit einem Tapetum.

Bei *Labidocera* und den Corycäiden kommt als Novum hinzu, daß die Sehzellen zugleich das Pigment enthalten. Diese Tatsache ist nicht weiter auffallend, da sie bei vielen anderen Wirbellosen beobachtet wird, und die Sehzellen und Pigmentzellen der Entomostracen (**479**) aus derselben Gruppe von eingestülpten Epidermiszellen hervorgehen. **493** zeigt das linke Dorsalauge einer von Parker untersuchten nordamerikanischen Pontellide, von der ich vermute, daß sie zur Gattung *Labidocera* gehört, von der linken Seite im optischen Schnitt. An die Cuticula stößt eine sehr große, konzentrisch geschichtete und harte Linse, welche aus Chitin besteht und bei den Häutungen abgeworfen wird. An sie schließt sich eine kugelige Masse von Zellen, von denen zwei innere kein Pigment enthalten und eine helle rundliche Masse, ähnlich einem Kristallkörper, bilden. Um sie herum gruppieren sich die Retinazellen, welche im Gegensatz zu den typischen Medianaugen schwarzes Pigment

enthalten. Acht von ihnen umschließen je einen stabförmigen Binnenkörper und sind als die eigentlichen Sehzellen anzusehen. Der aus dem Gehirn kommende Nerv tritt von hinten an dieses eigentümliche Auge, das vermutlich aus einer Gruppe von in die Tiefe gewanderten Epidermiszellen hervorgeht. Zu diesem Auge gehört ein vorderer und

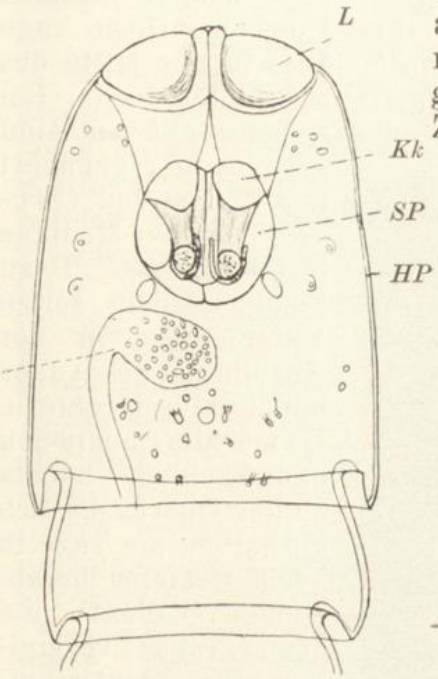


Fig. 491.

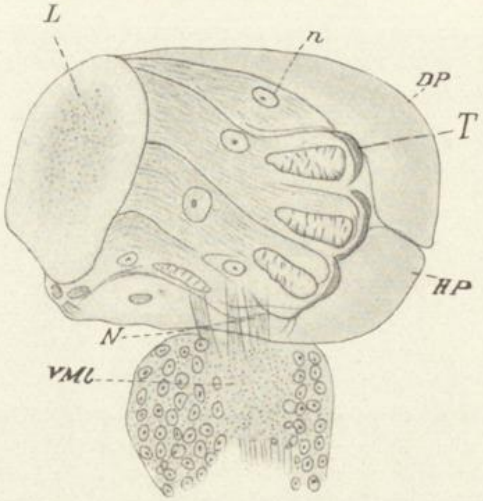


Fig. 492.

Fig. 491. Dorsalansicht der Augen von *Miracia efferata*. $^{150}/_{1}$. Fig. 492 Sagittalschnitt durch das Auge ohne die Linse. $^{380}/_{1}$. *l* Linse, *Kk* Kristallkörper, *DP*, *HP*, *SP* dorsaler, hinterer, seitlicher Pigmentabschnitt, *T* Tapetum, *N* Nerv, *VMl* vorderes Marklager des Gehirns, *n* Kern einer Sehzelle. Nach CLAUS.

ein hinterer Muskel. Da beide Augen in der Mediane fest miteinander verwachsen sind, so werden sie durch diese Muskeln stets zusammen bewegt. Es scheint, daß das proximale Zellende dem Lichte zugekehrt ist, so daß also die Retinazellen eine inverse Lage haben. Ueber das ventrale unpaare Auge dieser Art fehlen Angaben.

Den eigenartigsten, freilich morphologisch und physiologisch noch wenig geklärten Bau zeigen unter den Copepoden die Seitenaugen der **Corycäiden,** deren Körper bei vielen Arten durch die prachtvoll

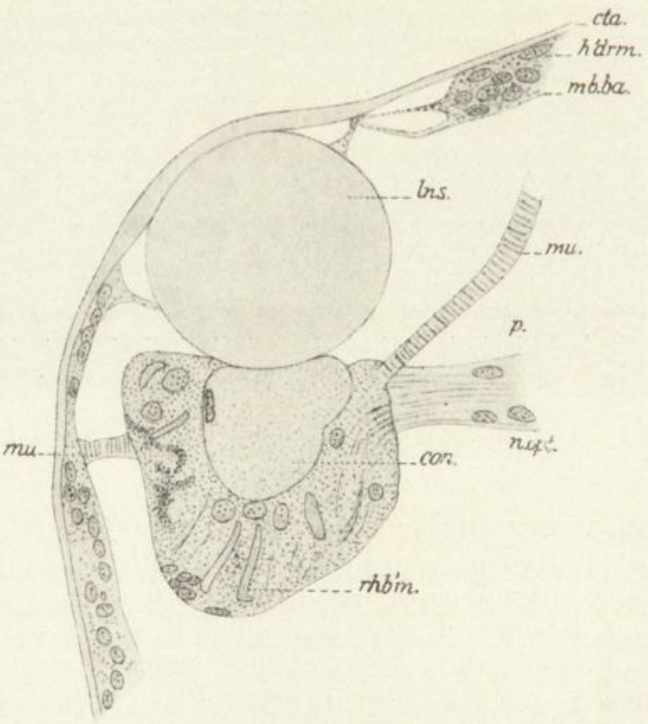


Fig. 493. Linkes Dorsalauge einer Pontellide (*Labidocera*?), von der linken Seite gesehen, nach PARKER. *lns* Linse, *cta* Cuticula, *h'drm* Hypodermis, *mb.ba* Basalmembran, *mu* Muskel, *n.opt* Opticus, *con* durchsichtige Sekretmasse, *rhb'm* rhabdomartiger Binnenkörper.

metallisch glänzenden Farben auffällt. Sie lassen sich auffassen als die Seitenbecher des Medianauges, dessen Mittelbecher durch ein isoliertes medianes Bläschen dargestellt wird. Die Seitenaugen besitzen riesige Linsen am Stirnrand des Körpers, während das eigentliche Auge bei *Sapphirina* nicht weit dahinter, bei *Copilia* (**494**) in der Mitte des Körpers und bei *Corycaeus* sogar noch weiter nach hinten liegt. Bei *Copilia* (**494**) stehen beide Linsen weit auseinander, bei *Sapphirina* sind sie einander genähert und stoßen bei *Corycaeus* in der Mediane fast zusammen. Dazu kommen nicht selten Unterschiede in der Ausbildung des Auges bei den Geschlechtern. Da fast alle Copepoden hauptsächlich nachts an der Oberfläche sich aufhalten, am Tage in größere Tiefen hinabsteigen, dient die große Linse vermutlich zur Lichtsammlung. Daneben kann sie zum Sehen in der Nähe dienen, da die Sehzellen im weiten Abstand von ihr liegen. Diese erinnern an diejenigen von *Labidocera*, insofern als sie Pigment und einen langen Binnenkörper, welcher wohl mit Unrecht als Rhabdom bezeichnet wird, enthalten. Es sind nur drei, vielleicht auch vier Sehzellen vorhanden, welche einen stabförmigen, bei *Copilia* (**494**, **495**) nach innen umgebogenen Körper bilden, an dem der Opticus (*n.o*) sich in der Mitte ansetzt. Dieser Pigmentstab umgreift vorn einen lichtbrechenden Kristallkörper, von dem es noch nicht bekannt ist, ob er wie bei *Labidocera* zelliger Natur ist oder von den Sehzellen ausgeschieden wird. Wie bei dieser Gattung, sind auch Muskeln vorhanden, welche die Sehzellen hin und her bewegen können. Nach Claus sollen freilich die Bewegungen des Auges sekundär durch die Bewegungen des Darms veranlaßt werden, während Exner vermutet, daß durch sie der Gegenstand gleichsam

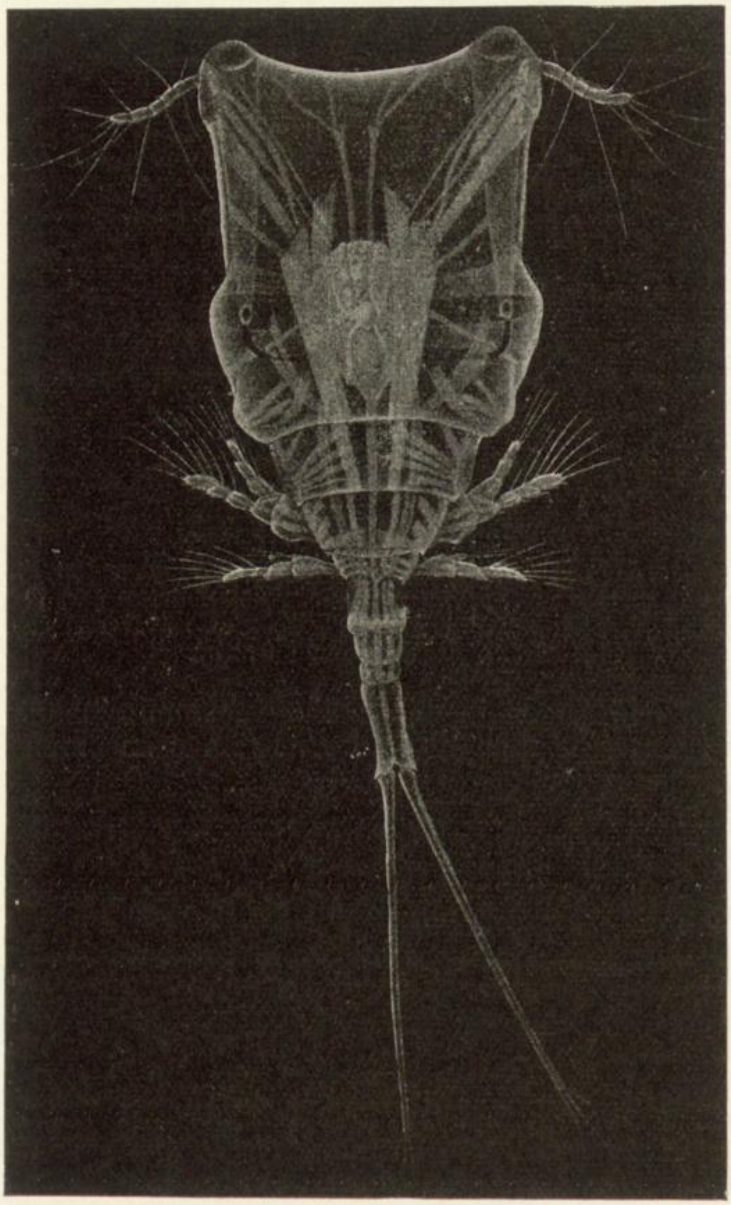


Fig. 494. Weibchen von *Copilia quadrata* nach Giesbrecht. $^{20}/_{1}$.

optisch abgetastet wird. Zwischen Linse und Auge spannt sich eine lange Röhre von faserigem Bau und daher wohl von bindegewebiger Natur aus.

II. Die Komplexaugen der Krebse

werden auch zusammengesetzte oder Facettenaugen genannt, weil in ihnen eine Anzahl Einzelaugen, die Ommen (Ommatidien, Facettenglieder) zu einer morphologischen und physiologischen Einheit verbunden sind. Die morphologische Einheit ergibt sich aus der engen Zusammenlagerung der Ommen und ihrer Versorgung durch dasselbe System von Ganglien (**501**, **518**, **524**). In Anpassung an besondere Verhältnisse kann eine Spaltung des Auges in zwei oder mehr Abschnitte eintreten. So tritt bei manchen pelagischen Krebsen eine Teilung des Auges in ein nach oben sehendes dorsales „Scheitelauge“ und in ein nach vorn und unten gerichtetes „Seitenauge“ ein (Polyphemiden [**501**], *Phronima* [**505**], *Hyperia*, Euphausiden [**516**]). Für die Ampelisciden (**509**) ist sogar eine Dreiteilung charakteristisch, indem jedes Auge in ein nach oben, nach vorn und nach hinten gerichtetes Sehorgan sekundär zerfallen ist. Auch bei andern Amphipoden kommt Aehnliches vor. Der umgekehrte Prozeß führt dazu, daß die ursprünglich auf der linken und rechten Kopfseite gelegenen Augen sich in der Mediane einander nähern und schließlich zu einem unpaaren Facettenauge verschmelzen. So finden wir sie unter den Phyllopoden bei *Apus* (**483**), *Limnadia* und *Limnetis* stark genähert und bei den Cladoceren (**259**, **500**) zu einem großen, über dem Medianauge gelegenen Sinnesorgan vereinigt. Die Komplexaugen sind ursprünglich sitzend und unbeweglich; in verschiedenen Gruppen, ganz unabhängig voneinander, erheben sie sich über das Niveau des Kopfes und werden gestielt. So besitzen unter den Entomostraca *Branchipus* und *Artemia* bewegliche Augenstiele, während unter den Malacostraca die Leptostraca (*Nebalia*) und alle höheren Formen bewegliche Augenstiele haben, die zuweilen (**519**) von auffallender Länge sind. *Squilla mantis* kann durch die Augenstiele denselben Gegenstand mit beiden Augen fixieren, sogar bis zu 80 cm Entfernung. Der umgekehrte

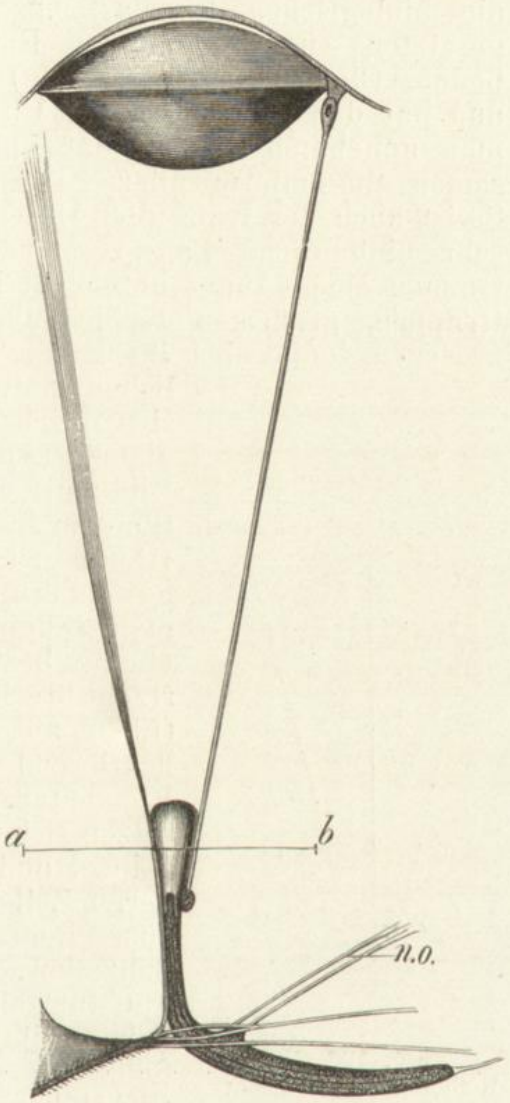


Fig. 495. Auge von *Copilia* nach Grenacher. *n.o* Opticus, *a—b* Bildebene.

Vorgang, daß das Auge in die Tiefe rückt, wird selten beobachtet. So legt sich bei einigen Phyllopoden (**482**, **484**) eine Hautfalte schützend über das Auge hinüber, und bei Cladoceren (**501**) verwächst sie wieder mit der Haut, so daß das Auge von einer doppelten Epidermisschicht bedeckt ist. In beiden Gruppen ist das Auge durch besondere Muskeln beweglich. Schon diese äußeren Verhältnisse der Komplexaugen der Krebse bekunden eine erstaunliche Mannigfaltigkeit, welche sich außerordentlich steigert bei Betrachtung der inneren Strukturen, so daß CHUN mit Recht schreiben konnte: „Der feinere Bau des Auges ist ein untrüglicher Gradmesser für die biologischen Eigenarten.“ Da die zusammengesetzten Augen unter den Entomostracen (Phyllopoden, Cladoceren, Ostracoden) weit verbreitet sind und nur den Copepoden und Cirripedien fehlen, wird man annehmen dürfen, daß sie von einer gemeinsamen Stammform aller Krebse erworben wurden. So ist auch der trotz aller Unterschiede im einzelnen sehr einheitliche Bau verständlich. Die Zahl der Ommen eines Auges unterliegt in den verschiedenen Gruppen großen Verschiedenheiten und schwankt zwischen 4 und über 3000. Sie ist gering bei jugendlichen Individuen und vergrößert sich durch eine meist am medianen Augenrande befindliche Bildungszone während des Wachstums im Zusammenhang mit den Häutungen. Bei vielen Tiefseebewohnern ist die Zahl der Ommen sekundär verringert. Ein Omma besteht aus dioptrischen (Licht brechenden), katoptrischen (Licht absorbierenden oder reflektierenden) und perzipierenden Elementen. Die dioptrischen setzen sich zusammen aus Cornea (Linse) und Kristallkörper bzw. deren Zellen; die katoptrischen aus Pigment in Pigmentzellen, Sehzellen, eventuell auch in Tapetumzellen; als lichtempfindliche Teile gelten die von den Sehzellen gebildeten Rhabdome (Sehstäbchen), welche durch Neurofibrillen mit einem oder mit mehreren Ganglien in Verbindung stehen (**482**, **500**, **509**, **518**, **524**). Das den letzteren zugekehrte innere Ende der Stäbchen oder Sehzellen wird als das proximale, das entgegengesetzte als das distale bezeichnet.

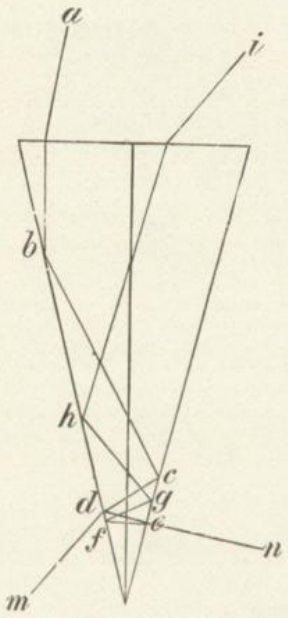


Fig. 496. Totale Reflexion eines Lichtstrahls in der Spitze eines Kristallkegels, nach EXNER aus DEMOLL.

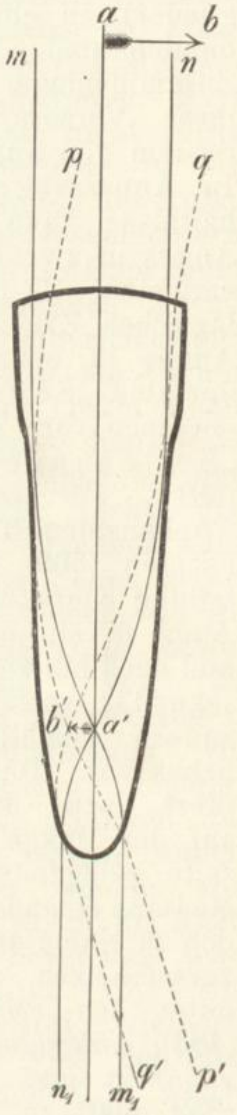


Fig. 497. Gang der Strahlen in Cornea und Kristallkegel von *Lampyris*, nach EXNER.

Die Linse oder Cornea eines Ommas geht aus dem Chitin der Haut hervor und ist fast immer aus zwei oder mehreren Schichten aufgebaut. Sie fehlt noch bei Phyllopoden (**502**), Cladoceren (**501**) und Amphipoden (**508**). Sie springt ursprünglich nur nach innen mit ge-

wölbter Fläche vor, ist also plankonvex (**520**) und gewinnt auf höherer Ausbildungsstufe an Lichtkraft, indem sie bikonvex wird (**525**). Bei manchen Tiefseeschizopoden ist sie zur stärkeren Lichtsammlung konvex-konkav (**516**, **518**). Wenn die Linsen fehlen, ist bei Flächenansicht keine Facettierung vorhanden. Bei *Artemia,* manchen Asseln und den Nebalien schließen die Ommen nicht eng aneinander, und die Linsen (bei *Artemia* noch fehlend) sehen daher von oben rund aus. Meist be-

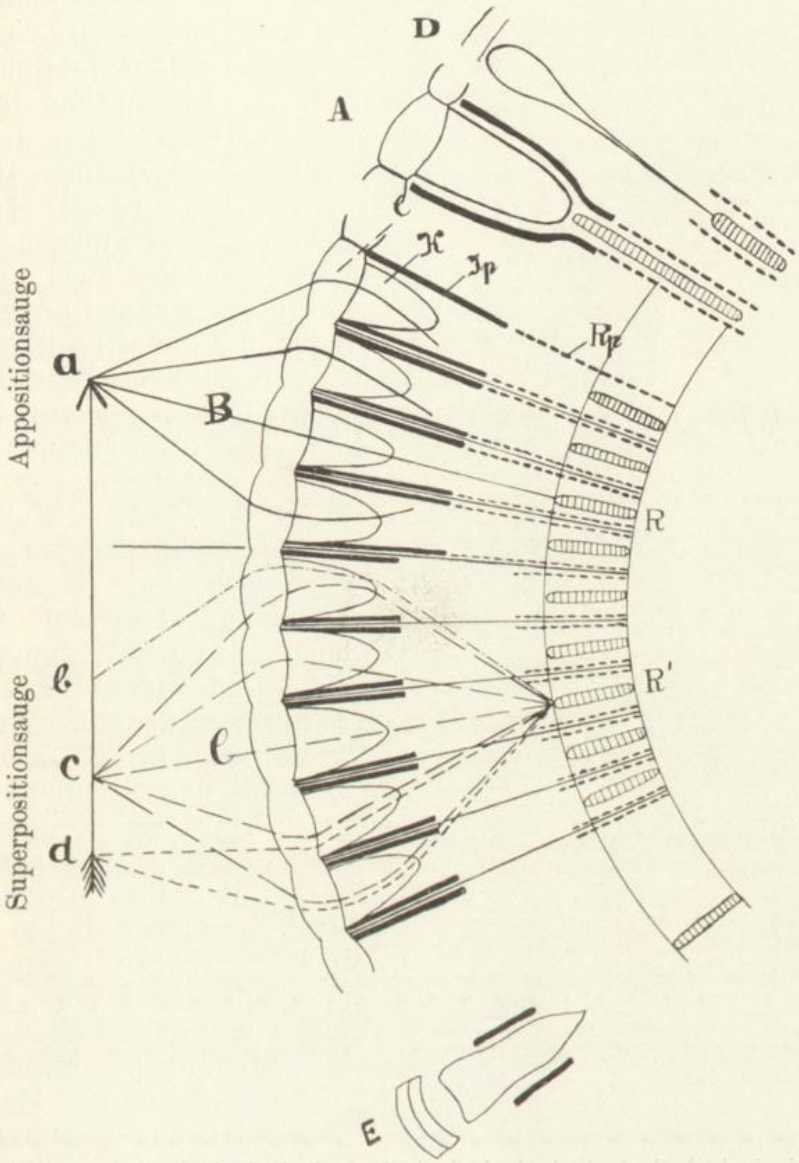


Fig. 498. Ommen von Crustaceen, schematisch. *C* Cornea, *K* Kristallkörper, *R* Rhabdom, — Irispigment, ... Retinapigment. A Amphipod. B Decapod, Lichtstellung. C Decapod, Dunkelstellung. D *Phronima,* retinopigmentär. E Tiefseeschizopod, iridopigmentär. Orig.

rühren sich die Linsen jedoch und haben dann einen hexagonalen Umriß (Isopoden, Stomatopoden, Brachyuren, viele Macruren), während die höheren Macruren viereckige Linsenfelder haben. Es gibt auch Uebergänge zwischen beiden Typen. So sind die Linsen von *Astacus* viereckig, nur am Rande sechseckig. Die Larven von *Homarus* und *Palinurus* haben sechsseitige Facetten, die später vierseitig werden; die ersteren sind offenbar die primitiveren. Bei *Gonodactylus* kommen

beide Formen nebeneinander vor. Die sog. Corneagenzellen (**520** *co.z*), welche die Linse ausscheiden, gehören zu der Hypodermis. Bei den meisten Krebsen treffen wir zwei derselben unter jeder Linse in ganz bestimmter Anordnung an. Nur bei Amphipoden und Phyllopoden (mit Ausnahme von *Branchipus*, welcher fünf hat) finden wir mehr Zellen ohne feste Zahl und Anordnung, was als der ursprüngliche Zustand anzusehen ist.

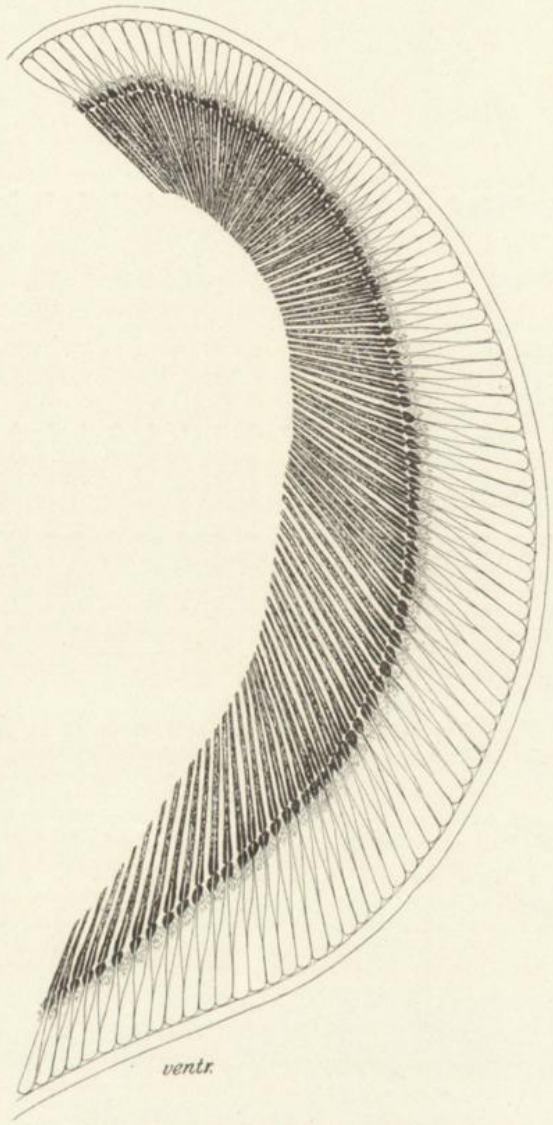


Fig. 499. Schnitt durch das Facettenauge von *Mantis religiosa* nach Hesse. Ventral (*ventr*) lange, wenig divergierende Ommen, dorsal kurze, stark divergierende.

Die zweite nach innen folgende Zone des Ommas wird von vier Kristallkörperzellen gebildet, welche in ihrem Innern den festen und stark lichtbrechenden Kristallkörper ausscheiden (eucones Facettenauge). Dieser besteht daher aus vier Stücken und zeigt im Querschnitt zwei sich rechtwinklig kreuzende Linien (**503** *b, c*). In jeder Zelle wird der Quadrant als selbständiges Tröpfchen angelegt, und erst später legen sich die vier fest aneinander. Bei Schizopoden treten von den vier Zellen nur zwei in Funktion, so daß der Kristallkörper zweiteilig ist. Dies leitet zu den Amphipoden und Isopoden über, wo überhaupt nur 2 Zellen vorhanden sind und der Kristallkörper daher zweiteilig sein muß. Nur bei den Phyllopoden *Limnadia* und *Estheria* und den Cladoceren steigt die Zahl dieser Zellen und der Teile des Kristallkörpers bis auf fünf. Bei der primitiven Organisation dieser Gattungen wird man hierin das ursprüngliche Verhalten zu sehen haben und annehmen, daß, wie bei den Zellen der Linse, eine allmähliche Reduktion der Zahl eingetreten ist. Der Kristallkörper ist auf niederer phyletischer Stufe ein kleines, rundes (**500**), ovales (**502**), birn- oder kegelförmiges Gebilde am distalen Ende der sehr viel größeren Zellen, die sich nach innen bis zum Rhabdom, bei den Decapoden (**522**) sogar noch weiter bis zur Basalmembran fortsetzen und deren Kerne (sog. Sempersche Kerne) laterad oder proximad von ihm liegen. Je höher das Auge sich entwickelt, desto größer wird im allgemeinen der Kristallkörper und dehnt sich dabei proximad aus. Bei den Decapoden nimmt er sehr häufig die Gestalt eines Zylinders (**520**) oder Kegels (**524**) an, dessen nach außen gekehrter Basis die vier Kerne anliegen, während der proximale Teil der Zellen als verschieden

langer und spitzer Protoplasmakegel das Licht zum Rhabdom weiter leitet. Schließlich geht auch dieser in den Kristallkörper über, der sich dann proximad in eine lange Spitze auszieht (**498** D) und beim Scheitelauge von *Phronima* 4—5 mm lang werden kann. Die Kristallkegel sind geschichtet und brechen in der Mitte das Licht am stärksten. Die dünne, häufig fadenförmige Spitze kann gekrümmt oder im Winkel gebogen sein, was darauf hinweist, daß das Licht in ihr durch totale Reflexion (**497**) weitergeleitet wird. Pseudocone und acone Augen sind nur bei einigen Krabben beobachtet worden. Bei Krebsen, welche im Dunkeln leben (vgl. weiter unten bei Amphipoden und Decapoden) verkümmert oder verschwindet der Kristallkörper zuerst oder sehr früh, während er umgekehrt in der Ontogenie spät auftritt. Die dritte Zone des Ommas besteht aus den Seh- oder Retinulazellen mit ihrem zentralen Rhabdom (**502**, **503** *ra*; **521** *Rh*; **516**, **518** *rh*). Die Gesamtheit der Retinulae bildet die Retina. Es sind ursprünglich fünf Sehzellen in einem Omma vorhanden, so bei den Phyllopoden (außer *Apus*), Cladoceren und Amphipoden. Die Zahl steigt bei den meisten Krebsen auf sieben, wozu bei den Decapoden noch eine achte rudimentäre kommen kann, und bei *Oniscus* durch weitere Verdoppelung bis 14. Querschnitte durch eine primitive Form, *Branchipus* (**503** *a—f*), ergeben das Bild eines zentralen Kanals, des Rhabdomkanals (*rk*), um den die Sehzellen radienförmig angeordnet sind. Am oberen Ende erweitert sich der Zentralkanal trichterförmig und umgreift die proximale Spitze der Kegelzellen (**502**). Die inneren Kanten der Sehzellen, welche den Kanal umschließen, sind eigentümlich verdickt (**503** *e*) und von einem alveolären Saum umgeben, der vermutlich aus Neurofibrillen besteht. Die Verdickung selbst wird entweder als eine cuticulare Bildung oder wohl richtiger als ein Saum verklebter Stiftchen gedeutet. Wegen des in den Sehzellen vorhandenen Pigments lassen sich die Fibrillen der Nervenfaser, in die jede Zelle proximal übergeht, nicht bis zu jenen Verdickungen ver-

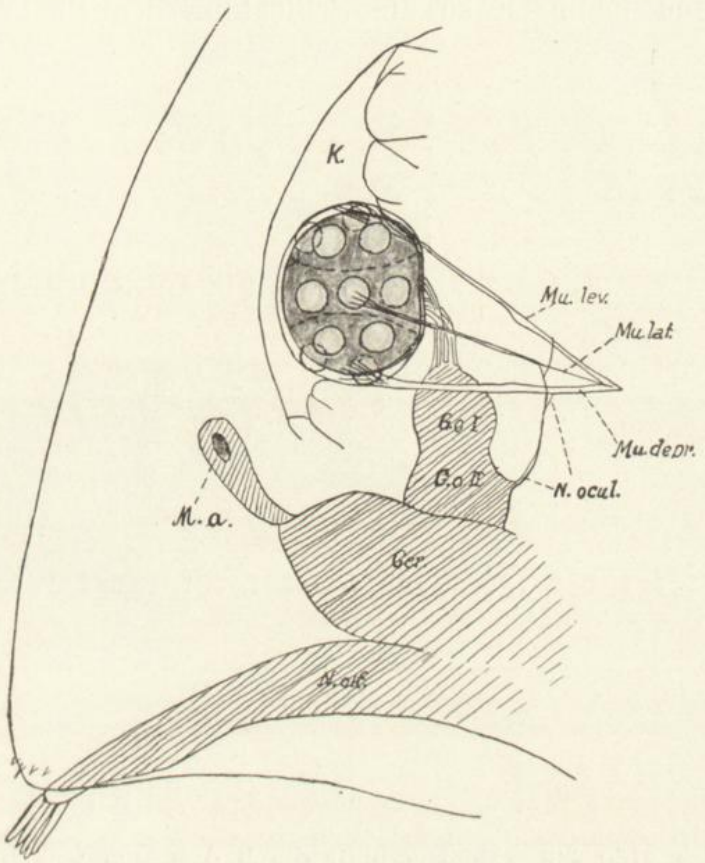


Fig. 500. Auge von *Hyalodaphnia cucullata*, von der Seite gesehen, nach WOLTERECK, verändert. *K* Augenkammer mit bindegewebigen Maschen, *d* dorsal, *v* ventral, *G.o* Ganglion opticum, *Cer* Gehirn, *N.ocul* Nerven der Augenmuskeln, *Mu.lev* Levator, *Mu.lat* seitliche Augenmuskeln, *Mu.depr* Depressor, *M.a* Medianauge.

folgen. Jede verdickte Längskante wird als „Rhabdomer“ bezeichnet; die Kanten verschmelzen meist untereinander zu einem stab- oder röhrenförmigen Gebilde von eckigem oder sternartigem Querschnitt, dem „Rhabdom“, welches den Lichtreiz aufnimmt und auf das Nervensystem überträgt. Bei primitiven Gruppen ist das Rhabdom homogen. Im Gegensatz hierzu finden wir bei der großen Mehrzahl der Krebse geschichtete Sehstäbchen, welche aus 10—20 übereinander liegenden Plättchen bestehen (**508**, **516**, **520**). Jedes Plättchen ist quer gestrichelt und hat die Form eines Halb- oder Viertelkreises, welcher an der Sehzelle angeordnet ist, wie der Zahn an einer Zahnstange (**523**). Die einander gegenüber liegenden Sehzellen legen sich mit ihren Plättchen zusammen und bedingen so die Schichtung des Rhabdoms, dem natürlich ein

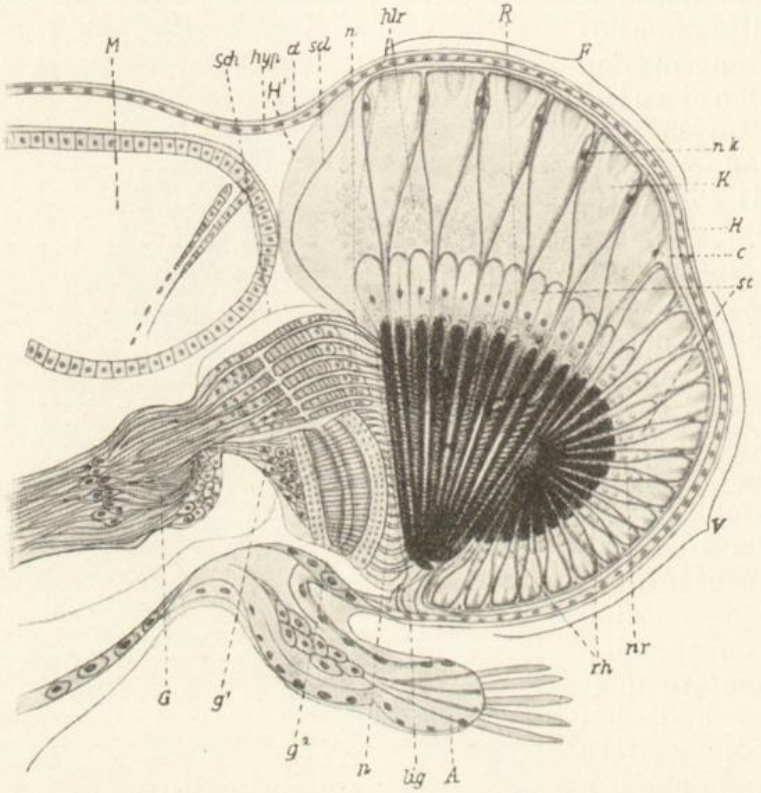


Fig. **501**. Medianschnitt durch das Auge von *Bythotrephes* nach Miltz. $^{190}/_{1}$. *A* erste Antenne, *c* Cornea, *ct* Cuticula, *F* Frontauge, *G* Gehirn, g^1, g^2 dorsaler, ventraler Teil des Ganglion opticum, *H* äußere Augenhülle, *hlr* mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum, *hyp* Hypodermis, *K* Kristallkegel, *lig* Ligament, *M* Magen, *n* Nervenfasern, *nk* Kern der Kegelzelle, *nr* Kern der Retinazelle, *rh* Rhabdom, *sch* Scheide des Opticus, *scl* Sclera, *st* Stützzellen, *V* Ventralauge.

Zentralkanal fehlt. Die Substanz des Rhabdoms ist immer stärker lichtbrechend als das umgebende Protoplasma. Das Licht wird in ihm durch totale Reflexion an den Wänden zusammengehalten. Daher sind die Rhabdome auch nicht selten gekrümmt oder geknickt und von ansehnlicher Länge. Die aus den einzelnen Ommen austretenden Nervenfasern durchsetzen eine bindegewebige Basal- oder Grenzmembran (**502** *bm*; **524** *ml*) und treten dann zu einer meist von Pigment durchsetzten Faserschicht (**524** *n*) zusammen, welche zu dem ersten Ganglion, dem sog. Retinalganglion, führt. Bei *Limnadia* (**482**) ist dieses allein vorhanden. Auf dieses folgt bei den übrigen Phyllopoden und den Cladoceren (**500**) noch ein zweites Ganglion; bei *Nebalia* sind im ganzen

drei Ganglien vorhanden, bei den Decapoden (**524**) und Schizopoden vier. Die allmähliche Zunahme geht hieraus deutlich hervor. Ueber ihre Bedeutung zur Verstärkung der zentralen Erregungen vgl. die Einleitung S. 18.

Außer dem in den Sehzellen und um die Nervenfaser herum verteilten Pigment findet sich bei allen Krebsen noch eine zweite Sorte von Pigmentzellen, die Iris- oder Hauptpigmentzellen. Dazu kommt bei sehr vielen Arten noch eine dritte Sorte, die Tapetumzellen. Bei den Phyllopoden gehören die Iriszellen noch nicht in bestimmter Zahl zu jedem Omma, sondern treten als vereinzelte interommäre Stütz-

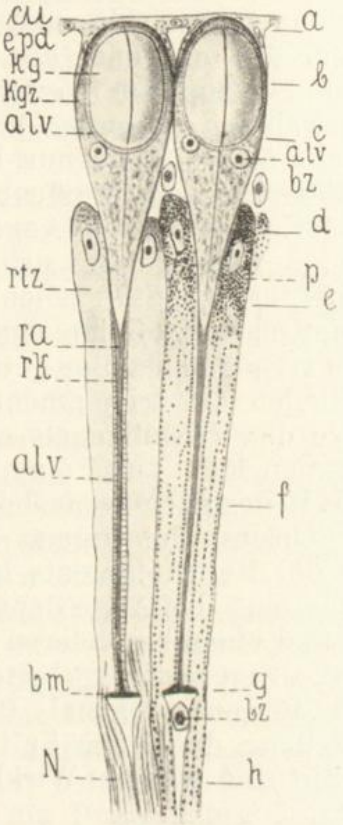


Fig. **502**.

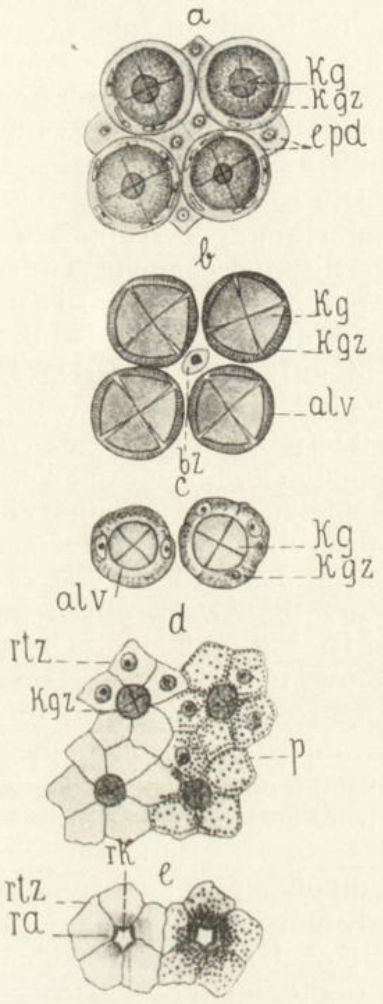


Fig. **503**.

Fig. **502**. Längsschnitt durch zwei Ommen von *Branchipus stagnalis* nach NOWIKOFF. $^{500}/_{1}$. *alv* Alveolarsaum, welcher wahrscheinlich aus Neurofibrillen besteht, *bm* Basalmembran, *bz* Blutzelle, *cu* Cuticula, *epd* Epidermis, *Kg* Kristallkegel, *Kgz* Kristallkegelzelle, *N* Nerv, *ra* Rhabdom, *rk* Rhabdomkanal, *rtz* Sehzelle, *p* Pigment, *gm* Grenzmembran der Retinazelle.

Fig. **503**. Querschnitte der Figur **502** aus der Höhe a—e nach NOWIKOFF.

zellen auf. Auch für die Isopoden werden zahlreiche kleine pigmentierte oder helle Zellen zwischen den Ommen angegeben. Bei den übrigen Ordnungen treffen wir sie in bestimmter Zahl und Anordnung als lange Zellen an, welche scheidenartig die Kristallkörperzellen umhüllen und von der Cornea bis zu den Sehzellen reichen (**520** *I.Pg*). Bei Amphipoden und Leptostracen treten sie in derselben Zahl und Anordnung auf wie die Sehzellen, setzen diese also distal fort (bei

ersteren 5, bei letzteren 7). Die Decapoden (und Cladoceren?) besitzen nur zwei Hauptpigmentzellen in jedem Omma, und bei den Schizopoden wird jedes Teilauge von sechs Pigmentzellen umgeben, von denen aber jede gleichzeitig zu drei Ommen gehört (**517**). Der ursprünglich interommäre Charakter der Irispigmentzellen kommt hierin noch deutlich zum Ausdruck, und zwar leiten sie sich von der Hypodermis ab.

Während nun die Irispigment- und die Retinazellen fein verteiltes braunes oder schwarzes Pigment enthalten, ist dasjenige der sog. Tapetumzellen mehr gelbbraun gefärbt und zeigt sich in groben Brocken. Es dient als Lichtreflektor und verleiht den Augen in der Ansicht von oben einen weißlichen Schimmer. Solche Tapetumzellen kommen nur bei gewissen Schizopoden und Decapoden vor und liegen interommär neben der Basalmembran (**520** *Ta.Z*) oder auch unter dieser zwischen den Nervenfasern. Sie scheinen mesodermalen Ursprungs zu sein. Die Komplexaugen der Krebse sind nun meist irido- und retinopigmentär, einige Gruppen haben aber nur die eine oder die andere Sorte. So sind manche Tiefseekrabben und Schizopoden (*Nematoscelis, Stylocheiron* **516**) nur iridopigmentär, während *Phronima* und verwandte Amphipoden und die Sergestiden aus 500 m Tiefe nur Retinapigment aufweisen (**498** D). Der ursprüngliche Zustand ist offenbar der retinopigmentäre, denn er ist charakteristisch für die Augen fast aller andern Tierklassen, und außerdem findet er sich bei den primitiven Phyllopoden (**502**), deren vereinzelte pigmenthaltige Stützzellen keine Rolle spielen. Später sind zur besseren optischen Isolation der Rhabdome interommäre Hypodermiszellen zu den Irispigmentzellen geworden. Bei *Phronima* und *Sergestes* (**496** bei *d*) fehlen die Irispigmentzellen, weil derselbe Zweck durch die lange Spitze des Kristallkegels erreicht wird. Dieser muß nämlich, wie **496** erkennen läßt, zur Folge haben, daß schräg einfallende Strahlen durch totale Reflexionen herausbefördert werden. Es gelangen also nur die in der Sehachse des Ommas liegenden Strahlen zum Rhabdom. Das Fehlen des Retinapigments bei den genannten Tiefseeformen erklärt sich daraus, daß das Auge dauernd in der typischen Dunkelstellung sich befindet, und einen besonderen Schutz gegen zu starke Belichtung nicht nötig hat. Eigenartig verhalten sich die Polyphemiden: ihre Stütz(Iris)zellen führen proximal Pigment (**501** *st*) und umhüllen damit die Retinazellen; die lange Spitze des Kristallkegels reicht bis zum Rhabdom. Sie sind also in Wirklichkeit nur retinopigmentär.

Physiologie des Fazettenauges der Krebse und Insekten.

Das oft aus Tausenden von Einzelaugen zusammengesetzte Sehorgan der Arthropoden hat zu vielen Ueberlegungen angeregt. Es standen sich ursprünglich zwei Theorien gegenüber bezüglich der Art, wie die vielen Ommen zur Erzeugung eines Bildes zusammenwirken. Der Berliner Physiologe Joh. Müller (1826) hat zuerst die richtige Theorie des musivischen (μοϋσειος mosaikartig) Sehens begründet, wonach jedes Omma einen Bildpunkt, viele Ommen zusammen ein Bild erzeugen. Gottsche (1852) widersprach ihr, weil er fand, daß jede Linse eines Fliegenauges ein umgekehrtes Bild entwirft. Er schloß daraus, daß ebenso viele Bilder entstehen wie Ommen gereizt werden. Wie besonders Exner betont hat, ließ Gottsche die Wirkung des Kristallkegels außer acht. Außerdem muß jedes Rhabdom nach seinem

Bau eine funktionelle Einheit sein und kann daher nur einen Bildpunkt wahrnehmen. Endlich ist auch nicht zu erwarten, daß ein Arthropodengehirn gleichzeitig viele Hunderte von Bildern verarbeiten kann, da hierzu selbst der Mensch nicht imstande ist.

Der zylindrische oder kegelförmige Kristallkörper ist geschichtet und seine Brechbarkeit nimmt von außen nach innen zu. Da er ähnlich einer Linse eine Bild entwirft, spricht man nach EXNER von einem „Linsenzylinder". Ein solcher hat zur Folge, daß die vom Punkt a (**497**) parallel einfallenden Strahlen *mn* in *a'* sich schneiden, um dann aus der Spitze als parallele Strahlen (*m'n'*) wieder auszutreten. Die vom Punkt *b* aus parallel einfallenden Strahlen *pq* schneiden sich in *b'*, werden nach derselben Seite hin abgebrochen, aus der sie gekommen sind, und verlassen ebenfalls als paralleles Lichtbündel die Spitze. Wäre der Kristallkegel in der Ebene der Schnittpunkte abgeschnitten, so würde hier ein umgekehrtes Bild *a' b'* liegen. So aber kommt ein aufrechtes Bild, daß in beliebigem Abstande aufgefangen werden kann, zwischen den austretenden Lichtbündeln zustande, ganz im Gegensatze zu den Linsenaugen, welche ein umgekehrtes Bild entwerfen (**603**).

Nach der Stellung des Irispigments zerfallen die Augen der Krebse und überhaupt der Arthropoden in zwei Gruppen, in die **Appositions-** und in die **Superpositionsaugen.** In dem Appositionsauge (**498** bei A) bilden Iris- und Retinapigment eine vollständige Scheide um jedes Omma, so daß dieses optisch von den Nachbarommen isoliert ist. Zu dem Rhabdom gelangen nur diejenigen Strahlen, welche in die zugehörige Cornea eingedrungen sind, aber nicht solche von den Nebenfazetten. Nur die der optischen Achse annähernd parallelen Strahlen erreichen das Rhabdom, denn die schief einfallenden werden, wie wir eben sahen (**497**), nach außen abgelenkt und vom Pigmentmantel absorbiert. Das Rhabdom erhält den Eindruck eines Bildpunktes daher nur von dem gerade vor ihm befindlichen Objektpunkt, mag dieser nah oder fern liegen, aber dieser Eindruck ist scharf, d. h. die Strahlen treffen das Rhabdom so, wie sie vom Objekte ausgehen. Eine Akkommodation ist daher nicht nötig und fehlt. Das Rhabdom berührt den Kristallkegel, indem es sich an ihn anlegt oder seine Spitze umgreift. Die kleine Cornea vermag nur wenig Licht zu sammeln, daher finden wir ein Appositionsauge hauptsächlich bei Taginsekten (**597** *b*), welche meist nur bei hellem Licht, am liebsten bei Sonnenschein, umherfliegen. Sobald die Dämmerung eingetreten ist, vermag eine Biene nicht mehr ihren Stock zu finden, und Libellen und Tagfalter rühren sich bei trübem Wetter nicht von der Stelle. Unter den Krebsen kommt ein solches Auge vor bei Isopoden und Amphipoden. Bei dem pelagischen *Phronima* ist das Irispigment wohl sekundär verloren gegangen (**498** bei D), weil die Lichtstrahlen durch die lange Spitze des Kristallkegels weiter geleitet werden und nicht aus ihr heraus können, und weil das Retinapigment das Rhabdom vor zu starker Belichtung zu schützen vermag.

In dem **Superpositionsauge** (**498** bei C) umgreift das Irispigment das proximale Ende des Kristallkegels mehr oder weniger. Es besteht aber eine breite Lücke zwischen ihm und dem Retinapigment, so daß nicht nur die vom Objektpunkt *c* ausgehenden Strahlen auf das Rhabdom *R'* gelangen, sondern auch solche von benachbarten Punkten (*b* und *d*). Das von *R'* wahrgenommene Bild ist aus diesem Grunde verschwommen, weil mehrere Bildpunkte „superponiert" liegen. Es hat aber dafür den Vorteil größerer Lichtstärke, weil es Licht nicht

nur von der zugeordneten Linse, sondern auch von den benachbarten empfängt. Wir finden es daher bei Nachtinsekten und den meisten Krebsen, weil diese am Boden der Gewässer nur einer schwachen Belichtung ausgesetzt sind. Die Rhabdome liegen in einem gewissen Abstand von den Kristallkegeln, damit von den Nachbarommen möglichst viel Licht zu ihnen gelangen kann. Der Raum zwischen ihnen wird von durchsichtigen Zellen, zuweilen auch von klarer Flüssigkeit (**518** *c.v*) eingenommen. Das Superpositionsauge kann nur ferne Gegenstände einigermaßen scharf sehen, da die Strahlen dann nicht zu sehr von den Achsen der Ommen abweichen. Nahe Gegenstände werden ganz verschwommene Bilder geben, da auf jedes Rhabdom zahlreiche Bildpunkte geworfen werden. Daraus ergibt sich vielleicht die Möglichkeit der Entfernungsabschätzung.

Pigmentwanderung.

Bei *Gammarus*, *Phronima*, decapoden Krebsen, manchen Insekten (Käfer, Wasserwanzen, Nachtschmetterlinge) und einzelnen Spinnentieren (Araneen, Skorpionen) vermag das Iris- und das Retinapigment innerhalb seiner Zellen zu wandern (s. Register) und dem Tier dadurch die Vorteile beider Stellungen zu gewährleisten. In der Lichtstellung (**498** B, **620**) breiten sich beide Pigmentsorten gegen einander aus, während sie in der Dunkelstellung (**498** C, **521**) möglichst weit auseinander rücken. Bei Dämmerungsinsekten verschiebt sich nur das Irispigment, während bei Krebsen auch die Retina- und zuweilen sogar die Tapetumzellen dieselbe Erscheinung zeigen. Der Uebergang aus der Dunkelstellung in die Lichtstellung erfolgt wohl infolge der stärkeren Reizung viel schneller als umgekehrt die Umwandlung des Lichtauges in ein Dunkelauge. Ersterer Vorgang dauert beim Weinschwärmer 1—3 Minuten, der letztere 1 Stunde und länger; bei *Palaemon* $^1/_2$ Stunde bzw. 1—$1^1/_2$ Stunden. Durch die rasche Anpassung an das Licht wird eine Ueberreizung des Auges vermieden, während eine Gefahr beim Uebergang ins Dunkle nicht vorliegt. Wahrscheinlich ist die Pigmentwanderung bei den Krebsen sehr weit verbreitet. Bei einigen Bewohnern der Tiefsee (Schizopoden [**516**], Krabben) findet sich das Irispigment dauernd in der Dunkelstellung, jene Fähigkeit scheint also verloren gegangen zu sein. Wenn dann bei den ersteren (**498** E) auch noch das Retinapigment vollständig fehlt, so ist dies als ein sekundärer Zustand anzusehen, der eintreten konnte, weil eine Ueberreizung des Rhabdoms ausgeschlossen ist. Die einfachste Form einer Pigmentwanderung ist bei *Branchipus gelidus* beobachtet worden: im Licht legt sich das Pigment dicht um das Rhabdom herum, während es im Dunkeln sich gleichmäßig durch die Retinazellen verteilt. Weitere Einzelheiten über die Pigmentwanderung s. bei decapoden Krebsen und Insekten.

Leistungsfähigkeit.

Der Laie könnte leicht das Fazettenauge für viel leistungsfähiger halten als ein Linsenauge, da die Bilder aufrecht und unabhängig von der Entfernung des Gegenstandes sind. Das wäre ein Irrtum. Ob das Bild auf der Netzhaut aufrecht oder verkehrt steht, ist für das im Gehirn sich vollziehende Verstehen des Bildes gleichgültig, denn der Organismus gewöhnt sich von Jugend an ebensogut an den einen

wie an den andern Modus. Alle Fazettenaugen sehen ferner nie sehr weit, weil viel zu wenige Ommen vorhanden sind, damit ein ferner Gegenstand noch so viele Rhabdome reizt, wie zum deutlichen Erkennen nötig sind. Das Auge von *Dytiscus marginalis*, welches zu den leistungsfähigsten Käferaugen gehört (vgl. **598**, S. 589) weist auf einem Quadratmillimeter etwa 3700 Rhabdome auf, während die Zahl der Stäbchen desselben Flächenraums bei den Linsenaugen von *Alciopa* auf 42 000, bei Tintenfischen je nach der Art auf 60 000—160 000 (s. S. 485), bei der Ratte auf 1 400 000 geschätzt wird. Nach Hesse erregt ein ein Meter langer Stab in einer Entfernung von 1,37 m bei *Aeschna* in der dorsalen Augenregion etwa 60, in der ventralen nur 30 Rhabdome, während er im menschlichen Auge über 2000 in einer Linie liegende Stäbchen trifft. Die verhältnismäßig geringe Zahl der Rhabdome ist also ein sehr großer Nachteil des Komplexauges, denn nur in der Nähe befindliche Gegenstände werden eine genügende Anzahl von ihnen reizen. Die alltägliche Erfahrung lehrt, daß Libellen, Bienen, Tagschmetterlinge trotz ihrer hochentwickelten Augen eine Hand, die in 1—2 m von ihnen bewegt wird, nicht bemerken. Ein zweiter Uebelstand des Fazettenauges ist seine geringe Lichtstärke, denn die kleine Cornea kann nur wenig Licht sammeln und an den Kristallkegel weitergeben. Wir haben schon gesehen, wie die Natur ihm durch die Pigmentverteilung des Superpositionsauges auf Kosten der Deutlichkeit abzuhelfen sucht. Ferner haben Cornea und Kristallkörper die Fähigkeit zu fluoreszieren, d. h. sie verwandeln ultraviolettes, überhaupt kurzwelliges Licht in längerwelliges grünliches. Dadurch können geringe Lichtmengen, die an sich die Sehzellen nicht reizen würden, eine Form annehmen, die empfunden wird. Natürlich kann dadurch nur eine Hellempfindung, kein Bildsehen, zustande kommen. Die Fluoreszenzfähigkeit der Wirbeltierlinse ist hierfür zu schwach. Zur Lichtverstärkung werden häufig die Ommen nach außen sehr verlängert, wodurch die Cornea an Größe zunimmt und einen helleren Bildpunkt erzeugt. So entstehen lange, wenig divergierende Ommen, welche besonders deutlich sehen, aber natürlich den Nachteil eines kleinen Gesichtsfeldes haben. Sie nehmen meist nur den Scheitel des Auges ein (**501**, **516** *F*), während dieses mehr ventral von kürzeren, mehr divergierenden und daher ein weiteres Sehfeld beherrschenden Ommen ausgefüllt wird. Bei *Mantis religiosa* sind die langen Glieder die ventralen, der Beute zugekehrten (**499**), und sie gehen allmählich in die kurzen, stark divergierenden, dorsalen über. Bei den meisten Insekten und Krebsen sind die dorsalen die längeren, oder diese finden sich, wie bei *Aeschna*, in der mittleren Augenregion. Bei einigen pelagischen Krebsen (**501**, **505**, **516**) und einer Anzahl von Insekten (**589**, **590**, **594**) sondern sich nun diese beiden Gruppen scharf voneinander, und zwar meist so, daß das dorsale Stirnauge die langen Ommen, das ventrale Seitenauge die kurzen enthält (Näheres hierüber S. 591). Das erstere sieht besser und späht nach Beute oder nach den ♀ aus, während das letztere infolge des größeren Gesichtsfeldes die ganze Umgebung des Tieres kontrolliert, um das Herannahen von Feinden zu bemerken. Jenes ist ein Suchauge, dieses ein Warnauge, welches zuweilen (*Arachnomysis*, **518**) sich rückbildet und verschwindet. Ein anderes Mittel, um die Lichtstärke zu vermehren, ist eine starke Wölbung der Cornea; ich verweise auf die Tiefseeschizopode *Stylocheiron* (**516**), auf die Ampelisciden (**510**), bei denen sich sekundär vor zahlreichen Ommen eine sehr

große Linse gebildet hat, auf *Forficula* (**638**) und *Simulium* (**644**), lauter Gattungen, die hauptsächlich im Dunkeln leben. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Fazettenaugen nicht so leistungsfähig sind wie die Linsenaugen, und man kann daher die Frage aufwerfen, warum sie sich gebildet haben. Die Antwort finde ich darin, daß zuerst bei den Urarthropoden ein Haufen von becherförmigen Ocelli unter Benutzung der Chitincuticula als Linsen entstand. Die feste Chitinmasse machte eine Umwandlung der Becheraugen in Blasenaugen unmöglich. So blieb nur die Möglichkeit einer Vervollkommnung durch Verschmelzung der Punktaugen zu einem Komplexauge, das dann durch die Kristallkegel auf eine höhere Stufe gehoben wurde. Die aconen Augen der Thysanuren und Wanzen (vgl. S. 581) beweisen, daß diese Kegel ursprünglich fehlten, und dieser Zustand wird auch für die Stammformen der Krebse angenommen werden müssen. Solche acone Ommen erzeugen, wie die Punktaugen, durch die kleine Cornealinse umgekehrte Bilder, welche aber sehr lichtschwach und infolge der Starrheit des Chitins nicht akkommodationsfähig waren. Deshalb bedeuteten die Kristallkörper einen großen Fortschritt, denn sie machten das Auge unabhängig von der Entfernung des gesehenen Gegenstandes. Weitere Bemerkungen über die Phylogenie des Fazettenauges folgen bei Schilderung der Sehorgane der Insekten. Bezüglich der Leistungen des Fazettenauges der Insekten vgl. S. 579, und das Kapitel über das Farbensehen.

Die **Ontogenie der Fazettenaugen** der Crustaceen spielt sich beim Embryo und in der Bildungszone der wachsenden Augen ab, wobei eine mehrschichtige Scheibe von Hypodermiszellen entsteht, welche sich in radiäre Pfeiler sondert, aus denen die einzelnen Ommen hervorgehen. Unter ihr entwickelt sich das Augenganglion. Zwischen den Anlagen des Auges und des Ganglions entwickelt sich später eine Grenzmembran, die wahrscheinlich aus eingewanderten Mesodermzellen hervor-

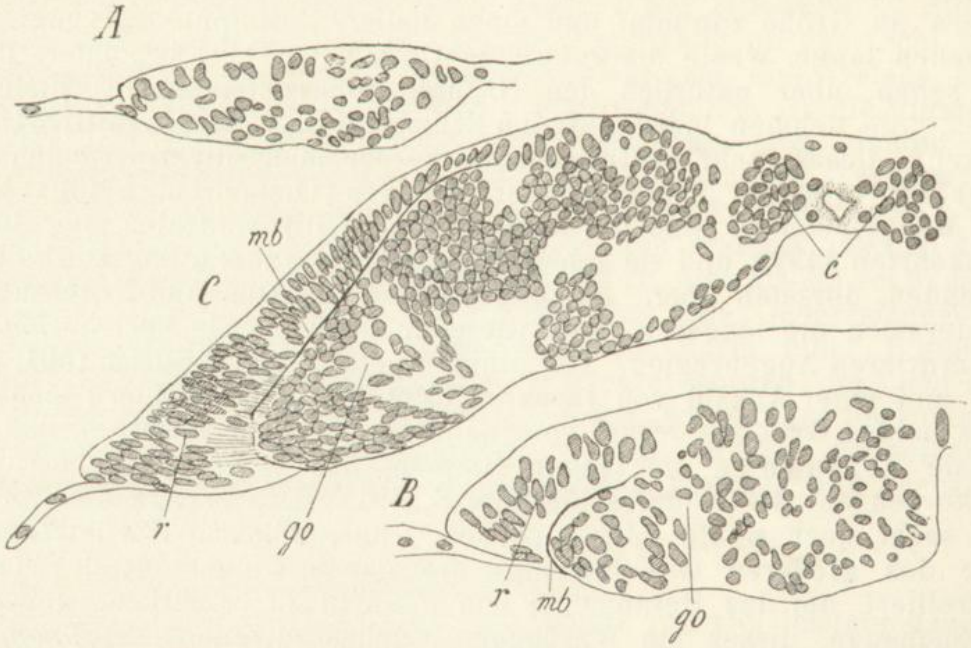


Fig. **503a.** Entwicklungsstadien des Fazettenauges von *Homarus americanus* auf Querschnitten, nach PARKER. **A** jüngstes Stadium der einheitlichen Hypodermisverdickung. **B** älteres Stadium, auf dem sich das Auge (*r*) und das Ganglion (*go*) durch Einschiebung einer Basalmembran (*mb*) gesondert haben. **C** noch älteres Stadium mit pfeilerartiger Anordnung der Ommen, *e* Gehirnanlagen.

geht (**503** *a*, *mb*). Zuerst aber sind beide Anlagen durch eine Linie gesondert, der keine Kerne anliegen und die daher eine Basalmembran der Hypodermis sein könnte. Medialwärts gehen beide Anlagen, Auge und Ganglion opticum, in diejenige des Gehirns über, so daß Moroff das Ganglion als eine Ausstülpung des Gehirns auffaßt. In jedem Pfeiler bilden sich drei Schichten von Zellen für die Linse, den Kristallkörper und das Rhabdom. Ohne irgendwelche Einstülpungen differenziert sich also das Komplexauge aus der Hypodermis, und man kann annehmen, daß es auch phylogenetisch in dieser Weise entstanden ist.

Die ontogenetische Differenzierung schreitet bei *Palaemon* von innen nach außen vor. In jedem Pfeiler bildet sich zuerst in der proximalen Region Retinapigment, und zwar aus den zerbröckelnden untersten Kernen. Darauf verdichtet sich das zentrale Plasma jeder Pigmentsäule zu einem Rhabdom, welches anfangs längsstreifig ist und erst später geschichtet wird. Um das Rhabdom herum gliedert sich das bis dahin einheitliche Protoplasma in sieben Retinulazellen, was als Cänogenese zu beurteilen ist, denn das Rhabdom muß aus der Verschmelzung der Sehstäbchen jener Zellen phyletisch entstanden, also wie die Zellen ursprünglich mehrteilig gewesen sein. Ungefähr gleichzeitig mit der Differenzierung der Retinula scheiden die vordersten Zellen die Cornea ab. Der Kristallkörper tritt erst viel später am Ende der Larvenzeit auf, und zwar erscheint in jeder der vier Bildungszellen eine tropfenförmige Sekretmasse. Die Tropfen werden größer und verwachsen schließlich.

Bezüglich der **Phylogenie des Fazettenauges** der Krebse wird man sich hauptsächlich an die vergleichende Anatomie halten müssen, da über die Ontogenie kaum mehr bekannt ist, als soeben geschildert wurde. Es hat keine Vorläufer bei den Anneliden gehabt, sondern muß als eine Neubildung der Stammform der Arthropoden angesehen werden, was nicht ausschließt, daß einige derselben (Copepoden) es nie besessen haben, da sie bei ihrer Kleinheit und pelagischen Lebensweise mit dem Medianauge auskamen. Das Komplexauge unterscheidet sich in der Lage, im Bau, in der Innervierung und in dem späteren ontogenetischen Auftreten so sehr von dem Medianauge der Krebse, daß es nicht auf dieses zurückgeführt werden kann. Bei einigen Copepoden (*Labidocera*, *Miracia*, Corycäiden, s. S. 502) entwickelt sich dieses zu besonders hoher Stufe, wodurch eine oberflächliche Aehnlichkeit mit einem Omma hervorgerufen wird. Ebenso ist die Aehnlichkeit mit den Komplexaugen gewisser Röhrenwürmer (**407**) als Konvergenz zu beurteilen. Dagegen stimmt das Fazettenauge der Insekten so sehr mit ihm überein, daß es als eine homoiologe Bildung anzusehen ist. Man darf annehmen, daß es wie dieses aus der Verschmelzung von Punktaugen hervorgegangen ist (vgl. S. 573), denn bei primitiven Formen (*Artemia*, manchen Asseln, *Nebalia*) schließen die Ommen nicht eng aneinander, sondern sind durch interommäres Gewebe gesondert, und in der Ontogenie wird dieses Stadium durch die Pfeiler innerhalb der Epithelwucherung angedeutet (**503 a**, C). Die Entstehung der Irispigmentzellen aus interommären Zellen spricht ebenfalls für diese Auffassung. Freilich haben sich im Gegensatz zu den Insekten bei keinem Krebs die Ocellen erhalten, vermutlich weil sie von vornherein dicht zusammenlagen und daher bei Größenzunahme verwachsen mußten. Die vier Augen jederseits bei *Ampelisca rubella* (**512**) brauchen nicht auf Zerfall eines Auges zu beruhen, sondern können

sich von vornherein gebildet haben. Die Zahl der Ocellen einer Seite ist zuerst gering gewesen, denn noch jetzt zeigen primitive Gruppen Arten mit wenigen Ommen: manche Asseln 4—20, *Apseudes* 8, Hinterauge von *Ampelisca spinipes* 25 (**511**), Cladoceren 11, *Limnetis* 50. Wie bei vielen multiplen Organen ist sie im Laufe der Phylogenie größer, manchmal sehr groß geworden, was ontogenetisch in der medianen Bildungszone zum Ausdruck kommt, die bei jeder Häutung neue Ommen hinzufügt. Die Bezeichnung „Knospungszone" ist irreführend, denn sie entstehen nicht als Auswüchse an den alten, sondern es wiederholt sich der gleiche Vorgang. Wir brauchen die primitiven Ocellen nicht auf eine Einstülpung zurückzuführen, wie manche Forscher behaupten, denn die Ontogenie deutet nichts dergleichen an, und die Chitindecke macht sie fast unmöglich. Wir können annehmen, daß die Urphyllopoden noch sehr einfache Ocellen hatten, ähnlich den Anneliden, von denen jeder weiter nichts als ein Pigmentfleck von zugewandten Sehzellen (**529** a) war. Durch Delamination entstand daraus ein zweischichtiges Auge mit Cornea- und Retinazellen (**529** e), wie es uns auch als Urtyp des Arachnidenauges wieder begegnen wird. Mehrere Stäbchen vereinigten sich zu einem Rhabdom, und eine Anzahl solcher Ocellen schlossen sich eng zusammen. Auf einer höheren Stufe gliederten sich von den Corneagenzellen die Kristallkörperzellen ab. Die Bildung dieses lichtbrechenden Hilfsapparats ist kein vollkommenes Novum, denn in den Phaosomen mancher Würmer haben wir etwas Aehnliches. Es ist interessant, das die primitive *Limnadia* solche Binnenkörper auch in den Sehzellen besitzt. Die Zahl der Zellen eines Ommas scheint mit der Vervollkommung mehr und mehr fixiert zu werden. Als phyletische Ausgangsform kann bei Krebsen ein Omma angesehen werden mit einer nicht genau bestimmten Zahl von Corneagenzellen, 5 Kristallkörper- und 5 Sehzellen. Das Pigment befand sich nur in den letzteren, da das Irispigment ursprünglich fehlte. Auf einer höheren Stufe finden wir 2 Linsen-, 4 Kristallkörper-, 7 oder 8 Sehzellen und 2 Irispigmentzellen. Nur bei Schizopoden, Amphipoden und Isopoden tritt eine Reduktion der Kristallzellen auf 2 ein. Fraglich ist die Herkunft der Irispigmentzellen. Nach Parker soll eine der 5 Sehzellen nach vorn gewandert und sich geteilt haben; aus den 4 übrigen sollen durch Teilung 7 (+ eine rudimentäre) Sehzellen geworden sein. Ein solcher Funktionswechsel einer der Retinazellen ist nicht wahrscheinlich, zumal sie durch eine Nervenfaser mit dem Ganglion in Verbindung stand. Wie oben gezeigt wurde, ist es wahrscheinlicher, daß die Irispigmentzellen aus interommären Hypodermiszellen hervorgegangen sind.

III. Spezielle Angaben über das Komplexauge der Krebse.

Cladoceren. Das sehr große kugelige Auge erscheint bei schwächerer Vergrößerung als eine mediane braune oder schwarzviolette Pigmentmasse, aus der bei den meisten Arten (*Daphnia, Hyalodaphnia* u. a.) 22 stark lichtbrechende kugelige Kristallkörper weit herausragen. Bei Lynceiden ist diese Zahl häufig kleiner, bei Polyphemiden viel größer. Das Auge wird paarig angelegt aus dem Epithel des Kopfes, die beiden Anlagen verschmelzen aber sehr früh, wenn sie noch aus einer einfachen Zellschicht bestehen. Die Duplizität läßt sich später daran erkennen, daß die linke und die rechte Augenhälfte gleich ausgebildet sind und je 11 Kristallkörper und 3 quergestreifte Muskeln (**500**) auf-

weisen. Vor dem Auge entstehen zwei Ectodermfalten, welche miteinander verwachsen und eine geschlossene Augenkammer erzeugen. Von den drei so gebildeten Epithelschichten ist die äußerste (*H*) sehr deutlich und trägt eine glatte Chitinlage, die zweite (*H'*) ist sehr zart und tritt in **501** (*Bythotrephes*) erst an der Hinterfläche deutlich hervor; die dritte, welche der Cornea (*C*) entspricht, ist ebenfalls dünn und besitzt keine Linsen. Von den Kristallkegeln liegen bei *Daphnia* (**500**) jederseits 4 dorsal, 4 ventral und 3 in der Mitte. Das Auge wird von einer bindegewebigen Hülle umgeben, an die sich jederseits ein dorsaler Heber (Levator), ein ventraler Senker (Depressor) und ein mittlerer seitlicher Muskel ansetzen, die von einem Punkt der seitlichen Kopfwand entspringen und das Auge nach den verschiedensten Richtungen drehen können (**500**). 22 Nerven, also für jedes Omma einer, treten von hinten und unten aus einem zweiteiligen Ganglion opticum an das Auge heran, welches auch einen Nerv an die 3 Muskeln entsendet. Jedes Omma hat 2 Corneazellen, 5 Kristallkörper- und 5 Retinulazellen. Die Fünfteiligkeit des Kristallkegels spricht sich in 5 Längsfurchen aus.

Bei den räuberischen Polyphemiden wird das Auge enorm groß und füllt den vorderen kugelig vorgewölbten Körperabschnitt fast ganz aus. Bei *Bythotrephes* (**500**) erreicht es mehr als $^1/_5$, bei *Polyphemus* $^1/_4$, bei *Evadne* und *Podon* fast $^1/_3$ der Körperlänge. Die Umgestaltung des Auges der Daphniden hat sich in dieser Familie nach zwei Richtungen vollzogen: Daphniden→*Polyphemus*→*Podon*→*Evadne*.
↘*Leptodora*→*Bythotrephes*.

Bei *Polyphemus* ist die Spaltung in ein dorsales, nach oben sehendes Front- oder Stirnauge mit 57 Ommen und in ein nach unten und vorn gerichtetes Ventral- oder Seitenauge mit ca. 100 Ommen äußerlich kaum ausgeprägt, innerlich aber schon vollzogen. *Podon* besitzt ein riesig großes Frontauge mit 57 Ommen, während das Ventralauge auf die drei unteren Reihen von 24 Ommen beschränkt ist. Bei *Evadne* ist das Ventralauge fast ganz verschwunden. *Leptodora* (**259**) hat ein kugelrundes Auge, dessen ungefähr 300 Ommen nach allen Richtungen regelmäßig orientiert sind. Es ist also die Sonderung in zwei Augenportionen noch nicht eingetreten. *Bythotrephes longimanus* endlich zeigt das Auge auf seiner höchsten Stufe. Das Frontauge mit 57 Ommen bildet einen Kegel, dessen Spitze nahe am unteren Augenrande liegt, damit die Kristallkegel bei geringer Divergenz möglichst breit sind und möglichst viel Licht aufnehmen können (**501**). Das Ventralauge mit ca. 250 viel kleineren Ommen breitet sich davor aus. Bei allen Polyphemiden sind die Kristallkegel proximal zu einem Stiel verschmälert, der sich bis zum Rhabdom fortsetzt. Um den Stiel herum legen sich 2 Stütz- oder Irispigmentzellen (*st*), welche distal hell sind, proximal Pigment führen und die Retinulazellen von außen umgreifen.

Phyllopoden. Die Komplexaugen sind bei *Branchipus* und *Artemia* gestielt, bei den übrigen sitzend. Bei *Limnadia* und bei *Apus* (**483**) stehen sie nahe beieinander, berühren sich in der Mediane bei *Limnetis* und sind bei *Estheria* zu einem Auge verschmolzen. Aehnlich wie bei den Cladoceren liegen die Komplexaugen von *Limnadia*, *Limnetis* und *Apus* in einer von zwei Hautfalten gebildeten Augenkammer (**482**, **484**), welche aber nicht geschlossen ist, sondern sich durch einen Spalt nach außen öffnet. Der Zweck dieser Einrichtung ist wohl, die Cornea unabhängig von Häutungen und damit von Verletzungen zu machen. Bezüglich der Zahl der Ommen eines Auges

zeigen die Gattungen große Unterschiede: *Limnetis* 50, *Apus* 277, *Limnadia* 500—600, *Branchipus* ca. 1000. Die Cornea ist ohne Linsen (nur bei *Branchipus vernalis* sind sie vorhanden), der stark lichtbrechende Kristallkegel wird von 4 Zellen gebildet und ist daher vierteilig, nur

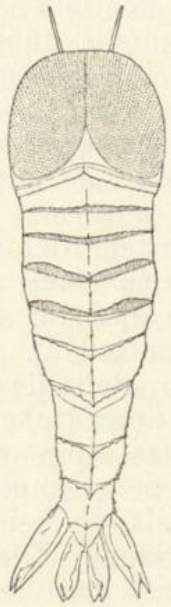


Fig. 504.

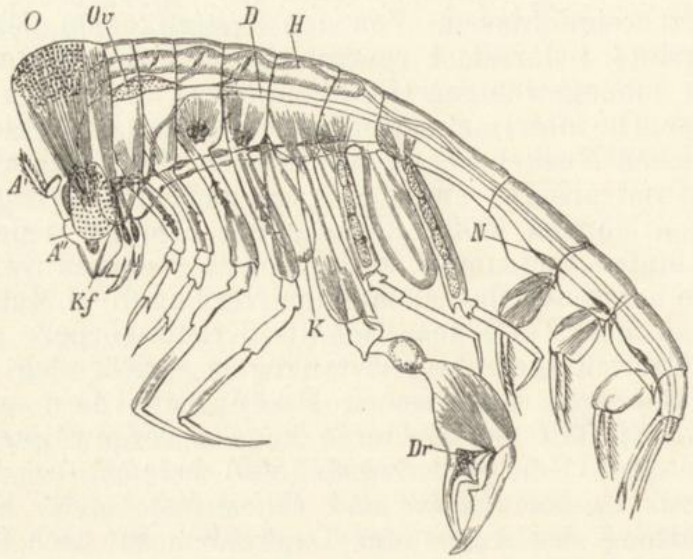


Fig. 505.

Fig. **504**. *Thaumatops magna* WOLT., eine Amphipode mit riesigen Komplexaugen, von oben gesehen, nach WOLTERECK. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. **505**. ♂ von *Phronima sedentaria* nach CHUN. *O* Scheitelauge, darunter das Wangenauge. *A'* erste, *A''* zweite Antenne, *H* Hoden, *G* Genitalöffnung.

bei *Limnadia* und *Estheria* von 5. Er ist bei *Branchipus* (**502**) klein, oval, nur einen Teil der Zellen ausfüllend; bei den übrigen groß, die Zellen fast ganz ausfüllend und bis zum Rhabdom verlängert. Es sind $5\frac{7}{2}$ pigmenthaltige Retinulazellen (bei *Apus* 7) vorhanden, welche bei *Limnadia* auch Binnenkörper enthalten. Bei *Apus* und *Limnadia* kommen dazu noch pigmenthaltige Stützzellen (Iris- oder Hauptpigmentzellen). Das Rhabdom ist bei *Branchipus* fast so lang wie die Sehzellen, bei *Limnadia* und *Apus* kürzer als diese.

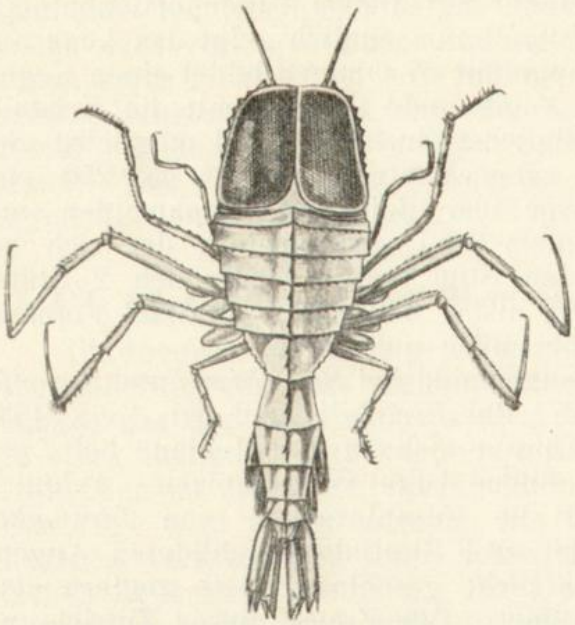


Fig. **506**. *Cystisoma neptuni* SUHM, ein über 10 cm langer Tiefseeamphipod; aus CHALLENGER.

Ostracoden. Bei *Gigantocypris* sind die Seitenaugen auf 4 Bläschen, die unter einer konvexen Hautvorstülpung liegen, reduziert und entbehren des Pigments. Es erscheint mir fraglich, ob sie überhaupt als Reste der Komplexaugen anzusehen sind und zum Hell- und Dunkelsehen dienen. Die Cypridiniden haben in den Komplexaugen nur 4—50 Ommen mit zweiteiligen Kristallkegeln.

Die Komplexaugen der **Amphipoden** sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, so daß sie oft zur systematischen Unterscheidung nahe verwandter Arten herangezogen werden. Während das eine Extrem durch Formen dargestellt wird, deren Augen fast den ganzen Kopf einnehmen [*Trischizostoma-* und *Rhachotropis*-Arten unter den Gammarinen, *Thaumatops* (**504**), *Hyperia, Phronima* (**505**) unter den Hyperinen; bei dem größten Amphipoden, dem *Cystisoma neptuni* aus der Tiefsee, bedecken sie fast ein Drittel der Rückenfläche (**506**)], wird das andere von Arten mit stark rückgebildeten (**507**) oder fehlenden Seitenaugen gebildet. Als Ausgangsform kann ein ovaler Augenfleck mit ca. 100 Ommen gelten, wie er vielen Arten zukommt. Indem die Zahl der Einzelaugen sich vermehrt, nimmt das Auge eine band- oder

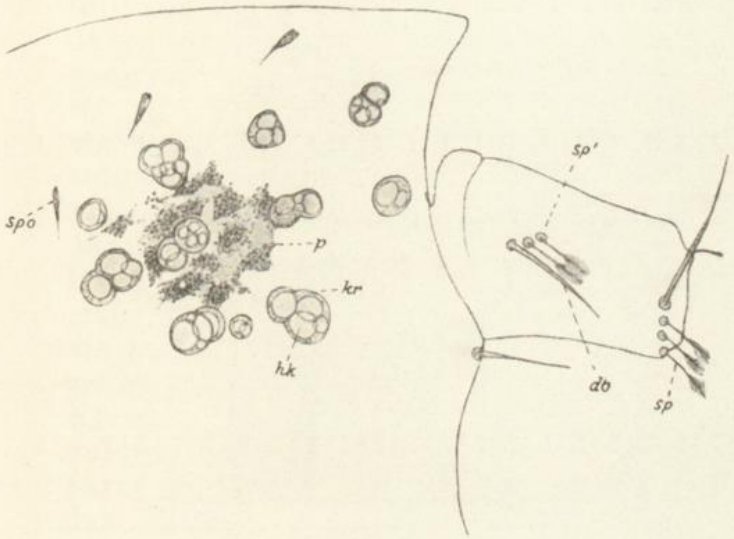


Fig. 507.

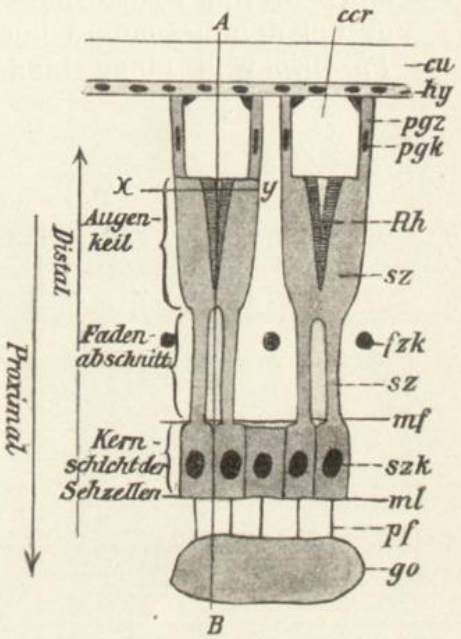


Fig. 508.

Fig. 507. Rechtes rückgebildetes Auge von der Gammaride *Bathyonyx de Vismesi*, aus einem irischen See, nach VEJDOVSKY. Bei schwacher Vergrößerung von der Seite gesehen. *sp, sp', spo* Sinneshaare, *kr* Kristallkegel mit hyalinen Kugeln (*hk*) im Innern (Konservierung?), *p* Pigmentzellen. Die Kristallkegel liegen zerstreut und zum Teil entfernt von der zentralen Pigmentmasse.

Fig. 508. Schema von 2 Gammariden-Ommen im Längsschnitt nach STRAUSS. *AB* Längsachse, *XY* Querachse, *ccr* Kristallkegel, *cu* Cuticula, *fzk* Füllzellkern, *go* Ganglion opticum, *hy* Hypodermis, *mf* Membrana fenestrata, *ml* Basalmembran, *pgb* Pigmentzellkern, *pgz* Pigmentzelle, *Rh* Rhabdom, *sz* Sehzelle, *szk* Sehzellenkern.

nierenförmige Gestalt an. Bei den Oediceriden stoßen sie in der Mediane zusammen und verwachsen zu einem unpaaren Auge, das anscheinend durch Muskelfäden bewegt werden kann. Auch bei der pelagischen Gammaride *Synopia schéeleana* sind beide Augen zu einer großen dorsalen Masse vereinigt, von der sich jederseits 4 Ommen als Seitenaugen abgetrennt haben. Bei einigen Arten besteht das Auge aus mehreren von einander getrennten Bezirken (**509, 512**). Das Komplexauge der Amphipoden ist ein Appositionsauge (**498** A), da der Kristallkegel bis zum Rhabdom reicht und jedes Omma in ganzer Länge eine Pigmenthülle besitzt. Die Retina zerfällt in drei Abschnitte, da die Sehzellen sich in der Mitte verschmälern und daher aus einem proximalen Teil mit dem Kern, einem mittleren dünnen Teil und einem

distalen mit dem Rhabdom bestehen (**508**). Manchmal knickt sich an den peripheren Ommen der mittlere oder der distale Abschnitt nach außen um, so daß das Omma dann nicht gerade verläuft. Zwischen die Einzelaugen schieben sich die Füllzellen (*fzk*), die morphologisch als unveränderte Epidermiszellen anzusehen sind, und eine bindegewebige (?) Membrana fenestrata (*mf*) gliedert das ganze Auge in eine äußere und eine innere Zone. Die Chitincuticula bildet mit Ausnahme von *Talorchestia* und den Ampelisciden keine Linsen, und auch die darunter liegende Zellschicht unterscheidet sich nicht von der übrigen Haut. Man kann also nicht von einer bestimmten Zahl von Corneazellen sprechen. Der zweiteilige Kristallkegel wird von nur zwei Zellen ausgeschieden. Bei manchen Arten ist er kurz und endigt dann mit einer breiten Fläche oder stumpfen Spitze am Rhabdom (**508**), während er bei den besonders hoch entwickelten Scheitelaugen von *Hyperia* und *Phronima* in einen langen Stiel ausläuft (**505**) und über 4 mm lang

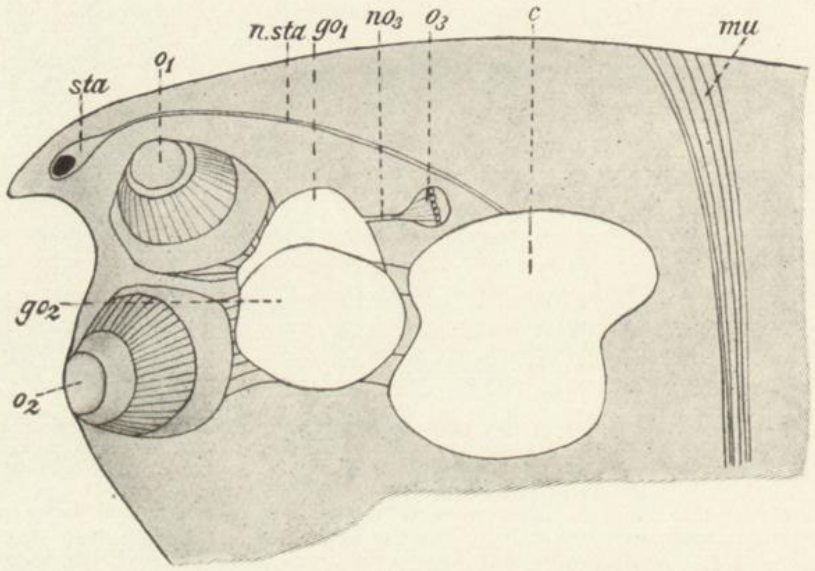


Fig. **509**. Kopf von *Ampelisca spinipes* von der Seite gesehen, nach STRAUSS. $^{25}/_{1}$. *c* Gehirn, go_1, go_2 Augenganglien, *mu* Kaumuskeln, o_1, o_2 Linsenaugen, o_3 linsenloses Auge, $n.o_3$ Nerv des letzteren. *sta* statisches Organ, *n.sta* Nerv desselben.

werden kann. Die Kristallkegel werden nach außen umgeben von 4 oder 5 Pigmentzellen, welche angeblich kontinuierlich (?) in die pigmentführenden Sehzellen übergehen. Von diesen sind 5 vorhanden, von denen eine zuweilen verkümmert. Daher erscheint das Rhabdom auf dem Querschnitt als 5- oder 4strahliger Stern, während auf dem Längsschnitt eine undeutliche Querstreifung auf eine Plättchenstruktur hinweist. Bei *Eusirus longipes* ist ein Rhabdomer viel niedriger als die übrigen 4, welche außerdem stark gewunden verlaufen.

Eine besondere Umbildung erfährt das Auge solcher pelagischer **Hyperinen**, welche überwiegend in dunklen oder schwach belichteten Regionen leben, indem sie sich in größeren Meerestiefen aufhalten oder nur nachts an die Oberfläche steigen. Es verlängern sich dann die dorsalen Ommen beträchtlich. Bei vielen Platysceliden und Hyperiden gehen sie ganz allmählich in die kürzeren ventralen über. Bei *Hyperia*, *Phronima* und Verwandten sind beide Abschnitte (Front- oder Scheitelauge und Seiten- oder Ventralauge) scharf voneinander gesondert (**505**).

Sehr eigenartige Verhältnisse, nämlich eine Kombination von Linsen- und Fazettenauge, finden sich bei den **Ampelisciden**, da hier eine große geschichtete, aus der inneren Lage der Cuticula hervorgehende Linse zahlreichen Ommen vorgelagert ist (**510**), was als eine Anpassung an das Leben auf Sand und Schlamm anzusehen ist, da sie möglichst viel Licht sammelt. Von solchen Augen sitzen jederseits 2 vorn im Kopf, während ein drittes viel kleineres weiter nach hinten liegt und der Linse entbehrt (**509**). Auf die Linse folgt die Schicht der corneagenen Zellen, dann ein Blutsinus und darauf eine zweite Lage Zellen (*cv*), die sog. Glaskörperschicht, die mit der Hypodermis stellenweise noch im Zusammenhang steht und daher aus dieser hervorgegangen sein wird. Diese Schicht und der Sinus haben wohl nur den Zweck, die Sehzellen weiter nach hinten zu schieben und das Auge dadurch nahsichtig zu machen. Die darauf folgenden stäbchenartigen Gebilde (*ns*) scheinen die zu den zwei Kristallkegelzellen jedes Ommas gehörigen Kerne zu sein, die hier angeblich als dioptrischer Apparat wirken, indem sie Licht den Kegeln zuführen, welche nur von geringer Größe sind. Das fünfkantige Rhabdom zeigt bei *Ampelisca spinipes* einen Saum stark lichtbrechender Körnchen. Zu den 2 Linsenaugen einer Seite gehören 2 Ganglia optica (**509**), welche beide von den Nervenfasern des oberen Auges durchsetzt werden, ehe sie ins Gehirn übertreten. Das dritte Auge (**511**) schmiegt sich mit seiner Längsachse dicht an die Hypodermis an, von der sich einige Zellen kappenartig vor die Kristallkegel (*ccr*) legen. Es weist keine Linse auf, ist aber im übrigen ein echtes Komplexauge mit 20—25 Einzelaugen. Für die Deutung aller dieser Verhältnisse ist es wichtig, daß bei *Amp. rubella* (**512**) das zusammengesetzte Auge 3 Augen bildet, deren feinerer Bau noch nicht bekannt ist. Man wird annehmen dürfen, daß sich über jedem der beiden vorderen eine Cornealinse bildete, da ja diese ursprünglich bei den Amphipoden fehlt, während das hintere Auge auf dem linsenlosen Stadium stehen blieb. Die

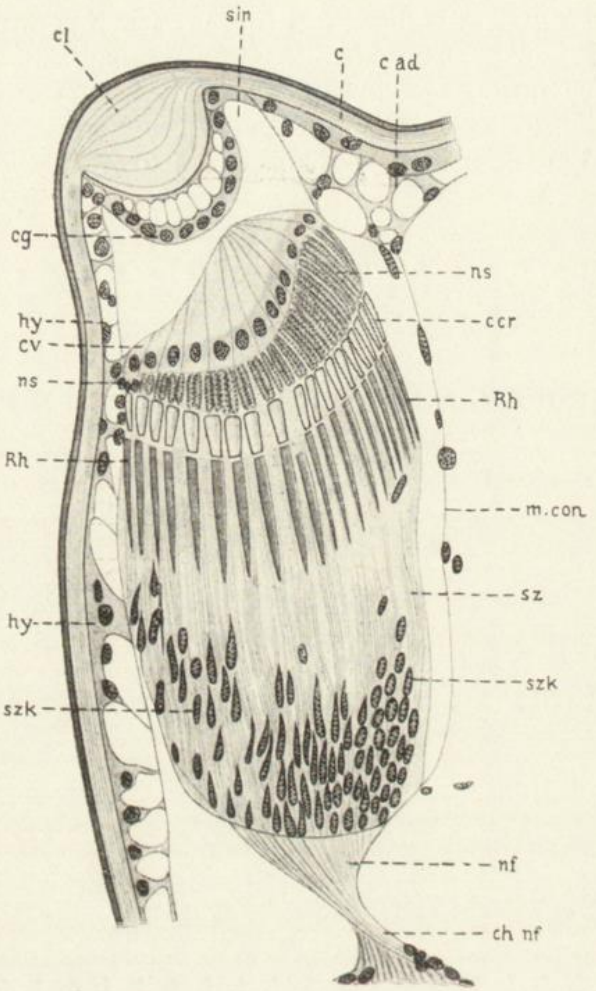


Fig. 510. Längsschnitt durch das ventrale Linsenauge von *Ampelisca brevicornis* nach STRAUSS. $^{200}/_{1}$. *cad* Fettkörper, *ccr* Kristallkegel, *cg* corneagene Zellen, *cl* Cornealinse, *c* Cuticula, *cv* Glaskörper, *hy* Hypodermis, *m.con* bindegewebige Membran, *ns* SEMPERsche Kerne der Kristallkegel, *nf* Nervenfaser, *Rh* Rhabdom, *sin* Blutsinus, *sz* Sehzelle, *szk* deren Kern.

3 Augen der Ampelisciden sind also zusammen einem typischen Komplexauge homolog.

Rückbildungen des Auges bis zu völliger Erblindung sind häufig bei Amphipoden (Mimonectiden). Sie sind namentlich durch STRAUSS für eine Anzahl Gammariden festgestellt worden. Sie scheinen bei den Süßwasserformen meist nicht so tief greifend zu verlaufen als bei den Meeresbewohnern, vermutlich weil die Dunkelperiode jüngeren Datums ist. Die ersteren (Gammariden aus Bergwerken, tiefen Brunnen und Höhlen) zeigen das Pigment stark reduziert oder fehlend und die Ommen in zerstreuter Stellung und von sehr variabler Größe (**507**), aber Kristallkegel und Sehzellen zeigen geringe Veränderungen. Es ist also nur

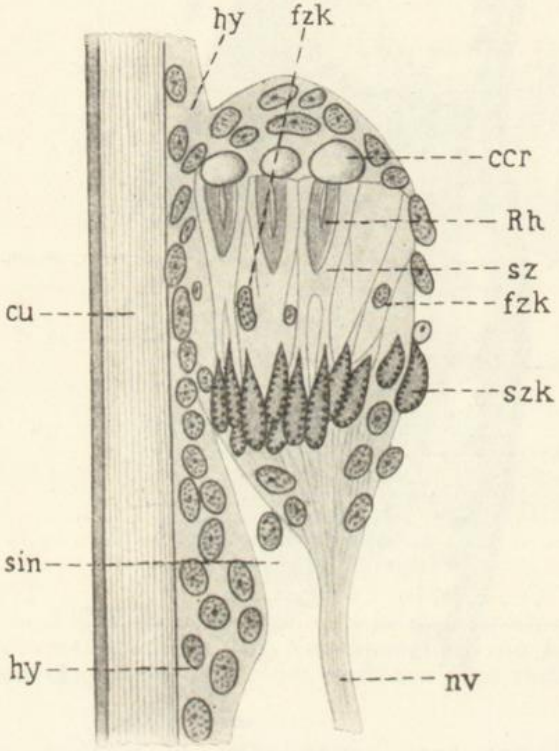


Fig. 511.

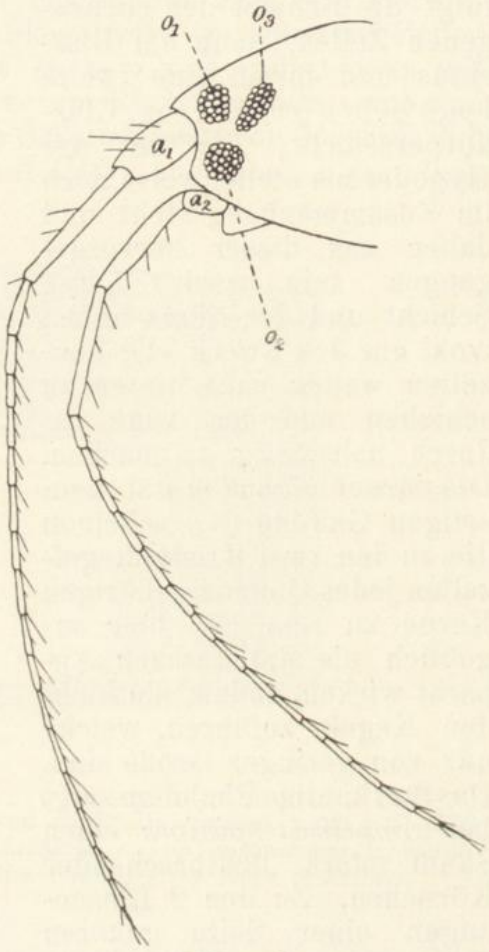


Fig. 512.

Fig. 511. Horizontalschnitt durch das dritte Auge von *Ampelisca spinipes* nach STRAUSS. $^{200}/_{1}$. *fzk* Korn der Füllzelle, *nv* Nerv. Sonst wie **510**.

Fig. 512. Kopf von *Ampelisca rubella*, von der Seite gesehen, nach DELLA VALLE. *a* Antenne, *o* Auge.

eine Pigmentreduktion und eine Auflockerung eingetreten. Bei den marinen Arten schreitet die Rückbildung schrittweise von außen nach innen vor, so daß man verschiedene Stadien unterscheiden kann. Zuerst (*Liljeborgia*-Arten aus 500 m Tiefe) verschwinden das Pigment und die Kegelzellen nebst den Kristallkegeln, während die Sehzellen, das Rhabdom und die Nerven unverändert sind. Das Rhabdom kann sogar durch dichotome Gabelung der Rhabdomeren sehr kompliziert sein. Solche Augen können sicherlich noch Bewegungen wahrnehmen. Einen Uebergang zu diesem Stadium findet man bei *Rhachotropis diplops* aus 200 m Tiefe, dessen sehr großes Auge fast den ganzen Kopf bedeckt

und in ein kleines gelbliches Vorderauge und ein größeres braunes Seitenauge zerfällt. In dem Vorderauge besitzt eine innere Gruppe von Ommen noch die Kristallkegel, während alle äußeren und diejenigen des Seitenauges sie verloren haben. Das zweite Stadium der Rückbildung wird durch *Tryphosa kergueleni* (aus 385 m) repräsentiert. Das

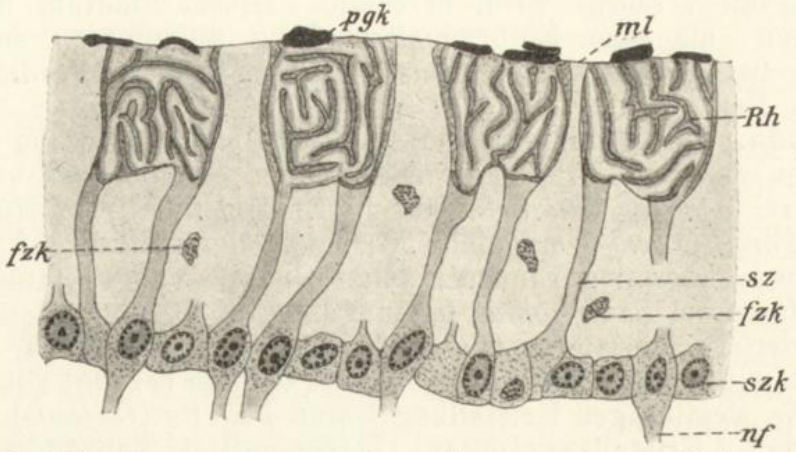


Fig. **513**. Vier Ommen aus dem Auge eines erwachsenen Weibchens von *Tryphosa kergueleni*, nach STRAUSS. $^{300}/_{1}$. *pgk* Kern der Pigmentzelle, *fzk* Kern der Füllzelle, *ml* Grenzmembran. Sonstige Bezeichnungen wie in **510**.

Auge ist sehr vergrößert, so daß es die ganze Seitenwand des Kopfes bedeckt, aber Pigment und Kristallkegel fehlen, und die bei rückgebildeten Organen so häufige Disharmonie der Teile äußert sich darin, daß die Kaumuskulatur einen Teil des Auges überlagert (**515**).

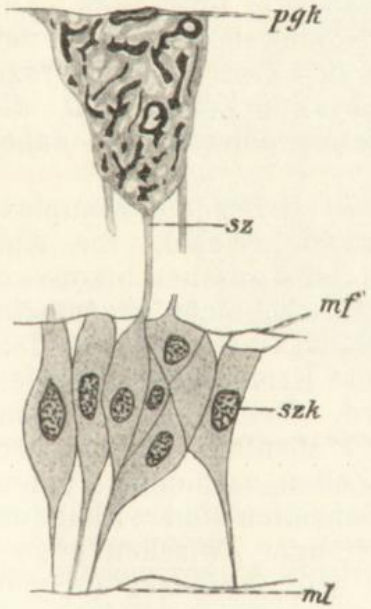


Fig. **514**.

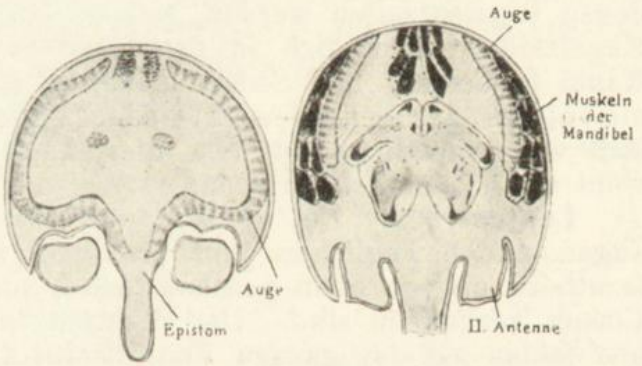


Fig. **515**.

Fig. **514**. Einzelauge eines erwachsenen Männchens von *Tryphosa kergueleni* nach STRAUSS. $^{300}/_{1}$. *mf* Membrana fenestrata. Sonst wie **510**, **513**

Fig. **515**. Querschnitt durch den Kopf und das rückgebildete, aber sehr große Komplexauge von *Tryphosa kergueleni* nach STRAUSS-WOLTERECK. Der rechte Schnitt zeigt, daß sich die Kaumuskulatur über das Auge hinüberschiebt.

Die Rhabdome, welche in der Jugend durch die komplizierten Rhabdomere (**513**) auffallen, zerbröckeln später und verwandeln sich in eine homogene Masse mit Fettropfen (**514**). Diese Degeneration ist bei den ♂ ausgesprochener als bei den ♀. Der Fadenabschnitt und die Kernschicht der Sehzellen und das Ganglion sind unverändert. Die Füllzellen wuchern

enorm und bilden eine fadige Grundsubstanz mit degenerierten Kernen. Dieses Stadium ohne die Füllmasse ist auch bei andern Arten beobachtet worden. Auf dem dritten Stadium (*Harpinia plumosa*) sind auch die Retinulae bis auf einen Rest der Kernschicht rückgebildet, so daß das Auge als eine Verdickung der Hypodermis, welche von einem Nerven versorgt wird, erscheint. Dieses Stadium dürfte, wie die übrigen, als eine Embryonalhemmung aufzufassen sein. Endlich kann bei gewissen *Niphargus*-Arten sogar diese Verdickung mitsamt dem Nerven verschwinden.

Isopoda. Die Komplexaugen sind sessil und meist am Seitenrand des Kopfes gelegen. Die Zahl der Ommen eines Auges variiert von Art zu Art. *Asellus aquaticus* hat in Europa nur 4, in Nordamerika meist 8; *Porcellio scaber* ungefähr 20; sie stoßen nicht direkt aneinander und machen daher den Eindruck einer Gruppe von Punktaugen. Die große Tiefseeassel *Bathynomus* hat ungefähr 3000 Ommen. Die Cornea der Isopoden ist fazettiert. Die Linsen sind meist bikonvex, bei *Serolis* und *Idotea* außen plan, innen konvex. Sie werden erzeugt von 2 Corneazellen. Die zweiteiligen Kristallkegel sind kugelig (*Oniscus*) oder kurzkegelförmig; 2 Kristallkegelzellen. 7 pigmentierte Sehzellen umgreifen den Kristallkegel. Das Rhabdom ist entweder siebenteilig oder die Rhabdomere verschmelzen zu einem anscheinend einheitlichen vierkantigen Stab. Indem jedes Rhabdomer sich in seine Sehzelle einstülpt (*Oniscus*) und bei *Aega* sogar verästelt, können sehr komplizierte Rhabdome entstehen. Zwischen die Ommen schieben sich viele kleine Zellen ein, welche mit oder ohne Pigment versehen sein können. Bei *Idotea*-Arten ist von den 7 Sehzellen eine rudimentär geworden oder fehlt ganz. *Serolis* besitzt 4 Sehzellen und 2 Zellen vor ihnen, aus denen Pigmentzellen werden, welche den Kristallkegel umgreifen. Die Kegelzellen sollen sich in den von vier Rhabdomeren umschlossenen Kanal fortsetzen. Bei *Serolis* und *Aega* schiebt sich zwischen den proximalen Teil der Sehzellen eine oder 2 große „hyaline Zellen" ein, die sich wahrscheinlich von den interommären Zellen ableiten und daher wohl als Füllmaterial dienen.

Leptostraca. Bei *Nebalia* und *Paranebalia* sitzen die Komplexaugen auf beweglichen und proximal verjüngten Stielen. Sie sind fazettiert, da von oben gesehen runde, von der Seite gesehen bikonvexe Linsen vorhanden sind. Die Fazetten berühren sich nicht gegenseitig und fehlen auf der ganzen Ventralseite des Auges. 2 Corneagenzellen. Der eiförmige, in einen kurzen Stiel auslaufende Kristallkegel ist vierteilig, da er von 4 Zellen ausgeschieden wird. Der Stiel wird umgriffen von 7 Pigmentzellen, an welche sich 7 ebenfalls pigmentierte Sehzellen anschließen. Vielleicht sind nur 7 Zellen vorhanden, indem die sog. Pigmentzellen die distalen Enden der Sehzellen sind. Rhabdom dick, vierkantig, geschichtet, proximalwärts verjüngt. Zwischen je zwei Ommen verläuft eine Fadenzelle, welche als eine indifferente Hypodermiszelle anzusehen ist. Das Ganglion opticum im Stiel ist dreiteilig. Das Auge vergrößert sich durch eine periphere Bildungszone.

Schizopoda. Die Augen sitzen auf beweglichen Stielen und erinnern sehr an diejenigen der Decapoden. Bei schwebenden Tiefseeformen (*Brutomysis, Nematoscelis, Stylocheiron*) tritt eine Spaltung in zwei völlig getrennte Augenabschnitte ein, in ein dorsales Scheitelauge mit sehr langen breiten, wenig divergierenden Ommen und in ein ventrales Seitenauge mit kleineren und mehr divergierenden Ommen

(**516**). Bei *Caesaromysis* ist das Seitenauge verkümmert und bei *Arachnomysis* (**518**) ganz verloren gegangen. Die Augen dieser Tiefseebewohner sind zum Teil außerordentlich groß (*Nematoscelis mantis*, Länge des Körpers 13 mm, des Auges 0,9; *Stylocheiron mastigophorum*, des Körpers 6—8 mm, des Auges 0,9 mm). Cornea fazettiert. Die Linsen von oben gesehen rund, bei gegenseitiger Berührung sechsseitig, flach gewölbt, bei Tiefseeformen stark gewölbt und aus zwei oder mehr Schichten bestehend. 2 Corneagenzellen mit sichelförmigen Kernen (*n.h*). Vier Kegelzellen, von denen nur die zwei tiefer gelegenen den zweiteiligen Kristallkegel erzeugen, während die höheren als Füllzellen dienen. Kristallkegel spitzkegelförmig, nicht sehr lang, ganz in den zugehörigen Zellen liegend. Jeder Kegel wird umgeben von 6 Irispigmentzellen (*pg.ir*),

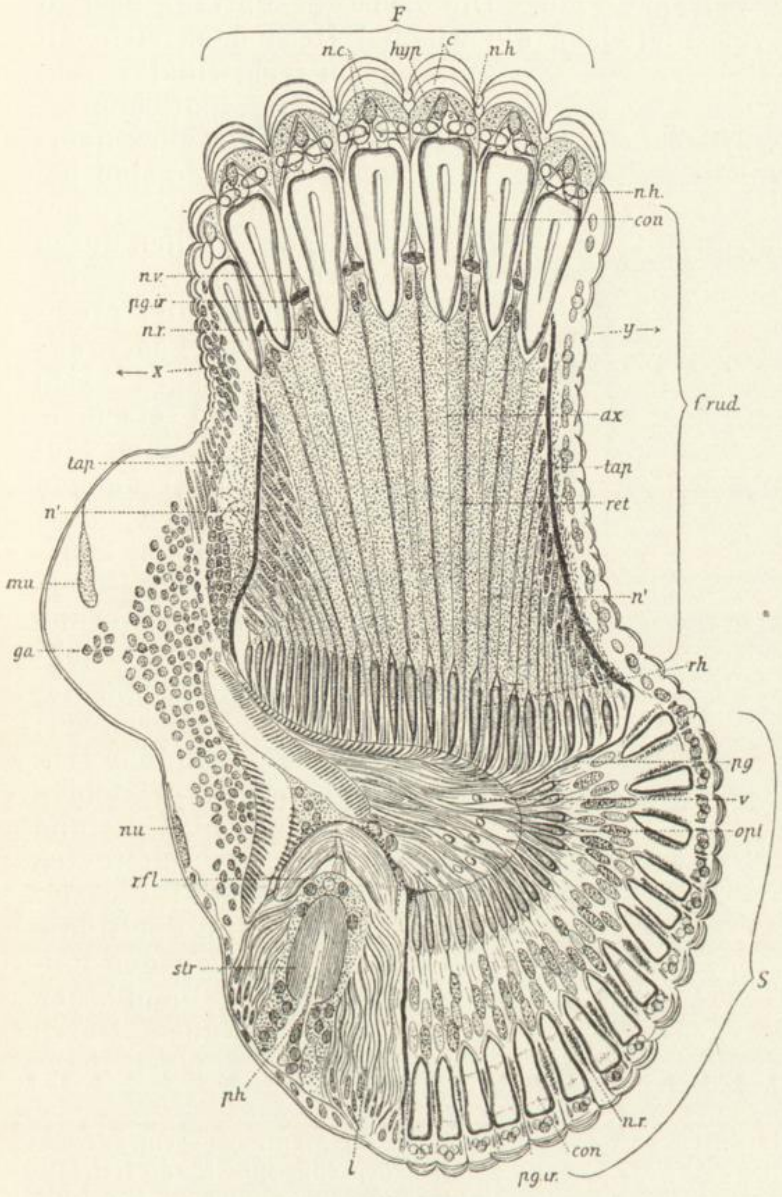


Fig. 516.

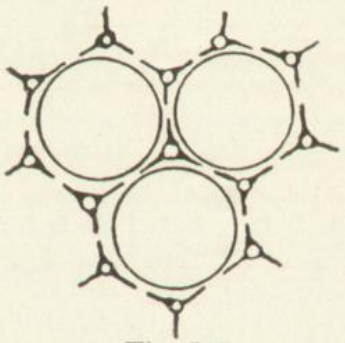


Fig. 517.

Fig. 516. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum* CHUN, einem Tiefseeschizopoden. *ax* Achsenfaden, *l* Lamellen des Leuchtorgans, *mu* Augenmuskeln, *n.v* Kern der Irispigmentzellen, *ph* Leuchtorgan, *refl* Reflektor des Leuchtorgans, *str* Streifenkörper desselben. Sonst wie **518**.

Fig. 517. Schema der Verteilung der Irispigmentzellen bei Schizopoden nach CHUN.

von denen aber jede zu 3 Ommen gehört (**517**). *Stylocheiron* und *Arachnomysis* (**516**, **518**) sind ausschließlich iridopigmentär, während bei den übrigen Arten Pigment außerdem in den Sehzellen vorkommt und zuweilen auch noch in mesodermalen Tapetumzellen, welche sich unterhalb der Rhabdome und zwischen den Nervenfasern finden. 7 Seh-

zellen, deren Kerne (*n.r*) bei den Frontaugen am distalen Ende, bei den Seitenaugen in sehr verschiedener Höhe liegen. Eine achte rudimentäre wird von PARKER behauptet. Diese Zellen sind pigmenthaltig, nur bei einigen Tiefseeformen (**516**, **518**) ganz ungefärbt. Rhabdome (*rh*) kurz, proximal gelegen, vierteilig, aus Plättchen gebildet, die durch etwas Zwischensubstanz getrennt sind. Die Zwischensubstanz besteht wohl aus einer Reihe von Plättchen, die wie bei Decapoden sich mit jener rechtwinklig kreuzen. Die Plättchen erscheinen zuweilen quergestrichelt und sind bei *Mysis* im Leben rotgefärbt, vermutlich durch Sehpurpur. Die Rhabdome laufen proximal in einen Faden aus oder verjüngen sich stark. Distal setzen sie sich fort in einen langen lichtbrechenden „Achsenfaden" (*ax*), welcher an seinem äußeren Ende mit trichterförmiger Verbreiterung die Spitze des Kristallkegels umfaßt und daher eine von diesen verschiedene Bildung ist. Bei *Arachnomysis* fehlen die Achsenfäden und statt ihrer breitet sich ein mit klarer Flüssigkeit gefüllter Spaltraum (*c.v*) zwischen den Kristallkegeln und den Sehzellen aus. Durch die Achsenfäden bzw.

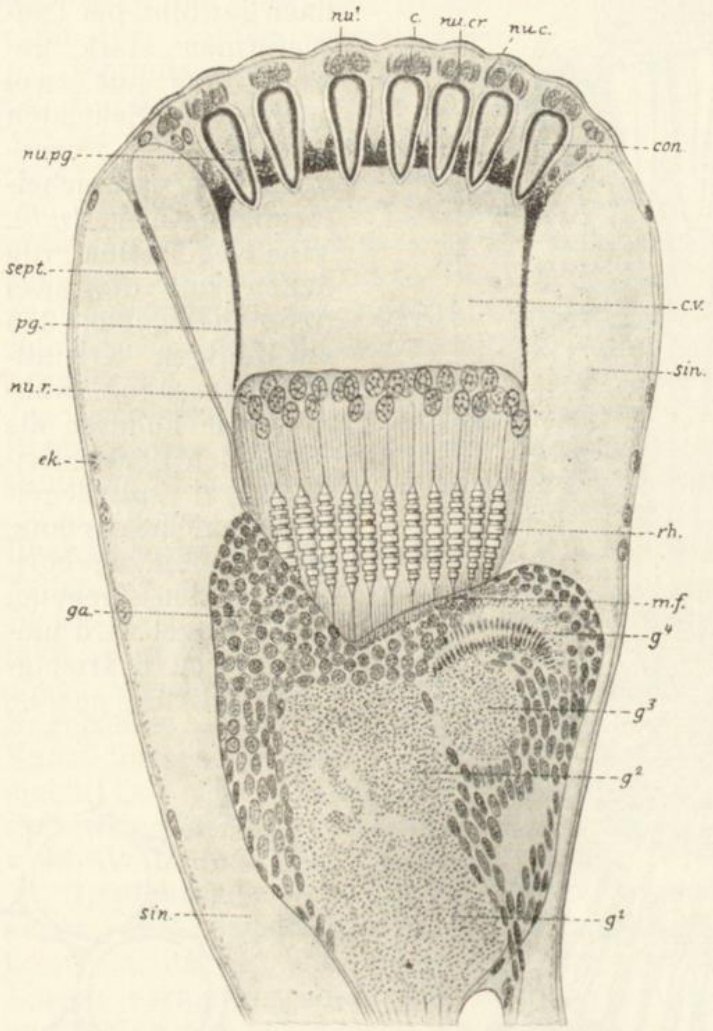


Fig. **518**. Längsschnitt durch das Auge eines jüngeren Männchens von *Arachnomysis Leuckartii* nach CHUN. $^{220}/_{1}$. *c* Cornea, *c.v* Glaskörperflüssigkeit, *con* Kristallkegel, *co* Kristallkegelzellen, *ek* ektodermale Chitinmatrix, *F* Frontauge, *f.rud* rudimentäre Fazetten, *ga* Ganglienzellen, ga^1-ga^4 Ganglien, *hyp* Hypodermis = Corneagenzellen, *m.f* Membrana fenestrata, *n.opt* Sehnerv, *nu.c* (in **516** *n.c*) Kern der Corneagenzellen, *nu.pg* Kern der Irispigmentzellen, *nu.r* Kern der Retinazellen, *nu'* Kern der Füllzellen, *opt* Opticusfasern, *pg* Pigment, *rh* Rhabdom, *S* Seitenauge, *sept* Septum im Blutsinus *sin*, *v* Blutgefäß, *x* Knospungszone.

den Sinus werden die Rhabdome weit nach hinten verlagert, wie bei allen Superpositionsaugen. Im Augenstiele liegen vier Ganglien, welche bei *Mysis* deutlich voneinander getrennt, bei anderen Arten (**518**) stark zusammengedrängt sind.

Decapoda und Stomatopoda. Die Komplexaugen bilden meist die halbkugelige Kuppe der kurzen beweglichen Augenstiele. Bei einigen Krabben wird der Stiel auffallend lang, so bei *Gelasimus vocans*,

bei *Gonoplax angulata,* bei *Ocypoda,* wo er sich über das Auge hinaus verlängert und Drüsen enthält, bei *Macrophthalmus transversus,* wo das Auge fast den Seitenrand des Körpers erreicht; bei *Podophthalmus vigil* LAM. (**519**), *Homola spinifrons* und einigen Tiefseekrabben (*Homolochunia valdiviae*) ist der Endkopf mit dem Auge von dem langen dünnen Augenstiel gelenkig abgesetzt. Die *Phyllosoma*-Larven von *Palinurus* besitzen ebenfalls sehr lange Augenstiele.

Bei *Squilla mantis* hat jedes Auge die Gestalt einer in der Mitte leicht eingeschnürten Walze, die senkrecht getragen wird. Die Einschnürung bewirkt ein Konvergieren der Kristallkegel nach außen, woraus EXNER schließt, daß jedes Einzelauge wie ein Doppelauge zum binokularen Sehen befähigt ist, wenigstens bei horizontalen Gegenständen. Durch die Bewegung der Augenstiele werden beide Augen auf denselben Gegenstand noch in 80 cm Abstand so gerichtet, daß die Strahlen auf die Ommen der Längsseite des Augenzylinders fallen, wodurch ein stereoskopisches Sehen und damit ein Entfernungsschätzen ermöglicht wird. Der feinere Bau der Ommen der Decapoden ist sehr ähnlich

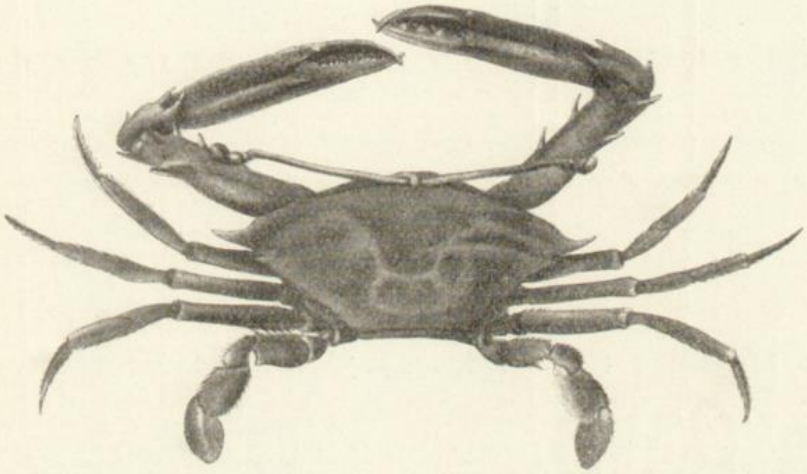


Fig. **519**. *Podophthalmus vigil* LAM. mit sehr langen Augenstielen. Aus CUVIER, RÈGNE animal.

dem der Schizopoden. Die Fazetten sind viereckig bei Macruren, sechseckig bei Brachy- und Anomuren. In der Ansicht von oben werden sie von einer hellen Linie durchzogen, welche der Trennungslinie der beiden Corneagenzellen entspricht. Eine Erweiterung in der Mitte dieser Linie wird bei manchen Arten durch die Anheftung der Kristallkegelzellen an der Innenfläche der Cornea hervorgerufen. Die geschichteten Linsen sind meist außen plan, innen konvex; bei *Palaemon squilla* konvexkonvax, bei *Palaemonetes* flach bikonvex. Die 4 Kristallkörperzellen bilden eine Kuppe (*kr.ku* **520**) über und einen langen spitzkegelförmigen Stiel (*kr.St*) unter dem kurzen vierteiligen Kristallkörper. Der Stiel reicht bis zum Rhabdom, und die Kristallkörperzellen lassen sich dann weiter als dünne Fäden bis zur Basalmembran verfolgen, wobei sie nach außen von den 7 Sehzellen (**522**) verlaufen. Zu diesen kommt noch eine achte, etwas außerhalb liegende rudimentäre Sehzelle, welche proximad von den Kernen der übrigen gelegen ist und sich nicht an der Bildung des Rhabdoms beteiligt. Dieses ist spindelförmig und läuft bei vielen Arten oben und unten dünn aus. Der Querschnitt

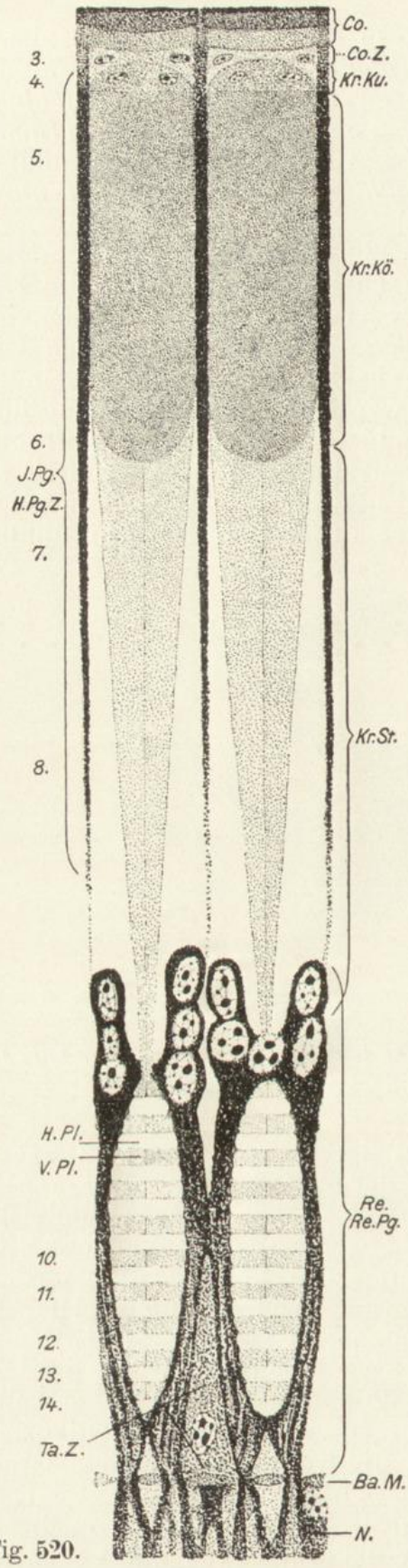


Fig. 520.

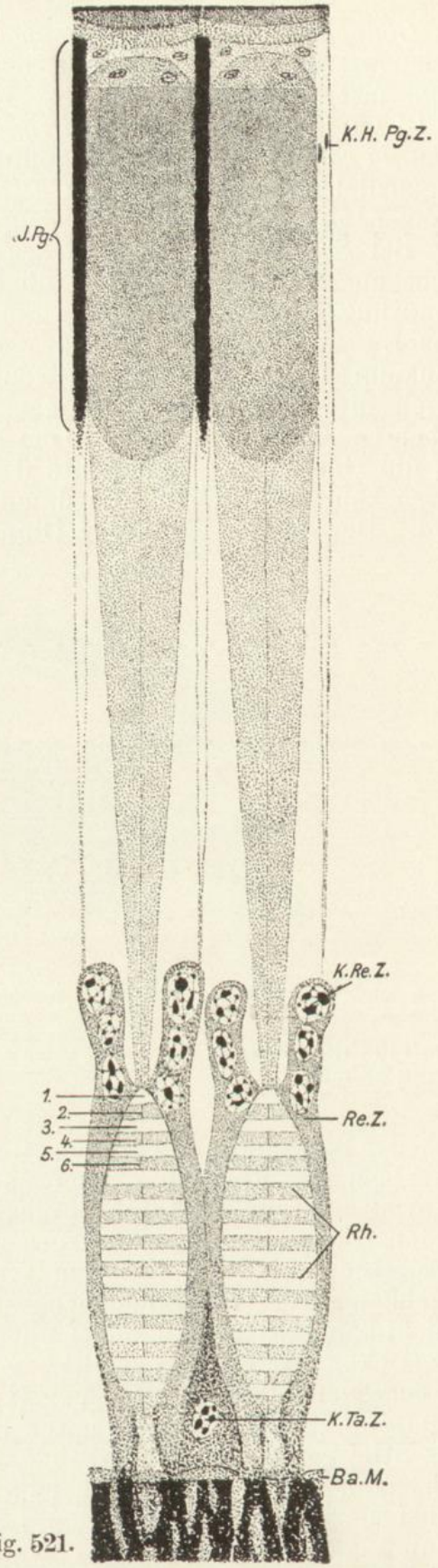


Fig. 521.

Längsschnitt durch 2 Ommen von *Astacus*, Fig. **520** in Lichtstellung, **521** in Dunkelstellung, nach BERNHARDS. *Co* Cornea, *CoZ* Corneazelle, *Kr.ku* Kuppe der Kristallkörperzelle, *Kr.kö* Kristallkörper, *Kr.St* Stiel der Kristallkörperzelle, *Re* Retina, *Re.Pg* Retinapigment, *H.Pg.Z* Hauptpigmentzelle, *J.Pg* Irispigment, *Ba.M* Basalmembran, *N* Nervenfaser, *Ta.Z* Tapetumzelle, *H.Pl* Halbplatte, *V.Pl* Viertelplatte, *K* Kern, Re.*Z* Retinazelle, *Rh* Rhabdom.

ist vierseitig, und zwar liegt die eine Seite einer besonders großen Sehzelle an, während an die andere je 2 Zellen angrenzen (**522**). Das Rhabdom wird von fibrillären Plättchen aufgebaut, welche aus zwei Halbplatten bestehen, die wie zwei zusammengelegte Bürsten ineinander greifen. Die große Sehzelle erzeugt eine Halbplatte, während die zwei gegenüberliegenden kleinen Sehzellen zwei miteinander verschmelzende

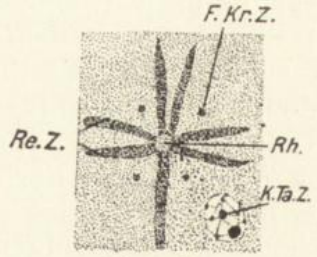


Fig. 522.

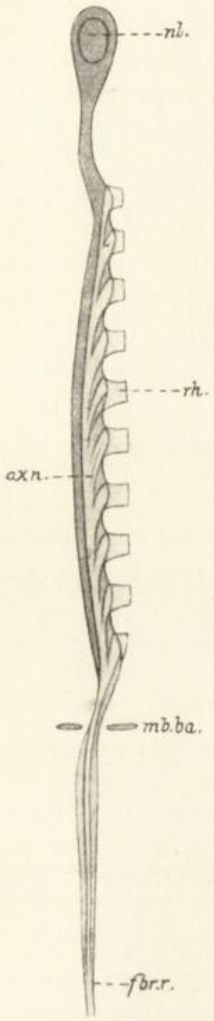


Fig. 523.

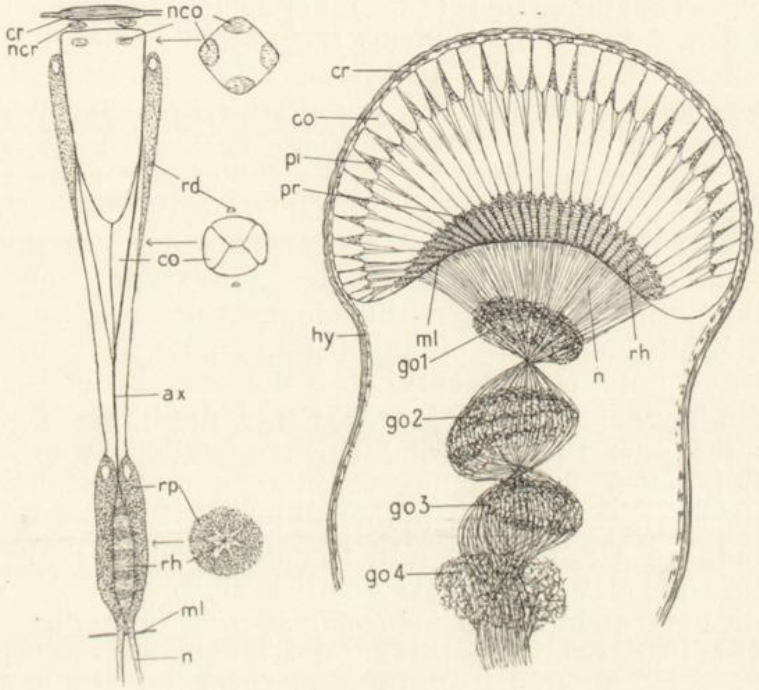


Fig. 524.

Fig. **522**. Querschnitt durch die Retinula von *Astacus* etwas über der Basalmembran, nach BERNHARDS. *F.Kr.Z* fadenförmige Ausläufer der Kristallkörperzellen. Sonst wie **520**.

Fig. **523**. Schema einer Sehzelle von *Astacus* nach PARKER. *nl* Kern der Sehzelle, *rh* Rhabdomplatte, *mb.ba* Basalmembran, *fbr.r* Nervenfaser der Sehzelle.

Fig. **524**. Längsschnitte rechts durch das Stielauge eines Decapoden, links durch ein Omma desselben, nach GIESBRECHT. *ax* Achsenfaden = Spitze des Rhabdoms, *co* Kristallkegel, *cr* Cornea, *go 1—4* Ganglion, *hy* Hypodermis, *ml* Membrana limitans, *n* Nervenfasern, *nco*, *ncr* Kerne der Kristallkegel- und der Corneazellen, *pi* Irispigment, *rp* Retinapigment, *rh* Rhabdom.

Viertelplatten bilden. Da an günstigen Objekten sich die Neurofibrillen der Sehzelle bis zu ihnen verfolgen lassen, werden sie als verklebte Stiftchensäume (HESSE), von andern Forschern auch wohl als cuticulare Bildung aufgefaßt. Zu jeder Sehzelle gehören zehn oder noch mehr Halbplatten, welche wie die Zähne einer Zahnstange übereinander sitzen (**523**). Daß die Platten eines Rhabdoms auf Längsschnitten (**520**,

521) abwechselnd hell und dunkel erscheinen, erklärt sich so, daß in den dunklen die Fibrillen der Länge nach getroffen sind, während sie in den hellen quer getroffen und weniger sichtbar sind. Es kreuzen sich mit andern Worten die Fibrillen in den aufeinanderfolgenden Plättchen. Die Kerne der pigmentierten Sehzellen liegen in verschiedener Höhe am distalen Ende, während die proximalen Enden der Zellen die bindegewebige Basalmembran (*mb.ba* **523**) durchsetzen und in eine Nervenfaser (*fbr.r*) übergehen, welche sich bis zum ersten der vier Stielganglien, dem sog. Retinalganglion, verfolgen läßt (**524**). Jedes Omma wird scheidenförmig umhüllt von 2 Iris- oder Hauptpigmentzellen, welche von der Cornea bis zum distalen Rhabdomende, vielleicht bei manchen Arten sogar noch weiter bis zur Basalmembran reichen. Die Lage ihrer Kerne ist aus **521** ersichtlich. Sie führen ebenso wie die Sehzellen feinkörniges schwarzes oder dunkelbraunes Pigment, welches auch die Nervenfasern begleitet und einhüllt. Während dieses Pigment zur Absorption seitlicher Lichtstrahlen dient, führen die sog. Tapetumzellen (*Ta.Z*) gelbliches Pigment in gröberen Körnern, welches bei auffallendem Licht weiß erscheint, da es die Strahlen reflektiert. Diese Zellen sind in der Gestalt sehr veränderlich und liegen hauptsächlich zwischen den basalen Enden der Sehzellen, bei *Palaemon squilla* und anderen Arten auch teilweise unter der Basalmembran. Bei *Astacus* gehört zu jedem Omma eine Tapetumzelle, bei anderen Arten können sie zahlreicher vorhanden sein. Die Bildung neuer Ommen während des Wachstums erfolgt von einer Zone indifferenter Zellen am medialen Seitenrande, und zwar entsteht zuerst die Retinula mit dem Rhabdom. Später werden die vier Stücke des Kristallkegels getrennt angelegt, die aber bald miteinander verschmelzen.

Pigmentwanderung. An den Augen der Decapoden läßt sich, wie bei Tintenfischen und Insekten, eine interessante Pigmentwanderung unter dem Einfluß des Lichts feststellen, welche freilich manche individuellen Schwankungen zeigt und auch bei verschiedenen Arten differiert. Sie läßt sich nur bei lebenskräftigen Flußkrebsen beobachten, und die Tiere müssen 15 Stunden in der Dunkelkammer bleiben, um die Dunkelstellung (**521**) deutlich zu zeigen. Viel leichter vollzieht sich die Verschiebung bei *Palaemon squilla*, denn die extreme Dunkelstellung tritt hier schon nach 60—70 Minuten ein, während die Rückkehr zur normalen Stellung in diffusem Licht 30 Minuten und der Uebergang zur extremen Sonnenstellung 2—3 Stunden beansprucht. Im Lichtauge des Flußkrebses (**520**) erstreckt sich das Irispigment fast bis an die Retinula. Der Kristallkörper wird dabei gleichmäßig von schwarzem Pigment umhüllt, so daß alle aus ihm austretenden Lichtstrahlen resorbiert werden. Da die Irispigmentzellen proximad dünn auslaufen, begleitet das Pigment die Stiele der Kristallkörperzellen (*kr.St*) nur als schmale Streifen. In den Retinazellen sammelt sich das Pigment hauptsächlich am distalen Ende, umhüllt aber in dünner Schicht das ganze Rhabdom und die Nervenfasern. In das Rhabdom des Lichtauges gelangen also nur solche Strahlen, welche parallel oder fast parallel der optischen Achse verlaufen; alle Seitenstrahlen werden abgeblendet, und das Rhabdom wird vor zu starker Belichtung geschützt wie in einem Appositionsauge. In dem Dunkelauge wandert das Pigment in den Irispigmentzellen und in den Sehzellen zentrifugal, so daß es sich um den Kristallkörper des Flußkrebses und unter der Basalmembran (**521**) ansammelt. Wie beim Superpositionsauge der Insekten (**580**, **597**, **600**)

können seitliche Strahlen aus den Nachbarommen zum Rhabdom gelangen und den Lichtreiz verstärken. Das Tapetumpigment verschiebt sich beim Flußkrebs nicht. Beide Augen sind voneinander unabhängig. Wird das eine verdeckt, so nimmt es die Dunkelstellung an, während das andere die Lichtstellung zeigen kann. In der Dämmerung tritt eine Mittelstellung ein. Bei *Palaemon squilla* beteiligen sich auch die Tapetumzellen mit ihren auffallend großen Kernen lebhaft an der Pigmentverschiebung. Sie ziehen sich in der Dunkelstellung auf die Umgebung des Rhabdoms und die Nervenfasern zurück, während sie in der Lichtstellung sich als dünne Stränge, welche gitterartig miteinander verschmelzen, fast bis zum Kristallkegel nach vorn ausdehnen. Das schwarze Pigment soll nach TROJAN nur den Hauptpigmentzellen zukommen, aber in den Sehzellen fehlen. Im Lichte zieht sich alles Pigment auf die proximale Hälfte des Auges zurück, so daß die ganze äußere Hälfte frei ist vom Farbstoff und viele seitliche Strahlen eindringen können. Diese Art ist also an intensive Belichtung gewöhnt. Im Dunklen wandert die ganze Irispigmentzelle distal und umhüllt den Kristallkegel.

Besonderheiten und Rückbildungen. Bei *Palinurus argus* ist das Rhabdom bis jetzt vermißt worden, man sieht statt desselben nur eine Pigmentmasse, was auf eine sekundäre Rückbildung hindeutet (s. S. 377). Das Auge von *Palaemon squilla* bildet dorsal in der Mitte des Seitenrandes einen kleinen Vorsprung, das sog. Nebenauge, welches nur wenige Ommen enthält, deren Kristallkegel bis zum Rhabdom reichen. Während alle Krebse, abgesehen von Arten mit rückgebildeten Augen eucon sind, muß die Krabbe *Menaethius monoceros* nach DOFLEIN als pseudocon gelten, indem ihre Kristallkegelzellen von einer schaumigen Masse erfüllt sind. Eine andere Krabbe, der Muschelwächter der Riesenmuschel, *Pinnotheres tridacnae* (**525**) ist sogar acon, indem auf die riesige Linse in kurzem Abstand das Rhabdom folgt. Es bleibt noch festzustellen, ob dieser Mangel eines Kegels als primär oder — was wahrscheinlicher ist bei der phyletischen Stellung der Brachyuren — als sekundär zu gelten hat.

Der Einfluß der Dunkelheit der Tiefsee äußert sich auf die Augen der Decapoden, wie übrigens auch bei anderen Krebsen und bei Fischen, in doppelter Weise, teils in einer Vergrößerung der Augen, teils in einer Rückbildung. So besitzt *Glyphocrangon* monströs große Augen. Bei gewissen Tiefseekrabben der Gattungen *Geryon* und *Platymaia* weisen die vergrößerten Augen sehr viele Ommen auf mit dicken Fazetten, kurzen Kristallkegeln, sehr langen, von Pigment umhüllten Rhabdomen, dicker Tapetumschicht, welche das Licht reflektiert, und mit komplizierten Ganglien. Diese „Dämmerungsaugen“ suchen also die geringe Lichtmenge möglichst auszunutzen. Derartige Formen setzen viele Eier ab, die in der gewöhnlichen Weise als Larven an die Oberfläche steigen. Vielleicht tun sie dies nur bei Nacht, weil sie lichtscheu sind. Die Rückbildung der Augen von Höhlenbewohnern (*Cambarus pellucidus* aus der Kentuckyhöhle [**526**], *Troglocaris schmidti* in Kroatien und Krain) und Tiefseedecapoden zeigt alle Abstufungen, und gewisse Tatsachen sprechen dafür, daß sie als allgemeine Entwicklungshemmung zustande kommt, d. h. die Zahl der Ommen wird geringer und die ontogenetisch zuletzt auftretenden Teile verschwinden oder verkümmern zuerst, wie wir dies schon bei den Amphipoden (S. 524) kennen lernten, also zuerst die Kristallkegel, dann die Rhabdome und schließlich die

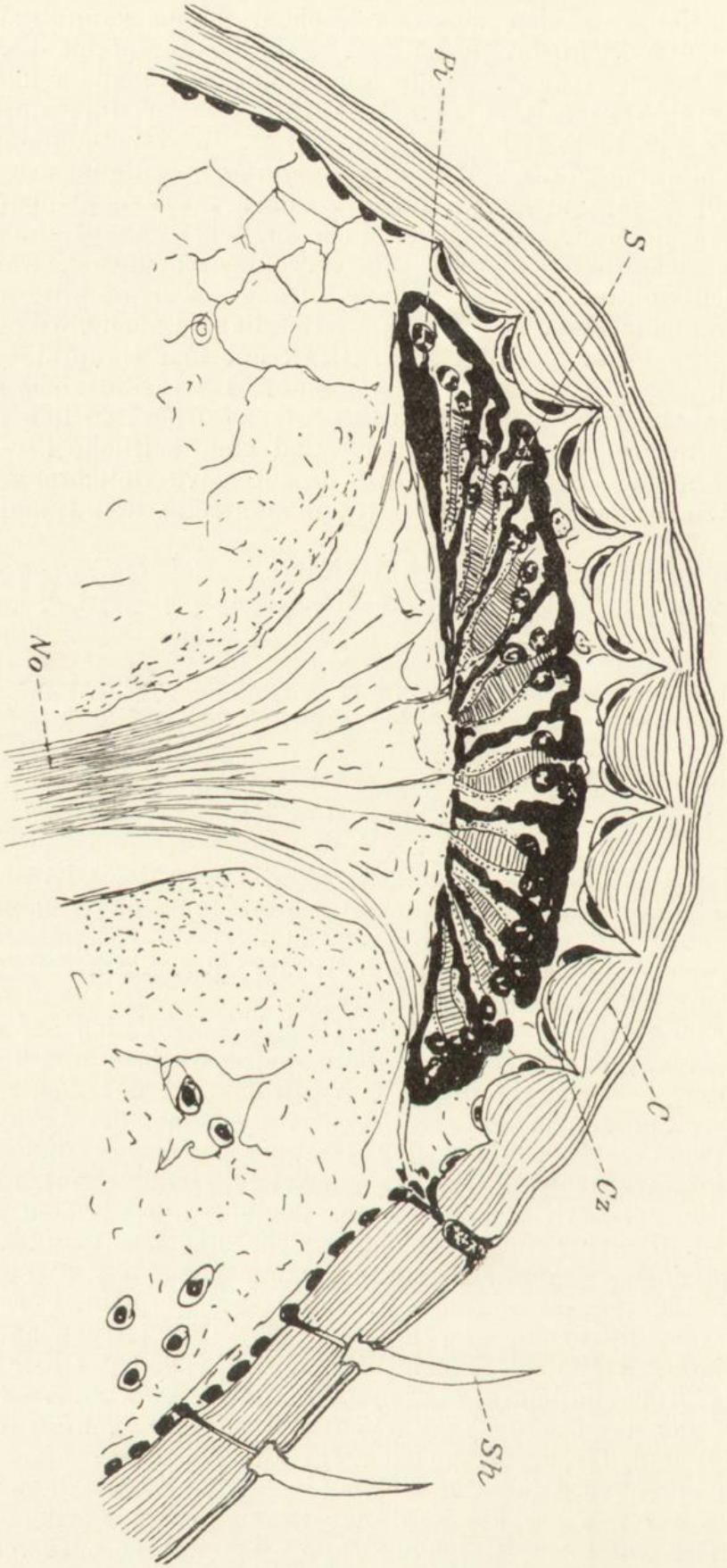


Fig. 525. Schnitt durch das acone Auge der Krabbe *Pinnotheres tridacnae* RÜPP. *C* Linse, *Cx* Corneagenzellen, *Pi* Pigment, *S* Sehstäbchen, *Sh* Sinneshaar, *No* Opticus. Nach DOFLEIN.

Ganglien. Fazetten, Pigment und Augenstiele scheinen sich dieser Reihenfolge nicht zu fügen. So wird es verständlich, daß die Rückbildung der Augen beginnt mit einer Auflockerung der Ommen, und daß sie von außen nach innen fortschreitet, denn ontogenetisch erfolgt das Wachstum von innen nach außen an der Neubildungszone der Ommen. Natürlich darf man nicht erwarten, daß dieses Schema unverbrüchlich eingehalten wird, denn komplizierte Organe brauchen, wie bei der ontogenetischen Entfaltung, so auch bei der Rückbildung längere Zeit als einfache. Der onto- und phylogenetische Verlauf zeigt, daß im allgemeinen nacheinander gebildet werden: Ganglion, Retinula, Kristallkegel, fester Verband der Ommen. Die Rudimentation spielt sich in umgekehrter Reihenfolge ab durch sukzessive Entwicklungshemmung, wie dies auch an andern rudimentären Organen als allgemeine Regel beobachtet wird. Die Kristallkegel erhalten sich zuweilen länger als die Rhabdome, wohl infolge ihrer Festigkeit, die der Auflösung größeren Widerstand darbietet. Läßt man *Leptodora hyalina* hungern, so verschwinden zuerst die Rhabdome, darauf die spitze Hälfte der Kristallkegel, wodurch das Pigment der Sehzellen nach außen verlagert wird. Das Pigment rudimentärer Augen verhält sich sehr verschieden, bei manchen Arten verschwindet es früh, bei andern erhält es sich bis zuletzt, und zwar mit Vorliebe unterhalb der Grenzmembran in der Umgebung des Opticus bzw. des Ganglion opticum. Man darf annehmen, daß solche persistierenden Melaninklumpen zum Teil zu den degenerativen Pigmenten (s. S. 377) gehören, und wenigstens zum Teil intercellulär liegen. Nach jener retro-ontogenetischen Rückbildungsregel muß man erwarten, daß zuerst die Tapetum- und die Irispigmentzellen degenerieren, denn sie treten phylo- und ontogenetisch zuletzt auf, während sich die Retinazellen mit ihrem Pigment viel länger erhalten werden. Zukünftige Untersucher mögen hierauf achten. Die Tatsache, daß so viele Dunkeltiere pigmentlos sind (vgl. S. 381) beweist, daß die Chromatophoren das Licht als funktionellen Reiz nicht entbehren können, aber bei den verschiedenen Arten tritt der Zeitpunkt des Aufhörens der Pigmentbildung bald früher, bald später ein. Der Verlust des Pigments ist zuweilen das einzige Zeichen einer Rückbildung, so bei *Pasiphaea metriomma* aus 2000 m, welche sonst ganz normale Augen hat, während es sich in andern Fällen trotz starker Rückbildung erhält. Es bleibt festzustellen, ob dies dann immer geschieht in der Form des intercellulären degenerativen Pigments. Trotz jener Reihenfolge ist die Rudimentation immer eine Gesamterscheinung aller Augenteile. Es kommt nie vor, daß die Kristallkegel rudimentär, die Retinula und der Nerv noch ganz normal sind. Von Art zu Art kann die Rückbildung verschieden verlaufen und auch individuelle

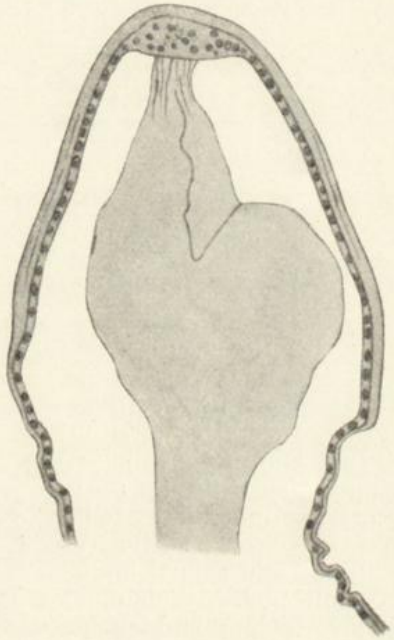


Fig. 526. Schnitt durch das Auge des Höhlenkrebses *Cambarus pellucidus* nach PARKER. Von dem Auge hat sich nur ein Haufen Kerne mit Protoplasma und ein sehr großes Ganglion (*G.o*) erhalten. Fazetten, Kegel. Rhabdom, Pigment sind verschwunden.

Variationen bzw. Rassenunterschiede zeigen. So kommen bei *Munidopsis polymorpha* aus einer Lavahöhle mit Seewasser auf Lanzarote Augen mit Resten von Kristallkegeln und Rhabdomen vor und solche, bei denen sie fehlen. Pigment und Corneafazetten werden stets vermißt. Die Ganglien sind bis auf ein kleines Rudiment an der Basis des Stiels rückgebildet. Die im Schlamm des Mittelmeers in geringer Tiefe lebende *Callianassa stebbingi* zeigt schon deutliche Rückbildung namentlich der äußeren Ommen, während die zentralen besser erhalten sind. Bei der nordischen *Call. subterranea* zeigen nur noch Pigment und spärliche Reste von Kegeln und Retinazellen ohne Rhabdom das frühere Auge an.



Fig. 527.

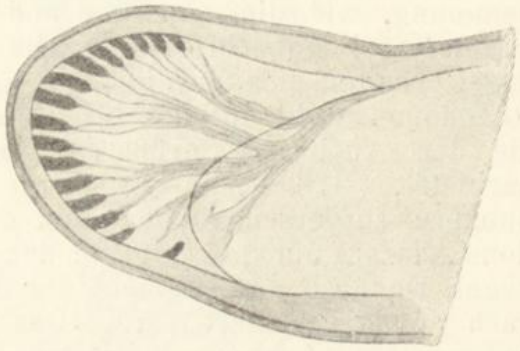


Fig. 528 A.

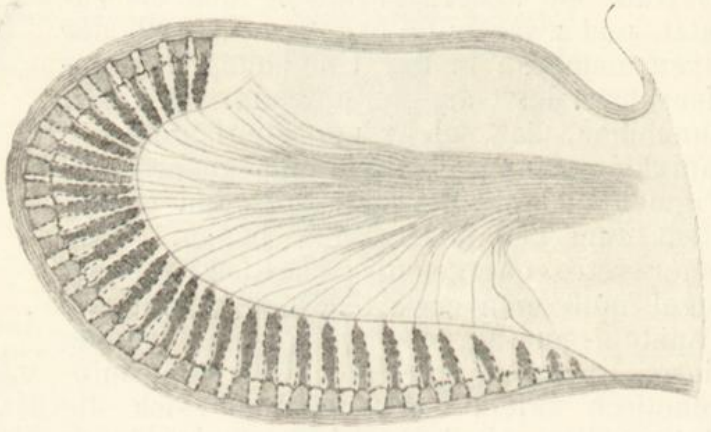


Fig. 528 B.

Fig. 527. Vorderende von *Cymonomus granulatus* aus 1000 m, nach Doflein. Die unbeweglichen Augenstiele sind im optischen Schnitt dargestellt. Sie tragen viele Tasthaare, während alle Teile (Linsen, Kristallkegel, Rhabdome, Pigment, Ganglien) fehlen. Bei Exemplaren aus geringerer Tiefe sind sie noch mehr oder weniger vorhanden.

Fig. 528. **A** *Cyclodorippe uncifera* var. *glaucomma* aus 700 m ohne Fazetten, Kristallkegel, Pigment, aber mit Rhabdomen und wenigen Nervenfasern. **B** Dieselbe Art, var. *melanomma* aus 50 m mit normalen Augen. Nach Doflein.

Die Augenstiele verschwinden selten vollständig, so bei *Thaumastocheles zaleucus,* welcher statt derselben nur zwei Gruben besitzt; aber häufig sind sie sehr klein und neigen dazu, unbeweglich zu werden. Bei den aus größeren Tiefen stammenden Individuen von *Cymonomus granulatus* (**527**) sind sie zu starren Tasthöckern geworden, da sie mit vielen Tasthaaren besetzt sind. Diese Krabbe und zwei andere (*Cyclodorippe uncifera* [**528**], *Bathyplax typhlus*) sind dadurch interessant, daß von ihnen Unterarten aus verschiedenen Tiefen mit entsprechend abgestufter Rückbildung bekannt sind, wie auch *Cambarus pellucidus* aus den Mitchell-Höhlen stärker degenerierte Augen hat als Individuen aus der Mammoth-Cave. Nach Dofleins Vermutung haben die Krabben

mit rückgebildeten Augen eine abgekürzte oder direkte Entwicklung, so daß sie dauernd im Dunkeln leben, was den Prozeß beschleunigt und verstärkt haben könnte. Folgende Verhältnisse sind für sie charakteristisch. Kleinheit des Auges und geringe Zahl der Ommen. Das tiefschwarze Pigment der Lichtformen fehlt, statt dessen findet sich nur ein bräunlicher Farbstoff in geringen Mengen und in groben Brocken. Das Pigment nimmt dauernd die Nachtstellung ein, als Irispigment oder als Retinapigment oder beides zusammen. Das Retinapigment sammelt sich mit Vorliebe um die Nervenfasern herum. Bei einigen Arten fehlt alles Pigment. Die Linsen und die Kristallkegel ergänzen sich: beide sind von mittlerer Größe oder die einen sind klein und die andern groß. Wenn die Linse stark lichtbrechend ist, so ist diese Eigenschaft beim Kegel wenig entwickelt. Bei vielen Arten sind Linse und Kegel auffallend breit, um möglichst viel Licht aufzufangen, was wir früher schon für die Tiefseeschizopoden (**516**, **518**) feststellten.

r) Die Ocellen der Myriopoden und Arachnoiden.

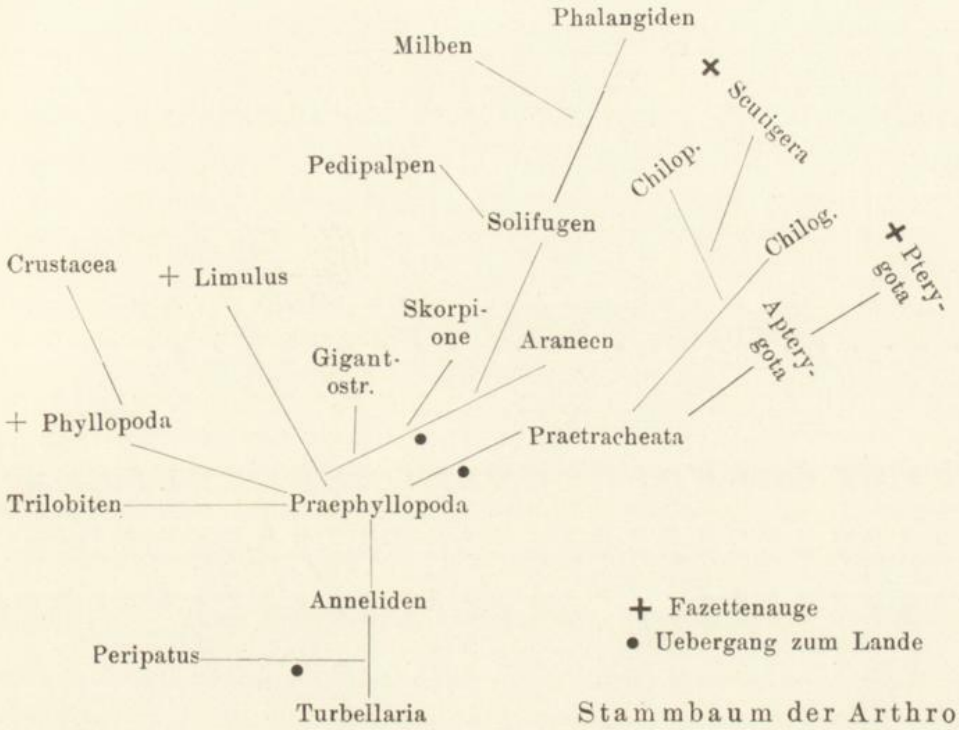
A. Allgemeines.

Als Ocelli, Stemmata oder Punktaugen bezeichnet man solche Sehorgane der Arthropoden, deren Sehzellen einer Linse zugeordnet sind und dabei nicht bloß einen Bildpunkt erzeugen und nicht unbedingt auf das Zusammenwirken mehrerer oder vieler Ocellen angewiesen sind. Hierher gehören die unter sich gleichen Augen der Myriopoden und die Augen der Spinnentiere, welche in der Regel in mediane Hauptaugen und seitliche Nebenaugen zerfallen. Die physiologische Selbständigkeit dieser Organe schließt nicht aus, daß mehrere Ocellen dicht nebeneinander liegen (**534**) und ihre Sehfelder sich aneinander schließen und ergänzen. Rücken sie so dicht zusammen, daß jeder nur einen kleinen Teil des Bildes wahrnimmt und sie daher alle zusammen arbeiten, so spricht man von einem Fazetten- oder Komplexauge. Sie kommen unter den Tausendfüßern nur bei *Scutigera* (**533**) vor und fehlen den Spinnentieren. Zu den letzteren rechne ich nicht *Limulus*, welcher sie ebenfalls besitzt (**553**) neben Ocellen. Es liegt auf der Hand, daß zwischen den „gehäuften" Punktaugen der Tausendfüße und einem Fazettenauge kein scharfer Gegensatz vorhanden ist. Die Ocellen sind durchaus nicht immer einfach gebaut, sondern häufig ebenso kompliziert, wie ein zusammengesetztes Auge (vgl. **547** vom Skorpion, **540** von einer Vogelspinne), deren Größe sie freilich nie erreichen. Wie wir bei den Fazettenaugen der Krebse sahen, schließen sich die Sehzellen eines Ommas eng zusammen zu einer Retinula, und ihre Stiftchensäume vereinigen sich zu einem Rhabdom. Man darf aber nicht glauben, daß Retinulae und Rhabdome nur in Fazettenaugen angetroffen werden. Ein enger Zusammenschluß einer bestimmten Anzahl von Sehzellen wird in den Hauptaugen der Skorpione (5 Zellen) und Pedipalpen (3–10), in den Augen der Araneen (2) und auch bei Phalangien (4) beobachtet. Sobald die Stiftchen an den Seiten der Stäbchen sitzen, haben sie ganz allgemein die Tendenz, sich mit der gleichen Bildung des benachbarten Stäbchens oder mit mehreren zu vereinigen zu einem Rhabdom. Es bedingt dies wohl den Vorteil, daß derselbe Lichtreiz 2 oder mehr Zellen zugeführt und dadurch stärker empfunden wird. Während in den Fazettenaugen der Krebse und Insekten die Rhabdome stets dem Licht zugewandt sind, finden wir bei

den Ocellen der Tausendfüße und Spinnen entweder dieselbe Lage oder die rezipierenden Elemente sind vom Lichte abgewandt (Nebenaugen der Pedipalpen und Araneen, Augen der Pseudoskorpione). Da in diesen Fällen stets ein das Licht reflektierendes Tapetum vorhanden ist (**544**, **551**, **552**), so wird man beide Erscheinungen in ursächlichen Zusammenhang bringen und annehmen dürfen, daß die ursprünglich dem Licht zugekehrten Stäbchen sich im Laufe der Phylogenie nach hinten gedreht haben, denn so erhielten sie gleichzeitig das starke, von vorn kommende und das schwache, reflektierte Licht und wurden dadurch zum Sehen in der Dämmerung und an dunklen Plätzen besonders geeignet. Wie die abgewandte Lage der Stäbchen durch eine ontogenetische Inversion zustande kommt und wie sie auf höchster phyletischer Stufe, bei den Hauptaugen der Araneen, wieder zu einer zugewandten wird (**529** unten links), werden wir gleich schildern. Die Sehzellen der Myriopoden und Arachnoiden enthalten ursprünglich Pigment; bei letzteren tritt aber mit fortschreitender Differenzierung eine Sonderung in Pigmentzellen und pigmentfreie Sehzellen ein, so bei Araneen und den Hauptaugen der Skorpione und Pedipalpen. Die aus der Chitincuticula der Haut hervorgehende Linse ist fast immer groß und bikonvex, um möglichst viel Licht zu sammeln. Die Zellen, welche sie ausscheiden, sind höher als die Epidermiszellen und durchsichtig und werden daher als Glaskörper bezeichnet. Bei Tausendfüßern pflegen sie sich rückzubilden nach Erzeugung der Linse und nur vor einer Häutung wieder aufzutreten. Bei ihnen fehlt also im allgemeinen der Glaskörper (**530**, **532**). Dasselbe gilt für die Seitenaugen der Skorpione (**545**), und wir dürfen annehmen, daß auch hier der Verlust des Glaskörpers ein sekundärer Zustand ist, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß so hoch spezialisierte Gebilde wie Retinazellen zugleich oder in der Jugend als Linsenbildner fungieren können. Zwischen Glaskörper und Retina schiebt sich bei den Hauptaugen der Spinnentiere eine Doppellamelle ein, die sog. präretinale Membran, deren kernloses Vorderblatt in die Basalmembran der Hypodermis übergeht und daher dieser entspricht, während das kernhaltige hintere als „postretinale Membran" den ganzen Bulbus von außen einhüllt und wohl eine mesodermale Bildung ist (**547** vom Skorpion, **540** von einer Spinne). Andere Zellen, welche sehr verschieden ausgebildet sind und die Retina umgeben, werden als Postretina bezeichnet (**540**, **547**, **551**). Sie gehen aus der proximalen, inneren Wand der Epidermiswucherung hervor, welche die Inversion der Sehstäbchen hervorruft (**529** *g*). Wenn diese Zellen stark pigmenthaltig sind, so daß sie das Licht reflektieren, so dienen sie bei Dämmerungstieren als Tapetum (**544**, **551**, **552**), während sie bei den auf höchster Stufe stehenden Hauptaugen der Skorpione und Araneen den Charakter eines Füllgewebes angenommen haben (**540**, **547** *p.r*).

Die **Phylogenie** der Myriopoden- und Arachnidenaugen ist ein vielumstrittenes Kapitel, in dem man sich nur zurechtfinden wird, wenn man einerseits den aus allen Organen abgeleiteten Stammbaum und andererseits die **Ontogenie** der Augen berücksichtigt. Ich stehe nicht auf dem Standpunkt von Versluys und Demoll, die in ihren sonst so ergebnisreichen *Limulus*-Studien zu dem Schlusse kommen, daß die Embryologie in diesem Falle vernachläßigt werden könne und daß „Inversion oder Nichtinversion bei den Augen der Archnoiden eine untergeordnete, durchaus nicht prinzipielle Rolle spielt". Der nebenstehende Stammbaum der Arthropoden ist derselbe, zu dem wir schon

in I, S. 442 auf Grund des Nervensystems gelangt sind. Er ist hier nur etwas erweitert worden, um erkennen zu lassen, daß 4mal (bei +) unabhängig voneinander (Homoiologie) das Fazettenauge durch Aggregierung von Punktaugen entstanden ist. Die Ontogenie ist von größter Bedeutung, weil sie uns den Gegensatz von zugewandten und



Stammbaum der Arthropoden.

abgewandten Ocellen verständlich macht. Die Zeichnungen in **529** werden hoffentlich auch hier wieder erkennen lassen, wie in die Fülle der Formen und Differenzierungen nur die stammesgeschichtliche Betrachtungsweise Uebersicht und Klarheit bringt. Die Präphyllopoden besaßen noch ein sehr einfaches (a), annelidenartiges Auge (vgl. **412**) mit erhöhten pigmenthaltigen Sehzellen, zugewandten Stäbchen und ohne Linse, da der Uebergang der Strahlen von Wasser in flachgewölbtes Chitin keine oder nur eine unbedeutende Brechung verursacht. Ein Seitenast führt von hier zu den Spinnentieren, unter denen *Limulus* die ursprüngliche aquatile Lebensweise noch beibehalten hat, und wie ein „lebendes Fossil" in unsere Zeit hineinreicht. Die Ausführungen jener Forscher, daß die Xiphosuren von den terrestrischen Vorfahren der recenten Scorpioniden abstammen, haben mich nicht überzeugt. Es ist nicht wahrscheinlich, daß ein Stamm, der eben das Land erobert hat, wieder ins Meer zurückgewandert ist. Der Bau der Augen spricht nicht für diese Auffassung. Die Fazettenaugen des *Limulus* (**599** *a'*, **553**, **554**) sind nach ihrer Lage homolog den Hauptocellen der Skorpione (**547**), aber ihre Ommen sind zugewandt und relativ sehr einfach, während die Ocellen der Scorpione sehr kompliziert und aus abgewandten Ocellen hervorgegangen sind. Diese Ommen von *Limulus* sind dadurch sehr primitiv, daß die Glaskörperzellen durch die ganze Länge des Ommas reichen, es fehlt also noch die Zweischichtigkeit. Die Seitenaugen von *Limulus* (**556**) haben durch den Besitz eines Glaskörpers schon die Höhe der Hauptaugen der Solifugen erreicht (**529** *e*), sind also etwas komplizierter als die Seitenaugen der Skorpione (**545**, **529** *f*), denen der

Glaskörper wohl infolge von Rückbildung fehlt. Hierauf ist daher kein Gewicht zu legen. Der große Unterschied zwischen den Haupt(Mittel)-augen der Skorpione und Schwertschwänze zeigt an, daß beide sich frühzeitig getrennt haben, nachdem sie von einer gemeinsamen Stammform die Grundzüge des merostomaten Körperbaus ererbt hatten; er

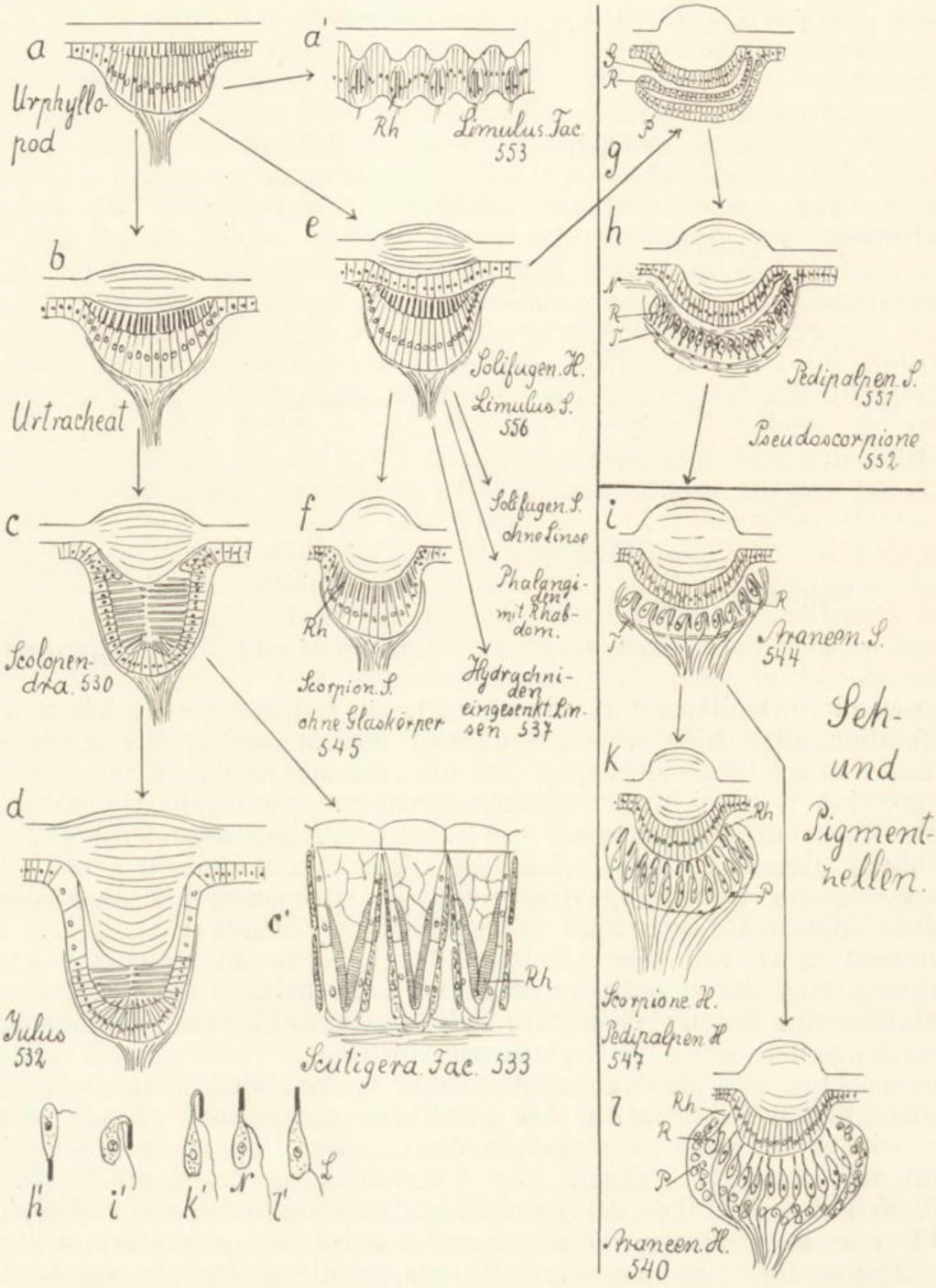


Fig. 529. Schemata zur phyletischen Entwicklung der Augen der Myriopoden und Arachnoiden; unten links die Umwandlung der abgewandten Sehzelle in eine zugewandte. Die Zahlen verweisen auf die größeren Abbildungen des Buches. *Fac* Fazettenauge, *G* Glaskörpercorneagenschicht, *H* Haupt- oder Medianauge, *N* Nerv, *P* Postretina, *R* Retina, *Rh* Rhabdom, *S* Seitenauge; unten links: *N* Netzspinne, *L* Laufspinne. Diese Gegensätze sind auch in *l* eingetragen worden: links der einfachere Zustand der Netzspinne, rechts der höhere der Laufspinne. Orig.

spricht also gegen eine Abstammung des *Limulus* von landbewohnenden Skorpionen. Das Solifugenhauptauge (**529** *e*) kann als der Urtyp des Arachnidenauges gelten. Von ihm leiten sich die Seitenaugen der Solifugen durch Rückbildung der Linse und andere Rudimentationen ab, die Augen der Wassermilben (**537**) durch tiefe Einsenkung der Linse unter die Hypodermis und die der Phalangiden durch vierteilige Rhabdome. Ehe wir verfolgen, wie sich dieser Urtyp durch Inversion weiter vervollkommnet hat, werfen wir einen Blick auf den zweiten Ast, der von den Praephyllopoda zu den Myriopoden führte. Für ihn ist charakteristisch ein sehr tiefer Retinabecher, welcher ein Auswachsen der Sehstäbchen senkrecht zur Lichtrichtung (**530**, **532**, **529** *c*, *d*) und bei *Scutigera* (**533**) einen sehr großen Kristallkörper bedingte. Bei letzterer Gattung drängen sich außerdem die Ocellen zu einem Komplexauge zusammen.

Ein zweiter für die Myriopoden charakteristischer Punkt ist das Fehlen einer Glaskörper- oder Corneagenschicht unter der Linse des fertigen Auges, was ich dadurch erklären möchte, daß diese Zellen durch die Abscheidung der riesigen Linse vollständig verbraucht werden. Sie bilden sich nach jeder Häutung neu zur Erzeugung der neuen Linse. Wie *Scutigera* mit ihrer kleinen Linse sich verhält, bedarf noch der Feststellung; vielleicht werden hier die Corneagenzellen zum Kristallkörper.

Die zweite Sorte von Spinnenaugen sind die abgewandten. Sie entstehen durch eine ontogenetische Inversion (**529** *g*), indem am Seitenrande des Ocellus die Hypodermis eine zweischichtige Falte bildet, welche sich der Augenanlage anschmiegt. Von den drei Zellschichten liefert die äußere wie immer die Linse und dient als Glaskörper, die mittlere wird zur Retina (*R*) und die innere zur Postretina (*P*), welche als Tapetum oder sonst wie fungiert. Es ist klar, daß die Sehstäbchen eine vom Lichte abgewandte, invertierte Lage haben müssen, da die distalen Enden ihrer Zellen gegen die Postretina gekehrt sind. Durch diesen Bildungsmodus wird das der Augenanlage zur Verfügung stehende Zellmaterial vermehrt, und darin liegt der Vorteil oder, selektionistisch gesprochen, die Ursache, warum es zu einer solchen Weiterentwicklung gekommen ist. Die äußere Zellschicht konnte jetzt ihre ganze Kraft auf die Abscheidung einer sehr großen Linse (**539**, **540**, **547**, **549**) verwenden und war noch fähig, zu hohen Glaskörperzellen auszuwachsen. Ein weiterer Vorteil bestand in der Bildung des Tapetums, durch welches die geringe Lichtmenge der Dämmerung oder eines dunklen Wohnorts ausgenutzt wurde. So entstand das Seitenauge der Pedipalpen (**551**, **529** *h*) als erste Etappe auf diesem Wege, denn Linse und Glaskörper sind noch nicht von besonderer Größe. Der Nerv tritt seitlich an das Auge, um zu den proximalen Enden der Sehzellen zu gelangen. Die nächste Stufe (**529** *i*) zeigt das Seitenauge der Araneen (**544**): die Zellkörper (*rz*) der Sehzellen haben sich zur Seite gebogen, damit das Licht direkt zu den in einer Reihe angeordneten Sehstäbchen gelangen kann; außerdem schlagen die Nervenfasern den kürzeren Weg ein, indem sie direkt von hinten durch das Tapetum an die Retinazellen hinantreten (**529** unten bei *i'*). Auf der höchsten Stufe stehen die Hauptaugen der Skorpione, Pedipalpen (*K*) und Araneen (*l*). Die beiden mittleren Augen, welche durch ihre Lage zum Fixieren der Beute besonders günstig sind, haben sich zu Tagaugen entwickelt unter Rückbildung des Tapetums. Skorpione habe ich im hellsten Sonnenscheine am Ein-

gange von Erdspalten gesehen, und ebenso fangen viele Spinnen die Taginsekten am Lichte. Bei den Skorpionen (**547**) und Pedipalpen hat sich der Körper der Sehzelle fast vollständig hinter das Stäbchen verlagert (**529** *k*), so daß dieses praktisch als zugewandt bezeichnet werden muß, und bei den Araneen (l) ist diese Zellumkehr vollendet. Bei den Netzspinnen (**539**) zeigt aber die etwas seitliche Lage des Opticus und die Anheftung der Nervenfaser in der Nähe des Stäbchens (**529** *l'* links) noch die ursprüngliche Inversion an. Erst bei den Laufspinnen (**540**) ist die Sehzelle von einer primär zugewandten kaum zu unterscheiden (**529** *l'* rechts). Daß bei diesen sekundär zugewandten, hoch entwickelten Ocellen auch Rhabdome vorkommen, ist begreiflich, denn sie finden sich schon auf dem Stadium **529** *i*. Nach PURCELL sollen auch die Augen der Phalangiden durch Inversion sich anlegen. Es ist also möglich, daß sie ebenfalls von diesem Stadium sich ableiten (nicht von *e*) unter Rückbildung des Tapetums; das Vorkommen von Rhabdomen spricht hierfür. Endlich sei bemerkt, daß auf den drei höchsten Stufen *i*, *k*, *l* die Retina sich in Pigment- und Sehzellen gesondert hat.

B. Spezielle Schilderungen.

Myriopoden. Die Ocellen der Tausendfüßer sind besonders interessant, weil sich an ihnen die Weiterentwicklung zum Fazettenauge verfolgen läßt. Die Scolopender haben jederseits nur 4, ziemlich weit auseinander stehende Ocellen, gleich hinter den Fühlerwurzeln. Die übrigen Gattungen besitzen „gehäufte Ocellen", indem die Punktaugen dicht nebeneinander liegen, aber ohne sich zu berühren. So hat *Polyxenus* jederseits 6, *Glomeris* 8 oder 9 (**535**), *Julus* und *Lithobius* (**534**) an die 40 Punktaugen. *Scutigera* (**533**) endlich besitzt

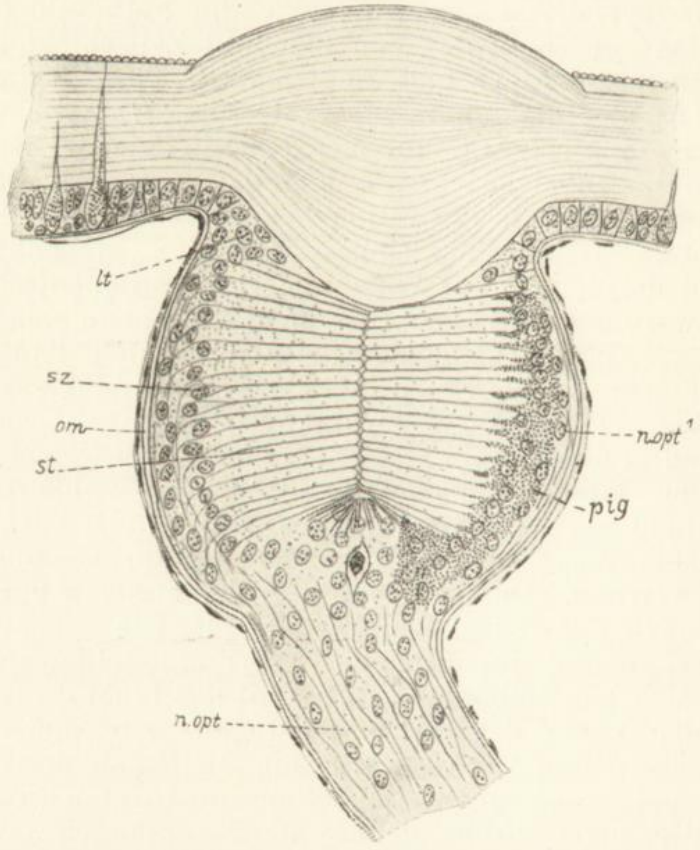


Fig. **530**. Medianschnitt durch das Auge von *Scolopendra dalmatica* nach HEYMONS. $^{355}/_{1}$. *bsm* Basalmembran, *ch*^{1}-*ch*^{3} drei Chitinschichten, *es* Cutis, *drc* Drüsenzellen, *lt* lentigene Zellen, *n.opt*, n.*opt*^{1} Opticus, *om* äußere Augenmembran, Fortsetzung der Basalmembran, *pig* Pigment der Sehzellen, nur rechts gezeichnet, *sz* Sehzellen, *st* Stäbchen derselben, *zk* Kerne von Ersatzzellen. Etwas verändert.

schon primitive Fazettenaugen, indem mehrere Hundert Ommen, welche im Innern eine Art Kristallkörper besitzen, mit 5—6eckigen Fazetten eng aneinanderstoßen. Bei allen Myriopoden ist die geschichtete Linse in

Anpassung an die meist dunkle Umgebung sehr groß, ungefähr ebenso hoch wie breit, und springt besonders innen weit vor (**530**, **532**); nur während der Häutung ist die neugebildete Linse zunächst niedrig und flach gewölbt. Auch die Linse von *Scutigera* (**533**) ist niedrig, da ein zweiter dioptrischer Apparat auf sie folgt. Das becherförmige Auge der Tausend-

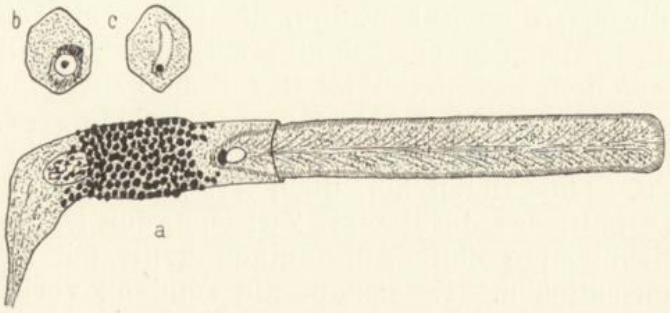


Fig. **531**. Sehzelle von *Scolopendra* nach VERSLUYS-DEMOLL. *a* längsgetroffen. Das Sehstäbchen sitzt in einer Manschette der Zelle und weist hier eine Vakuole und ein stark färbbares, zuweilen doppeltes Körperchen auf. *b*, *c* Querschnitte durch diese Basis, *b* durch den Kern, *c* durch die Vakuole.

füße besteht distal aus einer schmalen Zone von pigmentierten oder hellen Linsenzellen und proximal aus pigmenthaltigen Sehzellen, deren lange Stäbchen meist senkrecht zur optischen Achse, also quer (sog. halb abgewandte Lage) stehen, was ich als eine Einrichtung zum Abschätzen der Entfernung deuten möchte, da je nach dem Abstand des Objekts verschiedene Stäbchen gereizt werden müssen. Während der

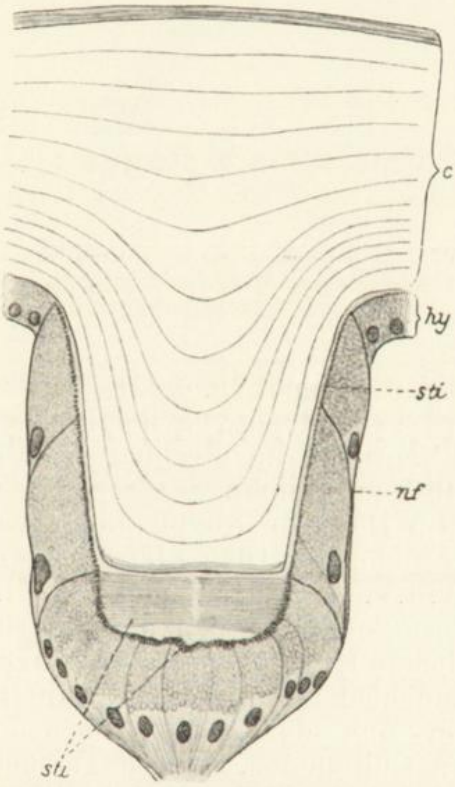


Fig. **532**.

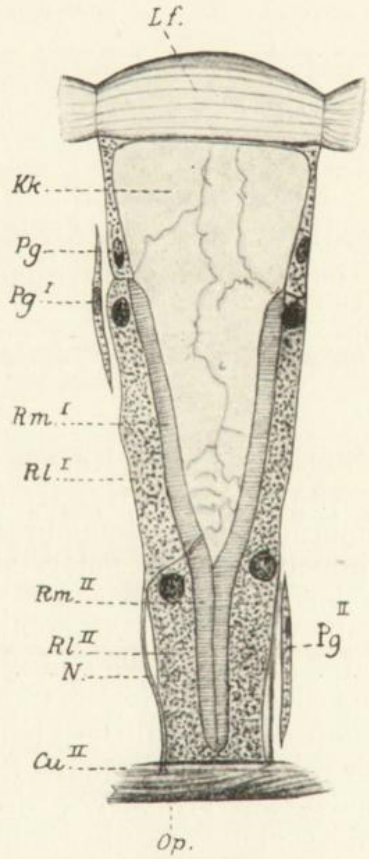


Fig. **533**.

Fig. **532**. Medianschnitt durch das Auge von *Julus* nach HESSE. $^{900}/_{1}$. *c* Cornea (Linse), *hy* Hypodermis, *sti* Stiftchen, *nf* Nervenfasern.

Fig. **533**. Omma der Myriopode *Scutigera coleoptratata* nach GRENACHER, etwas verändert. $^{590}/_{1}$. *Cu*II innere Cuticula (Basalmembran), *Kk* Kristallkörper, *Lf* Linsenfazette, *N* Nervenfaser, *Opt* Opticus, *Pg*,*Pg*I ,*Pg*II Pigmentzellen, *Rl*I ,*Rl*II Retinazellen *Rm*I ,*Rm*II Rhabdom.

Häutung vermehren sich die corneagenen (lentigenen) Zellen und bilden häufig eine dicke glaskörperähnliche Schicht zwischen Linse und Retina, welche später vor der Mitte der Linse ganz oder fast ganz verschwindet. Bei den Scolopendern (**531**) sind die Stäbchen ungewöhnlich lang und stoßen in der Mitte zusammen. Sie bestehen aus einer protoplasmatischen, von Neurofibrillen durchsetzten Achse und einer festen, röhrenartigen Außenwand, die häufig als Cuticula, aber mit mehr Recht als Stiftchensaum gedeutet wird, da sich die Neurofibrillen bis zu ihr verfolgen lassen (**531**). Der Boden des Augenbechers springt bei verschiedenen Arten entweder kegelförmig vor und trägt hier keine oder nur verkümmerte Stäbchen oder er senkt sich abermals napfförmig ein. Die Augen derselben Art können in dieser Hinsicht verschiedene Verhältnisse darbieten. Zwischen den Kernen des Kegels liegen plumpe birnförmige Zellen, die einen zentralen Körper mit Stiftchensaum (?) umschließen. Es scheint die Tendenz vorhanden zu sein, die Stäbchen des Kegels mehr in die optische Achse einzustellen, um auf diese Weise deutliche Bildpunkte zu erzielen. Die Nervenfasern der Seh-

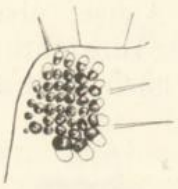


Fig. 534.

Fig. **534**. Linker Augenhaufen von *Lithobius forficatus*, von der Seite gesehen. $^{50}/_{1}$. Orig.

Fig. **535**. Rechter Augenhaufen einer *Glomeris*-Art von der Seite gesehen. $^{50}/_{1}$. Zwischen den Augen und den Fühlern liegt in einer hufeisenförmigen Grube das sog. Tömösvarysche Organ, dessen Funktion unbekannt ist. Es besteht aus einem Wulst von Sinneszellen in der Tiefe einer Hautspalte.

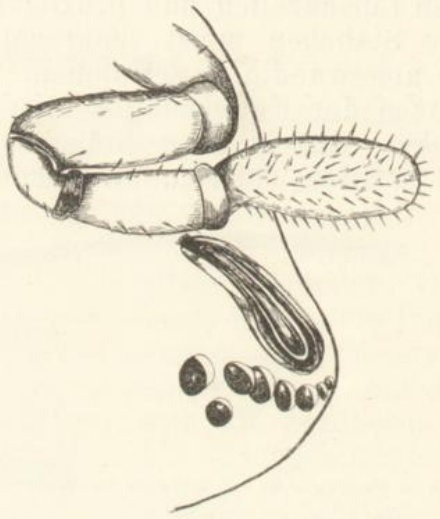


Fig. 535.

zellen bilden eine von Kernen durchsetzte Schicht (*n. opt*[1]), welche sich in den Augennerv fortsetzt. Sie wird von außen von der Fortsetzung der epidermalen Basalmembran (*om*) begrenzt, an die sich eine Schicht von pigmentierten mesodermalen Zellen anschließt.

Glomeris und *Lithobius* zeigen im Bau der Augen nichts wesentlich Neues, während *Julus* durch die enorm große Linse bemerkenswert ist. Sie ist außen fast eben und springt nach innen tief in den Augenbecher hinein (**532**). Dadurch zerfallen die Sehzellen in 3 Gruppen, von denen nur die mittlere lange Stäbchen trägt, während sie davor und dahinter verkümmert sind. Es ist zunächst auffallend, daß die trägen Pflanzenfresser (*Glomeris, Julus*) im Bau der Augen ebenso hoch organisiert sind wie die räuberischen Chilopoden. Diese Tatsache ist aber verständlich, wenn man bedenkt, daß wegen der Stellung der Stäbchen senkrecht zur optischen Achse ein solches Auge nur ganz verschwommene Bilder von großen, sich bewegenden Gegenständen wahrnimmt. Die Tausendfüßer laufen daher gegen unbewegliche Gegenstände an und vermeiden sie nur, wenn sie viel Licht reflektieren. Sie sind lichtscheu, und das Auge dient in erster Linie zur Unter-

scheidung von Hell und Dunkel. Diese Fähigkeit kommt aber auch den augenlosen Arten zu und muß also zum Teil in der Haut begründet sein. *Polydesmus complanatus* besitzt am vorletzten Fühlerglied das sog. fingerförmige Organ (**24**, *fing.or*), welches als ein Sehorgan gedeutet wird, da seine Seitenwand pigmentiertes Epithel trägt, während an der Kuppe Sinneszellen mit einem distalen Stiftchen enden, deren Zusammenhang mit dem darunter befindlichen Nerven freilich noch nicht klar erkannt ist. Die Art besitzt keine Augen, ist aber trotzdem lichtempfindlich, und zwar verhalten sich die Tiere bei greller Belichtung negativ. Nach Entfernung einer Antenne tritt keine Aenderung ein, eine Schockwirkung ist also ausgeschlossen. Werden beide Antennen amputiert, so tritt die Umkehr viel später ein und macht mehr einen zufälligen Eindruck. Nur bei den südeuropäischen und tropischen, sehr behenden, unter Steinen, Rinde und im Mulm alter Bäume von allerlei Kleintieren lebenden **Scutigeriden** hat sich das Sehorgan zu einem eigenartigen Fazettenauge und damit zu weit höherer Leistung entwickelt. *Scutigera araneoidea* hat in jedem Auge ca. 100 Ommen, *Sc. forceps* etwa 200. Der Bau der Ommen ist aus **533** ersichtlich. Der stark lichtbrechende Kristallkörper (*Kk*) besteht aus 6—12 unregelmäßigen Stücken, die wohl als umgewandelte Zellen anzusehen sind, obwohl Kerne in fertigem Zustand fehlen. Es liegt hier, wie es scheint, eine Konvergenz mit dem euconen Omma des Fazettenauges vor, doch fehlt die regelmäßige Anordnung der Kristallkörperzellen. Die Zellen jedes Einzelauges bilden einen Trichter und sind in drei Schichten angeordnet. Die 8—12 Zellen der distalen Schicht (*Pg*) enthalten Pigment, bilden aber wohl auch die Linse. Die beiden andern sind pigmenthaltige Sehzellen und tragen an der dem Kristallkörper anliegenden Seite einen breiten Saum von Stiftchen (*Rm*), welche bei den 3—4 proximalen Zellen sich zu einem Rhabdom (Rm^{II}) aneinanderlegen, während sie bei den 9—12 distalen (Rm^{I}) trichterförmig auseinanderweichen. Ungefähr 17 schmale Pigmentzellen (Pg^{I},Pg^{II}) schmiegen sich außen an das Omma an, außerdem wird die Basis jedes Ommas von *Sc. forceps* noch von 4 hellen Supplementzellen umgeben. Eine Basalmembran (Cu^{II}) begrenzt die Ommen und wird nach innen begleitet von den Opticusfasern, zu denen die Ausläufer (*N*) der äußeren Sehzellen (Rl^{I}) gelangen, indem sie an den inneren (Rl^{II}) vorbeiziehen. Durch die variabele Zahl der verschiedenen Zellarten und den ganz andern Bau weicht dieses Fazettenauge von dem der Krebse und Insekten so sehr ab, daß es als eine konvergente Bildung zu beurteilen ist. Die Scutigeriden haben sich vermutlich von der Wurzel der Chilopoden abgetrennt (s. S. 539) und sind dann ihren eigenen Weg gegangen. Das Schema **529** (*c'*) ist natürlich nicht so aufzufassen, daß ein Omma von *Scutigera* aus einem Ocellus von *Scolopendra* sich entwickelt hat.

Bezüglich der **Onychophoren** (*Peripatus*) vgl. S. 444.

Arachnoiden.

Die Solifugen besitzen 2 Hauptaugen auf einem kleinen Hügel in der Mitte des Vorderrandes des Cephalothorax und ein oder zwei Paar rückgebildeter Seitenaugen. Die Hauptaugen stehen dem Urtypus eines Arachniden-Ocellus noch sehr nah, wenn wir absehen von der sehr großen Zahl der Retinazellen und der starken Entfaltung des

zugehörigen Ganglions. Da die Anordnung der Elemente ähnlich ist wie bei den Hauptaugen der Araneen (**540**), verzichten wir auf eine besondere Abbildung. Die Linse ist groß, kugelig. Die Glaskörperzellen sind gut ausgebildet, meist viel höher als die Hypodermiszellen, mit denen sie durch stark pigmentierte Uebergangszellen (sog. Iris) verbunden sind. Es folgt eine kernlose Doppellamelle, deren vorderes Blatt als Basalmembran der Glaskörperzellen anzusehen ist, während das hintere zweifelhaften Ursprungs ist, aber vermutlich nicht aus eingewanderten Mesodermzellen hervorgeht, sondern nur eine Abspaltung des Vorderblattes ist. Daher die Kernlosigkeit. Die pigmenthaltigen Sehzellen enden distal mit langen Stäbchen, die aus einer protoplasmatischen Achse und einem scheidenförmigen Zwischenraum bestehen. Besondere Pigmentzellen und ein Tapetum fehlen. Eine Postretina ist nur in der Jugend am äußeren Seitenrande ausgebildet. Es folgt auf die Retina ein großes Ganglion opticum, eine von vielen Nervenfasern und Zellen gebildeten Masse. Sie wird umgeben von einer bindegewebigen Hülle, welche sich auf den Opticus fortsetzt. Die im wesentlichen ebenso gebauten Seitenaugen haben keine eigentliche Linse, sondern nur eine verdickte Cuticula und sind daher äußerlich schwer sichtbar. Ihr rudimentärer Zustand geht daraus hervor, daß auch die Glaskörperzellen Pigment führen und die peripheren Sehzellen der Stäbchen entbehren.

Die Augen der **Phalangiden** sind den Hauptaugen der Solifugen sehr ähnlich, weshalb wir sie hier anschließen. Es sind nur zwei vorhanden (**536**), welche auf einer kleinen unbeweglichen medianen Erhebung des Cephalothorax etwas hinter dem Vorderrande desselben sitzen und hauptsächlich nach der Seite sehen, so daß die eigenen Mundwerkzeuge nicht von ihnen kontrolliert werden können. Die Tiere weichen einer vor ihnen befindlichen Hand geschickt aus. Die Linse ist sehr groß, fast kugelig, geschichtet, und geht aus den drei Lagen der Chitincuticula hervor, von denen die innere an der Peripherie der Linse dunkel pigmentiert ist und so eine Art Iris bildet. Die Glaskörperzellen sind höher als die Epidermis. Es folgt dann eine kernlose präretinale Membran, welche mit der das ganze Auge einhüllenden postretinalen Membran zusammenhängt. Die Retina ist sehr hoch. Die pigmenthaltigen Sehzellen legen sich zu je vier zu einer Retinula zusammen, so daß auch das Rhabdom vierteilig ist. Die Kerne der Sehzellen liegen proximal in verschiedener Höhe, und die austretenden Nervenfasern vereinigen sich in jedem Auge zu 8 Nerven, welche in zwei Reihen angeordnet sind. Keine Pigment- oder Tapetumzellen. Von den 4 Sehzellen liegt eine zentral und die andern um sie herum. Die von PURCELL beschriebene Wabenstruktur der

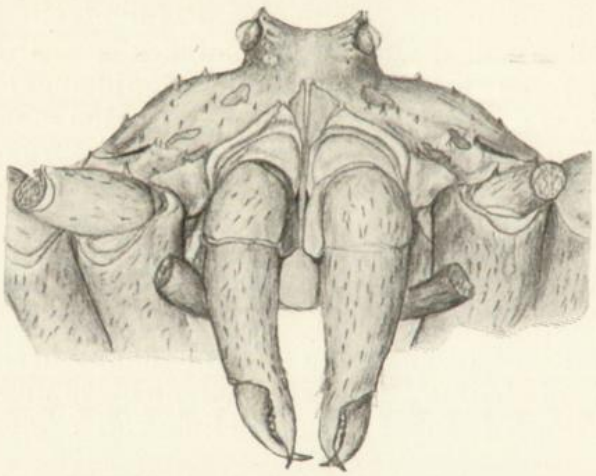


Fig. 536. Cephalothorax von *Phalangium cornutum* in der Ansicht von vorn mit dem Augenhöcker, nach SCHEURING.

Rhabdome ist wohl durch Stiftchensäume der Rhabdomere vorgetäuscht worden. Bei *Acantholophus* und Verwandten können die benachbarten Rhabdome an ihren distalen Enden zu einem unregelmäßigen Netzwerk verschmelzen.

Milben. Die Milben sind entweder blind (Gammasiden u. a.) oder sie besitzen kleine, einfach gebaute Augen mit halbkugeliger Linse ohne Glaskörper und einer oft schön gefärbten Retina. Dieser Mangel eines Glaskörpers braucht nicht unbedingt wie bei Myriopoden und den Seitenaugen der Skorpione ein sekundärer Zustand zu sein, da die Sehzellen mit so breiter Fläche enden, daß sie den hinteren Teil der Linse ausgeschieden haben können. Die Augen liegen jederseits einzeln oder paarweise dem Vorderkörper auf; bei Trombidiiden sind sie häufig gestielt. Manche Ixodiden haben 1 Paar am Rande des Scutums, *Ornithodorus* hat 1 oder 2 Paar am sog. Hüftwulst oberhalb der Ansatzstelle der Beine, die Wassermilben haben 2 Paar Augen. Nur die letzteren sind genau bekannt. Sie treten uns in zwei verschiedenen Formen entgegen. Bei *Curvipes* (**537**) und Verwandten

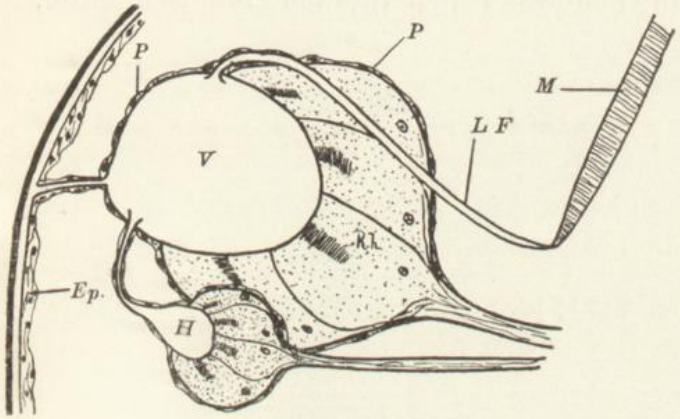


Fig 537.

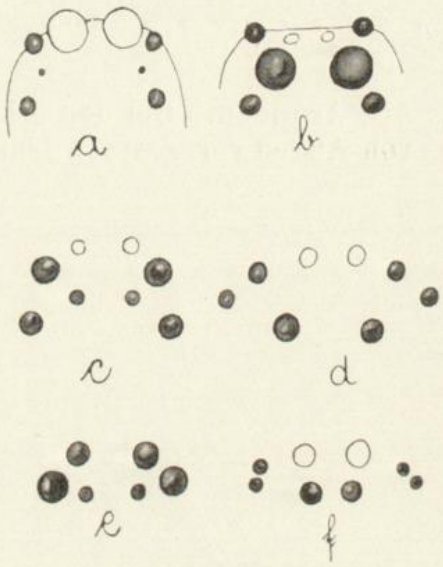


Fig. 538.

Fig. **537**. Schema eines Doppelauges einer Wassermilbe (*Curvipes*) nach LANG aus DEMOLL. *Ep* Epidermis, *LF* Linsenfortsatz, *M* Muskeln, *P* periretinale Membran, *V,H* Linse des Vorder- und des Hinterauges, *Rh* Rhabdom.

Fig. **538**. Verschiedene Stellung der Augen bei Araneen, Hauptaugen hell, Nebenaugen dunkel. *a Salticus* Springspinne, *b* Lycoside *Dolomedes* Wolfsspinne, *c* Thomiside *Xysticus* Krabbenspinne, *d Argyroneta* Wasserspinne, *e Dystera* Röhrenspinne ohne Hauptaugen, *f Epeira* Kreuzspinne.

(*Hygrobates, Limnesia*) ist das ganze Auge mitsamt der Linse etwas unter die Körperhaut gerückt und dadurch zu einem Blasenauge geworden; der distale noch mit der Haut zusammenhängende Teil der Blase wird als sog. periretinale Membran (*P*) bezeichnet. Es sind nur 8—12 große Sehzellen vorhanden, von denen immer zwei benachbarte ihre Stäbchen zu einem zweiteiligen Rhabdom aneinander legen. Jederseits ist das vordere Auge größer als das hintere, und beide Linsen sind durch einen Strang miteinander verbunden. Die chitinige Vorderlinse bildet merkwürdigerweise einen langen Fortsatz (*LF*), an den sich ein Muskel ansetzt, wodurch beide Augen zusammen bewegt werden können. Der distale größere Teil der Linse ist härter als der proximale; vermutlich wird dieser von den Sehzellen, jener von der periretinalen Membran ausgeschieden. Die Sehzellen enthalten Pigment,

aber wahrscheinlich kommen daneben auch reine Pigmentzellen vor. Bei der zweiten Gruppe von Milben (*Diplodontus* u. a.) sind die Augen insofern primitiver, als die Linsen noch in der Höhe der Chitinhaut liegen. Andererseits sind die Sehzellen in größerer Zahl vorhanden und tragen allseitige (4—6) Stiftchensäume, welche sich zu netzartigen Rhabdomen aneinanderlegen. Bei *Eylais* und *Hydrodroma* sind die Augen unbeweglich, weil sie paarweise in einer Chitinkapsel liegen.

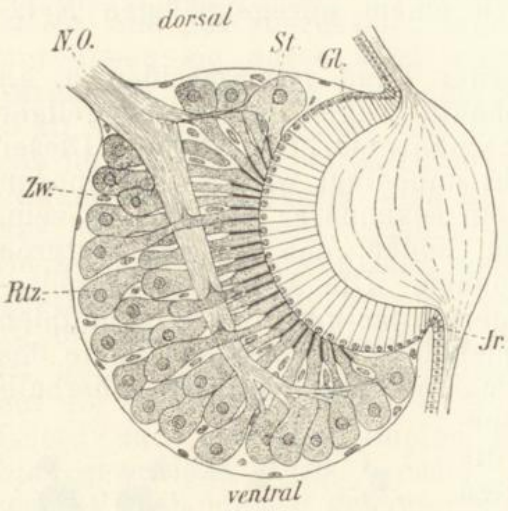


Fig. 539. Längsschnitt durch das Hauptauge einer Netzspinne, *Tegenaria atrica*, nach WIDMANN. *Gl* Glaskörper, *Ir* Iris, *N.O* Sehnerv, *St* Stäbchen, *Rtz* Retinazellen, *Zw* pigmentierte Zwischenzellen.

Araneen. Bei den echten Spinnen kommen nebeneinander 2 Sorten von Augen vor, erstens 2 mediane zugewandte Hauptaugen ohne Tapetum,

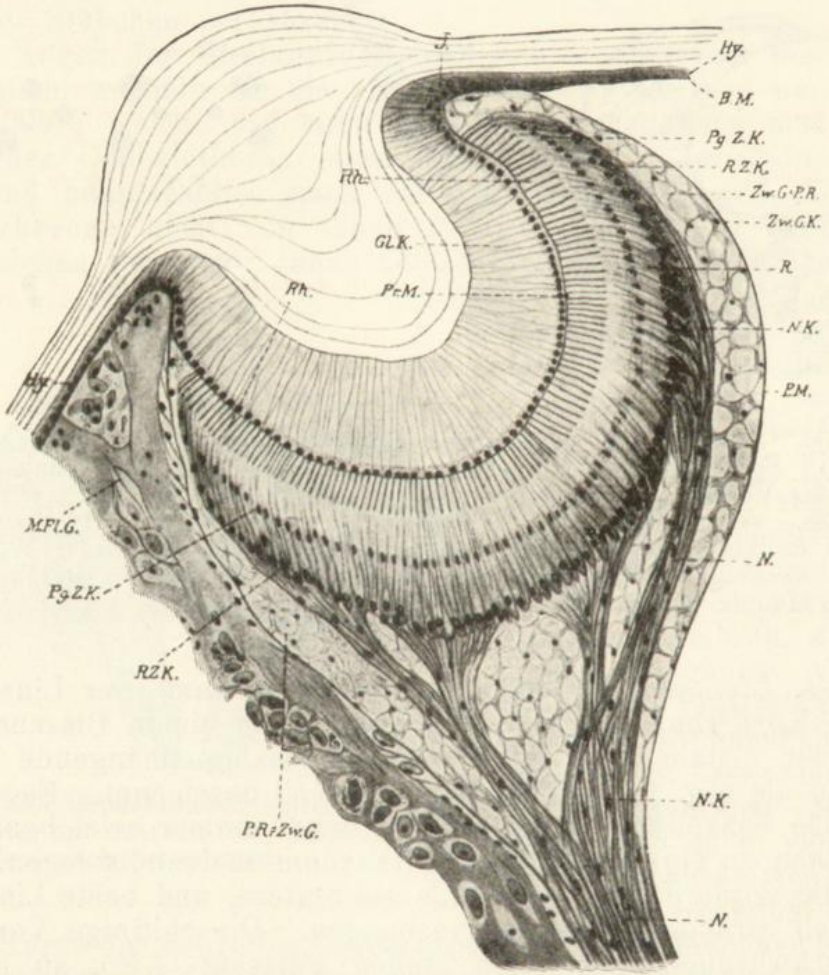


Fig. 540. Längsschnitt durch das Hauptauge einer Laufspinne (*Avicularia* sp.), entpigmentiert, nach SCHEURING. *BM* Basalmembran, *Gl.K* Glaskörper, *Hy* Hypodermis, *M.Fl.G* mesodermales fibrilläres Gewebe, *N* Nerv, *N.K* Nervenkern, *PgZK* Kern der Pigmentzelle, *P.R* Postretina, *P.M* postretinale Membran, *Pr.M* Präretinale Membran *R* Retina, *RZK* Kern der Retinazelle, *Zw.G* Zwischengewebe.

aber mit Muskeln zur Augenbewegung, und zweitens 6, nur bei einigen Dysderidae (Röhrenspinnen) 4, abgewandte Nebenaugen mit Tapetum, aber ohne Muskeln. Augenlose Arten sind nur ganz vereinzelt bekannt, so z. B. die farblose langbeinige *Telema tenella* aus Höhlen der Pyrenäen und die Gattung *Blanioonops* aus afrikanischen Höhlen. Die Hauptaugen sind bei Salticiden (Sprungspinnen), **538**a, und anderen Familien zugleich die größten, während sie bei den Wolfsspinnen (Lycosidae, b), Krabbenspinnen (Thomisidae, c) u. a. die kleinsten

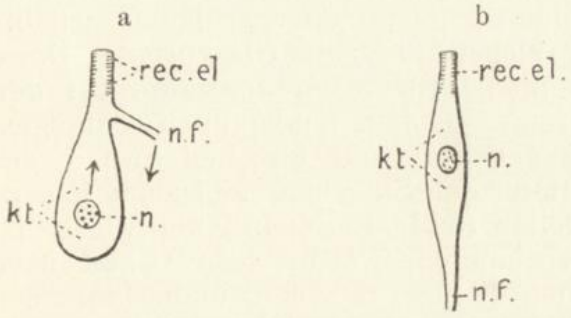


Fig. 541.

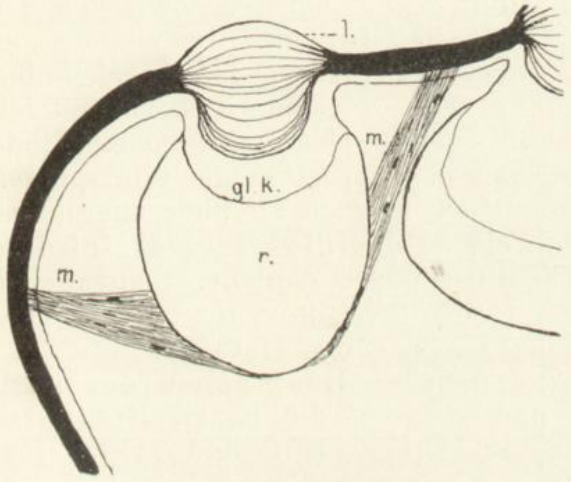


Fig. 542.

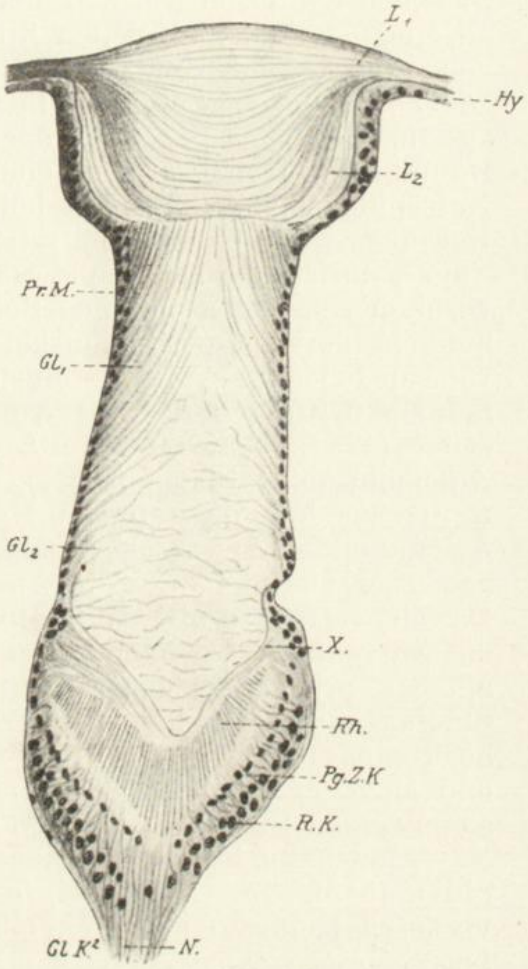


Fig. 543.

Fig. **541**. Schema der Sehzellen im Hauptauge von Spinnen. *a* niederer Zustand von Netzspinnen, *b* höherer Zustand von Laufspinnen. Nach WIDMANN. *nf* Nervenfaser, *n* Kern, *Kt* Kernteil der Zelle, *rec.el* rezepierendes Element.

Fig. **542**. Sagittalschnitt durch das Auge einer Laufspinne, *Trochosa ruricola* nach SCHEURING. *gl.k* Glaskörper, *l* Linse, *m* Muskel, *r* Retina.

Fig. **543**. Sagittalschnitt durch das Hauptauge von *Salticus scenicus* nach SCHEURING. $Gl.$, Gl_2 Glaskörper, L_1,L_2 Linse, *Pr.M* Präretinale Membran, *Rh* Rhabdom. Sonst wie in **540**.

sind, so daß der Gegensatz zwischen beiden Sorten nicht auf der Größe beruht. Die Stellung dieser Augen ist für jede Gattung so charakteristisch, daß sie in der Systematik eine große Rolle spielt; bei den Netzspinnen (d—f) stehen sie in 2, bei den beweglicheren Spring- und Laufspinnen (a–c) in 3 Reihen. Bei den letzteren sehen die beiden vorderen Reihen nach vorn und außen, die dritte Reibe nach hinten und außen, so daß sie allseitig nach Beute ausspähen können.

Hauptaugen (**539**, **540**). Die Linse ist meist stark bikonvex, eiförmig oder rundlich und wird wie die Körpercuticula aus drei Lagen

von Chitinschichten gebildet, von denen die proximale die stärkste ist. Bei den Drassiden kann die Innenfläche der Linse plan oder sogar konkav sein, während bei *Argyroneta aquatica* in Anpassung an das Wasserleben die Außenfläche eben ist. Die Glaskörperzellen sind hoch, stark lichtbrechend, mit „Iris"-Pigment am Uebergange in die Hypodermis. Die Doppellamelle der präretinalen Membran (*Pr.M*) ist kernlos und entspricht einer Basalmembran der Glaskörperzellen. Die Stäbchen der farblosen Sehzellen sind dem Licht zugewandt und tragen allseitig oder an zwei Seiten Stiftchensäume, welche im letzteren Falle von zwei benachbarten Zellen sich zu einem Rhabdom aneinanderlegen. Die zwischen den Sehzellen liegenden Pigmentzellen schieben sich bis an die Basis der Stäbchen oder reichen bis zum Glaskörper. Diese Hauptaugen treten uns in einer niedrigen Ausbildungsstufe bei den Netzspinnen und in einer höheren bei den Laufspinnen entgegen. Bei den Netzspinnen (**539**) tritt der Nerv an die Seitenwand des Auges, durchsetzt dasselbe etwas hinter den Stäbchen, und seine Fasern verbinden sich hier mit den Sehzellen (**529** *l*, links; in *l'* bei *N*). Es ist nur ein dorsaler Augenmuskel vorhanden, welcher das Organ nach verschiedenen Richtungen einstellen kann. Bei den umherlaufenden Spinnen (**540**) zieht der Nerv von hinten an das proximale Ende der Sehzellen (**529** *l*, rechts; in *l'* bei *L*). Es ist ein dorsaler und ein ventraler Augenmuskel vorhanden (**542**), zuweilen noch mehrere. Zwischen der Retina und der postretinalen Membran (**540** *PM*) kommt es vielfach zur Ausbildung eines Zwischengewebes, der sog. Postretina (*PR*), welche bei den Theraphosiden, wie die Abbildung zeigt, besonders entwickelt ist. Da die Sehzellen der Wirbellosen in der Regel am proximalen Ende die Nervenfaser abgeben, so sollte man das Verhalten der Laufspinnen als das primäre ansehen. Ontogenetisch machen sie aber zuerst das Stadium der Netzspinnen (**541 a**) durch, so daß dieses als das niedere anzusehen ist. Dafür spricht auch die größere Zahl der Sehstäbchen und Muskeln bei den Laufspinnen. Ueber die Ontogenie und die Entstehung der Inversion der Stäbchen vgl. das oben Gesagte.

Eine besondere Schilderung verdienen die **Hauptaugen der Salticiden** (**543**). Sie sind so groß, daß sie fast die ganze Breite des vorderen Kopfes einnehmen (**538 a**) und dabei lang und zylindrisch; bei *Salticus scenicus* erreichen sie mit 1 mm Länge ungefähr $^1/_7$ der Körperlänge. Die Linse ist an der hinteren Hälfte seitlich verbreitert und hier von geringerer Brechung, so daß die Strahlen wohl nur durch die Mitte gehen. Der sehr lange durchsichtige Glaskörper besteht aus einer vorderen Portion (Gl_1) mit langen Zellen, welche bis zur Linse reichen, und einer hinteren (Gl_2), welche den Raum bis zur Retina ausfüllt und, wie es scheint, aus sehr wasserreichen Zellen mit degenerierenden Kernen besteht. Die peripheren Zellen sind um den Kern herum stark pigmenthaltig, und dasselbe gilt für die Hypodermiszellen, welche die Linse seitlich umgeben, so daß nur die gerade von vorn einfallenden Strahlen die Retina erreichen. Diese vertieft sich in der Mitte kegelförmig, und da hier die Rhabdome besonders lang sind und sehr dicht stehen, erzeugen sie eine Region des deutlichsten Sehens. Sie setzen sich aus zwei Rhabdomeren zusammen. Die Kerne der Sehzellen liegen proximal. Die Pigmentzellen schieben sich weiter nach vorn ein, werden zwischen den Stäbchen pigmentfrei und erzeugen merkwürdigerweise zwischen Gl_2 und den Stäbchen eine dicke fibrilläre durchsichtige Schicht (*X*). Die Linse liefert infolge ihrer größeren

Brennweite ein vergrößertes Bild, welches wegen der vielen Stäbchen auch scharf sein wird. Das Gesichtsfeld hingegen muß sehr eng sein, was dadurch ausgeglichen wird, daß ein sehr komplizierter Apparat von 6 Muskelpaaren die Augen nach den verschiedensten Richtungen einzustellen vermag.

Für die **Nebenaugen** der Spinnen ist charakteristisch die vom Licht abgewandte Lage der Stäbchen, das Vorhandensein eines Tapetums und das Fehlen von Augenmuskeln. Auch hier bedingt der Unterschied in der Lebensweise gewisse Gegensätze, die sogar in den Mittelaugen der zweiten Reihe von *Epeira diadema*ta (**538** f) nebeneinander vorkommen. Die rechte Hälfte von **544** zeigt das Verhalten der Netzspinnen (zentrales trichterförmiges Tapetum, welches die Stäb-

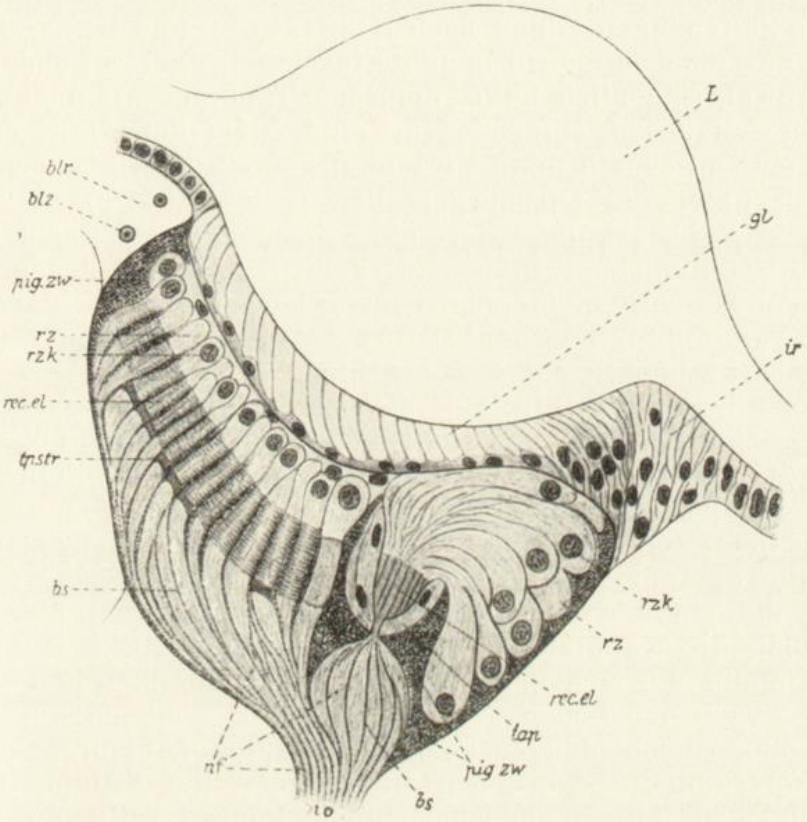


Fig. **544**. Schnitt durch das Nebenauge der 2. Reihe von *Epeira diadema*ta nach WIDMANN. Der Schnitt verläuft so, daß er links die Stäbchenreihe in der Längsrichtung, rechts sie quer trifft. *blr* Blutraum, *blz* Blutzelle, *bs* basale Pigmentzellen zwischen den Nervenfasern (*nf*), *gl* Glaskörper, *ir* Iris, *L* Linse, *no* Opticus, *pig.zw* pigmentiertes Zwischengewebe, *rz* Retinazelle, *rzK* deren Kern, *rec.el* rezipierendes Element (Stäbchen), *tap* trichterförmiges Tapetum, *tpstr* rostförmiges Tapetum.

chen [*rec. el.*] umfaßt, während die Körper der Sehzellen sich nach außen umbiegen, denselben Bau zeigen die Seitenaugen von *Epeira*), die linke Hälfte das Verhalten der Laufspinnen (das Tapetum bildet eine von Spalten durchsetzte rostförmige Platte, die Sehzellen sind radiär angeordnet). In beiden Fällen ziehen die Nervenfasern von hinten an das Nebenauge heran, treten durch das Tapetum hindurch und verbinden sich mit der Sehzelle etwas vor dem Stäbchen, also wie in **541** a. Die benachbarten Stiftchensäume der Stäbchen legen sich zu einem Rhabdom zusammen. Dazu kommt ein Unterschied, welcher in jener Abbildung **544** weniger deutlich ist; bei den Netzspinnen

schieben sich die Glaskörperzellen von der Seite her zwischen Linse und Retina ein, während sie bei den Laufspinnen radiär gestellt sind. In beiden Abteilungen werden die Sehzellen umgeben von einem syncytialen pigmenthaltigen Zwischengewebe (*pig. zw.*), welches sich auch zwischen sie einschiebt. Die Nebenaugen der Salticiden sind, wie die Hauptaugen, sehr in die Länge gezogen, weil die Glaskörperzellen ungewöhnlich hoch sind, und es fehlt das Tapetum. Bei der mexikanischen Vogelspinne *Dugesiella hentzi* soll der Glaskörper fehlen, so daß die Sehzellen direkt an die Linse stoßen.

Die **Ontogenie der Spinnenaugen** ist noch nicht genügend aufgeklärt, um daraus ganz sichere Schlüsse bezüglich des Verhältnisses der Hauptaugen zu den Nebenaugen zu ziehen. Die Hauptaugen werden früher angelegt, was sich aus ihrer größeren Komplikation erklärt. Die Seitenaugen sollen nach KISHINOUYE und HENTSCHEL ohne Inversion aus einer becherförmigen Einsenkung hervorgehen, was ich für sehr unwahrscheinlich halte, denn das Tapetum wie die abgewandte Stellung der Stäbchen sprechen für eine Inversion. Für die Hauptaugen ist eine taschenförmige Einsenkung der Epidermis nachgewiesen, welche sich unter die Glaskörperzellen schiebt (**529** *g*). Die vordere Zellschicht der Einsenkung liefert die Sehzellen, woraus sich die zuerst abgewandte Stellung der Stäbchen erklärt, während die hintere die Postretina und die Pigmentzellen hervorgehen läßt. Die Umwandlung in eine zugewandte Stellung läßt sich vergleichend anatomisch (**529** *h'—l'*) und teilweise auch ontogenetisch erbringen.

Sehvermögen der Spinnen. Es ist nichts Sicheres darüber bekannt, wie sich die Haupt- und Nebenaugen physiologisch unterscheiden. Durch ihre verschiedenen Sehachsen erweitern sie zweifellos das Gesichtsfeld. Vielleicht dienen die ersteren besonders zum Sehen im Hellen, die letzteren wegen des Tapetums im Dunkeln; bei den Salticiden ohne Tapetum würden dann Tagaugen vorliegen, womit übereinstimmt, daß sie überwiegend im Hellen tätig sind. Bei dieser Familie sind offenbar die Hauptaugen die leistungsfähigsten, bei den übrigen Spinnen können die Nebenaugen ihnen gleichkommen oder sie übertreffen. Je nach der Lebensweise ist das Sehvermögen der einzelnen Familien sehr verschieden ausgebildet, bei den Laufspinnen mehr als bei den Netzspinnen. Am höchsten scheinen die Attiden zu stehen, deren ♂ die ♀ bis auf 30 cm wahrnehmen können. Sie vermögen auch Entfernungen gut abzuschätzen, denn sie springen von einer Hand auf die andere bis auf 20 cm Abstand. Werden den ♂ die Augen übermalt, so beachten sie die ♀ nicht mehr. Die mexikanische Vogelspinne *Dugesiella hentzi* sieht so schlecht, daß sie ihre Beute und das ♀ nur durch Berührung wahrnimmt und in 1 cm Entfernung nicht mehr bemerkt. Sie unterscheidet aber hell und dunkel und hält sich am Tage in einem Erdloch verborgen, um in der Nacht neben ihm sitzend auf Beute zu lauern. Die *Lycosa nidicola* bemerkt hingegen diese Vogelspinne schon in 10—20 cm Abstand. Auch die Netzspinnen sehen sehr schlecht und finden die gefangenen Fliegen infolge der Bewegungen der Netzfäden. Sie stürzen sich daher auch auf ein Federstückchen, das künstlich in Bewegung versetzt wird.

Die Skorpione besitzen 6—12 Augen, nämlich ein paar Haupt- (Front- oder Mittel-)Augen in der Mitte des Cephalothorax und eine Anzahl Neben- oder Seitenaugen am äußeren Vorderrande desselben. Letztere sind zuweilen von zwei verschiedenen Größen. Die Tiere

leben hauptsächlich in dunkler Umgebung (Erdlöcher, unter Rinde), daher ihre sehr großen Linsen. Die Seitenaugen scheinen Nahaugen zu sein, welche den Freßakt überwachen, während die Hauptaugen zum Sehen in die Ferne dienen. Sie scheinen in dieser Hinsicht aber nicht viel zu leisten, denn *Euscorpius carpathicus* reagiert erst auf Gegenstände in 2—3 cm Entfernung.

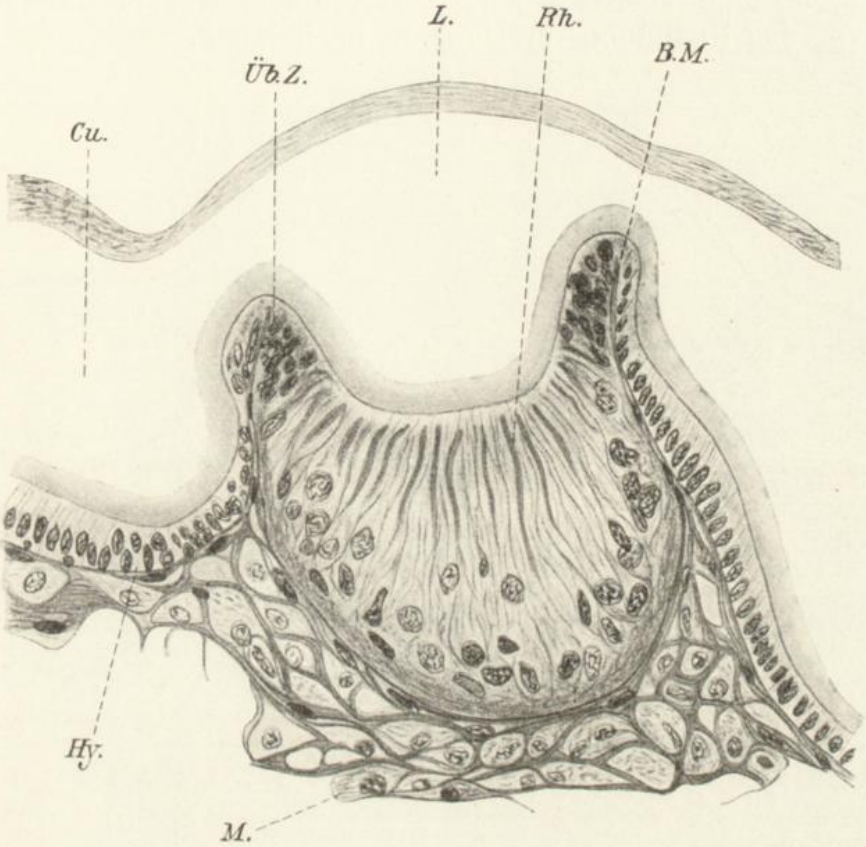


Fig. **545**. Seitenauge von *Euscorpius carpathicus* nach SCHEURING aus DEMOLL. *BM* Basalmembran, *L* Linse, *Mes* Mesoderm, *Rh* Rhabdom, *Üb.Z* Uebergangszelle zwischen Hypodermis und Retina.

Die ohne Inversion sich anlegenden **Seitenaugen** (**545**) weichen vom Typus des Arachnidenocellus (**529** c) durch das Fehlen einer Glaskörperschicht ab. Wo aber die Hypodermis in die Retina übergeht, liegen dicht gedrängte pigmentierte Zellen, welche vermutlich bei den Häutungen sich vor die Retina schieben und die neue Linse bilden, wie bei Myriopoden. Auch in der Ontogenie soll die Linse nicht von den Retinazellen, sondern von diesen Uebergangszellen (*Ueb.z*) ausgeschieden werden. DEMOLL sieht in dem Fehlen der Glaskörperschicht etwas Sekundäres. Besondere Pigmentzellen fehlen in der Retina. Die pigmenthaltigen Sehzellen liegen in einer Schicht nebeneinander, laufen proximal in eine Nervenfaser, distal in ein Stäbchen aus. Je 2—10 der letzteren vereinigen sich zu einem Rhabdom. Die distalen Enden der benachbarten Rhabdome



Fig. **546**. Sehzelle aus der Retina von *Scorpio roselli* nach SCHEURING (Mazerationspräparat).

können miteinander verschmelzen, wodurch vermutlich derselbe Reiz auf mehrere Zellen übertragen und stärker empfunden wird. Diese Erscheinung kommt in ähnlicher Weise auch bei Wassermilben und bei Salpen vor (**470**). Die Sehzellen enthalten glänzende Kugeln in wechselnder Zahl und Größe, wie sie auch in Bindegewebs- und Leberzellen der Skorpione vorkommen. Daher können sie nicht als Phaosphären angesehen werden. Das Pigment wandert im Licht nach außen vor das Rhabdom, im Dunkeln nach innen.

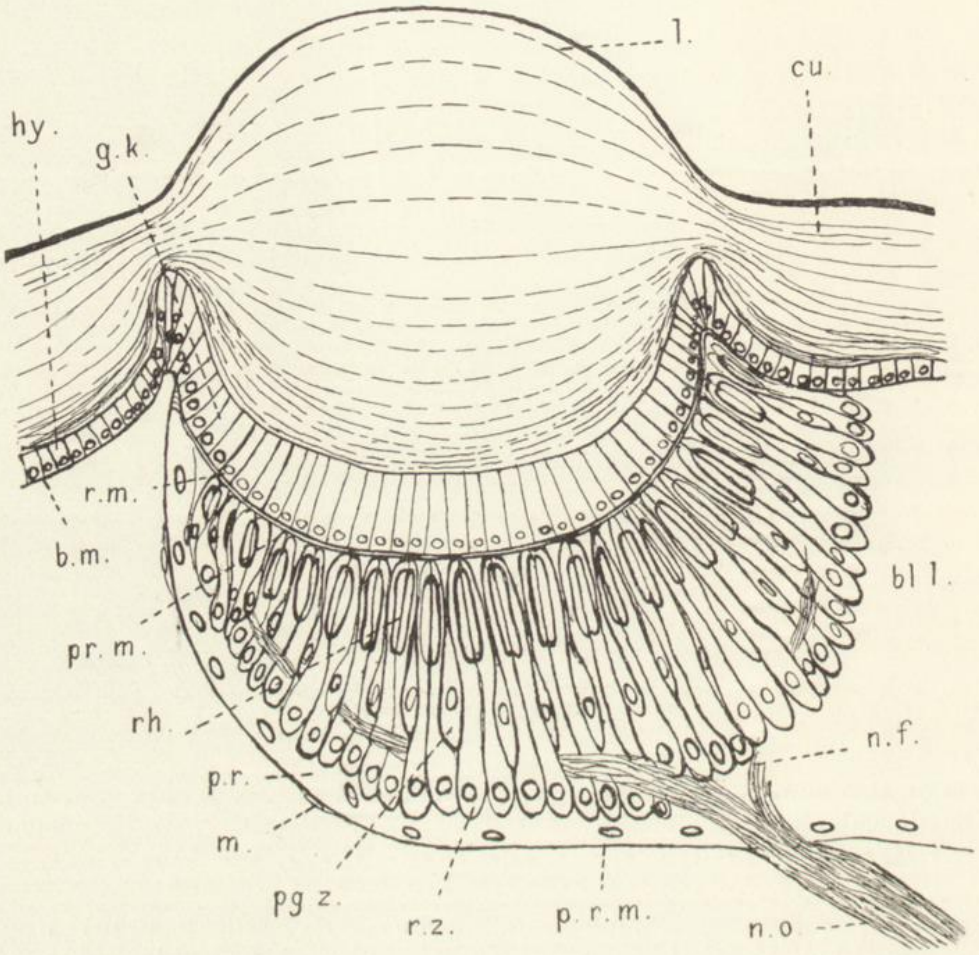


Fig. **547.** Schema des Hauptauges von *Euscorpius carpathicus* nach SCHEURING. *bm* Basalmembran, *bl.l* Blutlakune, *cu* Cuticula, *hy* Hypodermis *g.k* Glaskörper, *l* Linse, *m* Mesoderm, *n.f* Nervenfasern, *n.o* Opticus, *pg.x* Pigmentzelle, *p.r.m.* postretinale Membran, *p.r* Postretina, *pr.m* präretinale Membran, *r.m* deren vordere Lamelle, *r.x* Retinazelle, *rh* Rhabdom.

Die beiden mit Inversion entstehenden **Hauptaugen** (**547**) sind sehr viel komplizierter gebaut und dadurch ausgezeichnet, daß die Körper der Sehzellen (**546**) distal nach hinten umgebogen sind und der Sehnerv mitten durch die Retina zieht. Die sehr große geschichtete Linse (*l*) geht hauptsächlich aus der innersten der 3 Chitinschichten der Haut hervor. Sie wird gebildet von großen hellen „Glaskörperzellen“ (*g.k*), welche dort, wo sie in die Epidermis übergehen, stark pigmentiert sind. Es folgt darauf gegen das Körperinnere eine aus zwei dünnen Lamellen mit Kernen zusammengesetzte „präretinale Membran“ (*pr.m*), die vermutlich dadurch entsteht, das mesodermale Zellen zwischen die Basalmembran der Glaskörperzellen und diejenige der Retinazellen ein-

wandern. Die letztere müßte dann erhalten bleiben, obwohl der Zellkörper gegen die Postretina zu verlagert wird. In der fast überall pigmentierten Retina lassen sich zwei Arten von Zellen unterscheiden: Sehzellen und Pigmentzellen, an die sich die Postretinazellen anschließen. Die Sehzellen legen sich zu je 5 zu einer Retinula mit fünfstrahligem Rhabdom zusammen. Jede Zelle (**546**) ist proximal etwas verbreitert und führt hier den Kern, dann verschmälert sie sich zu einem fibrillär differenzierten Strang, welcher die Nervenfasern abgibt, und biegt darauf kurz hinter der präretinalen Membran nach hinten um und verbreitert sich keulenförmig. Hier liegt an der Seite der Stiftchensaum, welcher mit den vier andern sich zu dem Rhabdom vereinigt. Nach dieser Auffassung hat also das Rhabdom eine abgewandte Lage, während HESSE die Umknickung nicht erwähnt. Phaosphärenartige Kugeln in wechselnder Zahl und Größe sind den Zellen meist eingelagert. Das Pigment der Sehzellen wandert bei starker Belichtung nach vorn vor das Rhabdom. Die Pigmentzellen (*pg.x*) liegen mit ihrem erweiterten kernhaltigen Abschnitt hinter den Rhabdomen, verschmälern sich dann zwischen den letzteren und schwellen vor ihnen wieder an. Das Pigment in ihnen wandert ebenfalls bei starker Belichtung nach vorn, im Dunkeln nach hinten. Die Postretina (*p.r*) ist so stark von Pigment durchsetzt, daß Zellgrenzen nicht sichtbar sind. Sie wird begleitet von einer aus mesodermalen (*m*) Zellen gebildeten dünnen Membran, welche der Opticus an vier Stellen durchbricht. Beide Mittelaugen liegen bei manchen Arten in derselben postretinalen Hülle, indem diese sich in der Mediane vereinigen. Ein Tapetum fehlt, doch dürfte die Postretina das Licht reflektieren.

Pedipalpen. Wie bei Skorpionen sind 2 mediane Hauptaugen und jederseits eine Gruppe von 3, zuweilen auch 5 Nebenaugen vorhanden (**548**). Die Hauptaugen haben große Aehnlichkeit mit denjenigen der Skorpione, jedoch sind Linse und Glaskörper von verschiedener Größe und ergänzen sich dabei. Während bei *Tarantula* diese Teile sich wie in **545** verhalten, finden wir bei *Telyphonus* (**549**) und *Typopeltis* eine vierte, weiche innerste Linsenschicht (*L'*), der sich ganz niedrige Glaskörperzellen anlagern. Endlich bei *Titanodamon* (**550**) springt die Cuticula zwar stark nach außen vor, bildet aber keine eigentliche Linse; dafür sind die Glaskörperzellen sehr hoch. Ein weiterer Unterschied zu den Skorpionen besteht darin, daß die Postretina kein Pigment enthält und von der Retina durch eine breite Blutlakune getrennt ist. In allen übrigen Verhältnissen gleichen diese Augen denen der Skorpione, so daß auf **545** verwiesen werden kann. Bei *Tarantula* ist das Rhabdom dreiteilig, zuweilen auch vier- bis fünfteilig; bei *Telyphonus* steigt die Zahl der Rhabdomere von 2 bis auf 8 oder sogar 10. Die abgewandte Lage des Rhabdoms wird aus den Verhältnissen bei Skorpionen gefolgert, ist aber noch nicht sicher beobachtet worden. Bei diesen Uebereinstimmungen ist es auffallend, daß die Seitenaugen der Pedipalpen (**551**) ganz anders, und zwar viel komplizierter als diejenigen der Skorpione gebaut sind (**545**). Sie sind

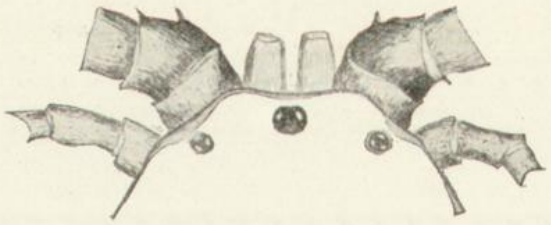


Fig. 548. Schema der Augenstellung einer Pedipalpe, *Tarantula margine-maculata*, nach SCHEURING.

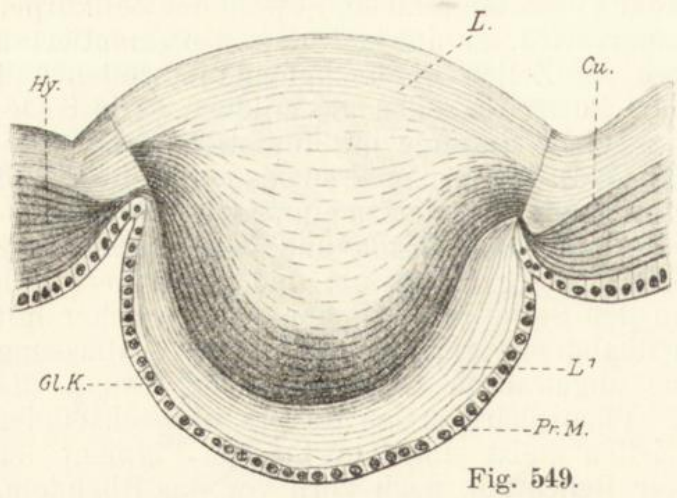


Fig. 549.

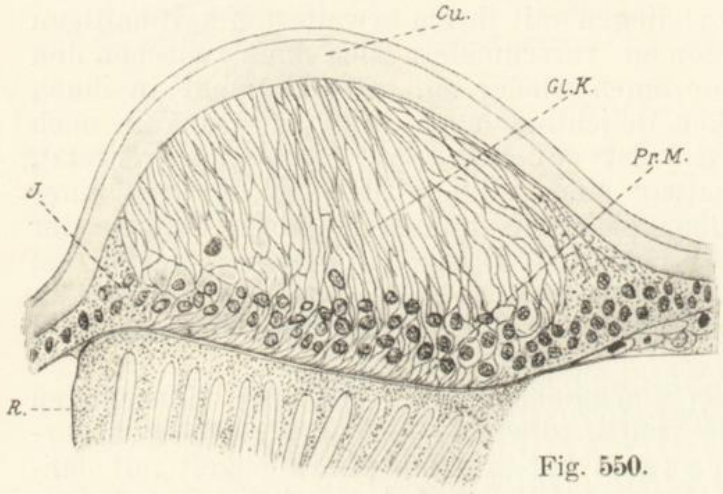


Fig. 550.

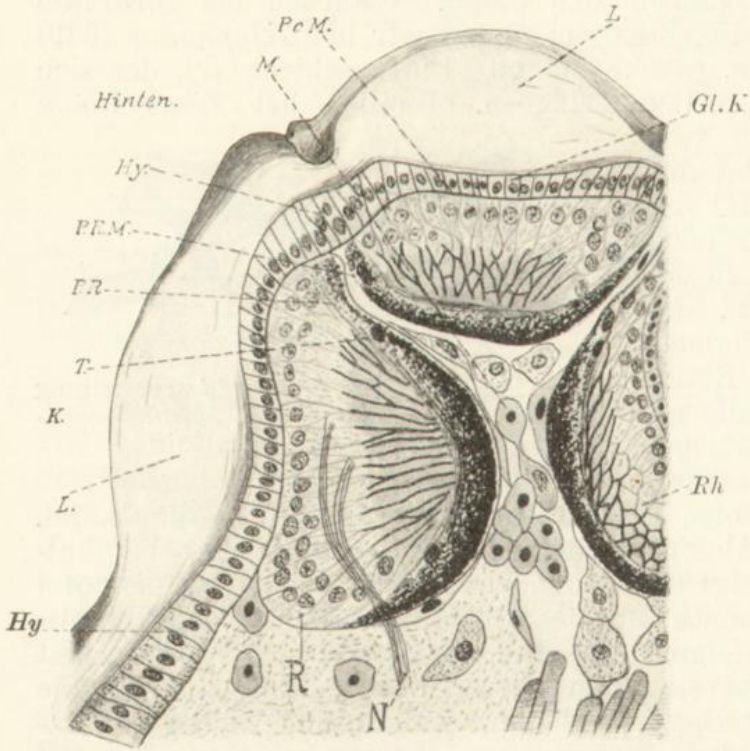


Fig. 551.

nämlich abgewandt, besitzen eine niedrige Glaskörperschicht und hinter den Sehzellen ein dickes, faseriges Tapetum, welches den Seitenaugen im auffallenden Lichte einen starken Glanz verleiht; darauf folgt eine sehr dicht pigmentierte einschichtige Zellage, welche vermutlich einer postretinalen mesodermalen Membran entspricht. Die letztere und auch die Glaskörperzellen bilden eine Basalmembran. Die Retinazellen sind hoch und ihre Kerne liegen gleich hinter denen der Glaskörperzellen. Hinter dieser Kernzone der Retina verläuft der Sehnerv (*N*) zwischen den Zellen, deren hohe Stäbchen eine protoplasmatische Achse und einen peripheren Stiftchensaum führen. Die Stäbchen liegen eng nebeneinander, vereinigen sich aber nicht gruppenweise zu Rhabdomen. Die Sehfelder der Seitenaugen fallen in die der Frontaugen; vermutlich dienen daher diese zum genauen Erkennen der Beute, jene

Fig. **549**. Schnitt durch Linse und Glaskörper eines Frontalauges der Pedipalpe *Telyphonus caudatus* $^{200}/_{1}$. Fig. **550**. Ebensolcher Schnitt durch das Frontalauge der Pedipalpe *Titanodamon medius-johnstoni*. $^{200}/_{1}$. Fig. **551**. Längsschnitt durch drei Seitenaugen der Pedipalpe *Typopeltis stympsoni*. $^{200}/_{1}$. Nach SCHEURING. *Cu* Cuticula, *I* Iris, *P.R.M* Postretinale Membran, *T* Tapetum. Uebrige Bezeichnungen wie in **540**, **543**.

zur allgemeinen Orientierung im Dunkeln. Von der Vorderseite des Gehirns verlaufen zwei mittlere Nerven zu den Frontaugen und jederseits ein seitlicher zur Gruppe der Seitenaugen.

Bei den **Pseudoscorpioniden** fehlen die Augen entweder ganz (*Chernes, Chiridium*) oder sind mehr oder weniger rückgebildet. *Roncus* und *Chelifer* haben 2, *Chthonius* und *Obisium* 4 Augen. Bei letzterer Gattung sind sie verhältnismäßig gut ausgebildet (**552**). Auf die flache, kaum als Linse ausgebildete Chitinschicht folgt eine niedrige Glaskörperschicht, dann eine aus ca. 20 sehr großen pigmenthaltigen ab-

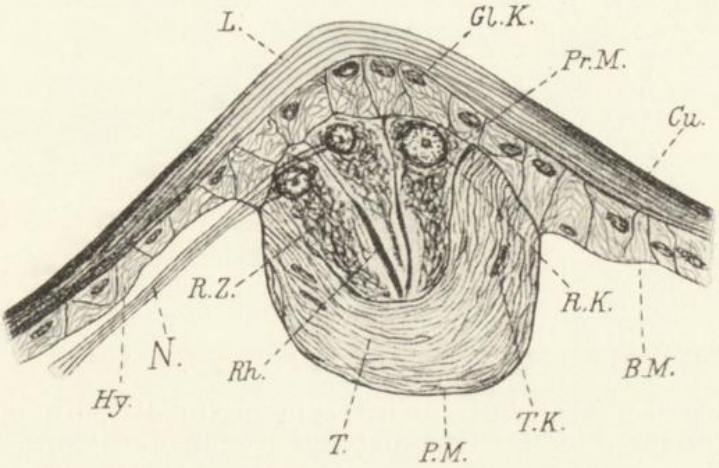


Fig. **552**. Nahezu medianer Schnitt durch das Auge des Pseudoscorpions *Obisium* nach SCHEURING, *RZ* Retinazelle, *R.K* deren Kern. Sonst wie **540**, **543**.

gewandten Sehzellen gebildete Retina. Die distalen Flächen dieser Zellen tragen Stiftchensäume und werden umgriffen von einem sehr dicken fibrillären Tapetum, welches das Licht stark reflektiert. Eine kernlose präretinale Membran liegt zwischen Glaskörper und Retina und eine ähnliche postretinale begrenzt das Tapetum gegen das Körpergewebe. Der Opticus verläuft unter der Hypodermis. *Chelifer cancroides* hat noch weiter rückgebildete Augen ohne Tapetum und ohne Rhabdome. Die Linse ist flach gewölbt. Bei *Ch. cermanicus* deuten nur noch zwei helle Chitinflecke die Stelle früherer Augen an.

s) Die Augen von Limulus und den Pantopoden.

Wir schließen hier die Besprechung der Augen von zwei Familien an, welche früher zu den Krebsen gerechnet wurden, jetzt aber als marine Spinnentiere angesehen werden (vgl. den Stammbaum S. 539). Die Xiphosuren (*Limulus*) leiten sich wahrscheinlich, ebenso wie die Gigantostraca, von den Vorfahren der Skorpione ab. Sie besitzen zwei Linsenaugen auf einem Höcker in der Mitte und etwas hinter dem Vorderrande des Kopfbrustschildes (I, **433**, S. 411 *o*) und jederseits weiter nach hinten ein großes bohnenförmiges Fazettenauge (*oc*). Vermutlich dient letzteres wie bei den Insekten zum Sehen in der Ferne, ersteres zum Sehen in der Nähe. Dazu kommen noch mehrere unter der Haut liegende, äußerlich nicht hervortretende rudimentäre Sehorgane. Bei den Larven liegen die Linsenaugen etwas näher dem Vorderrande des Cephalothorax, was auch für die Eurypteriden (Gigantostraken) gilt.

Das Fazettenauge (**553**) läßt schon äußerlich eine Fazettierung erkennen, weil die Chitincuticula kegelförmige Zapfen bildet, welche als Linse dienen. Die Epidermis bleibt überall erhalten, und in sie

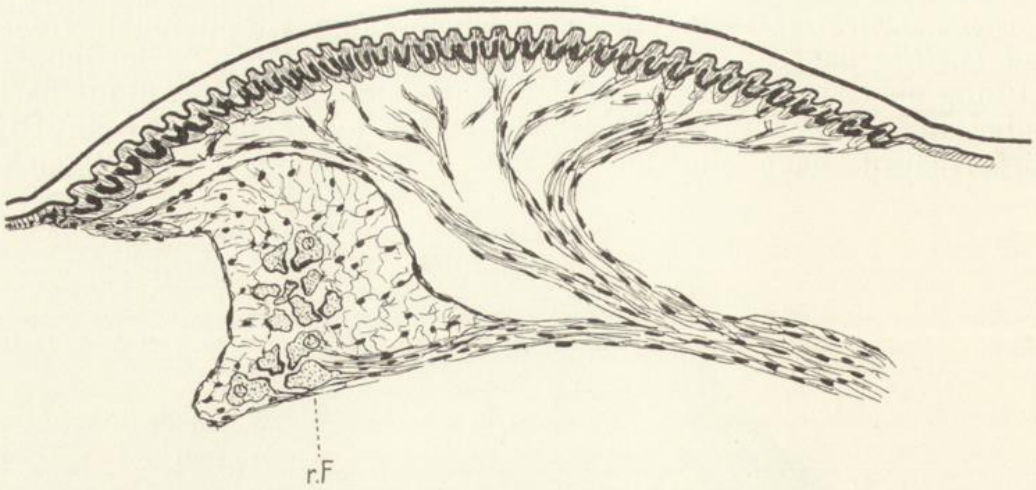


Fig. **553**. Schnitt durch das Fazettenauge von *Limulus* mit dem rudimentären Teil (*r.F*) darunter. Nach DEMOLL.

eingesenkt liegen unter den Zapfen Gruppen von 10—15 Sehzellen (**554**), welche ein Omma bilden. Die distalen Enden der Epithelzellen legen sich wie ein Glaskörper über jede Retinula hinüber. Die Sehzellen liegen wie die Stücke einer Apfelsine radiär um einen zentralen Kanal (**555**) und tragen an der inneren hellen Kante Stiftchensäume, welche sich zu einem Rhabdom zusammenlegen. Weiter nach außen sind sie

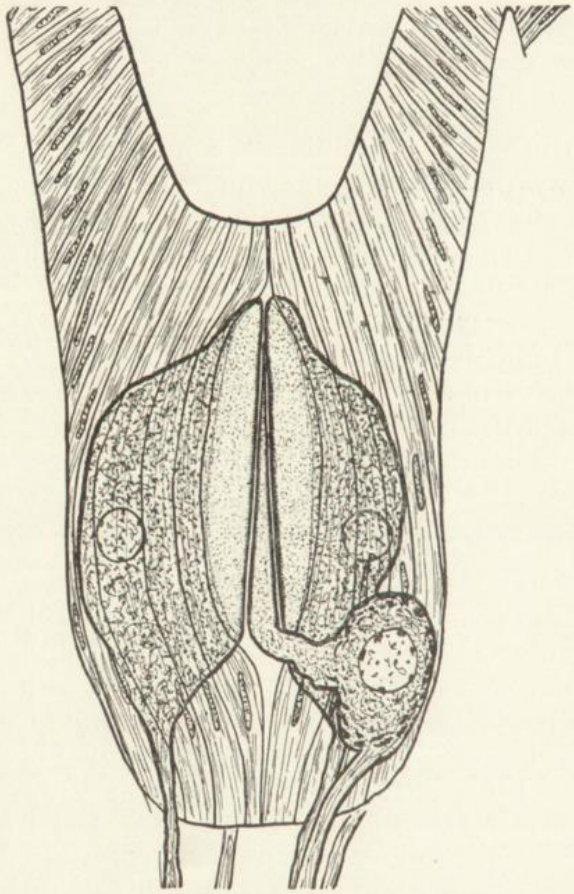


Fig. **554**.

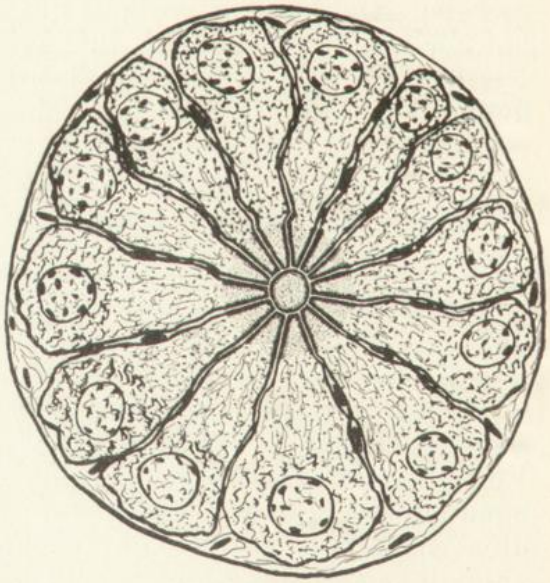


Fig. **555**.

Fig. **554**. Längsschnitt durch ein Omma des Fazettenauges von *Limulus* nach DEMOLL. Die Chitincuticula ist fortgelassen.
Fig. **555**. Querschnitt durch ein Omma von *Limulus* nach DEMOLL.

dicht pigmentiert. Der Querschnitt läßt Kerne zwischen den Sehzellen erkennen, ein Zeichen, daß sich die Epithelzellen überall zwischen sie schieben. Die Nervenfasern entspringen am proximalen Ende der Sehzellen. In dem zentralen Kanal verläuft ein langes pfriemenförmiges Rhabdom, welches zu einer besonderen nichtpigmentierten Sehzelle gehört. Unter jedem Omma findet sich ein rudimentäres Auge (**553** *r.F*), welches durch einen Zellstrang mit der Epidermis zusammenhängt. Es besteht aus einem Haufen regellos gruppierter Sehzellen mit Stiftchensaum an dem einen und einer Nervenfaser am gegenüberliegenden Ende. Um sie herum liegen zahlreiche „Füllzellen", deren braunes Pigment das Licht reflektiert.

An dem **Linsenauge** (**556**) fällt die große, von der Chitincuticula fast abgeschnürte Linse, eine Glaskörperschicht und eine dicke Retina auf. Dazu kommen zwei Zellplatten, welche sich von der Epidermis neben der Linse in die Tiefe senken und von denen die eine sich zwischen Glaskörper und die Retina, die andere als äußere Hülle um das ganze

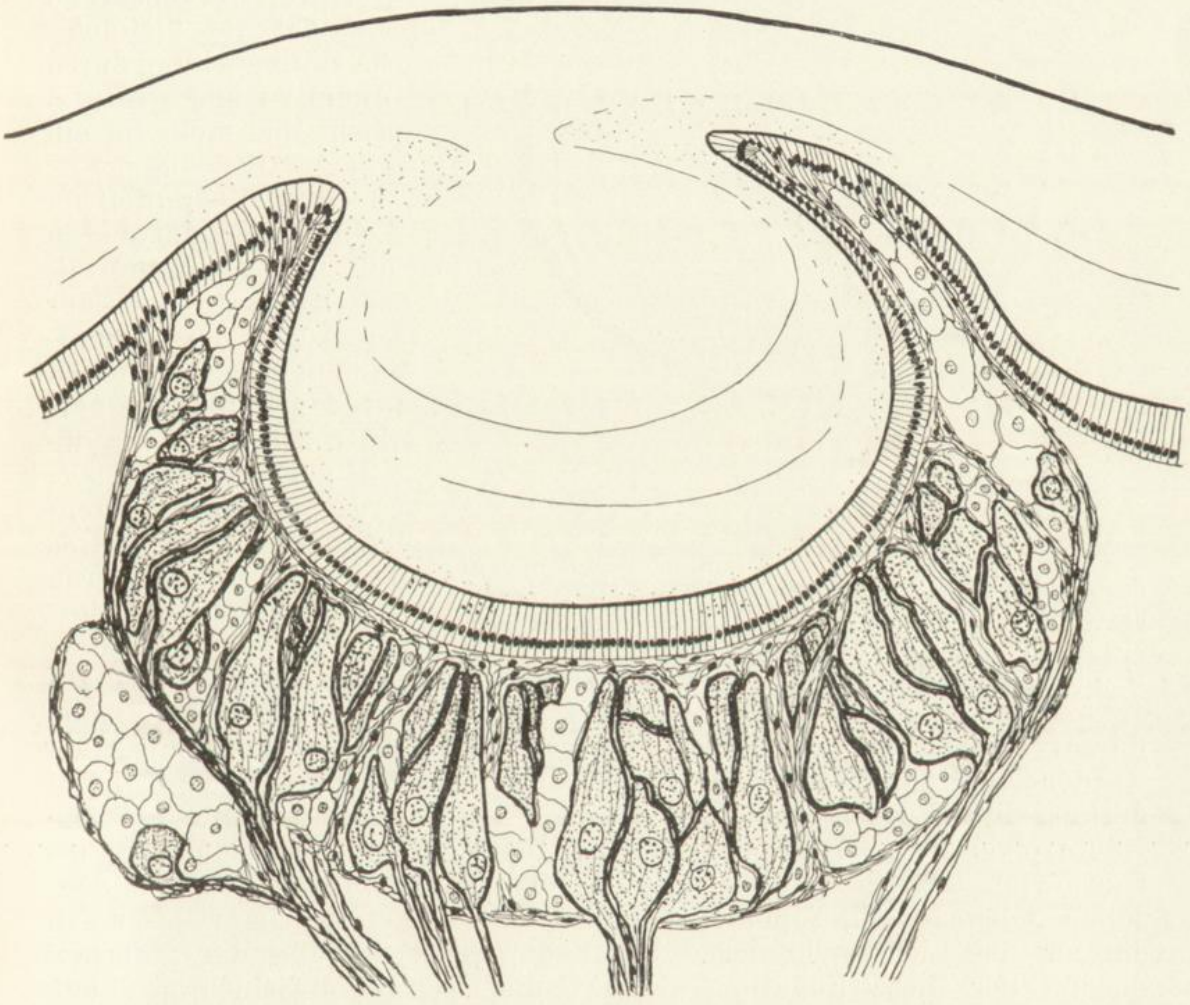


Fig. 556. Schnitt durch ein Linsenauge von *Limulus* nach DEMOLL.

Auge ausbreitet. Beide stehen durch Zellstränge im Zusammenhang und zerlegen die Retina dadurch in eine Anzahl verschieden großer Bezirke (Retinulae), deren jede aus einigen regellos gruppierten Sehzellen besteht. Diese gleichen denjenigen der Fazettenaugen, und dasselbe gilt von den Füllzellen, welche die Retinulae umgeben und nament-

lich am oberen peripheren Rande des Auges zahlreich vorhanden sind. Einige Haufen von Füllzellen mit eingestreuten Sehzellen bilden rudimentäre Augen unter dem Linsenauge. Die Uebereinstimmung in den Sehzellen und Füllzellen zwingt zu der Annahme, daß beide Augensorten phylogenetisch zusammenhängen. Es war wohl bei den Stammformen jederseits am Kopf, wie bei den Myriopoden, ein Haufen einfacher Ocellen vorhanden, von denen einer medianwärts wanderte und zum Linsenauge wurde, während die übrigen weiter nach hinten rückten und zum Fazettenauge verschmolzen. Von dem dritten Ganglion des Fazettenaugennerven geht ein Zweig ab, welcher auf der Unterseite des Cephalothorax vor dem Munde eine helle Hautstelle versorgt, die ebenfalls den Eindruck eines rudimentären Auges wegen der Zellen mit Stiftchensäumen macht. Vermutlich stammt es phylogenetisch ebenfalls von den ursprünglich vorn vorhandenen Ocellen ab. In I S. 423 (**433**, *ol*) haben wir dieses Gebilde im Anschluß an Patten als Geruchsorgan gedeutet; die histologische Untersuchung durch Versluys und Demoll spricht aber mehr für ein rudimentäres Auge.

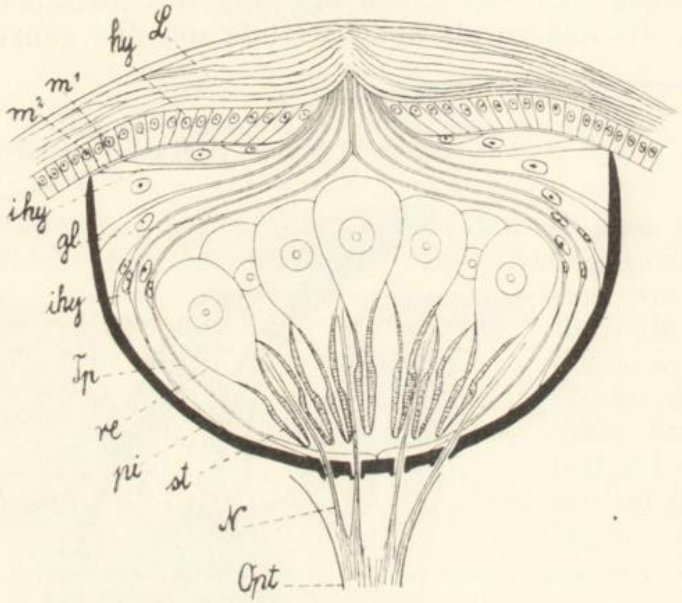


Fig. 557. Schema eines Pantopodenseitenauges nach Wirén. *hy* Hypodermis, *ihy* innere Hypodermis, *gl* Glaskörperzellen, *Li* Linse, m^1, m^2 präretinale Membran, *N* Nervenfasern, *Opt* Opticus, *re* Retina, *st* Stäbchen, *Tp* Tapetum.

Die Pantopoden besitzen 4 Augen am oberen Ende eines kegelförmigen Höckers auf der Dorsalseite des Rumpfsegments. Sie stehen alle 4 ungefähr in derselben Ebene, oder die 2 vorderen häufig etwas größeren „Seitenaugen“ stehen etwas tiefer als die hinteren „Gipfelaugen“. Die Seitenaugen (**557**) haben eine flache Linse, auf deren Innenfläche eine dorsoventrale Rinne verläuft. Die gewöhnlichen Hypodermiszellen werden unterhalb derselben ersetzt durch sehr lange „innere Hypodermiszellen“, welche die vom Licht abgewandten Retinazellen wie die Häute einer Zwiebel umgreifen. Der zentrale Teil derselben kann als Glaskörper bezeichnet werden, während der nach außen von den Sehzellen gelegene Teil Tapetum genannt wird, obwohl nicht erwiesen ist, daß er das Licht reflektiert. Die abgewandte Stellung der Stäbchen macht aber diese Funktion wahrscheinlich. Eine einschichtige Lage von Pigmentzellen, welche größtenteils zu einem Syncytium verschmolzen sind, hüllt das ganze Auge ein, wird aber durchbrochen von den Nervenfasern, welche in die großen Sehzellen etwas vor den Stäbchen eintreten. Bei den Gipfelaugen fehlt die Linse, und die Rinne ist durch eine Grube angedeutet. Sie sind stark rückgebildet, denn ihre Hauptmasse besteht aus parenchymartigen Sehzellen ohne Stäbchen und mit degenerierten Nervenfasern. Die Pigmentschicht enthält wenig Farbstoff.

Die Angaben über die Ontogenie der Augen sind noch widerspruchsvoll. Es macht den Eindruck, als ob die Zellen der inneren Hypodermis durch Auswachsen in die Tiefe von den zentralen Zellen der äußeren Hypodermis hervorgegangen sind und dabei die früher vom Ectoderm gebildeten Sehzellen umgriffen haben. Die Pigmentschicht ist vermutlich mesodermalen Ursprungs. Vergleicht man das Auge mit den Fig. **544**, **552** und besonders mit **551** (Seitenauge der Pedipalpen), so zeigt es sicherlich einen arachnoidalen Typus in der abgewandten Stellung der Stäbchen, in dem Ursprung der Nervenfaser und in dem Tapetum, aber mancherlei Unterschiede machen eine direkte Homologisierung mit den Seitenaugen der Pedipalpen unwahrscheinlich.

t) Die einfachen Augen der Insekten

(Punktaugen, Ocellen, Stemmata) sind erstaunlich mannigfaltig, obwohl ihnen nur wenige histologische Elemente zugrunde liegen. Sie erhalten sich unverändert während des ganzen Lebens bei den Läusen und Flöhen, treten ausschließlich im Larvenstadium auf bei holometabolen Insekten (gewissen Käfern, Schmetterlingen), nie bei Hemimetabolen, kommen nur den Imagines zu bei den Diptera und Hymenoptera (exkl. Blattwespen) und finden sich in verschiedener Form bei Larven und Imagines der Blattwespen, Neuropteren, Kleinschmetterlingen, Noctuiden, Spinnern und Zygänen. Nach ihrer Lage kann man unterscheiden Seitenocellen an den Seiten des Kopfes, dem dann immer die Fazettenaugen fehlen, und Scheitelocellen (Stirnaugen) zwischen den zusammengesetzten Augen. Die Seitenocellen finden sich, wenn wir ab-

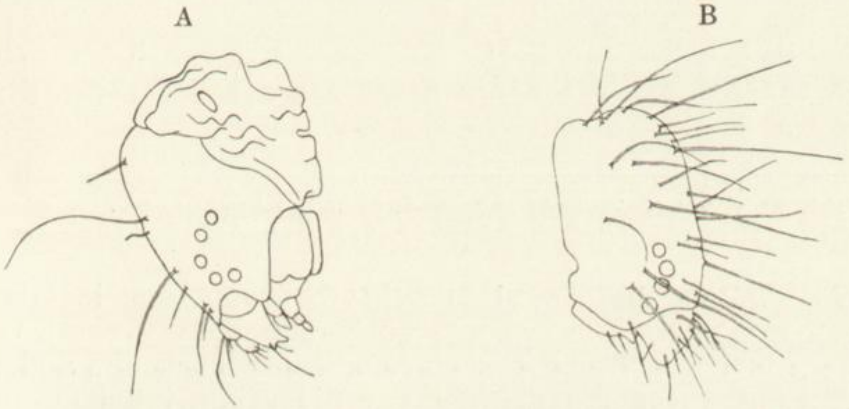


Fig. 558. Kopf der Raupen: **A** von *Sphinx euphorbiae*, **B** von *Mamestra brassicae* mit den Seitenocellen. Nach REDIKORZEW.

sehen von Läusen und Flöhen, bei Raupen und anderen holometabolen Larven, und treten in mehrfacher Zahl zu einem Kreise (6 bei *Dytiscus*-Larven) oder zu einer Kurve (Schmetterlingsraupen, **558**) angeordnet auf. Nur die Blattwespenraupen haben jederseits nur ein seitliches Punktauge. Da nun bei den holometabolen Larven mit wenigen Ausnahmen (*Corethra*) immer die Fazettenaugen fehlen, und die seitlichen Augen einiger Arten durch gehäufte Anordnung, das Vorkommen von Kristallkörpern und von Retinulae an die Ommen erinnern, so ist, wie weiter unten ausgeführt werden soll, anzunehmen, daß das Fazettenauge der Insekten aus der Verschmelzung seitlicher Larvenpunktaugen hervorgegangen ist, ebenso wie wir dies bei *Scutigera* unter den Myriopoden feststellten und auch für *Limulus* und die Krebse annehmen mußten.

Die Scheitelaugen sind charakteristisch für die Imagines und einige hemimetabole Larven. Sie bilden meist ein Dreieck mit nach vorn gerichteter Spitze zwischen den Fazettenaugen (**559**); bei den Libellen liegen sie fast in gerader Linie, weil die Fazettenaugen weit auseinanderstehen. Von den 3 Scheitelaugen sieht das mittlere nach vorn, die beiden anderen nach den Seiten. Infolge Fortfalls des mittleren Ocellus besitzen *Blatta*, *Gryllotalpa*, die Hemiptera, Homoptera, Termiten und Schmetterlinge nur 2 Scheitelaugen, durch eine Verdoppelung desselben manche Cocciden 4. Bei den Dermestiden, manchen Ameisenweibchen und Arbeitern und der Tagfaltergattung *Lerema* ist nur das mittlere Punktauge vorhanden. Die Scheitelaugen werden vom Gehirn innerviert (I **424**, S. 434). Merkwürdigerweise erhält das Mittelauge bei Hymenopteren, Libellen und Cicaden einen doppelten Nerven und wird bei ersteren auch paarig angelegt, was dafür spricht, daß es durch Verschmelzung entstanden ist. Die Vierzahl der Cocciden wäre danach primitiv. Ontogenetisch entstehen die Ocellen, wie die zugewandten Spinnenaugen, durch Delamination aus der einschichtigen

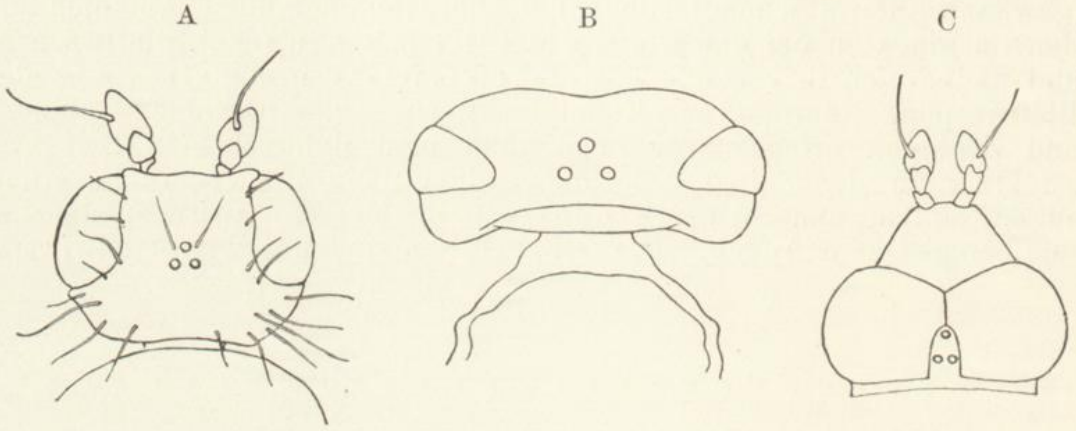


Fig. **559**. Scheitelaugen von oben gesehen, **A** von *Leria serrata*, **B** von *Apis mellifica*, Puppe, **C** von *Syrphus baleatus* ♂. Nach Redikorzew.

Hypodermis, indem diese zweischichtig wird und sich in Glaskörper- und Sehzellen spaltet. Die ersteren sind anfänglich lang und verkürzen sich später, indem sie eine Lamelle der Linse nach der anderen ausscheiden. Eine Ausnahme machen nur die primitivsten Ocellen (*Dytiscus*-Larve, **572**), welche dauernd auf der Stufe einer Hypodermiseinstülpung stehen bleiben.

Das Vorkommen der Scheitelaugen ist oft bei nahen Verwandten verschieden, was darauf hinweist, daß sie in enger Beziehung zur Lebensweise stehen. Durch experimentelle Analyse ist ihre Bedeutung noch nicht ermittelt worden. Sie finden sich z. B. unter den megalopteren Netzflüglern in den Gattungen *Osmylus*, *Raphidia*, *Panorpa*, während sie bei *Myrmeleon*, *Chrysopa* und anderen fehlen. Während die Orthopteren meist 3 Ocellen haben, sind sie bei den in dunklen Spalten lebenden Ohrwürmern und bei manchen nächtlichen und trägen Stabheuschrecken nicht vorhanden. Es ist sehr auffallend, daß die Ocellen besonders solchen ausgewachsenen Insekten zukommen, welche sich durch Fliegen oder Springen rasch fortbewegen können (viele Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren [außer den Tagschmetterlingen u. a.], die meisten Trichopteren, alle Libellen, die springenden Heu-

schrecken, Poduren, Flöhe, die schnell laufende *Machilis*). Sie müssen also zu dieser Fähigkeit in irgendeiner Beziehung stehen, wie sich auch aus dem Vergleich solcher Insekten ergibt, die in beiden Geschlechtern in verschiedenem Grade beweglich sind:

ungeflügelt, ohne Ocellen: *Blastophaga* ♂; *Mutilla, Phyllium* ♀; Ameisenarbeiter; Blattläuse; *Xenos rossii* ♀;

geflügelt mit Ocellen: *Blastophaga* ♀; *Mutilla, Phyllium* ♂; Ameisen ♂, ♀; Blattläuse; *Xenos rossii* ♂.

Ferner haben bei *Mantis* die zwar geflügelten, aber wenig beweglichen ♀ keine Punktaugen, während die lebhaften ♂ sie besitzen. Unter den Heuschrecken haben *Nemobius* ♂ und *Thamnotrizon* ♂, ♀ nur noch Flügelstummel, können aber sehr gut springen und besitzen daher auch Ocellen. Bei den Ameisen haben die ♂ 3 gut ausgebildete Stirnaugen, bei den ♀, welche nach dem Hochzeitsfluge die Flügel abwerfeu, sind sie geringer entwickelt, während sie den Arbeitern fehlen oder nur noch in rudimentärem Zustande vorhanden sind. Viele Ponerinen, Dolichoderinen und Dorylinen haben flügellose ♀ ohne Ocellen oder nur noch mit Rudimenten der Flügel, da nur die ♂ sich zum Hochzeitsfluge in die Luft erheben und die ♀ aufsuchen. Die Abhängigkeit der Stirnaugen vom Flugvermögen wird sehr schön illustriert durch die einzigen bekannten flügellosen männlichen Ameisen (*Anergates atratulus* und *Formicoxenus nitidulus*) mit ihren sehr kleinen Ocellen. Sehr interessant ist die amerikanische Myrmicine *Leptothorax emersoni*, da bei ihr 11 verschiedene weibliche Tiere vorkommen, welche eine vollkommene Uebergangsreihe (**560**) von der geflügelten Königin bis zur ungeflügelten Arbeiterin bilden.

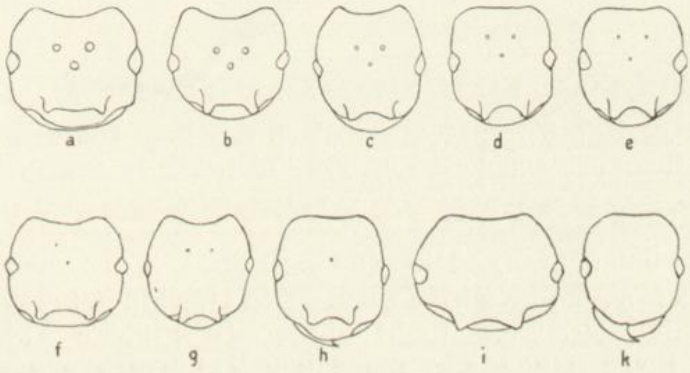


Fig. **560**. Köpfe der Ameise *Leptothorax emersoni* WHEELER. **a** normales geflügeltes ♀, **b** normales ungeflügeltes ♀, **c**—**h** Zwischenformen, **i** große, **k** kleine Arbeiterform. Nach HOLLIDAY.

Es fragt sich nun, in welcher Weise die Punktaugen die rasche Fortbewegung unterstützen. Ihr Vorteil besteht in ihrer Lichtstärke, ihr Nachteil in der geringen Zahl der perzipierenden Elemente, welche nicht Bilder mit vielen Details aufnehmen können. Es ist daher ausgeschlossen, daß sie Beutetiere, Hindernisse u. dgl. in der Ferne genau erkennen. Dazu werden die viel größeren und komplizierteren Fazettenaugen eher befähigt sein. Versuche an Hymenopteren und anderen Insekten, welche freilich nicht ohne Widerspruch geblieben sind, haben dementsprechend ergeben, daß nach Verdeckung der Fazettenaugen die Tiere fast blind werden, während die Ausschaltung der Punktaugen das Benehmen kaum verändert. Die Fazettenaugen sind daher die wichtigeren Sehorgane. DEMOLL vermutet, daß beide Augen zur Ab-

schätzung der Entfernungen dienen, indem der Bildpunkt J (**561**) in den beiden Augen bestimmte Rezeptoren (P, A) reizen wird, an deren Stelle andere treten, wenn sich der Punkt nach K oder L verschiebt. Dieser Gedanke ist nicht beweisend, denn jeder Tagfalter vermag auch ohne Ocellen die Entfernung einer Blüte abzuschätzen, auf die er sich niederlassen will. Aber diese Tiere bewegen sich verhältnismäßig langsam an einen Gegenstand heran. Nähert sich ein Insekt sehr rasch einem Objekt, so muß sich das Bild desselben so schnell auf immer mehr Ommen verschieben, daß nur ein verschwommener Eindruck entstehen kann. Hier setzt nun, sobald das Insekt dicht an den Gegenstand herangekommen ist, die Fixation desselben durch das lichtstarke Punktauge ein und ermöglicht eine sichere Verwertung der Beine. Es genügt dabei ein ungefähres Erkennen einer kleinen Stelle, wie wir beim Beschreiten einer dunklen Treppe immer nur einige Stufen mit der

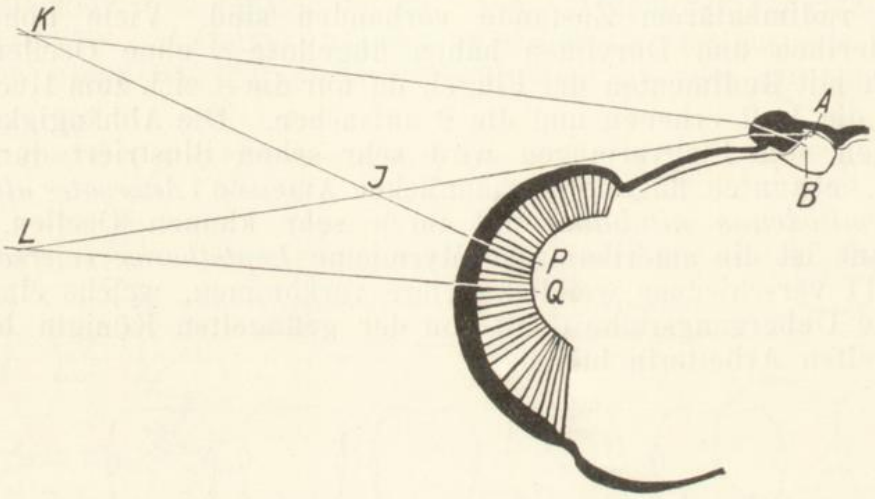


Fig. **561**. Schematischer Querschnitt durch den Kopf von *Panorpa communis*, um das Zusammenarbeiten von Fazetten- und Punktauge zu zeigen. Nach DEMOLL-SCHEURING.

Taschenlampe beleuchten. Die Ocellen sind, kurz gesagt, lichtstarke, detailarme Nahaugen. Die Ocellen sind so verschiedenartig gebaut, daß sie wohl nicht immer die gleiche Aufgabe erfüllen werden. Aus ihrer Lage dicht über den Mundwerkzeugen bei Raupen geht hervor, daß sie zum Sehen in der Nähe bei der Nahrungsaufnahme dienen. Bei Flöhen leiten sie vielleicht nur zu dunklen Verstecken. Ferner sind einige Wespen und Bienen mit nächtlicher Lebensweise bekannt, welche besonders große Ocellen besitzen, denen sie wohl als Dämmerungsaugen dienen. Nach HESS sollen die Ocellen der Libellen zu wenig leisten ($= {}^1/_{1000}$ des menschlichen Auges), um als Nahaugen in Betracht zu kommen; sie sollen nur Hell und Dunkel wahrnehmen. Aber das vermögen die Fazettenaugen auch. Zum Ergreifen der Beute genügt das Erkennen der Umrisse.

Bau der Ocellen. Die Seitenaugen der holometabolen Larven und die Stirnaugen der Imagines lassen sich morphologisch nicht scharf voneinander trennen, und wir behandeln sie deshalb zusammen, obwohl sie physiologisch sicherlich differieren werden. Aus den drei Elementen der Chitincuticula, der Corneagen- oder Glaskörperzellen und der Sehzellen hat die Natur eine erstaunliche Mannigfaltigkeit geschaffen, so daß es ganz unmöglich ist, sie unter dem Bilde einer geradlinigen

phyletischen Reihe anzuordnen. Wenn wir trotzdem mit den einfachen Punktaugen beginnen und in mehreren Reihen allmählich zu komplizierteren fortschreiten, so soll damit nur ganz allgemein angedeutet werden, wie sich der Aufstieg vollzogen haben mag. Wir unterscheiden dabei 4 Gruppen, von denen die erste vielleicht die Wurzel der zweiten und dritten war: I. sehr einfache Augen ohne Glaskörper, II. Ocellen mit Tapetum, III. Ocellen ohne Tapetum, IV. Ocellen mit besonderen Anpassungen. Die Stiftchensäume von 2 oder mehr Sehzellen legen sich zu einem Rhabdom zusammen; nur bei der *Myrmeleon*-Larve (**574**) hat jede Sehzelle ihr eigenes Stäbchen. Die Rhabdome liegen meist am distalen Ende der Sehzellen, zuweilen (**568**) auch am proximalen und dann hinter den Kernen.

I. Gruppe: sehr einfache Augen ohne Linse und Corneagenzellen, welche noch nicht nach dem Typus der Insektenocellen gebaut sind. Bei den Larven von *Chironomus*- und *Ceratopogon*-Mücken kommt ein äußerst einfacher Ocellus vor, ein Pigmentbecher mit einigen wenigen abgewandten Sehzellen, wie wir ihn bei Planarien (**394**) kennen gelernt haben. Die Aehnlichkeit mit dem Medianauge der Entomostracen (**478**, **487**) ist wohl nur zufällig. Es kommen zwei Augenflecke dieser Art jederseits am Kopfe vor. Die Poduride *Orchesella* (**562**) trägt auf der Mitte der Stirn einen epider-

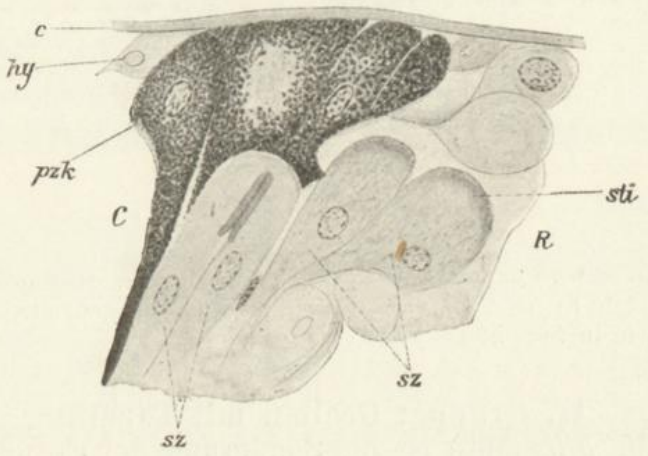


Fig. **562**. Medianschnitt durch das Stirnauge der Poduride *Orchesella rufescens*, nach Hesse. $^{750}/_{1}$. *C* caudal, *R* rostral, *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, *pzk* Kern der Pigmentzelle, *sz* Sehzelle, *sti* Stiftchen.

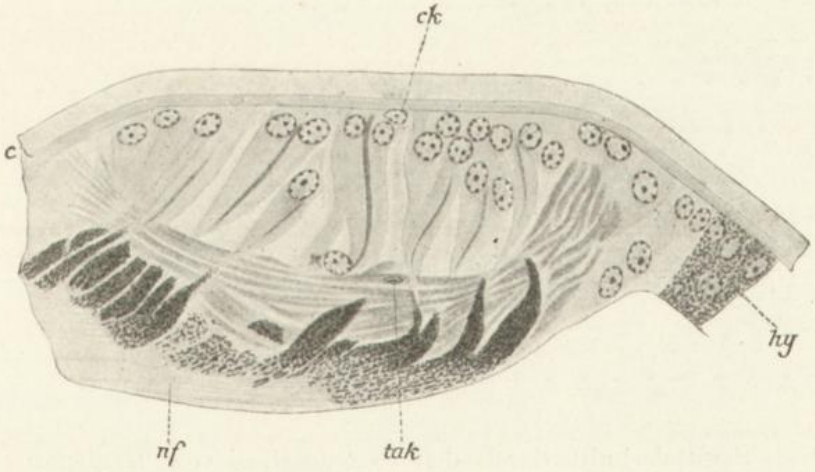


Fig. **563**. Stirnauge von *Machilis* nach Hesse. $^{500}/_{1}$. *ck* Kern der Corneagenzelle, *nf* Nervenfaser, *tak* Tapetumkern. Sonst wie **562**.

malen schwarzen Fleck, der eine Anzahl Sehzellen überlagert und den Lichtzutritt von oben, von hinten und von der Seite absperrt. Die

2 caudalen Zellen legen sich zu einem Rhabdom zusammen, während die rostralen mit einem breiten Stiftchensaum abschließen. Ein Richtungssehen nach vorn wird man diesem einfachen Auge zuschreiben dürfen.

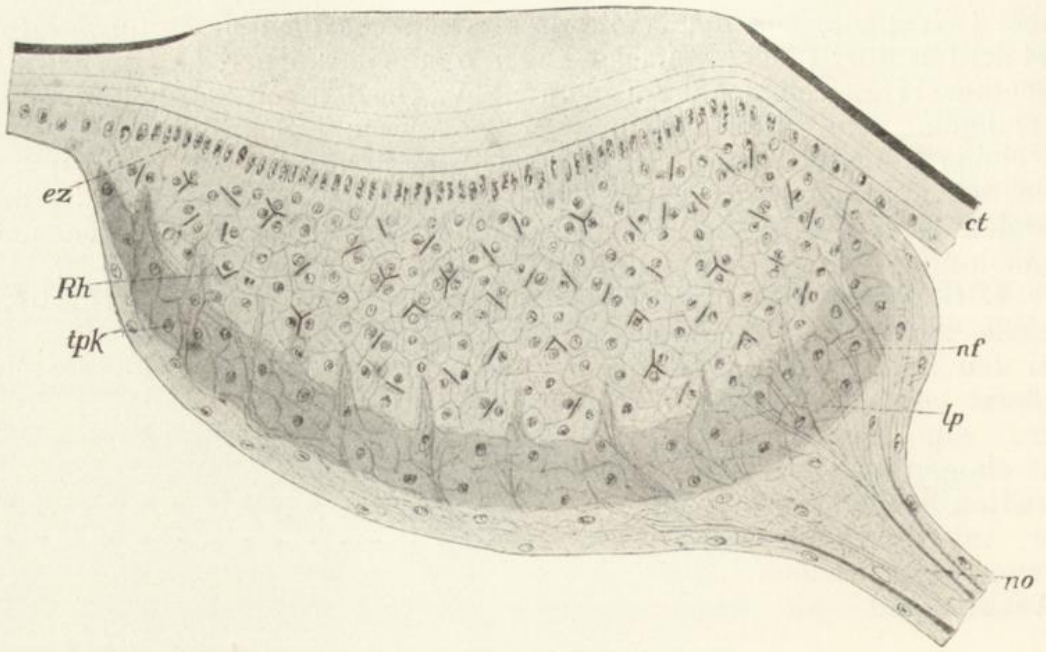


Fig. **564**. Frontalschnitt durch den Seitenocellus von *Periplaneta orientalis* nach LINK. $^{135}/_{1}$. *ct* Cuticula, *cz* Corneagenzelle, *Rh* Rhabdom, *tp* Tapetum. Sonst wie in **562**, **563**.

II. Gruppe: Ocellen mit Tapetum. Bei den 3 Scheitelaugen von *Machilis* (**563**) ist die Sonderung der Corneagenzellen von den Sehzellen sehr unvollkommen. Darin spricht sich ein ursprünglicher Zustand

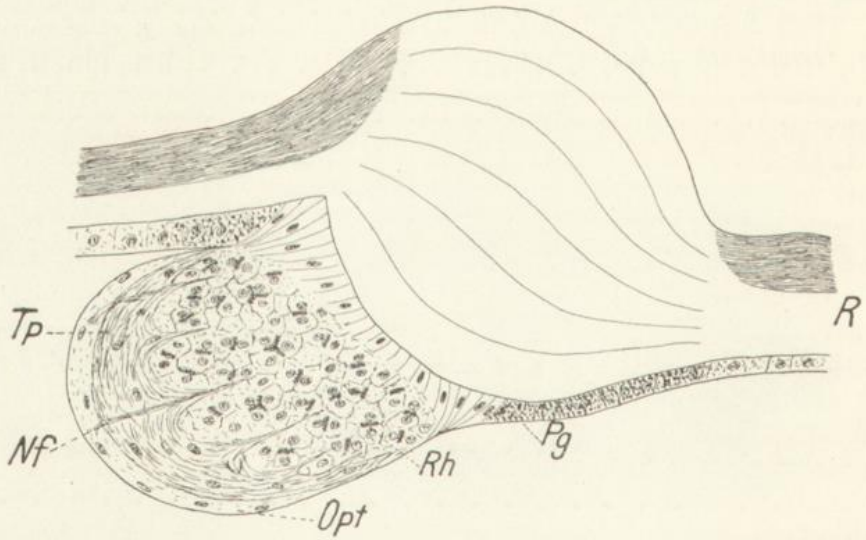


Fig. **565**. Sagittalschnitt durch den Seitenocellus von *Gryllotalpa vulgaris* nach LINK. $^{30}/_{1}$. *Opt* Opticus, *R* rostral, andere Bezeichnungen wie früher.

aus, welcher auch bei Flöhen, Wanzen und Pflanzenläusen beobachtet wird. Die Sehzellen bilden divergierende Gruppen von 4 Zellen mit einem gemeinsamen Rhabdom und distalen Kernen; proximalwärts

verschmälern sie sich und durchsetzen ein faseriges Tapetum, um dann mit einer stark pigmenthaltigen Anschwellung in die Nervenfaser überzugehen. Dem Tapetum sind graugrünliche Körner eingelagert, welche auffallendes Licht reflektieren. Eine Linse ist noch nicht ausgebildet. Wir schließen hieran die Stirnaugen der Orthopteren, weil sie wie *Machilis* ein Tapetum besitzen und ihre Rhabdome meist „polyaxon" sind, d. h. nach den verschiedensten Richtungen divergieren. Eine Linse kann fehlen (*Orphania*) oder sie ist eben angedeutet (*Periplaneta*, **564**; *Locusta viridissima*) oder stark ausgebildet (*Gryllotalpa*, **565**;

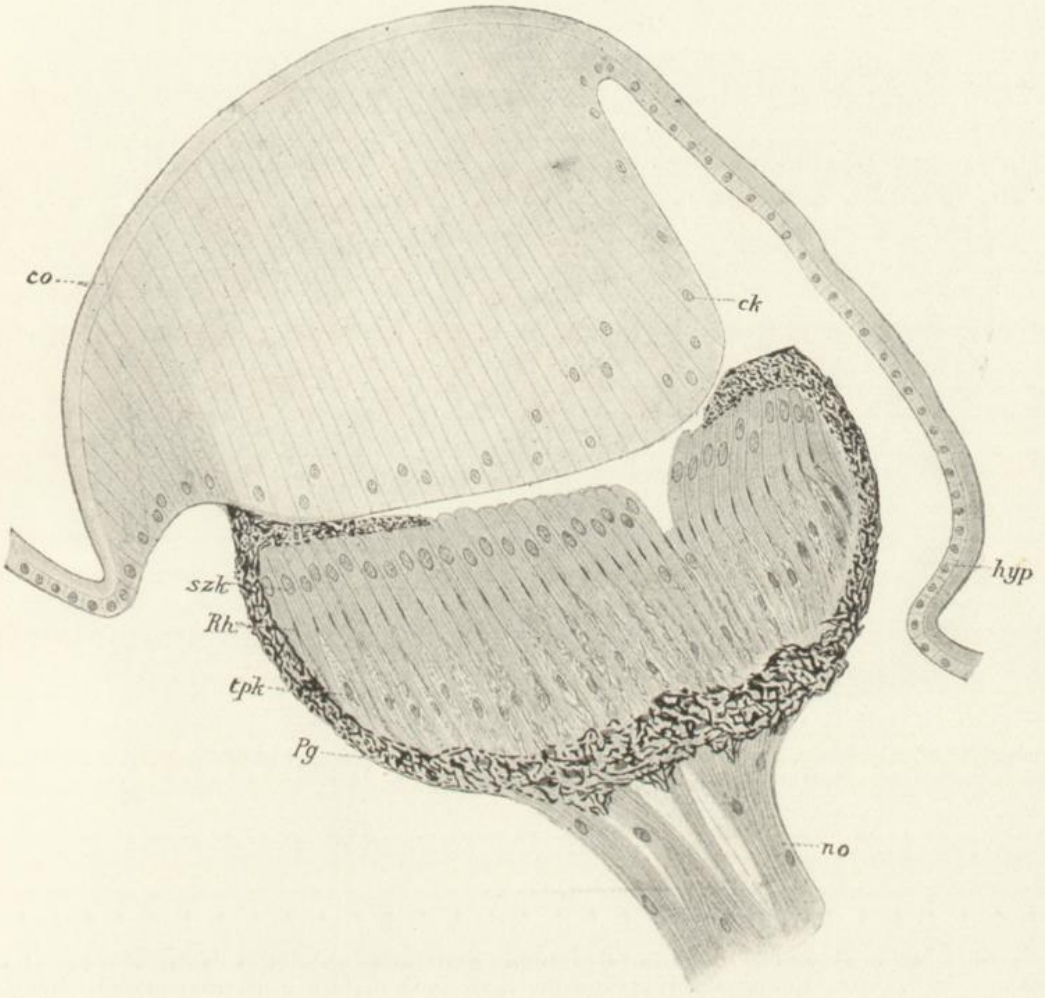


Fig. **566**. Frontalschnitt durch einen Seitenocellus der Ephemeride *Heptagenia venosa* nach LINK. $^{180}/_{1}$. *co* Cornea, *skz* Kern der Sehzelle, *tpk* Kern des Tapetums. Sonst wie früher.

Mantis). Bei den Acridiern wölbt sich die Cuticula, ohne sich zu verdicken, nach außen vor und bildet zusammen mit den sehr hohen Corneagenzellen den lichtbrechenden Apparat (ähnlich wie in **566**). Der Lichtschutz wird entweder durch eine dunkle Cuticula (**564**) oder durch eine pigmentierte Oberhaut oder durch beides (**565**) bewirkt. Die Corneagenzellen sind gut ausgebildet, nur bei *Blatta germanica* so dünn, daß sie leicht übersehen werden. Die Sehzellen bilden einen regellosen Haufen, und je 2—4 derselben erzeugen polyaxone Rhabdome; nur bei den Acridiern stehen die 4—8teiligen Rhabdome annähernd

parallel. Die Nervenfasern durchsetzen bündelweise das faserige, mit reflektierenden hellen Körnchen gefüllte Tapetum.

Ich lasse hier noch zwei Stirnaugen mit Tapetum (**566** von der Eintagsfliege *Heptagenia* und **567** von der Libelle *Agrion*) folgen, um zu zeigen, bis zu welcher Höhe derartige Sehorgane ansteigen können. Im ersteren fallen die sehr hohen Corneagenzellen auf, welche zusammen mit der dünnen Cornea (*co*) die Linse ausmachen. Dieser Zustand tritt in der Ontogenie des Stirnauges nicht selten auf, so beim Netzflügler *Neuronia*, beim Ordensband *Catocala* und bei der Biene. Die hohen Zellen werden hier beim Aufbau der Linse verbraucht, so daß im fertigen Auge

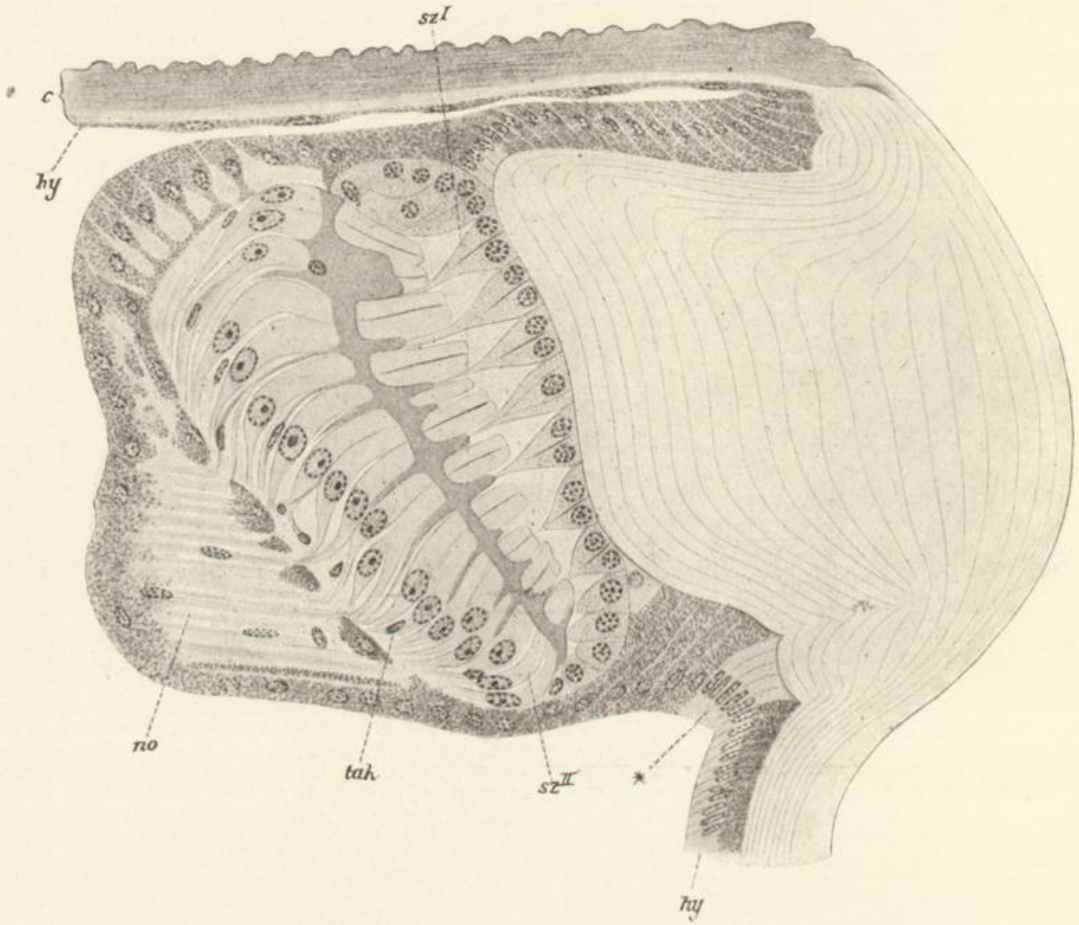


Fig. **567**. Medianschnitt durch einen Seitenocellus der Libelle *Agrion* nach Hesse. $^{530}/_{1}$. *c* Cuticula, *hy* Hypodermis, *szI*, *szII* distale uud proximale Sehzellen, *tak* Kern einer Tapetumzelle, *no* Sehnerv. Die sehr niedrigen Corneagenzellen sind irrtümlich fortgelassen worden. * pigmentfreie Stelle der Hypodermis.

diese Zellen niedrig sind. Bei *Agrion* verzehren sie sich während der Ausscheidung der riesigen Linse so vollständig, daß nur spärliche Kernreste übrig bleiben, die in **567** nicht mit eingetragen sind. Diese beiden Augen stimmen darin überein, daß sich aus der Epidermiswucherung, welche das Auge erzeugt, eine periphere Schicht absondert, die dicht mit Pigment erfüllt ist und die hellen Sehzellen umhüllt. Die Sehzellen von *Ephemera* machen zunächst den Eindruck, als ob sie invertiert wären, denn ihre Kerne liegen distal von den Rhabdomen. Die Stiftchensäume sitzen hier an den einander zugekehrten Seitenflächen in der Mitte der Sehzellen, welche sich basal verschmälern und

die in Nervenfasern übergehen. So entstehen zwischen ihnen Spalten für die Tapetumzellen, welche ebenfalls epidermalen Ursprungs sind. Die Retina der Libellen ist zweischichtig, so daß man distale kleinere

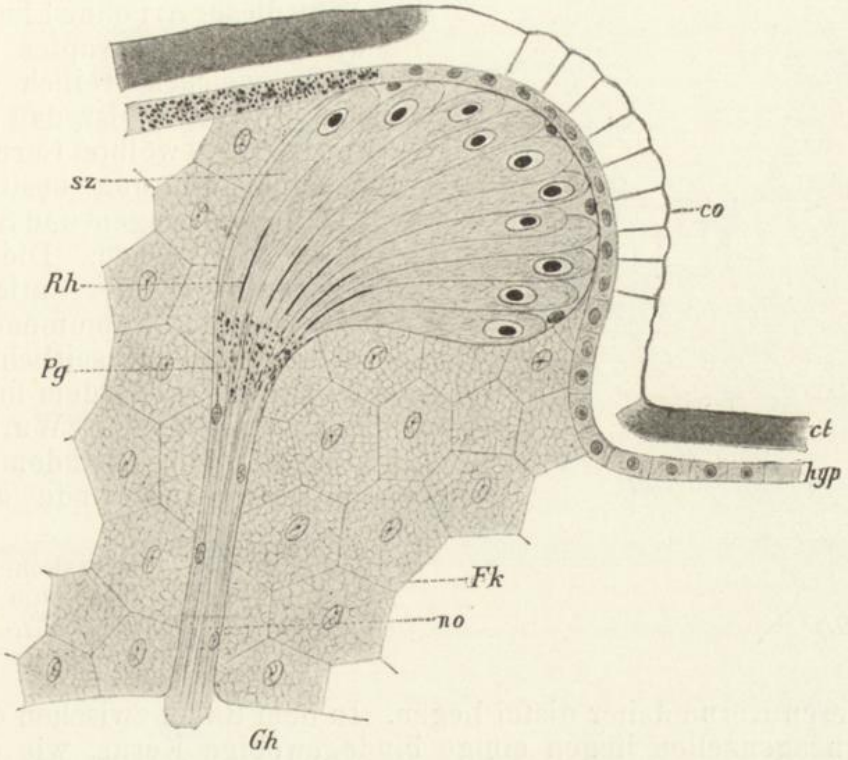


Fig. 568. Frontalschnitt durch den Seitenocellus des Neuropters *Osmylus chrysops*. $^{335}/_{1}$ Nach LINK. *Fk* Fettkörper, *Gh* Gehirn. Sonst wie früher.

(sz^{I})Sehzellen und proximale größere (sz^{II}) unterscheiden kann. Sie bilden Gruppen von je 3 Zellen, so daß auch das Rhabdom dreiteilig ist, und gehen basal in die Nervenfasern über. Die sz^{II} zerfallen in einen schmäleren distalen Teil mit dem Rhabdom und in einen breiteren

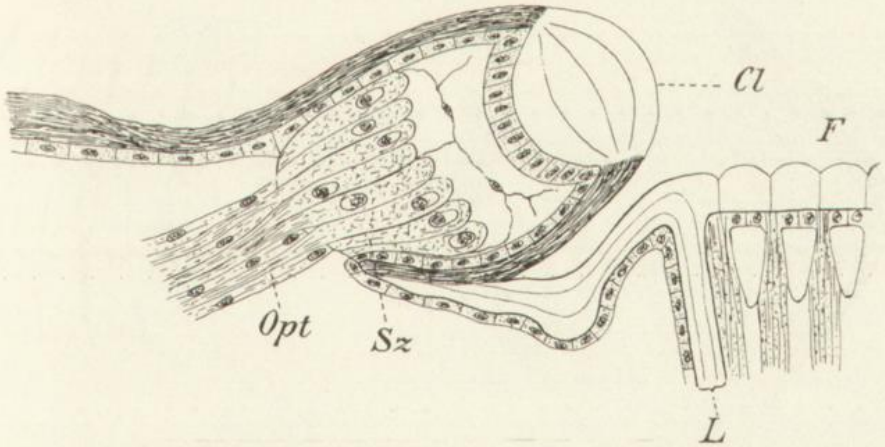


Fig. 569. Frontalschnitt durch den Seitenocellus von *Mamestra persicariae* nach LINK. *Cl* Corneallinse, *F* Fazettenauge, *L* Chitinleiste. Sonst wie früher.

proximalen mit dem Kern. Zwischen beiden Abschnitten schiebt sich das auf der Abbildung grau erscheinende Tapetum ein, welches kleine Kristalle enthält und sich nach vorn und hinten in Stränge auszieht.

Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß die sz^{I} zum Fernsehen, die sz^{II} zum Nahsehen dienen.

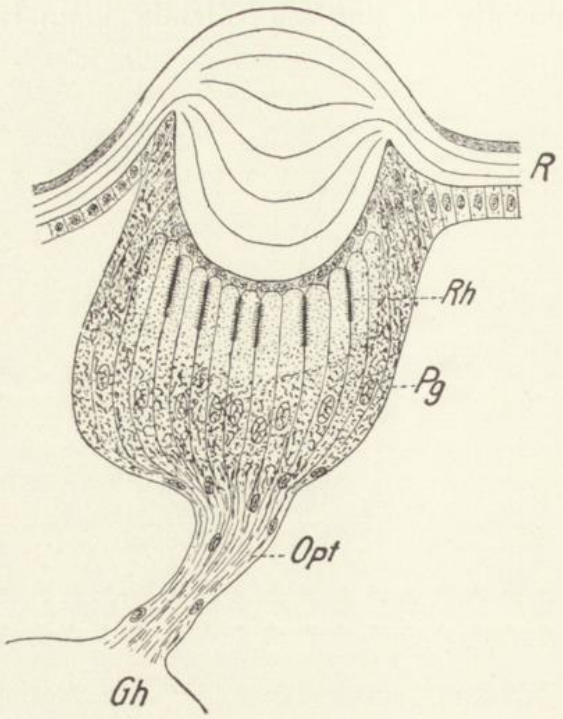


Fig. **570**. Sagittalschnitt durch einen medianen Ocellus von *Perla abdominalis* nach LINK. $^{180}/_{1}$. Bezeichnungen wie früher.

III. Gruppe: Ocellen ohne Tapetum. Ein sehr einfaches Auge dieser Art ohne Linse finden wir bei dem Neuropter *Osmylus* (**568**), welches freilich die Besonderheit aufweist, daß die nach außen vorgewölbte Cornea eine Scheinfazettierung besitzt, welcher die Corneagen- und Sehzellen nicht entsprechen. Die dunkle Pigmentierung der Cuticula hält das von vorn kommende Licht ab und läßt nur seitliches Licht einwirken. Außerdem findet sich Pigment an der Wurzel des Opticus. Die Rhabdome sitzen am proximalen Ende der Sehzellen, deren Kerne daher distal liegen. In dem Raum zwischen den Seh- und Corneagenzellen liegen einige bindegewebige Kerne, wie dies bei Netzflüglern, Phryganiden und Schmetterlingen (**569**) allgemein beobachtet wird. Bei der Garteneule (**569**) finden wir eine große Linse.

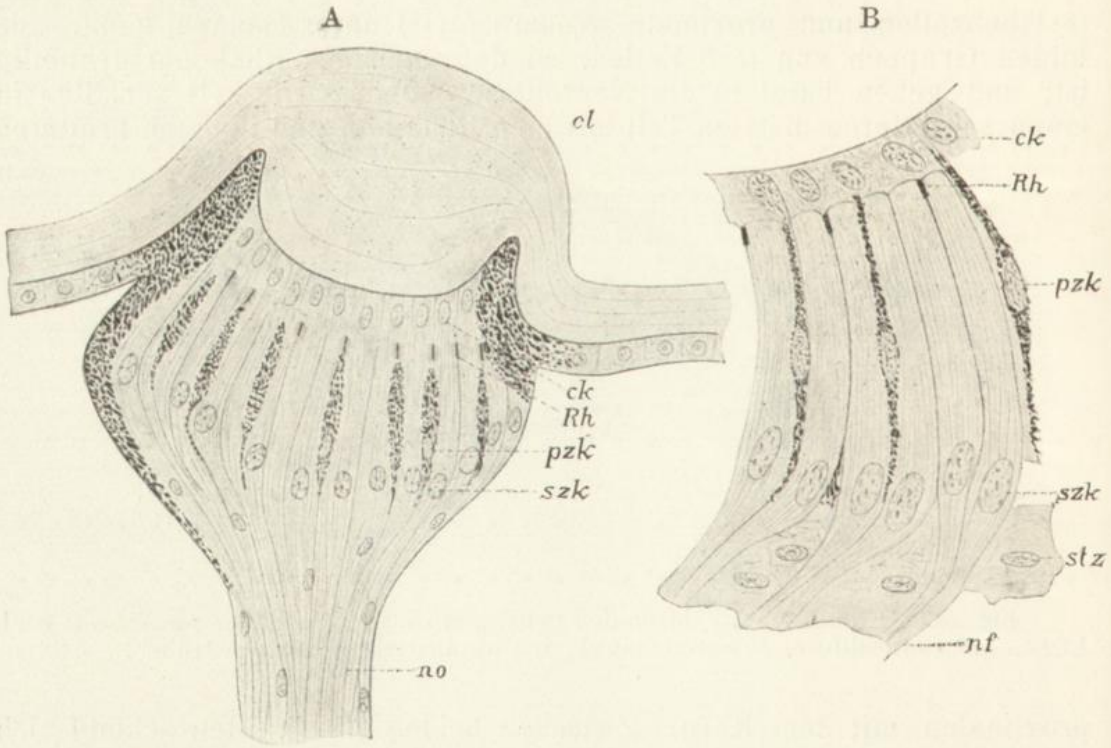


Fig. **571**. **A** Frontalschnitt durch einen Seitenocellus von *Cicada concinna* nach LINK. $^{335}/_{1}$. **B** Retina etwas vergrößert. *stz* Stützzelle. Bezeichnungen wie früher.

Die Sehzellen sind pigmentfrei, denn der Lichtschutz wird von der Cuticula übernommen. Die Rhabdome sind sehr schwach entwickelt. Das Auge von *Perla* (**570**) ist ganz ähnlich gebaut, jedoch ist die Linse noch größer, und alle peripheren Teile des Epithelbechers sind von Pigment erfüllt. Die Rhabdome sind zweiteilig. Bei der Cicade (**571**) haben sich die Pigmentzellen von den Sehzellen gesondert und liegen zwischen ihnen. Während in der geschilderten Reihe der Ocellen von *Osmylus, Mamestra, Perla, Cicada* die Zahl der Sehzellen und damit die Leistungsfähigkeit des einzelnen Punktauges zunimmt, läßt sich eine zweite Reihe aufstellen, welche durch die Abnahme der Zahl der Sehzellen und das Auftreten eines Kristallkörpers zu den Ommen der Fazettenaugen überleitet und hierdurch besonders interessant ist. Wir können hierbei ausgehen von den 6 Punktaugen, welche jederseits am

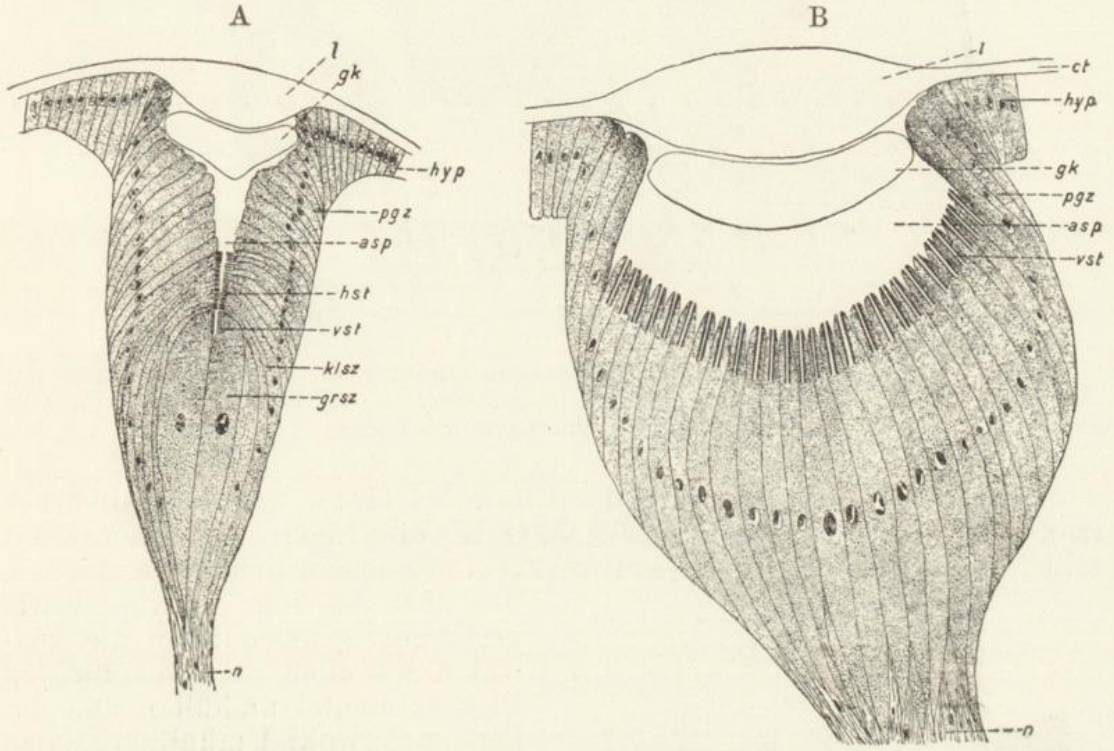


Fig. 572. **A** Larvenauge von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *asp* Augenspalte, *ct* Cuticula, *gk* Glaskörper, *grsz* große Sehzellen, *klsz* kleine Sehzellen, *hst, vst* horizontale, vertikale Stäbchen, *l* Linse, *n* Nerv, *pgz* Pigmentzellen. In Schnitt **B**, welcher senkrecht zu **A** steht, sind nur die vertikalen Stäbchen getroffen.

Kopf der *Dytiscus*-Larve sitzen (**572**): das Auge hat noch den Charakter einer Hypodermiseinstülpung, in der die Glaskörper-, Pigment- und Sehzellen direkt aneinander schließen. Alle diese Zellen sind pigmenthaltig. Die Glaskörperzellen scheiden in dem zwischen ihnen liegenden Spalt eine gallertige Sekretmasse (*gk*) aus, was an die Füllsubstanz in den Augen der Würmer und Mollusken erinnert, aber sonst bei Tracheaten nicht beobachtet wird. Die perzipierenden Elemente zerfallen in eine distale Gruppe mit horizontalen Stäbchen und in eine proximale mit vertikalen. In dem Ocellus der *Myrmeleon*-Larve (**573**) zeigt sich der Fortschritt darin, daß die Corneagenzellen, der Kristallkörper, dessen Zellen noch nicht nachgewiesen sind, und die Sehzellen in drei Schichten aufeinanderfolgen. Die letzteren sind insofern noch primitiver als diejenigen von *Dytiscus*, als sie sich nicht in eine distale und

eine proximale Gruppe sondern. Endlich bei den Ocellen der Raupen, Phryganeen und *Sialis*-Larven wird die Aehnlichkeit mit einem Omma noch größer, indem eine geringe, aber gesetzmäßige Zahl von Seh-

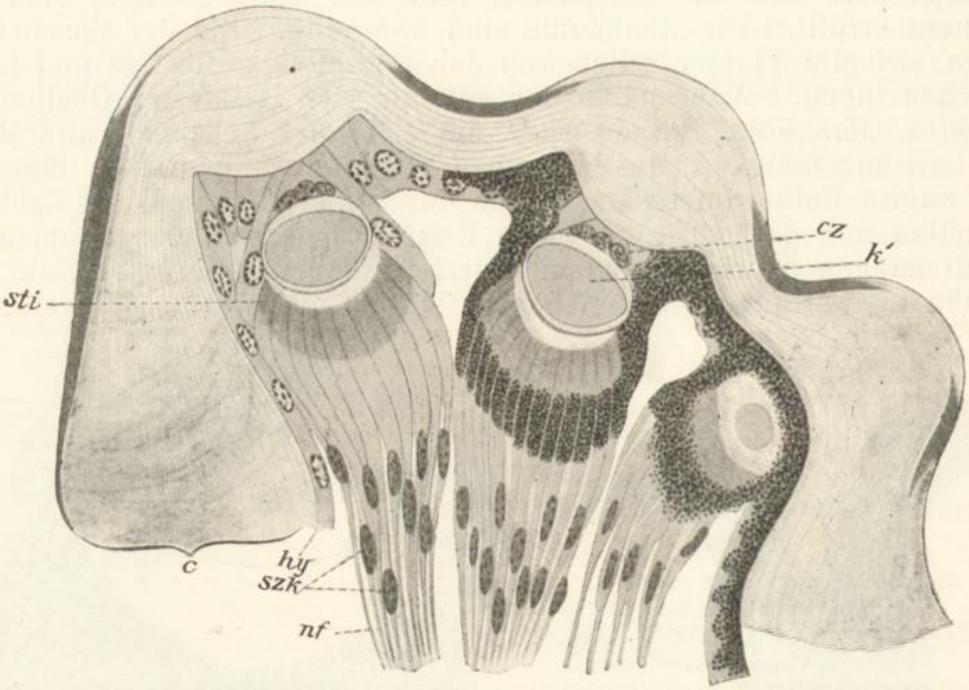


Fig. **573**. Medianschnitt durch den Augenhöcker der *Myrmeleon*-Larve mit 3 Augen, von denen das rechte nur seitlich getroffen ist. Linke Hälfte ohne Pigment gezeichnet. $^{510}/_{1}$. Nach Hesse. Bezeichnungen wie früher.

zellen sich zu einer zweischichtigen Retinula hinter dem Kristallkörper anordnet. Bei den Raupen (**558**, **574**) ist die Linse sehr groß, dreiteilig, und wird dementsprechend von drei Corneagenzellen ausgeschieden, die aber so sehr proximalwärts verlängert sind, daß sie die zentralen Sehzellen mit einem dichten Pigmentmantel umhüllen und daher auch wohl Umhüllungszellen (U') genannt werden. Sie enthalten in ihrem distalen, an die Linse anstoßenden Abschnitt meist kein Pigment, obwohl eine Verschiebung desselben vorzukommen scheint. Zwischen sie und die Sehzellen schieben sich drei kleine Zellen ein, welche einen dreiteiligen Kristallkörper (k) bilden und wohl als in die Tiefe ge-

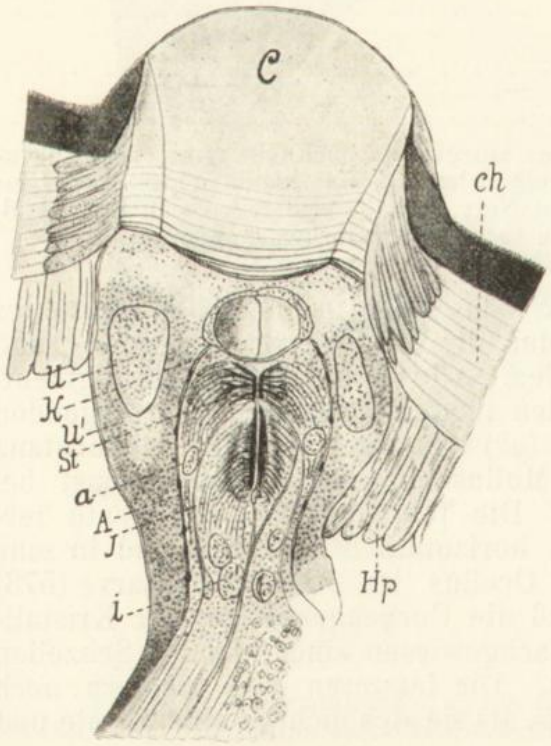


Fig. **574**. Längsschnitt durch ein Punktauge der Raupe von *Gastropacha rubi* nach Pankrath, verbessert nach den Angaben von Hesse. *C* Cornea, *ch* Chitin, *K* Kristallkörper, *U'* Umhüllungs(Mantel)zelle, *U* ihr Kern, *A* äußere, *J* innere Retinulazelle, *a*, *i* deren Kerne, *Hp* Hypodermis, *St* Stäbchen.

wanderte Corneagenzellen anzusehen sind. Es sind 7 pigmenthaltige Sehzellen vorhanden, 3 äußere distale (*A*) und 4 innere proximale (*J*), welche eine keulenförmige Gruppe, eine echte Retinula bilden. Die Stiftchensäume der Zellen erscheinen als dunkle axiale Linien, von denen zahlreiche Neurofibrillen auslaufen. Zwischen Sehzellen und Umhüllungszellen liegen kleine Kerne unbekannter Bedeutung und

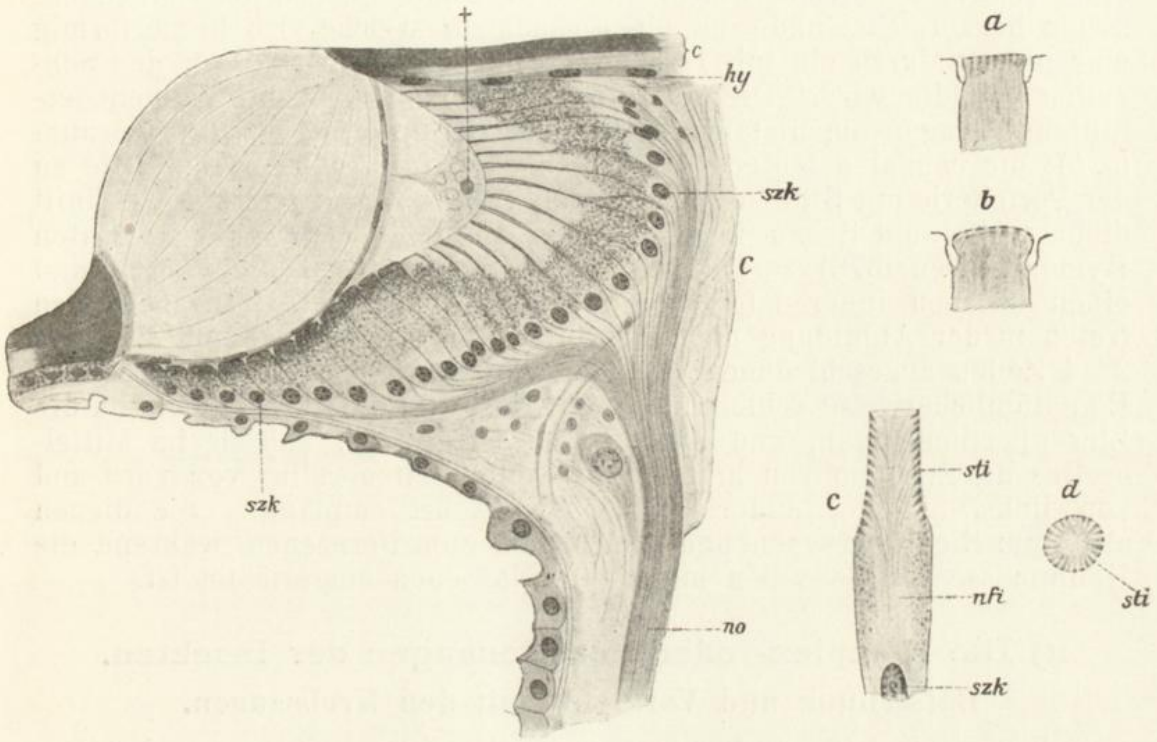


Fig. 575. Medianschnitt durch das mittlere Stirnauge von der Schwebfliege *Helophilus*, nach HESSE. $^{315}/_{1}$. a, b Stiftchensäume der rostralen, c, d der caudalen Retinazone. $^{900}/_{1}$. *nfi* Nervenfibrillen. Uebrige Bezeichnungen wie früher. + Gerinsel mit Zellresten.

Herkunft. Denkt man sich zahlreiche derartige Ocellen dicht zusammengedrängt, so würde ein Fazettenauge vorliegen. Während bei den Raupen (**558**) die Ocellen noch nicht dicht zusammengerückt sind, finden wir bei den Phryganeenlarven jederseits 6 Punktaugen zu einem Komplexauge verschmolzen. Sie sind denjenigen der Raupen sehr ähnlich, aber etwas einfacher, und nur eins von ihnen besitzt eine Linse. Bei der *Myrmeleon*-Larve (**573**) sind 7 Ocellen jederseits sehr nahe zusammengerückt, und auch hier besitzt jeder einen besonderen Kristallkörper. Desgleichen finden wir bei der Strepsiptere *Xenos rossii* ♂ jederseits 50 Punktaugen ohne Kristallkörper zu einem „ocellären Komplexauge" verwachsen. Es kann daher nicht zweifelhaft sein,

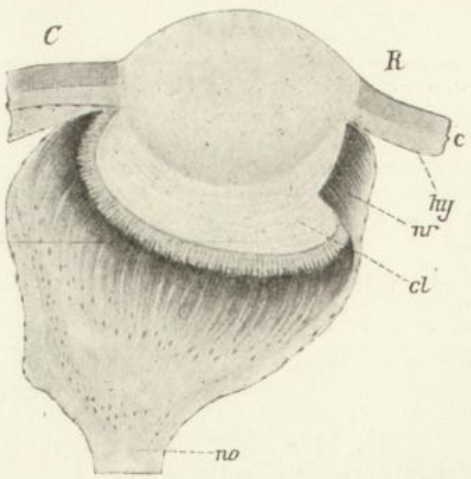


Fig. 576. Längsschnitt durch das mittlere Stirnauge von *Vespa crabro*, nach HESSE. $^{95}/_{1}$. *cl* Hinterer Teil der Corneallinse, *nr* Nebenretina. Sonst wie früher.

daß die Fazettenaugen der Insekten in dieser Weise entstanden sind, also jedes Omma einem Ocellus homolog ist, wie dies schon von JOH. MÜLLER 1823 behauptet wurde.

IV. Gruppe: Ocellen mit besonderen Anpassungen. Hier seien zwei Ocellen beschrieben, deren Retinae Besonderheiten aufweisen. Bei der Schwebfliegengattung *Helophilus* (**575**) besteht die Retina aus einer rostralen Portion, welche bis an die dünne Schicht der Corneagenzellen heranreicht, und aus einer caudalen, welche sich becherförmig einsenkt, wodurch ein mit Gerinnsel erfüllter Raum (+) vor den Sehzellen gebildet wird. Die rostralen Zellen sind ganz mit Pigment erfüllt und tragen am distalen Ende einen knopfförmigen Stiftchensaum (*a, b*); die caudalen laufen in lange pigmentfreie Stäbchen aus, die an der Peripherie mit Stiftchen besetzt sind (*c, d*). Dieser letztere Abschnitt dient wohl zum Sehen in der Nähe. In den Ocellen der aculeaten Hymenopteren (**576**) zerfällt die Linse in einen harten äußeren und einen weichen inneren (*cl*) Abschnitt. Die niedrigen Corneagenzellen treten in der Abbildung nicht hervor. Es sieht aus, als ob die von 2—4 Zellen abgeschiedenen Rhabdome bis an die Linse heranreichen. Eigentümlicherweise schiebt sich eine Nebenretina (*nr*) dicht an die Linsenportion heran, und zwar ist sie so gestellt, daß sie im Mittelocellus die Strahlen von hinten, im rechten Seitenocellus von vorn und von links, auf der andern Seite umgekehrt empfängt. Sie dienen also zum Richtungssehen und gleichzeitig zum Fernsehen, während die Hauptmasse der Sehzellen mehr zum Nahsehen eingerichtet ist.

u) Die Komplex- oder Fazettenaugen der Insekten. Entstehung und Vergleich mit den Krebsaugen.

Wir wir S. 517 gesehen haben, ist das Komplexauge aus der Verschmelzung vieler Punktaugen hervorgegangen. Jedes Omma ist homolog einem Ocellus, und die LEYDIGsche Auffassung, daß das zusammengesetzte Auge aus einem Punktauge durch Aufteilung der Cornea und sekundäre Retinulaebildung entstanden sei, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Das phyletische Verhältnis der beiden Augensorten der Arthropoden dürfte daher dem folgenden Schema entsprechen (**577**):

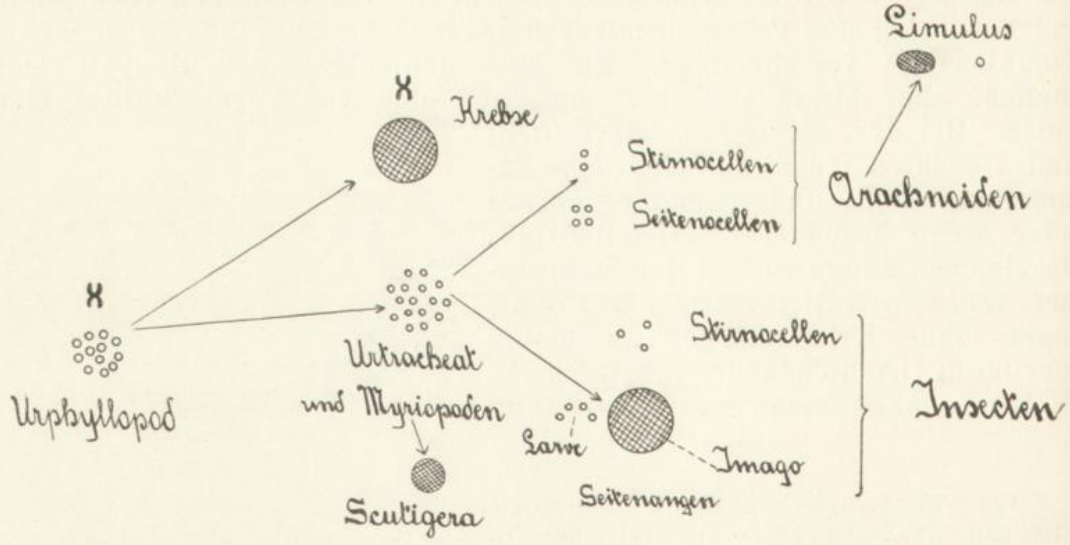


Fig. 577. Schema der phyletischen Verhältnisse der Arthropodenaugen. Orig. Schraffiert = Fazettenauge.

Das Urphyllopod besaß an der Seite des Kopfes einen Haufen von Ocellen, die sich bei den Krebsen restlos zum Fazettenauge zusammengeschlossen haben. Außerdem besaß es ein Medianauge, das wegen seiner ganz anderen Bauart entweder als eine Neuerwerbung oder als ein Erbteil wurmartiger Vorfahren (*Trochophora*-Auge) anzusehen ist. Bei den Myriopoden (**534**, **535**) erhält sich der primäre Ocellenhaufen ziemlich unverändert, während er bei den Arachnoiden (**538**) sich vielfach über den ganzen Kopf verbreitet und dabei in Stirn- und Seitenaugen zerfällt. Das letztere gilt auch für die Insekten, bei denen die Seitenocellen zum Komplexauge verschmelzen. Wenn bei den Larven mancher holometabolen Insekten (Raupen, Käferlarven u. a.) Seitenocellen und später seitliche Fazettenaugen auftreten, so zeigt sich darin eine palingenetische Organwiederholung, wie sie auch sonst häufig beobachtet wird (Milchgebiß und fertiges Gebiß; Pro-, Meso- und Metanephros; Chorda,

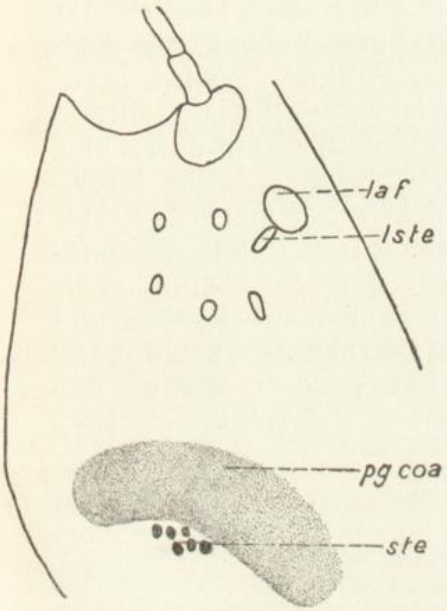


Fig. 578.

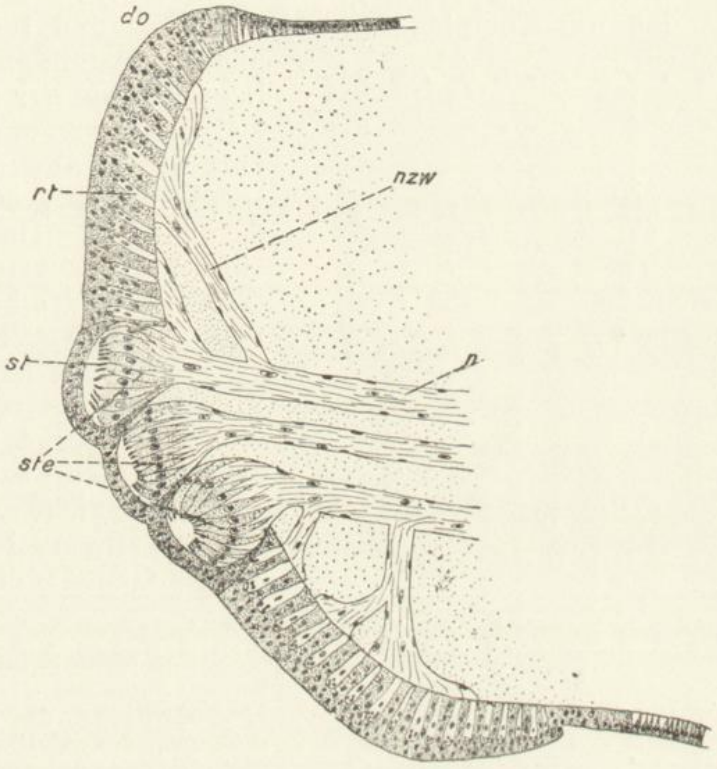


Fig. 579.

Fig. 578. Kopf der Larve von *Dytiscus marginalis* kurz vor der Verpuppung von der Seite gesehen, nach GÜNTHER, um zu zeigen, wie die Anlage des Komplexauges (*pgcoa*) die Stemmata (*ste*) von ihren Linsen (*lste*) abgedrängt hat, *laf* Linse eines rudimentären Augenflecks.

Fig 579. Schnitt durch die Anlage des Komplexauges und die verdrängten Punktaugen der Larve von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *do* dorsal, *n* Nerv, *nzw* Nervenverzweigung, *rt* Retinula, *st* Stäbchen, *ste* Stemmata, *ve* ventral.

Knorpel- und Knochenskelett). Vereinzelt (*Corethra*) tritt das Fazettenauge der Holometabolen schon verfrüht in der Larve auf und wird sehr häufig bei hemimetabolen Larven (Heuschrecken, Libellen, Ephemeriden u. a.) neben den Stirnaugen beobachtet. Zu dieser Auffassung stimmt auch das ontogenetische Verhalten der Fazettenaugen, indem sie die Seitenocellen, wenn sie bei der Larve vorhanden waren, verdrängen, aber nicht aus deren Verschmelzung hervorgehen. Fig. **578** zeigt den Kopf einer Wasserkäferlarve, bei der die Anlage des Fazettenauges (*pgcoa*) die Punktaugen (*ste*) von ihren Linsen (*lste*)

abgedrängt hat, wie dies noch deutlicher aus dem Schnitt (**579**) zu ersehen ist. Die Reste der Punktaugen liegen noch beim erwachsenen Käfer zwischen den Nerven des Fazettenauges. Dieses entsteht, indem die einschichtige Hypodermis stark wuchert und dabei die zahlreichen Kerne in drei Schichten für die Corneagen-, Kristallkörper- und Sehzellen sondert, wobei aber die Einschichtigkeit sich noch lange erhält, indem die Seh- und Kristallzellen durch die ganze Länge der Anlage reichen, während bei Krebsen sofort eine mehrschichtige Epithelwucherung (**503** a) auftritt. Ferner tritt bei den Krebsen das Komplexauge sehr früh, bei Insekten erst nach der Verpuppung auf. Die erste Anlage, die sog. Imaginalscheibe des Auges, zeigt sich freilich schon bei der Larve als eine Epidermisverdickung, ihre Entwicklung zu einem Auge erfolgt aber erst während der Metamorphose. Diese Gegensätze und manche histologische Unterschiede unterstützen die Auffassung, daß die Komplexaugen der Krebse und Insekten unabhängig voneinander entstanden sind. In beiden Klassen liegt wie bei der Ontogenie der Ocellen eine Delamination und nicht eine Invagination vor, wie ja auch die einfachsten Ocellen der Insekten (**562**—**565**) Verdickungen der Epidermis sind. Da das Punktauge ein Linsenauge mit verkehrtem Netzhautbild ist, während die Ommen des Fazettenauges ein aufrechtes Bild entwerfen, so ist im Laufe der Phylogenie in dieser Hinsicht ein bemerkenswerter Wechsel eingetreten. Der obige Stammbaum läßt erkennen, daß die Aehnlichkeit zwischen den Fazettenaugen der Krebse und Insekten nicht auf direkter Abstammung (Homologie) beruht, sondern darauf, daß sie auf Grund derselben Urform die gleichen

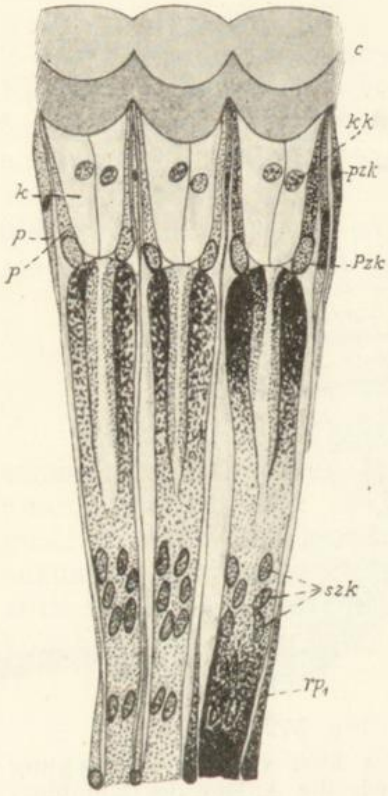


Fig. **580**. Schnitt durch 3 Ommen der Wasserwanze *Notonecta glauca* nach BEDAU, das rechte in Dunkelstellung, die beiden andern in Hellstellung. *c* Cornea, *k* Kristallzelle, *kk* deren Kern, *P*, *p* Haupt- und Nebenpigmentzelle, *Pzk*, *pzk* deren Kerne, *szk* Kern der Sehzelle, *rp* Retinapigmentzelle, *rpzk* deren Kern.

Entwicklungstendenzen geerbt haben (Homoiologie). Diese Aehnlichkeit ist außerordentlich groß, was beweist, daß die Unterscheidung zwischen den homologen und homoiologen Organen in diesen wie in manchen anderen Fällen nur aus dem Gesamtkomplex von Tatsachen heraus möglich ist. Der Unterschied zwischen den Komplexaugen der Krebse und Insekten besteht erstens darin, daß sich bei den Krebsen (**502**, **520**) die Corneagenzellen dauernd als Linsenbildner erhalten, weil die Tiere sich ihr ganzes Leben lang ab und zu häuten, während die Insekten sich nur als Larven häuten und diese Zellen daher bei der Imago eine andere Funktion übernehmen, indem sie sich mit Farbstoffen füllen und als sog. „Hauptpigmentzellen“ (**580**, *F*, **586** Pg^{I}) den Kristallkörper umhüllen, weil sie als Landbewohner mehr dem Licht ausgesetzt sind als die wasserbewohnenden Krebse. Ein zweiter

Unterschied zeigt sich darin, daß die Krebse mit vereinzelten Ausnahmen gut ausgebildete Kristallkörper (eucone Augen) besitzen, um die verhältnismäßig geringe Lichtmenge des Wassers zu sammeln, während bei den Insekten auch einfachere acone und pseudocone Fazettenaugen vorkommen. Dazu gesellen sich als weniger wichtige Unterschiede: die geschichtete „Plättchenstruktur" der Krebsrhabdome, welche bei den Insekten fehlt; die interommären Pigmentzellen weichen in beiden Klassen voneinander ab: bei den Krebsen 2 oder mehr distale Haupt- oder Irispigmentzellen (**520**), bei den Insekten ein doppelter Kranz, nämlich distale Irispigmentzellen und proximale Retinapigmentzellen (**580** *p, pr*). Mesodermales Pigment zu beiden Seiten der Basalmembran, welches als Tapetum dient, kommt in beiden Klassen vor. Das Auge der Insekten steht im allgemeinen auf einer höheren Stufe als dasjenige der Krebse. Während die Komplexaugen der letzteren fast immer wegen des dunkeln Mediums Superpositionsaugen sind, finden wir bei den Insekten überwiegend Appositionsaugen und jene nur bei Dämmerungs- und Nachtinsekten. Trotz dieser aus den Lebensbedürfnissen erklärlichen Unterschiede ist die Uebereinstimmung überraschend groß; in beiden Klassen kann das Auge durch eine mediane Knospungszone wachsen und neigt nicht selten zu einem Zerfall in ein dorsales Stirnauge und ein ventrales Seitenauge; in beiden finden wir in einzelnen Familien ein Tapetum, und sogar die Zahlen der einzelnen Zellarten eines Ommas können übereinstimmen, indem sich entsprechen:

Krebse	2—4 Corneagenzellen	4 Kristallzellen	5—8 Sehzellen	2 oder mehr Iris(Haupt)-pigmentzellen
Insekten	2—20 Hauptpigmentzellen	4 Kristallzellen	8, zuweilen 7, selten 9 oder 10	6 oder mehr distale Neben(Iris)-pigmentzellen und eine Anzahl proximaler Retinapigmentzellen

Die Uebersicht zeigt, daß der Ausdruck Hauptpigmentzelle in beiden Klassen für verschiedene Elemente gebraucht wird. Die zwei Fazettenaugen der Insekten und Krebse werden häufig so groß, daß sie auf dem Scheitel zusammenstoßen, aber nur bei Krebsen kommt es zuweilen zu einer vollständigen Verschmelzung zu einem Auge. Die Augen der Insekten sitzen auch zum Unterschiede von den höheren Krebsen nie auf beweglichen Stielen, können aber weit über die Kopffläche vorspringen zur Vergrößerung des Gesichtsfeldes; in der tropischen Raubfliegenfamilie der Diopsidae (*Achias* ♂, *Diopsis* ♂ und ♀) sitzen sie sogar auf fast körperlangen, dünnen, unbeweglichen Kopffortsätzen, die nach der Seite und etwas nach vorn und oben gerichtet sind. Bei *Diopsis* sind auch die Fühler mit den Augen nach außen gerückt. Bei manchen weiblichen *Diopsis*-Arten sind die Stiele noch kurz. Dieser Zustand ist nützlich, da er den Augen gestattet, nach allen Seiten Umschau zu halten. Das weitere Auswachsen halte ich für eine exzessive Bildung, wie solche nicht selten bei sekundären Geschlechtsmerkmalen beobachtet werden. Das Abschätzen der Entfernung beim binokularen Sehen ist auch möglich bei gewöhnlicher Lage der Augen, denn da die Ommen nach allen Seiten divergieren, werden einige mediale Ommen beider Augen sich vorn mit ihren Sehachsen schneiden. Ein geringer Vorteil ist freilich vorhanden, denn je weiter die Augen auseinanderrücken, um so breiter ist das binokulare Gesichtsfeld vor und hinter denselben.

Zahl der Fazetten und Korrelationsbeziehungen der Augen zum Flugvermögen, Geschlecht, zu Geruchsorganen und Schutzfärbung.

Die Fazetten der Insekten sind meist sechseckig. Es kommen aber auch unregelmäßige vor (*Silpha litoralis*) und in verschiedenen Gruppen viereckige (*Musca domestica*). Ihre Zahl hängt von verschiedenen Umständen ab. Zunächst vom Alter bei denjenigen hemimetabolen Arten, welche sie schon als Larven besitzen und sie mit jeder Häutung vergrößern. So findet sich bei Orthopteren eine dorsale, mediane, durch abweichende Färbung ausgezeichnete Wachstumszone. Ferner ist die Körpergröße von Einfluß, denn je bedeutender diese ist, desto höher ist im allgemeinen die Zahl der Fazetten und damit auch die Größe der Netzaugen, die schließlich bei Libellen und vielen anderen, namentlich räuberischen Insekten so gewaltig werden, daß sie oben auf der Stirn zusammenstoßen und als kuglige Gebilde weit über den Kopf vorspringen. So finden wir unter den Käfern bei der 0,9 mm langen *Trichopteryx grandicollis* in jedem Auge nur 45 Fazetten, bei *Bryaxis haematica* (2 mm Länge) 32, bei *Anthrenus verbasci* (3 mm) 390; bei verschiedenen Käfern von 4 mm Länge schwankt die Zahl in einem Auge von 170—750, bei solchen von 6 mm 125—1520, bei 10 mm 550–2500, bei 15 mm 450—4500, bei 20 mm 625—7300, bei 30 mm 3500—30000. Ganz besonders hängt die Zahl von der Bewegungsfähigkeit ab und ist bei allen gut fliegenden, springenden oder rasch laufenden Insekten sehr hoch, wobei natürlich immer die Körpergröße mitberücksichtigt werden muß: *Bombus* 4000; Biene ♂ 5500, ♀ 5000, Arbeiter 4—5000; *Vanessa urticae* 4500, *Musca domestica* 4900, *Aeschna grandis* 10000, *Sphinx atropos* 12400; Käfer: *Cicindela silvatica* (15 mm) 4500, *Gyrinus natator* (7 mm) 1650. Bei den Aaskäfern ist die Zahl so groß, weil die Augen vermutlich beim Aufsuchen der Kadaver eine Rolle spielen: *Silpha litoralis* (21 mm) 11700, *Necrophorus germanicus* (30 mm) 30000. Bei *Lampyris* haben die ungeflügelten ♀ sehr viel weniger Fazetten als die geflügelten ♂: *splendidula* ♂ 2500, ♀ 300; *noctiluca* ♂ 2600, ♀ 700. Ebenso zeigen die ungeflügelten Arbeiter der Ameisen eine sehr geringe Zahl: *Solenopsis fugax* ♂ 400, ♀ 200, Arb. 6—9. *Formica pratensis* ♂ 1200, ♀ 830, Arb. 600. *Ponera punctatissima* ♀ 100—150, Arb. 1—5.

Im Zusammenhange mit dem besseren Flugvermögen vieler männlicher Insekten finden wir in diesem Geschlecht größere Augen als bei Weibchen. So stoßen sie bei den Bienenmännchen am Scheitel zusammen, während sie bei der Königin und Arbeitsbiene getrennt bleiben. Dasselbe gilt für das Männchen der Ephemeriden und Odonaten im Gegensatz zu den Weibchen. Die nur mit Flügelstummeln versehenen Weibchen der Frostspanner haben viel kleinere Augen als die geflügelten Männchen. Bei Embiiden, Psychiden und Blattläusen entbehren die ungeflügelten Weibchen der Augen, während die geflügelten Männchen sie besitzen. Bei manchen Ephemeriden und Dipteren haben die beweglicheren Männchen Doppelaugen, die Weibchen einfache. In allen diesen Fällen ist die bessere Ausrüstung des Männchens als ein Hilfsmittel beim Aufsuchen und Ergreifen des Weibchens anzusehen. Die Korrelation zwischen Flügel und Fazettenauge spricht sich sehr deutlich darin aus, daß bei den Geschlechtstieren der Termiten die Augen nur während der kurzen Zeit des Hochzeitsfluges benutzt werden. Nach demselben werfen sie die Flügel ab, kopulieren im Nest, und

dann tritt sofort eine Degeneration der Augen und der Ganglien ein. Bei den Phasmiden werden mit der Rückbildung der Hinterflügel auch die Augen kleiner und einfacher. Die blinde Heuschrecke der Mammuthöhle *Rhaphidophora cavicola* hat mit den Augen auch die Flügel verloren, obwohl die Männchen sie als Zirporgane zum Anlocken der Weibchen hätten benutzen können. Die ebenfalls unterirdisch lebenden Käfergattungen *Lathrobium* und *Ptinella* treten in einer geflügelten und einer ungeflügelten Form auf, und nur die erstere besitzt noch Augen, was wohl darauf hinweist, daß die Tiere auch noch an belichteten Teilen der Höhle vorkommen. Die Wechselbeziehungen zwischen Flügel und Fazettenaugen sind also sehr auffallend, denn keine geflügelte Imago läßt die Augen vermissen, und solche ohne Fazettenaugen sind stets auch flügellos. So sind blind und flügellos: der den Schaben verwandte *Hemimerus palpoides,* welcher auf *Cricetomys* lebt; die in Ameisenhaufen zu findende Grabheuschrecke *Myrmecophila acervorum,* die Soldaten, Arbeiter und Larven der Termiten, viele Arbeiter und Weibchen der Ameisen, viele Pupiparen, Nycteribien, Brauliden, Flöhe, während bei den Läusen das Netzauge auf ein Omma rückgebildet ist. Die Larven der Holometabolen besitzen weder Fazettenaugen noch äußere Flügelanlagen, während bei vielen hemimetabolen Larven beide vorkommen. Die flügellosen Dipteren der Kerguelen stehen in der Zahl der Fazetten hinter ihren geflügelten Verwandten zurück.

Eine andere Korrelation besteht zwischen den Fazettenaugen und den Fühlern als Trägern der Geruchs- und Tastorgane. Viele Arten von Fliegen, Libellen, Singcicaden, Acridiern, Ephemeriden u. a. haben sehr große Augen, die bei den Männchen häufig noch stärker ausgebildet sind als bei den Weibchen, aber kleine Fühler. Es sind „Augentiere" (Forel). Sind die Fühler geschlechtlich differenziert, wie bei vielen Hymenopteren, Schmetterlingen, Käfern, Mücken und anderen „Antennentieren", so haben Männchen und Weibchen gleich große Netzaugen. Ebenso pflegen Höhleninsekten, Ameisengäste und andere Dunkelformen rudimentäre oder fehlende Augen, aber lange Fühler zu besitzen, so die Locustide *Troglophilus cavicola* und der myrmecophile Käfer *Claviger testaceus.*

Endlich bestehen auch Wechselbeziehungen zwischen Schutzfärbung und Fazettenauge, indem z. B. die flügellose nur nachts auf Nahrung ausgehende Stabheuschrecke *Dixippus morosus* und das seine Flügel nur zur Mimicry brauchende wandelnde Blatt (*Phyllium* ♀) trotz ihrer trägen Lebensweise gut entwickelte Sehorgane haben, damit sie die passende Umgebung aufsuchen können. *Dixipus* und manche Feldheuschrecken ändern ihre Färbung je nach der Umgebung durch das Spiel der Chromatophoren, wobei das Auge den Reflex vermitteln oder beschleunigen dürfte. Dasselbe gilt wohl für die grünen und braunen Individuen von *Mantis religiosa,* welche meist eine passende Umgebung aufsuchen.

Bezüglich der **Leistungen** sei hervorgehoben, daß gut entwickelte Fazettenaugen scharfe Bilder geben, denn die Insekten vermögen vielfach Entfernungen genau abzuschätzen. So machen *Cicindela, Buprestis* u. a. genaue Flugsprünge. Das Männchen der Heuschrecke *Pezotettix pedestris* lockt das Weibchen nicht durch zirpen an, sondern wartet, bis es zufällig vorüberläuft, und springt ihm dann auf den Rücken. Junge Locustiden auf den Spitzen der Grashalme springen

so auf Schmetterlinge, daß ihr Kopf genau vor dem Kopf der Beute liegt. Man kann viele Insekten durch starkes Bewegen eines Gegenstandes in mehr als einem Meter Entfernung zum Fliehen bringen. Das Vermögen Formen zu erkennen geht daraus hervor, daß man Bienen, Hummeln und Wespen auf Futterplätze von bestimmter Form (runde, elliptische, sternförmige Scheiben) dressieren kann.

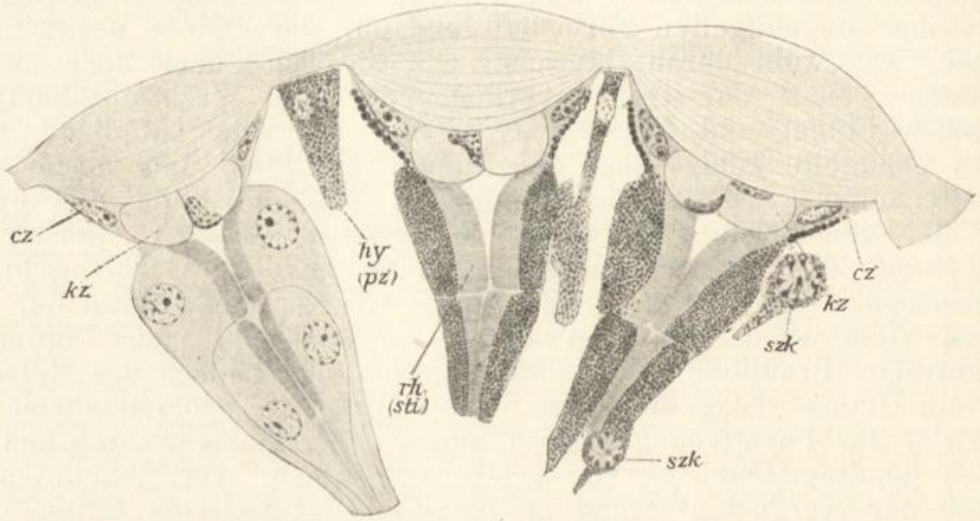


Fig. 581. 3 Ommata von *Lepisma saccharinum* (links ohne Pigment und schematisch), nach HESSE. *cz* Corneagenzelle, *kz* Kristallkegelzelle, *hy* Hypodermis, *pz* Pigmentzelle, *rh* Rhabdom, *sti* Stiftchensaum, *szk* Kern der Sehzelle.

Bau der Fazettenaugen.

Die Linse (Fazette) ist nur auf frühen Stadien einschichtig (**595**), später zweischichtig (**584**, **596**), zuweilen sogar dreischichtig. Die äußerste Schicht ist die hellste und festeste, die darauf folgende ist dunkler und weicher. Jede Schicht besteht aus Chitinlamellen, die allmählich eintrocknen und sich fest aneinander schließen. Die Abscheidung der Linse erfolgt ursprünglich bei manchen niedrigen Augentypen von den Kristallzellen und den Corneagenzellen (**581**), auf höherer Stufe nur von letzteren, welche gleichzeitig die Hauptpigmentzellen sind (**580**, **584**). Die Linsen sind meist bikonvex, wobei häufig die innere Fläche stärker gewölbt ist als die äußere. Die GRENACHERsche Einteilung in acone, pseudocone und eucone Augen entspricht trotz gewisser Uebergänge den Tatsachen. Die aconen Augen haben vier durchsichtige Kristallzellen (**580**, **582**), aber noch keine Ausscheidungsprodukte in ihrem Protoplasma. Sie bilden den ursprünglichen Zustand, welcher bei Thysanuren (*Lepisma*, **581**), Hemipteren und vielen Käfern beobachtet wird. Bei den pseudoconen Augen scheiden die Kristallzellen nach vorn eine flüssige oder weiche lichtbrechende Sub-

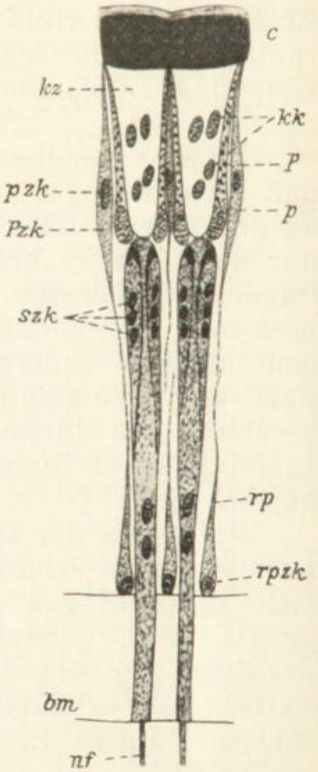


Fig. 582. 2 acone Ommen der Wasserwanze *Hydrometra palustris* nach BEDAU. *bm* Basalmembran, sonst wie **580**.

stanz aus (**586**, **591**), welche von den Hauptpigmentzellen zusammengehalten wird. Solche Augen kommen den Fliegen und einigen andern Insekten zu. Die große Mehrzahl der Insekten ist eucon, d. h. die vier Kristallzellen scheiden in ihrem Innern eine mehr oder weniger feste Masse aus, welche durch enge Zusammenlagerung oder Verschmelzung den vierteiligen Kristallkegel aufbaut. Die vier sog. SEMPERschen Kerne pflegen dem distalen breiten Ende des Kegels, wie bei den meisten Krebsen, kappenförmig aufzusitzen. Da der Kegel zuweilen sehr weich und dann vom Protoplasma schwer zu unterscheiden ist, läßt sich der Gegensatz zwischen aconen und euconen Augen in solchen Fällen schwer durchführen.

Acone Augen. Die einfachsten Fazettenaugen der Insekten finden wir bei der Thysanure *Lepisma saccharinum,* bei der jederseits zwölf Ommen dicht nebeneinander stehen (**581**). Der geschichteten großen Linse liegen 4 Kristallzellen und weiter nach außen 2 corneagene Zellen an, und diese 6 Zellen bilden sie wahrscheinlich. Die Retinula ist zweischichtig und setzt sich zusammen aus 3 proximalen und 4 distalen pigmentierten Sehzellen mit breiten Stiftchensäumen. Nebenpigmentzellen fehlen, aber als Vorläufer derselben finden wir große pigmentierte Hypodermiszellen zwischen den Linsen. Ein solches Auge schließt sich ungezwungen an die Stemmata der Raupen und Phryganeenlarven an, steht sogar durch das Fehlen eines Kegels noch tiefer als diese. Bei nahen Verwandten, nämlich bei *Machilis* und Poduren, ist ein Kegel vorhanden, ein Beweis, wie leicht sich der Uebergang vom aconen zum euconen Typus vollzieht. — Als Beispiel eines voll ausgebildeten aconen Ommas sei von den Wanzen *Notonecta glauca,* der gemeine Rückenschwimmer, herangezogen (**580**). Die Linse besteht, wie bei den meisten Komplexaugen der Insekten, aus einer äußeren hellen und festen und einer inneren dunkleren und weicheren Schicht. Sie wird von den 4 Kristallzellen und den 2 Hauptpigmentzellen (*P*), welche den Corneagenzellen von *Lepisma* entsprechen, erzeugt. Die ursprüngliche Zweischichtigkeit der Retinula ist noch bei *Corixa* in Gestalt von 4 proximalen und 4 distalen Sehzellen vorhanden. Bei den übrigen Wasserwanzen ist sie, wie bei den meisten Insekten, verschleiert; wir finden bei ihnen 8 pigmentierte Sehzellen, 6 periphere distale, welche einen Kranz bilden, und 2 zentrale, welche von der Basalmembran her sich zwischen sie einschieben. Aus der Lage der Kerne geht diese Sonderung deutlich hervor. Von den zentralen Sehzellen ist eine so lang wie die äußeren, die andere ist sehr klein und schmiegt sich der Basalmembran an. Es sind 18 distale Nebenpigmentzellen (*p*) vorhanden, von denen 12 zu zwei benachbarten Ommen gehören, dazu noch eine Anzahl retinale (*rp*). Diese Nebenpigmentzellen sind aus interommären Hypodermiszellen hervorgegangen. Bei einer andern Wasserwanze, *Hydrometra palustris* (**582**), haben sich die Sehzellen so verlängert, daß sie weit über das Niveau der retinalen Pigmentzellen herausragen. Von diesen distalen Nebenpigmentzellen sind 6 vorhanden (vgl. **517**), von denen je eine zu drei Ommen gehört. — Eine andere Eigentümlichkeit aconer Augen wird bei manchen Käfern (Malacodermata, Elateriden) beobachtet, indem die Cornea sich in einen langen lichtbrechenden Fortsatz (Processus corneae, *Pc,* **583**) auszieht, welcher den fehlenden Kristallkegel ersetzt. Ein solcher Processus kann aber auch in euconen Augen auftreten (Schmetterlinge, *Sialis*), und ist wohl als eine äußere Abscheidung der Kristallzellen

anzusehen. Bei dem abgebildeten Schnellkäfer werden die Kristallzellen von lichtbrechender Substanz (x) umgeben, deren Herkunft zweifelhaft ist. Acon sind von den Käfern die Hetero-, Tetra- und Trimera und von den Pentamera die Silphiden, Staphyliniden, Histeriden. — Einen Uebergang von den aconen zu den euconen Augen stellen die etwa 300 stark divergierenden Fazetten des Ohrwurms (**584**) dar. Die Linse der Larven besteht aus dem hellen äußeren Teil, zu dem später noch der innere hinzugefügt wird, und zwar durch Ausscheidung der sehr großen Hauptpigmentzellen, welche sich mit einer inneren hellen Portion der Cornea dicht anschmiegen, während nach

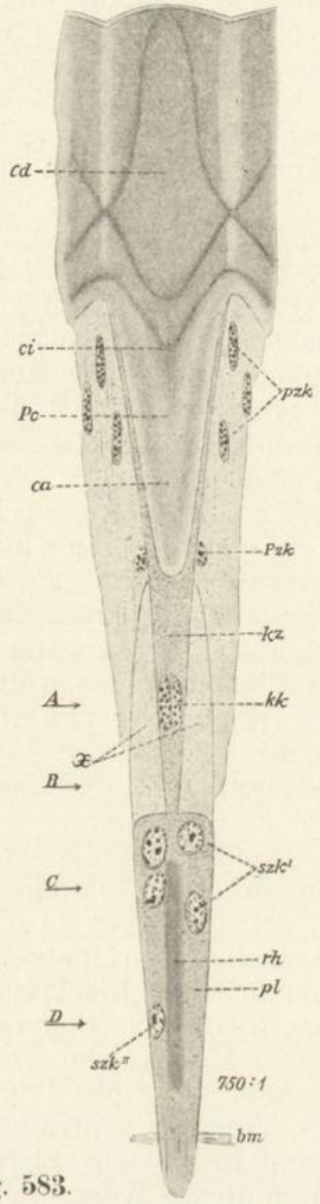


Fig. 583.

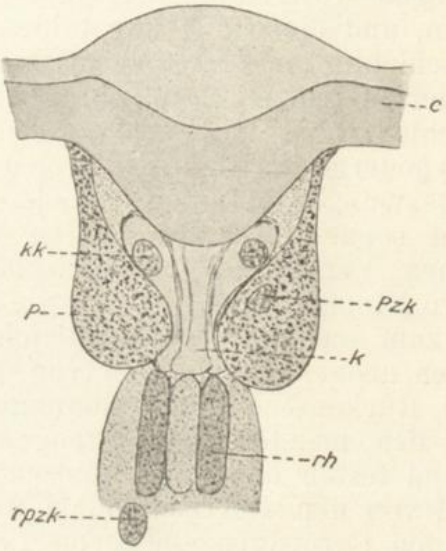


Fig. 584.

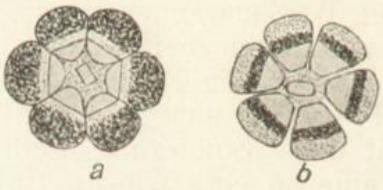


Fig. 585.

Fig. **583**. Medianschnitt durch das acone entpigmentierte Omma des Schnellkäfers *Elater sanguineus* nach KIRCHHOFFER. *Cd* distaler Teil der Cornea, *ci* innere, *ca* äußere Schicht derselben, *Pc* Processus corneae, *pl* Plasma der Sehzellen, *X* lichtbrechende Substanz um die Kristallzellen herum von zweifelhafter Herkunft. Sonstige Bezeichnungen wie **580**, **581**.

Fig. **584**. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums von *Forficula auricularia* nach JÖRSCHKE. *k* Kristallkegel (hier nur angedeutet). Bezeichnungen wie früher.

Fig. **585**. Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Forficula* nach JÖRSCHKE. *a* Pigment in Dunkelstellung, *b* in Lichtstellung.

außen das Protoplasma viel Pigment enthält. Die 4 Kristallzellen umschließen eine durchsichtige chitinige Masse als erste Andeutung eines Kegels (k). Es sind 6 periphere und 2 zentrale Sehzellen vorhanden, von denen jene kurze dicke Rhabdomere, diese ein scheinbar einheitliches

zentrales Rhabdomer bilden. Das Pigment verteilt sich im Dunkeln (**585**) gleichmäßig nach außen von den Schaltzonen des Rhabdoms, während es im Lichte sich ihm eng anlegt. Zahlreiche Nebenpigmentzellen enden mit distaler Verbreiterung an der Cuticula.

Pseudocone Augen sind daran zu erkennen, daß die von den 4 Kristallzellen ausgeschiedene weiche oder flüssige lichtbrechende

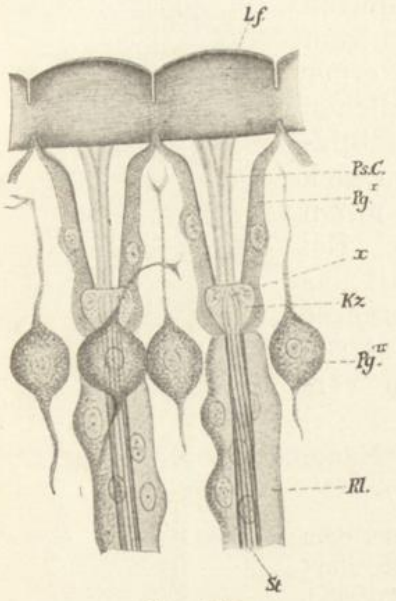


Fig. 586.

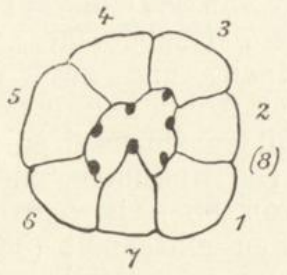


Fig 587.

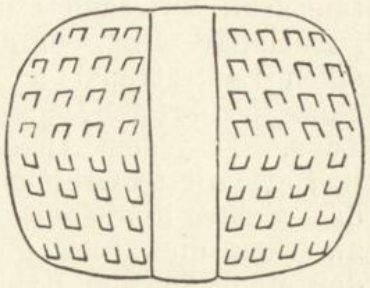


Fig. 588.

Fig. **586**. 2 Ommata aus dem pseudoconen Auge von *Musca vomitoria* nach GRENACHER. *Ps.C* Pseudoconus. *x* Verlängerung der Rhabdomeren (*St*) zwischen die Kristallzellen (*Kz*) hinein, *Lf* Linsenfazette, *Pg* Haupt-, Pg^{II} Nebenpigmentzelle, *Rl* Retinula.

Fig. **587**. Schematischer Querschnitt durch eine Dipterenretinula nach DIETRICH.

Fig. **588**. Schematischer Frontalschnitt durch einen Dipterenkopf zur Demonstration der Lage der Rhabdome in den beiden Komplexaugen. Nach DIETRICH.

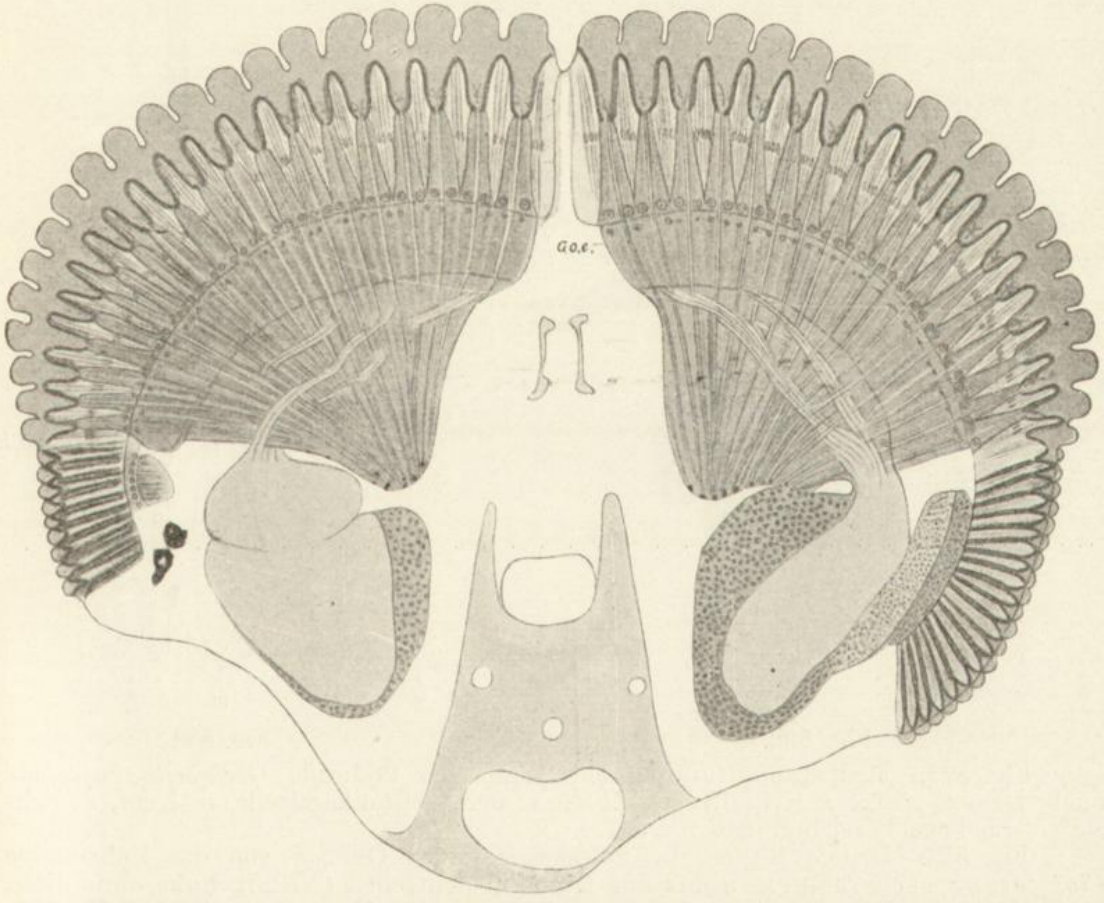


Fig. **589**. Schräger Frontalschnitt durch den Kopf der *Simulium*-Mücke, ♂, nach DIETRICH. *G.o.e* äußeres Opticusganglion.

Masse vor diesen liegt und von den Hauptpigmentzellen zusammengehalten wird. Sie sind charakteristisch für Fliegen und Mücken. Bei vielen Fliegenarten treten die distalen Enden der Rhabdomere in die Kristallzellen hinein (**586** *x*). Es sind ursprünglich 8 Sehzellen vorhanden, von denen aber eine (die achte zwischen 1 und 2 in **587**) bis auf Spuren rudimentär wird, so daß 7 Rhabdomere sich um einen Zentralkanal anordnen, und zwar in einer ganz eigenartigen, aus der Abbildung ersichtlichen Lage. In jedem Auge bilden sie zwei spiegelbildlich orientierte Gruppen von Retinulae, indem sich das siebte Rhabdomer von oben bzw. von unten zwischen die sechs übrigen einschiebt (**588**). Bei den Männchen der Kriebelmücken (**589**) zerfällt das Auge in ein sehr großes Scheitel- und ein kleineres Seitenauge. In dem ersteren sind die Ommen so ver-



Fig. **590**.

Fig. **590**. Kopf des Männchens der *Simulium*-Mücke, vergr. Nach DIETRICH.

Fig. **591**. Omma aus dem pseudoconen Scheitelauge einer Kriebelmücke ♂ (*Simulium*-sp.), nach DIETRICH. *bm* Basalmembran, *G.o.e* äußeres Ganglion opticum, *nv.G* Nervenfasern, *nv.net* Retinulanervenfasern. Sonst wie **586**.

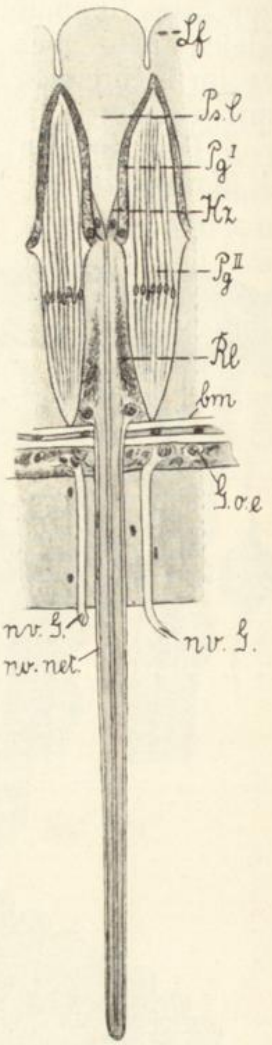


Fig. **591**.

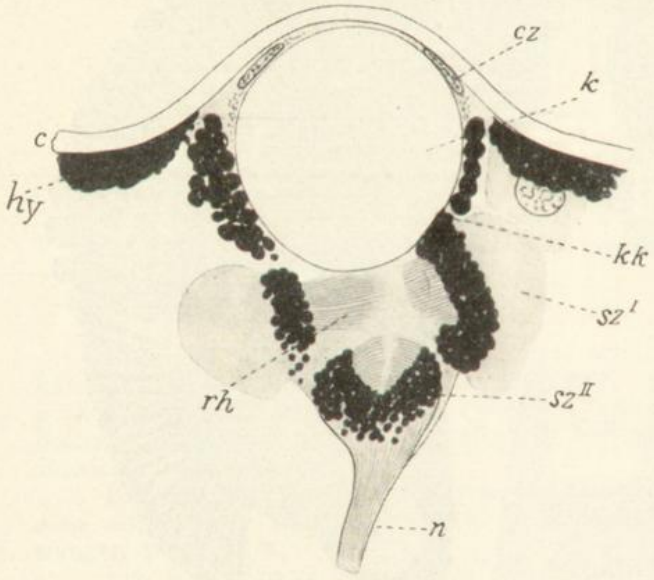


Fig. **592**.

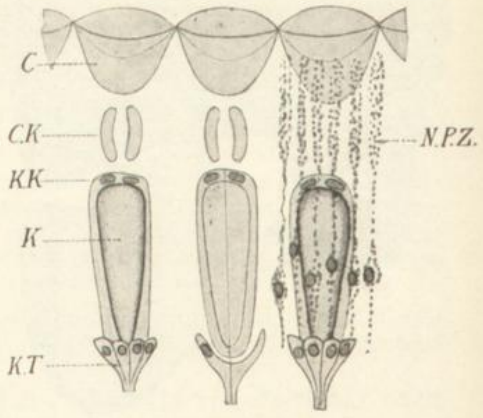


Fig. **593**.

Fig. **592**. Medianschnitt durch ein Omma der Poduride *Orchesella rufescens* nach HESSE. $^{750}/_{1}$. *k* Kristallkegel, *kk* Kern der Kristallkegelzelle, *n* Nerv, *sz* Sehzelle. Sonstige Bezeichnungen wie **581**.

Fig. **593**. Distale Region des Stirnauges mit 3 Ommen von der Ephemeride *Cloë fuscata* nach ZIMMER, rechts mit Nebenpigmentzellen (*N.P.Z*), links ohne diese, in der Mitte im Längsschnitt. *C* Cornea, *C.K* Kern der Corneagenzellen, *K* Kristallkegel, *KK* Kern der Kristallzellen, *KT* Kernteil der Retinula.

größert, daß sie die Basalmembran durchbrechen und gegen die untere Fläche des äußeren Augenganglions (**590**) konvergieren. Dadurch entsteht eine sehr eigentümliche Zweiteilung der einzelnen Ommen, deren Einzelheiten aus **591** zu ersehen sind. Der Pseudoconus ist mit der Linse verschmolzen und wird von 2 Hauptpigmentzellen umfaßt; die 4 Kristallzellen sind klein; 48 Nebenpigmentzellen umhüllen das verbreiterte äußere Ende der Sehzellen, während das innere mit dem Rhabdom in geradem oder gebogenem Verlauf das Ganglion durchsetzt. 6 Rhabdomere umschließen ein zentrales sehr dünnes siebtes, während von der achten Sehzelle nur der Kern nachweisbar ist. Die vom inneren Ganglion kommenden Nerven winden sich zwischen den Rhabdomen (**590**) hindurch, um zu den Ganglienzellen des äußeren (**591** *G.o.e*) zu gelangen. Ein echtes pseudocones Auge wurde von Johnas bei dem Kleinschmetterling *Adela* gefunden. Beim Männchen der Aprilfliege (*Bibio marci*) ist das Seitenauge pseudocon, das höher entwickelte und mit verlängerten Ommen versehene Stirnauge eucon. Die langgestielten Augen der Diopsiden (s. oben) zeigen den gewöhnlichen Bau, aber die nach vorn gerichteten Ommen sind fast doppelt so lang und breit wie die übrigen, also besonders geeignet zum Fixieren der Beute.

Eucone Augen finden sich bei den Insekten in weitester Verbreitung von den Apteryoten (Poduren, *Machilis*) an durch die Orthopteren, Neuropteren und Käfer hindurch bis zu den hochdifferenzierten Hymenopteren und Lepidopteren, ein Beweis, daß sich das acone Auge leicht durch mehr oder weniger feste Abscheidungen im Innern der vier Kristallzellen in ein eucones verwandelt. Dabei können die einzelnen Teile des Ommas sehr verschieden sein, wie folgende Beispiele beweisen mögen. Ein in mancher Hinsicht sehr primitives Omma besitzt die Poduride *Orchesella* (**592**), bei der die Linse durch die weit nach außen vorgewölbte Cuticula und den sehr großen, wahrscheinlich vierteiligen runden Kristallkörper ersetzt wird. Die 2 Corneagenzellen haben noch die ursprüngliche Lage und sind noch nicht zu Hauptpigmentzellen geworden. Nebenpigmentzellen fehlen. Die Retinula besteht aus 4 distalen und 3 proximalen pigmentierten Sehzellen mit typischen Stiftchensäumen. In dem Stirnauge der Ephemeride *Cloë* (**593**) finden wir ebenfalls 2 Corneagenzellen (*CK*) als Linsenbildner distal von den Kristallzellen und um den äußeren Teil des Ommas zahlreiche Nebenpigmentzellen. Das Auge ist ein typisches Dämmerungs(Superpositions)auge, in welchem die Rhabdome (**594** *RhT*) nur die proximale Hälfte einnehmen. Die Sehzellen verschmälern sich dann zu einem dünnen Strang, welcher vor dem Kegel sich kelchförmig erweitert und hier 7 Kerne umschließt (**593** *KT*). Die Stränge werden von dünner homogener Gallerte umgeben. Die Sehzellen bilden in der gewöhnlichen Weise ein dickes siebenteiliges Rhabdom und besitzen außerdem an ihrer Peripherie je ein Nebenstäbchen. An der Basis von jedem Omma liegen 10—12 Kerne unbekannter Bedeutung, vielleicht gehören sie zu mesodermalen Pigmentzellen, denn man findet bei den im Lichte getöteten Tieren braunes Pigment in der Umgebung dieser Kerne, welches im Dunkeln (**594**) durch die Basalmembran hindurch in die Nervenschicht wandert. Während bei *Orchesella* und *Cloë* die Corneagenzellen dauernd vor dem Kegel liegen, finden wir sie unter den übrigen Insekten in dieser Stellung nur bei einigen hemimetabolen Larven, um die Linse zu bilden. Nachdem diese dann für die Imago ausgeschieden ist, wandern sie an

dem Kegel hinab und verlieren dann häufig die Verbindung mit der Cornea. So finden wir die Kerne (**595** *Pzk*) bei einer frisch gehäuteten Larve von *Locusta viridissima* noch dicht unter der Linse und neben den Kernen der Kristallzellen (*kk*), während sie auf einem etwas älteren Stadium (**596**) mit zweischichtiger Linse proximalwärts gewandert sind: aus den Linsenbildnern sind Hauptpigmentzellen geworden. Bei den holometabolen Insekten treten die Fazettenaugen erst bei der Imago auf,

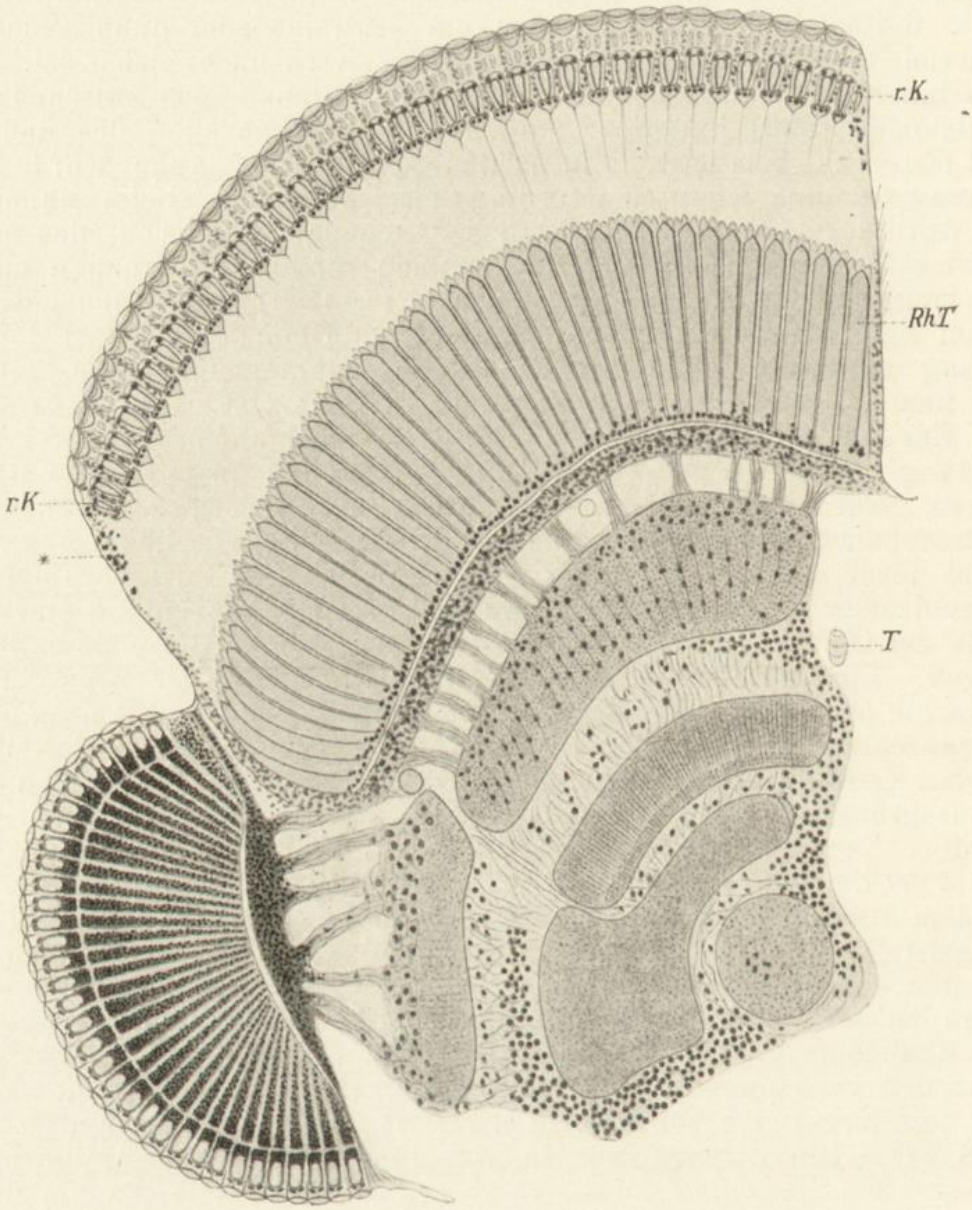


Fig. 594. Schnitt durch das Seiten- und Stirnauge der Ephemeride *Cloë fusc ata* ♂ nach ZIMMER. $^{186}/_{1}$. *rk* rudimentäre Kegel, * Kernteile der Retinulae ohne Kegel, *T* Trachee, *RhT* Rhabdomteile der Retinulae.

und sie besitzen daher statt der Corneagenzellen zwei Hauptpigmentzellen neben dem Kegel, welche bis zur Linse reichen können. Es lassen sich unter ihnen wie bei den Krebsen (vgl. S. 513) zwei Hauptgruppen unterscheiden: Appositionsaugen für Taginsekten mit langem, bis zum Kegel reichenden Rhabdom und vollständiger Pigmentumhüllung und Superpositionsaugen für Dämmerungs- und Nacht-

insekten mit kurzem proximalen Rhabdom und Pigmentlücke in der mittleren Region des Ommas. Fig. **597** läßt diesen Gegensatz bei den Schmetterlingen deutlich erkennen, wobei noch bemerkenswert ist, daß der Teil der Retinula zwischen Rhabdom und Kegel bei den Nachtfaltern sehr dünn ist, ähnlich wie bei *Cloë* (**594**), und nur dort anschwillt, wo 6 Kerne von den 8 Sehzellen zusammenliegen. Interessant ist das Auge der *Macroglossa stellatarum,* die zu den Schwärmern gehört, aber am Tage umherfliegt: das Rhabdom findet sich nur im basalen Drittel wie bei Nachtschmetterlingen, aber die Nebenpigmentzellen enthalten so viel Farbstoff, daß seitliches Licht nicht zu dem Rhabdom gelangen kann. Ein echtes Superpositionsauge besitzt auch der schön gefärbte und im Sonnenschein umherfliegende, megaloptere Netzflügler *Ascalaphus macaronius,* weil seine Verwandten (*Myrmeleon*) Dämmerungsformen sind. Ebenso besitzen manche Käfer, wie *Trichius fasciatus* und *Geotrupes*-Arten, welche am Tage wie in der Dämmerung lebhaft sind, kurze Rhabdome und viel Pigment in dem davor liegenden Teil der Retinula.

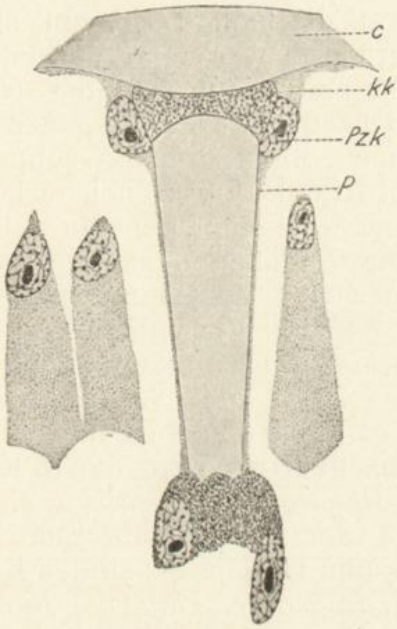


Fig. 595.

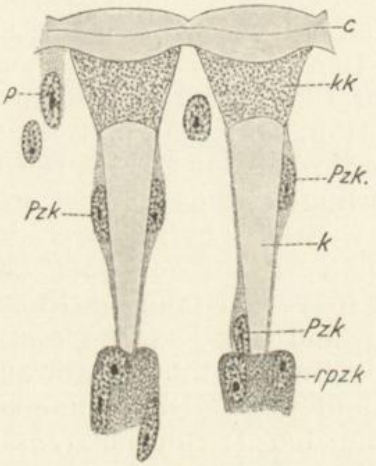


Fig. 596.

Fig. **595**. Längsschnitt durch den distalen Teil des Ommas einer frisch gehäuteten Locustidenlarve nach JÖRSCHKE. *k* Kristallkegel, sonstige Bezeichnungen wie **580**.

Fig. **596**. Aelteres Stadium als **595**.

Als ein Hilfsmittel zum Sehen in der Dämmerung ist die Eigentümlichkeit des Arthropodenauges anzusehen, daß Linse und Kristallkörper das ultraviolette und in geringerem Grade wohl schon das violette Licht in grünliches Fluoreszenzlicht verwandeln. Der dioptrische Apparat wird dadurch gleichsam in einen schwach leuchtenden Körper verwandelt, der einerseits die Sehzellen etwas reizt und sie dadurch für schwache Strahlen des sichtbaren Spektrums empfänglich macht, andererseits die schädliche Wirkung der kurzwelligen Strahlen ausschaltet. Die Fluoreszenz wird selbst durch solche ultraviolette Strahlen hervorgerufen, welche tangential die Corneae treffen. Bei Dämmerungsinsekten umgreift das distale Rhabdomende häufig die Spitze des Kristallkegels kelchartig auf eine kürzere oder längere Strecke, wodurch eine breite Fläche zur Aufnahme des Reizes geschaffen wird. Sie dient vermutlich ebenfalls der Ausnutzung geringer Lichtmengen.

Sehzellen. Ich gehe hier noch auf einige Einzelheiten der Retinula ein. Bei der Mehrzahl der Insekten sind 8 Sehzellen vorhanden, so daß man diesen Zustand als den ursprünglichen ansehen darf. Nur bei sehr hoch stehenden Formen wird die Zahl größer, so bei der Honigbiene manchmal 9, bei manchen Schmetterlingen (Lycäniden) bis 10. Sehr viel häufiger ist eine Rückbildung von einer oder von mehreren Zellen, die dann immer am proximalen Ende eintritt, weil hier der funktionelle Reiz des Lichts am geringsten ist. Die rudimentäre Sehzelle nimmt aber immer eine ganz bestimmte Stellung zu den übrigen ein, ein Beweis, daß die Rückbildung in den Vererbungsmechanismus einbezogen worden ist. Aus dem Verhalten der Apterygoten — *Lepisma* (**581**), *Orchesella* (**592**) — ist zu schließen, daß die Zellen ursprünglich in zwei Schichten von 3 + 4 Zellen angeordnet waren, was bei sehr vielen Insekten noch in einer proximalen und einer distalen Gruppe von Kernen zum Ausdruck kommt (**580**, **583**, **592**, **597**). Die Zellen, und zwar zuerst die dem Licht am meisten ausgesetzten distalen, haben sich vergrößert, was eine Verlängerung der Rhabdomere mit sich brachte. So erstrecken sich bei *Gryllus*, *Periplaneta* und *Corixa* die 4 distalen Sehzellen durch die ganze Länge der Retinula und 4 kleinere Zellen bilden eine proximale Gruppe. Bei Locustiden finden wir 5 lange und 3 proximale kurze, bei Acridiern 6 und 2. Bei *Forficula* (**585**), Wanzen und Mücken liegen die 2 kleinen Zellen im Innern der Rhabdomröhre der 6 größeren, und bei Wasserwanzen trägt die eine der 2 zentralen Zellen noch ein langes Rhabdomer, während das andere rudimentär ist. Bei Phasmiden und Nachtschmetterlingen sind 7 große und eine kleine basale rudimentäre vorhanden, während bei *Mantis* die kleine Zelle weit vorn neben dem distalsten Kern der 7 großen Zellen liegt. Bei den Neuropteren liegen 7 Kerne in der distalen Hälfte der Sehzellen, während der 8. Kern in die Mitte und bei *Panorpa communis*, *Rhyacophila dorsalis* u. a. in die Nähe der Basalmembran gewandert ist und das distale Ende dieser Zelle andeutet. Die Rhabdome sind lang und reichen bis zu den Kristallkegeln bei den Tagformen (*Halesus*, *Hydropsyche*, *Panorpa*, *Raphidia*), kurz sind sie bei den abends fliegenden *Myrmeleon* und *Chrysopa*. Der Querschnitt des Rhabdoms der Netzflügler zeigt meist einen sechsstrahligen Stern mit zentralem Hohlraum und einem sechsteiligen Bau als Zeichen der Entstehung aus ebenso vielen Sehzellen. Dem Rhabdom liegt zuweilen noch ein 7. Rhabdomer als kleine Erhebung an. Bei *Panorpa* sind alle 7 Rhabdomeren zu einem einheitlichen Stab mit rundem Querschnitt verschmolzen. *Raphidia ophiopsis* ist sehr merkwürdig, weil sie nach den Rhabdomen gleichzeitig ein Appositions- und ein Superpositionsauge besitzt: sie hat ein durch die ganze Länge der Retinula reichendes dünnes Hauptrhabdom, welches von 5 Sehzellen ausgeschieden wird, und ein kurzes dickes dreilappiges Nebenrhabdom in der Mitte der hier pigmentfreien Retinula, welches von 4 Sehzellen gebildet wird, von denen 2 zu jenen 5 gehören. Bei *Myrmeleon formicarius* erzeugt die 8. Zelle ein Nebenstäbchen, welches sich dem Hauptrhabdom anschmiegt. Bei manchen Käfern rückt die kleine Zelle als „Basalorgan“ unter die Retinula und trägt ein kleines Rhabdomer, welches mit dem Rhabdom verwächst. Es macht dann den Eindruck, als ob das Rhabdom in diese Zelle hineinragt (**598**). Bei den Dipteren (**587**) fehlt die 8. Zelle ganz oder ist rudimentär. 8 gleich große Sehzellen sind charakteristisch für die Hymenopteren. Die 8 Kerne liegen

bei *Vespa* auf mittlerer Höhe des Ommas ungefähr in einer Ebene, bei anderen auf zwei oder drei Höhen verteilt. Nur bei Formiciden (*Camponotus* ♀) und Chalcididen (*Pteromalus*) liegen die Kerne auf ganz verschiedenen Höhen, und da die Zellen sehr dünn sind, springen sie dort, wo der Kern liegt, weit nach außen vor, so daß der Querschnitt unregelmäßig wird. Die Rhabdome der Insekten sind meist breit (**585**) und umschließen einen Kanal, der bei den eben erwähnten Gruppen noch ein zentrales Rhabdomer enthält. Bei Schmetterlingen und manchen andern Gruppen verschmelzen die Rhabdomere so fest, daß keine Teil-

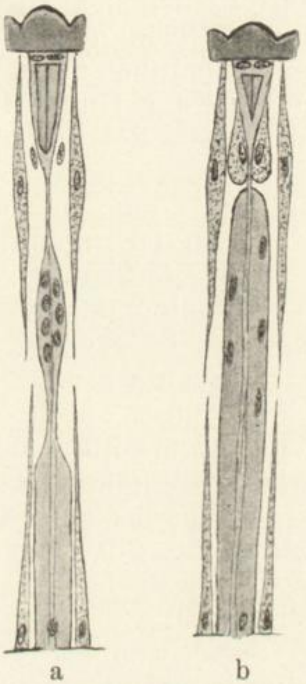


Fig. 597.

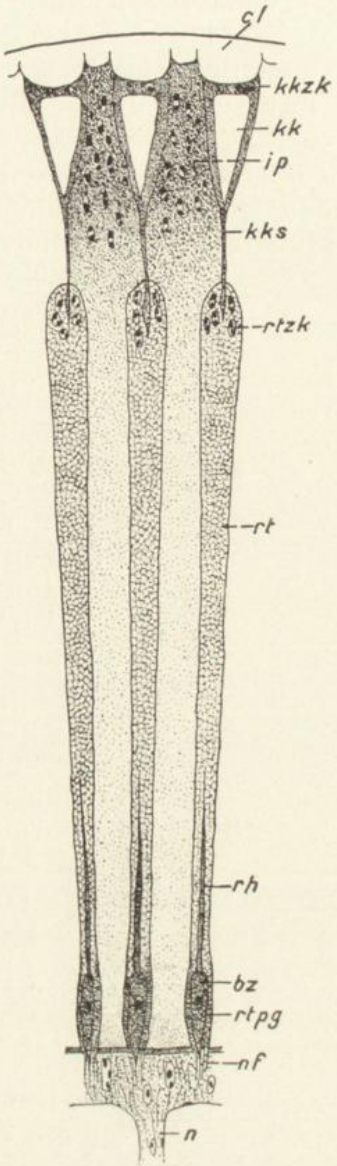


Fig. 598.

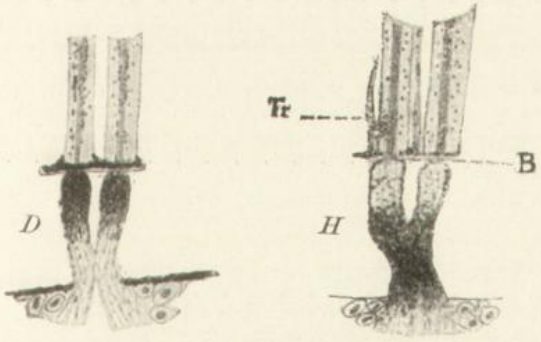


Fig. 599.

Fig. 597. Schematische Darstellung des Fazettenauges, a eines Nachtschmetterlings (Superpositionsauge), b eines Tagfalters (Appositionsauge). Nach JOHNAS.

Fig. 598. Längsschnitt durch 3 Ommen von *Dytiscus marginalis* nach GÜNTHER. *bz* Basalzelle, *cl* Corneallinse, *ip* Irispigment, *kk* Kristallkegel, *kks* Kristallkegelscheide (Hauptpigmentzellen), *kkzk* deren Kern, *n* Nerv, *nf* Nervenfaser, *rh* Rhabdom, *rt* Retina, *rtpg* deren Pigment, *rtzk* deren Kern.

Fig. 599. Proximales Ende der Retinula von *Vanessa urticae* nach DEMOLL. *D* Dunkelstellung, *H* Hellstellung, *B* Basalmembran, *Tr* Trachee.

linien auf den Schnitten zu erkennen sind. Bei den Fliegen (**587**) bilden die Rhabdomere meist schmale Längsrippen am Innensaum der

Sehzellen, und ihre distalen Enden treten zwischen die Kristallzellen (**586**). Stiftchensäume sind an den Rhabdomeren der Insekten nur selten (*Periplaneta*) deutlich zu erkennen. Die aus den Sehzellen austretenden Nervenfasern hängen durch drei Ganglien mit dem Gehirn zusammen (**590, 594**).

Tracheen finden sich immer zwischen den Nervenfasern und dringen durch die Basalmembran hindurch in den proximalen Teil des Auges ein, wobei sie bei Wasserwanzen und Dipteren die Chitinspirale einbüßen. Bei Syrphiden, megalopteren Netzflüglern und manchen Schmetterlingen umhüllen sie die Ommen so dicht, daß sie vermutlich als Tapetum dienen und alle schief einfallenden Strahlen zum Rhabdom reflektieren. In demselben Sinne kann auch das gelbe Pigment in den Irisnebenpigmentzellen und oberhalb der Basalmembran bei manchen Orthopteren dienen. Das Leuchten der Augen der Nachtschmetterlinge in der Dunkelheit beruht auf dem vom Tapetum zurückgeworfenen Licht, welches aber nur in der Dunkelstellung des Pigments eintritt und daher bei Belichtung verschwindet.



Fig. **600**. Hell- (*H*) und Dunkelstellung (*D*) im Omma einer Noctuide. *cl* Linse, *kk* Kristallkegel, px_1 Hauptpigmentzelle, px_2 Neben(Iris)pigmentzelle, welche irrtümlich so groß gezeichnet ist, daß sie auch die Retinapigmentzelle umfaßt. *szk* Kern der Sehzelle, *rh* Rhabdom, *nf* Nervenfasern. Nach Hess.

Pigmentwanderungen kommen in zweierlei Formen vor. Die meisten Fazettenaugen der Insekten sind Appositionsaugen (vgl. S. 586) und zeigen dann bei einigen Gruppen Verschiebungen des Farbstoffs, je nach der Belichtung nur in den Sehzellen oder in der Umgebung der Nervenfasern. Eine solche beschränkte Pigmentwanderung, durch welche das Auge seinen Charakter nicht wesentlich ändert, haben wir schon von *Forficula* (**585**) kennen gelernt. Sie ist auch nachgewiesen worden für eine Anzahl Tagfalter (*Vanessa, Thecla, Gonopteryx*), welche an Waldrändern und zwischen Gebüsch fliegen und daher häufig starken Lichtschwankungen ausgesetzt sind. In der Dunkelstellung (**599**) wandert das Pigment der Nervenfasern in die Tiefe, im Lichte rückt es an die Basalmembran heran und zwischen die Sehzellen. Diese Verschiebung vollzieht sich in wenigen Sekunden, wie sich mit dem Augenspiegel feststellen läßt. Demoll vermutet, daß in der Hellstellung keine Zerstreuungskreise entstehen und dadurch eine Ueberreizung der Rhabdome verhindert wird. Aber diese hängt doch in erster Linie von dem von vorn kommenden Licht ab. Ich sehe daher in der Lichtstellung das normale Verhalten, in der Dunkelstellung die besondere Anpassung, welche gestattet, daß reflektiertes Licht auf die Nachbarrhabdome geworfen wird zur Verstärkung der Reizempfindung. Es scheint ein roter Farbstoff als Sensibilisator vorhanden zu sein, da man mit dem Augenspiegel zuerst eine rote Farbe bemerkt, welche bald verschwindet.

Die zweite Form der Pigmentwanderung ist dieselbe, welche wir früher von den Krebsen kennen gelernt haben (s. S. 514); durch sie wird das Superpositionsauge bei Belichtung in ein Appositionsauge verwandelt, und wir beobachten sie daher überwiegend bei Arten, welche hauptsächlich in der Dunkelheit fliegen (Schwärmer, *Lampyris*, Wasserwanzen, Wasserkäfer, *Cetonia, Melolontha*) oder solchen, die von Nachttieren abstammen (*Macroglossa*). Die Angabe, daß sich dabei nur das Irispigment (**600**) verschiebt, bedarf der Nachprüfung, denn bei Wasserwanzen und sogar bei den Sonnenlicht liebenden Cicindelen sind Umlagerungen auch in den Retinapigmentzellen, in den Sehzellen und zwischen den Nervenfasern (Ephemeriden) beobachtet worden. Nachtschmetterlinge, welche dauernd im Dunkeln gehalten werden, zeigen trotzdem eine Pigmentwanderung, welche mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfällt, was vermuten läßt, daß nicht der direkte Lichtreiz, sondern ein nervöser Reiz die Verschiebung veranlaßt. Nach Demoll geht bei Nachtschmetterlingen ein dauernder Reiz zur Dunkelstellung vom Augenganglion oder Gehirn aus. Dieser Tonus kann aufgehoben werden durch Schlaf, daher jene Periodizität, oder auch durch Narkose und direkte Belichtung. Auch im Tode nimmt infolgedessen das Auge die Lichtstellung ein. Durch diese nervöse Auslösung wird es auch verständlich, daß die Augen sich gegenseitig beeinflussen: wird bei *Palaemon* das eine Auge verklebt, so zeigt dieses meist nicht vollständige Dunkelstellung und das andere nicht vollständige Lichtstellung.

Ich glaube nicht, daß man bezüglich des phyletischen Verhältnisses der Superpositions- und der Appositionsaugen eine feste Formel aufstellen kann. Bei Krebsen wie bei Insekten sind die niedrigsten Gruppen retinopigmentär (*Branchipus*, manche Cladoceren; *Lepisma*, Poduriden). Die Veränderungen lassen sich vermutlich durch folgendes Schema wiedergeben, obwohl die Frage noch wenig geklärt ist:

Crustacea: retinopig. → App. → Superp.
Insecta: retinopig. → Superp. → App.
retinopig. → App. → Superp.

Unter den Krebsen treten schon früh zwei (Polyphemiden) oder mehr (*Apus*) interommäre Irispigmentzellen durch Verlängerung von Hypodermiszellen auf und erzeugen ein Appositionsauge. Indem der zuerst kleine Kristallkörper sich gegen das Rhabdom zu verlängert, entsteht bei manchen Boden- und Dunkelformen eine Lücke im Pigmentmantel, also ein Superpositionsauge. Manche Decapoden erreichen dasselbe durch fakultative Pigmentwanderung. Viele Insekten scheinen denselben Weg eingeschlagen zu haben, aber manche primitive Gruppen (Ephemeriden, Neuropteren, Coleopteren, Nachtschmetterlinge) haben Superpositionsaugen und sind daher wahrscheinlich erst später zu Appositionsaugen übergegangen, z. B. die Tagschmetterlinge.

Doppelaugen. Bei pelagischen Crustaceen (**501, 505, 516**) zerfällt das Fazettenauge (vgl. S. 515) nicht selten in zwei mehr oder weniger gesonderte Abschnitte: in ein dorsales, nach oben sehendes Stirn- oder Scheitelauge, und in ein ventrales, nach unten und nach der Seite sehendes Seitenauge. Ersteres mit seinen langen, wenig divergierenden Ommen ist leistungsfähiger und dient zum Suchen der Beute oder der Weibchen, letzteres mit kurzen, stark divergierenden Ommen sieht undeutlicher, hat aber ein größeres Gesichtsfeld und bemerkt jede ver-

dächtige Bewegung in der Umgebung. Dieselbe Erscheinung ist bei Insekten weit verbreitet, und es gibt alle Uebergänge von runden Augen zu vollständigen Doppelaugen. So hat unter den Käfern *Carabus* runde Augen, *Hydrophilus* ovale, bei den Cerambyciden ist der Vorderrand eingeschnitten, bei Scarabäiden ist die Zweiteilung durch eine mittlere Querleiste vorbereitet, welche bei *Ateuchus* u. a. zu zwei getrennten Augen führt. Solche finden sich auch bei der Cerambycide *Tetrops* und unter den Schwimmkäfern bei *Gyrinus,* dem Taumelkäfer, dessen unteres Auge etwas größer ist als das obere. — Weit verbreitet sind Doppelaugen bei den räuberischen Wasserwanzen in beiden Geschlechtern, und zwar ist bei *Notonecta glauca,* weil sie auf dem Rücken schwimmt, und bei *Hydrometra palustris,* die auf dem Wasserspiegel läuft, das Ventralauge das höher differenzierte, während bei den unter Wasser sich bewegenden *Ranatra, Nepa* und *Naucoris* es das Stirnauge ist. Die höhere Entwicklung kommt darin zum Ausdruck, daß die Ommen länger und breiter sind, weniger divergieren und viel mehr Pigment in den Retinapigmentzellen (**580**, **582** *rp*) führen, wodurch die Lichtstärke und Bildschärfe gesteigert werden. Für die äußerliche Betrachtung heben sich beide Augenregionen nicht voneinander ab. Sie unterscheiden sich am stärksten bei *Ranatra* und *Hydrometra,* weniger bei den andern Gattungen. — Auf noch höherer Stufe stehen die Doppelaugen vieler Fliegen und Ephemeriden, indem das Scheitelauge scharf abgesetzt ist von dem Ventralauge und dieses an Größe bedeutend übertrifft. Da es überwiegend nur bei Männchen gefunden wird, steht es im Dienste der Sexualität und spielt nur bei wenigen räuberischen Arten eine Rolle beim Nahrungserwerb. Bei den Dipteren finden wir die schon oben erwähnte Sonderung der Retina in eine dorsale und eine ventrale spiegelbildliche Hälfte (**588**), aus der sich nun in vielen Fällen Doppelaugen entwickelt haben, und zwar kommen alle Uebergänge von kaum sichtbarer Trennung (**601**) bis zu extremer Ausbildung vor (**589**, **590**). Wir treffen die Doppelaugen als rein männliche Merkmale an bei Stratiomyiden, Tabaniden, Bombyliden, einigen Syrphiden und unter den Mücken bei Simuliiden, Bibioniden; in beiden Geschlechtern bei den räuberischen Empiden und Asiliden. Es ist immer das dorsale Auge das stärker entwickelte, mit Ausnahme einiger Empiden (*Hilara, Rhamphomyia*), bei denen es das Ventralauge ist, weil die Männchen zur Paarungszeit über den Weibchen fliegen, und der Diopsiden, bei denen die vorderen Fazetten vergrößert sind. Das unveränderte Normalauge hat stets kleinere Fazetten, dunkleres Pigment, verkürzte Ommen mit starker Divergenz. Durch den letzteren Umstand wird es besonders geeignet, Bewegungen wahrzunehmen. Es gleicht dem Auge der Weibchen bei den Arten, deren Männchen allein Doppelaugen besitzen. Das differenziertere Auge, also in den meisten Fällen das Scheitelauge, hat größere und breitere Fazetten und Kegel,

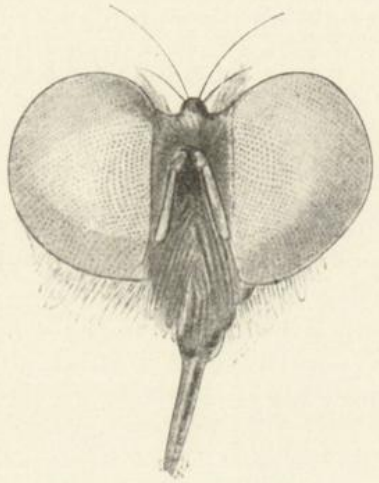


Fig. **601**. Vorderansicht des Kopfes der Raubfliege *Laphria flava* mit größeren Fazetten des Mittelfeldes der Augen. Nach Dietrich.

ist also lichtstärker; die Ommen sind viel länger und divergieren weniger, wodurch die Bildschärfe gesteigert wird; außerdem enthalten sie merkwürdigerweise viel weniger und viel helleres Pigment, so daß sie sich vielfach durch ihre rote oder gelbe Farbe schon bei der Lupenbetrachtung von dem braunen oder schwarzen, meist viel kleineren Ventralauge scharf abheben (**589**). Die geringere Pigmentierung muß die Entstehung von Zerstreuungskreisen begünstigen, was wohl als eine Anpassung an das Schwärmen in der Dämmerung anzusehen ist. Die Stirnaugen sind manchmal (Bibioniden, *Simulium*, **590**) so riesig groß, daß sie in der Mitte des Scheitels zusammenstoßen, und unter ihnen liegt dann das kleine schwarze Normalauge. Bei einer amerikanischen Lidmücke, *Blepharocera capitata*, hat das Männchen Doppelaugen und die Weibchen sind dimorph: die eine Sorte hat ebenfalls Doppelaugen und saugt Blut, während die andere ohne Doppelaugen sich von Nektar nährt. Auf die histologischen Verhältnisse des Scheitelauges von *Simulium* (**590**, **591**) haben wir schon oben hingewiesen. — Die Doppelaugen der Ephemeriden, welche nur bei Männchen vorkommen, erinnern sehr an diejenigen der Dipteren. Sie liegen immer dorsal, weil die Weibchen beim Hochzeitsfluge in der Dämmerung über den Männchen auf und ab tanzen. Bei *Palingeria virgo* fehlt das Stirnauge, denn die Männchen scheinen sich zur Begattung auf die auf dem Wasser schwimmenden Weibchen herabzulassen. Bei *Baëtis* sind beide Augen äußerlich wenig voneinander abgesetzt, bei *Potamanthus* heben sich die helleren, sehr großen und in der Mediane zusammenstoßenden Scheitelaugen scharf ab von den viel kleineren schwarzen Normalaugen, und endlich bei *Cloë* (**594**) ist der Gegensatz noch größer: die Scheitelaugen springen wie ein Turban über die Normalaugen vor und werden daher als Turbanaugen bezeichnet. Es sind ausgesprochene Superpositionsaugen, da ein Gallertraum die Rhabdome weit nach hinten verlagert, während die Normalaugen den ursprünglichen Charakter als Appositionsaugen bewahrt haben. Bei *Potamanthus* sind beide Augen von letzterer Art, aber die proximalen Zweidrittel der Stirnaugen sind sehr stark von Tracheen durchsetzt. Unter den Neuropteren hat der räuberische *Ascalaphus macaronius* ein großes Stirn- und ein kleineres Seitenauge.

Rückbildung von Fazettenaugen oder vollständiges Fehlen derselben ist für viele Insekten der Dunkelfauna charakteristisch. So haben z. B. der in den Krainer Höhlen lebende Laufkäfer *Trechus* (*Anophthalmus*) *Bilimeki* und die in der Mammuthöhle von Kentucky lebende Heuschrecke *Raphidophora cavicola* die Augen ganz verloren. Bei der nicht nur in den Krainer Höhlen, sondern auch außerhalb derselben an dunklen Plätzen lebenden Heuschrecke *Troglophilus caviculus* sind noch Augen vorhanden, aber sie besitzen nur wenige stark verbreiterte Ommen. Interessant ist das Verhalten der Termiten. Wie schon hervorgehoben wurde, haben die Geschlechtstiere nach der letzten Häutung fertige Flügel und Fazettenaugen, vollführen einen Hochzeitsflug, der aber nur ein Brautflug ist, da er nicht zur Begattung führt, werfen dann die Flügel ab, kopulieren im Nest und bilden darauf die Augen zu einer ungeordneten Pigmentmasse zurück. Bei den primitiven Familien der Termiten besitzen auch die Arbeiter und Soldaten kleine Fazettenaugen. Bei *Hodotermes vagans* bestehen sie aus zirka 30 Ocellen mit großen Linsen und Kegeln, während die Sehzellen klein sind und, wie es scheint, der Rhabdome entbehren. Bei Verlust des

Königspaares können sich solche Arbeiter zu Geschlechtstieren weiter entwickeln, wobei sich die Augen vergrößern und Flügelstummel auftreten. Bei den Arbeitern der höheren Termitenfamilien sind die Augen auf einen Kernhaufen der Epidermis rückgebildet, an den aber noch ein Nerv herantritt. Die Rudimentation erfolgt hier, wie in so vielen Fällen, durch Hemmung der Ontogenie.

XI. Kapitel.

Morphologisch-physiologischer Ueberblick über die Augen der wirbellosen Tiere.

Die im Vorstehenden geschilderten Augen der wirbellosen Tiere sind von einer so erstaunlichen Mannigfaltigkeit, daß Exner sie in dem Vorwort seiner berühmten Abhandlung über das Fazettenauge als einen *Proteus* im Vergleich zum Auge der Wirbeltiere bezeichnet und meint, das letztere könne jeden langweilen, der den Reichtum der ersteren kennen gelernt habe. Um so mehr erscheint eine zusammenfassende Schilderung geboten. Die Vielgestaltigkeit dieser Sinnesorgane erklärt sich daraus, daß sie polyphyletischen Ursprungs sind, also in den verschiedensten Klassen und Ordnungen unabhängig voneinander aufgetreten sind, was nicht ausschließt, daß sie in jeder natürlichen Entwicklungsreihe ihre Besonderheiten bewahrt haben und also auch für die Beurteilung der Stammesgeschichte von Wert sind. Jedenfalls ist wohl kein Organ geeigneter, um Fälle von Konvergenz, von physiologisch bedingten Aehnlichkeiten, festzustellen, als das Auge der Wirbellosen. Diese Vielgestaltigkeit macht es unmöglich, die Augen nach einem einfachen Prinzip einzuteilen, sondern man muß, um zu einer befriedigenden Uebersicht zu gelangen, morphologische und physiologische Merkmale nebeneinander verwerten. Es gibt Augen mit und solche ohne Pigment, mit zugewandten und mit abgewandten Sehzellen, einfache und Komplexaugen, solche von flacher Gestalt, Becher- und Blasenaugen, solche, die nach dem Prinzip der Lochcamera gebaut sind und Linsenaugen, festsitzende und bewegliche usf. Nach ihren physiologischen Leistungen dienen sie zum Hell-, Dunkel-, Richtungs-, Bewegungs-, Entfernungs-, Bild- oder Farbensehen; Akkommodationseinrichtungen können vorhanden sein oder fehlen, kurz die Gegensätze sind unerschöpflich und werden oft bei nahen Verwandten, ja sogar in verschiedenen Augen desselben Tieres beobachtet.

Die Lage der Augen am Tierkörper wird verständlich nach den beiden Gesichtspunkten, daß sie dort ihren Sitz haben, wo sie am leichtesten vom Lichte getroffen werden und wo sie die Bewegungen des Tieres am besten kontrollieren können, denn dieses ist ihre Hauptaufgabe. Daher treffen wir sie bei radialen Tieren an der Peripherie des Körpers (Glockenrand der ocellaten Medusen, Armspitze der Seesterne) an. Bei Bilaterien finden sie sich überwiegend am Kopfende, weil dieses in der Bewegung vorangeht, und wenn nur zwei oder einige