

## **ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften**

### **Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre**

**Plate, Ludwig**

**Jena, 1924**

**ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften**

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

XI. Kapitel. Morphologisch-physiologischer Ueberblick über die Augen der wirbellosen Tiere.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373)

Königspaare 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 usw. Nach ihren physiologischen Leistungen dienen sie zum Hell-, Dunkel-, Richtungs-, Bewegungs-, Entfernungs-, Bild- oder Farbensehen; Akkommodations-einrichtungen 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

wenige Augen vorhanden sind, sitzen sie immer hier, wenn auch zuweilen in merkwürdig versteckter Lage; so bei Mytiliden (443) an der Basis des vordersten inneren Kiemenpaares. Zuweilen erheben sie sich dabei über die Fläche des Kopfes und rücken dem Lichte möglichst entgegen: so auf den Kiemen mancher Röhrenwürmer (*Branchiomma*, 406), auf den hinteren Tentakeln der Lungenschnecken und den Augensielen der Malacostracen (519) und einiger Tiefseetintenfische (458). Wird die Zahl der Augen größer, so breiten sie sich über andere dem Lichte ausgesetzte Körperregionen aus: so bei manchen marinen Turbellarien (392) und namentlich bei Landstrudelwürmern (391) und -Nemertinen längs des Seitenrandes, bei Oncidien (436) und Chitonen (441, 442) über den Rücken, bei manchen Blutegeln auf den hinteren Saugnapf. Unter den Muscheln treffen wir bei den schwimmenden *Pecten*- und *Lima*- und den hüpfenden *Cardium*-Arten Augen in größerer Zahl auf kleinen Tentakeln des Mantelrandes an, aber auch eben dort bei der fast unbeweglichen Gattung *Arca*, bei der sie nur das rasche Schließen der Schalen vermitteln. Sehr merkwürdig und biologisch noch nicht aufgeklärt ist die Lage des Bauchauges des Palolowurms (404). Vielleicht schwimmen die Tiere beim Absetzen der Geschlechtszellen auf dem Rücken und werden durch die Augen der Wasseroberfläche zugeführt. Aus diesen Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß Augen an jeder dem Lichte ausgesetzten Körperstelle auftreten können, falls diese überhaupt lichtempfindlich ist. Sehr deutlich ist die enge Wechselbeziehung zwischen Beweglichkeit und dem Vorkommen von Augen. Je rascher ein Tier sich in bestimmter selbstgewählter Richtung laufend oder schwimmend bewegt, auf desto höherer Stufe pflegen die Sehorgane zu stehen. Fliegende Tiere ohne Augen sind überhaupt nicht bekannt. Viele Planktontiere hingegen, welche passiv umhergetrieben werden, entbehren der Augen (viele Medusen, alle Ctenophoren, Siphonophoren und Pteropoden). Umgekehrt sind sessile Tiere fast immer augenlos, so die Polypen der Cölenteren, die Bryozoen, Phoroniden und Ascidien (vgl. zu den letzteren S. 492). Die Tentakeln der Polypen, Seerosen und Korallentiere sind zwar sehr beweglich, aber sie bedürfen keiner Sehorgane, denn sie vermeiden nicht Berührungsreize, sondern sind zum Ergreifen der Nahrung auf sie angewiesen. Hingegen sind die zarten Kiemen der Sabelliden und Serpuliden mit Augen (406, 407) versehen, um jede Annäherung eines Gegenstandes durch Zurückziehen in die Röhre zu beantworten. Die frei umherschwimmenden Rädertiere besitzen im allgemeinen ein Gehirn-auge und zuweilen auch zwei Seitenaugen. Von einigen Arten (*Oecistes socialis*, *Lacinularia socialis*, *Floscularia campanulata*) haben die Weibchen in der Jugend, solange sie umherschwimmen, Augen; später werden sie sessil und verlieren dann dieselben. Die an der Oberfläche des Meeres auf hoher See lebende Prosobranchiergattung *Janthina* heftet sich an ein von ihrem Fuß ausgeschiedenes Floß und hat im Zusammenhange damit die Augen fast vollständig verloren. Ebenso ist die in der Haut des *Palmipes*-Seesterns parasitisch lebende Schnecke *Mucronalia palmipedis* augenlos geworden, während andere Verwandte mit ähnlicher Lebensweise sie noch besitzen. Bei den Cirripeden erhält sich das Medianauge von der Naupliuslarve bis zum festsitzenden geschlechtsreifen Tier, während die zwei Komplexaugen beim Uebergange in das sessile Stadium abgeworfen werden. Auch unter den parasitischen Copepoden und Asseln (Bobyridae) sind manche Beispiele

bekannt, daß mit Aufgabe der freischwimmenden Lebensweise die Augen sich rückbilden. Ich habe oben (S. 563) an vielen Beispielen gezeigt, daß träge Insekten nur Fazettenaugen besitzen, während die rasch fliegenden oder springenden Arten außer diesen noch Punktaugen haben.

Aus den angegebenen Tatsachen darf nicht der Schluß gezogen werden, daß fast alle gut beweglichen Tiere mit Augen ausgerüstet sind. Der augenlose Zustand ist der ursprüngliche, und daher gibt es viele niedere Tiere, welche sich bei ihren Ortsbewegungen nur durch das Tast- oder Riechvermögen oder durch Hautlichtempfindlichkeit leiten lassen. Unter den Echinodermen finden sich Sehorgane nur bei den Seesternen, wahrscheinlich weil bei den übrigen die zahlreichen Füßchen und bei manchen auch die Hautlichtempfindlichkeit zur Orientierung ausreichen. Viele Turbellarien sind ohne Augen; sie treten bei ihnen zuerst in der Zweizahl am Gehirn auf und werden dann allmählich immer zahlreicher. Bei den Anneliden hat zwar die freischwimmende *Trochophora*-Larve fast immer zwei Augen auf der Scheitelplatte, auch wenn die ausgebildeten Würmer augenlos sind, weil sie im Sand, Schlamm oder Gestein leben. Wie weit ein Orientierungsvermögen auch ohne Augen sich entwickeln kann, zeigen uns gewisse tropische Raubameisen aus den Gattungen *Dorylus*, *Aenictus* und *Eciton*, deren Arbeiter weite Wanderungen ausführen.

**Rückbildung bei Lichtmangel.** Daß die Augen sich rückbilden und schließlich verschwinden, wenn Tiere als Parasiten, Höhlen- oder Tiefseebewohner zu Dunkelformen werden, erscheint den meisten Biologen als etwas Selbstverständliches, und doch liegt hierin einer der besten Beweise für die so oft bestrittene und als unmöglich hingestellte Vererbung erworbener Eigenschaften. Wir können diese Rückbildung Schritt für Schritt verfolgen (vgl. Register unter Rudimentation), und da die Augen zu indifferenten Organen werden, die weder nützlich noch schädlich sind, sobald sie durch Einwanderung in eine lichtlose Region ausgeschaltet sind, so ist nicht einzusehen, wie die Selektion zufälliger Minusvariationen die allmähliche Rückbildung veranlaßt haben sollte, denn die ebenso häufigen Plusvariationen müssen ihnen entgegenwirken. Es bleibt also nur die Erklärung, daß die infolge des Lichtmangels eingetretene Rückbildung der Augen einen hemmenden Einfluß auf die Erbfaktoren derselben ausgeübt hat. Ist die Einwanderung erst vor kurzer Zeit erfolgt, so können noch normale oder fast normale Augen vorhanden sein, so bei dem in der Harnblase des Frosches lebenden Saugwurm *Polystomum integerrimum*, bei der in *Bonellia* schmarotzenden Eunicide *Oligognathus bonelliae* und bei manchen in der Haut von Seesternen lebenden Schnecken. Ectoparasiten (*Temnocephala*, *Tristomum*, Blutegel) verlieren die Augen nicht, da sie ja dem Lichte ausgesetzt bleiben, und dasselbe gilt auch für die in der durchsichtigen *Cydidippe* hausende *Alciopina parasitica*. Man sieht hieraus, daß nicht der Parasitismus als solcher, sondern nur der Lichtmangel die Rückbildung verursacht.

**Die Verschiedenartigkeit der Augen eines Tieres** sowohl im Bau wie in den Leistungen ist eine bei den Wirbellosen weit verbreitete Erscheinung. Sie erscheint zunächst um so auffälliger, als sich bei den Wirbeltieren kein Gegenstück findet, denn die Stirn- und Seitenaugen der letzteren sind funktionslose Rudimente, kommen also für das Sehen nicht mehr in Betracht. Dieser Mangel wird bei den Vertebraten ausgeglichen durch komplizierteren Bau und größere Leistungsfähigkeit des Auges

welches fast immer allen Anforderungen (Unterscheidung verschiedener Lichtintensitäten, Entfernungen, Richtungen, Formen, Farben) genügt. Bei den Wirbellosen aber handelt es sich um sehr verschiedenartige, nebeneinander funktionierende Sehorgane, zu deren Erklärung verschiedene Gesichtspunkte herangezogen werden müssen. Bei den Krebsen ist das Medianauge wegen seiner Lage am Gehirn und wegen der abgewandten Sehzellen als ein Erbteil der *Trochophora*-Larve der Anneliden, welche zum Nauplius wurde, anzusehen. Es hat sich erhalten und in 3 oder 4 Portionen gespalten, um Hell und Dunkel zu unterscheiden und um Licht von verschiedenen Richtungen her wahrzunehmen (478, 482), während aus der Verschmelzung neu entstandener, seitlicher Ocellen das Fazettenauge der Krebse zum Sehen von Gegenständen und Bewegungen sich entwickelte. In andern Fällen dürfen wir die Verschiedenartigkeit der Augen auf eine verschiedene phyletische Entwicklungshöhe zurückführen. So stehen bei *Charybdaea* die kleinen Augen des Randkörpers (383) noch auf der Stufe des Augenbeckers, während die großen (384) schon zu Blasenaugen mit Linse geworden sind; bei *Aurelia* (96) finden wir das Dorsalauge des Randkörpers in Form eines epithelialen Pigmentflecks, während das ventrale die Stufe eines Pigmentbeckers erreicht hat. Die Komplexaugen der Insekten sind aus den Ocellen durch weitere Differenzierung und Verschmelzung hervorgegangen. Die Punktaugen dienen zum Sehen in der nächsten Nähe, während jene mehr zum Erkennen von Bewegungen und entfernten Gegenständen eingerichtet sind. Dasselbe gilt für die Linsenaugen (556) und für die Fazettenaugen von *Limulus* (553, 554). In eine dritte Gruppe können wir solche Fälle vereinigen, in denen die Augen nur wenig voneinander abweichen, aber sich verschiedenen Bedürfnissen angepaßt haben: so dienen bei Skorpionen und Pedipalpen die Hauptaugen (547) vermutlich zum Fernsehen, die Seitenaugen (545) zum Nahsehen; bei den Araneen vermitteln die letzteren das Sehen nach verschiedenen Richtungen (538) und vielleicht auch die Hauptaugen das Erkennen im Hellen, die Nebenaugen dasjenige im Dunkeln. Wieder anders ist die Erscheinung, welche bei einer Anzahl pelagischer Krebse (501, 505, 516) und bei vielen Insekten (Wasserwanzen, Ephemeriden (594), Dipteren (589) beobachtet wird, daß nämlich ein Fazettenauge in zwei mehr oder weniger von einander abgesetzte Portionen zerfällt, in ein Stirnauge mit langen Ommen zum deutlichen Sehen auf engem Gebiet und in ein Seitenauge mit kurzen mehr divergierenden Ommen zum Sehen von Bewegungen und zur Ausbreitung des Gesichtsfeldes. Endlich können zu den ursprünglichen Kopfaugen an ganz anderen Körperstellen Sehorgane als Neubildung hinzukommen: so die Rückenaugen der Oncidien (436) und Chitonen (441), um dem Tiere den Weg in die Flachwasserzone zu zeigen, die Kiemenaugen von Röhrenwürmern (406, 407) zum Schutze vor Berührungen und die Bauchaugen des Palolowurms (404, 409), um den geschlechtsreifen hinteren Körperenden die Richtung zur Wasseroberfläche anzudeuten.

**Die Größe der Augen** schwankt bei den verschiedenen wirbellosen Tieren außerordentlich, und es finden sich alle Uebergänge von den mikroskopisch kleinen Ocelli vieler Würmer bis zu dem 37 cm im Durchmesser betragenden Auge eines zehnfüßigen Riesentintenfisches mit 10 m langen Armen und schätzungsweise  $3\frac{1}{2}$  m Körperlänge. Es würde aber keinen Sinn haben, eine solche Skala aufzustellen, denn aus der Größe der Augen folgt noch nicht, daß sie sehr leistungsfähig

sind oder im Leben des Tieres eine besondere Rolle spielen. So finden wir unter den Copepoden in der Gattung *Copilia* (494) ein Auge, welches sich durch den halben Körper erstreckt, aber nur wenige Sehzellen aufweist und daher sicherlich nicht sehr scharf sieht. Im allgemeinen freilich werden große Augen mehr leisten als kleine, namentlich wenn Tiere derselben Gruppe miteinander verglichen werden. Es ergibt sich dann stets eine Beziehung zur Lebensweise. So ist bei den zehnfüßigen Tintenfischen, welche pelagische Räuber sind, die größte Augenachse meist noch größer als  $\frac{1}{10}$  der Körperlänge (bei *Sepiola rondeleti* [451] sogar gleich  $\frac{3}{10}$  derselben), während sie bei den am Boden lebenden Achtfüßern  $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$  beträgt. Besonders große und leistungsfähige Augen finden sich erstens bei sehr beweglichen Tieren, zweitens bei räuberischer Lebensweise und drittens bei Dunkelformen. Bezüglich des Einflusses der Beweglichkeit auf das Auftreten von Ocellen bei geflügelten und ihr Fehlen bei ungeflügelten Insekten vgl. der Leser das S. 563 Gesagte und hinsichtlich der Fazettenaugen S. 578. Besonders lehrreich ist das Beispiel der Geschlechtstiere der Termiten, deren Augen nur während der kurzen Zeit des Hochzeitsfluges benutzt werden. Nach demselben werfen sie die Flügel ab, und dann beginnt auch bald die Degeneration der Augen. Die von Ast zu Ast springende brasilianische Ameise *Gigantiops destructor* besitzt enorm große Augen. Beispiele von Raubtieren mit besonders großen Augen sind unter den Würmern die Alciopiden (402), unter den Mollusken die Heteropoden (431, 334) und decapoden Tintenfische (451), unter den Krebsen *Bythotrephes* (501), *Leptodora* (259) und andere Daphniden, Phronimiden (505) und *Squilla*, unter den Insekten *Mantis*, Libellen, Raubfliegen (601) und Wasserwanzen, unter den Spinnentieren *Salticus* (538 a, 543). Der Lichtmangel hat bei vielen Tiefseekrebsen (504, 506, 516, 518) und Tiefseetintenfischen (458—460) zu einer bedeutenden Vergrößerung des Auges geführt, ebenso bei manchen männlichen Dipteren (589) und Ephemeriden (594), welche in der Dämmerung ihren Hochzeitsflug ausführen.

Besonders große Augen neigen häufig dazu, statt der Kugelgestalt eine Röhrenform anzunehmen und werden dann als **Teleskopaugen** bezeichnet. Die Linse derselben liegt in beträchtlichem Abstand von der Retina und pflegt sehr groß zu sein, denn mit der größeren Brennweite wird das Bild einer Linse lichtschwächer, und dieser Nachteil kann nur durch die Größe derselben ausgeglichen werden. Es handelt sich also um Augen zum Sehen in der Nähe mit möglichst hellen Bildern, wie sie namentlich solchen pelagischen Räubern, die in der Dunkelheit ihrer Beute nachgehen, von Vorteil sein werden: Heteropoden (431, 434), Tiefseetintenfische (459, 460) und Tiefseefische. Ein solches Auge stellt gleichsam einen röhrenförmigen Ausschnitt aus einem großen kugeligen Auge dar und beansprucht daher weniger Platz und Material. Dieser Vorteil kann aber auch von Tieren, die im Lichte auf Raub ausgehen, ausgenutzt werden, so bei den großen Ocellen der Springspinnen (*Salticus*, 543) und bei den Copepoden *Miracia* (491) und *Copilia* (495). Im Fazettenauge wird das Bild um so heller, je breiter die Linse und je länger daher die Ommen sind. Die langen Stirn- und Seitenaugen vieler Dämmerungskrebse (501, 505, 516, 518) und -Insekten (590, 594) sind eine Parallelerscheinung zu den Teleskopaugen mit Linsen und unterscheiden sich von ihnen nur dadurch, daß in der Regel ein Teil des Auges, das sog. Seitenauge, noch seine ursprüngliche Beschaffenheit mit kürzeren, mehr divergierenden Ommen beibehält. Dagegen hat das langgestreckte Auge mancher Blutegel (421) wohl nur

den Zweck, möglichst viele Sehzellen den aus bestimmter Richtung kommenden Strahlen auszusetzen, um eine Verstärkung der Reizempfindung zu bewirken.

**Beweglichkeit der Augen.** Je beweglicher das Auge ist, desto rascher kann es in die gewünschte Blickrichtung eingestellt und sein Sehfeld gleichsam durch Abtasten der Umgebung vergrößert werden. Die Augen der Wirbellosen sind hierfür im allgemeinen wenig günstig, denn sie liegen als flache Pigmentflecke, Becher- oder Blasenaugen und bei den Gliederfüßlern als Ocellen oder Fazettenaugen so fest in der Haut oder dicht unter ihr, daß sie nicht selbständig bewegt werden können. Um diesen Uebelstand zu beseitigen, haben sich ganz verschiedene Einrichtungen entwickelt, teilweise in gleicher Form als konvergente Bildungen bei systematisch weit voneinander stehenden Gruppen. So finden wir bewegliche Augenstiele bei manchen Tiefseetintenfischen (458) und Fischen, welche das sehr kurzsichtige Auge dicht an den durch Leuchtorgane belichteten Gegenstand heranbringen können. Unter den Entomostracen haben *Branchipus* und *Artemia* bewegliche Augenstiele, und unter den Malacostracen *Nebalia*, die Schizopoden, Decapoden und Stomatopoden. Ja, es kommt sogar vor, daß das Auge an der Spitze des Stiels noch einmal wieder beweglich abgesetzt ist (519). Die Verlagerung des Auges auf die Spitze des zweiten Fühlers bei den Pulmonaten und auf die kleinen Tentakel am Mantelrande von *Pecten* und *Cardium* dient demselben Zwecke. Dagegen haben die Rückenpapillen der Oncidien wohl die Aufgabe, die Sehorgane über die häufig ganz mit Schlamm bedeckte Rückenfläche zu erheben. Wenn das Auge nicht ganz fest in der Haut sitzt, so kann es durch besondere Muskeln bewegt werden. So bei der Copepode *Labidocera* (493), bei Wassermilben (537) und den Ocellen mancher Spinnen (542), deren Haut ja ziemlich weich ist. Die springenden *Salticus*-Arten besitzen sogar 6 Paar solcher Muskeln und können damit wahrscheinlich den Gegenstand genau fixieren. Bei den Cladoceren liegt das riesige Auge in weicher Umgebung und kann durch jederseits drei Muskeln (500) nach den verschiedenen Richtungen eingestellt werden. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Heteropoden. Bei den Tintenfischen (453 D) ragt das Auge in eine tiefe Hauttasche (Orbita) hinein und kann in dieser durch eine Anzahl Muskeln bewegt werden. Endlich ist der Kopf mancher räuberischer Insekten (Asiliden, Libellen) sehr beweglich mit samt den Augen und kann nach beiden Seiten um 90° gedreht werden.

### Morphologische Einteilung der Augen der Wirbellosen.

Der wesentlichste Bestandteil der Augen sind die Sehzellen, denn diese nehmen die Aetherenergie auf und verwandeln sie in Nerven-erregung, welche durch den Sehnerven weiter geleitet wird. Alle übrigen Teile: Pigment, Linsen und andere dioptrische Apparate, Irisblenden, Schutzhüllen, Lider, Drüsen, Muskeln u. a. sind sekundäre Beigaben zur Erhöhung der Leistungsfähigkeit und können daher auch fehlen. In der nachstehenden Uebersicht folge ich in erster Linie HESSE (1902, S. 620). Sie läßt die in der Phylogenie der verschiedensten Gruppen wiederkehrende Reihe Flachauge, Becherauge, Blasenauge deutlich erkennen und geht aus von den Sehzellen.

#### I. Sehzellen mit Phaosomen (ohne Stäbchen), in oder unter der Epidermis:

Lumbriciden, Naiden (417, 418), Hirudineen (419—421), vielleicht bei Salpen (471), in den CLAUSSEN Organen der Copepoden (480) u. a.

## II. Sehzellen mit äußeren oder inneren Fibrillenenden (Stiftchen, Stäbchen).

### A. Subepidermalaugen unter der Epidermis: 1. mit abgewandten Sehzellen und meist mit Pigmentbecher:

entodermal. Pigmentbecher mit ectodermal. Sehzellen: Leptomeduse *Tiaropsis*, Scyphomeduse *Aurelia* (96).

Pigmentbecher der Trochophoratiere: Turbellarien (393, 394), Trematoden, Nemertinen (398), Nematoden, Anneliden (403 408), Rädertiere, Trochophoralarven. Bei Landplanarien (396) und Landnemertinen (399) schließt sich zuweilen der Becher, und die Sehzellen werden teilweise revertiert. Augengruppe der Chätognaten (423).

Medianauge der Entomostracen und Zoöen (478 ff.).

Ocellen von *Chironomus*-Larven.

Rückenmarksaugen des *Amphioxus* (475). Gehirnauge der Salpen, Pyrosomen (466, 473), bei Kettenformen als Augengruppe.

Rückenaugen der Oncidien (438) mit mesod. Linse und Pigmentbecher.

Schalenaugen von *Callochiton*.

Mantelaugen von *Cardium* (446) mit einer, von *Pecten* (447), *Spondylus* mit zwei Schichten Sehzellen.

### 2. mit zugewandten Sehzellen:

Gehirnauge der Ascidienlarve (474).

### B. Epidermalaugen. Im Zusammenhang mit der Epidermis.

#### 1. Einfache zugewandte Augen.

| a) Flach- oder Scheibenaugen                                                                                        | b) Becher- oder Gruben-<br>augen                                                                                                                      | c) Blasenaugen                                                                                                                                  |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Medusen:</b><br><i>Aurelia</i> (96) } ohne<br><i>Catablema</i> (379) } Linse<br><i>Nausithoë</i> (381) mit Linse | <i>Charybdaea</i> , Seitenaugen (383)                                                                                                                 | <i>Charybdaea</i> , Medianaugen mit Linse (384)                                                                                                 |
| <b>Seesterne:</b> <i>Astropecten</i> (387 A)                                                                        | <i>Astropecten</i> (B) ohne, <i>Asterias</i> (C) mit Linse                                                                                            | —                                                                                                                                               |
| <b>Turbellarien:</b> <i>Aulaurina</i> , <i>Microstomum</i>                                                          | —                                                                                                                                                     | —                                                                                                                                               |
| <b>Anneliden:</b> <i>Eunice viridis</i> (409)                                                                       | <i>Ranzania</i> (412 A), <i>Syllis</i> (B) ohne Linse<br><i>Phyllodoce</i> (413) mit Linse                                                            | <i>Nereis</i> (412 C) ohne Linse, <i>Alciopa</i> (414) mit Linse                                                                                |
| <b>Mollusken:</b> Schalenaugen von <i>Tonicia</i> (10)                                                              | Schalenaugen v. <i>Schizochiton</i> (440), <i>Patella</i> , <i>Haliotis</i> (424 A, B)<br>Mytiliden (443), <i>Lima</i> (444)<br><i>Nautilus</i> (448) | <i>Fissurella</i> , <i>Turbo</i> ohne Linse<br>meiste Gastropoden mit Linse (424 C)<br>dibranch. Cephalopoden mit zweiteiliger Linse (456, 457) |
| <b>Arthropodenocellen:</b><br><i>Machilis</i> (617),<br><i>Orchesella</i> (616)                                     | Myriopoden (530, 532), Arachnoiden (537—552), <i>Limulus</i> (556), Insekten (564—572) <sup>1)</sup>                                                  | <i>Peripatus</i>                                                                                                                                |

#### 2. Einfache abgewandte Augen.

|   |                                                                    |   |
|---|--------------------------------------------------------------------|---|
| — | Seitenocellen der Arachnoiden (544, 551, 552) und Pantopoden (557) | — |
|---|--------------------------------------------------------------------|---|

#### 3. Komplexe zugewandte Augen.

|                                                 |                                                                 |   |
|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|---|
| Röhrenwürmer: <i>Branchi-omma</i> (407, 410)    | Myriopoden: <i>Scutigera</i> (533)<br><i>Limulus</i> (553, 554) | — |
| Muscheln: <i>Arca</i> (445), <i>Pectunculus</i> | Krebse (502 ff.)<br>Insekten (580 ff.)                          | — |

1) Der Becher geht bei allen diesen Abteilungen nicht aus einer Einstülpung, sondern aus einer Verdickung der Epidermis hervor. Ferner sind die Hauptaugen der Araneen (540), Skorpione (547) und Pedipalpen sekundär zugewandt, könnten also auch unter 2 aufgeführt werden.

Die Uebersicht läßt die erstaunliche Mannigfaltigkeit der Augen deutlich erkennen; trotzdem sind nicht alle Möglichkeiten erschöpft. Es fehlen z. B. komplexe abgewandte Epidermalaugen, obwohl sie physiologisch sehr gut wirken könnten.

**I. Die Sehzellen mit Phaosomen** sind nur von Oligochäten und Hirudineen genauer bekannt. Diese glänzenden weichen Binnenkörper können in einer Zelle in mehrfacher Zahl auftreten, sehr verschiedene Gestalt zeigen und unter Umständen miteinander verschmelzen. Die radiäre Streifung an der Peripherie (419) könnte einem Stiftchensaum entsprechen, wenn ein Zusammenhang mit Neurofibrillen bestände. Aber dieser scheint zu fehlen. Daher halte ich sie vorläufig für dioptrische Apparate, die durch ihre Lichtbrechung das umgebende Protoplasma erregen. Derartige Sehzellen können einzeln oder in Gruppen, allein oder in Verbindung mit Pigmentzellen auftreten. In den Haupt- und Nebenaugen der Kettenformen der Salpen sind ähnliche Gebilde beobachtet worden. Ferner hat man ähnliche glänzende Binnenkörper in Sehzellen mit Stäbchen gefunden, so bei *Nautilus* (449), *Eucalanus* (481), *Limnadia* (486), Ostracoden (487), aber es ist noch nicht erwiesen, daß es sich in diesen Fällen um mehr als irgendwelche Stoffwechselprodukte handelt.

**II.** Die ganz überwiegende Zahl der Augen der Wirbellosen hat **Sehzellen mit Stiftchen**, welche frei nach außen hervorragen oder im Innern der Zelle liegen. Ueber ihre Verschiedenheiten im einzelnen s. S. 605.

### A. Subepidermale Augen.

#### 1. Abgewandte Pigmentbecherocellen.

Die erste Untergruppe von Augen mit abgewandten Sehzellen und subepidermaler Lage enthält eine große Anzahl konvergenter Bildungen, ein Zeichen, daß die Natur überall unter einer durchsichtigen Haut solche Sehorgane erzeugen kann, da im Mesoderm der verschiedensten Tiergruppen Pigmentzellen und zerstreute Ganglienzellen vorkommen. Nur bei den Trochophoratieren scheint der Pigmentbecherocellus auf Vererbung zu beruhen und sich über die Anneliden bis zum Medianauge der Krebse und bis zu den Sagitten erhalten zu haben. Das Auge besteht immer aus einem ein- oder mehrzelligen Pigmentbecher, in den sich die Sehzellen ohne epitheliale Anordnung einsenken (393, 394, 408, 475). Zuweilen legt sich eine Linse davor, die aus einigen wenigen Zellen (Ostracoden, 487; Oncidien, 438) oder aus einem Haufen derselben (*Cardium*, *Pecten*, 446, 447) oder einer cuticularen Verdickung (Pontelliden, 489) bestehen kann. Derartige Augen haben eine Neigung, zu mehreren eine fest vereinigte Gruppe zu bilden (Chätognathen, 423; *Temnocephala*, 397; Medianauge der Krebse; Kettenformen der Salpen, 469) oder in sehr großer Anzahl nebeneinander aufzutreten (386, 390, 392, 436, 446, 447, 475). Indem nun die vielen Becher in bestimmter Weise ihre Oeffnungen nach verschiedenen Richtungen kehren, werden sie zum Richtungssehen besonders geeignet. Die Sehzellen enden an ihrem, dem Pigment zugekehrten Saum mit Stiftchen, nur im Medianauge der Krebse (486 ff.) und bei den Salpen liegen zwischen zwei Sehzellen cuticulare Verdickungen, welche wohl, ähnlich wie die Rhabdome, aus der Verschmelzung von Stiftchen hervorgegangen sind. In einigen Augen hat sich das invertierte Becherauge zu besonderer Höhe entwickelt durch Vermehrung der Sehzellen und sonstige Einrichtungen.

So hat sich bei Landturbellarien (396) und Landnemertinen (399) der Pigmentbecher zu einer Blase geschlossen, welche in ihrem Innern die sehr verlängerten Stäbchen umschließt, während die Sehzellen außerhalb liegen. Bei manchen Oncidien (438) haben sich die Sehzellen zu einem Epithel aneinander geschlossen, welches vom Opticus durchbrochen wird, so daß an dieser Stelle wie bei den Wirbeltieren ein blinder Fleck entstanden ist. Die höchste Ausbildungsstufe erreicht der invertierte Becherocellus in den Mantelaugen von *Cardium* (446) und *Pecten* (447), indem die Sehzellen gegen ein Tapetum gerichtet sind, welches die Lichtstrahlen zurückwirft und so die Reizempfindlichkeit verstärkt. Die Rückenaugen der Oncidien und diese Muschelaugen sind weiter dadurch bemerkenswert, daß sich das an sich subepidermale Auge so eng an die Oberhaut anlegt, daß diese als Cornea zu einem Teil des Sehorgans wird. Es liegt also darin ein Uebergang zur Gruppe B vor. Bei gewissen Ringelwürmern (403) liegt ein Teil der Pigmentbecher in der Epidermis, was ich als eine sekundäre Verlagerung nach außen auffasse, denn die meisten Augen liegen im Gehirn. Da die Gehirnzellen aus dem Ectoderm hervorgehen, kann jener Zustand durch eine ontogenetische Hemmung entstehen.

### B. Epidermale Augen.

Diese Augen stehen in direktem Zusammenhang mit der Oberhaut, welche als Cornea, Retina oder als Linse sich am Aufbau des Sehorgans beteiligt. Hierher gehört die große Mehrzahl der wirbellosen Tiere, deren Augen ferner überwiegend in die erste Untergruppe fallen.

#### 1. Einfache zugewandte Augen.

Das phyletische Ausgangsstadium, das **Flachauge**, dessen Sehzellen in der Epidermis liegen, hat sich, wie aus der Uebersicht hervorgeht, verhältnismäßig selten erhalten, sehr wahrscheinlich, weil es leicht verletzlich und wohl nur zur Hell- und Dunkelunterscheidung geeignet ist; wenn Linsen hinzu kommen, so müssen sie Bildungen der Cuticula sein (381, 409). Bei den Schalenaugen der Chitonen (10) liegt der höchst eigenartige Fall vor, daß das Mantelepithel sich in Gestalt dünner Stränge durch die dicke Schale bis zu deren Oberfläche fortsetzt und hier Tastapparate (Makrästheten) bildet, die wohl zugleich lichtempfindlich waren wie der Mantel und aus denen die Sehorgane geworden sind. Dabei ist die Linse aus der Scheitelkappe des Aestheten hervorgegangen.

Die **Becher-** oder **Grubenaugen** sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit trotz ihres so einfachen Baus. Wenn eine Linse fehlt, so ist die Oeffnung selten weit (*Astropecten*, 387 B, *Patella*, 424 A), meist besitzt sie eine enge Mündung (*Haliotis*, 424 B, Ringelwürmer, 412, 413) und wird dadurch geeigneter im Richtungs- und Bewegungssehen, denn ein leuchtender Körper wird seine Strahlen nur auf eine kleine Stelle der Netzhaut werfen und diese wird sich mit der Bewegung verschieben. Liegt dagegen eine Linse vor dem Becher, so pflegt der Eingang weit zu sein (*Schizochiton*, 440, Ocellen der Tracheaten), um die Linse in ihrer ganzen Breite auszunutzen. Maßgebend ist weniger die Weite der Einstülpungsöffnung, als diejenige der Pigmentpupille. Bei *Phyllodoce* (413) ist jene sehr eng, was sehr unpraktisch wäre, aber diese ist viel weiter, und die vor der Linse liegenden Epithelien sind so durchsichtig, daß sie das Licht nicht aufhalten. In seltenen Fällen (*Nereis pelagica* und besonders bei *Nautilus* [448]) ist

die Oeffnung so schmal, daß sie nach dem Prinzip der Lochcamera ein Bild auf der Netzhaut entwerfen kann, wenigstens der Theorie nach. Wirklich beobachtet ist ein solches Bild noch nicht. *Nautilus* ist die einzige Form, welche einen Sphincter besitzt zum Regulieren der Pupille. Daher ist es nicht unwahrscheinlich, daß das Tier durch starke Kontraktion derselben die bildentwerfende Linse der übrigen Tintenfische ersetzt. Um das Eindringen von Schmutz zu verhindern, wird der Hohlraum des Becherauges bei Mollusken und Würmern erfüllt von einer schleimigen oder gallertigen Sekretmasse (Emblem, Glaskörper), welche homogen oder auch fädig (*Syllis*, 412 B) aussieht. Nur bei den Patellen ist die weiche Grube nicht vollständig ausgefüllt, sondern enthält eine niedrige Sekretschicht. Die Füllmasse wird ausgeschieden entweder von vielen Stützzellen der Retina, welche zwischen den Sehzellen stehen und häufig auch die Träger des Pigments sind oder auch von besonderen Drüsen. So besitzt *Phyllodoce* (413) eine große Drüsenzelle, und bei Alciopiden entsteht der Glaskörper (414 *sehr*) durch eine sehr große Zelle, während die dahinter liegende weiche Füllmasse (*fm*) von den Stützzellen abgesondert wird. Die in den Becheraugen der Würmer und Mollusken auftretenden Linsen sind festere Partien der Füllmasse (424 C, 428), so daß es zuweilen kaum zu entscheiden ist, ob man solche Bildungen als Glaskörper oder als Linse ansehen oder ob man beide Bildungen nebeneinander unterscheiden soll. Dies gilt z. B. für das Auge von *Helix* (426). In den Ocellen der Tracheaten, welche ebenfalls als Becheraugen aufzufassen sind, fehlt ein Emblem, d. h. eine durchsichtige Sekretmasse, denn der sog. Glaskörper wird aus den hellen Zellen gebildet, welche zugleich die Linse ausscheiden und daher die direkte Fortsetzung der Epidermiszellen sind (540 ff.). Diese Zellen können unter Umständen so weich werden, daß sie wie eine Sekretmasse erscheinen (*Salticus*, 543 *Gl<sub>2</sub>*). Eine Ausnahme macht nur das Larvenauge von *Dytiscus* (572), welches zwischen den Glaskörperzellen eine besondere Sekretmasse (*gk*) aufweist. Ebenso scheint die Linse der Wassermilben der *Curvipes*-Gruppe (537) ein Produkt der umgebenden Zellen zu sein. — Die Wand des Augenbeckers ist dunkel pigmentiert, damit nur das von vorn hinein fallende Licht die Sehzellen reizen kann. Das Pigment dient also zum Richtungssehen. Es liegt entweder in den Sehzellen selbst, welche dann als autochrom bezeichnet werden (Seesterne [387], *Alciopa* [414] und andere Würmer, viele Mollusken, Ocellen von *Scolopendra* [530], *Helophilus* [575], *Myrmeleon*-Larve [573]), oder noch häufiger findet es sich in besonderen Pigment- oder Stützzellen zwischen den Sehzellen oder um sie herum. Man spricht dann von exochromen Sehzellen. Als dritte Möglichkeit finden wir Pigment in allen Zellen der Retina, Sehzellen wie Stützzellen. Nahe Verwandte können in dieser Hinsicht verschieden sein, wie aus der S. 459 gegebenen Uebersicht hervorgeht.

Die **Blasenaugen** schließen sich in den meisten Verhältnissen so nahe an die Becheraugen an, daß sie hier nicht näher geschildert zu werden brauchen. Unter den Arthropoden ist diese höchste Stufe nur einmal, bei *Peripatus*, erreicht worden, welcher sich in dieser Hinsicht eng an die Anneliden anschließt und wie diese eine weiche, nur von dünner Cuticula bedeckte Haut besitzt, welche den Becher zur Blase fortbilden konnte. Bei den Tracheaten hingegen entwickelte sich aus der dicken Chitinhaut die Linse des Becherocellus, und damit war die

Möglichkeit der Umwandlung in ein Blasenauge genommen. Die Verschiedenartigkeit der Blasenaugen kommt namentlich in dem Fehlen oder Vorhandensein einer Linse, ferner in der Größe und in der Entstehungsweise derselben zum Ausdruck. Während sie bei Würmern und Gastropoden aus dem verdichteten Kern der Füllmasse hervorgeht, wird sie in den Medianaugen von *Charybdaea* (384) von den stark verlängerten Zellen der Vorderwand der Augenblase gebildet. Noch eigenartiger verhalten sich die Tintenfische, deren vordere Linsenportion von den Corneazellen, deren hintere von der Vorderwand der Augenblase ausgeschieden wird (456, 460). Besonders kompliziert sind die Blasenaugen von drei räuberischen Tiergruppen, von *Alciopa* (414), von Heteropoden (434) und von Tintenfischen (453).

## 2. Einfache abgewandte Augen

vom Bechertypus kommen bei Pantopoden (557) und Arachnoiden vor; so in den Seitenaugen der Pedipalpen (551), bei den Pseudoskorpionen (552), in den Nebenaugen der Araneen (544), in den Hauptaugen der Skorpione (547) und Pedipalpen. Die vergleichend-anatomische Analyse zeigt, daß die abgewandten Sehzellen aus zugewandten hervorgegangen sind, indem zur Vergrößerung des Zellmaterials sich eine Epidermiseinstülpung unter die Glaskörperschichten schob (529 g). Die Zellen des äußeren Blattes erhielten dadurch eine inverse Lage. Da diejenigen des inneren Blattes pigmentiert waren, entwickelten sie sich zu einem reflektierenden Tapetum. Das letztere ist also nicht die Ursache, sondern eine Begleiterscheinung der abgewandten Lage der Sehzellen. So entstanden Dämmerungsaugen, deren Sehstäbchen Licht von vorn und von hinten empfangen. Auf der höchsten phyletischen Stufe haben sich aus den abgewandten Augen wieder zugewandte Tagaugen entwickelt (529 k, l).

## 3. Komplex(Fächer- oder Fazetten-) Augen.

Diese Augen setzen sich aus einer Anzahl von zugewandten Teilaugen (Ommatidien, Ommen, Fazetten) zusammen, von denen jedes seinen eigenen dioptrischen Apparat und seine eigene Pigmenthülle besitzt, so daß es für sich als Sehorgan dienen kann. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß diese Augen aus der Verschmelzung von ursprünglich getrennten Einzelaugen hervorgegangen sind, weshalb sie auch als zusammengesetzte Augen bezeichnet werden. Nur bei *Arca* und *Pectunculus* weist nichts auf eine solche Verschmelzung hin, sie scheinen vielmehr durch Teilung der Einzelaugen sich zu vergrößern, worauf ihre Zusammensetzung aus 10—80 derselben hinweist (445). Sehr deutlich läßt sich das Zusammenrücken der Einzelaugen bei den Röhrenwürmern (405) und den Myriopoden (533, 534) verfolgen, während es bei *Limulus*, Krebsen und Insekten aus der vergleichend-anatomischen Analyse mit Sicherheit hervorgeht (s. S. 517, 574 ff. und 577). Bei den Gliederfüßlern sind also die zusammengesetzten Augen viermal unabhängig voneinander aus Ocellen hervorgegangen (s. Stammbaum S. 539), und wir nennen sie homoiologe Organe, weil der Einfluß der Vererbung nicht vollständig ausgeschaltet ist, denn sie alle haben dasselbe Grundmaterial geerbt. Ihre Ommen sind Becheraugen, deren epitheliale Einstülpung vorn durch eine Chitinlinse (Cornea, Fazette) verschlossen wird, während im Grunde sich mehrere Sehzellen eng zu

einer Retinula zusammenschließen. Die Komplexaugen der Röhrenwürmer und jener Muscheln sind Flachaugen, und jedes Omma enthält nur eine Sehzelle (410, 645), welche gleichzeitig auch den dioptrischen Apparat in sich birgt. Die Augen dieser beiden Tiergruppen bilden ein schönes Beispiel von sehr weitgehender Konvergenz. Physiologisch sind die Komplexaugen dadurch charakterisiert, daß jedes Teilauge nur einen Bildpunkt, das ganze Auge daher nur ein Bild erzeugt (411, musivisches Sehen). Sie sind besonders geeignet, um Bewegungen zu erkennen, denn in dem Maße als der Gegenstand sich verschiebt, werden immer neue Ommen gereizt werden. Springt dann noch das ganze Auge stark kegelförmig vor, was sehr häufig der Fall ist, so wird es Bewegungen von den verschiedensten Richtungen her wahrnehmen. Bei den Röhrenwürmern und jenen Muscheln ist der lichtbrechende Teil der Sehzelle so wenig entwickelt, daß von einem Bildsehen nicht die Rede sein kann. Es sind Hell-Dunkel-Augen, welche namentlich Schattenreize wahrnehmen und das Zurückziehen der Würmer in die Röhren bzw. das Schließen der Schalen auslösen. Die Komplexaugen der Krebse und Insekten hingegen sind wie S. 514, 579 geschildert wurde, viel leistungsfähiger, nehmen aufrechte Bilder wahr und können vielfach durch Pigmentwanderungen (S. 514, 590) sich den wechselnden Beleuchtungen anpassen.

---

Nachdem wir im vorstehenden die verschiedenen Augenformen der Wirbellosen als Ganzes vergleichend betrachtet haben, wenden wir uns jetzt den einzelnen Elementen zu.

**Verschiedenartigkeit der Sehzellen.** Die Sehzellen sind die wichtigsten Teile des Auges, denn in ihnen wird die Aetherenergie in eine spezifische Nervenregung umgewandelt. Es sind stets primäre Sinneszellen, welche an ihrer Basis in eine Nervenfasern übergehen, deren feinste Fibrillen das Protoplasma der Zellen in der verschiedensten Weise durchsetzen. Auf die beiden Hauptarten von Sehzellen, deren Gegensätze zurzeit noch unvermittelt einander gegenüberstehen, auf die Sehzellen mit Phaosomen bei den Regenwürmern (417, 418) und Blutegeln (419) und auf die Sehzellen mit Stiftchen bei allen übrigen Tieren habe ich schon oben (S. 601) hingewiesen. Hier beschäftigen wir uns zunächst nur mit den Stiftchenzellen, deren charakteristische Stiftchen als die das Licht rezipierenden Elemente und zugleich als die Enden der Neurofibrillen angesehen werden können. Diese Stiftchen ragen ursprünglich frei über das Niveau des Zellkörpers an einer Stelle hervor (freier Stiftchensaum, 393). In anderen Fällen bleiben sie unter der Oberfläche (innerer Stiftchensaum, *Branchiomma* 410, *Arca* 445). Häufig setzt sich die rezipierende Region als schmaler Aufsatz vom übrigen Zellkörper ab und wird dann als Stäbchen bezeichnet (Seesterne 387, *Eunice* 409, *Alciopa* 416). Endlich können die Stiftchen einer Zelle oder auch von zwei benachbarten Zellen so dicht zusammenstehen, daß sie als eine cuticulaartige Platte erscheinen, wie dies namentlich für die Rhabdomere der Arthropoden gilt (486). Jede Von diesen 4 Hauptformen der Sehzellen kann in sehr verschiedenen Variationen auftreten, von denen einige genannt sein mögen. Um möglichst viele Stiftchen zu bilden, zieht sich die Zelle bei *Temnocephala* (397), *Tristomum papillosum* und *Polyophthalmus* (408) in fingerförmige Fort-

sätze aus oder trägt eine überall mit Stiftchen besetzte Verlängerung (*Limax*, 429 A). Bei *Dendrocoelum* und manchen Landturbellarien (395, 396) setzt sich diese Verlängerung durch einen dünnen Strang von der eigentlichen Zelle ab und schwillt zu einem kolbenförmigen Gebilde an, daß vielleicht auch als modifiziertes Stäbchen angesehen werden kann. Werden die Sehzellen sehr schmal (Prosobranchier 429 B), so verschmälern sich naturgemäß die Stiftchen auf ein zartes Bündel, während umgekehrt bei *Scutigera* (533) mit dem sehr verbreiterten Zellende auch der Stiftchensaum sehr breit geworden ist. Die Sehzellen mit innerem Stiftchensaum sind bis jetzt nur selten beobachtet worden, und die Stiftchen bzw. die freien Enden der Neurofibrillen liegen am basalen Ende der Zelle, und zwar bei *Branchiomma* (410) auf der einen Seite, bei *Arca* und *Pectunculus* (445) allseitig und bei den distalen Sehzellen von *Pecten* (447 di. Sex.) in der Mitte. Von Stäbchen sprechen wir immer dann, wenn die Zelle in einen anatomisch abgesetzten Fortsatz ohne Stiftchen ausläuft. Er ist meist stark lichtbrechend und enthält außer den Neurofibrillen zuweilen auch Protoplasma. Die Länge kann sehr verschieden sein, ebenso der feinere Bau. Bei den Seesternen werden die Stäbchen von einem Fibrillenbündel durchzogen, während bei vielen anderen Tiergruppen nur eine häufig mit einer knopfartigen Verdickung endende Fibrille nachgewiesen werden kann (*Eunice* 409, *Alciopa* 416, proximale Sehzellen von *Pecten* 429 C, *Lima* 444, *Cardium* 446, *Nautilus* 449, Cephalopoden 463). Bei letzteren und bei *Alciopa* werden die langen Stäbchen durch cuticulare Wandverdickungen gestützt, während sie bei *Scolopendra* (531) durch eine Manschette des Zellkörpers Halt bekommen. Für die Arthropoden ist es sehr charakteristisch, daß die rezipierenden Elemente nicht am distalen Ende, sondern an der Seitenfläche der Sehzellen auftreten, und zwar bald an deren ganzer Länge, bald distalwärts (*Limnadia* 486, *Perla* 570), bald in der Mitte (*Ephemera* 566), bald an der Basis (*Osmylus* 568), bald in mehrfacher Wiederholung (decapode Krebse 523). Die betreffende Zellregion ist meist durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und läßt bei verschiedenen Arten alle Uebergänge von deutlicher Querstrichelung, die ganz an Stiftchen erinnert, bis zu homogener Struktur erkennen. In den letzteren Fällen sind die Endorgane vielfach als cuticulare Bildungen angesprochen worden. Aber da die Neurofibrillen in sie auslaufen, wobei sie meistens eine helle „Schaltzone“ durchsetzen, müssen sie als verschmolzene Stiftchen wenigstens vorläufig gedeutet werden. Dafür sprechen auch die Befunde von *Orchesella* (562), wo 2 kaudale Sehzellen ein Rhabdom bilden, während die übrigen mit Stiftchensäumen enden. Eine Verschmelzung der Stiftchenplatten mehrerer Sehzellen kommt auch sonst im Tierreich vor, z. B. bei Salpen (470), bei denen höchst merkwürdige gitterförmige Bildungen angetroffen werden (ähnlich auch in 513). Aus der lateralen Anordnung ergibt sich ein zweites Merkmal der Sehzellen der Gliederfüßer: der Zusammenschluß mehrerer zur Bildung eines Sehstäbchens höherer Ordnung, des Rhabdoms, indem die Rhabdomere, d. h. die Endplatten von 2—8 Sehzellen, sich eng aneinanderlegen (*Branchipus* 503 e, Insekten 585, in 587 noch getrennt). Dadurch wird der Reiz gleichzeitig auf ebenso viele Zellen übertragen und um so stärker empfunden. Die Rhabdombildung ist also ein Mittel zur Reizsummation. Aus seiner Entstehung erklärt sich der häufig mehrteilige Bau und sternförmige Querschnitt des Rhabdoms sowie sein zentraler Hohl-

raum (522). Das phyletische Verhältnis der verschiedenen Sehzellen möge das beifolgende Schema (602) erläutern.

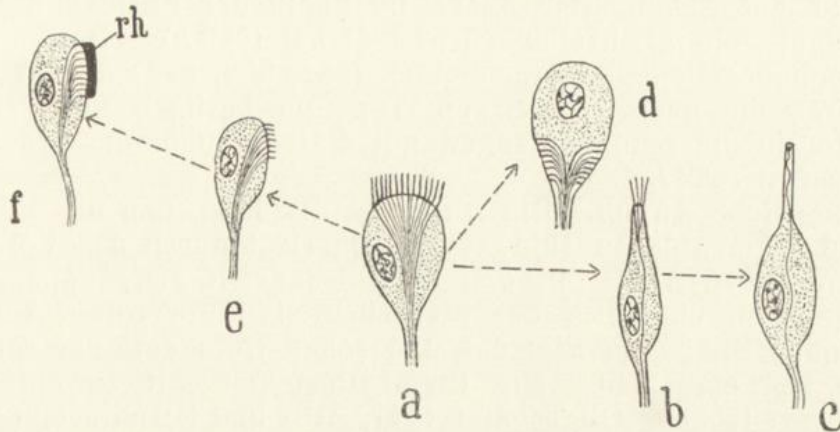


Fig. 602. Schema des phyletischen Verhältnisses der Sehzellen. a mit freiem Stiftchensaum, b mit sehr schmalen Stiftchensaum, c mit Stäbchen, d mit inneren Verdickungen der Neurofibrillen, e mit seitlichem Stiftchensaum, f die Stiftchen zum Rhabdomer verschmolzen. Orig.

**Zu- und abgewandte Lage der Stiftchen.** Dieser Gegensatz ist morphologisch so auffallend, daß wir ihn oben bei der Einteilung der Augen verwandt haben. Physiologisch ist er offenbar ganz gleichgültig, da das Licht die Sehzelle leicht durchdringt, woraus sich auch die verschiedenen in 529 *h'*–*l'* dargestellten Modifikationen erklären. Ursprünglich befindet sich der Stiftchensaum oder das Stäbchen am distalen Ende der Sehzellen, die Nervenfasern am proximalen. Das Licht durchdringt die rezipierenden Elemente distoproximalwärts, sie sind dem Lichte zugewandt, was auch wohl als vertierter Zustand bezeichnet wird („evers“ bei DEMOLL, „invertiert“ bei WIDMANN). Bei *Scolopendra* (530), *Julus* (532), Heteropoden (432) und einigen andern Tieren steht das Stäbchen senkrecht zur Richtung des Lichtstrahls, und die Sehzelle liegt in der Verlängerung des Stäbchens oder schräg zu ihr. Diese Lage wollen wir als „halbabgewandt“ bezeichnen. Sie leitet über zur „abgewandten“ Stellung („invers“ bei DEMOLL, „konvertiert“ bei WIDMANN), bei der das Licht zunächst den Nerven und die Sehzelle passiert und dann proximodistalwärts die sensiblen Elemente (529 *h'*). Einen Spezialfall dieser Art (*i'*) treffen wir in den Nebenaugen der Araneen (544 rechts) und bei Pantopoden (557) an, indem die von hinten herantretende Nervenfasern in der Nähe des Stäbchens inseriert, und der Zellkörper sich nach hinten umgebogen hat. Das führt dann durch das Stadium *k'* (Hauptaugen der Skorpione und Pedipalpen) zu den sekundär zugewandten Sehzellen der Netzspinnen (*l'*, *N*) und Laufspinnen (*l'*, *L*). Da die Nervenfasern nicht lichtempfindlich ist, sondern nur die Stäbchen oder Stiftchen, sollten obige Bezeichnungen nach diesen gewählt werden. In der Regel sind in demselben Auge die Stäbchen oder Stiftchen mehr oder weniger einander parallel gestellt. Es kommen aber auch Ausnahmen vor. So laufen in dem Auge des Landturbellars *Platydesmus* (396) die Sehkolben radienartig von allen Seiten gegen die Mitte zu, so daß alle Stellungen nebeneinander vertreten sind, ein weiterer Beweis, daß diese Unterschiede physiologisch bedeutungslos sind. Es gibt eine primäre Inversion, d. h. die vom Lichte abgewandte Lage ist von der ersten

Entstehung der Augen an vorhanden gewesen (z. B. bei allen den oben [S. 600] unter IIA genannten Pigmentbecherocellen der Trochophoratiere), und eine sekundäre, welche im Laufe der Phylogenie sich aus primär zugewandten Sehzellen entwickelt hat (529 h). Hierhin gehören manche Seitenocellen der Arachnoiden (551, 552, 544) und der Pantopoden (557), die auch zugleich ein Tapetum besitzen und schließlich sich wieder in die sekundär zugewandten Hauptaugen der Araneen verwandelt haben (529 l).

**Pigmentlose Augen.** Die frühere Auffassung, daß die einfachsten Sehorgane Pigmentflecke sind, wird widerlegt durch das Vorkommen von pigmentlosen Augen in den verschiedensten Tiergruppen. Sogar bei Säugern einschließlich des Menschen sind die roten Augen der Albinos ohne Spur von Pigment und sehen trotzdem, namentlich bei nicht zu starkem Licht. Die Pigmentlosigkeit gilt sowohl für die Phaosomehzellen der Oligochäten (417, 418) und Hirudineen (419) wie für Augen mit Stiftchen- oder Stäbchenzellen. So hat der Ringelwurm *Dialychone acustica* in einem Gehirnausläufer zahlreiche abgewandte Sehzellen ohne Pigmenthülle, aber von derselben Art, wie sie bei nahen Verwandten mit einer solchen versehen sind. Die Nebenaugen der Kettenformen der Salpen (472 r, r'), die sog. Costalzellen von *Pterotrachea* (434 nex) nach außen von der Pigmenthülle, die Nebenretina von *Limax* (428) sind weitere Beispiele. In andern Sehorganen finden wir zwar Pigment in der Nähe der Sehzellen, aber doch in einer solchen Lage, daß es auf die Funktion der Sehzellen keinen Einfluß ausüben kann. So hat das Turbellar *Phaenacora unipunctata* neben dem Gehirn eine Sehzelle ohne Pigmenthülle, aber dorsal von ihr liegt eine Pigmentplatte, welche das von oben kommende Licht abblendet. In den Seitenocellen mancher Insekten (*Mamestra* 569, *Osmylus* 568, Phryganeen, *Ceratopsyllus*) dient die dunkle Chitincuticula zum Lichtschutz, während das eigentliche Auge pigmentfrei ist. In den Rückenaugen der Chitonen (10) liegt der dunkle Farbstoff außerhalb der Augen in dem Tegmentum der Schale. Bei *Pecten*, *Cardium*, Pedipalpen (446, 447, 551) schiebt sich das Tapetum so zwischen Sehzellen und Pigment, daß letzteres jene nicht beeinflussen kann. Bei vielen Wirbellosen zeigt die Retina ungefärbte Sehzellen neben den Pigmentzellen.

**Vorkommen und Bedeutung des Augenpigments.** Wenngleich aus diesen Tatsachen hervorgeht, daß das Sehen selbst nicht an die Gegenwart von Pigment gebunden ist, so beweist doch die außerordentlich weite Verbreitung desselben in den Augen, daß es ein sehr wichtiges Hilfsmittel sein muß. Die Pigmente der Augen zerfallen in 2 Klassen: in die nur selten auftretenden, durch Licht leicht zersetzbaren Sensibilisatoren und in die lichtbeständigen Dauerpigmente, welche fast allen Augen zukommen. Von den ersteren wird angenommen, daß sie durch ihren Zerfall die Lichtempfindlichkeit erhöhen (vgl. S. 373). Der Sehpurpur im Auge der Wirbeltiere ist das bekannteste Beispiel. Ein ähnlicher, leicht zerfallender, roter Farbstoff findet sich im Stiftchensaum der Sehzellen von *Planaria* und *Polycelis*, in der Retina von *Loligo* und, in geringer Menge, von *Sepia*, in den Rhabdomen von *Mysis* und Tagfaltern und in der Haut der Seeigel, deren allgemeine Lichtempfindlichkeit dadurch vielleicht hervogrerufen oder verstärkt wird. Genauere Untersuchungen fehlen noch über die sensibilisatorischen Farbstoffe der wirbellosen Tiere; da sie aber in Tiergruppen vorkommen, die systematisch weit auseinanderstehen, haben sie wahr-

scheinlich ein viel allgemeineres Vorkommen. Vielleicht gehört auch der rote Pigmentfleck von *Euglena* (376) hierher, da das neben ihm liegende Protoplasma lichtempfindlich ist, wenn man nicht denselben als ein Temperaturorgan deuten will. Das Pigment der Flagellaten erscheint freilich lichtbeständig, aber es wäre möglich, daß bei starken Intensitätsschwankungen doch Zersetzungen vorkommen, die auf das umgebende Protoplasma einwirken.

Die Dauerpigmente zerfallen in 2 Klassen, welche in der Regel leicht zu unterscheiden sind, in die zur Abblendung des Lichts bestimmten Absorptionsfarbstoffe und in die zum Zurückwerfen des Lichts dienenden Reflexionsfarbstoffe. Erstere sind schwarz, braun oder rot, letztere pflegen eine gelbliche Farbe zu haben und erscheinen bei auffallendem Licht weiß. Die meisten Augen der wirbellosen Tiere sind nach dem Prinzip einer Camera obscura gebaut, mögen es Becher- oder Blasenaugen sein: nur die von vorn auf die Oeffnung des Bechers bzw. auf die Cornea fallenden Strahlen werden wahrgenommen (optische Isolation), alle übrigen werden von dem in oder außerhalb der Retina befindlichen Pigment absorbiert. Ebenso stellt jedes Einzelauge eines Komplexauges einen Pigmentbecher dar, in den, abgesehen von den Superpositionsaugen (498), nur die von vorn kommenden Strahlen eindringen. Dadurch erkennt das Auge die Richtung, aus welcher die Lichtstrahlen kommen und damit die Lage des gesehenen Objekts. Indem häufig viele Augen zu demselben Individuum gehören und dabei ihre optischen Achsen nach verschiedenen Richtungen (Komplexaugen, ferner 386, 390, 400, 405, 422) eingestellt sind, oder indem die Augen durch Muskeln bewegt werden können, wird das Sehfeld vergrößert. Solche Absorptionspigmente liegen hinter den Stiftchen oder Stäbchen, so daß das Licht erst diese reizt und dann von den Farbstoffen aufgesogen wird, wodurch auch zugleich störende Reflexionen verhindert werden. Bei den abgewandten Augen (393, 394) muß der Körper der Sehzelle pigmentfrei sein, weil das Licht diesen erst durchdringt, ehe es das lichtempfindliche Element erreicht. Bei den zugewandten Augen hingegen sind die Sehzellen häufig dicht erfüllt von Farbstoffen, oder diese liegen in besonderen Stützzellen zwischen den Sehzellen (428, 430). Nah verwandte Arten können in dieser Hinsicht verschieden sein (vgl. S. 459). Außer zur optischen Isolation dient das Retinapigment vielfach zur Regulation der Lichtmenge, indem es sich verschieben kann und bei Ueberbelichtung sich so gruppiert, daß nur wenig Licht zu den Stäbchen gelangt, während es bei Unterbelichtung sich von den Stäbchen zurückzieht, so daß viel Licht zu ihnen dringt. Solche Pigmentwanderungen zeigen die Netzhäute der Cephalopoden (463) und die Fazettenaugen der Krebse (520, 521), der Insekten (580, 600) und in geringerem Maße die Ocellen der Spinnen. Es ist im vorhergehenden geschildert worden, daß jene Komplexaugen vielfach keine Pigmentverschiebungen zeigen, aber nach der dauernden Stellung des Pigments in zwei Gruppen zerfallen, in die Appositionsaugen (498 B) der Lichtformen, in denen die Ommen optisch voneinander isoliert sind, und in die Superpositionsaugen (498 C) der Dunkelformen, deren Pigment so angeordnet ist, daß zu einer Retinula auch Strahlen der Nachbarommen gelangen und dadurch das Bild lichtstärker, wenngleich verschwommener machen.

Die Farbe des Absorptionspigments der Retina ist meistens schwarz, weil diese Farbe alle Strahlen von Rot bis Violett aufsaugen

kann. Dies gilt besonders für Landbewohner und für sehr viele Flachwasserformen. In einiger Tiefe des Wassers, in der blaugrünes Licht herrscht, genügt rotes oder braunrotes Pigment zur Absorption, und so finden wir solches bei Seesternen, manchen Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Einige Arten von marinen Strudelwürmern sollen im Flachwasser schwarze, in der Tiefe rote Augen haben. Bei gewissen Rädertieren sind die Augen in der Jugend rot und nehmen später eine violette oder blauschwarze Farbe an. Immerhin sind die Beziehungen zwischen Wassertiefe und Farbe des Augenpigments noch nicht genügend untersucht.

Die zur Reflexion der Lichtstrahlen dienenden gelben oder braunen Farbstoffe werden als *Argentea* bezeichnet, wenn sie wie bei Cephalopoden (456 *Ae, Ai*) und Fischen in der Iris und Außenwand des Bulbus liegen und verhindern, daß Lichtstrahlen in diesen eindringen. Bei Tintenfischen wirken die Argenteazellen weniger durch ihr Pigment als durch ihren Inhalt an Schollen und Platten, welche das Licht zurückwerfen. In ähnlicher Weise reflektieren bei Alciopiden (415) silberglänzende Fasern in der Umgebung der Linse das von unten kommende Licht. Hingegen werden sie als *Tapetum lucidum* zusammengefaßt, wenn sie dicht hinter den Sehzellen und vor dem Absorptionspigment liegen und das Licht, welches die Stäbchen passiert hat, wieder auf diese reflektieren, um die Reizwirkung auf eine noch nicht klar erkannte Weise zu erhöhen. Wir finden diese Einrichtung bei Tieren, welche in der Dämmerung oder in dunkler Umgebung sich umher bewegen, und zwar unter den wirbellosen Tieren fast ausschließlich bei Arthropoden. Bei den Arachnoiden hängt das Tapetum mit der Inversion der Sehzellen zusammen, wie aus der Ontogenie (529 g) klar hervorgeht. So bei den Pseudoskorpionen (552), in den Seitenaugen der Pedipalpen (551), in den Nebenaugen der Araneen (544) und vielleicht auch bei den Pantopoden (557). Bei all' diesen Tieren wirkt es mehr durch seine faserige Struktur als durch eingelagerte Pigmente, da diese auch fehlen können. Eine reflektierende Schicht als Auskleidung des Pigmentbeckers findet sich im abgewandten Medianauge von *Eucalanus* (481), *Argulus* und andern Copepoden. Unter den Muscheln besitzt *Cardium* (446) ein faseriges Tapetum als eine Bildung mesodermaler Pigmentzellen, und ähnlich verhält sich *Pecten* (447). Auch bei diesen Tieren ist das Auge abgewandt. Ein faseriges, von graugrünlischen Körnern durchsetztes Tapetum besitzen die zugewandten Stirnagen mancher Insekten: *Machilis* (563), Orthopteren (564, 565), Ephemeriden (566). Bei den Libellen (567) finden sich in dieser Schicht kleine Kristalle, ähnlich wie bei Wirbeltieren. In den Fazettenaugen der macruren Krebse liegen die mit gelben Pigmentkörnern erfüllten Tapetumzellen (520, 521) zwischen den basalen Enden der Ommen und sind mesodermalen Ursprungs. In derselben Weise wirken die Retinapigmentzellen (580) am proximalen Ende der Retinulae der Insekten. In allen diesen Bildungen beruht die Reflexion der Lichtstrahlen mehr auf dem faserigen oder körnigen Inhalt der Tapetumzellen als auf deren Pigmenten. Bei manchen Insekten dient eine Schicht von Tracheen als Tapetum.

**Lichtbrechende Apparate.** Unter den Hilfseinrichtungen des Auges spielen durchsichtige lichtbrechende (dioptrische) Apparate die größte Rolle. Sie haben infolge ihres dichteren Baues eine stärkere Brechung als das umgebende Medium und wirken durch ihre ge-

krümmten Flächen wie Sammellinsen, indem sie das Licht konzentrieren. Ihre erste Aufgabe besteht also in der Lichtverstärkung. Die weichen Füllmassen (Empleme) der Becher- und Blasenaugen, welche wir schon früher kennen lernten (S. 446), beschränken sich in ihrer Funktion hierauf. Sobald aber festere, scharf begrenzte Linsen oder Linsencylinder auftreten, entstehen Bilder auf der Retina, und das Auge erhebt sich über das Hell-, Dunkel-, Richtungs- und Bewegungssehen zur höheren Stufe des Bildsehens, also zur Unterscheidung von Formen und bei gewissen wirbellosen Tieren auch sicherlich zur Wahrnehmung von Farben. BEER und andere Forscher wollen die Bezeichnung „Auge“ nur dann anwenden, wenn Bilder gesehen werden können. Ich halte diese Einschränkung nicht für glücklich, denn es besteht praktisch ein ganz allmählicher Uebergang zwischen niederen und höheren Sehorganen, so daß sich oft nicht sagen läßt, ob nicht ein Auge ohne Linse durch starke Verengung der Oeffnung des Augenbechers oder durch ein ziemlich festes Emblem ein verschwommenes Bild erzeugt. Auch sind manche linsenartigen Verdickungen (*Eunice*, 409) zu wenig entwickelt, um ein Bild zu entwerfen. Jede Linse dient ferner zum Richtungssehen, da sie alle aus einer Richtung oder von einem Objektpunkt kommenden Strahlen auf einen Punkt der Netzhaut vereinigt, vorausgesetzt, daß dieser im Brennpunkt der Linse oder annähernd in ihm liegt. Liegt er nicht in ihm, so befindet er sich in der Mitte des entsprechenden Zerstreuungskreises (603 P, p). Die Aufgabe der Linse ist also eine dreifache: Lichtverstärkung, Richtungssehen und Bildsehen. Dazu kann als Nebenfunktion kommen, daß die Linse als Lichtfilter wirkt; sie ist bei vielen Fischen und den Cephalopoden bernsteingelb gefärbt und läßt in der Hauptsache nur die gelben und roten Strahlen durch und schließt die kurzwelligen chemisch starkwirkenden Strahlen aus.

### Linsenaugen.

**Entstehung der Linse.** Um dieses wichtige Hilfsmittel zu erzeugen, bedient sich die Natur der verschiedenartigsten Wege.

1. In einzelnen Fällen liegt die Linse im Protoplasma der Sehzellen. So finden wir bei der Flagellate *Pouchetia* (*Erythropsis*) vor dem Pigment einen lichtbrechenden Körper (377). Beim Röhrenwurm *Branchiomma* (410) liegt die Linse zwischen Cuticula und Kern. Es ist auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Phaosome (417–419) durch ihre Lichtbrechung das umgebende Protoplasma erregen und nicht selbst rezipieren, da ein Zusammenhang mit Nerven nicht nachgewiesen ist.

2. In den Blasenaugen vieler Gastropoden (428, 434) und Würmer geht die Linse durch Erhärtung aus dem Emblem hervor. Bei *Alciopa* (414) entsteht der Kern der Linse aus einer besonderen Zelle, um die sich Glaskörpersubstanz herumlegt.

3. Sehr häufig ist die Linse eine Umbildung der Cuticula der Epidermis, unter Umständen auch der Sehzellen. So bei der Meduse *Nausithoë* (381), bei *Asterias* (387 C), beim Palolowurm (409), bei den Muscheln *Modiolaria* (443) und *Arca* (445), bei den Ocellen und Fazettenaugen der Arthropoden (491, 495, 510, 516, 540, 543, 572, 598). Einige besondere Fälle dieser Art seien hier noch erwähnt. So besitzt die Copepode *Labidocera* (493) eine große chitinige Linse unter der eigentlichen Cuticula; bei den Chitonen (10, 440) ist die Linse ein umge-

wandelter Teil der äußersten Schalenschicht, und bei den Cephalopoden (456, 462) entsteht die zweiteilige Linse in sehr eigentümlicher Weise als ein cuticulares Abscheidungsprodukt der fadenförmig verlängerten Zellen des „Epithelkörpers“.

4. Bei der Meduse *Charybdaea* (384) werden die Epithelzellen der Vorderwand der Augenblase zur Linse.

5. Bei einigen Ocellen von Arthropoden bilden die vorgewölbte Cuticula und die Epidermiszellen zusammen die Linse: so bei der Pedipalpe *Titanodamon* (550), bei Acridiern, Ephemeriden (566).

6. Der von den Wirbeltieren bekannte Modus, daß die Linse von in die Tiefe verlagerten Epidermiszellen sich ableitet, kommt unter den Wirbellosen bei Ascidienlarven (474) und vielleicht auch bei *Cardium* (446) vor.

7. Endlich können auch Bindegewebszellen sich als lichtbrechende Apparate vor das eigentliche Auge lagern: *Plagiostomum* (Turbellar), *Cypris* (487), Stirnauge von *Cloëon*, Rückenaugen von *Oncidium* (438), Mantelaugen von *Pecten* (447), vielleicht auch von *Cardium*.

**Die Größe der Linse** im Verhältnis zum Gesamtauge schwankt bei verschiedenen Arten innerhalb sehr weiter Grenzen, und zwar treffen wir auffallend große Linsen nicht nur bei Dunkelformen, sondern auch bei solchen an, die im grellsten Sonnenlichte an der Oberfläche des Meeres vorkommen (*Alciopa* 414, *Pterotrachea* 431, manche decapode Tintenfische). Es handelt sich dann wohl immer um Raubtiere, die häufig auch in der Dämmerung oder nachts ihrer Beute nachgehen. Aber auch bei *Helix* (426), die so schlecht sieht, daß sie von YUNG für blind gehalten wurde, ist die Linse auffallend groß, was sich so erklärt, daß die Augen zum Unterscheiden von Hell und Dunkel dienen und die Tiere nach schattigen Plätzen führen, weil diese ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis am besten genügen. Große Linsen springen zuweilen nach außen stark vor (Skorpion, 545, 547). Viel häufiger aber wölben sie sich besonders nach innen vor, weil ein nach außen flaches Auge weniger leicht verletzt werden kann. Ich verweise auf *Branchioma* 410, *Schizochiton* 440, *Pecten* 447, Tintenfische 456, *Ampelisca* 510, *Pinnotheres* 525, *Scolopendra* 530, *Julus* 532, *Limulus* 556. In den Fazettenaugen der Krebse und Insekten stehen die Linsen in Korrelation mit den Kristallkegeln und fehlen ganz (*Daphnia* 500, *Branchipus* 502, Amphipoden 508) oder sind klein (*Astacus* 520), wenn letztere groß sind. Umgekehrt sind sie bei *Pinnotheres* (525) sehr umfangreich, weil Kristallkegel fehlen.

Von der Größe der Linse hängt die Zahl der zugeordneten Sehzellen ab, abgesehen von den vereinzeltten Fällen (*Pouchetia*, *Branchioma*, 377, 410), in denen die Linse ein Teil der Sehzellen selbst ist. In den meisten Augen gehören zahlreiche Sehzellen zu einer Linse, und im Laufe der Phylogenie wird die Zahl derselben immer größer, weil ein Gegenstand um so besser gesehen wird, je mehr Sinneszellen gereizt werden. Zugleich wird dadurch das ganze Auge und damit auch die Linse an Größe zunehmen. Wenn bei der Meeresnacktschnecke *Pleurobranchus membranaceus* nur 8–10 Sehzellen in einem Auge vorkommen, so ist dies als ein primitiver Zustand anzusehen, da nichts auf eine Rückbildung hinweist. Demgegenüber besitzen die meisten Schneckenaugen viele Hunderte von Sehzellen. Das Auge der achtermigen Tintenfische besitzt nach HESSE auf einem Quadratmillimeter ca. 60 000, bei den höher entwickelten Augen der zehnmarmigen

100 000—160 000. Diese Zunahme gilt natürlich auch für die phyletische Entwicklung linsenloser Augen (vgl. 393, 394, 398), und desgleichen für die Komplexaugen in dem Sinne, daß die Zahl der Ommen allmählich größer wird, wenngleich hier besondere Verhältnisse mitgespielt haben. Bei den Röhrenwürmern (405) konnte eine Vervollkommnung nur erzielt werden, indem viele Sehzellen zusammentraten, denn die in der Sehzelle befindliche Linse (410) kann sich nur unbedeutend vergrößern. Warum aber haben die Ocellen der Gliederfüßer sich nicht in der Weise phyletisch entwickelt, daß die Zahl der zu einer Linse gehörigen Sehzellen immer größer wurde, sondern warum haben sie sich zu Fazettenaugen differenziert? Es kann nicht an der Bauart dieser Ocellen liegen, denn bei den Arachnoiden haben sie sich vielfach im ersteren Sinne weiter entwickelt (540, 547). Es hat also nicht etwa an der Rhabdombildung gelegen, sondern der Grund ist in der dicht gehäuften Gruppierung dieser Ocellen zu sehen, die bei Größenzunahme miteinander verwachsen. Das ganz isoliert für sich dastehende „ocellare Fazettenauge“ von *Ampelisca* (510) erklärt sich daraus, daß den Ommen der Amphipoden ursprünglich die Cornea fehlt (508). Das zuerst einheitliche Fazettenauge zerfiel in 3 Portionen (512) und jede der beiden vorderen erwarb als Neubildung eine Linse.

**Zone deutlichsten Sehens und Nebenretina.** Wie viele der hier wiedergegebenen Abbildungen zeigen (414, 428), sind in den Linsen-Augen die Sehzellen am Grunde der Retina besonders groß, haben besonders lange Stiftchen oder Stäbchen und stehen hier meist auch dichter als an den Seitenteilen des Auges, wohin die Strahlen weniger häufig geworfen werden. So entsteht eine Zone deutlichsten Sehens, eine Area centralis, die sich in manchen Augen schon äußerlich durch ihre besondere Form oder Färbung abhebt. So finden wir bei den Heteropoden eine Furche am Grunde des Auges (432) mit besonders differenzierten Sehzellen, bei den Flachwassertintenfischen (*Octopus*, *Sepia*) hebt sich ein heller Streifen ab mit besonders langen und zahlreichen Stäbchen, bei manchen Tiefseeformen (460) nimmt diese Region die Form einer Grube an und in ähnlicher Weise auch in den Hauptaugen der Springspinnen (543). In seltenen Fällen kommt es zum Zwecke der Erweiterung des Gesichtsfeldes zur Ausbildung einer **Nebenretina**, z. B. bei *Limax* (428), wo vor der Linse eine Tasche der Augenblase einige pigmentlose Sehzellen aufweist, zu denen das Licht hauptsächlich von hinten gelangt, und bei *Alciopa* (414 nr), wo die Nebenretina die von oben einfallenden Strahlen wahrnimmt. Eine ähnliche Einrichtung zeichnet die Stirnocellen vieler Hymenopteren aus (576). Ferner enthält der Pigmentmantel von *Pterotrachea* (434) einige helle Stellen, durch die das Licht auf Sehzellen der gegenüberliegenden Wand fallen kann.

**Entfernungsbestimmung und Akkommodation.** Der Hauptnachteil der Linsen-Augen besteht darin, daß nur dann das Bild auf die Stäbchen der Netzhaut geworfen und scharf wahrgenommen wird, wenn der Gegenstand innerhalb einer bestimmten Entfernungsbreite vor dem Auge liegt. Befindet er sich vor oder hinter dieser Zone, so entstehen Zerstreuungskreise (603 bei c), welche kein scharfes Bild ergeben. An der Hand dieser Zeichnung seien die Grundgesetze der Linsenbrechung dem Leser ins Gedächtnis zurückgerufen. Die Linse habe eine solche Brennweite  $F$ , daß der in einiger Entfernung befindliche Gegenstand  $A$  auf der Spitze der Stäbchen ein scharfes kleines Bild  $a$  gebe. Liegt

das Objekt noch weiter ab vom Auge  $A$ , so fällt das Bild vor die Retina, zwischen  $a$  und den Brennpunkt  $F$ , erscheint also undeutlich. Um es deutlich zu machen, muß die Linse der Retina genähert werden, falls dies möglich ist (negative Fernakkommodation). Rückt der Gegenstand ( $B$ ) bis auf die doppelte Brennweite heran, so ist die Bildgröße gleich der Objektgröße ( $B=b$ ). Die Retina ist hier so dick angenommen, daß das Bild  $b$  noch auf sie fällt. Rückt der Gegenstand ( $C$ ) noch näher heran, so entfernt sich das Bild sehr rasch nach hinten, wobei es an Größe zunimmt. Um einen solchen zu nahen Gegenstand deutlich zu machen, muß die Linse von der Netzhaut abrücken (positive Nahakkommodation). Liegt der Gegenstand zwischen dem vor-

deren Brennpunkt  $F'$  und der Linse, so entsteht überhaupt kein Bild mehr hinter der Linse. Diesen Verhältnissen werden nun die Augen der wirbellosen Tiere in sehr verschiedener Weise gerecht:

1. Durch Ausbildung sehr langer Stäbchen oder Stiftchen (*Alciopa* 416, Cephalopoden 463, 464, *Salticus* 543, *Typopeltis* 551, Rhabdom der Insekten). Ein Abschätzen der Entfernung wird hierdurch nicht möglich, denn für dasselbe Stäbchen ist es gleichgültig, an welcher Stelle es durch die Strahlen gereizt wird, aber die Zone des deutlichen Sehens wird dadurch vergrößert.

2. Durch Anordnung der Stäbchen oder Stiftchen verschiedener Sehzellen derselben Retina hintereinander in der optischen Achse; dann werden die distalen Stäbchen fernere Gegenstände, die proximalen hingegen nähere wahrnehmen. So bei den Heteropoden 432, *Scolopendra* 530, *Julus* 532.

3. Durch Ausbildung einer Retina für die Ferne und einer anderen für die Nähe in demselben Auge, entweder nebeneinander (*Helophilus*, 575) oder hintereinander (*Pecten* 447, *Agrion* 567).

4. Durch Verschiebung der Retina nach vorn oder nach hinten. Dieser Modus ist bis jetzt nicht sicher nachgewiesen, aber vielleicht kommt er den Hauptaugen mancher Spinnen (*Micrommata*) zu, weil von den 4 Muskeln jedes Auges 2 genau in der Längsachse verlaufen (542).

5. Durch gleichzeitiges Vorkommen von Fernaugen und Nahaugen. So scheinen bei den Skorpionen die Hauptaugen im ersteren, die Seitenaugen im letzteren Sinne zu funktionieren. Nach einer, wie mir scheint, wohlbegründeten, aber noch strittigen Auffassung dienen die Ocellen der Insekten zum Sehen in der Nähe, die Komplexaugen

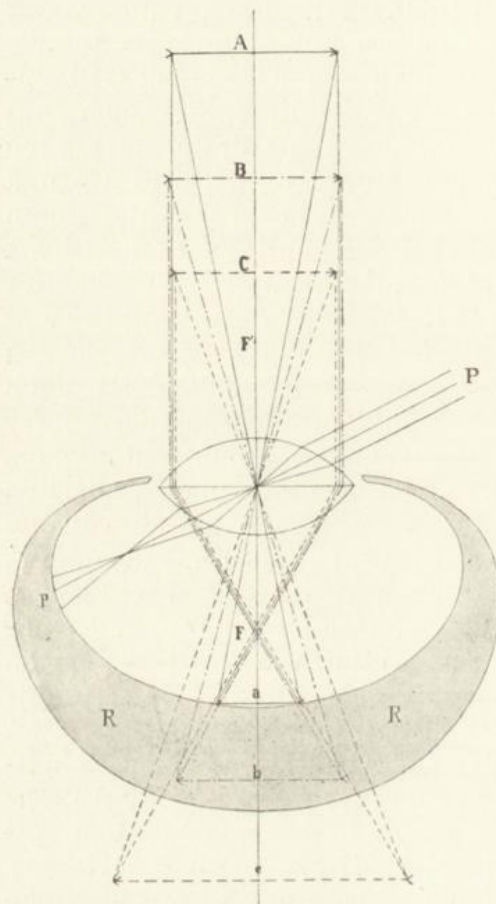


Fig. 603. Schema der Linsenwirkung. Erklärung im Text. Orig.

in der Ferne. Bei manchen Krebsen (501, 505, 516) und Insekten (589, 590, 594) sind die Fazettenaugen zu „Doppelaugen“ geworden, welche sich in eine große dorsale Portion zum Sehen in einiger Entfernung und in eine kleine ventrale für die Nähe gespalten haben.

6. Durch Akkommodation der Linse, indem diese entweder ihren Abstand von der Netzhaut oder ihre Form zu verändern vermag. Unter den Wirbellosen können nur die hochorganisierten Augen der Alciopiden, Heteropoden und Cephalopoden akkommodieren, und zwar besitzen sie nach v. HESS eine aktive Nahakkommodation, indem sie den Binnendruck des Auges erhöhen und dadurch die Linse cornealwärts verschieben. Die Alciopiden pressen zu dem Zwecke nach einer Auffassung das Sekret einer Drüse (414 *sekr.x*) in den Raum hinter der Linse, während die Heteropoden einen unvollkommen ringförmigen Muskel der hinteren Bulbuswand (434 *m*) kontrahieren. Bei den Tintenfischen üben die radienförmig vom Epithelkörper ausstrahlenden LANGERSCHEN Muskeln (456, 462 *La*) einen Druck auf die Binnenflüssigkeit aus, doch ist diese Auffassung noch strittig, da nach BEER die Linse der Retina genähert wird, also Fernakkommodation vorliegt. Eine Verschiebung der Linse ist bei den Ocellen der Gliederfüßer unmöglich, weil sie fest in der Chitincuticula liegt. Ebenso wenig kann sich ihre Form verändern, und daher müssen sich die Tiere mit den vorher genannten Mitteln begnügen. Der zweite Modus, durch Formveränderung der Linse sich dem Abstand des Objekts anzupassen, ist bis jetzt nur für die Amnioten sicher nachgewiesen worden. Unter den Wirbellosen hat man ihn vermutet für *Oncidium*, bei welcher Schnecke der vorderste Teil der Linse durch gewisse Muskeln (438 *am*) seine Krümmung verändern soll, und für *Pecten* und *Cardium*.

**Linsencylinderaugen.** Die Ommen in den Fazettenaugen der Krebse und Insekten besitzen außer der Linse einen Kristallkegel (mit Ausnahme der aconen Augen), welcher zusammen mit der Linse als „Linsencylinder“ wirkt. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß ihre Brechkraft von außen nach innen zunimmt. Wie 497 darstellt, erzeugen die Strahlen bei den meisten Gebilden dieser Art zunächst ein umgekehrtes Bild in der Nähe der Spitze, verlassen diese aber dann so, daß ein aufrechtes Bild entsteht, welches in jeder Entfernung aufgefangen werden kann, aber mit zunehmendem Abstände von der Spitze größer und lichtschwächer wird. Diese Bilder sind stets scharf, eine Akkommodation ist demnach nicht nötig. Daher liegen auch die Rhabdome in sehr verschiedenem Abstände von den Kristallkegeln, bei den Appositionsaugen (498 A) meist unmittelbar hinter ihnen, bei den Superpositionsaugen und bei denjenigen Sehorganen, welche durch Pigmentwanderung bald zu der einen, bald zu der anderen Kategorie gehören (498 B, C) in einiger Entfernung von ihnen. Weitere Einzelheiten hierüber s. S. 505, 578 ff.

**Anpassungen der Augen an die Lichtstärke** sind im vorhergehenden schon wiederholt erwähnt, seien hier aber noch einmal kurz zusammengestellt. Sie sind bis jetzt nur bekannt von einigen besonders hoch entwickelten Augen, während die große Masse der wirbellosen Tiere diejenigen Orte aufsucht, wo die ihnen zusagende Lichtstimmung herrscht. Auf die periodischen Wanderungen der Planktontiere habe ich in dieser Beziehung schon früher (S. 418) hingewiesen. Von Schutzmitteln gegen eine zu starke Belichtung sind folgende zu erwähnen: Pigmentwanderungen, durch welche die Stäbchen bald mehr,

bald weniger dem Lichte ausgesetzt werden, sind bekannt von den Tintenfischen und den Fazettenaugen (vgl. S. 514, 590), kommen aber vielleicht noch vielen anderen Augen zu. Jedenfalls fehlen ausreichende Untersuchungen nach dieser Richtung. Eine kontraktile Oeffnung des Augenbeckers besitzt *Nautilus* (448), während die übrigen Tintenfische (453, 456 J), durch eine auf der Innenfläche pigmentierte kontraktile Iris und häufig auch noch durch Lider sich gegen zu viel Licht schützen können. Viel verbreiteter sind Mittel zur Lichtverstärkung, namentlich große Linsen (vgl. S. 612), die Pigmentverteilung im Superpositionsauge und Tapetumpigmente (S. 610). In den Fazettenaugen vereinigen sich die Sehzellen eines Ommas mit ihren rezipierenden Elementen zur Bildung eines Rhabdoms, ebenso in manchen Ocellen, wodurch, wie ich annehme, die Reize sich summieren. Es wird hierdurch dieselbe Wirkung erzielt, wie durch Vermehrung der Lichtstärke.

### Phyletische Bedeutung der verschiedenen Augenformen.

Obwohl bei keinem Organ sich so schöne Beispiele von Konvergenz und Homoiologie nachweisen lassen wie beim Auge, so wäre es doch durchaus verkehrt, wollte man die phyletische Bedeutung der verschiedenen Augenformen bestreiten. Es zeigt sich auch für dieses Organ, daß es in jeder phyletischen Gruppe sein besonderes Gepräge besitzt. Nur bei den Seesternen finden wir die Sehzellen in eigentümlicher Weise zwischen den Epidermiszellen eingesenkt (387). Für die Plathelminthen und Trochophoratiere sind die abgewandten Pigmentbecherocellen (393, 394) in hohem Maße charakteristisch. Nur bei Lumbriciden und den ihnen phyletisch nahestehenden Blutegeln sind die Phaesomsehzellen weit verbreitet. Die Ocellen und Komplexaugen der Arthropoden zeigen trotz aller Verschiedenheiten, daß dieser Tiertypus eine einheitliche phyletische Wurzel hat. Ein Blick auf 529 läßt erkennen, daß trotz aller Verschiedenheiten sowohl die Myriopoden als auch die Arachnoiden einen besonderen phyletischen Zweig darstellen, wie auch die Augen von *Limulus* (553, 556) dieses Tier als einen eigenartigen arachnoidalen Typus dokumentieren. Ebenso erweisen die einzelnen Klassen der Tunicaten (Salpen, Pyrosomen, Ascidienlarven) ihre Verwandtschaft mit dem *Amphioxus* dadurch, daß die Augen aus Teilen des zentralen Nervensystems hervorgehen. Wo die Sehorgane als selbständige Neubildungen auftreten, wie bei *Arca*, *Pecten*, *Chiton*, *Oncidium* und *Eunice viridis*, kommt dies in den Besonderheiten des Auges deutlich zum Ausdruck.

### Phyletische Entstehung der Sehzellen und Augen der Wirbellosen.

Aus der Lage und der Ontogenie der Augen läßt sich ein Bild gewinnen, wie die Sehzellen und damit die Augen der wirbellosen Tiere phyletisch entstanden sind. Sie gehen immer aus dem Ectoderm hervor, und da die meisten Augen (S. 599, 600, Gruppe I und II B) dauernd im Zusammenhange mit der Epidermis stehen, sind sie als umgewandelte Oberhautzellen anzusehen. Ein Auge in seiner primitivsten Form wird man sich als eine Gruppe lichtempfindlicher Epidermisneuronen vorzustellen haben, welche noch nicht Pigment enthalten, da viele Sehorgane keinen Farbstoff besitzen. Die ursprünglichen Formen

der Sehzellen sind Stiftchenzellen, denn die Sehzellen mit Phaosomen sind nach unsern jetzigen Kenntnissen beschränkt auf Oligochäten und Hirudineen, so daß sie als sekundäre Neubildungen zu gelten haben. Ich kenne nur eine Sorte von Augen, welche aus andern Sinnesorganen hervorgegangen zu sein scheinen. Es sind dies die Schalenaugen der tropischen Chitonen (10), welche sich aus Tastorganen entwickelt haben, denn die Linse entspricht der Kappe der Makrästheten. Eine Lichtempfindlichkeit der Haut wird bei so vielen niederen Tieren beobachtet, daß es nahe liegt, die Sehzellen von solchen lichtempfindlichen Epidermiszellen abzuleiten, welche den Lichtreizen besonders ausgesetzt waren. Das epidermale Flachauge hebt sich auf höherer Stufe schärfer von der Oberhaut ab, entweder wie in der Mehrzahl der Fälle, indem es sich in ein Becherauge und später in ein Blasenauge verwandelt und dabei den Zusammenhang mit der Epidermis noch bewahrt oder in einzelnen Fällen durch Einwanderung in die Tiefe. So finden wir bei niederen Oncidien einen Haufen invertierter Sehzellen unter der Epidermis, die sich bei den höheren Formen zu einem vielschichtigen oder einschichtigen Epithel (438) anordnen. Ebenso sind bei *Cardium* (446) und bei *Pecten* (447) die Sehzellen in die Tiefe verlagerte Epidermiszellen. Desgleichen wandern die Phaosomzellen der Regenwürmer und Blutegel häufig in die Subepidermis. Bei einer zweiten Gruppe von Augen gehen die Sehzellen aus Ganglienzellen hervor, liegen also von vornherein unter der Oberhaut, wenngleich sie ontogenetisch natürlich aus dem Ectoderm sich ableiten (479, Medianauge der Krebse). Hierher gehören einmal die abgewandten Pigmentbecherocellen der Plathelminthen und Trochophoratiere, welche aus der Umgebung des Gehirns ihren Ursprung nehmen, und zweitens die Sehorgane der Tunicaten und des *Amphioxus*, welche aus Ganglienzellen des Gehirns bzw. des Rückenmarks hervorgehen und ebenfalls abgewandt sind.

**Konvergenzen.** Sehorgane sind immer wieder unabhängig voneinander aufgetreten, weil lichtempfindliche Neuronen, seien es Epidermiszellen oder subepitheliale Ganglienzellen, in allen Gruppen weit verbreitet sind. Ebenso scheint die Fähigkeit, auf Lichtreize hin Pigment zu erzeugen, schon den niedrigsten Metazoen zuzukommen. Traf beides zusammen, so entstand ein Auge. Wie die Uebersicht S. 600 erkennen läßt, sind diese polyphyletisch aufgetretenen Sehorgane sehr häufig einander ähnlich, denn die Natur bedient sich immer wieder derselben Mittel, was als Konvergenz bezeichnet wird. Dabei ist besonders zu betonen, daß eine solche nicht bloß zwischen den verschiedensten ganzen Augen besteht (die Becheraugen einer Meduse sind konvergent denjenigen der Seesterne oder Würmer oder Mollusken), sondern auch zwischen ihren Teilen, z. B. den Linsen und den Entwicklungsrichtungen (Flachauge → Becherauge → Blasenauge). Konvergente Augen können einander so ähnlich sein, daß man sie ohne Kenntnis der übrigen Organe für homolog halten würde (Pigmentbecher der Turbellarien [393] und des *Amphioxus* [475], Blasenauge von *Nereis* [412 C] und *Fissurella*), und dieser Fall tritt natürlich um so leichter ein, je einfacher die Augen gebaut sind, aber selbst dann zeigt sich die Eigenart jeder größeren Gruppe meist klar bei genauerer Analyse (s. S. 616 unter phyletischer Bedeutung der Augen), und bei komplizierten Augen tritt sie so sinnfällig in die Erscheinung, daß auch der Laie sie sofort bemerkt. Es gehört schon ein hoher Grad von anti-

deszendenztheoretischer Voreingenommenheit dazu, z. B. das Auge eines Tintenfisches (456) für im wesentlichen gleich demjenigen eines Wirbeltiers (623) zu erklären, wie dies früher MIVART tat und neuerdings BERGSON sogar für das Auge von *Pecten* (447) behauptet hat. Dadurch wird nicht ein „*élan vital*“, sondern nur die Unkenntnis des Urteilenden bewiesen.

Auf **Homoiologien** der Augen innerhalb einer Gruppe haben wir wiederholt hingewiesen. Die Fazettenaugen sind viermal (S. 530 +) von den Arthropoden (577) erworben worden, bei *Scutigera* unter den Myriopoden (533), bei *Limulus* (553), bei Krebsen (502) und Insekten (580). Die Pigmentwanderungen und das Auftreten eines Tapetums sind Homoiologien im Rahmen der Komplexaugen. Die Verschmelzung der Sehstäbchen zu einem Rhabdom sitzt, vulgär ausgedrückt, allen Arthropoden im Blute, denn sie zeigt sich schon bei vielen Ocellen (529, 562, 563). Sobald sich die Augen der Spinnen durch Inversion kompliziert haben (529 i), so tritt bei drei Gruppen (Skorpione, Pedipalpen, Araneen) unabhängig voneinander die Tendenz auf, die abgewandten Sehstäbchen wieder dem Lichte zuzukehren (*k*, *l*). Es geht hieraus hervor, daß DOLLOS Regel von der Nicht-Umkehrbarkeit der phyletischen Entwicklung Ausnahmen erleidet. Bei den Laufspinnen (529 l') ist die Sehzelle wieder vollständig zu dem ursprünglichen Zustand zurückgekehrt.

Das **Ausnutzungsprinzip** läßt sich an den Augen immer wieder in der verschiedensten Form beobachten. Irgendein indifferentes histologisches Element verändert sich plötzlich und wird dadurch befähigt, die Sehfunktion zu verbessern. Der Leser vergleiche das S. 611 über die Entstehung der Linse Gesagte: die Cuticula, die Epidermiszellen, subepitheliale Bindegewebszellen, Erhärtungen in den Sehzellen, in vorgelagerten Elementen oder in der Blasenflüssigkeit, alles kann in den Dienst der Lichtbrechung treten. Lehrreich ist auch das Verhalten der Epidermiseinstülpung, welche sich unter die Glaskörperschicht der Arachnidenaugen legt. Die vordere Wand (529 g, *R*) wird zur Retina; die hintere ist entbehrlich, könnte sich also rückbilden. Da sie aber einmal da ist und Pigment führt, wird sie bei Dämmerungsozellen zu einem Tapetum umgewandelt (*h* und *i*, *T*), das erst wieder verschwindet, wenn die Augen zu Tagorganen (*k*, *l*) geworden sind.

Viele Tatsachen sprechen dafür, daß wie bei den Geruchsorganen (s. S. 358), so auch bei der Entstehung der Augen **lamareckistische Prinzipien** eine große Rolle gespielt haben. Sinneszellen und Pigmentzellen kommen fast überall an der Körperoberfläche vor, und wenn es nur nach dem Zufall ginge, müßten sie sich auch oft an solchen Stellen zu Augen entwickelt haben, die zwar belichtet sind, aber doch dem Lichte nicht besonders ausgesetzt sind. Sie bilden sich aber immer an den Reizstellen erster Ordnung, namentlich am vorderen Körperende, welches bei der Bewegung vorangeht. Es wäre für eine *Helix* kein Nachteil, wenn das Auge an der Hinterspitze des Fußes sich aus der allgemeinen Hautlichtempfindlichkeit (s. S. 401) heraus entwickelt hätte. Es liegt aber auf der Spitze der Fühler, also an der Körperstelle, die wohl mehr als irgendeine andere dem Lichte ausgesetzt ist. Wenn der *Amphioxus* im Sande liegt, ragen beide Körperenden zuweilen frei heraus, nicht blos der Kopf, daher finden sich die meisten Augen am Kopf, etwas weniger am Schwanz und noch weniger im mittleren Teile des Rückenmarks. Dasselbe lernten wir für die

Sehzellen der Regenwürmer kennen. Die Kiemenaugen der Röhrenwürmer (470), die Rückenaugen der Chitonen (441) und Oncidien (436), die Mantelrandaugen von *Pecten* und zahlreiche andere Beispiele beweisen, daß die Augen an den lichtzugängigsten Körperstellen sitzen, obwohl die Vorbedingungen für ihr Auftreten auch an anderen gegeben sind. Die Reizzufuhr ist also jedenfalls eine Quelle der phyletischen Differenzierung. So wird es verständlich, daß bei den Planktonschwimmern *Bythotrephes* (501) und *Phronima* (505) die nach oben gerichteten Fazetten sich zum Scheitelauge verlängerten, während die nach vorn und unten nach Beute spähende *Mantis* (499) die längsten Ommen in dieser Richtung aufweist.

Ueber die Tragweite des LAMARCKSchen Prinzips, daß die reizbedingte Aktivität der Zellen und Organe erbliche morphologische Veränderungen hervorruft, läßt sich zurzeit kaum etwas sagen. Nehmen wir es an, so wird die so häufige Umwandlung des Flachauges in ein Becher- und dann in ein Blasenauge verständlich. Unter der lebensfördernden Wirkung des Lichts vermehren sich die Sehzellen, stülpen sich ein und werden schließlich zu einer Blase. Die Myriopodenaugen (529 a—d) differenzieren sich phyletisch ganz ähnlich. Bei den Arachniden (e) führt die Zellvermehrung zur Spaltung in Glaskörper und Retina oder bei den inversen Augen (g, h etc.) dazu, daß sich eine Epidermisfalte unter den Glaskörper schiebt, während bei den Ommen der Komplexaugen der durch Lichtreiz erzeugte Zellhaufen sich in 3 Schichten gliedert. Aber selbst wenn man in der angedeuteten Weise die Form durch die Funktion entstehen läßt, bleibt für die harmonisierende Wirkung der **Selektion** unendlich viel zu tun übrig, denn die Reizwirkungen werden bei vielen Individuen unzweckmäßig sich äußern. Das Tapetumpigment wird nicht von vornherein bei allen Tieren zum Reflektieren der Lichtstrahlen geeignet, die Cornea und der Kristallkörper genügend durchsichtig und lichtbrechend gewesen sein, usf. Bei dem großen Selektionswert des Auges läßt sich die Umwandlung des Flachauges in ein Blasenauge nur durch Zuchtwahl wohl verstehen. Denkt man aber an die vielen Erbfaktoren eines Fazetten- oder Wirbeltierauges, so entsteht das Problem der Koaptation, das unlösbar ist, wenn der Zufall gleichzeitig viele von ihnen in bestimmter Weise verändern und sie alle in Harmonie miteinander erhalten soll. Daher bekannte selbst DARWIN, daß ihn stets ein Schauer ergriffe, wenn er sich die Entstehung des menschlichen Auges bloß durch zufällige Variationen vorstelle, und er warf mit vollem Recht den Lamarckismus nicht über Bord. Näheres hierüber im Schlußkapitel.

## XII. Kapitel.

### Das Farbensehen der Tiere.

Die Farben sind unter Tieren und Pflanzen so außerordentlich weit verbreitet und bilden so in die Augen fallende Merkmale, daß jeder Naturforscher hieraus zunächst den Schluß ziehen wird, daß sie für die Erhaltung des Lebens wenigstens in sehr vielen Fällen von