

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

V. Die Augen der polychäten Anneliden.

Von

Dr. Richard Hesse,

Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

Mit Tafel XXII—XXVI.

Die vorliegenden Untersuchungen sind in der Hauptsache die Frucht eines zweimonatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel während des vorjährigen Sommers. Schon vorher hatte ich einige Untersuchungen in Rovigno gemacht, wo ich im Frühjahr vorigen Jahres an der Zoologischen Station des Berliner Aquariums arbeitete, und einige Lücken konnte ich ausfüllen, als ich in diesem Frühjahr wieder in Neapel weilte. Jener ersterwähnte Sommeraufenthalt in Neapel wurde mir ermöglicht durch die Freigebigkeit der königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin, der ich dafür zu größtem Danke verpflichtet bin. — Während des Aufenthaltes am Meere habe ich die frischen Thiere untersucht und Versuche über ihre Lichtempfindlichkeit angestellt. Das konservirte Material, das ich heimbrachte, wurde dann im zoologischen Institute zu Tübingen weiter verarbeitet. Außer dem reichen Vorrath, den ich selbst konserviren konnte, bezog ich auch Material aus Neapel, das Herr Dr. LO BIANCO mit oft gerühmter Meisterschaft konservirt hatte. Ein sehr wichtiger Beitrag waren mir einige Bruchstücke des Palolo-Wurmes, die ich der Güte des Herrn Geheimrath MÖBIUS zu danken habe. So lag mir eine ziemliche Menge verschiedener Formen vor.

Die Arbeit bildet ein Glied in der Reihe der Untersuchungen, die ich in den letzten Jahren über die Sehorgane der niederen Thiere

angestellt habe, und deren Ergebnisse zum Theil schon in dieser Zeitschrift veröffentlicht sind. Sie hat mich meinem Ziele, durch Vergleichung eines möglichst großen Materials zu allgemeinen Folgerungen über die wesentlichen Bestandtheile der specifischen Sehorgane zu gelangen, wiederum ein gutes Stück näher gebracht, und ich hoffe, nach einigen weiteren Beiträgen bald in einem abschließenden allgemeinen Kapitel diese Folgerungen ziehen zu können. Ich habe daher in diesem Aufsätze, wie in den früheren, ausgedehntere allgemeine Betrachtungen vermieden, und beschränke mich darauf, die thatsächlichen Befunde zu berichten und nur die allernächstliegenden Folgerungen zu ziehen.

Den Stoff habe ich derart angeordnet, dass ich zunächst die Raubanneliden behandle, und zwar zuerst die littoralen Formen, dann die Alciopiden; der zweite Hauptabschnitt beschäftigt sich mit den Augen der formenreichen Sippschaft der Limivoren.

1. Die Augen der littoralen Raubanneliden.

Bei den Raubanneliden kommen mit großer Regelmäßigkeit auf dem Kopfabschnitt Augen vor. Sie sind, ausgenommen die der pelagisch lebenden Alciopiden und Tomopteriden, überall nach dem gleichen Plane gebaut, weichen aber in mannigfachen Einzelheiten von einander ab. Es sind meist dicht unter der Cuticula gelegene kugelige oder ellipsoidische Organe, deren Wandung von einer Zelllage gebildet wird. Diese Wand ist mit Ausnahme eines kleinen, nach außen gekehrten Bezirkes, von einer Pigmentlage durchsetzt; nach innen von der Pigmentlage ragen stäbchenartige Fortsätze von Zellen ins Innere der Augenblase. Der noch übrig bleibende Hohlraum ist von einem lichtbrechenden Körper erfüllt, der in zahlreichen Fällen mit der Cuticula des Körperepithels zusammenhängt. Von vielen Zellen der hinteren und seitlichen Augenwandung gehen Nervenfasern ab, die den Sehnerven zusammensetzen und zum Gehirn verlaufen. In einzelnen Fällen liegt ein Sehganglion dem Auge dicht an, andere Male sitzen die Augen dem Gehirn unmittelbar auf.

Die Augen sind bei manchen Arten zu zweien vorhanden, bei anderen in der Vierzahl, zu zwei Paaren hinter einander liegend; und zwar sind dann meist die Sehachsen der beiden vorderen Augen nach vorn und etwas seitwärts, die der hinteren nach hinten und seitwärts gerichtet, beide Male zugleich etwas nach oben. Kleine Abweichungen finden sich bei einzelnen Formen.

Es sind eine ganze Anzahl Punkte im Bau dieser Augen, in

denen die Angaben der Untersucher aus einander gehen. Vor Allem aber gilt dies von dem feineren Bau der Zellen, die die Augenwandung zusammensetzen, und dann von der Herkunft des lichtbrechenden Körpers. Über beide Fragen will ich im Folgenden eingehende Angaben machen.

Ich sehe davon ab, die Entwicklung unseres Wissens vom Auge der Raubanneliden hier bis ins Einzelne zu verfolgen; es ist in diesem Falle unfruchtbar, frühere Irrthümer zu wiederholen. Daher beschränke ich mich auf die Nennung Derer, die unsere Kenntnisse hauptsächlich gefördert haben, und verfolge nur diejenigen Anschauungen, die sich dauernd erhalten haben, auf ihren Ursprung zurück. JOH. MÜLLER (41), RATHKE (45) und WAGNER (50), denen die Augen von Nereiden zur Untersuchung vorlagen, deuteten diese als papillenartige, von Pigment umgebene Anschwellungen des Sehnerven. Einen beträchtlichen Fortschritt bedeutet die Schilderung, die EHLERS (12) in der zweiten Abtheilung seines Annelidenwerkes (p. 494 f.) von den Augen von *Nereis cultrifera* giebt; seine Erkenntnis der vorliegenden Verhältnisse geht hier »viel über das hinaus, was er in der ersten Abtheilung über den Bau« dieser Organe »im Allgemeinen gesagt hatte« (und was von GRABER [15] allein berücksichtigt wurde). Er ist der Erste, der einen Glaskörper und eine pigmentirte Retina am Annelidenauge unterscheidet, und auf Taf. XX, Fig. 8 giebt er ein Schema des Auges, das von genauer Beobachtung zeugt. Seine Einzelangaben über die Retina sind freilich überholt. — Die Untersuchungen GRABER's (15) sind leider beeinflusst durch die vorgefasste Meinung des Verfassers, dass die Retina des Annelidenauges einen mehrschichtigen Bau zeigen müsse, wie er das für das Tracheatenstemma im Gegensatz zu GRENACHER nachzuweisen versucht hatte; von späteren Forschern konnte Niemand seine Angaben über diesen Punkt bestätigen. Die guten Beobachtungen, die sich neben manchem ungenügend gesehenen und neben den Trugbildern misshandelter Präparate finden, erleiden in Folge dieser Voreingenommenheit fast stets eine falsche Deutung. — Dagegen hat CARRIÈRE (8) den Bau der Augen von *Nereis cultrifera* treffend geschildert; er erkannte die zwei verschiedenen Zellarten in der Retina dieses Wurmes, wurde aber in der Deutung derselben irre geleitet durch den Vergleich des Annelidenauges mit dem der Gastropoden. Die Stäbchen der Retina hat CARRIÈRE übersehen. Sie wurden zuerst als solche erkannt durch ANDREWS (1, 3), [GRABER deutete sie bei *Nephthys* u. A. als »oculares Integument-Epithel (Glaskörper)«]; diesem Forscher verdanken wir auch die Beobachtung, dass die »Linse« mit der Körpercuticula (häufig) durch einen Stiel in Zusammenhang steht; stellenweise hat er auch Thatfachen beobachtet, die über die Entstehung der »Linse« Aufschluss geben, hat sie aber schließlich unberücksichtigt gelassen. Ich werde auf seine Angaben noch wiederholt zurückkommen. — Ganz neuerdings hat SCHREINER (44), ohne Kenntnis der ANDREWS'schen Arbeiten, die Augen der freilebenden Anneliden untersucht. Er findet selbständig Manches von dem, was Jener schon vor ihm veröffentlicht hatte; im Allgemeinen ist jedoch unser Wissen über die behandelten Organe durch seine Mittheilungen nicht merklich gefördert worden.

Meine Untersuchungen über das Auge der Raubanneliden wurden an einer Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien angestellt:

Eunice torquata Qtrf. und *E. vittata* Chiaje; *Nereis cultrifera* Gr., *N. Dumerilii* Aud. M. E. und *N. pelagica* L., epitoke Form; *Syllis aurantiaca* Clap.; *Hesione sicula* Chiaje; *Phyllodoce laminosa* Sav. und *Eteone siphonodonta* Chiaje.

Technisches: Die Fixirung mit Sublimat und Sublimat-Essigsäure nach LANG, und die Färbung mit Hämalun und nach BENDA's Eisen-Hämatoxylinmethode erwiesen sich auch hier als sehr günstige Behandlungsweisen. Bei der Fixirung mit Pikrinschwefelsäure hatte ich weit weniger Erfolg.

In den folgenden Schilderungen will ich, um Wiederholungen zu vermeiden, nicht die Augen der verschiedenen Arten einzeln durchsprechen, sondern ich werde der gesammten Beschreibung die Augen von *Nereis cultrifera* zu Grunde legen, da sich an ihnen vielfach die vorliegenden Fragen am leichtesten entscheiden lassen, und werde dann bei jedem Abschnitt angeben, worin die anderen untersuchten Arten von dieser *Nereis* abweichen.

Die Augen von *Nereis cultrifera* sind rings geschlossene Blasen mit zelliger Wandung. Aber aus der Anordnung der Zellen, die der Körperepithel am nächsten liegen, erkennt man noch deutlich, dass die Blase durch einen Einstülpungsvorgang von der Epidermis aus gebildet ist (Fig. 1 *). Die Cuticula zieht zwar ununterbrochen über das Auge hin. Die darunter liegenden Zellen jedoch bilden nicht ein niedriges, kubisches Epithel, wie es bei den Schnecken-äugen der Fall ist und für die Annelidenäugen zuweilen fälschlich abgebildet wird; vielmehr neigen sich sehr langgestreckte, schlanke Epidermiszellen rings um das Auge gegen einen Punkt, den Schlusspunkt der eingestülpten Blase, zusammen. Hier schließen sich dann die Zellen der Augenblase ohne Unterbrechung an sie an: es biegt sich also das äußere Epithel in die Wandung der Augenblase um. — Die das Auge umgebenden Epithelzellen sind viel länger als an anderen Stellen der Epidermis, und daher ganz dünn ausgezogen, mit schlanken, stäbchenförmigen Kernen; man erhält durch die mikroskopischen Bilder den Eindruck, dass sich diese Zellen von der Cuticula bis ganz an die Basalmembran der Epidermis erstrecken, wie alle anderen Epidermiszellen. Die Epidermis ist an der Stelle, wo das Auge liegt, so sehr verdickt, dass dieses in ihr, nicht unter ihr liegt; das wird aufs unzweideutigste dadurch bewiesen, dass die homogene, matt blau gefärbte Basalmembran, die man in der Umgebung des Auges überall innen von der Epidermis beobachtet, auch die proximale Seite des Auges überzieht (Fig. 1 *bm*).

Der Punkt der Augenblase, gegen den die umgebenden Epidermis-

zellen konvergiren (Fig. 1 *), liegt bei dem hinteren Augenpaar von *Nereis cultrifera* im Mittelpunkt des nichtpigmentirten Theiles der Augenwand; bei den vorderen Augen dagegen liegt er ganz am Hinterrand dieses Theiles und andere Theile der Augenwand sind hier der Körperoberfläche viel näher benachbart als gerade der pigmentfreie Theil derselben, die »innere Cornea«, wie sie heißen möge.

Dasselbe Verhalten zeigen *Nereis Dumerilii* und die epitoke Form von *N. pelagica*. Die letztere Art weicht jedoch in so fern von *N. cultrifera* ab, als der nichtpigmentirte Bezirk von außerordentlich geringem Durchmesser ist (Fig. 6 u. 7), ein Verhalten, das auf die Sehfähigkeit des Auges vielleicht den Einfluss hat, dass die Bilder, welche durch diese enge Blendung auf die Hinterwand des Auges fallen, viel schärfere sind als bei weiter Blende.

Noch deutlicher als bei *Nereis* erscheint dieser Zusammenhang von Epidermis und Augenblasenwand bei anderen Gattungen, wo die Augenblasenwand außen nicht völlig geschlossen ist: es haben sich die Ränder der Augenblase so weit zusammengeneigt, dass noch ein enger Kanal übrig bleibt. Die Zellen, die diesen Kanal begrenzen, sondern eben so wie die anderen Epidermiszellen eine cuticuläre Masse ab, die jenen Kanal erfüllt und somit als Zapfen von der Cuticula aus nach innen vorragt, wie ein Pfropf, der die Öffnung der Augenblase schließt. Über dem Ursprung des Zapfens ist die Cuticula nicht selten schwach grubenförmig eingesenkt, eine Folge der Anordnung der absondernden Zellen. So fand ich es bei *Eunice torquata* (Fig. 9), *Syllis* (Fig. 11), *Hesione* (Fig. 12) und *Phyllodoce* (Fig. 15). Meist hängt dann der lichtbrechende Körper, der das Innere der Augenblase anfüllt, mit jenem Zapfen zusammen und ist dadurch mit der Cuticula verbunden, wie dies GRABER (15) zuerst gezeigt hat.

ANDREWS (1, 3) hat diesen Zusammenhang von Cuticula und lichtbrechendem Körper bei einer großen Anzahl von Gattungen nachgewiesen und nimmt an, dass er allgemein vorkomme; ja er vermuthet ihn auch bei den Alciopiden, wo die Verhältnisse des Corneaepithels durchaus andere sind. Bei den untersuchten *Nereis* kann ich einen solchen Zusammenhang sicher ausschließen; er müsste ja, wenn er vorhanden wäre, im Konvergenzpunkte der das Auge umgebenden Epithelzellen liegen; dort ist aber auf meinen zahlreichen Präparaten nichts davon zu finden. Wenn SCHREINER (47) die Augenblase von *Nereis cultrifera* weit offen zeichnet (seine Fig. 2), so kann das, die Identität der uns vorliegenden Arten vorausgesetzt, nur auf mangelhaften Präparaten beruhen. Eine falsche Deutung dürfte es sein, wenn derselbe Untersucher die faserartig langgezogenen Körper der das Auge einhüllenden Epithelzellen für eine bindegewebige Hülle ansieht.

Die Zellen der Augenwandung sind auf einem bestimmten Bezirke, der nach außen gerichtet ist, durchsichtig und frei von Pigment; derselbe wird passend als »innere Cornea« bezeichnet, während der nach außen von ihm liegende Komplex von Epidermiszellen, die ebenfalls stets pigmentfrei sind, »äußere Cornea« genannt wird. Die übrigen Theile der Augenwand sind von einer Zone körnigen Pigments durchzogen. So weit diese Pigmentirung sich erstreckt (Retina), sind die Zellen der Augenwandung nicht gleichartig: wir müssen vielmehr zwei Zellarten unterscheiden, die ich von vorn herein als Sinneszellen (Sehzellen) und Sekretzellen bezeichne, Benennungen, deren Berechtigung ich alsbald nachweisen werde. Die unterscheidenden Merkmale beider sind folgende: die Sekretzellen sind schlanker als die Sinneszellen, ihr Plasma färbt sich meist leichter, ihre Kerne sind schmaler und liegen weiter distal; der wesentliche Unterschied aber besteht darin, dass die Sehzellen an ihrem distalen Ende je ein stäbchenartiges Gebilde tragen, während von den Sekretzellen ein Faden entspringt, der sich mit der Substanz des lichtbrechenden Körpers vereinigt; endlich werden die Sehzellen noch dadurch gekennzeichnet, dass ihr proximales Ende zu einer Nervenfasern ausgezogen ist.

Mit besonderer Deutlichkeit tritt das Vorhandensein dieser zwei Zellarten bei *Nereis cultrifera* hervor (Fig. 2). Dort ist nämlich die Zahl der dunkleren, schlanken Zellen mit distal gelegenen Kernen (*dzk*) viel geringer als die der helleren, dickeren Zellen mit proximal gelegenen runden Kernen (*szk*); eben so ist die Zahl der Sekretfäden, die zum lichtbrechenden Körper gehen, viel geringer als die der »Stäbchen«, und zwar im gleichen Verhältnis wie bei den Zellarten. Man kann ferner leicht beobachten, dass da, wo ein schlanker Kern liegt, das Pigment sich bis zu diesem hin erstreckt und dadurch die Pigmentlage verdickt erscheint; an den gleichen Stellen sieht man solch einen Faden entspringen. In den Zwischenräumen zwischen diesen Pigmentanhäufungen jedoch ist das Pigment häufig auf schmale Strecken so dünn, dass man den Zusammenhang eines stäbchenartigen Gebildes mit einer Zelle der anderen Art deutlich verfolgen kann. Damit ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Fäden zu den Zellen mit schlankem Kern, die stäbchenartigen Bildungen dagegen zu denen mit rundem Kern gehören, dass also jene Sekretzellen, diese aber Sinneszellen sind.

Auch in anderen Fällen ist das Verhältnis in der Zahl der Fäden und Stäbchen ganz das gleiche, wie das der beiden Zellarten: in der Retina von *Eunice torquata* (Fig. 10) sehen wir fast zwischen je

zwei Stäbchen einen Faden, der sich mit dem lichtbrechenden Körper (*lk*) vereinigt; dem entsprechend ist auch die Zahl der beiderlei Zellen nahezu gleich. — Bei *Hesione sicula* (Fig. 12) sind die Fäden nicht so zahlreich wie bei voriger, aber sie sind deutlich vorhanden; dagegen lassen sich die Sekretzellen weniger leicht unterscheiden. — Auch bei *Syllis* (Fig. 11) finden sich beide Arten von Zellen. — Nahezu nur aus Sinneszellen besteht die Retina von *Phyllodoce* (Fig. 15; vgl. unten).

CARRIÈRE (8) hat in der Retina von *Nereis cultrifera* auch schon zweierlei Zellen unterschieden; aber da ihm die stäbchenartigen Anhänge und die Sekretfäden entgangen waren, beurtheilt er die Zellen von anderen Gesichtspunkten aus: die Sekretzellen, um die sich das Pigment stärker anhäuft, hält er für Sehzellen, die Zellen mit den großen runden Kernen für Sekretzellen — wie er das auch beim Auge von *Helix* thut. Dass das in unserem Falle verkehrt ist, ergiebt sich aus meiner Darlegung. — Auch ANDREWS (3) hat das Vorhandensein zweier Arten von Zellen schon angedeutet; doch hält er beide, die schlanken wie die massigen Zellen, für Sinneszellen. — SCHREINER (47) erkennt in der Retina von *Nereis* zweierlei Zellen, die er als Pigmentzellen (mit länglichem Kern) und Stützzellen (mit rundem Kern) unterscheidet. Die Pigmentzellen sollen nach seiner Darstellung die Stäbchen tragen — er hätte diesen Irrthum vermeiden können, wenn er das Zahlenverhältnis zwischen den Stäbchen und den länglichen Kernen in der Retina beachtet hätte. Bei den anderen von ihm untersuchten Arten findet SCHREINER nur eine Art von Retinazellen.

Die Zellen, die sich mit stäbchenartigen Bildungen in das Innere der Augenblase fortsetzen, müssen wir, nach Analogie der Verhältnisse bei den Augen anderer Thiere, als Sinneszellen (Sehzellen) ansprechen. Es sind bei *Nereis cultrifera* hohe säulenförmige Zellen, die an der Stelle, wo der große, nahezu runde Kern liegt, etwas angeschwollen sind. Den Raumverhältnissen entsprechend liegen daher die Kerne nicht genau in einer Reihe, sondern die einen etwas höher, die anderen etwas tiefer (Fig. 2). Ähnlich ist es bei den meisten anderen Arten die ich untersuchte; nur bei *Phyllodoce* ist der ganze Zellkörper so weit, dass der Kern völlig darin Platz hat und keine Anschwellung verursacht; dort bilden denn auch die Kerne eine regelmäßige Reihe (Fig. 15).

Die stäbchenartigen Bildungen, die zu diesen Zellen gehören, erweisen sich bei genauer Untersuchung als röhrenförmige Gebilde mit einer dichteren, dunkler färbbaren Wand; ihr Innenraum ist mit plasmatischem, heller gefärbten und schwach granulirten Inhalt erfüllt. Gegen den Hohlraum der Augenblase erscheint die Röhre nicht abgeschlossen. Im plasmatischen Theil des Stäbchens verläuft ein feiner Faden, der an günstigen Hämalaunpräparaten

dunkelblau gefärbt erscheint und dann nicht bloß auf Quer- sondern auch auf Längsschnitten durch die »Stäbchen« deutlich sichtbar ist, allerdings nur bei starken Vergrößerungen (homogenen Immersionen) [vgl. Fig. 2 von *Nereis cultrifera*, Fig. 13 von *Hesione*]. Auf Querschnitten erscheinen die »Stäbchen« rund; die röhrenartige Außenschicht umgiebt als breiter dunkler Kreis die hellere Innenschicht, in der man den Querschnitt des Fädchens als dunklen Punkt häufig erkennen kann (Fig. 13).

Diese Beschreibung gilt für *Nereis cultrifera*, *Hesione* und *Eunice* in gleicher Weise. Diese Arten unterscheiden sich hauptsächlich dadurch, dass die durchschnittliche Länge ihrer Stäbchen verschieden ist: am geringsten ist sie bei *Nereis* ($3,3-6,5 \mu$), am größten bei *Eunice torquata* (bis 32μ). Dagegen weist *Phyllodoce* einige Besonderheiten auf. Die Wand der Stäbchen erscheint hier nämlich siebartig durchbrochen, indem hellere Punkte in dem dunkeln Untergrund zahlreich auftreten (Fig. 16 *a* und *b*); ob die Wandung an diesen Stellen ganz durchbrochen oder nur bedeutend verdünnt ist, konnte ich nicht entscheiden. Außerdem haben diese »Stäbchen« keinen runden, sondern einen polygonalen (drei-, vier- oder fünfeckigen) Querschnitt, und nicht selten zeigt sich die eine Wand bedeutend verdünnt (Fig. 16 *b*). Die im Inneren der Stäbchenröhre verlaufende Faser konnte ich auch hier sehr gut verfolgen.

Die Faser, die in einer Stäbchenröhre entlang läuft, halte ich für ein Nervenfäserchen, entsprechend einer nervösen Primitivfibrille *ΑΡΑΘΥΣ* (4). Eine besonders gestaltete Endigung ließ sich an ihr nicht entdecken: sie tritt weder in Beziehungen zur Röhrenwand, noch verdickt sie sich an ihrem Ende; genau mit dem Ende des Stäbchens hört auch die Nervenfibrille auf. Jenseits des Pigments in der Zelle konnte ich die Faser nicht weiter verfolgen. Die Verhältnisse, die ich bei den *Alciopiden* gefunden habe (vgl. unten), veranlassen mich zu der Annahme, dass nicht die Stäbchenröhre, sondern die axiale Nervenfaser den eigentlich wahrnehmenden Theil der Sehzelle bildet, dass jene dagegen nur eine accessorische Bildung ist und zur Stütze der Nervenfaser dient.

Die zweite Art von Zellen, die ich bei *Nereis*, *Syllis*, *Eunice* und *Hesione* gefunden habe, bezeichnete ich schon oben als Sekretzellen. Die Fäden nämlich, die von ihnen entspringen, gehen völlig ohne scharfe Grenze in die Masse des lichtbrechenden Körpers über, der die Augenblase erfüllt, und bestehen ihrem ganzen Verhalten nach aus dem gleichen Stoff wie dieser (Fig. 1, 2, 4, 10, 12). Die

Annahme liegt somit auf der Hand, dass diese Fäden von den zugehörigen Zellen abgeschieden werden, und dass somit der lichtbrechende Körper durch die Thätigkeit solcher Zellen gebildet ist. Man darf sich bei dieser Deutung nicht daran stoßen, dass die schlanke Gestalt dieser Zellen und die geringe Färbbarkeit ihres Plasmas nicht mit dem übereinstimmen, was man sonst von der Beschaffenheit secernirender Epidermiszellen (Drüsenzellen) kennt. Die Sekretionsthätigkeit dieser Sekretzelle ist nicht viel größer, als die einer jeden Epidermiszelle, die an der Absonderung einer Cuticula theilhaftig ist. Das Produkt ihrer Absonderung wird eben nicht entfernt, wie das bei Schleimzellen u. a. der Fall ist, sondern bleibt aufgehäuft beisammen, als lichtbrechender Körper.

Das führt uns zur näheren Betrachtung des lichtbrechenden Körpers. Ich vermeide absichtlich den Ausdruck »Linse«, der für diesen Theil der Annelidenaugen meist gebraucht wird. Mit dem Begriffe »Linse« verbindet man nicht bloß bestimmte physiologische, sondern auch morphologische Vorstellungen. Wenn eine Linse die Aufgabe hat, die auf sie fallenden Lichtstrahlen derart zu brechen, dass auf dem Augenhintergrund ein Bild des Gegenstandes entsteht, von dem die Strahlen ausgehen, so muss sie dazu eine feste, regelmäßige Gestalt haben. Eine solche aber fehlt dem fraglichen Gebilde in den meisten Annelidenaugen: die lichtbrechende Füllmasse fügt sich meist völlig der Form der Augenblase an; ihre Gestalt ist sehr wechselnd bei verschiedenen Arten, und in den meisten Fällen durchaus unsymmetrisch. Wir müssen daher bezweifeln, dass dieser Masse die physiologischen Eigenschaften einer Linse zukommen. Der Name »Glaskörper« würde eher am Platze sein; vielleicht ist die indifferente Bezeichnung »Füllmasse« allen anderen vorzuziehen.

An den mit Sublimat fixirten Präparaten von *Nereis cultrifera* füllt die lichtbrechende Masse die Augenhöhle nicht völlig aus. Nur in der Gegend der Cornea liegt sie der Augenwandung dicht an; die Corneazellen sind nämlich insgesamt an ihrer Abscheidung theilhaftig, wie das an dem vorderen Auge sehr deutlich zu sehen ist (Fig. 1 A). Von dem ganzen Umkreis der Retina ist der lichtbrechende Körper durch einen Zwischenraum getrennt. Dieser Zwischenraum wird von jenen Fäden durchsetzt, die von den Sekretzellen der Retina ausgehen, sich gegen den lichtbrechenden Körper zu etwas verdicken, und schließlich mit seiner Masse verschmelzen (Fig. 1 u. 2). Ob beim lebenden Thier der Zwischenraum in solcher Breite vorhanden ist, oder ob er durch Schrumpfung der Füllmasse

hervorgerufen wurde, kann ich nicht entscheiden. Wahrscheinlich ist mir jedoch, dass auch im Leben ein Zwischenraum vorhanden ist. Ich finde nämlich eine fein granulirte Substanz, die der Grenze der Füllmasse anliegt (Fig. 2); sie ist wahrscheinlich ein Fällungsprodukt aus einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die den erwähnten Spaltraum erfüllt hat.

Die Füllmasse erscheint bei *Nereis cultrifera* nicht gleichartig, strukturlos; man sieht vielmehr, dass sie aus Faserbündeln besteht, die in verschiedener Richtung verlaufen. Die Bündel haben deutlich die gleiche oder doch nahezu gleiche Richtung wie die Sekretfäden und die Sekretzellen, als deren Abscheidungsprodukt sie anzusehen sind. Sehr deutlich tritt das hervor an der Cornea des Vorderauges von *Nereis* (Fig. 1 A). Da die Achse dieses Auges nicht senkrecht zur Cuticula steht, sondern sich nach vorn beträchtlich senkt, so sind die Zellen der Cornea nicht durch die Enge des Raumes in ihrer Lage beeinflusst, wie beim hinteren Auge, sondern laufen einander parallel. Von ihnen geht ein breiter Strom von Sekretfäden aus, der die Richtung der abscheidenden Zellen beibehält. — Dieses Verhalten der Faserbündel bringt es mit sich, dass sie gegen einen Punkt im Innern der Linse konvergiren. Ein günstig gerichteter Schnitt zeigt, dass dies thatsächlich so ist: man findet da, wo die Fadenbündel strahlig zusammenlaufen, einen kleinen Hohlraum (Fig. 4); dieser liegt aber nicht im Mittelpunkte der Linse, sondern excentrisch, gegen die Cornea zu verschoben.

Sehr groß ist der Zwischenraum zwischen der Füllmasse und den Enden der »Stäbchen« bei *Nereis pelagica* (Fig. 6); auch hier wird er von Sekretfädchen durchsetzt, die man auch von den Zellen der Cornea ausgehen sieht (Fig. 7). Dagegen fehlt ein solcher Zwischenraum bei *Eunice torquata* (Fig. 10); sehr gering ist er bei *Hesione* (Fig. 12). Die Füllmasse von *Eunice* erscheint auf meinen Präparaten nahezu homogen; vielleicht ist das Sekret so weich, dass seine Fäden vollkommen mit einander verschmelzen; die Füllmasse hängt mit dem oben (p. 450) geschilderten Zapfen der Cuticula zusammen und geht ohne scharfe Grenze in diesen über (Fig. 9). Bei *Hesione* laufen alle Sekretfäden gegen das Ende jenes Cuticulazapfens zusammen (Fig. 12) und verbinden sich mit ihm; sie bestehen aber aus einem Stoffe, der sich in seinem färberischen Verhalten von der Cuticula sehr unterscheidet; während diese sich mit Hämalaun sehr wenig färbt, nimmt die Füllmasse reichlich Farbe an. Die Anordnung der Fäden in der Füllmasse ist bei *Syllis* (Fig. 11)

eben so wie bei Hesione. Nach dem geschilderten Verhalten kann kaum ein Zweifel sein, dass die gesammte Füllmasse als Abscheidungsprodukt der Sekretzellen der Retina und der Corneazellen zu betrachten ist.

Bemerken muss ich hier, dass ich bei *Nereis cultrifera* (und zwar nur bei dieser) einige Male vereinzelte Zellkerne in der Füllmasse beobachtet habe, in einem Falle drei dicht bei einander (Fig. 5). Solche Befunde jedoch sind Ausnahmen und sprechen durchaus nicht für einen zelligen Aufbau der Füllmasse gegenüber den Thatsachen, die auf die Sekretnatur derselben hinweisen. Das Vorhandensein solcher Kerne lässt sich vielleicht (?) erklären durch die Annahme, dass sie von untergegangenen Sekretzellen stammen.

Die Fähigkeit ein Sekret abzuscheiden, haben die Zellen der Cornea und die Sekretzellen der Retina mit den Epidermiszellen gemein, denen sie ja homolog zu setzen sind, und ihr Sekret ist wahrscheinlich seiner Zusammensetzung nach der Körperecuticula nahe verwandt. Der färberische Unterschied zwischen beiden im Auge bei Hesione dürfte kaum auf eine wesentliche Verschiedenheit deuten: ich erinnere nur daran, dass die Byssusfädchen der Muscheln sich kurz nach ihrer Abscheidung ebenfalls leicht färben lassen, eine Strecke weit von ihrem Ursprung jedoch keine Farbe mehr annehmen.

Sicher ist, dass eine Betheiligung der Sehzellen an der Abscheidung der Füllmasse, wie ANDREWS (3) sie annimmt, keinesfalls stattfindet. Diese Annahme ist mir um so unerklärlicher, als dieser Forscher ja selbst, vor Allem bei den Euniciden, jene zwischen den »Stäbchen« verlaufenden Fäden gesehen hat und auch beobachtete, dass ihnen schlankere Zellen der Retina entsprechen. Seine Beobachtung, dass stäbchentragende Retinazellen mit den strahlig angeordneten Elementen der Füllmasse zusammenhängen, kann ich nicht bestätigen. Natürlich muss ich damit auch die von ANDREWS hierauf begründete phyletische Ableitung des Auges und die Vergleichung mit dem Auge der Serpuliden ablehnen. Die Voraussetzungen stimmen nicht mit den Thatsachen; das überhebt mich der Mühe, die Folgerungen weiter zu diskutieren. — Nach SCHREINER (47) sollen bei *Nereis*, wo er zweierlei Zellen in der Retina erkannte, die Stützzellen die Absonderung des Glaskörpers besorgen; aus seiner Besprechung dieser Zellen geht das nicht hervor; ich entnehme es aus der Angabe in seiner Zusammenfassung (p. 24): »Was die Stützzellen in der Retina von *Nereis* besorgen, das besorgt bei *Eunice* die Cuticula.« Ich verzichte darauf die Unklarheiten dieses Satzes näher zu kennzeichnen; es ist leicht und sicher nachweisbar, dass bei *Eunice* der »Glaskörper« genau so entsteht wie bei *Nereis*, und der von SCHREINER angenommene Gegensatz zwischen *Nereis* und den anderen von ihm untersuchten Anneliden ist nicht vorhanden. Die Zusammensetzung des »Glaskörpers« aus einzelnen Fäden hat SCHREINER mehrfach (bei *Nereis* und *Eunice*) beobachtet und in seinen Fig. 2 und 6 gut dargestellt; er erklärt diese Bilder jedoch für Kunstprodukte -- in so fern mit Recht, als die Konservierung Schrumpfungen hervorruft; diese bringen jedoch thatsächliche Verhältnisse nur zu deutlicherem Ausdruck. — Die Angabe GRABER's (15), dass die Füllmasse zellig zusammengesetzt sei, gewinnt den Schein einer Stütze dadurch,

dass sich zuweilen einzelne Zellkerne darin finden; wenn ich aber GRABER's Abbildungen mit meinen Präparaten vergleiche, so kann ich nicht begreifen, wie jene zu Stande gekommen sind. Übrigens wird GRABER's Ansicht auch von B. HALLER (18) getheilt.

In der Retina von *Phyllodoce laminosa* findet man keine Sekretfäden zwischen den »Stäbchen«, auch ist keine zweite Art von Zellen neben den Sehzellen in der Augenwand vertheilt. Der lichtbrechende Körper besteht hier aus einer feinkörnigen Masse; er hat Kugelform und zeigt eine Andeutung von concentrischem Aufbau darin, dass sein Inneres eine hellere Färbung hat als die äußeren Lagen (Fig. 15). Der ganze Körper ist von einem Häutchen umgeben, das sich an einzelnen Stellen in meinen Präparaten abgehoben hat, wohl in Folge von Einschrumpfung des eingeschlossenen Körpers. Dieses Häutchen hängt außen mit dem Cuticulazapfen zusammen, der die Cornea durchdringt, und verlängert sich nach hinten gerade in der Augenachse zu einem dünnen hohlen Stiel; dieser tritt zwischen ein Paar »Stäbchen« hindurch, durchsetzt die Pigmentmasse, und endet an einer Zelle mit großem Kern. Diese Zelle liegt gerade an der Ansatzstelle des Sehnerven zwischen den Sehzellen der Retina, die von ihr zur Seite gedrängt werden. Offenbar haben wir hier eine andere Bildungsweise des lichtbrechenden Körpers: er wird von einer einzigen Sekretzelle abgeschieden, nicht von vielen. Damit erklären sich seine Abweichungen von der Füllmasse bei *Nereis*, *Hesione* u. a.

SCHREINER (47) hat bei *Phyllodoce* den Cuticulazapfen in der Cornea übersehen und glaubt, dass die Augenblase geschlossen sei. Die Membran, die den lichtbrechenden Körper umgiebt, hat er zuerst erkannt. Eine besonders differenzirte, excentrisch im lichtbrechenden Körper gelegene Kugel, die er als Linse bezeichnet, konnte ich nicht auffinden.

Hier bei *Phyllodoce* haben wir einen lichtbrechenden Körper, den wir entsprechend seinem regelmäßigen, symmetrischen Aufbau für eine richtige Linse halten können. Eine solche Linse erinnert an das *Alciopidenauge*, wenn auch dort von einer ähnlichen Entstehungsweise der kugligen Linse nichts bekannt ist. — Auch in einem anderen Punkte bildet das *Phyllodoce-Auge* einen Übergang zu dem hoch entwickelten Auge der *Alciopiden*: es ist weit mehr gegen die umgebende Epidermis gesondert als bei anderen *Anneliden*. Die nächst benachbarten Epidermiszellen sind zwar wie bei *Nereis* lang ausgezogen; jedoch sehr bald erscheinen die Epidermiszellen kurz, und scharf gegen jene abgesetzt (Fig. 15). Das entspricht ganz

den nahen Beziehungen zwischen Phyllodoce und -den Alciopiden, die HATSCHKE (20) annimmt, wenn er beide als Unterfamilien zur gleichen Familie der Phyllodociden stellt.

In den meisten Fällen tritt bei den Augen der Raub-Anneliden der Sehnerv, der sich aus den Nervenfortsätzen der einzelnen Sehzellen zusammensetzt, direkt in das Gehirn ein. An den vorderen Augen von *Nereis cultrifera* finden sich jedoch, wie zuerst CARRIÈRE (8) hervorgehoben hat, eine ziemliche Anzahl von Ganglienzellen in nächster Umgebung der Retina (Fig. 1 A); diese werden mit Recht als Ganglion opticum bezeichnet. Es sind große unipolare Ganglienzellen mit umfangreichen runden Kernen, in deren Umgebung das Zellplasma dichter ist als in der Peripherie. Ihr Nervenfortsatz geht nach dem Gehirn; wie sie mit den Nervenfortsätzen der Sehzellen in Beziehung stehen, habe ich nicht ermittelt. Von Interesse ist es, dass ich zu wiederholten Malen in solchen Ganglienzellen zwei Kerne fand (Fig. 3). Dass dies nicht auf Täuschung beruht, sondern beide Kerne wirklich in der gleichen Zelle liegen, ist bei der Deutlichkeit der Zellgrenzen zweifellos. Einmal fand ich sie sogar Wand an Wand neben einander liegend in der gleichen Einstellungsebene. Ich konnte fast in jedem der untersuchten Augen eine solche zweikernige Zelle auffinden, so dass man an eine gewisse Regelmäßigkeit des Vorkommens glauben könnte.

Auch bei den Vorderaugen von *Hesione sicula* liegen in der Nachbarschaft der Retina eine Anzahl Ganglienzellen, die jenen von *Nereis* gleichen; doch fand ich hier keine zweikernigen. Von dem so gebildeten Ganglion geht aber kein strangartiger Sehnerv gegen das Gehirn ab, sondern das Ganglion selbst erstreckt sich bis in das Gehirn hinein. — Dagegen erregt hier eine andere, regelmäßig in der Nähe der Retina gelegene Zelle die Aufmerksamkeit durch ihre Größe und ihr Aussehen (Fig. 14): sie liegt nach vorn und unten von dem Vorderauge. Sie ist etwas in die Länge gezogen und besitzt einen ovalen Kern mit großem Kernkörperchen; die äußere Begrenzung ist nicht scharf; das Plasma ist feinfaserig, und es finden sich in ihm auffallende, dunkel färbbare Brocken, die der Zelle ein getüpfeltes Aussehen verleihen. Sie misst der größten Länge nach $68\ \mu$, in der Breite $36\ \mu$, und die beiden Hauptdurchmesser ihres Kernes sind $19\ \mu$ und $14,5\ \mu$ lang; die entsprechenden Maße einer Zelle des Sehganglions sind: $26,4\ \mu$, $21\ \mu$, $9,25\ \mu$ und $9,25\ \mu$. — Ich bin nicht sicher, ob wir es in dieser Zelle wirklich mit einer Ganglienzelle zu thun haben; doch konnte ich keinen Anhalt dafür finden,

dass es eine Drüsenzelle sei, etwa wie die Glaskörperdrüse der Alciopiden.

Anhangsweise schließe ich hier die Besprechung der segmentalen Augen des Palolo-Wurmes (*Lysidice viridis* Gray) an. Sie sind zwar nicht nach dem Typus der bisher geschilderten Augen gebaut; aber sie sind so eigenartig, dass sie sich auch mit keiner anderen bei den Anneliden vorkommenden Augenform direkt vergleichen lassen. Desshalb mögen sie da stehen, wo die Kopf-Augen dieses Wurmes aller Wahrscheinlichkeit hingehören.

Bei *Lysidice viridis* finden sich in der ventralen Medianlinie segmental angeordnete Pigmentflecke von ziemlichem Umfang, die schon länger bekannt sind und auch vielfach als Augen aufgefasst wurden.

EHLERS (12, p. 367) ist der Erste, der eine eingehendere Beschreibung dieser Organe giebt; wie alle seine Vorgänger glaubt auch er, dass sie auf der Rückenseite des Wurmes liegen, hält sie jedoch nicht für Augen, sondern für Drüsenmündungen. SPENGEL (49) wies zuerst nach, dass diese Flecke auf der Bauchseite gelegen sind und erklärte sie für zweifellose Augen, konnte aber bei ungenügender Konservirung seines Materials über den feineren Bau keine genaueren Angaben machen.

Die Stücke des Palolowurmes, die mir zur Untersuchung vorlagen, verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrath MOEBIUS, der sie mir aus der Sammlung des königl. Museums für Naturkunde zu Berlin überließ. Es sind Bruchstücke von männlichen und weiblichen Thieren; sie stammen aus der Ausbeute des Herrn Dr. A. KRÄMER, sind in Chromsäure konservirt und erwiesen sich histologisch als recht gut erhalten.

Diese segmentalen Bauchaugen — ich nenne sie von vorn herein Augen, wenn ich auch diese Deutung erst am Ende des Abschnitts begründen kann — unterscheiden sich in ihrem Bau beträchtlich von den Kopfaugen der verwandten Formen (*Eunice*) und wahrscheinlich auch von denen des Thieres selbst. Sie bestehen aus einem cylindrischen Bündel langausgezogener Zellen von säulenförmiger Gestalt (Fig. 17), die sich proximad verjüngen und in eine Faser ausziehen. Diese Fasern kann man in die Bauchganglienkeette (*bstr*) verfolgen: das spricht, zusammen mit ihrem ganzen Aussehen, dafür, dass es Nervenfasern sind, und die zugehörigen Zellen Sinneszellen; wir werden sie im Folgenden als solche bezeichnen. Die Zellen reichen distal bis an die Cuticula, die sich über ihrem Ende beträchtlich verdickt. Der ganze Zylinder liegt in der Achse einer halbkugeligen Pigmentmasse.

Die Sinneszellen der Lysidice-Augen sind epithelial angeordnete Zellen von außerordentlicher Größe. Sie stehen dicht neben einander, ohne dass sich Zellen anderer Natur zwischen sie einschöben. Ihre Kerne sind länglich oval und liegen etwa in gleicher Höhe, an der Grenze des mittleren und distalen Drittels der Zellen. Der Durchmesser der Zellen nimmt von innen nach außen gleichmäßig langsam zu; dicht unter der Cuticula jedoch tritt eine stärkere Verbreiterung ein (Fig. 19; vgl. auch Fig. 18 *a* u. *b*); Längs- und Querschnitte zeigen das deutlich. Das Plasma der Zellen ist homogen und färbt sich mit Hämalun hell blau.

Am distalen Theile des Zellbündels fällt auf Querschnitten in der Mitte jedes Zelldurchschnittes ein dunkel gefärbter Punkt auf von nicht unbeträchtlichem Durchmesser; er erscheint meist von einem schmalen hellen Hof umgeben (Fig. 18 *a* u. *b*). Auf Schnitten, die dicht unter der Cuticula geführt wurden, hat dieser Punkt bedeutend größeren Umfang (Fig. 18 *a*), gegen die Gegend des Kernes hin verkleinert er sich viel langsamer. Längsschnitte durch die Zellen lassen uns erkennen, dass diese dunkeln Punkte Querschnitte einer dicken Faser sind, die das distale Ende der Zelle der Länge nach durchläuft; unter der Cuticula nimmt der Durchmesser der Faser stark zu. Ganz besonders deutlich sah ich diese Verhältnisse auf einem Längsschnitte (Fig. 19) durch die Sinneszellen eines weiblichen Wurmes, bei einer Färbung mit Eisenhämatoxylin nach BENDA's Methode: dort hatten sich die axialen Fasern tief blauschwarz gefärbt, während das Zellplasma hellblau geblieben war. Eine helle Hülle um die Fasern konnte ich nicht erkennen; es hat das wohl seinen Grund darin, dass der Erhaltungszustand bei den weiblichen Exemplaren ein etwas anderer ist als bei den männlichen, vielleicht ein besserer; ich möchte daher den hellen Hof, den ich bei den männlichen Exemplaren auf Querschnitten die Faser umgeben sah, für ein Kunstprodukt halten.

Die axiale Faser lässt sich auch proximal von den Kernen in den Zellen verfolgen, aber nur auf Querschnitten; sie ist hier so dünn, dass sie nur als feiner Punkt erscheint, zu dessen Nachweis man starke Vergrößerungen braucht (Fig. 18 *c*). Die Faser auf Längsschnitten in diesem Theil der Zellen aufzufinden gelang mir nicht, offenbar weil zwischen den dicht neben einander verlaufenden Linien der Zellgrenzen weitere Linien von gleicher Richtung sehr schwer zu erkennen sind. (Ähnliche Erfahrungen machte GRENACHER bei den Fasern, die die Stäbchen der Cephalopodenretina durchziehen.)

Es setzt sich also die dicke intracelluläre Faser proximal als ganz feiner Faden in den Nervenfortsatz der Sinneszelle fort.

Wir greifen wohl nicht fehl, wenn wir die axiale Faser in den Sinneszellen als nervöse Primitivfibrille deuten, wie sie APÁTHY (4) so vielfach in Sinnes- und Ganglienzellen nachgewiesen hat. Diese Primitivfibrille würde also im distalen Theile der Zelle ungewöhnlich anschwellen — ein Verhalten, das wir in den Sehzellen, wenn auch in geringerem Maße, öfter finden, z. B. in den Augen der Planarien, wo der »Stiftchensaum« der Sehzelle von vielen Endanschwellungen feinsten Fibrillen gebildet wird. Den angeschwollenen Theil der Primitivfibrillen in den Sehzellen von *Lysidice* möchte ich mit einem solchen Stiftchen gleichsetzen: wenn hier nur ein solches »Stiftchen« vorhanden ist, so kann man darin eine weitere Verminderung dieser Organula erblicken, wie eine solche schon in den Sehzellen von *Euplanaria gonocephala* gegenüber denen von *Planaria torva* eingetreten ist. Aus diesem Vergleiche geht hervor, dass ich die Endverdickung der nervösen Primitivfibrille in den Sinneszellen des *Lysidice*-Auges als den Theil der Zelle ansehe, der die Lichtwahrnehmung vermittelt.

Die Sinneszellen sind ihrer Lage nach nichts Anderes als Epidermiszellen, und werden nach außen von der Cuticula überzogen, die wahrscheinlich von ihnen selbst abgesondert ist. Diese Strecke der Cuticula bildet eine kreisrunde Scheibe, die durch ihre Dicke vor der übrigen Körpercuticula besonders ausgezeichnet ist (Fig. 19). An den Rändern ist sie mit einer Wölbung scharf gegen die Umgebung abgesetzt. Diese Verdickung der Cuticula dürfte an ihren Randtheilen, wo sie gewölbt ist, nach Art einer Linse wirken und dadurch den äußeren Sehzellen Strahlen zubrechen, von denen sie sonst nicht getroffen würden. In den mittleren Theilen dagegen ist die Cuticula fast völlig planparallel, vermag also die Lichtstrahlen wohl ein wenig zu verschieben, aber nicht ihre Richtung zu verändern.

EHLERS (12) hat die einzelnen Theile schon gesehen und getreu abgebildet (Taf. XVI, Fig. 17 u. 18). Er erkannte bei der Untersuchung von der Fläche in der Mitte der Pigmentmasse eine helle runde Scheibe, auf der sich ein Mosaik von ziemlich regelmäßig polygonalen Feldern abzeichnete, jedes in der Mitte mit einer punktförmigen kleinen Kreisfigur: es sind dies zweifellos die optischen Querschnitte unserer Sinneszellen und ihrer axialen Fasern. An Seitenansichten beschreibt er die verdickte Cuticula und darunter einige Säulchen, die den mosaikartigen Feldern auf der Flächenansicht entsprechen: er glaubt diese Säulchen von einem feinen Kanal durchbohrt, dessen Öffnung auf

der Endfläche als kleine Kreisfigur erscheine; daher hält er die Gebilde für eine besondere Form von Drüsenausführungsgängen. Sie könnten als solche zu einem unter der Haut liegenden längslaufenden Streifen feinkörniger Masse gehören, die vielleicht als Drüsenmasse zu deuten sei. SPENGLER (49) hat in diesem Streifen die Bauchganglienketten erkannt.

Die Sinneszellen liegen in der Achse einer dicken halbkugeligen Pigmentmasse, die aus einer großen Anzahl Pigmentkörnchen besteht. Diese sind von verschiedener Größe, und in meinen Präparaten meist von brauner Farbe, doch kommen auch in geringerer Zahl dunkelbraune bis schwarze Körnchen vor. So weit sich die Pigmentmasse ausdehnt, sieht man unter der Cuticula nicht die niedrigen Epidermiszellen, die sonst derselben anliegen. Wohl aber erkennt man innerhalb der Pigmentmasse zahlreiche, meist spindelförmige Zellkerne; sie liegen in verschiedener Entfernung von der Cuticula, haben jedoch mit ihren Längsachsen eine bestimmte Richtung; meist nahezu senkrecht oder nur wenig schräg zur Cuticula. Wo diese Kerne der Cuticula nahe liegen, kann man hier und da die zugehörigen Zellkörper als feine schmale Stränge erkennen, die sich an die Cuticula anheften (Fig. 17 bei *). Diese Zellkörper sind jedoch nicht pigmentiert, vielmehr liegen die Pigmentkörnchen zwischen ihnen; auch ist es unmöglich, in der Pigmentmasse etwa eine Abgrenzung bestimmter Zellterritorien nachzuweisen. Aus dem Allen geht hervor, dass die Epidermiszellen in der Umgebung der Sinneszellen lang ausgezogen sind, so dass eine halbkugelige Verdickung der Epidermis entsteht; in den Zwischenräumen zwischen diesen schlanken Zellen liegen dann die Pigmentkörnchen.

Dem entsprechend ist diese halbkugelige Epidermisverdickung innen von der Basalmembran des Körperepithels überzogen, und dieser liegt eine Schicht Muskeln (Fig. 17m) auf, die anscheinend mit der Ringmuskellage des Körpers zusammenhängen. Über die Muskelschicht zieht sich dann die dünne zellige Haut, die die Leibeshöhle auskleidet, ein »Peritoneum«. Mit ihrem Pol stößt die Halbkugel an die Ventralseite der Bauchganglienketten; dort sind auf einer kleinen Strecke, gerade proximal von dem Sinneszellbündel, die eben genannten Hüllen nicht vorhanden; an den Rändern dieser Lücke geht das Peritoneum, das die Bauchganglienketten überzieht, in das Peritoneum der Pigmentmasse über. Eine kleine Masse Pigmentkörnchen tritt durch diese Lücke und legt sich der Ganglienketten dicht an. Die Nervenfortsätze der Sehzelle treten hier ebenfalls in das Bauchmark ein, nachdem sie eine Pigmentschicht durchsetzt haben (Fig. 17).

An der ventralen Seite der Bauchganglienkeite liegen an dieser Stelle eine Anzahl von Ganglienzellen, die sich durch ihre Lage, ihre Gestalt und ihr Verhalten gegen Farbstoffe vor den übrigen Zellen des Ganglions auszeichnen; doch sind sie in meinen Präparaten nicht so gut konservirt, dass ich sie genau schildern könnte. Sie stehen wohl zu den Sehzellen in gewisser Beziehung und bilden vielleicht eine Art Sehganglion, ein Sehcentrum.

Ein Blick auf die Zusammensetzung des Organs, wie ich sie hier geschildert habe, zeigt zur Genüge, dass ich es mit Recht als ein Organ der Lichtwahrnehmung, als Auge gedeutet habe. Die Zellen werden durch ihre Verlängerung in Fasern und die Verbindung dieser Fasern mit der Bauchganglienkeite, unter Berücksichtigung ihrer peripheren Lage in der Epidermis, als Sinneszellen erwiesen. Dass sie dem Lichtsinne dienen, wird wahrscheinlich gemacht durch die Pigmentblendung, die sie von allen Seiten, ausgenommen von der distalen, umgiebt, durch die eigenthümliche Verdickung der Cuticula, und durch den Bau der Zellen selbst, der sich nach dem Verhalten der nervösen Primitivfibrille in ihnen gut mit dem Bau anderer Sehzellen vergleichen lässt.

Dass diese Augen einer Bildwahrnehmung dienen können, erscheint mir unwahrscheinlich; denn bei dem Mangel genügender linsenartig brechender Medien können die Strahlen, die von einem Punkte ausgehen, alle Sehzellen in nahezu gleicher Weise treffen. Es wird also ihre Leistungsfähigkeit auf die Unterscheidung verschiedener Lichtintensitäten, vielleicht auch von Farben und auf das Erkennen der Lichtrichtung beschränkt sein.

2. Die Augen der Alciopiden.

Das Auge der Alciopiden hat durch seine Größe und die Höhe seiner Organisation von jeher das Interesse der Forscher in Anspruch genommen, und ist daher schon häufig zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht worden. Man kann den seitherigen Stand sicherer Kenntnisse über dies Organ in großen Zügen so zusammenfassen: Das Auge hat im Allgemeinen die Gestalt eines Rotationsellipsoids, das durch Rotiren um den kleineren Ellipsendurchmesser entstanden ist; die Sehachse fällt etwa mit der Rotationsachse zusammen. Die distale Augenwand ist in ihrer Mitte nahezu halbkugelig vorgewölbt. Nach außen ist das Auge von der Körperhaut überzogen, die sich seinen Formen ziemlich eng anschließt. Die Augenwandung wird gebildet durch eine ringsum abschließende

einfache Lage von Zellen. Im Augenhintergrund bilden diese Zellen die Retina: sie sind hier schlanke Sinneszellen, die an ihrem distalen Ende ein Stäbchen tragen, proximal sich in eine Nervenfaser fortsetzen. Die Retina wird durchsetzt von einer Lage rothbrauner Pigmentkörnchen, die in den Retinazellen liegen je an der Stelle, wo die Zelle in das Stäbchen übergeht. Die Retina erstreckt sich nach vorn etwas über den Äquator des Ellipsoids hinaus; weiterhin werden die Zellen niedriger und tragen keine Stäbchen, wohl aber sind sie noch pigmentirt. Erst in der halbkugeligen Vorwölbung der Augenwand hört die Pigmentirung auf: wir haben eine »innere Cornea«. Innerhalb der Augenblase liegt die kugelige Linse in der Sehachse, und füllt den größten Theil der halbkugeligen Vorwölbung aus. Zwischen ihr und der Retina ist ein Glaskörper eingeschaltet, der nach neueren Untersuchungen in mehrere Schichten zerfällt und durch Drüsenenthätigkeit entstanden ist. Auch am fertigen Auge ist eine große, in die Augenhöhle einmündende Glaskörperdrüse vorhanden, die nach unten und innen der Augenblase anliegt. Das Auge sitzt (bei vielen Arten) dem Augenganglion dicht auf, so dass ein eigentlicher Sehnerv nicht vorhanden ist.

Die größten Verdienste um die Kenntniss des Alciopiden-Auges hat GREEFF (16); bei ihm finden wir auch das besprochen, was frühere Forscher geleistet haben, vor Allem KROHN (30), dann auch LEYDIG (35), QUATREFAGES, CLAPARÈDE (10). Nach GREEFF sind durch CARRIÈRE (8), KLEINENBERG (26), BÉRANECK (5) und ANDREWS (3) noch einige, zum Theil wichtige Thatsachen hinzugefügt worden. Ich werde im Folgenden auf diese Arbeiten bei den verschiedenen Theilen meiner Abhandlung noch Bezug nehmen müssen. Doch will ich gleich hier bemerken, dass ich auf GRABER's »Untersuchungen über die Augen der Borstenwürmer« (15) nicht eingehen werde, da ich eine Widerlegung der dort angegebenen Darstellung des Alciopiden-Auges nicht für der Mühe werth erachten kann. — SCHREINER (47) hat in seiner kürzlich erschienenen Arbeit nichts Neues beigebracht. Hätte er die Arbeiten von KLEINENBERG, ANDREWS und BÉRANECK beachtet, so hätte er bemerken können, dass Andere vor ihm schon weit mehr gesehen haben.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf mehrere Alciopiden-Arten (*Alciopa cantrainii* Clap., *Asterope candida* Clap. und *Vanadis formosa* Clap.); sie haben mich in mehrfacher Hinsicht zu Ergebnissen geführt, die über das bisher Bekannte hinausgehen.

Technisches: Das Material war meist in concentrirter Sublimatlösung fixirt, zum Theil auch in Sublimat-Essigsäure nach LANG. Die Färbung geschah in der Mehrzahl der Fälle mit Hämalun nach P. MAYER; zuweilen wandte ich BENDA's Eisenhämatoxylin-Methode an.

Die Wand der Augenblase besteht aus einer Lage von Zellen

und zerfällt je nach der Beschaffenheit dieser Zellen in drei Abschnitte: so weit die Zellen Sinneszellen sind und Stäbchen tragen, bezeichne ich die Augenhaut als Retina; die Retina bildet die proximale Wand des Auges und reicht distad ein wenig über den Augenäquator hinaus. So weit die Zellen an der distalen Augenhaut von Pigment frei sind, erstreckt sich die innere Cornea; sie fällt genau mit dem halbkugelig vorgewölbten Theil der Augenhautung zusammen. Den mittleren Abschnitt bildet der zwischen Retina und Cornea eingeschobene Theil der Augenhaut, dessen Zellen niedrig sind und Pigment enthalten. — Rings ist die Augenblase von einer deutlichen, mit Hämalan tief blau färbbaren Membran umgeben, die ich als Hüllmembran bezeichnen will (Fig. 20 *bm*); sie ist histologisch eine Basalmembran des Epithels, nach Art einer Cuticula von den Zellen desselben abgeschieden, und sitzt in den beiden distalen Abschnitten den Zellen der Augenhaut unmittelbar auf, von den Zellen der Retina ist sie durch die Lage der Nervenfasern getrennt. Sie entspricht wohl der Basalmembran, die das Nereis-Auge umgiebt. Die Hüllmembran setzt sich auf das Gehirn bzw. das Ganglion opticum und den Sehnerven fort, eben so wie die entsprechende Membran bei Nereis das Sehganglion überkleidet (vgl. Fig. 1).

Nach GREEFF (16) ist diese den Augapfel überziehende Hüllmembran zellig und darf nicht »als dem Bulbus eigenthümlich angehörig betrachtet werden«. Es ist mir aber nirgends gelungen, an dieser Hüllmembran besondere Kerne zu finden, die auf selbständige Zellen hinwiesen. GREEFF giebt schon an, dass sich die Membran auf Gehirn und Bauchganglienketten fortsetze.

Was zunächst die Retina betrifft, so finde ich, dass sie aus zwei Arten von Zellen zusammengesetzt ist; die Zellen der einen Art sind jedoch nicht so zahlreich wie die der anderen. Die häufigere Zellart ist dadurch gekennzeichnet, dass das distale Ende der Zellen ein stäbchenartiges Gebilde trägt und ihr proximales Ende sich in eine Nervenfaser verlängert: es sind die Sinneszellen oder genauer Sehzellen, die man schon lange kennt. Zwischen ihnen liegen hier und da verstreut deutlich unterschiedene Zellen, die ich auch bei BÉRANECK (5) erwähnt finde; sie zeichnen sich vor jenen durch die Schmalheit und leichtere Färbbarkeit ihres Plasmakörpers aus; auch weicht Gestalt und Färbung des Kernes merklich von denen der Sehzellkerne ab (Fig. 21 *dz*); am leichtesten sind sie daran zu erkennen, dass ihr Kern nicht mit den Kernen der Sehzellen in einer Reihe liegt, sondern mehr gegen die Pigmentlage zu gerückt ist. In diesen Eigenschaften erinnern diese verstreuten Zellen sehr an die

Sekretzellen in der Retina der littoralen Raubanneliden, die dort an der Absonderung der Füllmasse Theil nehmen. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, dass auch diese Zellen der Alciopiden-Retina Sekretzellen sind, und ich vermuthe, dass sie die Absonderung des proximalen Theiles des Glaskörpers besorgen.

Die Sehzellen der Retina sind von langgezogener cylindrischer Gestalt und sind an ihrem proximalen Ende durch den großen Kern, den sie dort enthalten, etwas aufgetrieben. Daher haben diese proximalen Enden nicht neben einander in einer Reihe Platz und sind etwas gegen einander verschoben, so dass die Kerne in zwei Lagen unregelmäßig über einander liegen (Fig. 21).

Die Stäbchen, die am distalen Ende der Sehzellen sitzen, sind cylindrische oder kolbige Röhren mit einer härteren Rinde und einem matt färbbaren, wohl plasmatischem Inhalt, wie sie schon GREEFF (16) richtig schildert. Derselbe Forscher giebt auch an, dass im Inneren dieser Röhre eine Faser verlaufe. Ich bin in der Lage, GREEFF's Entdeckung völlig zu bestätigen. An einer mit Hämalaun gefärbten Schnittreihe durch das Auge von *Alciopa cantrainii* erkenne ich in jedem Stäbchen auf das deutlichste eine Faser, die dasselbe seiner ganzen Länge nach durchzieht. Ein Irrthum ist hier vollkommen ausgeschlossen; denn die Faser tritt nicht durch Unterschiede in der Lichtbrechung gegen die Umgebung hervor, sondern sie ist dunkelblau gefärbt; auch verläuft sie nicht etwa gestreckt in der Achse des Stäbchens, sondern sie ist leicht von der einen zur anderen Seite geschlängelt und weist oft sehr ausgeprägte Biegungen auf, wie ich es in Fig. 21 und 22 naturgetreu dargestellt habe; sie liegt dabei vielfach der Innenseite der härteren (cuticularen?) Stäbchenhülle an.

Die Faser endet nicht am distalen Ende der Stäbchenröhre, sondern sie tritt aus der Röhre ein wenig heraus und trägt hier ein merkwürdiges Köpfchen, das ihr aufsitzt wie ein Moosfrüchtchen seinem Stengel (Fig. 22). Die genaue Beschaffenheit dieses Köpfchens konnte ich bei der geringen Größe dieses Organs und der gleichmäßig blauen Färbung desselben nicht feststellen. Doch so viel ist sicher, dass wir es hier nicht etwa mit einer knopfartigen Verdickung der Faser zu thun haben; sie löst sich auch nicht in dem Köpfchen auf. Man kann vielmehr ihren Verlauf in Folge ihrer dunkleren Färbung in dem Gebilde verfolgen und sieht sie häufig mit einer feinen Spitze an der anderen Seite des Köpfchens hervorschauen und endigen. Die Köpfchen sind offenbar identisch mit dem,

was CLAPARÈDE (10) als innere Epiphyse des Stäbchens bezeichnet. Sie liegen dicht neben einander und bilden bei schwacher Vergrößerung einen dunkeln, scheinbar ununterbrochenen Streifen.

Proximad erstreckt sich die feine Faser bis in die Pigmentlage der Sehzelle. In den Zellkörpern der Sehzellen jenseits von dieser Lage lässt sich die Faser viel weniger leicht erkennen; die vielen Linien, die dort als Zellgrenzen einander parallel laufen, machen das ganze Bild undeutlicher. Trotzdem konnte ich auch hier in günstigen Fällen solche Fasern auffinden, wie sie der Länge nach in den Zellkörpern hinziehen. In Fig. 21 habe ich eine solche in der Zelle am weitesten rechts angedeutet. Es scheint mir nicht zweifelhaft, dass dies eine direkte Fortsetzung der Stäbchenfaser ist. Ob eine solche Faser in den Nervenfasern der Sehzelle eintritt, konnte ich nicht beobachten.

Es kann wohl kein Zweifel sein, dass diese feine Faser, welche Sehzelle und Stäbchen durchzieht und schließlich am Ende des letzteren in einem Köpfchen (nicht mit einem solchen) endigt, nervöser Natur ist. Nachdem schon früher öfters derartige Fasern in Sinneszellen angegeben wurden, hat neuerdings APÁTHY (4) ihr allgemeines Vorkommen in Zellen und Fasern des gesamten Nervensystems bei vielen Thieren nachgewiesen. APÁTHY sieht in solchen Fasern die leitenden Primitivfibrillen der Nerven und Nervenzellen. Mit diesen Primitivfibrillen möchte ich auch die besprochene Faser gleichsetzen.

GREEFF (16) hat die Faser nur im Stäbchen verfolgen können und erklärt sich die Verhältnisse in der Weise, dass er in der Sehzelle »gewissermaßen eine langgestreckte bipolare Ganglienzelle« sieht, »die an dem einen Pol mit der Opticusnervenfaser beginnt und aus ihr hervorgeht und mit dem anderen an und mit dem Achsenfasern des Stäbchens endigt«. GRENACHER (17) hat bei den Cephalopoden ähnliche Fasern in den Stäbchen beobachtet und verfolgte sie auch in dem Zellkörper der Sehzellen; er nimmt an, dass sie sich in die Opticusnervenfaser fortsetzen. Dagegen giebt BÉRANECK (5) an, dass es ihm bei *Alciopa* nicht gelungen ist, die Faser in den Stäbchen zu finden. Dasselbe giebt M. v. LENHOSSÉK (31) für diese Gebilde in der Cephalopodenretina an, und bezweifelt dabei zugleich aus theoretischen Gründen die Anwesenheit einer solchen axialen Nervenfaser im *Alciopiden*auge. Die Hoffnung, die v. LENHOSSÉK daran anknüpft, »dass in den folgenden Darstellungen diese axiale Nervenfaser nicht mehr auftauchen wird«, muss ich enttäuschen; wenn solche Thatsachen den theoretischen Anschauungen widersprechen, so hat eben die Theorie ein Loch. Im Übrigen habe ich mich an eigenen Präparaten von dem Vorhandensein einer solchen Faser auch in Stäbchen und Sehzellen der Cephalopodenretina überzeugt.

Das in dem Köpfchen geborgene Ende der durch Sehzelle und Stäbchen verlaufenden Primitivfibrille möchte ich als das nervöse

Endorgan der Zelle auffassen. Meine früheren Untersuchungen (21, II) besonders am Turbellarienaugen zeigten mir, dass die Sehzellen, so weit sie in den abblendenden Pigmentbecher eingetaucht sind, auf ihrer Oberfläche einen dichten Besatz von »Stiftchen« tragen, die sich je in ein feines Fäserchen fortsetzen; diese feinen Fäserchen dürften ebenfalls nervöse Primitivfibrillen jener Sehzellen sein und mit den leitenden Fibrillen des Sehnerven in direkter Verbindung stehen. Die Stiftchen aber habe ich als Endorgane angesehen, die der Lichtwahrnehmung dienen; ihrer waren bei *Planaria torva* bei Weitem mehr in einer Sehzelle als bei *Euplanaria gonocephala*. Ich glaube nun, dass wir hier ähnliche Verhältnisse haben, nur dass die Sehzellen des *Alciopa*-Auges nur eine einzige leitende Fibrille besitzen; deren Endorgan, entsprechend den Stiftchen der Planarien-Sehzellen, wäre das Ende der erwähnten axialen Primitivfibrille, das in dem »Köpfchen« geborgen ist.

Die nächste Folgerung aus dieser Auffassung ist die, dass das Stäbchen hier nicht als wahrnehmender Theil der Sehzelle oder als Endorgan der in ihm verlaufenden Nervenfibrille von mir angesehen werden kann. Ich vermag in ihm nichts als ein Stützorgan für die darin verlaufende Nervenfibrille zu sehen. So hat es auch schon GREEFF gedeutet, allerdings von anderen Grundanschauungen ausgehend, als sie für mich maßgebend sind. Die herrschende Annahme, dass auch beim *Alciopiden*-Auge und dem mancher anderen Wirbellosen das Stäbchen das Organ der spezifischen Lichtwahrnehmung sei, stützt sich auf die Analogie mit den Stäbchen der Wirbelthiere und den Rhabdomen der Insekten, für die eine solche Annahme ja begründet zu sein scheint. Dort aber sind die feineren Bauverhältnisse andere; die Analogie ist also keine vollständige.

Bei dem Cephalopodenauge ergeben sich die größten Schwierigkeiten für das Verständnis des Sehvorgangs, wenn man in den stäbchenartigen Bildungen die nervösen Endorgane der Sehzellen sehen will. Es kommt dann ein »Rhabdom«, das aus etwa vier Einzeltheilen zusammengesetzt ist, in Verbindung mit vier Sehzellen, die aber ihrerseits jede noch mit einem weiteren Rhabdom in organischem Zusammenhang stehen. GRENACHER (17), der diese Schwierigkeiten zuerst in Erwägung zieht, prüft selbst den Ausweg, ob man den Nervenfasern die Rolle der spezifischen lichtwahrnehmenden Elemente zuschreiben dürfe; er sagt, dass man zu Gunsten dieser Annahme eine Reihe von Cephalopoden anführen könne, bei denen die distale, dem Licht zugekehrte Pigmentzone fehlt, so dass also keine rechte Isolirung der Rhabdome von einander stattfindet. Wenn er sich aber doch nicht davon befriedigt erklärt, so ist es gerade die Analogie mit den Stäbchen anderer Thierformen, die ihn beeinflusst. Ich werde

bei der Besprechung der Cephalopoden-Retina nächstens noch auf diese Fragen einzugehen haben.

Die Anordnung des Pigmentes in den Augen der Alciopiden ist derart, dass eine Isolirung der wahrnehmenden Theile gegen einander nicht stattfindet; eine solche ist auch unnöthig bei Augen, auf deren Retina durch eine Linse Bilder der umgebenden Gegenstände geworfen werden. Vielmehr kann dem Pigment hier nur die Aufgabe zukommen, alles Licht, welches nicht von der Seite der Cornea her das Auge trifft, von den wahrnehmenden Theilen fernzuhalten. Für unsere Vorstellung von der Stelle, wo die Perception geschieht, ist es lehrreich, dass hier die Körper der Sinneszellen sammt der in ihnen verlaufenden Primitivfibrille für »fremdes« Licht zugänglich sind. Offenbar entsteht dabei keine Lichtempfindung; denn sonst würden die Empfindungen, die in den Augen mit Hilfe der brechenden Medien zu Stande kommen, bedenklich gestört werden müssen. Demnach scheinen die nervösen Primitivfibrillen der Sehzellen an sich nicht die Fähigkeit der Lichtperception zu besitzen. Wenn wir nun auch die Stäbchen von der Lichtempfindung ausschließen, weil sie mit der Primitivfibrille in keinem engeren Zusammenhange stehen, so bleibt uns nur noch das Endorgan der Fibrille, jenes oben geschilderte Köpfchen, als der Ort übrig, wo die Wahrnehmung des Lichtes zu Stande kommt, vielleicht auch noch der übrige Theil der Fibrille, so weit sie in dem Stäbchen verläuft.

Im Anschluss an die Retina wird weiter nach vorn die Wandung der Augenblase von einer Lage niedriger, breiter Zellen gebildet, die bis an die Wölbung der Cornea heranreicht. Auf diese Zellen setzt sich die Pigmentschicht der Retina in der früheren Breite fort in der Weise, dass der nach außen gelegene Theil des Zellkörpers, der den flachen Kern enthält, von Pigment frei bleibt. Innen schneidet das Pigment mit dem Zellrand ab; doch scheint dieser hier einen dichten, aber niedrigen büstenartigen Wimperbesatz zu tragen (Fig. 23); an anderen Stellen dagegen sieht es aus, als ob eine dünne, von der Zelle abgeschiedene Sekretschicht diese auf der Innenseite überzieht.

In einem nach innen und unten gelegenen Gebiete, das vom Rande der Cornea sich etwa 45μ weit bis an die vordere Grenze des Glaskörpers erstreckt und das bei Weitem nicht den ganzen Umfang der Augenwandung einnimmt, findet man, auch außerhalb der Retina langgestreckte cylindrische Zellen mit langgestreckten Kernen

(Fig. 20 *Gr. O* u. 24). Mit ihren inneren Enden reichen diese Zellen durch die Pigmentschale hindurch in das Innere der Augenblase hinein; diese Fortsätze der Zellen erscheinen innen abgerundet, bestehen aus einer gleichartigen Substanz und sind deutlich von einander getrennt; mit den Stäbchen der Retina haben sie keine nähere Ähnlichkeit, eher könnte man in ihnen Sekretzapfen sehen, die von den Zellen abgesondert wären. Das Pigment erscheint, so weit es diese Zellen durchsetzt, eigenthümlich angeordnet: es liegt nicht in einer ebenen Schicht, sondern in jeder einzelnen Zelle ist die Mitte der Pigmentlage nach außen zu vorgewölbt, so dass der von dem Pigment eingenommene Raum etwa Uhrglasform hat, wobei die konkave Seite des Uhrglases gegen den Glaskörper gerichtet ist. Auf Schnitten erscheint daher die sonst gerade Pigmentlinie als ein zackiges Band, das innerhalb der Zelle nach außen vorgebuchtet ist, und auf der Zellgrenze gegen innen einspringt (Fig. 24).

BÉRANECK (5) sieht in diesem Zellkomplex wohl mit Recht das Gebilde, das GREEFF als *Corpus ciliare* beschreibt, und ich bin völlig mit ihm einverstanden, wenn er ihm die Funktion eines *Corpus ciliare* nicht zuerkennen kann: die Zellen stehen mit der Linse in gar keinem Zusammenhang; die Linse wird vielmehr durch den vorderen Theil des Glaskörpers in ihrer Lage erhalten. Wir müssen also einen anderen Namen dafür suchen, und bezeichnen es am unverfänglichsten als GREEFF'sches Organ.

Was die Verrichtung dieses Organs sein kann, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht liegt den Zellen die Absonderung der Flüssigkeit ob, die den Raum vor dem Glaskörper, zwischen Linse und Cornea, erfüllt. Keinesfalls möchte ich mit BÉRANECK übereinstimmen, der darin eine kleine accessorische Retina, also ein percipirendes Nebenorgan sehen will. Der Bau der Zellen berechtigt nicht zu einer solchen Annahme.

Auf der Grenzlinie, in der die Retina mit der pigmentirten dünnen vorderen Augenwandung zusammenstößt, mündet an der unteren inneren Seite eine sehr merkwürdige Drüse in die Augenblase, die Glaskörperdrüse (Fig. 20 *dz*). Sie wird gebildet von einer einzigen, sehr großen Zelle, von sackförmiger, nach der Mündung zu verschmälterter Gestalt. KLEINENBERG (25) war es, der diese Drüse als solche erkannte und trefflich beschrieb; zuvor hatte GREEFF sie für das Gehörorgan des Wurmes gehalten. Der Sekretstrang, der den verschmälerten Mündungsabschnitt der Drüse ausfüllt, geht ununterbrochen in den vorderen Glaskörper über, mit dem er auch das

gleiche färberische Verhalten theilt, so dass, wie KLEINENBERG betont, kein Zweifel sein kann, dass dieser von der Drüse abgesondert ist.

Der histologische Bau dieser Drüsenzelle ist höchst sonderbar (Fig. 25). Der große eirunde Zellkern liegt etwa in der Mitte der Drüse, mit seiner Längsachse in deren Längsrichtung; von seiner vorderen Fläche zum Ausführungsgang zieht sich ein Strang nahezu gleich bleibender Breite, der die Weite des Ausführungsganges erfüllt und in den Glaskörper des Auges ohne sichtbare Grenze übergeht: es ist die Sekretmasse der Zelle. Der ganze übrige Körper der Zelle besteht aus einer Plasmamasse, die sich mit Hämalan ziemlich dunkel färbt; sie hebt sich dadurch deutlich gegen die Sekretmasse ab, und wo beide an einander stoßen, ist eine scharfe Grenzlinie vorhanden; ein Übergang beider Substanzen in einander ist nicht zu bemerken. Der Bau dieser Plasmamasse ist eigenartig: überall in ihr erkennt man Züge dichter, stärker färbbarer Substanz, die einander parallel laufen, sich verschlingen und sich um dunklere Knotenpunkte anordnen, wie die Masern des Holzes um einen Ast. Fig. 25 giebt ein ungefähres Bild dieses Verhaltens; nur sind die einzelnen dunkeln Linien noch dichter an einander gelegen, stellenweise auch schwerer zu entwirren, als das hier gezeichnet ist. Die Linien sind offenbar der Ausdruck parallel verlaufender Wände ohne scharfe Grenze, die heller gefärbte Schichten zwischen sich schließen.

Es ist anzunehmen, dass hier das Sekret der Zelle durch Umwandlung von Bestandtheilen des Zellplasmas entsteht; die beiden Substanzen liegen aber ohne Übergang neben einander. Dies und vor Allem die eigenthümliche Art ihrer Vertheilung machen es höchst wahrscheinlich, dass es der Zellkern ist, der die Umwandlung des Plasmas in das Sekret bewirkt. Ähnliche Anzeichen für eine direkte Theilnahme des Kernes am Stoffwechsel in der Zelle hat KORSCHOLT (28) bei den Eizellen von *Dyticus* nachgewiesen: dort zieht sich von der Nährkammer gegen den Eikern durch das Zellplasma eine Körnchenstraße: diese Nährstoffkörnchen werden offenbar vom Kern aufgenommen und in umgewandeltem Zustande an das Zellplasma abgegeben. In unserem Falle können wir an dem Kerne ein verschiedenes Verhalten feststellen, je nachdem seine Oberfläche mit dem Zellplasma oder dem Sekret in Berührung steht. Wo er an das Plasma grenzt, ist sein Rand innen viel reicher mit dunklen Körnchen besetzt als an der anderen Seite; ja an seiner dem Plasma zugekehrten Schmalseite erscheint sogar seine sonst glatte Oberfläche

ein wenig gezackt: es ist also hier eine Oberflächenvermehrung eingetreten. Ich glaube nach alle Dem, dass der Kern auf der einen Seite aus dem Zellplasma Stoffe aufnimmt, die er in seinem Inneren umwandelt und dann nach der anderen Seite als Sekret abgibt. Dadurch erklärt es sich, dass der Sekretstrang gerade vom Kerne ausgeht oder, wie KLEINENBERG sagt, dass der Kern auf jenem Strange sitzt, wie ein Ei im Eierbecher.

BÉRANECK (5) hält es KLEINENBERG als fehlerhaft vor, dass er den Ausführungsgang der Drüse »vom Kerne ausgehen« lasse. Doch kann ich nur KLEINENBERG's Darstellung völlig bestätigen. Was dagegen BÉRANECK als kleine Kerne in der Glaskörperdrüse zeichnet, dürfte wohl nichts weiter sein, als die dunklen Knotenpunkte der »Maserung« im Zellplasma. Für eine Mehrzelligkeit der Drüse oder das Vorhandensein zahlreicher Kerne fand ich keinen Anhaltspunkt.

Das Sekret der Glaskörperdrüse füllt beim ausgewachsenen Alciopiden-Auge nicht den ganzen hinteren Theil der Augenblase aus, wie es beim jungen Auge nach den übereinstimmenden Angaben von KLEINENBERG und BÉRANECK der Fall ist, sondern es schiebt sich vielmehr als eine dicke Scheidewand quer durch die Mitte des Augeninnern, so dass es einen distalen Theil, in dem die Linse gelegen ist, von einem proximalen, der Retina anliegenden Augentheil abtrennt. Ich bezeichne daher diese Masse als vorderen oder distalen Glaskörper. Er setzt sich an die Augenwandungen rundum distal vom Rande der Retina an, so dass die Stäbchen nicht mit ihm in Berührung kommen und seine Berührung mit der Wand reicht bis an den Rand der Cornea (Fig. 20). An den Präparaten lässt sich nirgends eine Andeutung dafür finden, dass in dieser Sekretmasse eine Schrumpfung eingetreten sei: wie sie den Ausführungsgang der Glaskörperzelle ganz ausfüllt und nirgends von ihm abgehoben erscheint, so zeigen sich auch im Glaskörper selbst keine gezackten Ränder, keine Coagulationen, und in den verschiedenen Schnittreihen konnte ich keine Gestaltverschiedenheiten zwischen den Glaskörpern bemerken. Das Sekret scheint also ziemlich zäh zu sein. Vorn und hinten wird der distale Glaskörper durch sanft gebogene, proximad konvexe Flächen begrenzt; besondere Grenzmembranen konnte ich nicht an ihm wahrnehmen. Es will mir scheinen, dass dieser distale Glaskörper viel dazu beiträgt, die zwischen seiner äußeren Wand und der Cornea in einem engen Raume gelegenen Linse in ihrer Lage zu erhalten. — Die äußere (distale) Begrenzungslinie erscheint am konservirten Material stärker gebogen, als die innere (Fig. 20); wenn

das auch im lebenden Thiere der Fall ist, so würde der distale Glaskörper wie eine konkav-konvexe Linse mit überwiegender Konkavität, also zerstreuend auf die einfallenden Lichtstrahlen wirken.

In dem proximalen Theile der Augenhöhle findet man bei Präparaten, die in Sublimat konservirt waren, nur sehr wenige feste Bestandtheile, die in Form von dunkel gefärbten Gerinnseln, als körnige Fäden und Stränge der hinteren Wand des vorderen Glaskörpers anliegen. Dagegen erscheint in Objekten, die mit Gemischen von Osmiumsäure und Kaliumbichromat fixirt wurden, dieser Raum ganz erfüllt von einem Inhalt, der sich aus einzelnen faserartigen Theilen zusammensetzt: diese liegen in der Richtung der Stäbchen und scheinen Sekretfäden zu sein, die wahrscheinlich von den oben erwähnten, zwischen den Sinneszellen gelegenen Sekretzellen abgesondert sind. Dieser Theil der Füllmasse wird in entsprechender Weise als proximaler oder hinterer Glaskörper zu benennen sein.

In dem engen Raume, der zwischen Linse und Cornea übrig bleibt, kommen keine Gebilde vor, die eine Ausfüllungsmasse oder Fällungsprodukte aus einer Kammerflüssigkeit darstellen könnten. Man muss aber annehmen, dass auch dieser Raum beim lebenden Thiere von Flüssigkeit erfüllt ist; doch muss diese, beim Fehlen jeglicher Fällungsprodukte, wässerig und arm an festen Bestandtheilen sein.

BÉRANECK (5) ist der Erste, der zwei Lagen des Glaskörpers unterscheidet: der eigentliche Glaskörper, das Produkt der Glaskörperdrüse, erfüllt nicht die ganze Augenhöhle, sondern ist umgeben von der »couche fibro-ponctuée«. In seiner Fig. 11 zeichnet er diese Lage so dünn, dass er entweder ein junges Auge mit sehr wenig entwickeltem hinteren Glaskörper vor sich haben musste, oder aber die Lage der Endköpfchen für eine besondere Schicht des Glaskörpers aufgefasst hat.

Der distale Theil der Augenblasenwand ist unpigmentirt und halbkugelig vorgewölbt; er bildet zusammen mit der ihm dicht anliegenden Körperwandung die Cornea. Der Antheil, den die Körperwandung an der Cornea nimmt, wird als äußere, der Antheil der Augenblasenwand als innere Cornea unterschieden. Die äußere Cornea besteht lediglich aus einer Lage sehr abgeflachter Epithelzellen mit großen runden oder ovalen, flach scheibenförmigen Zellkernen und der zugehörigen Cuticula. Bindegewebsfasern und Muskeln, die GREEFF hier angiebt, konnte ich nicht entdecken. Vielmehr folgt unmittelbar auf jene Epithelschicht die innere Cornea (Fig. 23).

Die innere Cornea bildet die unmittelbare Fortsetzung des pigmentirten dünnen Theiles der Augenwandung, der sich zunächst an die Retina anschließt. Dies wird besonders dadurch ganz deutlich, dass die feine Grenzmembran, von der die Augenblase außen umschlossen wird, kontinuierlich von dem einen Theile der Augenwandung auf den anderen übergeht (Fig. 23 *bm*). Dies ist sehr wichtig; denn die Beschaffenheit der Zellen, die die innere Cornea zusammensetzen, weicht so sehr von derjenigen der Nachbarzellen ab, dass man ohne jenes Kennzeichen leicht versucht sein würde, sie als genetisch verschieden aufzufassen. Beim embryonalen Auge sind diese Zellen, nach den Angaben und Zeichnungen von KLEINENBERG und BÉRANECK, vollkommen deutliche Epithelzellen. Diesen Charakter verlieren sie aber bei der weiteren Entwicklung: sie verlängern sich und wandeln sich so zu spindelförmigen Fasern um, die eine zusammenhängende Faserhaut bilden (Fig. 23). Die Fasern laufen einander parallel, wie Flächenschnitte aufs deutlichste zeigen (Fig. 26).

Bisher wurde von keinem Forscher die Zusammensetzung der inneren Cornea aus Faserzellen gesehen, wie dieser Theil der Augenwandung überhaupt nur sehr mangelhaft untersucht wurde. CLAPARÈDE (10) leugnet das Vorhandensein einer inneren Cornea ganz. Nach GREEFF (16) ist sie ein Abschnitt der Matrixlage, von der die äußere Grenzmembran des Auges gebildet wird und die mit der die Körperhöhle auskleidenden zelligen Membran in ununterbrochenem Zusammenhange stehen soll; seine Abbildung Fig. 15 giebt die Verhältnisse ganz gut wieder und zeigt auch nichts von dem Bindegewebsnetz und der Muskelschicht, die sich angeblich zwischen innere und äußere Cornea einschieben sollen. CARRIÈRE (8) spricht von einer inneren Cornea mit stark abgeplatteten Zellkernen. Nach BÉRANECK (5) gehen bei älteren Larven die in der inneren Cornea gelegenen Kerne zu Grunde, und diese besteht bei dem erwachsenen Wurm nur aus einer dünnen, durchscheinenden, protoplasmatischen Lage.

Die Entscheidung, ob wir in diesen Faserzellen Muskelfasern oder Bindegewebsfasern zu sehen haben, wäre ja völlig bindend nur durch den physiologischen Versuch zu erbringen. Wenn ich auch ohne solchen annehme, dass wir es hier mit Muskelfasern zu thun haben, so sind es zwei Gründe, die mich dazu veranlassen: einmal die Regelmäßigkeit in der Anordnung dieser Fasern, die ja vollkommen parallel verlaufen, und dann ihre Herkunft von ektodermalen epithelial angeordneten Zellen. Dazu stimmt es, dass sich mit Säurefuchsin und Pikrinsäure diese Lage gelb, nicht roth färbt.

Die Bedeutung solcher Muskelzellen für das Sehen mit diesem Auge wäre eine sehr große. Eine Zusammenziehung dieser Muskeln muss eine Verkleinerung der gewölbten inneren Corneaffäche be-

wirken und damit eine Abflachung der inneren Cornea; hierdurch wird die Linse, die der Cornea dicht anliegt, nach innen gedrückt, also der Retina genähert. — Um die gleiche Wirkung zu erzielen, ist aber noch eine weitere Vorrichtung vorhanden: betrachtet man das Auge von *Alciopa cantrainii* im auffallenden Lichte unter dem Mikroskop, so sieht man über dem Theil der pigmentirten Augenwand, der distal vom Augenäquator liegt, dicht neben einander eine Anzahl parallel verlaufender glänzender Streifen hinziehen, wie ich sie in Fig. 27 dargestellt habe. Diesen hellen Streifen entsprechen Muskelzellen, die zwischen der Augenwand und der Epidermis gelegen sind. Ihre Zusammenziehung muss einen ähnlichen Erfolg haben, wie die der Corneamuskeln: es wird sich die Vorderwand des Auges abflachen, und damit die Cornea mitsammt der Linse noch weiter gegen die Retina ziehen.

Es ist aber noch ein Umstand zu erwägen, der bei diesen Gestaltveränderungen des Auges von Wichtigkeit ist: die Augenblase ist angefüllt mit einer Masse von wahrscheinlich gallertiger Beschaffenheit, nämlich den beiden Glaskörpern; daher ist eine Volumverminderung bei den geringen in Betracht kommenden Kräften ausgeschlossen: die Wände der Augenblase werden dem Drucke, der bei jener Abplattung von Cornea und Vorderwand auf den Augeninhalt ausgeübt wird, nachgeben. Sie können das aber nicht im gleichen Maße; denn die Hinterwand des Auges liegt dem Körper des Thieres an und ist daher viel weniger beweglich als die Seitenwände: bei diesen wird der Druck den geringsten Widerstand finden, sie werden sich seitlich vorwölben.

So entsteht also durch Zusammenziehung dieses doppelten Muskelapparates eine Annäherung der Linse an den hinteren Theil der Retina; es werden also die Bildpunkte entfernterer Gegenstände, die vorher vor die Retina fielen, jetzt auf dieselbe fallen und dort ein deutliches Bild erzeugen. Auf diese Weise findet also eine Einstellung des Auges für fernere Gegenstände, eine Accommodation für die Ferne statt. Daraus wäre zu entnehmen, dass die Augen der Alciopiden gewöhnlich für die Nähe eingestellt wären, wie dies BEER ja auch für das Cephalopodenaugen nachgewiesen hat. Außer bei den Cephalopoden ist bisher bei keinem Wirbellosen eine Accommodationsfähigkeit des Auges erkannt. Mit der hohen Ausbildung, die das Alciopidenauge im Übrigen zeigt, würde der Besitz einer solchen Einrichtung sehr wohl zusammen stimmen.

Allerdings beruhen diese Folgerungen lediglich auf morpho-

logischer Betrachtung; ich weiß auch nicht, wie man bei der geringen Größe dieser Augen den physiologischen Versuch wohl einrichten könnte. Doch glaube ich, dass die Verhältnisse, vor Allem die Umbildung der inneren Cornea, kaum eine andere Deutung zulassen.

Die Nervenfasern, die die Fortsetzung der Retinazellen bilden, treten bei *Alciopa cantrainii* und *Asterope candida* direkt in die Seitentheile des oberen Schlundganglions ein, dem die Augen unmittelbar aufsitzen: es ist also kein eigentlicher Sehnerv vorhanden. Dagegen zeigt *Vanadis formosa* andere Verhältnisse. Hier schließt sich an den hinteren Theil der Retina ein wirkliches Sehganglion an, und von dort führt ein ziemlich langer Sehnerv (*sn*) zu dem weiter am Vorderende des Thieres gelegenen Hirnganglion (Fig. 20). Das Sehganglion wird von der gleichen cuticulären Haut (*bm*) überzogen, die ich oben als Hüllmembran der Augenblase geschildert habe, und diese erstreckt sich auch auf den Sehnerven. Die Zellen, die das Ganglion zusammensetzen, sind ziemlich groß; sie scheinen unipolar zu sein und senden ihren Fortsatz gegen die Retina. Es würde also wohl eine Kommunikation zwischen diesen Fortsätzen der Ganglienzellen einerseits und den von den Sehzellen abgehenden Nervenfasern andererseits vorhanden sein; diese kommt wahrscheinlich in dem Faserfilz zu Stande, der zwischen den Ganglienzellen und der Retina liegt und gegen die Nervenfaserschicht der letzteren sich durch sein Aussehen deutlich abhebt.

3. Die Augen der limivoren Anneliden.

Während bei den Raubanneliden alle Arten mit Augen versehen sind, selbst der schmarotzende *Oligognathus bonelliae* Speng., giebt es unter den Limivoren eine beträchtliche Anzahl, bei denen solche Organe bisher noch nicht gefunden wurden. Unter den 106 Arten limivorer Anneliden, die Lo BIANCO (36) aus dem Golfe von Neapel aufzählt, führt er bei 57 ausdrücklich an, dass sie Augen besitzen, und mit Hinzuziehung anderer Angaben und meiner eigenen Untersuchungen kann ich diese Zahl auf 64 erhöhen; es sind also bei $\frac{2}{3}$ derselben noch keine Augen nachgewiesen — und wenn auch bei gar manchen es wahrscheinlich ist, dass eingehendere Untersuchung zur Auffindung von Sehorganen führt, so wird doch immer noch ein Rest bleiben, bei denen Augen nicht vorkommen.

Die folgenden Mittheilungen gründen sich auf die Untersuchung der Augen von 42 Arten; diese vertheilen sich auf alle Familien, in denen bisher Augen gefunden sind. Es ergab sich dabei, dass

die Augen der Limivoren von denen der Raubanneliden in den allermeisten Fällen durchaus abweichend gebaut sind. Aber auch unter einander zeigen sie weit größere Verschiedenheit, als wir bei jenen finden. Diese Mannigfaltigkeit beruht nicht nur auf wechselnder Ausbildung und Stellung von Augenformen, die im Grunde einander gleich sind und sich auf denselben Typus zurückführen lassen; sondern wir können mehrere Grundformen unterscheiden, die unter einander nicht zusammenhängen, und um diese lassen sich die einzelnen Bildungen gruppieren. Es macht sich auch im Bau der Augen geltend, dass die Limivoren keine so einheitliche Gruppe bilden, wie die Raubanneliden und jenen nicht als gleichwerthige Unterordnung gegenübergestellt werden dürfen, wie es meist geschieht, dass sie vielmehr in mehrere Unterordnungen aufgelöst werden müssen, was ja HATSCHKE (20) unternommen hat.

Es lassen sich die Augen der Limivoren in zwei große Reihen ordnen: die eine davon will ich als Becheraugen bezeichnen, die andere als epitheliale Augen.

Zu den Becheraugen gehören alle die Augenformen, bei denen eine oder mehrere Sehzellen mit ihrem einen Ende in einem zelligen Pigmentbecher stecken, während sie sich am anderen Ende zu einer Nervenfaser ausziehen. Es ist die gleiche Augenform, die bei den Plathelminthen allgemein verbreitet ist und als deren Typus das Auge von *Planaria torva* gelten mag, wie ich (21 II) es früher beschrieben habe. Die Becheraugen der Limivoren zeigen mannigfache Verschiedenheiten, einmal in der Größe der Sehzellen, dann aber vor Allem in der Lage: sie können innerhalb der Epidermis liegen, oder unter der Epidermis im Bindegewebe, oder im Gehirn; bald sind sie auf das Vorderende beschränkt, bald finden sie sich auch am Hinterende, oder sie können in segmentaler Anordnung über den ganzen Körper vertheilt sein.

Die epithelialen Augen sind dadurch gekennzeichnet, dass sich die Sehzellen hier deutlich als umgewandelte Epithelzellen zu erkennen geben, die wie andere Sinneszellen, etwa wie die Zellen der »Sinnesknospen« bei Regenwürmern, in der Reihe der Epithelzellen liegen, nach außen bis zur Oberfläche des Epithels reichen und nach innen sich in einen Nervenfortsatz fortsetzen. Sie sind wohl zu unterscheiden von solchen Becheraugen, die innerhalb des Epithels gelegen sind; diese stehen nicht mehr in Reihe und Glied mit den Zellen des Epithels und erreichen nicht mehr die obere Epithelgrenze. Die epithelialen Augen können in einzelnen Sehzellen mit

einem Pigmentmantel bestehen, oder es treten eine Anzahl Sehzellen zusammen und bilden dann ein Sinnesepithel, das entweder nur aus Sinneszellen zusammengesetzt sein kann, oder wo zwischen den Sinneszellen noch Zellen von anderer Natur, wie Pigment- oder Drüsenzellen, eingeschaltet sind. Zu den epithelialen Augen wären auch diejenigen der Raubanneliden zu rechnen.

Wir haben wiederum zwei Arten von epithelialen Sehzellen zu unterscheiden. Die einen stehen den Sehzellen der Becheraugen in ihrer Bildung nahe: sie besitzen, wie diese, einen besonderen lichtempfindlichen Theil, der hier aber gegen das Licht zu, also gegen die Oberfläche des Epithels zu gerichtet ist und (meist) als stäbchenartiges Gebilde vorspringt. Solche Sehzellen fand ich nie einzeln (doch ist ein solches Vorkommen derselben damit ja nicht ausgeschlossen), sondern stets in Menge bei einander, nur von wenigen oder von keinen Stützzellen getrennt: sie bilden Sehepithelien, Retinae, die sich stets gegen die Fläche des umliegenden Epithels mehr oder weniger tief einsenken. Das Pigment kann hier seinen Sitz in den Sehzellen selbst haben, wobei es natürlich den stäbchenartigen Theil frei lässt, oder es ist in besonderen Zellen abgelagert. Derartig gebaute Augen der Limivoren erinnern nicht selten an die der Raubanneliden. — Die andere Art epithelialer Sehzellen zeichnet sich dadurch aus, dass sie nach außen einen linsenartigen Körper abscheidet, der mit der Körpercuteicula mehr oder weniger eng zusammenhängt. Der wahrnehmende Theil der Zelle liegt natürlich nach innen von dieser Linsenbildung. Das Pigment umfasst solche Sehzellen in Form einer Röhre, die distal für den Eintritt der Lichtstrahlen, proximal für den Durchtritt der Nervenfasern offen ist. Sie können einzeln vorkommen, oder dicht gedrängte Gruppen bilden, in denen die Zellen außer durch ihre Pigmenthüllen nur durch wenige Stützzellen von einander getrennt sind. Diese Gruppen pflegen sich halbkugelig über die benachbarte Epidermisfläche hervorzuwölben, und die Achsen der einzelnen, kegelförmig gestalteten Sehzellen konvergiren nach innen zu, wie bei den Einzelaugen eines Facettenauges der Arthropoden: man hat dann zusammengesetzte Augen.

A. Becheraugen.

Zunächst wende ich mich zur näheren Besprechung der Becheraugen. Dabei beginne ich mit den hierher gehörigen Augen der Capitelliden, und zwar desshalb, weil die Lage dieser Organe in der genannten Familie mancherlei Eigenthümliches hat. Ich unter-

suchte am eingehendsten *Notomastus lineatus* Clap., daneben *Notomastus profundus* Eisig, *Dasybranchus caducus* Gr. und *Capitella capitata* Fabr.

Bei der mikroskopischen Betrachtung des unverletzten Thieres erkennt man die Pigmentbecher der Augen als sichel- oder halbscheibenförmige dunkle Flecke; sie sind hier in sehr großer Anzahl vorhanden und liegen dorsal am Kopf in zwei nach vorn konvergierenden länglichen Streifen (Fig. 29); bei *Notomastus lineatus* zählte ich jederseits 40, bei *Dasybranchus caducus* jederseits über 200 solcher Pigmentflecke.

Auf Schnitten erscheinen die Pigmentbecher, je nach der Richtung, in der sie getroffen wurden, als sichel- oder kreisförmige Pigmentmassen, die das eine Ende einer Zelle, der Sehzelle, umgeben. Die Sehzellen scheinen bei den Capitelliden ein sehr wasserreiches, weiches Protoplasma zu besitzen; wenigstens waren sie bei Konservirung mit Pikrinschwefelsäure stark geschrumpft; besser erhalten sie sich bei Anwendung von Sublimat. In meinen zahlreichen Präparaten fand ich denn auch Stellen genug, wo die Zellen wenig geschrumpft und ihr Kern und Plasmakörper deutlich zu erkennen waren. Der Kern liegt außerhalb des Pigmentbeckers und hat meist eine rundliche Gestalt; das Plasma erscheint faserig, und zuweilen konnte ich da, wo die Zelle an den Pigmentbecher grenzt, eine dunkler gefärbte Randzone erkennen: ob dies der Ausdruck eines Stützensaumes ist, wie ihn die Sehzellen bei *Planaria torva* zeigen, vermochte ich in diesem Falle nicht zu entscheiden. Auch bei der Verfolgung des äußeren Theiles der Sehzelle stieß ich auf Schwierigkeiten, die theils in der geringen Größe, theils in der Empfindlichkeit der Zellen gegen Konservierungsmittel ihren Grund haben. In der Annahme, dass wir es hier mit Becheraugen zu thun haben, muss ich mich daher fast ganz auf analoge Vorkommnisse stützen, wo sich durch genauere Erkenntnis der Verhältnisse eine vollkommene Übereinstimmung mit den Becheraugen von *Planaria* ergibt.

Diese Becheraugen liegen theils in der Epidermis, theils im Gehirn. Bei *Notomastus lineatus* erkennt man schon durch die Einstellung des Mikroskops, dass der eine Theil der Pigmentflecke tiefer liegt als der andere. Besonders auffällig aber wird dies, wenn das Thier schwache Zuckungen des Hautmuskelschlauches ausführt; es zucken dann die der Medianlinie ferner liegenden Flecke, während die ihr näher liegenden ruhig bleiben: jene liegen in der Epidermis, diese im Gehirn.

Schnitte zeigen dann ganz zweifellos, dass die Vertheilung so ist, wie oben angegeben (Fig. 28). Das Gehirn der Capitelliden hängt in seinem vorderen Theile eine Strecke weit mit der Epidermis zusammen: dort liegen in dieser keine Sehzellen; sie sind aber zahlreich in dem Gehirnthteile vorhanden, der hier an die Epidermis stößt. Dagegen finden sich hinter jener Stelle, sowie seitlich von ihr, Becheraugen innerhalb der Epidermis, einige wenige auch vor der Stelle. Die Fig. 28 lässt dieses Verhalten bei Notomastus deutlich erkennen; sie stellt einen etwas schrägen Horizontalschnitt durch den Kopf dar: auf der linken Seite ist der Zusammenhang zwischen Gehirn und Epidermis getroffen, rechts nicht; links fehlen daher an der betreffenden Stelle die Becheraugen in der Epidermis, liegen aber reichlich im Gehirn, rechts enthält die Epidermis Augen, das Gehirn jedoch nur zwei solche, ganz innen. — Es scheint also, dass die Becheraugen aus der Epidermis ausgewandert sind, wo sich ihnen ein Weg bot. Denn es ist nach den Verhältnissen wahrscheinlich, dass die Augen ursprünglich in der Epidermis lagen und erst sekundär in das Gehirn eingetreten sind; denn sonst müssten gerade dort, wo beide zusammenstoßen, nicht im Gehirn, sondern in der Epidermis Augen liegen.

In dem hinteren, zelligen Theile des Gehirns, hinter dem Abgange der Schlundkommissuren, finden sich ein paar dunkle, größere Flecke körnigen Pigments (Fig. 28 u. 29 p), die auch bei der Totalbetrachtung auffallen. Die Untersuchung zeigt, dass es solide Pigmenthaufen sind, nicht schalenförmige Gebilde, und ich konnte nichts finden, was sich als zugehörige Sehzelle deuten ließe. Ich kann sie daher nicht für Augen halten; denn Pigment allein genügt nicht zur Bildung eines Sehorgans, eben so wenig kennen wir einen Fall, wo freie Nervenendigungen, die hier übersehen sein könnten, der Lichtwahrnehmung dienen.

EISIG (13) giebt an, dass bei Notomastus die Pigmentflecken nur im Gehirn liegen, und ist durch Schnitte »auf das unzweifelhafteste überzeugt, dass nicht nur die Cuticula, sondern auch die Hypodermissschicht von dieser Pigmentirung ausgeschlossen ist«. Er zeichnet aber selbst in Fig. 11, Taf. VIII bei Notomastus Augen in der Hypodermis. — Die Lage solcher Pigmentflecke in der Hypodermis an Stellen, wo diese nicht in das Gehirn übergeht, macht einen solch complicirten Zusammenhang dreier Zellen im Aufbau des Auges, wie sie EISIG annimmt und in seinem Schema darstellt, ziemlich unwahrscheinlich. — Der Ansicht dieses Forschers, dass wir es in diesen Augen mit rückgebildeten Organen zu thun haben, kann ich mich nicht anschließen; ich halte sie vielmehr für sehr ursprüngliche. — Außer EISIG's Beschreibungen habe ich keine Angaben über den feineren Bau der Capitelliden-Augen gefunden.

In der Familie der Terebellacea treffen wir bei einzelnen Arten Augen, die denen der Capitelliden an Gestalt, geringer Größe und Massenhaftigkeit des Vorkommens gleichen. Ich untersuchte sie am genauesten bei *Thelepus cincinnatus* Fabr., außerdem bei *Leprea lapidaria* L., *Nicolea venustula* Mont. und *Polymnia nebulosa* Mont. Sie liegen in einem bandförmig schmalen Haufen quer über die dorsale Seite des Kopfsegmentes herüber; bei *Leprea* konnte ich im Ganzen etwa 100 zählen.

Das Gehirn hängt hier auf seiner ganzen dorsalen Seite innig mit der Epidermis zusammen; es liegen an dieser Stelle vornehmlich die Nervenzellen angehäuft, während der Nervenfilz nach innen liegt. In den äußeren Lagen jenes zelligen Gehirnthteils finden sich die Becheraugen; ihre Pigmentbecher sind zumeist nach vorn und seitlich geöffnet.

Bei den Ampharetea verhält sich das Gehirn eben so zur Epidermis wie bei den Terebellen. Auch hier finden sich Becheraugen im Zellentheil des Gehirns. Ich untersuchte zwei Arten, *Melinna palmata* Gr. und *Samytha adpersa* Gr. Bei beiden finden sich Becheraugen, wie die der Capitelliden, und zwar auf die seitlichen Theile des Gehirns beschränkt; bei *Samytha* sind sie weniger zahlreich und etwas größer, bei *Melinna* reichlicher, dichtgedrängt und von geringem Umfang.

Maße: Die Maße der Augen sind ziemlich wechselnd; um eine annähernde Vorstellung zu geben, theile ich folgende Befunde mit. Bei *Noto-mastus* maß ich: Weite des Pigmentbechers $6,5\ \mu$, Tiefe $5\ \mu$, Dicke der Wandung $1,5\ \mu$; bei *Thelepus* maßen Weite und Tiefe $9,2$ bzw. $5,2\ \mu$, oder 8 bzw. $6,5\ \mu$, oder $5,2$ bzw. $6,5\ \mu$; bei *Samytha* fand ich Weite $10,4\ \mu$, Tiefe $11\ \mu$, Dicke der Wandung $3\ \mu$.

Bei vielen Serpulaceen finden sich im Gehirn oder in dessen nächster Nachbarschaft Anhäufungen von Pigmentbechern meist geringen Umfangs, in derez jedem eine Zelle steckt. Ich fand solche bei *Protula protula* Cuv., wo zu beiden Seiten des Gehirns Anhäufungen kleiner Becheraugen liegen (Fig. 30 *au*); man erkennt mit starken Vergrößerungen die kleinen Pigmentbecher (Fig. 31) von etwa $7\ \mu$ Durchmesser, an deren konvexer Seite nicht selten der zugehörige Kern (*pk*) deutlich ist; die Becher kehren ihre Mündungen nach oben und nach der Seite, und vor einem jeden sieht man eine Zelle, die sich mit einem Theil ihres Zellkörpers in den Hohlraum des Bechers erstreckt. Bei günstigen Schnitten, die senkrecht zur Becherachse verlaufen und den Boden des Bechers abschneiden, sieht

man den Zellkörper rings von Pigment umgeben, und erkennt, dass sein Querschnitt dunkel gesäumt erscheint: das deutet auf das Vorhandensein eines Stiftchensaumes an der Sehzelle. — Die Gruppe von Becheraugen ist so gelegen, dass sie mit ihrem einen Ende bis an den Winkel jener Epidermiseinstülpung heranreicht, die sich zwischen das Vorderende des Gehirns und den Schlund einschiebt (Fig. 30).

Sehr ähnlich denen von *Protula* sind die Haufen von Becheraugen, die ich bei den von mir untersuchten drei *Serpula*-Arten (*S. Philippi* Mörch, *S. aspera* Phil. und *S. infundibulum* Chiaje) fand. Überall sind die Pigmentbecher und die zugehörigen Sehzellen sehr deutlich, zuweilen kann man die von den Sehzellen ausgehenden Nervenfasern erkennen.

In den seitlichen Theilen des Gehirns liegen die Augen bei *Hydroides uncinata* Phil.; bei dieser Art konnte ich mehrfach an den Sehzellen einen sehr deutlichen Stiftchensaum wahrnehmen. — Ähnlich ist die Lage der Becheraugen bei *Vermilia infundibulum*. — Drei Becheraugen jederseits, die zusammenliegen und so einen »länglichen Pigmentfleck« bilden, findet man im Gehirn von *Amphiglena mediterranea* (Fig. 32); die im Schwanzende dieser Art gelegenen Augen zeigen den gleichen Bau wie die des Gehirns. — Die beiden langgestreckten Pigmentflecke im Gehirne von *Salmacina incrustans* bestehen ebenfalls aus einzelnen, dicht neben einander liegenden Pigmentbechern (Fig. 33). — Auch bei *Leptochone aesthetica* Clap. und *Myxicola infundibulum* Ren. finden sich in seitlichen Anhängen des Gehirns Ansammlungen von Becheraugen in größerer Zahl. Ähnliches scheint mir bei *Potamilla Torelli* Malmgr. vorzuliegen; doch sind hier meine Präparate nicht ausreichend, dass ich mit Sicherheit das Vorhandensein von Becheraugen behaupten könnte.

Augenflecke am Gehirn von Serpulaceen wurden zuerst bei den kleinen, durchsichtigen Formen wie *Fabricia sabella* Ehrbg. und *Amphiglena mediterranea* Leydig entdeckt. Für die letztere schildert sie LEYDIG (34) genauer als langgezogene leicht gebuchtete Flecke und erwähnt, dass sie zuweilen in zwei Theile zerfallen; das erklärt sich ja durch ihre Zusammensetzung aus mehreren Becheraugen. Lichtbrechende Körper fand er nicht. — Bei *Sabella* entdeckte QUATREFAGES (1850) Augenflecke im Gehirn, für *Salmacina incrustans* erwähnt CLAPARÈDE (10), dass auf dem ersten Segmente ein paariger Pigmentfleck sichtbar ist. — Für die größeren Arten ist das Vorkommen von Augenflecken am Gehirn erst durch E. MEYER (40) bekannt geworden. MEYER giebt jedoch keine genauen Beschreibungen derselben, erwähnt aber, dass sie aus einzelnen Pigmentturnen bestehen, deren jede eine »Linse« enthält; er beschreibt und zeichnet sie von *Eupomatus lunulifer* (= *Hydroides lunulifera*) und *Myxicola infundi-*

bulum, wo sie sich in zwei Reihen am Gehirn finden, und giebt außerdem Abbildungen derselben von *Psymbranchus protensus* (= *Protula tubularia*). Was die von MEYER bei *Spirographis Spallanzanii* aufgefundenen Augen betrifft, so werde ich weiter unten darauf zu sprechen kommen. — RAWITZ (46) fand im Centralnervensystem von *Serpula contortuplicata* und *Protula tubularia* ein »Pigmentorgan von eigenthümlichem Bau«, das vielleicht zu der Reaktion dieser Thiere auf Beschattung in Beziehung stehe; nähere Angaben macht er nicht. — NAGEL (42) betrachtet *Serpula* und *Protula* ohne Weiteres als augenlos.

In den bisher behandelten Fällen war die Zahl der vorhandenen Becheraugen eine größere, oft eine sehr große, die Einzelaugen dagegen klein. Größere Augen von gleichem Bau, aber nur in der Zahl von vier, drei oder zwei, finden wir im Gehirn bei den *Spioidea*, *Aricidae* und *Opheliacea*. Ich untersuchte von diesen Familien folgende Arten: *Spio fuliginosus* Clap., *Polydora ciliata* Johnst. und *hoplura* Clap., *Nerine cirratulus* Clap.; *Aricia foetida* Clap.; *Ophelia radiata* Chiaje, *Armandia polyophthalma* Kükth. und *Polyophthalmus pictus* Duj.

Am besten der Untersuchung zugänglich sind die Augen von *Spio fuliginosus*, weil sie verhältnismäßig groß sind. Sie liegen im Gehirn zu vierein, in den Ecken eines Trapezes, dessen breitere Basis caudad sieht; die zwei vorderen Augen sind nach vorn und etwas nach der Seite, die hinteren nach hinten und mehr nach der Seite gerichtet. Auch an diesen Augen lassen sich zwei Theile unterscheiden: die Sehzelle, und der Pigmentbecher, in den jene theilweise eingesenkt ist (Fig. 34 u. 35). Die Sehzelle fand ich überall gut erhalten, mit großem ovalen Kern ($5,3 \times 8 \mu$) und einem Protoplasma von fibrillärer Zusammensetzung. An günstig verlaufenden Schnitten sah ich den im Pigmentbecher geborgenen Saum der Sehzelle dunkel gefärbt und bei stärkerer Vergrößerung aufs deutlichste aus einzelnen palissadenartig angeordneten Stifftchen zusammengesetzt; an einem Präparate konnte man deutlich wahrnehmen, wie jedes Stifftchen gegen den Kern hin sich in ein Fäserchen des Protoplasmas fortsetzt. An einzelnen Schnitten konnte ich auch beobachten, wie der außerhalb des Pigmentbeckers gelegene Theil der Sehzelle sich zu einer Nervenfaser auszog.

Der Pigmentbecher besteht an den vorderen Augen aus einer Zelle (Fig. 34), an den hinteren aus zwei Zellen, die dicht an einander schließen. Die Kerne dieser Zellen ragen auf der konvexen Seite des Bechers aus dem Pigment hervor (Fig. 35 *pk*).

Der Bau dieser Becheraugen gleicht somit in den Grundzügen völlig dem der Planarienaugen. — Den Augen von *Spio* außerordent-

lich ähnlich sind diejenigen von Polydora; die von Ophelia und Nerine sind kleiner; noch kleiner sind sie bei Aricia, wo sie kaum diejenigen der Terebelliden an Größe übertreffen.

Günstig für die Untersuchung der Hirnangen erwies sich auch Polyophthalmus pictus. Hier finden sich drei Augen im Gehirn, deren Lage von MEYER (39) beschrieben und abgebildet ist. Bei der Beobachtung am lebenden Thiere sieht man, dass vor der Öffnung des Pigmentbechers mehrere rundlich-kugelige, hell lichtbrechende Gebilde liegen (»Linsen« der früheren Untersucher). Trotzdem enthält das Auge nur eine Sehzelle (Fig. 36), die in dem Pigmentbecher steckt und dort, wie bei Spio, mit einem sehr deutlichen, dunkel gefärbten Stiftchensaum ausgestattet ist; sie ragt mit dem anderen Ende weit aus dem Becher heraus, enthält den großen, runden Kern, und biegt ziemlich scharf in den Nervenfortsatz um, der sich eine Strecke weit verfolgen lässt. Da aber, wo diese Sehzelle aus dem Becher austritt, liegen ihr zu Seiten ein paar auf dem Schnitt nahezu runde Gebilde, die sich mit Hämalan sehr dunkel färben (*sbl*); wir werden ähnliche bei den Seitenaugen von Polyophthalmus kennen lernen. Diese sind es offenbar, welche am lebenden Thier so hell glänzen. Ob sie lichtbrechende Hilfsapparate des Auges sind, will ich weder behaupten noch bestreiten; die Regelmäßigkeit ihres Vorkommens macht eine bestimmte Funktion wahrscheinlich.

Zu den Becheraugen gehören auch die sog. Seitenaugen, die bei Polyophthalmus pictus und Armandia polyophthalma zu je einem Paar auf einer großen Zahl von Segmenten vorkommen. Bei Polyophthalmus beginnen sie am 8., bisweilen schon am 7. Segmente und erstrecken sich bis zum 21., also über 14 bis 15 Segmente. Sie liegen in den Seitenlinien »unter den schräg-transversalen Muskelbändern«, dicht unter der Epidermis. Das vorderste und die fünf bis sechs hinteren sind kleiner; bisweilen kann an dem Ende der Augenreihe einmal ein Segment übersprungen werden und auf einer oder auf beiden Seiten kein Auge aufweisen.

Die genauere Untersuchung der Seitenaugen zeigt, dass wir es hier mit Becheraugen von sehr interessantem Bau zu thun haben. Wir finden an ihnen die typischen Bestandtheile: die Sehzelle und den Pigmentbecher (Fig. 37—39). Die Sehzelle steckt mit dem größten Theile ihres Zellkörpers in dem halbkugeligen Becher. Sie hat einen großen kugeligen, zuweilen länglichen Kern mit deutlichem Kernkörperchen. Die Seite der Zelle, die dem Pigmentbecher zugekehrt ist, zeigt auf Schnitten eine höchst merkwürdige Auszackung:

der Zellkörper erscheint in eine Anzahl Fortsätze zerschlossen; zuweilen trennt der Schnitt einen solchen Fortsatz vom Zellkörper ab (Fig. 39 bei *), ein Beweis, dass wir es hier nicht mit quergeschnittenen breiten Falten, sondern mit fingerförmigen Zapfen zu thun haben. An den kleineren Augen (Fig. 37) sind die Ausbuchtungen weit weniger tief; sie nähern sich damit den Hirnagen, bei denen solche völlig fehlen. Überall, so weit die Sehzelle im Pigmentbecher steckt, ist ihre Oberfläche mit feinen Stiftchen besetzt, die sich auf Schnitten bei schwacher Vergrößerung als dunkler Saum zeigen; mit starken Vergrößerungen kann man die einzelnen Stiftchen gut unterscheiden. Ich habe schon früher (21, II) die Stiftchen als die wahrnehmenden Elemente in den Becheraugen angesprochen. Wenn sie das sind, so wird uns die seltsame Auszackung der Zelle begreiflich: sie ist nichts Anderes, als ein Mittel zur Oberflächenvergrößerung, oder mit anderen Worten zur Vermehrung der oberflächlich stehenden Stiftchen. Im gleichen Maße wie diese, die Sehelemente, vermehrt werden, muss sich die Empfindlichkeit des Auges steigern. Ein ähnliches Verhalten habe ich (21, II) bei den Becheraugen von *Tristomum papillosum* beschrieben. — Das distale Ende der Sehzelle zieht sich in einen Nervenfortsatz aus, der ventrad, gegen das Bauchmark zu verläuft. Der Anfang dieses Nerven ist auf Querschnitten sichtbar; seinen Eintritt in das Bauchmark hat MEYER (39) nachgewiesen.

Der Pigmentbecher setzt sich bei den Seitenaugen von *Polyophthalmus* aus zahlreichen Zellen zusammen, deren Kerne (*pk*), wie auch sonst, auf der konvexen Seite des Bechers liegen. Man kann bei der Betrachtung ganzer Thiere im frischen Zustand diese Kerne als hell lichtbrechende Körperchen dem Pigmentbecher außen aufsitzen sehen; sie bewirken da, wo sie liegen, stets eine kleine Einbuchtung des Pigments, da sie selbst unpigmentirt bleiben. — Bisweilen sieht man auch innerhalb des Pigmentbeckers, zwischen diesem und dem Rande der Sehzelle, vereinzelt Kerne (Fig. 37 *bgk*); sie gehören wohl zu Bindegewebszellen, die sich dort eingedrängt haben.

Am Rande des Pigmentbeckers liegen, wie bei den Gehirnaugen von *Polyophthalmus*, seltsame kugelähnliche stark lichtbrechende Körper (*sl*), die sich mit Hämalan dunkel färben. Sie scheinen vacuolenartige, mit einem Sekret gefüllte Bläschen in Zellen zu sein; der Kern der Zelle liegt dem Bläschen oft dicht an (Fig. 37 u. 38). Ein Schnitt, der senkrecht zur Augenachse geführt ist, zeigt, dass eine ganze Anzahl (5 oder 6) solcher heller Kugeln um den Rand

des Pigmentbechers herum liegen kann (Fig. 40). Ob sie die Funktion von Linsen haben, kann ich nicht entscheiden.

Die Seitenaugen sind also gänzlich nach dem Typus der Hirnaugen gebaut und nur durch die Auszackung der Sehzelle von ihnen verschieden.

Ganz ähnlich wie die Seitenaugen von *Polyophthalmus* sind diejenigen von *Armandia polyophthalma* beschaffen (Fig. 41). Sie unterscheiden sich nur in wenigen Punkten von jenen: einmal ist die Zahl der fingerartigen Fortsätze eine viel geringere, und dann zeigt sich nach außen von dem dunkel gefärbten Stiftchensaum noch eine hellere Lage; sie erscheint aus feinen Fäserchen zusammengesetzt, die vielleicht eine Verlängerung der Stiftchen bilden. Möglicherweise haben wir hier ein Kunstprodukt vor uns. Doch erinnere ich daran, dass ich (21, IV) auch bei *Amphioxus* in den Becheraugen des Rückenmarks ähnliche Gebilde wie diese »äußeren Stiftchen« gefunden habe, und dass zweifellos in dem Auge von *Drepanophorus spectabilis*, einer Nemertine, solche Fortsetzungen der »inneren Stiftchen« vorhanden sind.

Maße. Bei *Spio* misst die Weite des Pigmentbechers etwa 16 μ , die Tiefe etwa 9, die Dicke der Pigmentwandung 4 μ ; die Höhe des Stiftchensauges beträgt wenig über 1,5 μ . Bei *Aricia* ist die Weite des Bechers 8 μ , die Tiefe 4,5 μ . Bei den Hirnaugen von *Polyophthalmus* sind die entsprechenden Maße 16 bzw. 5,3 μ . Doch sind das nur einzelne Beispiele; im Allgemeinen wechselt die Größe der Pigmentbecher innerhalb eines gewissen Spielraumes. — Bei den Seitenaugen eines *Polyophthalmus* zeigten die Pigmentbecher von vorn nach hinten der Reihe nach folgende Weite (an der Becheröffnung im Lichten gemessen): 45,5, 63, 73, 63, 68,5, 63, 57, 63, 51,5, 40, 46, 40, 20, 40 μ .

Über die Augen von *Polyophthalmus*, speziell über die Seitenaugen, ist eine reiche Litteratur vorhanden. Doch hat keiner der bisherigen Untersucher die Natur der einzelnen Theile richtig erkannt. Schon DUJARDIN sah die Pigmentflecke und sprach sie für Augen an. QUATREFAGES (43) unterscheidet daran einen Glaskörper, eine Linse, und meint, dass der zutretende Nerv sich wahrscheinlich innerhalb des Pigmentes zur Retina ausbreite; das Ganze soll von einer Faserhaut umgeben sein. — CLAPARÈDE (11) vermag die Organe nicht für Augen zu halten, da er keine Linse an ihnen entdecken kann. — MEYER (39) beschreibt die Epidermis als Cornea, darunter eine homogene, vielleicht gelatinöse Linse, die sich mit Hämatoxylin stark färbt (wohl die oben beschriebenen lichtbrechenden Kugeln); die Pigmentkapsel ist erfüllt von einem zelligen Glaskörper, dessen radiär angeordnete Zellen (wohl die fingerförmigen Zapfen der Sehzelle) »wie es scheint« mit einem Kern versehen sind; ein Nerv tritt an die untere Seite des Auges heran und verbindet sich mit der Pigmentkapsel, eine periphere Opticusausbreitung bildend. So suchte MEYER hier den Typus der Augen von Raubanneliden wiederzufinden und wurde dadurch irre geleitet. — Auch LESSONA (32) sah eine stark lichtbrechende Lage über der Öffnung der Pigmentbecher, und sieht auf Schnitten den Becherinhalt eben-

falls von durchsichtigen Zellen mit fast linearem Kern erfüllt. Da er weder Linse noch Augennerv findet, glaubt er nicht, dass die Organe Augen sind. — Für die Augen von *Spio*, *Polydora*, *Aricia* u. s. f. habe ich keine eingehenderen Beschreibungen des Baues gefunden. Durchweg wird die Sehzelle als Linse angesehen; im Übrigen begnügt man sich mit der Beschreibung der Lage.

Wie oben erwähnt, fand ich bei *Leptochone aesthetica* u. a. jederseits in einem breiten Ausläufer des Gehirns, der sich der Epidermis nähert, eine Gruppe von Becheraugen, die in ziemlicher Anzahl vorhanden sind; sie sind denen von *Aricia* an geringem Umfang etwa gleich und deshalb der genauen Untersuchung schwer zugänglich. Dagegen war ich nicht wenig überrascht, bei *Dialychone acustica* an genau der gleichen Stelle, wo dort die Becheraugen liegen, Gebilde zu finden, die den Sehzellen von Becheraugen im Aussehen völlig gleichen, denen aber der umgebende Pigmentbecher fehlt (Fig. 42 sz). Bei *LO BIANCO* (36) finde ich die Angabe, dass bei *Dialychone* das Halsband auf der Rückenseite zwei Augenflecke trägt; bei frischer Untersuchung hatte ich diese nicht finden können, und bei den Präparaten, die ich von 4 Exemplaren dieser Art gefertigt habe, treffe ich in der Umgebung jener Zellen nur einige wenige Pigmentkörnchen an — was immerhin zeigt, dass die Konservierung ein Verschwinden des Farbstoffes nicht bewirkt hat.

Jene Zellen (Fig. 43) sind beträchtlich größer als die Sehzellen der *Leptochone*-Augen, es sind jederseits etwa 8—10 vorhanden. Sie haben einen großen, chromatinreichen Kern und tragen einen Stiftchensaum (*sti*), der auf Schnitten etwa ein Viertel bis ein Drittel eines entsprechenden Kreisbogens beträgt. Die Stiftchen sind bei stärkerer Vergrößerung außerordentlich deutlich; sie setzen sich gegen den Kern zu jedes in ein feines Fäserchen fort, und diese gehen in die Fasermasse des Zellprotoplasmas ein. Den Nervenfortsatz der Zellen habe ich nicht gesehen; doch bin ich überzeugt, dass bei Untersuchung einer größeren Anzahl auch dieser auf einem günstigen Schnitte zu finden ist. Im Übrigen stimmen diese Zellen im Bau völlig überein mit den Sehzellen, wie man sie bei Planarien, *Spio*, *Polyophthalmus* findet. Ich trage daher kein Bedenken, deshalb und wegen der Ähnlichkeit in der Lagerung mit den Becheraugen von *Leptochone*, diese Zellgruppen für Organe der Lichtwahrnehmung zu erklären. — Es ist übrigens sehr wohl möglich, dass bei manchen Exemplaren Pigment in der Umgebung dieser Zellen vorkommt. Bei *Polydora*-Arten ist ein solch unregelmäßiges Vorkommen des Pigmentes nicht selten und wurde vor Allem bei *P. ciliata* beobachtet

— ich selbst fand keine Exemplare, denen die Pigmentbecher fehlten und an denen ich hätte untersuchen können, ob trotzdem die Sehzellen vorhanden seien; doch ist mir dies sehr wahrscheinlich.

Einen willkommenen Beitrag zur Erledigung dieser Fragen bot mir die Untersuchung einer Art, die ich leider nicht genau bestimmen konnte: sie gehört zur Gattung *Chone* oder mindestens in ihre Nähe. Hier fand ich am Gehirn an den entsprechenden Stellen eine Anhäufung ganz eben solcher Zellen wie bei *Dialychone*; auch hier fehlte den einzelnen Zellen der Pigmentbecher; aber die ganze Gruppe war von einem großen Pigmentbecher umfasst, wie etwa die Sehzellen eines *Nephelis*-Auges (Fig. 44). Hier ist also auch das Pigment vorhanden, das in so vielen Fällen als Hilfsapparat bei den Sehorganen auftritt, und dadurch wird die Wahrscheinlichkeit, dass wir es auch hier mit Organen der Lichtempfindung zu thun haben, bedeutend erhöht.

Zu den Becheraugen sind wohl auch die Augen der Annelidenlarven zu stellen. Ich konnte bei verschiedenen Trochophoralarven, vor Allem bei der von *Polygordius*, ferner bei den Larven von *Spirorbis Pagenstecheri*, bei jungen Entwicklungsstufen einer *Polydora* (von 17 Segmenten) und endlich bei einer *Chaetopterus*-Larve die Augen in frischem Zustande untersuchen. Es zeigte sich stets, dass das Pigment in Form von Bechern angeordnet war, und häufig ließ sich in dem Becher eine Zelle erkennen; bei den *Polydora*-Larven konnte ich nach Zusatz von Essigsäure in diesen Zellen auch die Kerne erkennen (Fig. 45). Dagegen vermochte ich Nervenfortsätze nicht nachzuweisen. Auch gelang es mir nicht, auf Schnitten durch die *Polydora*-Larven etwas aufzufinden, was als Stiftchensaum hätte gedeutet werden können. Die Kleinheit der Objekte bereitet der Untersuchung viele Schwierigkeiten. Bei den *Polydora*-Larven konnte ich auf Schnittpräparaten erkennen, dass die Augen innerhalb der Epidermis des Kopfsegmentes liegen.

Die Beobachtung vieler Forscher, ich nenne nur HATSCHKE (19) und FRAIPONT (14), haben zu ähnlichen Ergebnissen geführt; nur wurde nach der damals verbreiteten Auffassung die Zelle im Pigmentbecher meist als Glaskörper bezeichnet. Jedenfalls ist die Anordnung der Elemente hier die gleiche wie in den Becheraugen, und wenn man schon daran festhält, diese Bildungen bei den Larven als Augen zu deuten, so wird man jene Zellen nach unseren jetzigen Kenntnissen von den Becheraugen als Sehzellen zu bezeichnen haben. Das Vorkommen von Becheraugen bei den Annelidenlarven würde

dann eben so wie deren Verbreitung bei den Plathelminthen dafür sprechen, dass wir es in ihnen mit einer sehr ursprünglichen Augenform zu thun haben.

Jedenfalls sprechen alle Beobachtungen gegen die Angaben von ANDREWS (3), dass die Augen der jungen Larven schon in den Grundzügen denen der fertigen Thiere gleichen. Ich habe keine Anhaltspunkte gefunden, auf Grund deren man Sehzellen vermuthen könnte mit Kernen auf der konvexen Seite des Pigmentbechers; vor Allem aber habe ich in der kugeligen »Linse«, die im Pigmentbecher steckt, den Kern mit aller Deutlichkeit wahrgenommen, so dass wir hier eine einzelne Zelle, nicht aber eine Sekretlinse vor uns haben. — Wie freilich die bleibenden Augen der Raubanneliden entstehen, darüber vermag ich keine Angaben zu machen.

Hier will ich anhangsweise die Augen von *Ophryotrocha puerilis* Clap.-Metschn. beschreiben, obschon dieser Wurm nicht zu den Limivoren gehört, sondern zu den Euniciden zu stellen ist. Zu den zahlreichen primären, oder, wie KORSCHULT (29) will, larvalen Eigenschaften dieses Thieres gehört auch der Besitz von Becheraugen.

Die Augen erscheinen am lebenden Thier als zwei nach vorn geöffnete Pigmentbecher, die eine große runde Zelle umfassen. Die Zelle und ihr Kern mit seinem großen Kernkörperchen werden durch gelinden Druck und Zusatz von etwas Essigsäure deutlicher. Man erkennt dann auch, dass von der Zelle aus ein faserartiger Fortsatz gegen das Gehirn zu läuft (Fig. 46). Bei der Konservirung der Thiere geht der Farbstoff des Pigmentbechers verloren, auch wenn die Anwendung von Säuren vermieden wird. Aber durch die Lage hinter dem zweiten Wimperring und durch ihre Gestalt — es giebt sonst keine Zellen von gleicher Größe in dieser Gegend — lassen sich auf Schnitten bestimmte große Zellen als diejenigen nachweisen, die beim lebenden Thiere im Pigmentbecher staken. Bei einem Vergleiche der Fig. 46 und 47, deren erste nach einem frischen Präparate, deren letztere nach einem gefärbten Schnitt gezeichnet wurde, wird man die Identität der beiden Zellen annehmbar finden.

Die große Zelle im Pigmentbecher halte ich für eine Sehzelle. Denn einmal zieht sich der Theil derselben, der aus dem Becher herausragt, zu einer Nervenfaser aus; dann aber begegnen wir bei ihr jener Eigenthümlichkeit, die wir schon vielfach bei den Sehzellen der Becheraugen gefunden haben: einem Stiftenbesatz. Im Grunde des Pigmentbechers nämlich schließt sich die Sehzelle nicht dicht an die Becherwandung an, sondern sie ist ausgebuchtet, so dass ein freier Raum zwischen ihr und der Pigmentwand entsteht (Fig. 48). In diesen Raum hinein ragen von der Zelle aus feine

Stiftchen (*sti*), die senkrecht zur Wand der Zelle stehen. Bei Schnitten, die durch die Augenachse gehen, erkennt man die Stiftchen als parallel verlaufende, dunkel gefärbte Linien; bei seitlich geführten Schnitten werden die Stiftchen quer getroffen: man sieht dann ihre punktförmigen Querschnitte dicht neben einander liegen. Am Rande der Ausbuchtung der Sehzelle, also da wo sie der Pigmentwand am nächsten liegen, sind die Stiftchen am längsten, und nehmen an Länge ab gegen den Grund der Ausbuchtung, wo sie auf weniger als die Hälfte verkürzt erscheinen. Das Plasma der Zelle zeigt faserigen Bau, und es ist wahrscheinlich, dass jedes der Stiftchen mit einem Fäserchen in Verbindung steht.

Auf Schnitten erscheint die nach hinten gekehrte Seite der Zelle umgeben von einem eigenartig lamellös geschichteten Gewebe. Ein Vergleich der Figuren 46 und 47 macht es wahrscheinlich, dass wir es hier mit der Grundlage des Pigmentbeckers zu thun haben. Die Kerne, die dem Gebilde außen anliegen, machen seinen zelligen Ursprung wahrscheinlich.

Maße: Für die Sehzelle finde ich folgende Maße: $30\ \mu$ in der Richtung der Sehachse, $34\ \mu$ senkrecht zur Sehachse von oben nach unten, $40\ \mu$ eben so von rechts nach links gemessen. Die Stiftchen maßen seitlich $4\ \mu$, in der Mitte $1,3\ \mu$.

Die Augen von *Ophryotrocha* sind in letzter Zeit gleichzeitig von BRAEM (6) und KORSCHOLT (29) besprochen worden. Nach BRAEM besteht das Auge aus einem Krystallkörper und einem Pigmentsack. Der erstere soll aus drei Zellen bestehen; die mittlere (Stützzelle) ist am deutlichsten und zeigt einen ellipsoiden Kern; nach außen liegt ihr eine kappenförmige, stark abgeplattete Corneazelle auf; an die hintere konvexe Fläche der Stützzelle grenzt eine dritte Zelle, die Tapetumzelle, die stets stark geschrumpft und ohne deutlichen Kern gefunden wurde. Von dieser wird die hintere dicke, oft geschichtete Cuticula des Krystallkörpers abgeschieden. An die hintere Fläche des Krystallkörpers treten Nerven heran. Hinter dem Krystallkörper liegen Zellkonglomerate, die ein Fadenwerk mit engeren oder weiteren Maschen bilden; in diesen Maschen liegen die Pigmentkörnchen. Was BRAEM als Tapetumzelle bezeichnet, ist offenbar die konkave Ausbuchtung der Sehzelle, in der die Stiftchen liegen — daher das geschrumpfte Aussehen und der Mangel eines Kernes. Ob die »Corneazelle« ein nothwendiger und regelmäßiger Bestandtheil des Auges ist, muss ich bezweifeln. An der Hinterwand des Krystallkörpers nahm BRAEM zahlreiche geschichtete, dunkel gefärbte Lamellen wahr, die ich ebenfalls gesehen habe; deren Abscheidung durch die Tapetumzelle ist aber ausgeschlossen, da es eine solche Zelle nicht giebt, und ich muss sie daher für Produkte von Zellen halten, deren Kerne dem Gebilde außen anliegen. — Auch KORSCHOLT beschreibt die großen Sehzellen von *Ophryotrocha*, hat jedoch ebenfalls die von ihnen abgehende Nervenfaser nicht gesehen. Am Rande der Zelle bemerkt er »eine mehr oder weniger lichtbrechende gelbliche Zone« — ob das der Stiftchentheil der Sehzelle ist? — und die Zelle ist von platten Zellen ähnlich wie von einem

Follikel umschlossen; in diesen könnte man vielleicht die lichtempfindlichen Elemente des Auges sehen. BRAEM sowohl wie KORSCHOLT vergleichen das Auge mit den einfachen Augen anderer Würmer, jener speciell mit dem der *Polygordius*-Larve und rhabdocöler Turbellarien — ein Vergleich, der sich als vollkommen richtig erweist.

Auch die Augen von *Tomopteris* scheinen Becheraugen zu sein; ich finde am Gehirn jederseits einen nach der Seite hin offenen Pigmentbecher mit einem färbbaren Inhalt; an einem frisch untersuchten Exemplar schien der im Pigmentbecher enthaltene Körper aus mehreren Theilen zu bestehen. Zu genaueren Angaben sind meine Präparate nicht hinreichend.

B. Epitheliale Augen ohne Einzellinsen.

Augen, in denen die Sinneszellen stäbchenartige Bildungen tragen, die über das Niveau der benachbarten Epidermis hervorragen und dem Lichte zugekehrt sind, finden sich bei den Limivoren weit seltener als Becheraugen. Sie finden sich hauptsächlich in der Familie der Chaetopteriden, dann bei *Branchiomma* und vielleicht einigen Verwandten, und schließlich in ganz eigenthümlicher Ausbildung bei *Siphonostoma diplochaetos* Otto.

Die Lage der Stäbchen am freien Ende der Zelle steht wohl in engem Zusammenhang mit einer Eigenschaft aller hierher gehörigen Augen: das Epidermisgebiet, dessen Zellen zu Sehzellen dieser Art umgebildet sind, ist stets eingesenkt. Dadurch werden die Stäbchen all den Fährlichkeiten entzogen, die ihnen bei der Lage auf offener Körperoberfläche drohen. Das allmähliche Fortschreiten dieser Einstülpung des Körperepithels bis zu schließlicher Abtrennung des eingestülpten Zellkomplexes von seinem Mutterboden lässt sich in der Reihe der Chaetopteriden ausgezeichnet verfolgen.

Von dieser Familie kamen zur Untersuchung *Ranzania sagittaria* Clap., *Telepsavus costarum* Clap. und *Chaetopterus variopedatus* Ren. Bei *Phyllochaetopterus socialis* Clap., den ich ebenfalls untersuchte, konnte ich keine Augen finden.

Bei *Ranzania* sind zwei Augenflecken vorhanden, die an der Basis der Tentakeln liegen und von LO BIANCO (36, Taf. I, Fig. 3) in ihrer Lage abgebildet sind. Legt man dorsoventrale Längsschnitte durch den Wurm, so sieht man an der betreffenden Stelle einen Pigmentbecher, der nahe der Körperoberfläche gelegen ist. Starke Vergrößerung zeigt, dass die Wand dieses Bechers aus pigmentirten Cylinderzellen besteht, die sich seitlich unmittelbar an das Körper-

epithel anschließen und offenbar selbst nur umgewandelte Zellen dieses Epithels sind (Fig. 49); wir haben hier lediglich eine offene Einstülpung des Epithels vor uns. Der Raum dieser Einstülpung ist jedoch nicht leer, sondern wird ausgefüllt von einem cylindrischen Zapfen, der außen in die Cuticula des Epithels übergeht. Die Cuticula besteht hier aus zwei Lagen, die von einander durch eine scharfe Linie deutlicher getrennt sind und auch in der Färbung sich etwas unterscheiden. Nur die äußere Schicht der Cuticula ist es, die sich in den Zapfen fortsetzt; der inneren Lage derselben entspricht innerhalb der Einstülpung eine breite helle Zone, und diese zerfällt entsprechend den pigmentirten Epithelzellen in einzelne Abschnitte. Ich halte diese Abschnitte für stäbchenartige Bildungen, die zu den pigmentirten Zellen gehören. Die letzteren wären demnach als Sinneszellen, genauer als Sehzellen aufzufassen. Sie haben einen länglichen Kern, und sind distal von dem Kern mit dunkelbraunen Pigmentkörnchen erfüllt; proximal setzen sie sich in Fasern fort, die zu einem Bündel vereinigt gegen den benachbarten starken Nervenstrang, einem Theil der Schlundkommissur, verlaufen und wahrscheinlich in diesen eintreten.

Das Epithel in der Umgebung dieses Auges ist sehr hoch und innen von einer Basalmembran (*bm*) begrenzt, die auch an der Innenseite des Nerven weiter läuft. — (In der Umgebung des Auges liegen im Epithel außer den gewöhnlichen länglichen Epithelkernen jederseits ein paar große runde Kerne mit deutlichem Kernkörperchen [Fig. 49 *zk*]; doch kann ich nicht angeben, was für eine Bedeutung die Zellen haben, denen sie zugehören.)

Bei *Telepsavus* sind die Augen ebenfalls in einem Paar vorhanden und entsprechen in der Lage denen von *Ranzania*. Von diesen unterscheiden sie sich jedoch dadurch, dass das Sinnesepithel durch die Einstülpung bei Weitem tiefer eingesenkt ist (Fig. 50). Es sind dabei auch die benachbarten Epithelien mit eingestülpt, so dass ursprünglich ein langer enger Gang den Hohlraum des Auges mit der Oberfläche in Verbindung setzte; die Lichtung des Ganges ist jedoch geschwunden, indem die gegenüberliegenden Wände desselben sich an einander gelegt haben. Auf diese Weise entsteht eine Augenblase, die zwar keine Verbindung nach außen mehr hat, deren Entstehung durch Einstülpung jedoch durch die Anordnung der benachbarten Epithelzellen deutlich erwiesen wird. Fig. 50 trifft das Auge selbst seitlich, sie zeigt aber klar den Verlauf der Einstülpung. Der Hohlraum des Auges wird von einer homogenen Masse erfüllt,

die sich mit Hämalan matt blau färbt; zwischen dieser Füllsubstanz und den pigmentirten Sinneszellen liegt ein heller Saum, der aus den Stäbchen der Sehzellen besteht. — Auch hier liegt das Auge in unmittelbarer Nachbarschaft eines großen Nervenstranges, zu dem offenbar die Nervenfasern der Sehzellen verlaufen.

Eine Augenbildung, welche zwischen denen von *Ranzania* und *Telepsavus* in der Mitte steht, findet sich bei manchen Gephyreen. Ich konnte sie bei *Phascolosoma vulgare* Dies. untersuchen; SHIPLEY (48) giebt eine gute Beschreibung derselben von *Phymosoma varians* Sel. Hier ist das Sinnesepithel so tief eingestülpt, dass es im Gehirn liegt; der Gang aber, welcher die eingestülpte Epithelschale mit der Außenwelt verbindet, hat seine Lichtung behalten.

Bei *Chaetopterus variopedatus* schließlich liegen die Augen ebenfalls am Grunde der großen Tentakel; doch ist hier nicht jederseits bloß ein Auge, sondern es sind deren viele vorhanden: ich zählte auf einer Seite eines ausgewachsenen Thieres 38 Augen. Die Verbindung mit dem Epithel ist gänzlich verloren gegangen: die Augen sind geschlossene Zellenblasen und liegen in einer theils zelligen, theils faserigen Masse, die zwar gegen das benachbarte Epithel nicht scharf abgegrenzt ist, aber diesem doch nicht zugechnet werden kann (Fig. 51 und 52). Sie sind von wechselnder Größe, und neben solchen, deren Durchmesser im Lichten nur etwa $17\ \mu$ beträgt, finden sich andere mit nahezu $70\ \mu$ Durchmesser.

Die Wände einer solchen Blase sind in ihrer Beschaffenheit ungleich. Eine Strecke weit ist in den Zellen der Wandung reichlich Pigment abgelagert. So weit dieses reicht, liegt ein heller durchsichtiger Saum der Wand an; er ist etwa $8\ \mu$ dick und zusammengesetzt aus vielen palissadenartig neben einander stehenden Stücken: das sind die Stäbchen, die zu den pigmentirten Zellen gehören (Fig. 52). Über den feineren Bau der Stäbchen gaben mir meine Präparate keine Auskunft. Die Zellen selbst ziehen sich nach der anderen Seite in Fasern aus: das sind Nervenfasern, die gemeinsam zu dem benachbarten großen Nervenstrang laufen und in diesen eintreten (Fig. 51). Die pigmentirte Strecke der Wandung ist also das Sinnesepithel. Dasselbe ist seiner äußeren Gestalt nach wechselnd: bisweilen ist es tief becherartig eingesenkt, bisweilen nur flach ausgehöhlt (vgl. die beiden auf Fig. 51 dargestellten Augen). Man kann an diesem Epithel zweierlei Kerne unterscheiden, größere, mehr runde, und kleinere von länglicher Form; das deutet vielleicht auf das Vorhandensein von Stütz- oder Sekretzellen zwischen den Sinneszellen hin.

Die Wand, die dem Sinnesepithel gegenüber liegt, besteht aus hohen cylindrischen Zellen mit schlanken Kernen; die Zellen sind in der Richtung der Augenachse sehr lang ausgezogen (Fig. 52); gegen den Hohlraum der Augenblase haben sie eine deutliche Cuticula abgesondert. Bei größeren Augen schiebt sich zwischen diese Zellen und das Sinnesepithel eine Strecke ein, wo die Augenwandung von flachen Zellen gebildet wird.

Bei Augen, die durch Einstülpung entstanden sind, liegt meistens das pigmentirte Sinnesepithel dem Mutterboden am fernsten; hier jedoch kehren die Augenblasen gerade diese Seite dem benachbarten Epithel zu, die Seite, an der die Zellen sich zu Nervenfasern ausziehen, die zum Gehirn gehen. In Fig. 52 sieht man, dass in der Mitte des Sinnesepithels die Stäbchen plötzlich an Länge abnehmen und dadurch ein Grübchen bilden. Sollte diese Erscheinung damit zusammenhängen, dass an dieser Stelle ursprünglich die Verbindung mit der Epidermis statt hatte, dass hier also gleichsam der Nabel der Augenblase läge?

Das Innere der Augenblase ist bei kleinen Augen von einer faserigen Sekretmasse erfüllt; bei großen erscheint es häufig ganz leer oder zeigt nur wenige Gerinnungsreste, woraus auf eine sehr wässrige Füllmasse zu schließen ist. Ob die Füllmasse von etwaigen Stützzellen des Sinnesepithels oder von der übrigen Wand der Augenblase abgesondert wird, vermag ich nicht zu entscheiden.

JOYEUX-LAFFUE (23) findet bei *Chaetopterus* nur zwei Augen; von dem Bau giebt er eine richtige Schilderung. Wenn er aber diese Augen für reducirte Organe erklärt, so kann ich ihm nicht beistimmen. — Über den Bau der Augen von *Ranzania* und *Telepsavus* fand ich keine Angaben.

Jederseits neben dem Gehirn von *Branchiomma vesiculosum* Mont. finde ich eine langgestreckte zellige Röhre mit enger Lichtung, die auf der Seite, die dem Gehirn zugekehrt ist, einen Belag von Pigmentzellen zeigt (Fig. 53). Die Röhre steht vorn mit dem Körperepithel in Zusammenhang: es ist jedoch an diesem Ende die Lichtung geschwunden; wir haben einen soliden zelligen Stiel (Fig. 53), dem auch die Pigmentbekleidung mangelt. Jedenfalls zeigt dies Verhalten, dass die Röhre durch eine Einstülpung der Epidermis entstanden ist. Das Innere der Röhre enthält stellenweise einen schwach granulirten Inhalt.

Die Zellen nun, welche die Wandung der Röhre bilden, zeigen ein eigenthümliches Verhalten: gegen den Hohlraum zu erhebt sich von jeder aus ein Zapfen, der schmaler ist als die Grundfläche, worauf er steht (Fig. 54 und 55). Der Zapfen zeigt einen faserigen

Bau (Fig. 56), und dem entsprechend sieht man auf Querschnitten eine Menge dicht bei einander gelegener Pünktchen. Jede der Zellen zieht sich am entgegengesetzten Ende in eine Faser aus, die ich als Nervenfasern betrachten möchte. Ich vermuthete demnach in diesen Zellen Sinneszellen, und zwar würde das Vorhandensein des Zapfens darauf hindeuten, dass wir es mit Sehzellen zu thun haben. Dieser Zapfen ist nicht ohne Weiteres dem Stäbchen im Auge eines Raubanneliden gleich zu setzen; denn dort haben wir nur eine Nervenfibrille, hier dagegen ein ganzes Bündel; eher könnte man ihn mit dem Stützensaum bei der Sehzelle eines Becherauges vergleichen.

Die pigmentirten Zellen liegen zum Theil in dem die Röhre umgebenden Bindegewebe (Fig. 54 pz), theils nehmen sie an der Begrenzung der Röhre näheren Antheil (Fig. 55). Stets ist ihre Anordnung derart, dass sie die Röhre nicht von allen Seiten umgeben, sondern eine größere oder geringere Strecke freilassen.

Die Beschaffenheit der Epithelzellen zusammen mit dieser Anordnung des Pigments veranlassen mich, in den beschriebenen Gebilden Organe der Lichtwahrnehmung zu sehen. Da Branchioma außerdem an den Kiemen Augen besitzt (s. p. 500 f.), so wären bei diesem Wurm zweierlei Sehorgane vorhanden (wie bei vielen Insekten).

Vielleicht kann noch folgender Versuch zur Stütze dieser Annahme dienen: wenn man einem Branchioma die an den Spitzen der Kiemenfäden sitzenden zusammengesetzten Augen abschneidet, so zeigt das Thier meist keine Reaktion mehr auf Beschattung; doch tritt zuweilen eine solche einwandfrei ein. Da alle Kiemenaugen entfernt waren, so weist das auf das Vorhandensein noch anderer Organe der Lichtwahrnehmung hin. Allerdings brauchen das nicht die oben beschriebenen zu sein.

Ein erhöhtes Interesse gewinnen diese Organe, wenn wir erwägen, dass die Augenblasen der Wirbelthiervorfahren wahrscheinlich einen ähnlichen Bau hatten: blasenartige Gebilde mit einer zelligen Wandung, die auf der Seite des Gehirns pigmentirt ist, auf der Lichtseite dagegen aus stäbchentragenden Sinneszellen besteht, die ihre Stäbchen dem Hohlraum der Blase zukehren. — Über die Beziehungen von Branchioma zu den Wirbelthierahnen kann damit natürlich nichts gesagt sein.

Ähnliche röhrenartige Organe finden sich in der Nachbarschaft des Gehirns von *Spirographis Spallanzanii* Viv., *Bispira Mariae* Lo Bianco und *Hypsicomus stichophthalmus* Gr. Näher untersucht habe ich sie bei *Spirographis*.

Die Röhren haben dort eine ähnliche Lage wie bei Branchioma.

Sie münden frei nach außen und ihr Epithel geht in die Epidermis über, von der aus sie wohl durch Einstülpung entstanden sind. Die pigmentirten Zellen liegen hier ebenfalls auf der einen Seite des Rohres und drängen gegen den Hohlraum desselben vor (Fig. 57). Dagegen konnte ich die stäbchenartigen Fortsätze der Epithelzellen, die sich bei Branchiomma finden, hier nicht nachweisen. Indessen könnten ja entsprechende Endigungen der Nervenprimitivfibrillen auch hier vorhanden sein, ohne dass ein Vorspringen in die Lichtung der Röhre stattfindet.

Die Ähnlichkeit mit den entsprechenden Organen bei Branchiomma nach Lage und Bildung ist im Übrigen so groß, dass man trotzdem versucht ist, sie als Sehorgane zu deuten. Dies hat auch MEYER (40) gethan; er hat jedoch ihren Bau verkannt und sie für Reihen von Becheraugen gehalten, wie sie bei Protula, Myxicola u. A. in den Seitentheilen des Gehirns vorkommen. — Auch hier liegt die Thatsache vor, dass Spirographis sich lichtempfindlich erweist, wie NAGEL (42) gezeigt hat, indem sie auf Beschattung durch Zusammenzucken reagirt. NAGEL freilich hat das Thier von vorn herein als augenlos angesehen. Da sehr wohl andere, unpigmentirte Organe, die durch das Fehlen des Pigmentes der Untersuchung leichter entgehen, die Träger der Lichtwahrnehmung sein können, so möchte ich in diesem Falle wegen des Fehlens von »Stäbchen« kein bestimmtes Urtheil über die Funktion jener eigenthümlichen Röhren abgeben.

Eine von den oben geschilderten vielfach abweichende Augenform, die aber ebenfalls durch Einstülpung eines »stäbchentragenden« Sinnesepithels zu Stande kommt, findet sich bei Siphonostoma diplochaetos Otto. Dieser Wurm trägt auf dem Kopfplatten zwei Paar Augen (Fig. 58), die einerseits dicht an die Epidermis grenzen andererseits dem Gehirn unmittelbar aufliegen. Die Achsen der beiden vorderen Augen sind nach vorn und etwas seitlich, die der hinteren nach hinten und seitlich gerichtet.

In ihrem Bau erinnern diese Augen an die der Raubanneliden, und JOURDAN (22), bisher der Einzige, der sie näher untersucht hat, vergleicht sie auch mit den Augen von Polynoe, Nereis und Syllis. Eine eingehendere Untersuchung zeigt jedoch, dass diese Ähnlichkeit nur äußerlich besteht; ihrem feineren Aufbau nach stehen diese Organe völlig allein.

Auf Schnitten durch die Symmetrieebene der Augen erscheinen diese als eiförmige Pigmentschalen, deren Hohlraum erfüllt ist von einer streifig angeordneten Masse. Die Längsachse dieses eiförmigen Körpers steht schräg zur Epidermis, und die Öffnung der Pigmentschale ist derart gelegen, dass sie mit ihrem einen Rande an die Oberfläche angrenzt (Fig. 59). Die Wandungen des Hohlraums be-

stehen aus einer Lage von Zellen. Die Beschaffenheit derselben ist an den verschiedenen Stellen verschieden: so weit sich die Pigmentirung erstreckt, sind die Zellen verhältnismäßig niedrig; da jedoch, wo sie die Öffnung der Pigmentschale begrenzen, sind sie sehr lang ausgezogen, mit langgestreckten Kernen versehen und haben ein helles, ganz homogenes Plasma, das bei Hämalanfärbung keine Farbe annimmt.

An seinem distalsten Punkte ist das Auge nicht geschlossen; die Epidermis geht nicht ohne Unterbrechung darüber hinweg, sondern biegt in die Wände des Augenbeckers um und geht in diese über. Die Wandung des Augenbeckers ist also nichts Anderes als eine Fortsetzung der Körperepidermis, ein eingestülpter Theil derselben. Das Auge ist offenbar durch Einstülpung entstanden und die Einstülpungsöffnung ist dadurch geschlossen, dass die Ränder der Einstülpung sich dicht an einander legen, ohne jedoch zu verwachsen. Am besten lassen sich diese Verhältnisse vergleichen mit dem Vorderauge von *Nereis cultrifera* (Fig. 1 A), besonders auch wegen der Lage der Cornea.

Der Inhalt des Augenbeckers zeigt auf Schnitten, die der Augenachse parallel gehen, einen streifigen Bau (Fig. 59). Die Streifen laufen von der pigmentirten Augenwandung gegen die Öffnung des Pigmentbeckers und konvergiren nach dort. Sie sind verschieden: es wechselt stets ein dickerer Streifen mit einem dünneren ab; die dickeren erscheinen senkrecht zu ihrer Längsrichtung gestreift, als ob sie aus feinen, über einander geschichteten Lamellen beständen, die dünneren Streifen sind faserartig. Bei Schnitten senkrecht zur Augenachse (Fig. 60) erscheint ein Netzwerk dunkler Balken, zwischen denen Maschenräume vorhanden sind. An den Balken selbst erkennt man eine deutliche Querstreifung, die an den Knotenpunkten des Netzes bald auf einen benachbarten Balken übergeht, bald abbricht. In den Maschen des Netzwerks erscheint ein kleines Körperchen, das den Hohlraum bei Weitem nicht ausfüllt: es ist ein kleiner, mattblau gefärbter Fleck, der, wie genauere Untersuchung zeigt, aus einer Anzahl beisammenliegender Pünktchen besteht.

Durch die Vergleichung der Median- und Querschnitte ergibt sich Folgendes für den Bau der Innenmasse des Augenbeckers: von der Wandung, die der Becheröffnung gegenüberliegt, entspringt ein Fachwerk von Scheidewänden, zwischen denen sich säulenförmige, distal sich verengernde Fächer befinden. In jedem solchen

Fach verläuft ein dünner Strang von der Wand bis zur Becheröffnung; derselbe ist aus einer Anzahl feiner Fäserchen zusammengesetzt.

Wenn man an Präparaten, aus denen das Pigment entfernt ist — es schwindet schon bei kurzer Einwirkung schwacher Essigsäure, wie sie bei der BENDA'schen Eisenhämatoxylin-Methode zur Anwendung kommt — die dünnen Stränge in den Räumen des Fachwerks proximal verfolgt, so erkennt man, dass sie Fortsätze sind von dick spindelförmigen Zellen, die zwischen die Pigmentzellen der Augenwandung eingeschoben sind (Fig. 61). Diese Zellen haben einen runden oder ovalen Kern, jede entsendet gegen den Augenhohlraum einen der besprochenen Stränge, und nach dem Gehirn zu ziehen sie sich in einen Faden aus; diese Fäden halte ich für Nervenfasern, die Zellen selbst für Sinneszellen, und die von ihnen ausgehenden fibrillären Stränge für die Endorgane der Lichtwahrnehmung.

Der Strang, der von der Sinneszelle ausgeht, lässt sich nicht direkt mit einem Stäbchen vergleichen, wie es in den Augen der Raubanneliden sich findet. Ich möchte ihn vielmehr den stäbchenartigen Bildungen in den Kopfaugen von Branchiomma an die Seite stellen, die ebenfalls aus einzelnen Fibrillen zusammengesetzt sind; nur ist hier die Zahl der Fibrillen größer, bei Siphonostoma dagegen sind sie viel länger ausgezogen. Wir haben also hier wie da, und eben so bei den Becheraugen, als lichtempfindliche Theile der Sehzellen die Enden von nervösen Primitivfibrillen.

Weit schwieriger als die Herkunft der lichtempfindlichen Stränge im Fachwerk ist diejenige des Fachwerks selbst zu ermitteln; denn auch nach Entfernung des Pigments bleiben die Zellverhältnisse der Augenwandung schwer zu entwirren. Es scheint mir aber nach meinen Präparaten, als ob auch das Fachwerk selbst den Sinneszellen seinen Ursprung verdankt, ähnlich wie die Stäbchenröhren bei den Raubanneliden. Es ist stellenweise deutlich, dass sich die Wände des Fachwerks an der Becherwandung gabelförmig theilen; die beiden Schenkel verlaufen zu den beiden Sinneszellen, zwischen deren distalen Fortsätzen die Scheidewand liegt. Vielleicht sind die Sinneszellen an dem Aufbau der umgebenden Scheidewände beteiligt, derart dass jede von diesen durch die zwei benachbarten Sinneszellen gemeinsam gebildet wird. Ich muss dies mehr als Vermuthung denn als Überzeugung aussprechen, da auch gute Präparate durchaus nicht mit der wünschenswerthen Klarheit diese verwickelten Verhältnisse zeigen.

Maße: Der größte Durchmesser der Augenblase von *Siphonostoma* beträgt 170 μ , der kleinste 85 μ , eine Scheidewand zwischen zwei Fächern ist 2 μ dick.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass der Inhalt des Augenbeckers die eigentlich wahrnehmenden Theile des Auges in sich fasst und nicht, wie JOURDAN (22) annimmt, einen lichtbrechenden Körper vorstellt. JOURDAN hat zwar die Zusammensetzung des Becherinhaltes aus einzelnen parallel verlaufenden Elementen erkannt, die demselben ein streifiges Aussehen geben; es lagen ihm aber offenbar keine scharfen Bilder vor: er nennt die Streifen unendlich begrenzt, und fasst sie als dicke hyaline Stäbchen auf, die an ihrem Ende mit je einer Retinazelle zusammenhängen, eine Deutung, die an GRABER's und ANDREWS' Auffassung der Füllmasse im Auge der Raubanneliden erinnert.

C. Epitheliale Augen mit Einzellinsen.

Epitheliale Augen mit Einzellinsen, deren unterscheidende Eigenthümlichkeiten oben (p. 478) schon erwähnt wurden, finden sich nur in einer Familie der Limivoren, nämlich bei den Serpulaceen, und kommen hier in allen drei Unterfamilien vor, bei den Sabellinen, den Eriographiden und den Serpulinen. Ich untersuchte von Würmern, die mit solchen Augen ausgestattet sind, folgende Arten: *Sabella reniformis* Leuck., *Branchiomma vesiculosum* Mont., *Hypsicomus stichophthalmus* Gr., *Dasychone lucullana* Chiaje; — *Myxicola infundibulum* Ren., *Leptochone aesthetica* Clap.; — *Protula protula* Cuv., *Salmacina incrustans* Clap. und *Vermilia multivaricosa* Mörch¹.

Die Anordnung der Augen ist bei diesen Würmern eine sehr verschiedene: bei *Dasychone*, *Leptochone* und *Myxicola* stehen sie auf den Segmenten des Körpers verstreut, auf einem Segment jederseits eines oder mehrere, diese dann in einiger Entfernung von einander, seltener zu zweien dicht beisammen. — Meist finden sie sich auf den Kiemenfäden. Dort stehen sie bei *Vermilia* auf der äußeren Seite zu Reihen angeordnet, in denen die einzelnen Augen getrennt von einander stehen, bisweilen aber auch zu zweien oder dreien mit den unteren Enden ihrer Pigmenthüllen zusammenhängen. Bei *Hypsicomus* stehen die Augen ebenfalls in Reihen (Fig. 72), rechts und links von der Mittellinie auf der äußeren Seite des Kiemenfadens, und zwar hört die eine Reihe da auf, wo die andere anfängt. Zwischen den Einzelaugen stehen eine Anzahl bewimperter Epithelzellen. — Bei *Protula protula* sind je 5–9 Einzelaugen zu lockeren Gruppen vereinigt, in denen die Augen mit ihren proximalen Enden wohl zusammenstoßen, distal aber aus einander weichen

¹ Hierher gehören wohl, nach der kurzen Schilderung von RACOVITZA (44a, p. 243), auch die Augen von *Leiocephalus leioptygus* Gr. Herr Geheimrath EHLERS hatte die Güte, mich auf diese Angabe aufmerksam zu machen.

und durch Epidermiszellen getrennt werden (Fig. 75). — Dagegen schieben sich bei den Kiemenaugen von *Dasychone*, *Sabella reniformis* und *Branchiomma* nur sehr wenige Epithelzellen zwischen die Einzelaugen ein; diese, proximal kegelförmig verjüngt, stehen so, dass ihre Achsen nach außen strahlenartig divergiren, und scheinen daher auf medianen Schnitten wie die Stäbe eines Fächers angeordnet, wie die Einzelaugen in den Facettenaugen der Arthropoden: wir können sie wie diese als zusammengesetzte Augen bezeichnen.

Man findet also alle Übergänge von einzeln gelegenen Einzelaugen durch solche, die zu lockeren Reihen oder Gruppen angeordnet sind, bis zu solchen, die in festem Verbande stehen.

Die histologische Untersuchung der epithelialen Augen stößt auf mannigfache Schwierigkeiten. Da bei den meisten der einzeln stehenden Augen das Pigment, das sie umgiebt, durch den Einfluss der Konservierungsmittel aufgelöst wird, sind die Augen selbst auf Schnitten äußerst schwierig zu finden. Die Kleinheit der Objekte ist eine andere große Schwierigkeit. So kommt es, dass ich über den histologischen Bau der einzeln stehenden Augen, die ich für die ursprünglichsten halten möchte, keine Erfahrungen sammeln konnte. Am leichtesten ließ sich die Untersuchung bewerkstelligen bei den zusammengesetzten Augen von *Branchiomma*, deren Elemente ziemlich groß sind, weiterhin dann bei *Sabella* und *Hypsicomus*. — Darum beginne ich mit der Schilderung des Kiemenauges von *Branchiomma*.

Jeder der Kiemenfäden von *Branchiomma* trägt ganz nahe an seinem Ende ein zusammengesetztes Auge, das seiner inneren Seite aufsitzt und den Kiemenfaden so weit umfasst, dass an dessen äußerer Seite nur ein schmaler Streifen davon frei bleibt (Fig. 63). Zwei dieser Augen übertreffen die übrigen an Größe; sie sitzen den beiden Kiemenfäden auf, die die Enden des hufeisenförmigen Kiementrägers einnehmen. — Jedes Einzelauge eines solchen zusammengesetzten Auges besteht aus einer Schzelle, die von einem röhrenartigen Pigmentmantel umhüllt wird. Die Schzelle grenzt mit ihrem distalen Ende an die Cuticula, mit dem proximalen erreicht sie die Basis des Epithels nicht, sondern hört in einigem Abstände von derselben auf (Fig. 62). In dem Theil des Epithels, wohin die inneren Enden der Schzellen nicht mehr reichen, ziehen parallel der Achse des Kiemenfadens zahlreiche Nervenfasern in Bündeln zwischen die Zellen des zusammengesetzten Auges hinein und vertheilen

sich dort (Fig. 62 *nst*). Ich konnte nicht direkt beobachten, dass diese Fasern mit den Sehzellen sich verbinden; die Zellen sind in ihrem basalen Theil so schmal, und das Pigment so dicht, dass mein Suchen keinen Erfolg hatte; auch Macerationen gelangen nicht nach Wunsch. Doch halte ich es für wahrscheinlich, dass jede der Nervenfasern die Fortsetzung einer Sehzelle ist.

Unter der Cuticula sondert jede Sehzelle einen etwa halbkugeligen linsenartigen Körper ab, der sich auch gegen die Cuticula ein wenig vorwölbt (Fig. 64 *l*); er färbt sich mit Hämalaun etwas dunkler als die Cuticula, und ist von dieser durch eine scharfe Grenze geschieden. Man kann diesen Körper wohl als Linse betrachten. Bei Macerationspräparaten sah ich häufig den Zusammenhang zwischen Linse und Cuticula gelöst; nie jedoch löste die Linse sich vom Körper der Sehzelle los. — Dicht unterhalb dieser Linse liegt der Kern der Sehzelle; er ist scheibenförmig, flachgedrückt und legt sich der proximalen Fläche der Linse eng an, so dass er eine napfförmige Wölbung annimmt; auf Medianschnitten durch die Sehzelle erscheint er daher halbmondförmig gebogen (Fig. 64 *szk*), auf Querschnitten rund (Fig. 65 *a*). Etwa in der Mitte enthält er ein großes Kernkörperchen. Nach innen zu folgt auf den Kern eine Zone dunkel granulirten Plasmas, das sich mit Hämalaun ziemlich dunkel färbt, und daran schließt sich ein hellerer Theil. Dieser letztere enthält eine wichtige Bildung, die auf Medianschnitten in den einzelnen Zellen verschieden aussehen kann: entweder sieht man der Länge nach durch diese Strecke einen dunkeln Strang in der Mitte der Sehzelle verlaufen, dem parallel an den Rändern ebenfalls dunkle Streifen, von etwas dunklerer Färbung als der Mittelstrang, hinziehen; diese letzteren bestehen aus kleinen, zur Zellachse senkrecht gestellten dunkeln Stiftchen, und jedes dieser Stiftchen wird durch ein feines Fäserchen mit dem Mittelstrang verbunden (vgl. die in Fig. 64 rechts gezeichnete Sehzelle) — oder aber man sieht einen Strang vom Aussehen des Mittelstranges, der aber im Zickzack verläuft, und dieser wird nur auf der einen Seite von einem dunkeln, aus Stiftchen zusammengesetzten Streifen begleitet, von dem eben so wie vorher Fäserchen gegen den Strang abgehen (vgl. die Sehzelle links in Fig. 64). Auf Querschnitten durch diese Gegend der Sehzelle (Fig. 65 *b*) erblickt man einen dunkeln Querschnitt des Mittelstranges, um den herum in der Peripherie der Zelle ein halbkreisförmiger dunkler Streifen sich biegt, der aus kurzen Stiftchen besteht; die Stiftchen stehen senkrecht zur Zellwand, und von jedem Stiftchen zieht sich ein Fäserchen

gegen den Querschnitt des Stranges. Damit finden die verschiedenen Bilder der Medianschnitte leicht ihre Erklärung: die erste Art entsteht, wenn der Schnitt die Richtung des Pfeiles *R* in Fig. 65*b* hat, die zweite, wenn er in der Richtung *L* oder einer etwas davon abweichenden die Zelle durchsetzt. Die Stiften bilden einen halben Cylindermantel, und von jedem geht ein Fäserchen zu einem in der Cylinderachse gelegenen Strang; ja vielleicht entsteht dieser Strang der Hauptsache nach durch die Vereinigung und Verfilzung dieser Fäserchen.

Die »Stiften« mit den ansetzenden Fäserchen erinnern, wie ich es in der Benennung auch schon angedeutet habe, an den lichtpercipirenden Apparat in den Sehzellen der Becheraugen, etwa von *Planaria* oder von *Polyophthalmus*, und dieser Vergleich veranlasst mich, die beschriebenen Einrichtungen als das spezifische Organ der Lichtwahrnehmung in dieser Sehzelle anzusehen. Danach wären die feinen Fäserchen Nervenprimitivfibrillen, die Stiften ihre verdickten Enden, der axiale Strang eine Vereinigung der Primitivfibrillen, mit welchem dann vermuthlich der von der Sehzelle abgehende Nerv in unmittelbarem Zusammenhange steht.

Die Pigmenthüllen, die die Sehzellen umschließen, reichen von der Cuticula bis zur Basis des Epithels und bestehen aus flachen Zellen mit großen ovalen plattgedrückten Kernen; Fig. 64 *pk* zeigt Längsschnitte, Fig. 66 *pk* Querschnitte durch solche Kerne; zuweilen erhält man auch Flächenschnitte von ihnen, die ihre ovale Form zeigen. Nicht jede Sehzelle hat eine eigene Pigmentröhre unabhängig von den Nachbarzellen, wie es z. B. bei *Sabella* der Fall ist, sondern die flachen Pigmentzellen bilden Scheidewände zwischen den Sehzellen, wobei sie sich dann mit der einen Hälfte an die eine, mit der anderen an eine andere Zelle anlegen, wie an dem ~ gebogenen Kern links oben in Fig. 66 zu sehen ist. Außer den Pigmentzellen schieben sich auch noch andere, mehr schlank cylindrische Zellen zwischen die Sehzellen ein, deren Kerne spindelförmig sind und auf den Querschnitten in Fig. 66 und 67 bei *zk* zu sehen sind.

Nachdem DALYELL und KÖLLIKER (27) zuerst die Kiemenaugen von *Branchiomma* erkannt hatten, wurden diese von CLAPARÈDE (10) näher beschrieben; der feinere histologische Aufbau der Einzelaugen blieb jedoch diesem Forscher unbekannt. — Besonders eingehend hat sich dann BRUNOTTE (7) mit diesen Augen von *Branchiomma* beschäftigt. Unmittelbar unter der Linse sieht er den napfförmigen Kern, und in der Protoplasmazone nochmals einen solchen, der oval und viel größer als der andere sein soll. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dies ein Irrthum ist; BRUNOTTE hat wahrscheinlich den Kern einer

Pigmentzelle fälschlich für einen Sehzellenkern gehalten. Ich konnte nirgends einen solchen Kern nachweisen, und wenn auch Medianschnitte für solche Entscheidungen nicht geeignet sind, so hätte er auf Querschnitten durch die Sehzellen der Beobachtung sich nicht entziehen können; vor Allem aber habe ich auch auf Macerationspräparaten keine Spur davon gefunden. Der ganze verdünnte Theil des Augenkegels wird nach BRUNOTTE von einem augenscheinlich lamellösen Körper eingenommen, der aus abwechselnd hellen und dunkeln Lamellen besteht: es sind offenbar die Gebilde gemeint, die ich als wahrnehmenden Apparat ansehe. Das Ende der Zelle verbindet sich mit einer Nervenfasern. — ANDREWS (2), der die Augen von Branchiomma selbst nicht untersuchen konnte, schließt aus seinen Befunden bei Potamilla (= Sabella) und Hypsicomus, dass wahrscheinlich nur ein Kern in diesen Augen vorhanden sei, und vermuthet in BRUNOTTE's äußerem Kern ein Kunstprodukt. Wie wir sahen, ist wirklich nur ein Kern vorhanden, aber gerade nur der, den ANDREWS verwirft.

Die Kiemenaugen von *Sabella reniformis* Leuck. hat LEUCKART (33) zuerst beschrieben und abgebildet; sie stehen auf der Außenfläche der ventralwärts gelegenen Kiemenfäden jeder Seite zu zwei bis fünf. Sie springen über die Oberfläche des Epithels polsterartig vor, und zwar ist die Wölbung im proximalen Theil geringer als im distalen. MARION und BOBRETZKY (37) geben auf Taf. XI, Fig. 22 eine gute Abbildung dieses Verhaltens.

Wie bei Branchiomma, so sind auch hier die Kiemenaugen aus zahlreichen Einzelaugen zusammengesetzt. Jedes von ihnen besteht aus einer Sehzelle und hat einen besonderen, die Zelle röhrenförmig umgebenden Pigmentmantel. Die Sehzelle verhält sich in Bezug auf ihre Ausdehnung ganz so wie bei Branchiomma: sie grenzt außen an die Cuticula, erreicht aber innen die Basis des Epithels nicht ganz. Den Übergang des proximalen Endes in den Nerven konnte ich auf Schnitten nicht verfolgen, er ist aber von ANDREWS (2) an Macerationspräparaten nachgewiesen.

Am distalen Ende hat die Sehzelle einen linsenartigen Körper abgeschieden, der lang birnförmige Gestalt besitzt, mit dem breiten Ende der Birne nach außen (Fig. 68 und 70 1). Anders als bei Branchiomma hängt dieser mit der Cuticula nicht breit zusammen, sondern ist mit ihr nur durch einen ganz feinen Strang verbunden. Man kann an diesem linsenartigen Körper eine äußere Rinde von einer inneren Kernsubstanz unterscheiden: bei Färbung nach der BENDA'schen Eisenhämatoxylin-Methode bleibt nämlich eine schmale äußere Lage ungefärbt, während das Innere sich tiefblau färbt (Fig. 68); mit Hämalanunfärbung erhält man diese Differenzirung nicht.

Proximal vom lichtbrechenden Körper ist der Zelleib bei Eisenhämatoxylinpräparaten ungefärbt (Fig. 68); bei Hämalanpräparaten

jedoch findet man hier einen mattblau gefärbten Mittelstrang auf dem Medianschnitt (Fig. 70); am Querschnitt durch die gleiche Stelle sieht man diesen Strang als rundlichen Punkt (Fig. 71), von einem etwas dunkleren Kreise umgeben, der aus einzelnen kurzen Stiften zusammengesetzt erscheint. Verbindungsfäserchen von den Stiften zu dem axialen Strang konnte ich nicht nachweisen. Ich stelle diese Bildung derjenigen an die Seite, die ich bei *Branchiomma* im proximalen Theile der Zelle fand, und nehme sie auch hier als den lichtpercipirenden Apparat der Sehzelle in Anspruch. So deutlich wie die entsprechenden Bilder bei *Branchiomma* sind freilich die von *Sabella* nicht; die Färbung gelang hier nie so gut wie dort.

Nach innen von diesem Gebiete folgt im unteren Drittel der Sehzelle der große, chromatinreiche Kern; proximal von diesem verschmälert sich die Sehzelle sehr schnell und geht wahrscheinlich in die Nervenfaser über. Den Achsenstrang des percipirenden Apparats konnte ich nicht über den Kern hinaus verfolgen. — Es ist bemerkenswerth, dass bei der Sehzelle von *Branchiomma* der Kern distal, bei der von *Sabella* dagegen proximal vom Nervenendapparat gelegen ist. Das wird uns jedoch keine Schwierigkeit machen, wenn wir sehen, dass bei *Epeira* das vordere und hintere Mittelauge sich in der gleichen Weise von einander unterscheiden, wie GRENACHER's weitverbreitete Abbildung zeigt.

Jede Sehzelle ist von ihrem eigenen Pigmentmantel umgeben (Fig. 71); derselbe besteht aus vier langgestreckten, breiten und flachen Zellen mit länglichem, spindeligen Kern, der auf den Präparaten nach Entfernung des Pigmentes deutlich hervortritt (Fig. 68 und 69).

Hier lassen sich die Augen von *Hypsicomus stichophthalmus* gut anreihen, die den vorigen im Bau ganz ähnlich sind. Die Anordnung freilich ist hier eine ganz andere: wie schon oben geschildert, stehen diese Augen gesondert, aber zu Reihen neben einander. Innerhalb der Reihe aber weichen die Augenachsen strahlig aus einander (Fig. 72), so dass das Sehfeld der Augen insgesamt ein möglichst großes ist — ein Vortheil, der ja bei den zusammengesetzten Augen in noch höherem Maße erreicht wird. Die gleiche Anordnung, doch in noch größerer Ausdehnung, beschreibt EHLERS (12a, p. 272 f.) von *Hyps. circumspiciens* Ehl. Den Hinweis auf diese Form verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrath EHLERS.

Die Augen bestehen auch hier aus einer Sehzelle und der sie umgebenden Pigmenthülle. Die Sehzelle hat gegen die Cuticula zu einen fast cylindrischen, nach hinten ein wenig verjüngten linsen-

artigen Körper abgesondert (Fig. 73 *l*), der mit breiter Fläche mit der Cuticula verwachsen ist; die Cuticula ist an dieser Stelle ein wenig vorgewölbt. Die inneren Theile dieses Körpers färben sich etwas dunkler als die äußeren, doch ist keine scharfe Grenze zwischen beiden vorhanden. Dicht unter dem Innenende des lichtbrechenden Körpers findet sich in der Zelle eine Bildung, die völlig dem oben beschriebenen lichtpercipirenden Apparat von *Sabella reniformis* gleicht, nur dass sie hier größer und daher viel deutlicher ist als dort (Fig. 73 *a* und *b*): auf Medianschnitten ist ein matt gefärbter Achsenstrang, zu dessen beiden Seiten Streifen von etwas dunklerer Färbung verlaufen, die aus vielen kleinen Stiftchen bestehen; hier sieht man von jedem Stiftchen ein Fäserchen zum Achenstrang verlaufen; Querschnitte geben entsprechende Bilder (Fig. 74). Kurz, es ist ein Cylindermantel von Stiftchen in der Peripherie der Zelle gelegen; deren jedes sendet ein Fäserchen zum Achsenstrang, der wahrscheinlich durch die Vereinigung dieser Fäserchen gebildet wird. — Die Sehzelle biegt dann um, so dass ich den Kern und das verjüngte Ende der Zelle nicht im Zusammenhang mit dem percipirenden Apparat zu sehen bekam. Der Kern einer Sehzelle ist es wahrscheinlich, der in Fig. 73 *a* in der Nähe des Pigmentmantels rechts unten liegt (*szk*).

Die Pigmenthülle, die die Sehzelle umgiebt, besteht aus mehreren flachen Pigmentzellen, durch deren Auseinanderweichen am äußeren Ende eine Art Zackung entsteht. Die Kerne der Pigmentzellen kann man in Folge ihres starken Lichtbrechungsvermögens schon am frischen Präparate erkennen (Fig. 72 *pk*); auf Schnitten färben sie sich mit Hämalaun dunkelblau. Die umliegenden Epithelzellen werden durch das Auge vielfach zur Seite gedrängt und zu Gestaltsveränderungen veranlasst; sie treten aber sonst in keine Beziehung zu demselben.

Bei *Protula protula* und *Vermilia infundibulum* finden sich epitheliale Augen, bei denen die linsenartigen Körper in der Sehzelle eben so gebaut sind, wie bei *Sabella reniformis*. In Macerationspräparaten, die ich von *Protula* anfertigte (Fig. 76), blieben die Linsen mittels eines feinen Stranges fest an der Cuticula haften. Über den feineren Bau der Sehzellen und ihrer Pigmenthülle habe ich sonst nichts feststellen können.

Bei *Dasychone lucullana* und *Myxicola infundibulum* konnte ich nur aus der Beobachtung am frischen Präparat schließen, dass wir es hier mit ähnlichen Augen zu thun haben, wie bei den bisherigen Arten. Die Elemente sind von so geringer Größe und so

verstreut, dass ihrer Untersuchung auf Schnitten große Schwierigkeiten entgegenstehen. Auch über die zusammengesetzten Augen an den Kiemen von *Dasychone* kann ich keine näheren Angaben machen. Die Augen, die auf die Segmente des Körpers zu zweien oder mehreren vertheilt sind, lassen deutlich erkennen, dass wir es nicht mit einem geschlossenen Pigmentbecher, sondern mit einer verhältnismäßig kurzen Pigmentröhre zu thun haben, die unten offen ist (Fig. 77 *a—c*).

Bei allen den besprochenen Thieren sind die Augen schon länger bekannt und in den systematischen Werken ihrer Lage und äußeren Gestalt nach geschildert, eine eingehende histologische Untersuchung haben sie jedoch erst durch ANDREWS (2) erfahren. Was seine Schilderung der Augen von *Sabella* (*Potamilla*) *reniformis* anbetrifft, so stimme ich in vielen Punkten mit ihm überein. Nur zwischen dem lichtbrechenden Körper und dem Kern der Sehzelle konnte ich jene runden Scheiben nicht erkennen, die er schildert und abbildet; dort liegt eben der oben beschriebene lichtbrechende Apparat, von dem ANDREWS nichts gesehen hat. — Von *Hypsicomus* scheint ANDREWS eine andere Art untersucht zu haben; denn er findet, dass die Achsen der Augen meist der Längsrichtung des Kiemenstämmchens parallel sind, was bei dem von mir untersuchten *H. stichophthalmus* nicht zutrifft; auch giebt er eine weit größere Zahl von Augen für einen Kiemenstamm an, als ich gefunden habe. Ferner findet ANDREWS hier hinter dem lichtbrechenden Körper der Sehzelle einen runden, in Hämatoxylin nicht färbbaren stark lichtbrechenden Körper. Von einer Betheiligung der die Sehzelle umgebenden Epithelzellen an der Bildung des Pigmentmantels und gleichsam einer Einstülpung dieser Zellen kann ich keine Spur bei der von mir untersuchten Art erkennen. Die Verhältnisse, wie ich sie geschildert habe, liegen dort so klar zu Tage, dass kein Zweifel dagegen aufkommen kann. — Wie bei *Branchiomma*, kommen also auch bei *Hypsicomus*, *Leptochone*, *Myxicola*, *Protula* und *Vermilia* zweierlei Sehorgane vor.

Es ist mir von Wichtigkeit, dass nach meinen Befunden in den Augen von *Branchiomma*, *Sabella* und *Hypsicomus* ein nach den gleichen Grundzügen gebauter lichtpercipirender Apparat vorhanden ist. Über die Vergleichspunkte dieser Einrichtungen mit denen in den Sehzellen der Becheraugen habe ich schon gesprochen; auch die Verhältnisse bei den Kopfaugen von *Branchiomma* und dem Siphonostoma-Auge lassen sich mit jenen Sehzellen vergleichen. Ein Befund stützt hier den anderen: sie alle weisen auf ähnliche Grundeinrichtungen in den Elementen der Sehorgane hin. Die nähere Besprechung dieser Frage verspare ich mir auf ein Schlusskapitel.

D. Versuche über die Lichtempfindlichkeit bei limivoren Anneliden.

An verschiedenen Limivoren habe ich Versuche über ihre Lichtempfindlichkeit angestellt, die ich hier im Zusammenhange besprechen will.

Von *Branchiomma vesiculosum* erwähnt CLAPARÈDE (10), dass dessen »Sehschärfe« sehr groß ist, und die geringste Bewegung der Hand oder des Kopfes das Thier schleunigst in seine Röhre zurückschnellen lässt. Ich kann das vollständig bestätigen. Meine Versuche wurden so angestellt, dass ein Gefäß völlig gegen Licht abgeschlossen wurde bis auf die dem Fenster zugekehrte Seite und eine mäßige Öffnung im Deckel, die zur Beobachtung der Versuchsthiere diente. Das Gefäß empfing diffuses Tageslicht von Norden her, Wärmewirkung war ausgeschlossen. Schon wenn ich den Kopf der Beobachtungsöffnung näherte und dadurch eine geringe Verdunkelung bewirkte, zuckten die empfindlichsten Thiere in die Röhre zurück; alle thaten dies bei Beschattung, die durch Vorbeiführen der Hand oder eines breiteren Gegenstandes vor der Lichtseite bewirkt wurde. Hatten sich jedoch die Thiere bei völliger Verdunkelung ausgestreckt und es wurde das Gefäß plötzlich belichtet durch Fortnehmen der verdunkelnden Pappplatte von der Lichtseite, so blieben sie ruhig ausgestreckt, ohne irgendwie zu reagiren. Sie sind also skioptisch nach NAGEL's Bezeichnungsweise.

Darauf schnitt ich einem Exemplar die Spitzen der Kiemen mit den Augen ab, und brachte es Tags darauf mit drei unverletzten in mein Versuchsgefäß; es schien vollkommen erholt, hatte sich eine neue Röhre gebaut und streckte das Vorderende aus dieser hervor unter Ausbreitung des Kiemenkranzes. Bei Beschattung des Gefäßes zogen sich die drei unverletzten Stücke sofort zurück, das geblendete behielt den Kiemenkranz ausgebreitet und zeigte keine Reaktion, auch nicht bei völliger Verdunkelung. Mehrfache Wiederholung führte zum gleichen Ergebnis. Übrigens reagierte das geblendete Thier auch gegen mechanische Reize schwächer als die anderen, schien also doch etwas angegriffen — oder sollten die Kiemenspitzen zugleich der Sitz feinen Tastgefühls sein? — Bei späteren Versuchen hatte ich unter drei geblendeten Thieren eines, das auf Beschattung schnell und regelmäßig reagierte. Ein zurückgebliebenes Kiemenauge konnte ich bei ihm nicht entdecken; die Reaktion ist also wohl auf Rechnung der Kopfaugen zu setzen.

Bei Gelegenheit dieser Versuche machte ich die Beobachtung, dass sich die abgeschnittenen Kiemenenden mit den Augen sehr schnell Neubilden: schon nach drei Tagen waren die Anfänge der Augen wieder zu bemerken, nach sieben Tagen waren sie schon ziemlich groß. Bei einer Anzahl geblendeter Thiere, die ich im durchlüfteten Glase bei völligem Abschluss von Licht hielt, waren nach sieben Tagen die Augen eben so weit neugebildet und eben so

pigmentirt wie bei den gleichzeitig geblendeten Stücken, die ich im Hellen gehalten hatte.

Als außerordentlich empfindlich gegen Lichtwechsel erweist sich *Serpula contortuplicata*. Das Vorüberführen der Hand vor einer Schale mit Serpulen genügt, um all die rothen Kiemenkronen sofort verschwinden zu machen; aber nicht auf lange; sie kommen alsbald wieder hervor, oft sofort nach dem Einziehen, und man kann den Versuch viele Male hinter einander mit dem gleichen Erfolg wiederholen. Auch wenn sie des Abends bei Lampenlicht mit ausgestreckten Kiemen daliegen, zucken sie plötzlich ein, wenn man die Hand vor das Licht hält. — Die meisten reagiren auch sofort, wenn man mit einem Spiegel Sonnenlicht auf sie wirft; bei anderen erfolgt das Einziehen erst, wenn man durch Drehen des Spiegels das Licht mehrmals über sie hinstreichen lässt.

Diese Thiere also, bei denen wir an den Kiemen keine Augen kennen, die nur mit den oben beschriebenen Sehorganen am Gehirn ausgerüstet sind, erweisen sich als eben so lichtempfindlich wie die augenreichen Branchiomma. Die Reaktion auf Lichtreize hängt eben nicht von der Sehschärfe ab; sie ist eine Lebensgewohnheit, und es ist sehr wohl denkbar, dass Thiere mit scharfen, bildwahrnehmenden Augen träge reagiren, während solche mit ganz geringfügigen Sehorganen, die nur verschiedene Helligkeitsgrade unterscheiden können, äußerst empfindlich gegen Lichtwechsel sind.

Bispira voluticornis zog auf plötzliche Beschattung den Kiementrichter sofort ein; als das Thier bald darauf wieder hervor kam, gelang der Versuch wiederum. Bei öfterer Wiederholung jedoch reagirte sie nicht mehr. Das sind ähnliche Ergebnisse, wie sie NAGEL von der verwandten *Spirographis Spallanzanii* mittheilt.

Die schon von RYDER (Science 1863) beobachtete Lichtempfindlichkeit von *Serpula contortuplicata* wurde von RAWITZ (46) bestätigt. RAWITZ vergleicht mit dem Verhalten dieser Art das von *Protula* und folgert, dass diese lichtempfindlicher sei, weil sie nach Beschattung stundenlang in der Röhre bleibt, während jene alsbald wieder hervorkommt. Die Thatsache kann ich nach meinen Versuchen völlig bestätigen, die Folgerung muss ich bestreiten: man kann hier nur einen Schluss auf das Temperament der beiden Arten ziehen: *Serpula* ist eben lebhafter als die träge *Protula*, nicht aber weniger lichtempfindlich. Bei *Spirographis* konnte RAWITZ keine Reaktion auf Beschattung feststellen; NAGEL (42) dagegen erhielt eine solche; der positiven Angabe muss hier die negative weichen. Dagegen vermochte NAGEL bei *Serpula* und *Protula* keine Äußerungen des Lichtsinnes zu finden, was mich Wunder nimmt bei der großen Empfindlichkeit, die ich in Übereinstimmung mit RAWITZ dort gefunden habe. ANDREWS (2) giebt an, dass *Hydroides dianthus* Verrill auf

Beschattung sofort reagirt und Herrn Dr. LO BIANCO verdanke ich die Mittheilung, dass nach seinen Erfahrungen *Hydroides uncinata* eine hochgradige Empfindlichkeit gegen Beschattung zeigt.

Die Terebelliden *Amphitrite rubra* und *A. variabilis* strecken im Dunkeln ihre Tentakeln weit vor und breiten ihre verästelten rothen Kiemen aus. Bei plötzlicher Belichtung ziehen sie die Kiemen ganz ein, die Fühler werden nur wenig zurückgezogen; die Reaktion erfolgt nach einer Latenzzeit von etwa einer Sekunde. Bei den am Licht liegenden Thieren sind die Tentakeln ausgebreitet, die Kiemen dagegen meist eingezogen.

An *Arenicola* Grubei machte ich folgende Beobachtungen: ein Thier, das sich in dem Schlamm eingegraben hatte, kam im verdunkelten Glase ganz aus dem Schlamme heraus; bei Belichtung zeigte es sich unruhig und zog schließlich nach einer kleinen Latenzperiode das Vorderende langsam zurück. Die gleiche Beobachtung konnte ich oft wiederholen; wenn sich ein Wurm ganz verbergen konnte, wurden die dem Lichte ausgesetzten Körperteile vollkommen zurückgezogen. — Um die Reaktionen noch deutlicher zu machen, sperrte ich einen Wurm in eine mit Seewasser gefüllte Glasröhre, deren einzelne Theile ich durch angebrachte röhrenförmige Schieber beliebig belichten oder verdunkeln konnte, eine Vorrichtung, die ich bei meinen Versuchen mit dem Regenwurm (21 I) mit Vortheil angewendet hatte. Wurde das Kopfende dem Lichte ausgesetzt, während der übrige Körper im Dunkeln war, so zog der Wurm dasselbe zurück, zwar nicht so schnell wie es der Regenwurm thut, doch immerhin bei $\frac{3}{4}$ cm vorgestrecktem Kopfende in 4—5 Sekunden. Eine angefangene Fortbewegung wird unterbrochen, wenn eine belichtete Stelle in der Bewegungsrichtung auftritt. Das Einziehen des belichteten Schwanzendes erfolgt viel langsamer als das des Kopfendes.

Die zuletzt mitgetheilten Versuche an *Amphitrite* und *Arenicola* haben ein besonderes Interesse deshalb, weil bei diesen Thieren bisher noch keine Augen gefunden sind. Es wäre freilich übereilt, daraus den Schluss zu ziehen, dass ihnen spezifische Organe der Lichtempfindung überhaupt fehlen, und dass diese Empfindung bei ihnen auf andere Weise zu Stande kommen müsse. Freilich ist das Auffinden von Lichtempfindungsorganen sehr erschwert, wenn diese kein Pigment enthalten; das Pigment ist sonst gewöhnlich der Führer. Wie schwierig es ist, ohne diese Führung Augen auf Schnittpräparaten aufzufinden, zumal wenn sie verstreut stehen, das konnte ich bei der Untersuchung der Kiemen von *Protula protula* empfinden, wo das

röthliche Pigment der Augenhülle durch den Alkohol entfernt wird und ich zunächst lange Zeit vergeblich suchte, bis mich die Untersuchung frischer Thiere auf den rechten Weg führte. Wenn man vollends nicht weiß, ob die Organe der Lichtempfindung in der Epidermis, im Bindegewebe oder im Gehirn liegen, so steigt die Schwierigkeit für das Aufsuchen ins Unendliche. Da muss schon ein günstiger Zufall zu Hilfe kommen — dann wird man wohl auch bei diesen Formen Sehorgane auffinden.

Tübingen, Anfang September 1898.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. E. A. ANDREWS, On the Eyes of Polychaeta. A preliminary communication. in: Zool. Anzeiger Bd. XIV. 1891. Nr. 371.
2. Ders., Compound Eyes of Annelids. in: Journ. of Morphology. Vol. V. No. 2. 1891.
3. Ders., On the Eyes of polychaetous Annelids. Ebenda. Vol. VII. 1892.
4. ST. APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Erste Mittheilung. in: Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1897.
5. ED. BÉRANECK, Embryogénie et Histologie de l'Oeil des Alciopides. in: Revue Suisse Zoologique. T. I. 1893.
6. F. BRAEM, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Clap.-Mecz. in: Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.
7. C. BRUNOTTE, Recherches anatomiques sur une espèce du genre Branchioma. in: Travaux de la Station Zool. de Cette. Nancy 1888.
8. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München u. Leipzig 1885.
9. J. CHATIN, Recherches pour servir à l'histoire du batonnet optique chez les crustacés et les vers. II^e partie. Annales des sciences nat. 6. Sér. T. VII. 1878.
10. ED. CLAPARÈDE, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. 2 Bände u. Supplement. 1868 u. 1870.
11. Ders., Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres. Genève 1863 (Extrait des Mémoires de la Soc. de Physique de Genève. T. XVII. 1863).
12. E. EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—1868.
- 12a. Ders., Florida-Anneliden. in: Mem. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XV. 1887.
13. H. EISIG, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 16. Monogr. 1887.
14. J. FRAIPONT, Le genre Polygordius. Ebenda. 14. Monogr. 1887.
15. V. GRABER, Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1880.
16. R. GREEFF, Untersuchungen über die Alciopiden. in: Nova Acta der kais. Leop.-Carol. Akad. der Naturforscher. Bd. XXXIX. Nr. 2. 1876.

17. H. GRENACHER, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges
I. Die Retina der Cephalopoden. in: Abhandl. d. Naturf. Gesellsch.
zu Halle. Bd. XVI. 1884.
18. B. HALLER, Die Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. in:
Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien. Bd. VIII, 2. Heft. 1889.
19. B. HATSCHEK, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden.
Ebenda. Bd. I. 1878.
20. Ders., System der Anneliden. in: »Lotos«. 1893.
21. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei nie-
deren Thieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbri-
ciden. in: Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. — II. Die Augen der Plathel-
minthen, insonderheit der tricladien Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII.
1897. — IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Ebenda. Bd. LXIII. 1898.
22. ET. JOURDAN, Étude anatomique sur le Siphonostoma diplochaetos Otto.
in: Annales du Musée d'histoire nat. de Marseille. Zoologie. T. III. 1887.
23. J. JOYEUX-LAFFUÏE, Étude monographique du Chétopode (Ch. variopeda-
tus Ren.). in: Arch. de Zool. expériment. et gén. 2^e série. T. VIII.
1890.
24. J. VON KENNEL, Die Ableitung der sog. einfachen Augen der Arthropoden,
nämlich der Stemmata der Insektenlarven, Spinnen, Skorpioniden etc.
von Augen der Anneliden. in: Sitzungsber. der Naturforscher-Gesell-
schaft bei der Universität Dorpat. Bd. VII. 1889.
25. Ders., Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden.
Dorpat 1891.
26. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopado-
rhyndus. in: Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
27. A. KÖLLIKER, Über Kopfkriemer und Augen auf den Kiemen. in: Diese
Zeitschr. Bd. IX. 1856.
28. E. KORSCHULT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.
in: Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie. Bd. IV. 1889.
29. Ders., Über Ophryotrocha puerilis. in: Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.
30. A. KROHN, Zoologische und anatomische Bemerkungen über die Aleiopi-
den. in: Archiv für Naturgeschichte. 11. Jahrg. 1845.
31. M. VON LENHOSSÉK, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. in:
Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
32. M. LESSONA, Sull' anatomia degli Polioftalmi. in: Memorie della R. Accad.
delle Scienze. Torino. Ser. II. T. XXXV. 1884.
33. R. LEUCKART, Zur Kenntnis der Fauna von Island. in: Arch. f. Natur-
geschichte. 15. Jahrg. 1849.
34. F. LEYDIG, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphi-
cora. in: Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
35. Ders., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.
36. S. LO BIANCO, Gli Annelidi tubicoli nel golfo di Napoli. in: Atti della R.
Accad. delle Scienze fisiche e matemat. Ser. 2. Vol. V. No. 11.
37. MARION et BOBRETZKY, Annélides du golfe de Marseille. in: Ann. des
sciences natur. 6. sér. T. II. 1875.
38. EL. MECZNIKOW, Beiträge zur Kenntnis der Chätopoden. I. Über die Gat-
tung Fabricia (Amphicora). in: Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865.
39. ED. MEYER, Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus Clap.
in: Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXI. 1882.

40. ED. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VII u. VIII. 1887 u. 1888.
41. JOH. MÜLLER, Mémoire sur la structure des yeux chez les Mollusques gasteropodes et quelques Annelides. in: Ann. des sciences nat. T. XXII. 1831.
42. W. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena 1896.
43. A. DE QUATREFAGES, Études sur les types inférieures de l'embranchement des Annelés: Mémoire sur la famille des Polyophtalmiens. in: Ann. des sciences nat. 3^e série. T. XIII. 1850.
44. Ders., Mémoire sur les organes des sens chez les Annelides. Ebenda.
- 44a. E. G. RACOVITZA, Lobe céphalique et encéphale des Polychètes. in: Arch. Zool. expér. et gén. 3. sér. T. IV.
45. H. RATHKE, De Bopyro et Nereïde. Rigae 1837.
46. B. RAWITZ, Gegensätzlichkeit in der Ausbildung specifischer Sinnes- und Drüsenapparate. in: Sitzungsber. d. Ges. Naturforschender Freunde, Berlin, vom 18. Juli 1893.
47. K. E. SCHREINER, Histologische Studien über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. in: Bergens Museums Aarbog. 1897. Nr. 8.
48. A. E. SHIPLEY, On Phymosoma varians. in: Quarterly Journal of micr. Science. 2. series. Vol. XXXI. 1890.
49. J. W. SPENGEL, Oligognathus Bonelliae, eine schmarotzende Eunicide. in: Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. III. 1881.
50. R. WAGNER, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. I. 1834.

Erklärung der Abbildungen.

Die an den Pfeilen angebrachten Abkürzungen bedeuten:
dors, dorsad; *ventr*, ventrad; *dist*, distad; *med*, mediad; *rostr*, rostrad; *caud*, caudad.

Sonstige Abkürzungen:

<i>au</i> , Auge;	<i>lk</i> , lichtbrechender Körper;
<i>bg</i> , Bindegewebe;	<i>m</i> , Muskel;
<i>bgf</i> , Blutgefäß;	<i>n</i> , Nerv;
<i>bgk</i> , Kern einer Bindegewebszelle;	<i>nst</i> , Nervenstrang;
<i>bm</i> , Basalmembran;	<i>p</i> , Pigmentfleck;
<i>bstr</i> , Bauchganglienkettenkette;	<i>pk</i> , Kern der Pigmentzelle;
<i>c</i> , Cuticula;	<i>pm</i> , Pigmentmasse;
<i>da</i> , Darm;	<i>pz</i> , Pigmentzone;
<i>dz</i> , Sekretzelle;	<i>sbl</i> , Sekretbläschen (an den Augen von Polyophtalmus);
<i>dzk</i> , Kern einer Sekretzelle;	<i>sn</i> , Sehnerv;
<i>ep</i> , Epidermis;	<i>st</i> , Sehstäbchen;
<i>epk</i> , Kern einer Epidermiszelle;	<i>sti</i> , Stiftchenbesatz der Sehzelle;
<i>g</i> , Gehirn;	<i>sz</i> , Sehzelle;
<i>Gr.O.</i> , GREEFF'sches Organ des Alciopiden-Auges;	<i>zk</i> , Kern der Sehzelle;
<i>kn</i> , Knorpelgerüst des Kiemenapparates;	<i>zk</i> , Zellkern.
<i>l</i> , linsenartiger Körper;	

Tafel XXII.

Fig. 1. Vorderes (A) und hinteres (B) Auge von *Nereis cultrifera*, auf einem dorsoventralen Längsschnitt durch den Kopf. Vergr. 230fach.

Fig. 2. Ein Stück der Augenwandung von *Nereis cultrifera* im Medianschnitt. Vergr. 760fach.

Fig. 3. Ganglienzellen mit zwei Kernen aus dem Ganglion opticum eines Vorderauges von *Nereis cultrifera*. Vergr. 600fach.

Fig. 4. Schnitt durch ein hinteres Auge von *Nereis cultrifera*, an dessen lichtbrechendem Körper die faserige Zusammensetzung deutlich hervortritt. Vergr. 400fach.

Fig. 5. Kerne aus der Füllmasse eines Auges von *Nereis cultrifera*. Vergr. 700fach.

Fig. 6. Linkes Auge von *Nereis pelagica* (epitoke Form) im Medianschnitt. Vergr. 100fach.

Fig. 7. »Pupille« des in voriger Figur abgebildeten Auges, stärker (380-fach) vergrößert.

Fig. 8. Querschnitt durch die Stäbchen von *Nereis pelagica* (epitoke Form). Vergr. 760fach.

Fig. 9. Medianer Schnitt durch die »Pupille« des Auges von *Eunice torquata*. Vergr. 430fach.

Fig. 10. Schnitt durch die Retina von *Eunice torquata*. Vergr. 700fach.

Fig. 11. Medianschnitt durch das Auge von *Syllis aurantiaca*. Vergr. 740fach.

Fig. 12. Hinteres Auge von *Hesione sicula* im Medianschnitt. Vergr. 300fach.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Retina von *Hesione sicula*. Der Schnitt geht etwas schräg und trifft links die »Stäbchen«, rechts die Körper der Sehzellen; er zeigt unzweideutig, dass auch diese mit Pigment gefüllt sind. Die dunkeln Punkte zwischen den Stäbchen sind Querschnitte der Sekretträden, die zur Füllmasse verlaufen. Vergr. 700fach.

Fig. 14. Große (Ganglien-?) Zelle aus der Nachbarschaft des Auges von *Hesione sicula*. Vergr. 700fach.

Fig. 15. Auge von *Phyllodoce laminosa* im Medianschnitt. Vergr. 300fach.

Fig. 16. Stäbchen von *Phyllodoce laminosa*. a, im Längsschnitt, b, im Querschnitt. Vergr. 700fach..

Tafel XXIII.

Fig. 17. Medianschnitt durch ein segmentales Auge von *Lysidice viridis*. Vergr. 400fach.

Fig. 18 a, b, c. Drei Querschnitte durch die Sehzellen eines Auges von *Lysidice viridis*; a ist der distalste Schnitt, unmittelbar unter der Cuticula, b der nach innen darauf folgende; der Schnitt c verläuft proximal von den Kernen der Sehzellen. Vergr. 700fach.

Fig. 19. Distaler Theil der Sehzellen und Linse des Auges von *Lysidice viridis* (♀). Vergr. 700fach.

Fig. 20. Auge von *Vanadis formosa*, nach mehreren benachbarten Schnitten zusammengestellt. Vergr. 100fach.

Fig. 21. Stück der Retina von *Alciopa cantrainii* im Querschnitt. Vergr. 800fach.

Fig. 22. Einzelne Stäbchen von *Alciopa cantrainii*. *a-c* im Längsschnitt, *d* im Querschnitt. Vergr. 1000fach.

Fig. 23. Stück der Cornea und der anliegenden Augenwand aus einem Medianschnitt des Auges von *Alciopa cantrainii*. Vergr. 700fach.

Fig. 24. GREEFF'sches Organ aus dem Auge von *Vanadis formosa*. Vergr. 700fach.

Fig. 25. Glaskörperdrüse aus dem Auge von *Vanadis formosa*. Vergr. 500fach.

Fig. 26. Seitlicher Flächenschnitt durch die Cornea des Auges von *Alciopa cantrainii*. Vergr. 400fach.

Fig. 27. Rechtes Auge einer *Alciopa cantrainii*; bei auffallendem Lichte zeigen sich auf der Oberfläche helle glänzende Streifen, welchen Muskelfasern entsprechen. Nach dem frischen Objekte gezeichnet. Vergr. 110fach.

Tafel XXIV.

Fig. 28. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Notomastus lineatus* (kombiniert). Der Schnitt geht etwas schräg, so dass die linke Seite an einer höheren Stelle getroffen ist als die rechte. Vergr. 400fach.

Fig. 29. Kopflappen von *Notomastus lineatus* mit Gehirn und Augen; gepresst. Vergr. 65fach.

Fig. 30. Hälfte eines Querschnittes durch das Vorderende von *Protula protula* mit Gehirn und Augen. Vergr. 100fach.

Fig. 31. Einige Becheraugen von *Protula protula*. Vergr. 800fach.

Fig. 32. Theil des Gehirns mit Augen von *Amphiglena mediterranea*. Vergr. 400fach.

Fig. 33. Pigmentfleck (vier Augenbecher) aus dem Gehirn von *Salma incrustans*. Vergr. 350fach.

Fig. 34. Vorderes Auge von *Spio fuliginosus*, Medianschnitt. Vergr. 700fach.

Fig. 35. Hinteres Auge von *Spio fuliginosus*, Medianschnitt. Vergr. 700fach.

Fig. 36. Medianauge aus dem Gehirn von *Polyophthalmus pictus*. Vergr. 700fach.

Fig. 37. Kleineres (vorderes) Seitenauge von *Polyophthalmus pictus*. Vergr. 900fach.

Fig. 38. Seitenauge von *Polyophthalmus pictus*, aus einem dorso-ventralen Längsschnitt durch den Wurm. Vergr. 750fach.

Fig. 39. Seitenauge von *Polyophthalmus pictus*. Vergr. 800fach.

Fig. 40. Oberer Theil eines Seitenauges von *Polyophthalmus*, etwa senkrecht zur Augenachse geschnitten. Vergr. 700fach.

Fig. 41. Seitenauge von *Armandia polyophthalma*. Vergr. 800fach.

Fig. 42. Querschnitt durch das Vorderende von *Dialychone acustica* mit dem Gehirn (*g*) und Sehzellen (*sz*). Vergr. 60fach.

Fig. 43. Sehzelle von *Dialychone acustica*. Vergr. 800fach.

Fig. 44. Schnitt durch die Sehzellengruppe einer unbestimmten Art (*Chone* sp.?). Vergr. 400fach.

Tafel XXV.

Fig. 45. Augen vom Kopfe einer *Polydora*-Larve (rechte Seite); nach einem frischen, mit Essigsäure behandelten Präparat. Vergr. 400fach.

Fig. 46. Rechtes Auge von *Ophryotrocha puerilis*, nach einem frischen mit Essigsäure behandelten Präparat. Vergr. 400fach.

Fig. 47. Ein gleiches, nach einem Flächenschnitt durch den Wurm. (Die Stiften sind bei dieser Schnitttrichtung nicht getroffen.) Vergr. 400fach.

Fig. 48. Auge von *Ophryotrocha puerilis*, aus einem dorsoventralen Längsschnitt durch das Thier. Vergr. 900fach.

Fig. 49. Auge von *Ranzania sagittaria*. Vergr. 850fach.

Fig. 50. Auge von *Telepsavus costarum*. Vergr. 400fach.

Fig. 51. Zwei rechtsseitige Augen von *Chaetopterus variopedatus*, links die Basis des Fühlers, rechts der Außenrand des Kopflappens. Vergr. 100fach.

Fig. 52. Auge von *Chaetopterus variopedatus*. Vergr. 400fach.

Fig. 53. Rechtsseitiges Kopfauge von *Branchiomma vesiculosum* auf einem horizontalen Längsschnitt durch das Thier. Vergr. 100fach.

Fig. 54. Querschnitt durch das Kopfauge von *Branchiomma*. Vergr. 400fach.

Fig. 55. Dessgleichen. Vergr. 400fach.

Fig. 56. Zwei Sehzellen aus dem Kopfauge von *Branchiomma*. Vergr. 625fach.

Fig. 57. Querschnitt durch das Pigmentorgan von *Spirographis Spallanzanii*. Vergr. 400fach.

Fig. 58. Kopflappen mit Augen von *Siphonostoma diplochaetos*, nach einem frischen, ein wenig gepressten Präparat. Vergr. 50fach.

Fig. 59. Schnitt durch ein Auge von *Siphonostoma diplochaetos*, parallel zur Augenachse geführt. Der wahrnehmende Theil ist ein wenig schematisirt. Vergr. 240fach.

Fig. 60. Schnitt durch ein Auge von *Siphonostoma diplochaetos*, senkrecht zur Augenachse geführt. Vergr. 740fach.

Fig. 61. Augenwandung von *Siphonostoma diplochaetos*, nach Entfernung des Pigments. Etwas schematisch. Vergr. 600fach.

Tafel XXVI.

Fig. 62. Kiemenauge von *Branchiomma vesiculosum* im Median-schnitt. Vergr. 300fach.

Fig. 63. Ein gleiches im Querschnitt. Vergr. 200fach.

Fig. 64. Zwei Einzelaugen eines Kiemenauges von *Branchiomma* nach Entfernung des Pigments. Vergr. 1000fach.

Fig. 65. Querschnitt durch eine Sehzelle von *Branchiomma*. *a* und *b* in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile an der vorigen Figur. Vergr. 1000fach.

Fig. 66. Querschnitt durch ein Kiemenauge von *Branchiomma*, nach Entfernung des Pigments, etwa in der Höhe des Pfeiles *c* an Fig. 64 geführt. Vergr. 1000fach.

Fig. 67. Dessgleichen, etwa in der Höhe des Pfeiles *b* an Fig. 64 geführt. Vergr. 600fach.

Fig. 68. Theil eines Kiemenauges von *Sabella reniformis*, nach Ent-

516 Richard Hesse, Unters. über die Organe der Lichtempfindung etc. V.

fernung des Pigments, im Medianschnitt (Eisen-Hämatoxylinfärbung). Vergr. 700fach.

Fig. 69. Entsprechender Querschnitt, in der Höhe des Pfeiles an Fig. 68 geführt. Vergr. 700fach.

Fig. 70. Zwei Einzelaugen aus einem Medianschnitt durch ein Kiemenauge von *Sabella reniformis* (Hämalaunfärbung). Vergr. 700fach.

Fig. 71. Entsprechender Querschnitt, in der Höhe des Pfeiles an Fig. 70 geführt. Vergr. 700fach.

Fig. 72. Augenreihe von *Hypsicomus stichophthalmus* im optischen Längsschnitt. Vergr. 160fach.

Fig. 73 *a* u. *b*. Einzelne Kiemenaugen von *Hypsicomus*, im Medianschnitt. Vergr. 700fach.

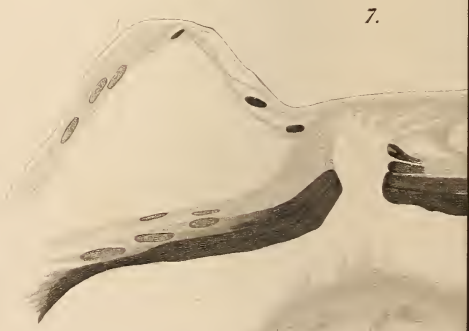
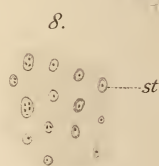
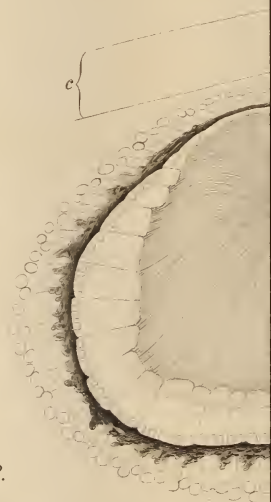
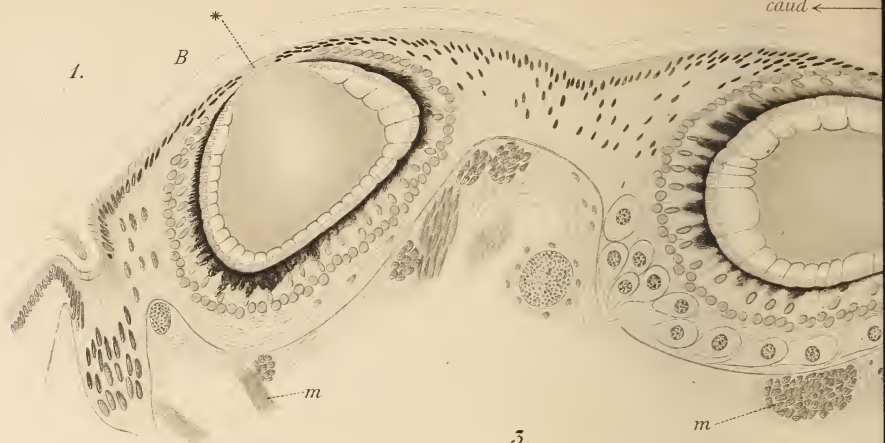
Fig. 74. Querschnitt durch ein einzelnes Kiemenauge von *Hypsicomus*. Vergr. 700fach.

Fig. 75. Sammelange von den Kiemen von *Protula protula*, nach einem frischen Präparate. Man sieht die Zellgrenzen des Kiemenepithels, und darunter die mit Pigmentmantel umgebenen Einzelaugen. Vergr. 350fach.

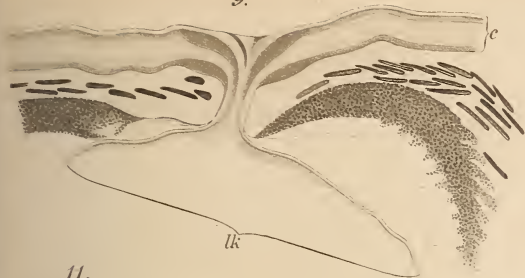
Fig. 76. Gruppe der Linsen eines Sammelauges von den Kiemen von *Protula protula*, an der Körpercuticula hängend. Nach einem Macerationspräparat. Der Pfeil zeigt die Richtung der Kiemenachse. Vergr. 350fach.

Fig. 77. Einzelaugen vom Rumpf von *Leptochone aesthetica*. *a*, senkrecht zur Augenachse gesehen; *b*, parallel der Augenachse gesehen; *c*, ein Doppelaugen, schräg gesehen. Vergr. 350fach.

caud ←



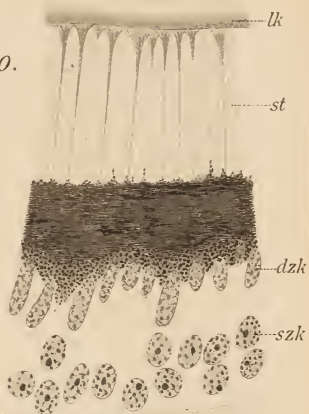
9.



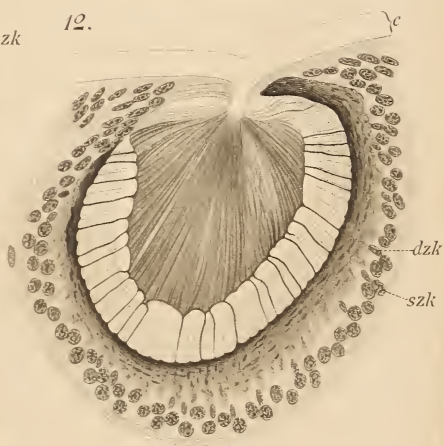
11.



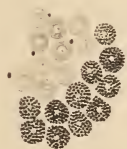
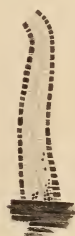
10.



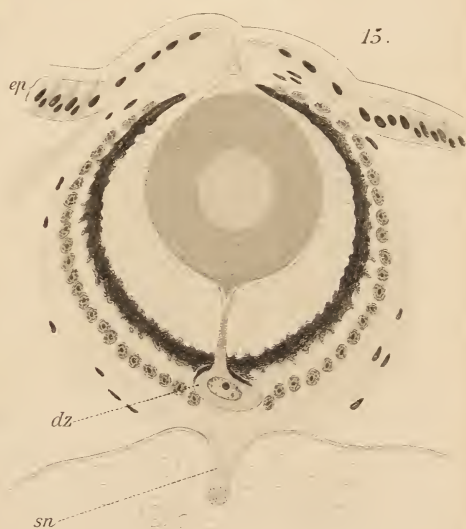
12.

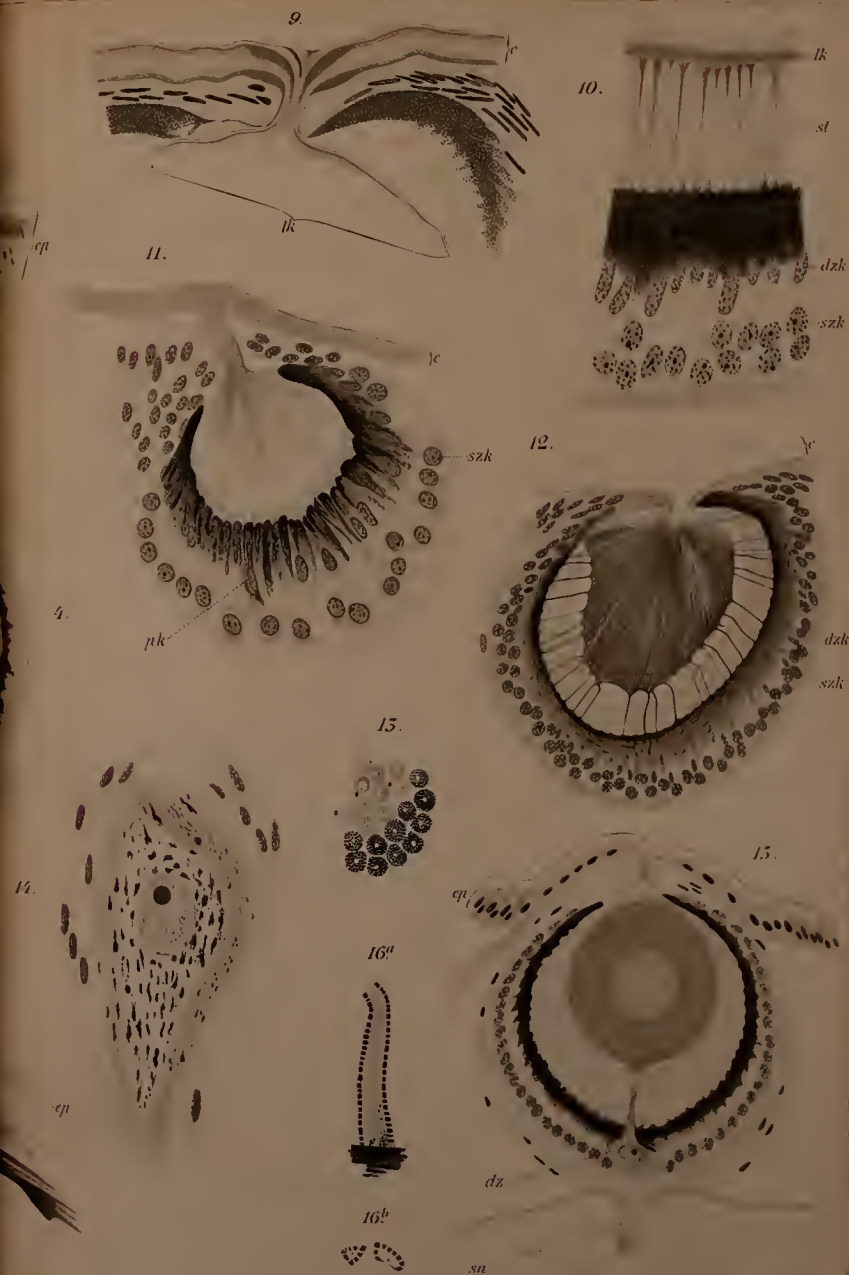
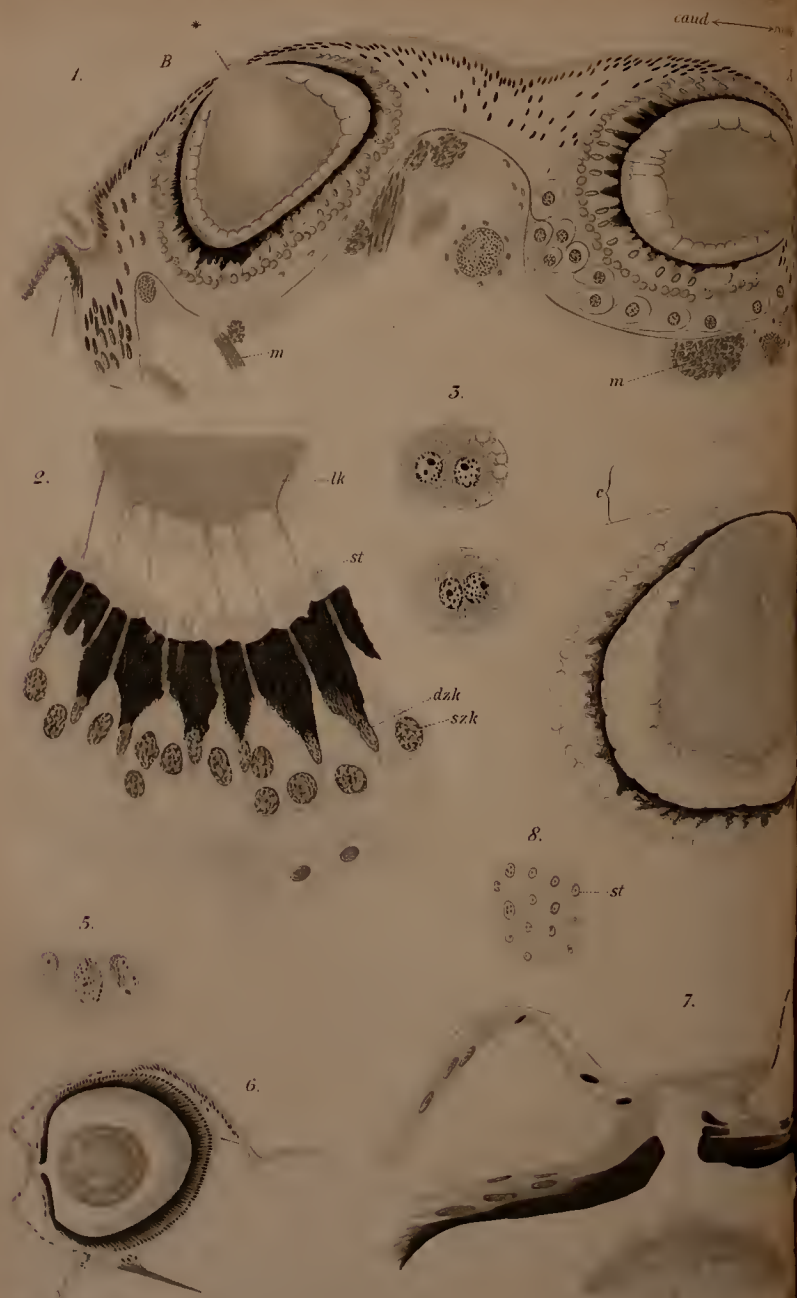


13.

16^a16^b

15.

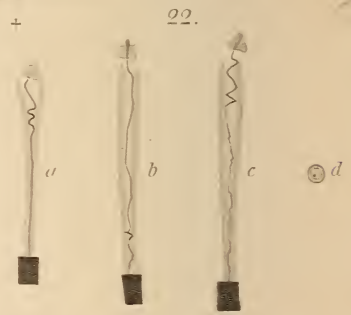
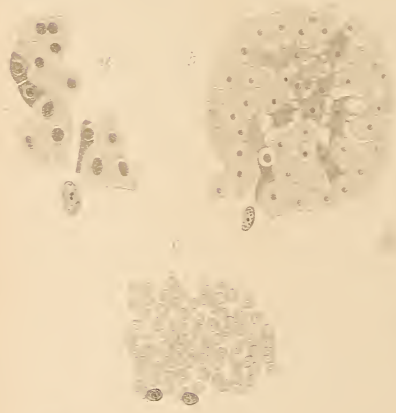




17.



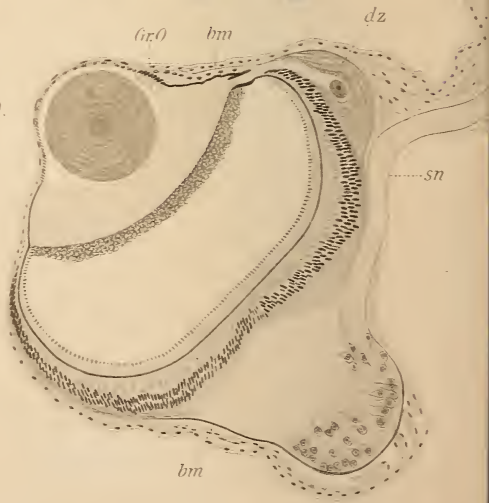
18.



19.



20.



25.

c
ep
bm

25.

24.

ep

27.

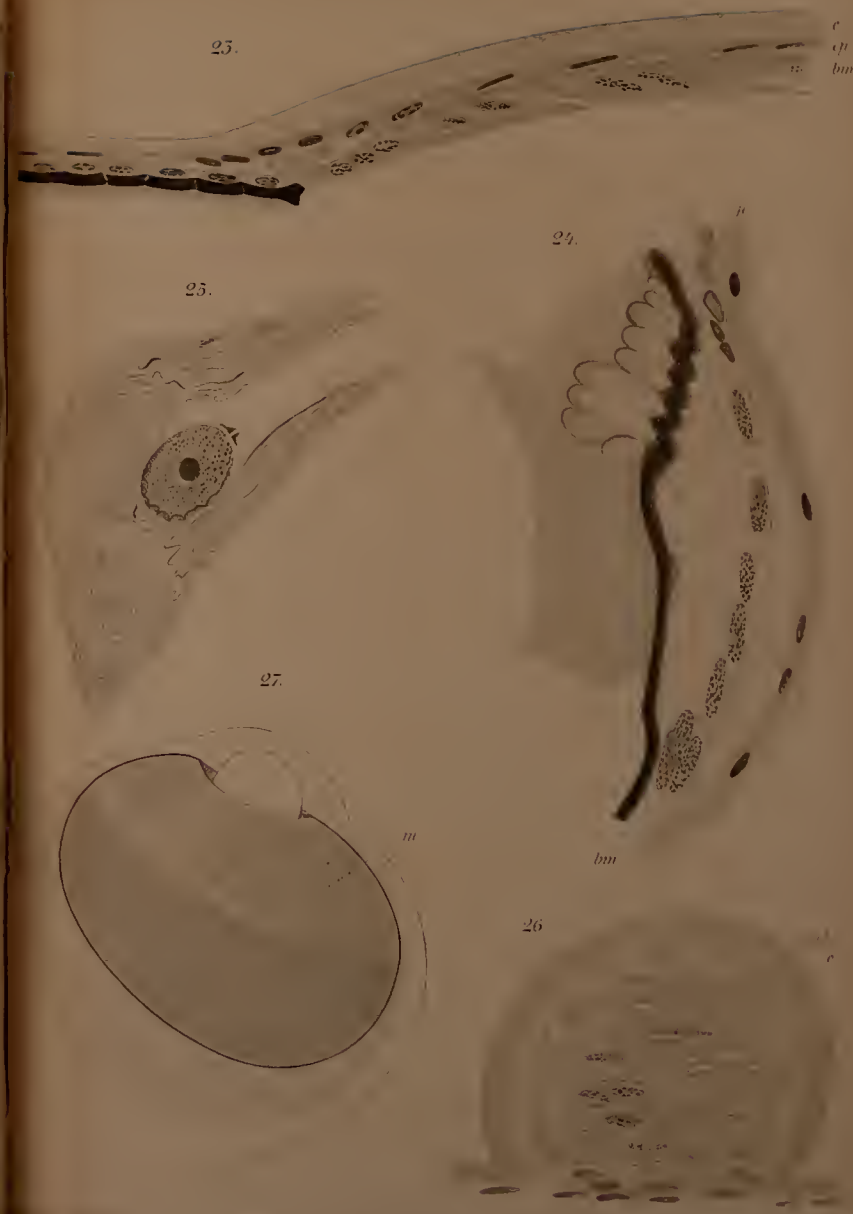
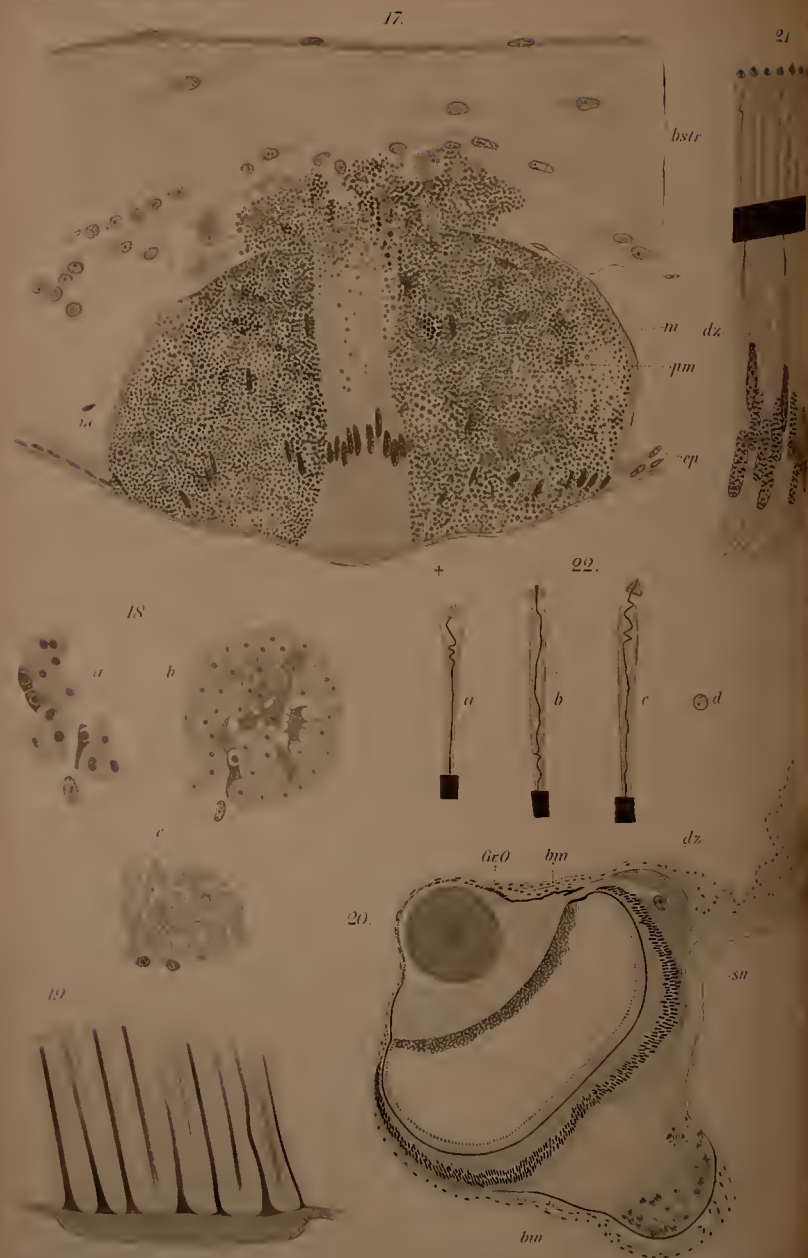
m

bm

26

epk
c



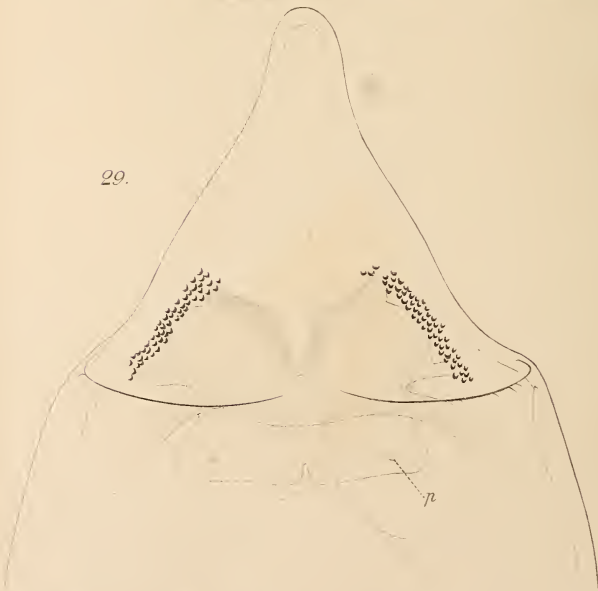


30.

28.



29.



32.



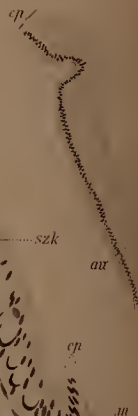
34.





28.

30.



32.



34.



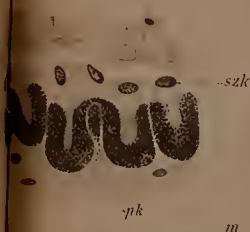
36.



39.



31.



42.



35.



37.



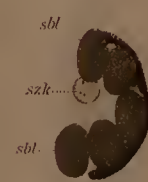
38.



41.



40.



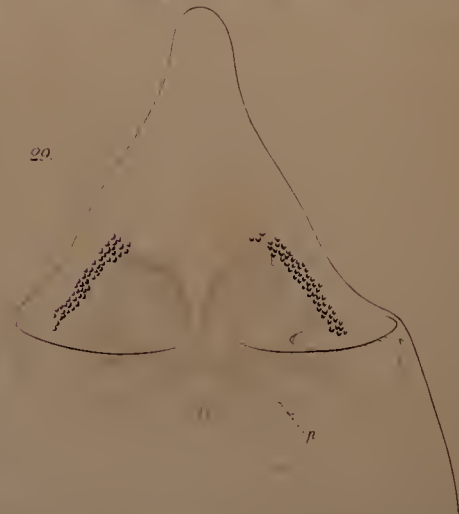
45.



44.

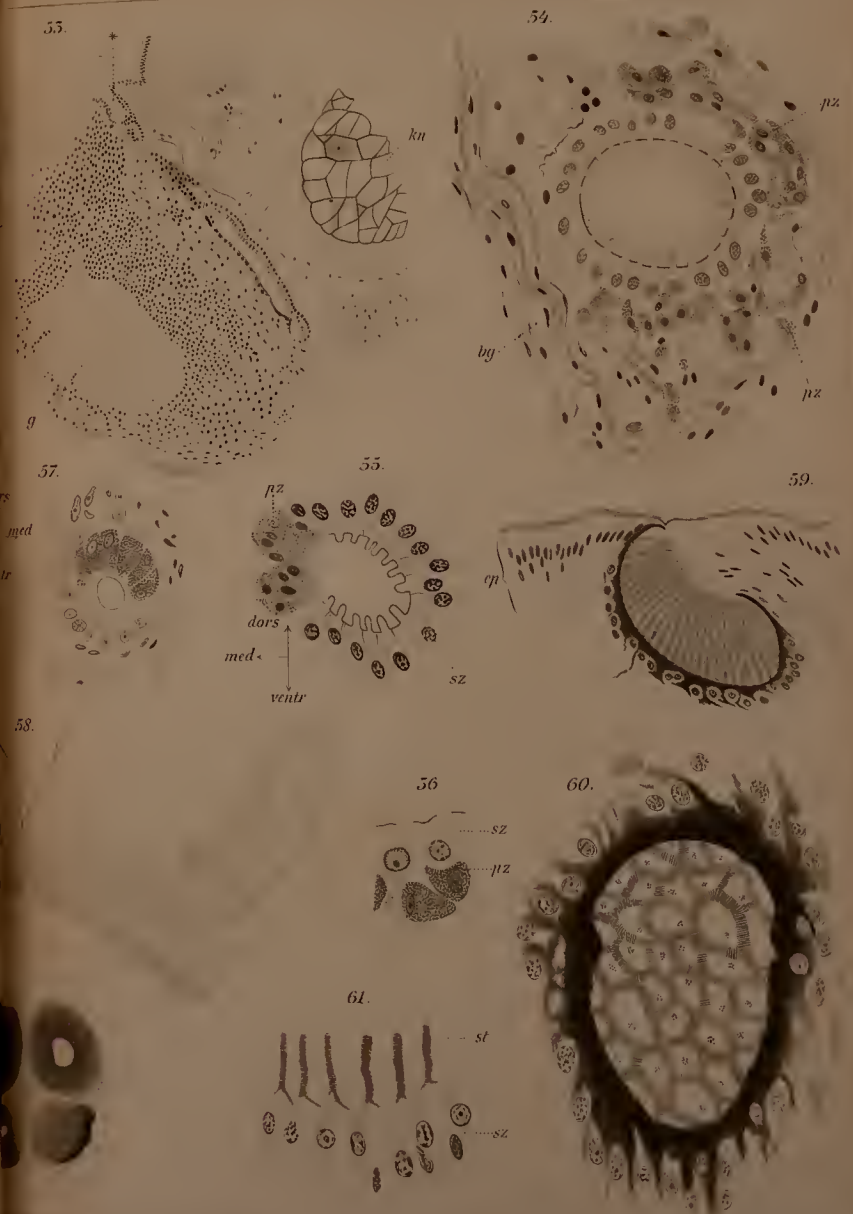
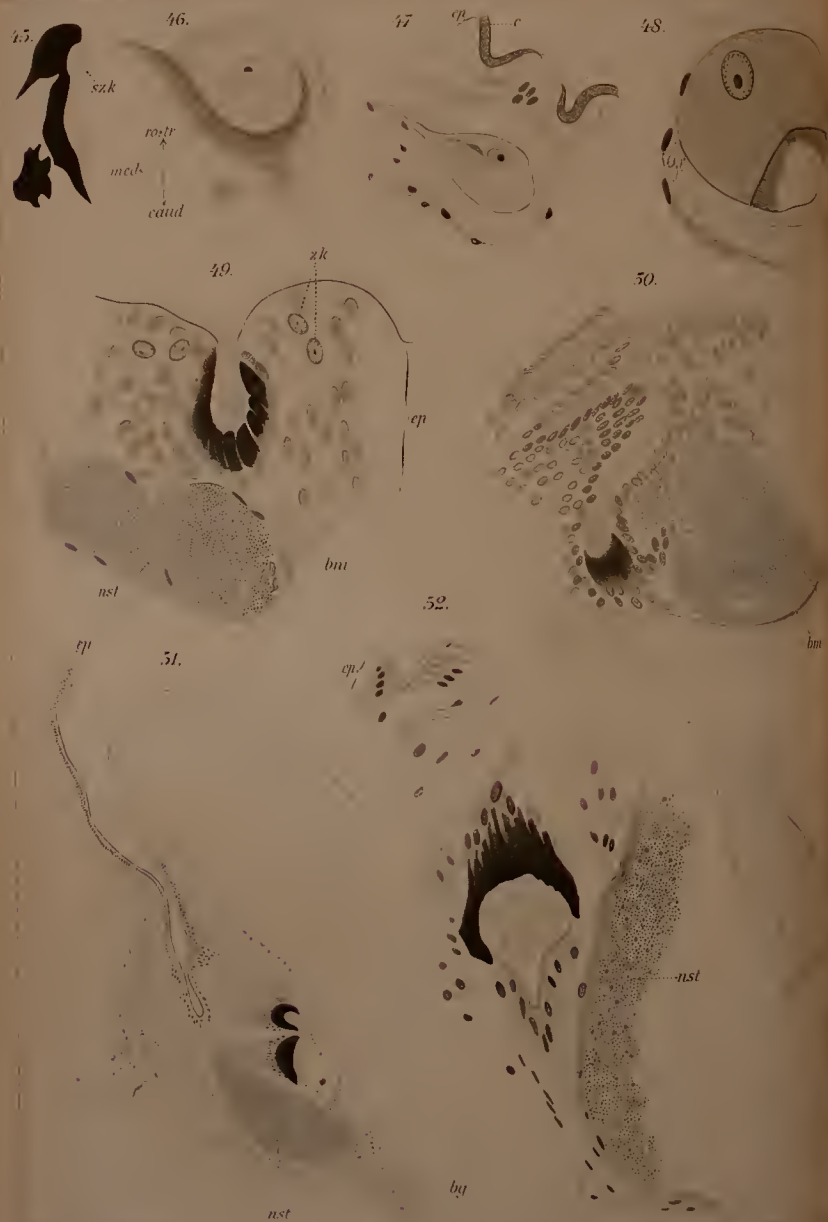


29.

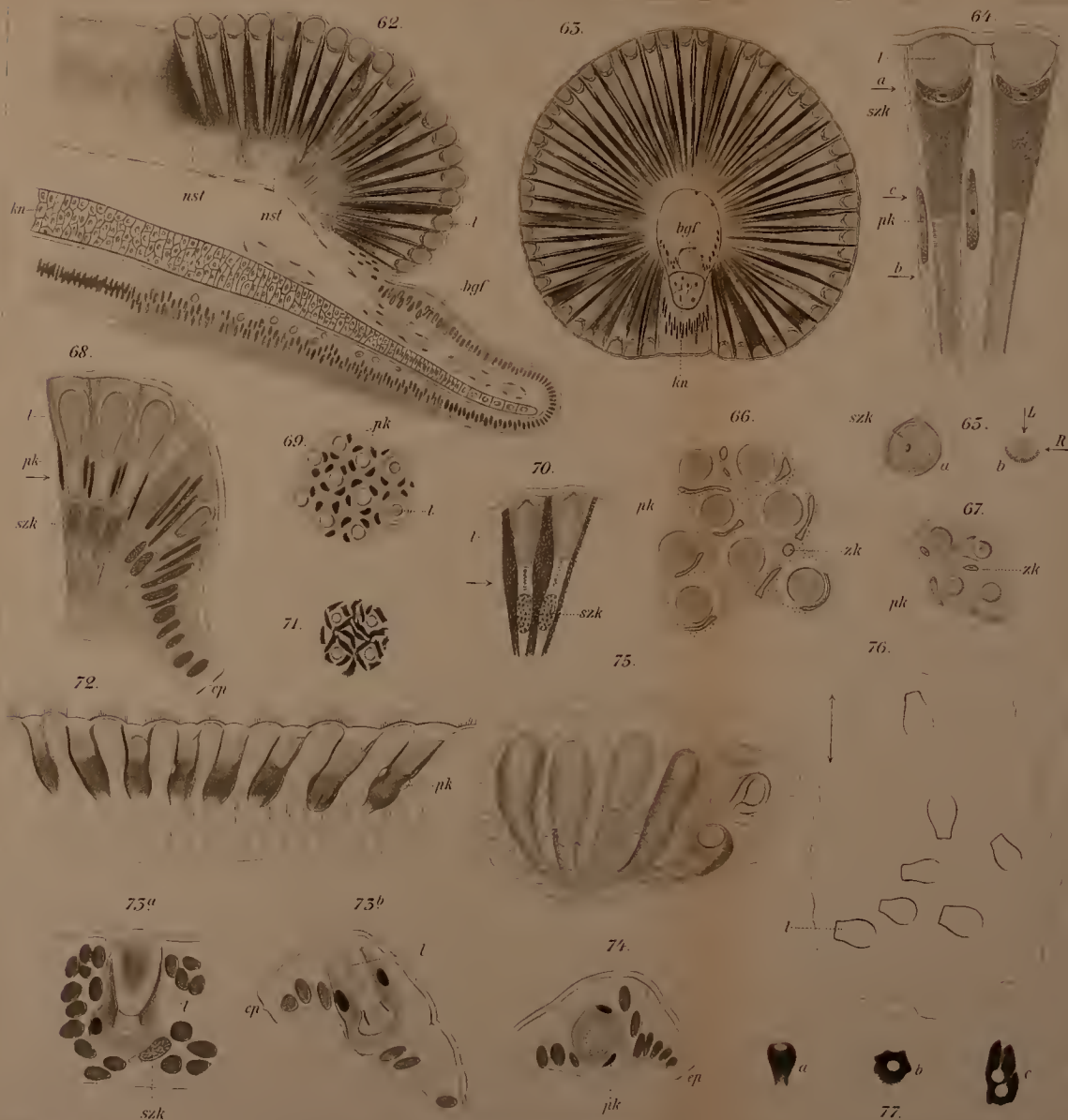












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1898-1899

Band/Volume: [65](#)

Autor(en)/Author(s): Hesse Richard

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. V. Die Augen der polychäten Anneliden. 446-516](#)