© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen.

Von

Eugen Widmann

aus Frankfurt a. M.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XV—XVII und 4 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 259
Technisches 260
I. Stellung und Benennung der Spinnenaugen 262
II. Anatomie und Histologie 267
A. Allgemeine Orientierung über den gröberen Bau 267
B. Der feinere Bau der invertierten Augen 268
1. Bauprinzip 268
2. Linse 269
3. Glaskörper 270
4. Retina 272
5. Retinazelle 273
6. Recipierende Elemente (»Stäbchen«) 275
7. Zwischengewebe und postretinale Membran 282
8. Nervus opticus 284
9. Muskeln und das den Augenbulbus umgebende Gewebe . . . 286
C. Der feinere Bau der convertierten Augen 288
a. Bauprinzip 288
b. Convertierte Augen mit trichterförmigem Tapetum (Netzspinnen) 289
1. Linse und Glaskörper 290
2. Retina 292
3. Recipierende Elemente (Rhabdomplatten) 295
c. Convertierte Augen mit rostförmigem Tapetum (freilebende Spinnen) 296
1. Linse und Glaskörper 296
2. Retina 297
3. Recipierende Elemente 302
d. Convertierte Augen mit trichterförmigem und rostförmigem Tapetum (Scheitelauge bei *Epeira*) 304

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seite
III. Zusammenfassung und Allgemeines 306
Literaturverzeichnis 307
Erklärung der Abbildungen 308

Einleitung.

Die Erforschung der Ocellen der Arachniden hat schon seit der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Aufmerksamkeit mancher Forscher in Anspruch genommen. Dennoch sind, wegen der Fülle des Materials, nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl Arachniden in bezug auf den feineren Bau ihrer Sehorgane eingehender geprüft worden. Dies veranlaßte mich, auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. O. Bütschli, nähere Untersuchungen über den feineren Bau der Sehorgane, speziell bei den Araneinen anzustellen. Ich fühle mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinem hochgeschätzten Lehrer für seine ständige Teilnahme und seinen Rat, mit dem er mich bei der Ausführung meiner Untersuchungen nach jeder Richtung hin auf die liebenswürdigste Weise unterstützte, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Schuberg für seine wertvollen technischen Ratschläge bei der Ausführung der Präparate, wie auch der Abbildungen.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen sammelte ich in der Umgegend von Heidelberg und Frankfurt a/M. im Sommer und Herbst 1906 und im Frühjahr 1907.

Zur Bestimmung benutzte ich die Tabellen von Dahl (83) und Bösenberg (01/03).

Zur Verfügung standen mir auf verschiedenste Weise konservierte Exemplare folgender Gattungen:

1. Euetrioidae Thorell.
   *Epeira diadema*ta Clerck.
   Epeira sclopetaria Walck.
   Epeira dromedaria Walck.
   Zilla x-notata Cl.
   Meta segmentata Cl.
2. Theridioidae Menge.
   Theridium tepidarium C. L. Koch.
3. Agelenoidae Th.
   Tegenaria domestica Cl.
   Argyroneta aquatica Cl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. Dictynoidae Th.
   Amaurobius ferox C. L. K.
5. Drassoidae Th.
   Drassus scutulatus C. L. K.
   Prosthesima pedestris C. L. K.
6. Dysderoidae Th.
   Dysdera crocota L. K.
7. Lycosoidae Th.
   Lycosa agricola Cl.
   Pisaura mirabilis Cl.
   Dolomedes fimbriatus Cl.
   Tarentula (sp.?) Cl.
8. Heteropodoidae Th.
   Micrommata virescens Cl.

Technisches.

Zur Konservierung benutzte ich die verschiedensten Gemische. Die besten Dienste leisteten mir Sublimatgemische, Sublimatalkohol, Sublimateisessig und die von Nowikoff (05, S. 433) so besonders empfohlene Gilsonsche Flüssigkeit, sowie Osmiumgemische. Von dem letzteren verwandte ich fast ausschließlich und mit gutem Erfolge die Flemmingsche Lösung.

Um schnellstes Eindringen dieser Flüssigkeiten zu ermöglichen, ist es jedoch unbedingt nötig, den Ocellen tragenden Teil des Cephalothorax mit einer feinen Schere abzupräparieren. Ich habe die angeführten Flüssigkeiten dann teils heiß, teils kalt angewandt und in beiden Fällen gute Konservierung des Gewebes erzielt.

Wie bei fast allen Arthropoden erschwert die Cuticula die Herstellung dünner Schnittserien außerordentlich. Ich bin diesem Übelstande auf verschiedene Weise begegnet. Am häufigsten habe ich nach dem Einbetten, wie es Hesse (01, S. 349) empfiehlt, teils mit einem feinen Messer, teils mit dem Mikrotom, erst die Linse entfernt und nochmals eingebettet. Da mir aber auch daran lag, die Linsenstruktur und die Zusammenhänge der Linse mit dem Gewebe zu studieren, so mußte ich auch versuchen, nach vorherigem Erweichen die Objekte mit der Linse zu schneiden.

Vorzügliche Dienste leistete mir hierbei die für diesen Zweck oft empfohlene Salpetersäure. Ich wandte ein Gemisch von 10 Teilen Alkohol 95% und 1—1½ Teilen HNO_3 (63%) an. Objekte, die auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diese Weise je nach der Größe 12—36 Stunden behandelt waren, konnten mit der Cuticula noch gut 5 μ geschnitten werden. Zum Studium der feinsten Strukturen benutzte ich natürlich nur Objekte, an denen die Cuticula entfernt war, und die mir daher gestatteten, Schnitte von 2 μ und vereinzelt noch dünnere zu erreichen[1].

Da das Zwischengewebe aller Spinnenaugen stark mit Pigment erfüllt ist, ist es nötig, pigmentierte Schnitte mit pigmentfreien zu vergleichen. Anfänglich habe ich nach der von Nowikoff (05, S. 433) verwendeten Methode in toto entpigmentiert, indem ich die abpräparierten Stücke des Cephalothorax auf Watte in Alkohol 95%, dem einige Tropfen HNO_3 und eine Messerspitze $KClO_3$ zugefügt waren, legte. Jedoch ergab sich dabei der Übelstand, daß ich dem Objekt von außen nicht ansehen konnte, ob es vollständig entpigmentiert war oder nicht. Meist saß das Pigment an Stellen, deren Histologie für die Auffassung der Augen wichtig ist, wie z. B. in der Iris, trotz langer Einwirkung noch fest. Ich beschloß daher, da ich doch keine Färbungen in toto vornahm, erst auf Schnitten zu entpigmentieren, und kann dies besonders empfehlen, da man den Vorgang hier von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop kontrollieren kann.

Zum Bleichen der Schnitte verwertete ich die oxydierende Wirkung des Wasserstoffsuperoxyds und des freien Chlors, und zwar letzteres am häufigsten. Im Färbeglas stellte ich mir eine Mischung von drei Teilen Alkohol 95% und einem Teil frischem Chlorwasser her. Diese Mischung bleicht außerordentlich gut. Nach etwa 1 Stunde sind die Schnitte völlig pigmentfrei und können nach gutem Auswaschen in Wasser mit jeder beliebigen Farbe tingiert werden. Die Mischung hat ihre entpigmentierende Wirkung verloren, sobald sie farblos geworden ist und den charakteristischen Geruch des Acetaldehyds angenommen hat, durch Oxydation des Alkohols und Bildung von Salzsäure.

Färbungsmethoden. Für Übersichtsbilder benutzte ich öfters Hämatoxylin-Eosin, meistens jedoch die von Weigert (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie Bd. XXI, S. 1) angegebene vorzügliche Kernfarbe mit Hämatoxylin-Eisenlack, die mir Herr Prof. Schuberg warm empfohlen hatte. Nach dieser Kerntinktion färbte ich mit 1%igem wässerigen Säurefuchsin, da die von Weigert angegebene Nachfärbung mit dem van Gieson'schen Gemisch hier gar keine brauchbaren Resultate lieferte.

[1] Da beim Anfertigen solch dünner Schnitte selbst das schärfste Messer nicht mehr gleichmäßig arbeitet, schwankte die erlangte Dicke wohl zwischen 3 und 1 μ.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Untersuchung der Strukturen nahm ich nur die dünnsten Schnittserien und habe diese mit Erfolg mit Eisenhämatoxylin nach Bütschli und Heidenhain gefärbt. Ebenfalls vorzügliche Strukturbilder lieferte mir die Dahliafärbung nach Schuberg (diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 193).

Zum Nachweis der früher so oft beschriebenen Neurofibrillen habe ich außer den Eisenhämatoxylinmethoden auf mehreren Schnitten die Nachvergoldung nach Apáthy (Mitteil. zoolog. Station Neapel Bd. XII, 1897, S. 729) versucht. Die Resultate dieser Färbungen werden noch einzeln geschildert werden.

I. Benennung und Lage der Augen.

Schon in meiner vorläufigen Mitteilung (07) habe ich in kurzen Zügen das hervorgehoben, was ich an den mir damals zu Gebote stehenden sieben Arten feststellen konnte. Bis zum Abschluß der vorliegenden Untersuchung habe ich die Sehorgane der 17 obengenannten Spinnenarten geprüft. Ich bin somit imstande, über die Augen von Vertretern fast aller wichtigeren Familien berichten zu können. Die Fülle des Materials zwingt mich, den Bau der Augen der obengenannten Spinnen nicht einzeln zu beschreiben, sondern zunächst die Augen in ihrer Gesamtheit zu betrachten, dann die einzelnen Elemente zu schildern und auf die Abweichungen dieser oder jener Art hinzuweisen.

Da ich an dieser Stelle nicht beabsichtige, ausführlicher auf die historische Entwicklung der Erkenntnis des so kompliziert gebauten Spinnenauges einzugehen, so schicke ich nur das voraus, was zum Verständnis des sog. »Dimorphismus« der Ocellen nötig ist. Im übrigen werde ich die Befunde früherer Autoren an den entsprechenden Stellen anführen, um sie zum Teil bestätigen, zum Teil aber auch erweitern und berichtigen zu können.

Grenacher (79) hat zuerst die Ocellen mehrerer Spinnen eingehend untersucht. Schon er erkannte, daß die Augen der Spinnen »dimorph« gebaut sind, daß also bei jeder Spinne zwei völlig voneinander verschiedene Augenarten vorhanden sind. Über diesen »Dimorphismus«, wie er es nennt, konnte er keine Angaben machen, da er sich mit der Entwicklungsgeschichte der Augen nicht näher beschäftigt hat.

Bertkau (86) bestätigte diese Angaben und erweiterte sie, indem er nachwies, daß die beiden Mittelaugen der ersten Reihe bei allen Spinnen gleich gebaut sind, während die sechs übrigen von jenen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschieden, aber wiederum unter sich gleich sind. Er nannte die beiden ersteren »Hauptaugen«, die sechs übrigen »Nebenaugen«.

Wie bekannt, handelt es sich bei dieser Verschiedenheit um die Tatsache, daß in den sog. »Hauptaugen« der Kern der Retinazellen proximal von den Stäbchen liegt, während in den Nebenaugen, die ein Tapetum besitzen, die Retinakerne distal von den Stäbchengebilden liegen. Den Grund dieser scheinbaren Umkehrung der Retinazellen in einem der beiden Augentypen konnte auch Bertkau nicht erklären.

Graber (80) hatte die Spinnenaugen auf Grund der oben erwähnten Tatsache in »Augen mit postbacillärem Kern« (Hauptaugen) und »Augen mit präbacillärem Kern« getrennt, um damit die Lage des Kernes zu den Stäbchen hervorzuheben.

Später fand Kishinouye (91), daß die Augen der Spinnen mit denen der Skorpione nach Bau und Entwicklung homolog seien. Er schlug deshalb vor, sie nach Analogie der Bezeichnung der Skorpionaugen »Lateral- und Medianaugen« zu nennen, um eine Übereinstimmung der Augenbenennung in der Klasse der Arachnoideen herbeizuführen. So sagt er (91, S. 383):

»The lateral eyes of spiders were called« ‚Augen mit präbacillärem Kern' by Graber, and ‚Nebenaugen' by Bertkau, but as they are homologous as a whole to the lateral eyes of scorpions and to the lateral compound eyes of *Limulus*, I propose to call them lateral eyes, . . .«

Auch Hentschel (99, S. 515) bemerkt, daß er die Bertkauschen Benennungen nicht für ganz berechtigt halte, und daß dadurch nur »ein morphologisches Verhältnis zum Ausdruck gebracht würde, denn in biologischer Beziehung dürften die ‚Nebenaugen' keineswegs den ‚Hauptaugen' gegenüber eine untergeordnete Rolle spielen«. Nur um neue Bezeichnungen zu vermeiden, hat Hentschel die alten beibehalten, trotzdem er nachweisen konnte, daß die sog. Hauptaugen invertiert und die Nebenaugen vertiert seien.

Auf Grund der Befunde Kishinouyes, der für die Entwicklung der Augen von *Agalena* ähnliches nachwies, hatten nun Korschelt und Heider (90) der Unterscheidung zwischen Haupt- und Nebenaugen eine größere Bedeutung beigelegt (S. 594): »die Haupt- und Nebenaugen sind nicht nur durch den Bau, sondern auch durch den Modus ihrer Entwicklungsgeschichte verschieden, wodurch eine derartige (?) Bezeichnung berechtigt wäre«.

Die letztgenannten Autoren halten also diese Unterscheidung für berechtigt. Es bleibt dabei jedoch unklar, ob sie damit nur haben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ausdrücken wollen, daß die Unterscheidung zwischen beiden Augentypen berechtigt sei, oder daß gerade diese Benennungen hier am Platz seien.

Schon früher (07) wies ich darauf hin, daß ich aus anatomischen, biologischen und besonders ontogenetischen Gründen die Bertkauschen Benennungen nicht beibehalten könne und daher die Bezeichnungen: Invertierte und Convertierte[1] Augen vorschlage.

Ich möchte gleich hier betonen, daß ich auch für diejenigen invertierten Augen, die infolge späterer »Reversion« den Anschein eines einfachen, convertierten Auges gewähren können, und die Schimkewitsch (06, S. 66) sekundär nicht invertierte Augen nennt, die Benennung invertierte beibehalten möchte, da sie alle durch Inversion entstanden sind. Im folgenden will ich die Gründe anführen, die mich zu der Änderung bewogen. Schon Bertkau (85), der die Bezeichnung zuerst aufstellte, mußte zugeben (S. 628), daß die Hauptaugen mancher Spinnen unvollkommener gebaut seien als die Nebenaugen, und daß sie vor diesen nur die Accommodationsmuskeln voraus haben.

Man könnte aber aus Bertkaus Bezeichnungen leicht schließen, daß die physiologische Leistungsfähigkeit dieser »Hauptaugen« (vordere Mittelaugen) bedeutender sei als die der »Nebenaugen«. Schon aus diesem Grunde möchte ich diese Namen verwerfen, denn wie ich schon früher (07) für die Nebenaugen von *Lycosa* zeigte, deutet ihre Größe sowie ihr Stäbchenreichtum auf eine bedeutendere Sehschärfe (Textfig. 1*b*), als die der Hauptaugen hin. Auch die Anwesenheit eines reflektierenden Tapetums berechtigt wohl zu diesem Schlusse. So besitzt auch das Nebenauge bei einer *Lycosa* nach Bertkaus annähernd genauer Zählung etwa 2500 Stäbchengebilde, während ich die des Hauptauges nur auf etwa 280—310 schätzen konnte. Nicht ohne Interesse ist auch wohl, daß bei der von mir untersuchten *Dysdera* die »Hauptaugen« völlig fehlen und nur die sechs »Nebenaugen« vorhanden sind.

Nun hat Kishinouye (91) in dankenswerter Weise den Versuch gemacht, die Augen aller Arachnoideen zu homologisieren, indem er überall zwischen Lateral- und Medianaugen unterschied.

---

[1] Ich schlage vor, die Bezeichnung »convertiert« statt der seit einiger Zeit eingebürgerten »vertiert« zu gebrauchen; einmal deshalb, weil »vertiert« keinen Gegensatz zu »invertiert« ausdrückt, sondern eigentlich dasselbe besagt, während convertere doch wenigstens auch in der Bedeutung von »hinwenden oder zuwenden« gebraucht wird. Zweitens aber wird dadurch der häßliche Doppelsinn vermieden, welchen »vertiert« in der neueren deutschen Orthographie unwillkürlich erhält.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Doch lassen sich diese Bezeichnungen nicht bei allen Spinnen auf die Augenstellung anwenden, denn nach ihm wären dann auch die Mittelaugen der zweiten Reihe, die genau in der Mitte des Kopfabschnittes liegen, Lateralaugen.

Ursprünglich beabsichtigte ich nicht, die Terminologie wiederum zu ändern. Jedoch überzeugte ich mich im Laufe der eingehenden Untersuchung der Anatomie und Entwicklung, daß es am vorteilhaftesten sei, die Benennungen Invertierte und convertierte Augen einzuführen. Ich beschreite damit den von KISHINOUYE angebahnten Weg der Homologisierung der Ocellen aller Arachnoideen.

Die Entstehung der »Hauptaugen« durch Einstülpung wurde schon früh durch LOCYS (86) und MARKS Arbeiten (87) bekannt. Diese Autoren schrieben auch den Nebenaugen Inversion zu.

KISHINOUYE (91) war der erste, der für *Agelena* nachwies, daß die Entwicklung der »Lateralaugen« auf einem einfachen Einsenkungsprozeß der Hypodermis ohne Inversion beruhe. HENTSCHEL (99) fand dasselbe bei *Lycosa*. Ich selbst kann diese Befunde für *Lycosa* bestätigen und habe bei *Epeira*, *Zilla*, *Meta*, *Tegenaria* und *Argyroneta* ebenfalls gefunden, daß die sog. Nebenaugen einfache convertierte Augen sind. Als Belege der Entwicklung der invertierten Augen dienen mir ein sagittaler Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 1) und ein horizontaler Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 2) durch die Augenanlage eines Embryos von *Epeira*, dessen Alter ich mir leider nicht genau notiert habe. In Fig. 1 ist die Einstülpung noch besonders gut zu sehen. Fig. 3 und 4 zeigen dagegen die erste Entstehung des convertierten Auges aus einer einfachen Einsenkung ohne Umkehrung. Besonders Fig. 3 zeigt, daß der zur späteren Retina werdende Teil der Hypodermis (Fig. 3 *rt*) einfach einsinkt, während die seitlich von dieser Einsenkung liegenden Zellen in die Länge wachsen und zum Teil distal von der Retina (Fig. 4 *gl*), zum Teil proximal (Fig. 4 *pig.zw*) eine Lage von Zellen bilden.

Wie bereits oben bemerkt, sollen diese Abbildungen 1—4 nur als Belege für die Richtigkeit der von mir vorgeschlagenen Bezeichnungen »invertierte und convertierte Augen« dienen, da ich in dieser Arbeit nicht beabsichtige, die Entwicklung ausführlicher zu behandeln.

Bevor ich zu meinem eignen Thema übergehe, möchte ich noch betonen, daß die von mir vorgeschlagenen Benennungen auch auf die Ocellen der übrigen Arachnoideen passen, da fast überall außer zwei invertierten Augen noch mehrere convertierte vorkommen, soweit die Entwicklungsgeschichte bekannt ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Augenstellung ist bei den einzelnen Spinnen sehr verschieden und spielt in der Systematik eine überaus wichtige Rolle. Sie ist völlig abhängig von der Lebensweise der betreffenden Spinnen. Zunächst möchte ich die Stellung der Augen am Cephalothorax etwas näher betrachten und dann zur Richtung der Sehachsen übergehen.

Die Klasse der Spinnen zerfällt nach Bösenberg (01/03) in zwei große Untergruppen:

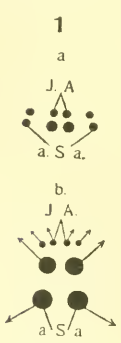
1) Spinnen mit acht Augen,
2) Spinnen mit sechs Augen.

Zu letzteren gehören nur einige wenige Gattungen. Zu ersteren dagegen die große Mehrzahl der bekannten Spinnen.

Bösenberg teilt diese dann wieder ein in

a. Spinnen mit zwei Augenreihen,
b. Spinnen mit drei Augenreihen.

Diese Einteilung schließt zugleich eine weitere in bezug auf die Lebensweise der einzelnen Spinnen ein. Fast alle Spinnen mit zwei Augenreihen bauen Fangnetze, um ihre Beute darin zu verstricken (Sedentaria, Netzspinnen); während die Spinnen mit drei Augenreihen nie Fangnetze bauen, sondern ihre Beute im Sprunge erreichen (Vagabundae, freilebende Spinnen). Wir werden sehen, daß diese beiden Gruppen sowohl hinsichtlich der Stellung als besonders des Baues der Augen differieren, und daß die Augen der freilebenden Spinnen naturgemäß weit höher entwickelt und vollkommener sind, als die der Netzspinnen.



Textfig. 1.

a, Augenstellung von *Epeira*. *b*, Augenstellung von *Lycosa*. *J.A*, die invertierten Augen. Die Pfeile geben die Richtung der Augenachsen an. *a.S.a*, äußere Seitenaugen der 2. bzw. 3. Reihe.

Betrachten wir zunächst die für die Netzspinnen charakteristische Stellung der Augen. Textfig. 1 *a* gibt die Augenstellung bei *Epeira* an. Die beiden Augenreihen stehen am vorderen oberen Rande des sog. Cephalothorax. Die beiden Mittelaugen der vorderen Reihe sind die invertierten Augen (*J.A*). Für die Netzspinnen ist, wie gesagt, die Stellung der beiden Augenreihen in zwei mehr oder weniger geschweiften Linien, nur am vorderen oberen Rande des Cephalothorax charakteristisch, so daß der Sehkreis der Augen nur nach vorn liegt. Alle Netzspinnen bauen nun ein Fangnetz und die meisten, im Anschluß daran, eine Wohnungsröhre, von wo aus sie das Netz überschauen können. Aus diesem Grunde ist es vorteilhaft, wenn möglichst alle Augen ihre Richtung nach vorn nehmen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ganz anders dagegen stehen die Augen der freilebenden Spinnen (Vagabundae), die weder ein Fangnetz noch ein Wohnungsnetz bauen. Als Beispiel wähle ich die weit verbreitete *Lycosa*. Diese Spinne lebt immer am Boden und erbeutet ihre Nahrung im Lauf und Sprung. Sie muß daher einen möglichst großen Gesichtskreis besitzen, um ihre ganze Umgebung beobachten zu können, und ihre Augen müssen besonders scharf sein, damit sie die Beute in sicherem Sprunge erreichen kann. Deshalb sind die Seitenaugen der zweiten Augenreihe weiter rückwärts verlegt und bilden eine dritte Reihe (Textfig. 1 *b a.S.a.*). Dazu kommt, daß speziell bei den freilebenden Spinnen sich auf dem Cephalothorax ein scharf ausgeprägter Kopfabschnitt erhebt, an dessen seitlicher Wölbung die vier großen convertierten Augen sitzen. An der vorderen vertikalen Fläche dieses Kopfabschnittes stehen die vier Augen der ersten Reihe. Die Achsen der beiden convertierten Augen der ersten Reihe bilden einen Winkel von 90° untereinander. Der Gesichtskreis der Augen der ersten Reihe liegt also nur vor der Spinne. Interessant ist ferner noch, daß die Achse der invertierten Augen (Textfig. 1 *b J.A*) genau horizontal verläuft, während die der convertierten Augen der ersten Reihe immer etwas nach unten gerichtet ist.

Die vier großen convertierten Augen der zweiten und dritten Reihe stehen an den seitlichen, gewölbten Flächen des Cephalothorax und übersehen den ganzen Raum neben, über und hinter der Spinne. Dies kommt dadurch zustande, daß die Achsen der Augen der zweiten Reihe nach vorn oben und seitlich, die der dritten Reihe nach hinten oben und seitlich gerichtet sind. Da nun diese großen convertierten Augen außerordentlich viele Stäbchengebilde besitzen, und jedes von ihnen einen Sehwinkel von über 120° besitzt, ist ihr Gesichtskreis so groß, daß die Spinne ohne sich zu bewegen alles beobachten kann, was im Umkreise vorgeht, ein Umstand, der für ihre ganze Lebensweise jedenfalls von großer Bedeutung ist.

II. Anatomie und Histologie der Augen.

A. Allgemeine Orientierung über den gröberen Bau.

Vor der Schilderung der einzelnen Elemente des Spinnenauges, scheint es wichtig, den gröberen Bau kurz zu skizzieren.

Alle Augen bestehen aus zwei deutlich voneinander geschiedenen Abschnitten, einem dioptrischen Teil und einem lichtrecipierenden Teil. Der dioptrische Teil besteht aus der von der Körpercuticula gebildeten Linse und dem aus der Hypodermis hervorgegangenen Glaskörper.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Taf. XV, Fig. 5, Taf. XVI, Fig. 20, 21, 25 *L.gl*). Der innere lichtrecipierende Teil des Auges wird gebildet von der Retina und der sog. Nervenfaserschicht (Fig. 5, 20, 21, 25). Nach innen wird der Augenbulbus durch die postretinale Membran abgeschlossen[1].

Einen charakteristischen Hauptunterschied zwischen invertierten und convertierten Augen bildet der Bau der Retina.

Während im invertierten Auge der Kern der Retinazelle immer proximal vom Stäbchengebilde liegt (Fig. 5 *rzk*), findet man im convertierten Auge die Kerne immer dicht hinter dem Glaskörper distal von den Stäbchengebilden (Fig. 20, 21, 25 *rzk*). Die Ursache und die Bedeutung dieses auffallenden Unterschiedes bildete, zugleich mit der Frage nach der Art der Innervierung der Retinazellen, einen Hauptstreitpunkt in der Auffassung der Spinnenaugen.

Ein lichtreflektierendes Tapetum kommt nur in den convertierten Augen dicht unter den recipierenden Stäbchengebilden vor (Fig. 20 *tap*, 25 *tpstr*). Innerviert werden die Augen durch einen direkt vom Gehirn ausgehenden Nerven. In den invertierten Augen tritt der Nerv immer mehr oder weniger von der dorsalen Seite ins Auge (Fig. 5 *n.o*), während bei fast allen convertierten Augen der Eintritt des Nerven am proximalen Augenpol liegt (Fig. 20, 21, 25 *n.o*).

B. Der feinere Bau der invertierten Augen.

(Fig. 5—19.)

1. Bauprinzip.

Die früher als »Hauptaugen« bezeichneten invertierten Augen sind trotz ihres einfachen Baues bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden. Auch hier müssen wir die invertierten Augen der Netzspinnen von den höher entwickelten Augen der freilebenden unterscheiden. Bei beiden Gruppen sind die Glaskörperzellen völlig radiär zur Linse gestellt und gehen peripher kontinuierlich in die Hypodermiszellen über. Die Retina ist jedoch bei beiden Gruppen völlig verschieden.

Betrachten wir zunächst kurz die Retina der Netzspinnen. Wie wir wissen, ist die Retina aus dem äußeren Blatt der Einstülpungsblase (Augenbecher) hervorgegangen (Fig. 1 *rt*). Der Nerv trat auf diesem Entwicklungsstadium zwischen Glaskörper (d. h. der der Retina aufliegenden Hypodermis) und der Retina ein (Fig. 1 *n.o*). Bei den auf niedriger

[1] Diese Membran stellt Hentschel (99) den beiden eben besprochenen Teilen des Auges als dritten gegenüber. Ich muß jedoch aus später zu erörternden Gründen diese Membran nur als Teil der Retina auffassen, da sie zum Zwischengewebe der Retina gehört.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entwicklungsstufe stehen bleibenden Augen der Netzspinnen ist dieser dorsale Eintritt des Nerven noch völlig erhalten (Fig. 5 *n.o*). Die einzelnen Nervenfasern verbinden sich hier mit den Retinazellen zwischen deren Kern- und Stäbchenteil (Fig. 5 u. 9). Die Retinazellen sind durch stark pigmentiertes Zwischengewebe (Zwischenzellen) voneinander getrennt, nur ihre distalen »Stäbchenteile« stoßen zusammen, um an den Berührungsstellen die Stäbchengebilde auszuscheiden (Fig. 5 und 9).

Bei freilebenden Spinnen ist der Nerv durch sog. »Reversion« (nach Hentschel, S. 514) an den inneren Pol des Auges gerückt und tritt dann mehr oder weniger in der Augenachse ein. Die Nervenfasern gehen dann einfach in die proximalen Enden der Retinazellen über, die in ihrer mittleren Region den Kern und am distalen Ende die Stäbchen bilden (Fig. 14). Bei dieser Gruppe fand ich immer, daß die Retinazellen bis zum Glaskörper durch Zwischengewebe völlig voneinander isoliert waren, was erst durch sekundäres Vordringen dieses Gewebes entstanden ist (Fig. 14). Es kommen allem Anschein nach auch Übergangsformen zwischen den beiden geschilderten Gruppen vor, wie wir später sehen werden.

Ein Tapetum kommt in den invertierten Augen nicht vor, wohl aber besitzen alle einen oder mehrere Muskeln, die zum Teil als Bewegungs-, zum Teil als Accommodationsmuskeln zu deuten sind.

Ich gehe nun zur eingehenden Besprechung der einzelnen Elemente der invertierten Augen über.

2. Die Linse.

Die Linse bildet den Hauptteil des dioptrischen Apparates des Auges. Von den früheren Autoren: Grenacher (79), Bertkau (85), Purcell (94) und Redikorzew (00), wurde die Linse der Arachnoideen und andrer Arthropoden in jeder Hinsicht gut untersucht, so daß ich nur weniges hinzufügen kann.

Wie die Körpercuticula ein Abscheidungsprodukt der Hypodermis ist, so entsteht auch die Linse als Secret der Glaskörperzellen. Sie besitzt eine geschichtete Struktur aus abwechselnden stärker färbbaren, stärker brechenden, und heller gefärbten, schwächer brechenden Schichten (Taf. XVI, Fig. 20, 21, 25). Die so oft beschriebenen Porenkanäle, in senkrechtem Verlauf zu dieser Schichtung, muß ich bestimmt verneinen. Vielmehr glaube ich, daß es sich auch bei den Spinnen um eine Zellzeichnung in der Linse handelt, ähnlich wie es Redikorzew (09) bei Insekten gefunden hat.

Allerdings zeigen meine Schnitte in der Außenlage der Linse sowohl,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wie in der Cuticula (Fig. 20, 21, 25 *La*), von der ich noch zu sprechen habe, immer bedeutende Risse und Sprünge. Doch möchte ich dies teils auf die Wirkung der verschiedenen Reagenzien auf die spröde Außenlage, teils auf die zerreißende Wirkung des Messers, infolge der großen Härte der Linse, zurückführen, zumal da an einer frisch im Blute des Tieres untersuchten Linse nichts derartiges zu sehen ist.

Wie bei den meisten Arthropoden ist die Cuticula und mithin auch die Linse aus drei Lagen zusammengesetzt. Die Außenlage (Fig. 5, 20, 21, 25 *La*) ist nicht tingierbar und infolge ihrer Dichte am stärksten lichtbrechend. Auf den meisten Präparaten hat sie einen hellgelben, bei *Lycosa* einen hellbraunen Ton und behält auch in der Linse ihre überall gleiche Dicke bei. Die Mittellage (Fig. 5, 20, 21, 25 *Lm*) der Cuticula ist stark pigmentiert. Sie ist meist äußerst dünn und wird nur über der sog. »Iris« dicker, um anscheinend ebenfalls seitliches Licht abzublenden. Bei Lycosiden ist die pigmentierte Mittellage weit stärker und erreicht oft die doppelte Dicke der Außenlage. Auf der Linse ist sie dann naturgemäß pigmentfrei. Die Innenlage (Fig. 5, 20, 21, 25 *Li*) bildet den Hauptteil der Linse; sie ist infolge ihrer Weichheit und geringeren Dichte sehr leicht färbbar. — Die Gestalt der Linse ist immer eine symmetrische. Die Wölbungen ihrer beiden Flächen sind ungleich, die äußere ist meist schwächer gekrümmt.

Für die einzelnen Spinnen hat Bertkau (85) die Gestalt der Linse eingehender besprochen, so daß ich dies hier übergehen kann.

An der Übergangsstelle der Linse in die Körpercuticula zieht eine tiefe innere Rinne rings um die Linse, die von besonders differenzierten Zellen der Hypodermis, der Iris, ausgefüllt ist (Fig. 5, 25).

3. Der Glaskörper.

Als weiterer dioptrischer Apparat liegt unter der Linse der Glaskörper. Er ist ein besonders differenzierter, durchsichtiger Teil der Hypodermis, der die Retina von der Linse trennt (Taf. XV, Fig. 5 und 6 *gl*). Die Hypodermiszellen (*hy*) sind in distaler Richtung in die Länge gewachsen und erreichen etwa das Vierfache ihrer ursprünglichen Höhe. Unter der Linse sind sie zu hohen Cylinderzellen geworden, deren Kern an der Basis liegt (Fig. 5 und 6 *glk*). An der Übergangsstelle des Glaskörpers in die Hypodermis werden die Zellen mehr spindelförmig, und der Kern liegt dort nicht mehr an der Zellenbasis, sondern mehr in der Mitte (Fig. 6 *ir*).

Um über die Natur dieser Glaskörperzellen völlig ins klare zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kommen, war es nötig, Querschnitte mit Längsschnitten zu vergleichen und außerdem die Zellen frisch zu studieren.

Die Glaskörperzellen erinnern ihrem Aussehen nach besonders auf Querschnitten an die Chordazellen niederer Wirbeltiere (Fig. 8 *glz*), doch scheint ihre Funktion der der »Becherzellen« ziemlich gleich zu kommen. Auch bei den Glaskörperzellen ist das Zellplasma auf den hintersten Teil der Zelle beschränkt und reicht an den Seitenwänden in dünner Lage bis zur Linse (Fig. 6 und 8 *gl.pl*). An der basalen Wand der Zelle liegt, von einer dünnen Plasmalage umschlossen, der Kern (Fig. 6 und 8 *glk*), der relativ klein ist; er liegt dann genau in der Mitte der Zellenbasis (Fig. 6 und 7 *glk*).

Nur bei den Lycosiden und verwandten Formen, deren Glaskörperzellen besonders groß sind, wobei das Plasma noch weiter reduziert wurde und überall nur noch in ganz dünner Lage der Zellwand anliegt, hat der Kern eine mehr spindelförmige Gestalt angenommen (Fig. 8 *glk*). Die Kerne liegen dann dicht an die Basis der Seitenwand der Zelle angeschmiegt, ebenfalls nur von ganz dünner Plasmalage umschlossen (Fig. 8 und 25 *glk*).

Während also das Plasma der Glaskörperzellen nur auf die Seitenwände und die Basis beschränkt ist, wird die ganze übrige Zelle im lebenden Zustand von einem Secret ausgefüllt (Fig. 6 und 8 *gls*). Auf Schnitten sind nur noch Reste dieses Secrets zu finden (Fig. 6), während die Hauptmasse durch die Behandlung mit den verschiedenen Reagenzien in Lösung ging. Auf Präparaten von frisch im Blute der Tiere zerzupftem Glaskörper zeigte es sich, daß das durchsichtige Secret äußerst stark lichtbrechend ist.

Schon Grenacher (79, S. 41) hat bei frisch zerzupftem Glaskörper von *Phalangium* festgestellt, daß die Zellen »im frischen Zustand stark lichtbrechend sind, und daß die Wände kaum zu erkennen sind«. Ich kann dies auch für die Araneinen bestätigen. Er beobachtete weiter, daß »die Zellwände bei Einwirkung von Alkohol stärker würden und der Inhalt der Zelle sein Lichtbrechungsvermögen einbüßte«. Die Zellwände erscheinen »stärker«, weil die bis zur Linse sich erstreckende dünne Plasmalage gerinnt. Die Glaskörperzellen scheiden also in ihrem Innern ein zähflüssiges, stark lichtbrechendes Secret ab.

In allen invertierten Augen sind die Glaskörperzellen regelmäßig radiär zur Linse gestellt, was aus der Entwicklung des Auges leicht zu verstehen ist. Sie gehen nämlich aus cylindrischen Hypodermiszellen hervor (vgl. Fig. 1 und 2 *gl*). Eine unsymmetrische

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ausbildung, wie wir sie später bei convertierten Augen zu besprechen haben, kann also hier nicht vorkommen.

Zuweilen kommt es an den Kanten der Zellen zur Bildung von Intercellularräumen, die anscheinend ebenfalls mit Secret erfüllt sind (Fig. 7 *int*).

Von der Retina wird der Glaskörper durch eine scharfe Trennungslinie, die präretinale Membran, geschieden (Fig. 6 *pr.m*). Früher schrieb man dieser Membran eine zellige Natur zu und behandelte sie als selbständigen Teil der Retina. Hentschel (99) hat nachgewiesen, daß sie nur eine Abscheidung des Plasmas der Glaskörperzellen ist.

Sie geht allseits in die von den Hypodermiszellen proximal ausgeschiedene starke Basalmembran über (Fig. 5 und 6).

Die Übergangsstelle des Glaskörpers in die Retina, die sog. Iris (Fig. 6 *ir*), müssen wir noch einen Augenblick näher betrachten. Im frischen Zustand ist die Iris stark pigmentiert und leistet den Bleichungsflüssigkeiten großen Widerstand. Um diese Stelle genau studieren zu können, ist es aber unbedingt nötig, sie völlig von Pigment zu befreien. Fig. 6 stellt einen pigmentfreien Längsschnitt durch das invertierte Auge von *Tegenaria* dar, auf dem die Übergangsstelle gut zu studieren war. Die Glaskörperzellen nehmen gegen die Iris zu an Höhe und Breite ab. Ihr Secretraum wird kleiner, so daß das Plasma allmählich die ganze Zelle erfüllt (Fig. 6 *). Die Iris umfaßt etwa sechs bis zehn Zellen (Fig. 6* bis *). Der Kern ist in die Mitte der Zellen gerückt, und diese sind ganz von stark pigmentiertem Plasma erfüllt. An der Umbiegungsstelle sind die Iriszellen (*ir*) infolge ihrer spindelförmigen Gestalt ineinander geschoben, so daß es den Anschein erwecken könnte, als sei die Iris hier zweischichtig. Die Iris hat die Funktion, seitlich ins Auge eintretendes Licht abzuhalten, wobei sie, wie wir oben gesehen haben, von dem breiten pigmentierten Ring der Mittellage der Linse unterstützt wird.

4. Die Retina.

Überall setzt sich die Retina aus zwei Arten von Zellen zusammen. Es finden sich nämlich zwischen den eigentlichen lichtempfindlichen Retinazellen (Fig. 5 *rz*), die an ihrem distalen Ende »Stäbchen« ausbilden, indifferente Zwischen- oder Stützzellen (*pig.zw*). Nur diese letzteren sind mit Pigment erfüllt, während ich in den Retinazellen selbst nie Pigment beobachtete, wie es Grenacher (79), Bertkau (85) und Hentschel (99) beschrieben. Es ist zu verwundern, daß allen den genannten Autoren, die im Zwischengewebe dicht hinter dem Stäbchen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liegenden Kerne (Fig. 5 *zrk*) völlig entgangen sind. Dagegen hat man schon lange erkannt, daß in der Retina der Spinnen nie »Retinulaebildungen vorkommen«, d. h. Gruppen von mehreren Retinazellen, die an ihrer Berührungsstelle ein einziges Rhabdom ausscheiden, sondern daß hier jede einzelne Zelle ein besonderes Stäbchengebilde ausscheidet.

5. Die Retinazellen.

Bei fast allen Netzspinnen tritt, wie schon erwähnt, der Nerv von der dorsalen Seite, etwa in einem rechten Winkel zur Augenachse ein (Fig. 5 *n.o*). Dies ist der Grund für die eigenartige Innervierung der einzelnen Retinazellen zwischen deren Kern- und Stäbchenteil (Fig. 5 und 9). Die Retinazellen besitzen etwa die Gestalt eines Destillierkolbens (Fig. 9). Ich habe zur Abbildung sagittale Schnitte durch das Auge von *Tegenaria* benutzt, die mir für diese Verhältnisse am klarsten zu sein schienen. Die Zellen sind nur in der Mitte der Retina genau radiär zur Linse gestellt (Fig. 5 und 9 *rz*), und hier sehr schmal und lang. Im distalen oder Stäbchenteil scheidet das Plasma, da die Zellen sich hier allseitig berühren, im ganzen Umfang der Zelle ein Stäbchengebilde ab (Fig. 5 und 9 *rec.el*). Im proximalen, etwas angeschwollenen Teile der Zelle liegt der Kern (Fig. 5 und 9 *rzk*). Etwa in der Mitte zwischen Kern und Stäbchen verbindet sich in diesen Augen die Nervenfaser mit den Retinazellen. Die Zelle macht an dieser Stelle eine leichte Biegung gegen die Nervenfaser hin. Am Rand des Auges nehmen die Retinazellen eine etwas andre Form an. Sie sind breiter und viel niedriger und liegen der präretinalen Membran fast parallel (Fig. 5 oben und 6). — Die merkwürdige Innervierung der Retinazellen, die, soweit mir bekannt ist, sonst nirgends vorkommt, findet ihren Grund in der Entwicklung des Auges. Sie läßt sich dadurch erklären, daß die Nervenfasern in den frühesten Stadien in das Distalende der Zellen traten (Fig. 1 *no*), wie es bei invertierten Augen Regel ist. Später wuchs dieses Ende der Retinazellen in distaler Richtung zu dem Stäbchenteil aus, während die Eintrittsstelle der Faser sich nicht verschob.

In den höher entwickelten invertierten Augen der freilebenden Spinnen wird die Form der Retinazelle ebenfalls durch den charakteristischen, fast axialen Eintritt des Nerven bedingt. Die einzelnen Nervenfasern treten, wie Hentschel (99) beschrieb, von hinten an die Retinazelle heran. Die Übergangsstelle der Fasern in die Retinazelle konnte Hentschel nicht verfolgen. Meine Präparate zeigen deutlich,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daß die Nervenfasern von hinten ohne äußerlich erkennbare Grenze einfach in die Retinazellen übergehen (Fig. 14 *). Die Retinazellen haben in diesem Falle eine etwa spindelförmige Gestalt. Dicht hinter dem Glaskörper bilden auch diese Zellen ihre lichtrecipierenden Stäbchengebilde aus. Zum Unterschied von den Netzspinnen sind hier sämmtliche Retinazellen radiär zur Linse gestellt.

Die einzelnen Retinazellen sind, wie bekannt, durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert. Bei Netzspinnen stoßen sie, wie oben bemerkt, im Stäbchenteile zusammen (Fig. 9), während sie bei freilebenden Spinnen vollständig voneinander isoliert sind.

Jede Retinazelle besitzt einen großen, fast kugeligen Kern, der in den invertierten Augen immer proximal von den Stäbchengebilden in einer keulenförmigen Anschwellung der Zelle liegt (Fig. 5, 6, 9, 14 *rzk*).

Graber (80) schrieb den »Ganglienzellen«, wie er die Retinazellen nannte, drei Kerne zu, einen »Vorder-, Mittel- und Hinterkern«, die gleichzeitig in derselben Zelle vorkommen sollten. Den »Vorderkern« zeichnet er in seiner Abbildung dicht hinter der präretinalen Membran noch vor den Stäbchen, an einer Stelle, wo überhaupt kein Kern mehr liegen kann, da die Stäbchengebilde bis zum Glaskörper reichen. Diese Angaben wurden bereits früher von Bertkau (85) und Hentschel (99) dahin berichtigt, daß die Retinazellen nur einen, und zwar »postbacillären« Kern besäßen. Als den sogenannten Mittelkern deutete er jedenfalls die vorderen Kerne des Zwischengewebes (Fig. 9 *zwk*), das er ja überall übersah, welche er irrtümlicherweise an jenen Stellen in die Retinazellen verlegte.

Die Struktur des Protoplasmas der Retinazellen wurde von den älteren Forschern nur wenig beachtet. Nach Bertkau (85, S. 607) soll es »ein Gerüst feiner Fädchen« sein, »das dicht hinter den Stäbchen in Kügelchen und Tröpfchen übergeht«. In neuester Zeit hat Hesse (01) im Plasma der Zellen, das er sonst nicht näher beschreibt, Neurofibrillen gefunden (S. 444). Er sagt hierüber: »Zwar konnte ich letztere Fibrillen nicht durch den ganzen Zellkörper in den Nervenfortsatz verfolgen, sie verlaufen aber nach dieser Richtung«.

Ich gehe nun zu den eignen Befunden über. Fig. 6 zeigt die Retinazellen von *Tegenaria* bei etwa 750facher Vergrößerung. Es könnte allerdings den Anschein erwecken, als seien in das lockermaschige Alveolenwerk des Plasmas Fibrillen eingelagert. Um diese Verhältnisse besser studieren zu können, müssen wir die stärksten Vergrößerungen zu Hilfe nehmen. Ich habe deshalb versucht, in Fig. 9 das Plasma zweier Retinazellen bei etwa 1500facher Vergrößerung möglichst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

naturgetreu wiederzugeben. Die Zeichnung (nach einem in Wasser aufgestellten etwa 2 μ dicken Schnitte mit Eisenhämatoxylin [Bütschli] gefärbt), zeigt den lockeren, großmaschigen alveolaren Bau des -Plasmas. Leider ist der Grundton etwas zu dunkel angegeben. Doch ist leicht zu erkennen, wie durch die streckenweise Aufeinanderfolge der Wände der in die Länge gestreckten Plasmamaschen leicht der Anschein erweckt wird, als seien selbständige isolierbare Fibrillen eingelagert, die man, wie Hesse (01, S. 444) sagt, »nur eine Strecke weit verfolgen kann«. Leider bin ich im Zeichnen solcher Strukturen noch zuwenig geübt, so daß das von mir wiedergegebene Bild ein wenig schematisiert aussieht. Jedoch möchte ich nochmals betonen, daß ich besonders hervortretende, länger verfolgbare Fibrillen, trotz Anwendung der Eisenhämatoxylinmethoden und der Nachvergoldung nach Apáthy, nicht finden konnte, sondern überall denselben alveolaren Bau des Plasmas. In den Knotenpunkten der Alveolen sind stärker färbbare körnige Elemente eingelagert, die durch ihre Aufeinanderfolge in den reihenweise angeordneten Knotenpunkten noch wesentlich dazu beitragen, für kurze Strecken den Anschein von fibrillären Elementen zu erwecken.

Ähnliche längsgeordnete Reihen von Plasmawaben hat auch Purcell (94) für die Retinazellen von *Phalangium* beschrieben und abgebildet (diese Zeitschr. Bd. LVIII, Taf. II, Fig. 13). Einen besonders schönen alveolaren Bau zeigen die Retinazellkerne (Fig. 9 und 19 *rzk*). Sehr charakteristisch für diese sind die in den Knotenpunkten der Waben zwar in geringer Anzahl vorkommenden, aber sehr großen Chromatineinlagerungen (Fig. 9 und 19). Diese Tatsache erleichtert die Unterscheidung der Retinazellkerne von den Zwischengewebskernen sehr (Fig. 9 *rzk*, *zwk*), die ja auch meist klein sind, aber immer weit mehr und kleinere Chromatineinlagerungen haben. Die fast genau kugelrunde Gestalt der Retinazellkerne wurde bereits betont. Die Struktur des Plasmas an der Eintrittsstelle der Nervenfaser werde ich später im Zusammenhange mit der Struktur des Nerven und der Nervenfasern besprechen.

6. Recipierende Elemente (Stäbchengebilde).

Ich wende mich nun zu dem schwierigsten Teil meiner Untersuchung, zur Histologie der stäbchenartigen Gebilde. Es ist in letzter Zeit wiederholt darauf hingewiesen worden, daß die Bezeichnung »Stäbchen« für die Arthropodenaugen durchaus ungeschickt gewählt sei. Besonders versuchte Hesse (01) nachzuweisen, daß wir es hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit freien, lichtrecipierenden Endigungen von Neurofibrillen, den sog. »Stiftchensäumen«, zu tun hätten. Meine Präparate zeigen zwar bei schwacher Vergrößerung ähnliche Bilder; durch genaues Studium bei der stärksten Vergrößerung und den verschiedensten Tinktionen kann ich sie jedoch mit aller Bestimmtheit nur als eine besondere Differenzierung des alveolaren Retinazellplasmas und nicht als freie Fibrillenendigungen deuten.

Wenn ich also in bezug auf die Histologie dieser »recipierenden Elemente«, wie sie Hesse (01) nennt, mit ihm nicht übereinstimmen kann, so werde ich doch die von ihm gut gewählte Bezeichnung »lichtrecipierende Elemente« übernehmen, da sie nicht nur hier, sondern in allen lichtempfindlichen Organen besser anwendbar ist, als die meist unzutreffende Bezeichnung »Stäbchen«.

Über den feineren Bau dieser Elemente der Arthropoden liegt eine so umfangreiche Literatur vor, daß ich mich gezwungen sehe, hier nur das zu berücksichtigen, was über den Bau dieser Elemente bei Arachnoideen mitgeteilt wurde. Ich möchte an dieser Stelle ausnahmsweise einen kurzen Überblick über die geschichtliche Entwicklung der Erkenntnis dieser Elemente geben.

Die ersten näheren Angaben finden wir bei Grenacher (79).

Ich berücksichtige an dieser Stelle nur das, was er von den invertierten Augen mitteilt. Er hat die »Stäbchen« des invertierten Auges von *Epeira* besonders untersucht (79, S. 44). »Die Stäbchen erscheinen prismatisch an beiden Enden rundlich abgestutzt, und, nach Erhärten in Alkohol, von nur geringem Lichtbrechungsvermögen. Sie werden durch eine äußerst zarte Längslinie halbiert, und außerdem habe ich zuweilen an den Rändern eine höchst feine, sich nicht bis zur Mittellinie erstreckende Querstreifung gesehen, als Andeutung einer hier sich findenden Blättchenstruktur.« Querschnitte lagen Grenacher nicht vor.

Bertkau (85, S. 598) äußert sich folgendermaßen über die Elemente des »Hauptauges«:

»Die meisten (?) Retinazellen lassen nun . . . an dem an den Glaskörper angrenzenden Teile die sog. Stäbchen hervorgehen, die hier diesen Namen vielleicht nicht mit Recht führen. Es sind dies nämlich nichts andres als das umgewandelte wandständige Plasma des Endteiles der Zelle selbst. Und zwar besteht die Umwandlung darin, daß das Plasma homogen, fester und stark lichtbrechend wird. Oft tritt diese Umwandlung im ganzen Umkreise der Sehzelle ein, und dann erscheint das Stäbchen somit als ein Röhrchen, in dessen innerem Hohlraum man immer unschwer einen Strang von gestricktem Plasma wahrnehmen kann, der mit dem Plasma der übrigen Zelle in Verbindung steht.«

Hentschel (99) bespricht den Bau der Stäbchen in den »Hauptaugen« gar nicht.

Ganz besonders muß ich an dieser Stelle die Befunde Hesses (01) anführen. Er hat die recipierenden Elemente in den invertierten Augen von *Epeira* und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Steatoda geschildert. Bei beiden kam er zum Resultat, daß die oben von Bertkau beschriebene »Umwandlung des Plasmas darin bestehe (VII, 1901, S. 444), »daß sich am Zellrande ringsum ziemlich starke, eng stehende, senkrecht zur Oberfläche der Zelle gerichtete, kurze Striche finden, die nach innen an Dicke abnehmen und im Zellplasma verschwinden.« Jene Striche sollen dann im Zellinnern in feinste Fibrillen übergehen, die das Zellplasma durchziehen, die aber Hesse nie bis zum Nerven verfolgen konnte.

Den recipierenden Elementen der Phalangiden schrieb Purcell (94) einen wabigen Bau zu. Und zwar unterschied er zwischen einem axialen stärker färbbaren und einem äußeren, weniger gefärbten Teile.

Die Augen der Hydrachniden hat Lang (05) untersucht und kam etwa zu folgenden Resultaten (05, S. 468): »Es haben die Retinazellen nur an der Mitte ihrer Berührungsstellen ein Rhabdom ausgeschieden. Besondere Strukturverhältnisse bieten diese Gebilde nicht, nur daß ihre Kontur gegen das Zellinnere etwas verschwommen zu sein scheint.« Auch er behauptet, daß die Rhabdome im Hydrachnidenauge (S. 470) »gegen das Zellinnere in Spitzen auslaufen, an die die Neurofibrillen bürstenförmig herantreten«.

Bevor ich zur Besprechung meiner Befunde über diese äußerst komplizierten Verhältnisse herantrete, möchte ich noch darauf aufmerksam machen, daß es zur Beurteilung solcher Strukturen nötig ist, daß neben gut geführten Längsschnitten möglichst genaue Querschnitte vorliegen. Selbstverständlich ist, daß die Schnitte allerhöchstens 3 μ dick sein dürfen. Es ist mir gelungen — allerdings immer nur vereinzelte — weit dünnere Schnitte zu erhalten (bis zu 1 μ). Ich habe sie meistens in Wasser untersucht, weil, wie bekannt, feinere Strukturen im Kanadabalsam wegen dessen hohem Lichtbrechungsvermögen sehr verblassen. Als Färbung bewährten sich die Eisenhämatoxylinmethoden vorzüglich. Das Ergebnis meiner Untersuchungen der recipierenden Elemente ist kurz folgendes:

In keinem Falle fand ich die von Hesse (01) beschriebenen und auf seinen mehr oder weniger schematisierten Abbildungen wiedergegebenen freien Nervenendigungen, die »Stiftchensäume«. Ich muß mich daher der alten Anschauung Bertkaus (85) anschließen, daß die recipierenden Elemente nur aus »umgewandeltem Plasma der Retinazellen bestehen«.

Die Umwandlung besteht darin, daß am Rande der Retinazellen senkrecht zur Zellwand Reihen von stärker brechenden Alveolen entstanden sind (Fig. 9, 10, 11, 15 *alv*).

Von Wichtigkeit ist das Verhältnis der Retinazellen zum Zwischengewebe in der distalen Region der Retina, d. h. ob die Retinazellen im »Stäbchenteile« zusammenstoßen oder durch Zwischengewebe isoliert

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind. Wir sahen schon oben, daß bei den Netzspinnen die Retinazellen sich in der »Stäbchenregion« allseitig berühren.

Fig. 9 zeigt die recipierenden Elemente (*rec.el*) im Längsschnitt; sie sind besondere, an der Peripherie der Zelle auftretende Differenzierungen des Plasmas, während das undifferenzierte Plasma (Fig. 9 *rzpl*) axial bis zum Glaskörper reicht und durch schwächere Färbung leicht kenntlich ist; es bildet wohl die von Grenacher (79) beschriebene »schwache Grenzlinie« zwischen je zwei Stäbchen.

An der Zellwand bemerkt man nun die Hesseschen (01) »Stiftchensäume« (Fig. 9 und 10 *alv*). Die Grenze zweier sich berührender Stäbchenteile der Retinazellen wird gebildet von einem sehr dunkel gefärbten »Cuticularsaum« (Fig. 9 und 10 *cs*), den Hesse auffallenderweise nirgends abgebildet hat. Er läßt vielmehr seine »Stiftchen«, die also hier den auf die Zellgrenzen senkrecht gerichteten Wandungen der Waben entsprechen, mit denen der benachbarten Zelle verschmelzen. Auf allen meinen Präparaten fällt der erwähnte Cuticularsaum (Fig. 9 und 10 *cs*) infolge seiner dunklen Färbung und starken Lichtbrechung sofort auf.

Die Alveolarsäume (Fig. 9 und 10 *alv*) bestehen aus senkrecht zu den Cuticularsäumen (*cs*) gestellten fast gleichgroßen Alveolen, die in drei bis vier Reihen stehen.

Die recipierenden Elemente bestehen also aus zwei Teilen, den Alveolarsäumen (*alv*) und den von ihnen abgeschiedenen Cuticularsäumen (*cs*). Auf den Fig. 9 und 10 sind die Verhältnisse keineswegs schematisiert, wie ich nochmals betonen möchte, ich habe mir vielmehr viel Mühe gegeben, alles möglichst naturgetreu abzubilden. Durch die regelmäßigen, gleichgroßen, in Reihen geordneten Alveolen (*alv*) erreicht die Struktur der recipierenden Elemente eine fast schematische Regelmäßigkeit, die dadurch noch auffallender wird, daß das undifferenzierte axiale Zellplasma (Fig. 9 und 10 *rz.pl*) sehr unregelmäßige, langgestreckte Alveolen zeigt. Die Knotenpunkte der Maschen des Zellplasmas sind sehr ungleich, wegen häufiger Einlagerung körniger Elemente (Fig. 10 *rzpl*), während die Knotenpunkte der Alveolen in den recipierenden Elementen ziemlich gleich sind.

Da die Alveolen der letzteren weit kleiner sind als die des Zellplasmas, so erscheinen die recipierenden Elemente im gesamt viel dunkler und stärker lichtbrechend, da in der gleichen Dicke im recipierenden Element (Fig. 9 und 10 *rec.el*) mehr Alveolen übereinander liegen als im lockeren Zellplasma (*rzpl*). Dazu trägt bei ersteren auch noch die anscheinend dichtere Substanz der dicken Wabenwände bei.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Durchmesser der Waben in den recipierenden Elementen beträgt schätzungsweise 0,25—0,3 μ; sie sind also nur mit den stärksten Systemen zu erkennen.

Die recipierenden Elemente sind etwa 1—1,5 μ breit und 10 μ lang (Fig. 9 *rec.el*). Sie sind stark lichtbrechend, am stärksten der Cuticularsaum (*cs*). Letzterer ist daher jedenfalls am dichtesten und festesten, muß also eine Art Stützorgan zwischen den einzelnen Zellen bilden, das vielleicht in gewissen Fällen vermöge seiner hohen Lichtbrechung durch totale Reflexion verhindert, daß ein einmal in die Zelle eingedrungener Lichtstrahl seitlich wieder heraustreten kann.

Ein genauer Querschnitt durch die recipierenden Elemente derselben Netzspinne bestätigt das Beschriebene (Fig. 10). Er zeigt jedoch das wichtige Verhalten, daß in den Zusammenstoßungslücken zwischen den Zellen das pigmentierte Zwischengewebe bis zum Glaskörper vordringt (Fig. 10 *pig.zw*), während bei den meisten übrigen Netzspinnen die recipierenden Teile der Zellen allseitig völlig miteinander verwachsen sind (Fig. 11).

Sehr auffallend ist ferner noch die scharfe Grenze zwischen den Alveolarsäumen und dem Retinazellplasma (Fig. 10 bei *). Diese Grenze wird dadurch verschärft, daß die Knotenpunkte, in denen die Waben der Alveolarsäume mit denen des Zellplasmas zusammenstoßen, sehr stark hervortreten.

Bevor ich weiter gehe, möchte ich darauf hinweisen, daß bei andern Arthropoden bereits ähnliche Strukturen der recipierenden Elemente beschrieben wurden. So hat Purcell nachgewiesen, daß sie bei Phalangiden wabige Struktur besitzen. Er fand (94, S. 24—25), daß die Waben ebenfalls in Reihen lagen, durch deutlich hervortretende »Quer- und Längslamellen« getrennt, und zwar sowohl in Quer- und Längsreihen, daß also das »Stäbchen« eine Quer- und Längsstreifung zeigt (94, Taf. II, Fig. 14—16), wie sie vor ihm schon Patten (86) beschrieb.

Bei *Calopteryx* fand ferner Redikorzew (00, S. 598), daß dem cuticularen »Stäbchen« entweder »eine ganz dünne Schicht besonders großer Waben anliegt, welche wir als eine Alveolarschicht bezeichnen können, oder man beobachtet beiderseits des Stäbchens eine breite, mehr als die Hälfte der Zellenbreite einnehmende Zone mit deutlicher querer Anordnung der Waben« (vgl. Redikorzew, 00, Taf. XXXIX, Fig. 4, 11 und 12). Später hat Nowikoff (05, S. 450) ähnliche Alveolarsäume, die an die »Stäbchen« grenzen, in den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Komplexaugen von *Branchipus* nachgewiesen; dieselben waren jedoch nur einwabig.

Die von mir oben beschriebenen mehrwabigen Säume fand ich außer bei *Tegenaria* bei *Amaurobius*, *Theridium*, *Argyroneta* und *Drassus*.

Etwas anders sind die recipierenden Elemente bei *Epeira*, *Zilla*, *Meta* und *Prosthesima* (Fig. 11) gebaut. Zunächst fällt hier sofort auf, daß zwischen die recipierende Region der Zellen überhaupt kein Zwischengewebe mehr eindringt. Die Zellen stoßen allseitig völlig zusammen und bilden an allen Berührungsflächen recipierende Säume aus. Da sich die Zellen naturgemäß gegeneinander abplatten müssen, so bilden sich die recipierenden Elemente in Gestalt von meist fünf- bis sechsseitigen, untereinander netzförmig zusammenhängenden Hohlprismen aus. Der Hohlraum ist vom undifferenzierten Plasma der Zelle ausgefüllt. Die Querschnitte zeigen dann mäandrische Bildungen, wie sie in Fig. 11 wiedergegeben sind. An den Berührungsflächen der Zellen haben die hier meist einwabigen Alveolarsäume (Fig. 11 *alv*) wiederum dichtere stärker färbbare Cuticularsäume (*cs*) ausgebildet. Die Alveolenwände der Cuticularsäume (*cs*) sind außerdem dicker als die der Alveolensäume (*alv*). Zuweilen kamen mir auch Cuticularsäume aus zwei parallel verlaufenden Wabenreihen zu Gesicht. Es wäre dies ja auch an sich das Nächstliegende, daß die Alveolarsäume jeder Zelle eine Reihe von Waben dichter und fester werden ließen. Doch muß man in der Deutung solcher Bildungen sehr vorsichtig sein, da etwas schiefe Schnittrichtung leicht eine anscheinende Verdoppelung vortäuschen kann, oder die Säume in ihrem Verlaufe zuweilen gekrümmt sind. Auf genau quer getroffenen Schnitten fand ich immer, daß die Cuticularsäume (Fig. 11 *cs*) nur aus einer Wabenreihe bestanden. Auch die anliegenden Alveolarsäume sind hier überall nur einwabig. (Fig. 11 *alv*). Vollständig unvereinbar ist nun meine Abbildung dieser Bildung mit der wohl ziemlich schematisierten Fig. 105 Hesses (01). Leider hat Hesse in jener Figur nicht mehrere benachbarte Zellen gezeichnet, so daß es mir nicht möglich ist, seine Ergebnisse mit den meinen zu vergleichen.

Auch hier finden wir wieder die scharf hervortretende Grenze zwischen den recipierenden Säumen und dem Zellplasma (*rzpl*), die früher als stark lichtbrechende Wand der »Stäbchen« beschrieben wurde (Fig. 11 bei *).

Wir gehen nun zur Besprechung der recipierenden Elemente der freilebenden Spinnen über, bei denen, wie oben erwähnt, das Zwischen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewebe bis zum Glaskörper vordringt und die Zellen vollständig voneinander isoliert (Fig. 12 und 14).

Querschnitte zeigen, daß die Retinazellen hier in der »Stäbchenregion« fast rund sind (Fig. 12). Unterhalb dieser Region nehmen sie einen mehr polygonalen Umriß an. Auch hier hat das Zellplasma nach außen mehrwabige, stark lichtbrechende Alveolar- und Cuticularsäume gebildet (Fig. 12 und 13 *alv.cs*), jedoch haben die letzteren ihre Lage nicht mehr auf der Oberfläche der Zelle, sondern sind ins Innere der Zelle verlegt (Stützorgane?). Die recipierenden Elemente erscheinen auf Querschnitten in ihrer Gesamtheit als zwei halbmondförmig sich gegenüberstehende Gebilde (Fig. 12 *rec.el*).

Grenacher (79, S. 44) beschrieb diese beiden Gebilde einer Zelle als ein einziges »Stäbchen«, das im Längsschnitt »prismatisch, an beiden Ecken abgerundet und durch eine zarte Längslinie halbiert sei«. Diese Linie muß wohl als das zwischen den beiden recipierenden Elementen hindurchziehende indifferente Zellplasma gedeutet werden (Fig. 12 und 13 *rzpl*).

Hentschel (99, S. 517) behauptete dann später, daß wir es mit »einem zweiteiligen« und »nicht zwei einzelnen Stäbchen« zu tun hätten.

Erst Hesse (01) erkannte, bei *Steatoda*, daß zwei einzelne recipierende Elemente im Innern einer Zelle vorliegen (S. 445). Er bemerkt hierüber: »Es scheint mir . . ., daß die ‚Umbildung des Plasmas' auf zwei entgegengesetzte Seiten der Zelle beschränkt ist . . . also zwei Stiftchensäume an entgegengesetzten Seiten der Zelle, dazwischen Zellplasma«.

Wir finden also bei freilebenden Spinnen im invertierten Auge in einer Zelle zwei scharf voneinander getrennte recipierende Elemente (Fig. 12, 13). Der Querschnitt (Fig. 12) zeigt, daß diese halbmondförmigen einander gegenüberstehenden Elemente in den einzelnen Retinazellen verschieden gerichtet sind, zum Unterschied von dem später zu besprechenden convertierten Auge. Nur mit den stärksten Systemen ist die Struktur dieser Elemente zu erkennen (Fig. 13).

Ein einzelnes Element besteht aus einem der Zellwand parallel laufenden Saume von drei Reihen regelmäßig gestalteter Waben (Fig. 13 *alv.cs*), die stärker lichtbrechend sind als das indifferente Zellplasma (Fig. 13 *rzpl*). Fig. 13 ist ein klein wenig schematisiert, während in Fig. 15 ein Längsschnitt bei stärkster Vergrößerung möglichst naturgetreu wiedergegeben ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch hier ist aus den dichteren Alveolarsäumen ein (wohl als Stützorgan fungierendes?) inneres festes cuticuläres Gebilde hervorgegangen, wohl durch einfaches Festerwerden der mittleren Reihe von Waben der Säume. Ich behalte die Bezeichnung Cuticularsaum für diese Wabenreihe, trotz der Lage im Innern bei, weil vieles für ihre gleiche funktionelle Bedeutung mit dem äußeren Cuticularsaum spricht. Die beiden Elemente werden durch indifferentes Zellplasma völlig voneinander getrennt (Fig. 13 *rzpl*). Letzteres besitzt den schon oben mehrfach erwähnten längsmaschigen lockeren Alveolarbau (Fig. 15 *rzpl*).

Bei dieser Gruppe von Spinnen bot sich Gelegenheit, das Protoplasma der Retinazellen dicht unter den recipierenden Elementen genauer zu studieren. Auf Querschnitten sind die Zellen in dieser Region nicht mehr kreisrund, sondern unregelmäßig polygonal. Das Plasma wird von einem einwabigen, stark lichtbrechenden Alveolarsaum begrenzt. Längsschnitte (Fig. 15) zeigen, daß dieser Saum auffallenderweise mit dem in der Stäbchenregion innen liegenden Cuticularsaum (*cs*) in Verbindung steht, während die äußere dünne Alveolenlage, die die Cuticularsäume außen bedeckt, erst in der Stäbchenregion auftritt.

Ich möchte noch einige Beobachtungen, die mir beim Studium der Entwicklung der recipierenden Elemente auffielen, mitteilen, weil sie für deren Auffassung wichtig erscheinen. Auf einem Längsschnitt durch das Auge eines etwa 4 Wochen alten Embryos von *Epeira* waren stark lichtbrechende Alveolarsäume schon vollständig ausgebildet; jedoch war noch nichts von dem Cuticularsaum zu sehen (vgl. Fig. 11 *cs*). Es scheint dies ein Beweis meiner oben angeführten Vermutung, daß die Cuticularsäume erst durch späteres »Erhärten« einer Wabenreihe der Alveolarsäume entstanden seien (Bütschli, 92, S. 156; vgl. auch am Schluß, *Epeira* convert. Augen).

Die Cuticularsäume sind auch tatsächlich dichter, fester und widerstandsfähiger gegen macerierende Reagenzien. So habe ich öfter auf stark macerierten, etwas zerklopften Schnitten gesehen, daß die Struktur der Retinazelle völlig verloren gegangen war, während die Cuticularsäume gar nicht gelitten hatten. Ich halte daher die Bezeichnung Cuticularsäume für zutreffend, ohne daß ich damit sagen möchte, daß ihre Substanz etwa der der Cuticula völlig gleich käme.

7. Das Zwischengewebe und die postretinale Membran.

Das Zwischen- oder Stützgewebe ist bei Spinnen bis jetzt völlig übersehen worden. Es trennt die einzelnen Retinazellen voneinander und erfüllt den hinteren Teil des Augenbulbus. Da ich nie eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deutliche Zellgrenze zwischen den einzelnen Stützzellen finden konnte, muß ich annehmen, daß sie miteinander innigst anastomosieren. Ich nenne also diesen ganzen Zellkomplex »Zwischengewebe«. (Fig. 5, 6, 9, 10, 12, 14 *pig.zw*). Das Protoplasma dieses Gewebes ist in den invertierten Augen (im Gegensatz zu den convertierten Augen) immer vollständig mit Pigment erfüllt.

Wir haben oben schon gefunden, daß das Zwischengewebe bei Netzspinnen nur bis zum proximalen Ende der recipierenden Elemente reicht (Fig. 5, 6, 9), und daß es erst in den höher entwickelten Augen der freilebenden Spinnen bis zum Glaskörper vordringt (Fig. 12 und 14). Wir haben bei *Tegenaria* auch schon eine Übergangsform dieser beiden Typen kennen gelernt, wo das pigmentierte Zwischengewebe nur in den Lücken der sonst zusammenstoßenden Zellen bis zum Glaskörper reicht (Fig. 10 *zw*). Was die allgemeine Verteilung des Zwischengewebes betrifft, so finden wir, daß es in mäßig dicker Lage den Augenbulbus nach außen abschließt (Fig. 5, 6, 9) und so verhindert, daß das einmal in das Auge eingedrungene Licht weder nach hinten noch nach den Seiten herausdringen kann. Zwischen den proximalen Partien der Retinazellen findet sich infolge ihrer bauchigen Anschwellung nur sehr wenig Zwischengewebe; dagegen verbreitert es sich wieder dicht hinter den recipierenden Elementen in dem gleichen Maße, als die Retinazellen schmäler werden (Fig. 5, 9, 14). Dort liegt regelmäßig je ein Kern (*zwk*) zwischen zwei Retinazellen. Zu erwähnen wäre ferner noch die starke Pigmentanhäufung unter der Iris in der von der präretinalen und postretinalen Membran gebildeten Ecke (Fig. 6). Da die Retinazellen nicht ganz bis zum Außenrande reichen, findet sich hier eine starke Verbreitung des pigmentierten Zwischengewebes, das die Wirkung der Iris erhöht. Die Kerne des Zwischengewebes sind kleiner als die Retinazellenkerne und meist von unregelmäßiger, etwas länglicher Gestalt, was sie leicht von diesen unterscheiden läßt. Der ganze Augenbulbus wird nach innen von der postretinalen Membran abgeschlossen (Fig. 5, 6, 9 *pstm*). Man hat dieser Membran früher eine besondere Bedeutung zugeschrieben, indem man sie allein aus dem inneren Blatt der Einstülpungsblase hervorgehen ließ (vgl. Fig. 1) und ihr daher eine zellige Natur zuschrieb (nach Mark, 87).

Da jedoch die postretinale Membran (Fig. 5 und 16 *pstm*) sich auf den Nerven fortsetzt (*nm*) und seitlich mit der präretinalen Membran (Fig. 6), sowie der unter der Hypodermis hinziehenden Basalmembran in direkter Verbindung steht, so glaube ich bestimmt, daß es sich nur um eine Ausscheidung des Zwischengewebes, bzw. des Glaskörpers und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Hypodermis handelt. Die genauere histologische Untersuchung lehrt ferner, daß die Kerne, die manchmal scheinbar in der postretinalen Membran liegen, ihr nur dicht anliegen und daher zum Zwischengewebe gehören.

Aus dem inneren Blatt der Einstülpungsblase entsteht also nicht allein diese Membran, sondern in der Hauptsache das hintere Zwischengewebe, das die Retinazellen nach außen begrenzt (Fig. 5 und 9), und dieses bildet die Membran. Wie diese Membran sich allseitig über den Nerven fortsetzt (Fig. 16 *nm*), so dringt auch das Zwischengewebe zwischen die Nervenfasern ein; davon zeugen die zwischen den Nervenfasern liegenden Kerne (Fig. 16 *zwk*).

8. Nervus opticus.

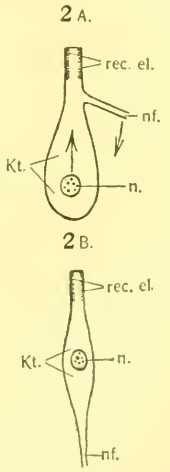
Bei Netzspinnen tritt der Nerv, wie bemerkt, immer von der dorsalen Seite ins Auge, so daß »das Auge am Nerv sitzt, wie etwa eine Eichelcupula an ihrem Stiele« (Bertkau, 85, S. 598). Die weitere Ausbreitung des Nerven im Auge hat derselbe Autor geschildert, nur ist ihm, wie auch Hentschel (99) die Verbindung der Nervenfasern mit den Retinazellen entgangen. Wir haben oben schon gesehen, daß die Nervenfasern zwischen dem Kern und den recipierenden Elementen in die Retinazellen eintreten (Fig. 5 und 9). Bei den höher entwickelten invertierten Augen der freilebenden Spinnen hat nach Hentschel (99, S. 514) der Nerv infolge einer sog. »Reversion« das Auge von der dorsalen Seite »zum definitiven basalen Eintritt umgangen«. Auch hier hat sich die Verbindungsstelle der Nervenfaser mit den Retinazellen der Beobachtung der genannten Forscher entzogen. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die Nervenfasern hier einfach von hinten in die Retinazellen übergehen (Fig. 14). Freilich ist es dann schwer zu sagen, wo die Grenze zwischen Nerv und Retinazelle zu ziehen ist, dies muß erst die Struktur lehren. Der geschilderte Eintritt des Nerven ins Auge ist wiederum ein Beweis für die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Augen der Netzspinnen phylogenetisch jünger sind, als die der freilebenden Spinnen, da die Entwicklungsgeschichte beweist, daß auch die Augen der freilebenden Spinnen das Stadium durchgemacht haben, auf welchem die der Netzspinnen dauernd stehen bleiben.

Ich habe die Struktur der einzelnen Nervenfasern auf den dünnsten Längs- und Querschnitten bei Anwendung der für diese Elemente gebräuchlichsten Färbungen untersucht. Doch konnte ich nie, selbst mit der Nachvergoldungsmethode nach Apáthy, die für die Arthropoden so oft beschriebenen Neurofibrillen finden, sondern konnte immer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennen, daß die Nervenfasern eine deutlich wabige Struktur besitzen, ähnlich wie sie Bütschli (92, S. 99) für *Astacus* und Nowikoff (05, S. 451) bei Phyllopoden beschrieb.

Auf möglichst dünnen, stark gefärbten Querschnitten ist der alveoläre Bau deutlich zu erkennen (Fig. 17, das Präparat war mit Dahlia nach Schuberg gefärbt). Die einzelnen Nervenfasern haben im Querschnitt eine unregelmäßige polygonale Gestalt. Ihr Durchmesser schwankt daher zwischen 1—3,6 μ. Sie sind durch pigmentfreies Zwischengewebe voneinander isoliert (Fig. 17 *zw*), in welchem langgestreckte Kerne vorkommen (Fig. 16 und 17 *zwk*). Inwiefern dieses Zwischengewebe samt seinen Kernen ein Bestandteil der Nervenfaser selbst ist, oder ein wirkliches Zwischengewebe, kann nur die Ontogenie entscheiden. Längsschnitte (Fig. 18) zeigen ebenfalls klar die alveoläre Struktur. Die Alveolen sind in Reihen geordnet, die der Wand der Faser parallel verlaufen. Dadurch kommt es, daß die Längswände der Waben immer kontinuierlich ineinander übergehen und daher viel stärker hervortreten als die Querwände. Oft fiel es mir auf, daß die äußere Wabenreihe, der »Alveolarsaum« Bütschlis, hier heller gefärbt war (Fig. 18 und 19 *alv*), während die innere Schicht sich durch dunklere Färbung und stärker gefärbte Knotenpunkte hervorhob.



Textfig. 2.

A, Schematische Darstellung der Retinazelle eines invertierten Auges einer Netzspinne. *nf*, Nervenfaser; *n*, Kern; *Kt*, Kernteil der Zelle; *rec.el*, recipierende Elemente. Die Richtung der Pfeile gibt die Verschiebung der einzelnen Elemente beim Übergang in eine Retinazelle eines invertierten Auges einer freilebenden Spinne (*B*) an.

Besonders interessant ist das Verhalten der Nervenfaser beim Eintritt in die Retinazelle. Bei den Netzspinnen ist schon durch die Lage der Eintrittsstelle eine genaue Grenze zwischen Nervenfaser und Retinazelle gegeben (Fig. 9 *nf*). Dagegen läßt sich bei freilebenden Spinnen nur mit Hilfe der Struktur eine ungefähre Grenze an der Übergangsstelle bestimmen (Fig. 19 bei *). In beiden Fällen geht das Plasma der Nervenfaser in das der Retinazelle einfach über. Das charakteristische, in Längsreihen von Waben geordnete Plasma der Faser löst sich in das lockere, großmaschigere Netzwerk des Zellplasmas mit den zahlreichen grob hervortretenden Knotenpunkten auf (Fig. 19 bei *). Irgendwelche Fibrillen, die vom Nerven aus in die Zelle treten, waren auch hier nicht zu sehen.

 © Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

An dieser Stelle möchte ich eine kurze Betrachtung einfügen, wie eigentlich das invertierte Auge der freilebenden Spinnen aus dem phylogenetisch älteren der Netzspinnen hervorgegangen ist, d. h., wie die sog. »Reversion« (Hentschel) sich vollzog. Textfig. 2 *A* zeigt das Schema einer Retinazelle, wie sie uns bei allen Netzspinnen entgegentritt. Textfig. 2 *B* stellt eine Retinazelle aus dem invertierten Auge einer freilebenden Spinne dar. Es könnte leicht den Anschein erwecken, als sei diese letztgenannte Retinazelle einem einfachen, nicht durch Inversion entstandenen Auge entnommen, da die Nervenfaser (Textfig. 2 *B nf*) von hinten in die Retinazelle übergeht, und diese ihre recipierenden Elemente (*rec.el*) an dem dem Lichte zugekehrten Ende ausbildet. Jedoch fand ich, daß diese in Textfig. 2 *B* dargestellten Retinazellen der freilebenden Spinnen in ihrer Entwicklung ein Stadium durchlaufen, auf welchem die Nervenfaser von vorn seitlich zutritt, so daß sie also erst sekundär durch die »Reversion« ihre definitive Gestalt annehmen.

Diese Umbildung vollzog sich wesentlich in der Weise, daß der bauchige Kernteil der Retinazellen der Netzspinnen (Textfig. 2 *A Kt.*) allmählich verkümmerte, während der Stäbchenteil sich vergrößerte und der Kern (*n*) sich in der Pfeilrichtung nach den recipierenden Elementen (*rec.el*) zu verschob. Die Verkümmerung des ersteren Teiles hatte zur Folge, daß der Nerveneintritt von der Seite nach dem proximalen Pole der Retinazellen verschoben wurde, so daß der Nerv nun in der Achse ins Auge tritt und in die einzelnen Retinazellen von hinten übergeht (Textfig. 2 *B*).

9. Die Muskeln und das den Augenbulbus umgebende Gewebe.

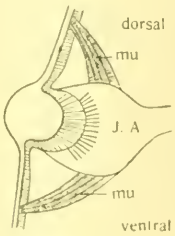
Sehr charakteristisch für alle invertierten Augen ist der Besitz von Muskeln, die an dem Bulbus inserieren und nach meinen Befunden teils als Accommodationsmuskeln, teils als Bewegungsmuskeln zu deuten sind.

Schon Grenacher (79, S. 45) fand sie »nur an einer der beiden Augenarten«. Er hält sie für Bewegungsmuskeln, »um ein andres Bild auf die Linse zu projizieren«.

Bertkau (85, S. 605) hat sie bei *Micrommata* näher studiert und schreibt diesen Augen vier Muskeln zu. Über die Wirkung dieser Muskeln äußert er sich nicht. Ich habe die Muskeln besonders bei *Lycosa*, *Argyroneta*, *Tegenaria* und *Amaurobius* untersucht. Textfig. 3 zeigt etwa die Lage der Muskeln bei *Lycosa*. Die Muskeln inserieren hier genau in der dorsoventralen Medianebene des Auges, so daß wir

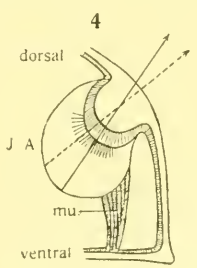
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf demselben Schnitt die Muskeln und den Nerveneintritt finden. Sie sind einerseits mit der postretinalen Membran des Auges verwachsen, anderseits inserieren sie zwischen den Hypodermiszellen des Stirnrandes. Schwieriger ist zu unterscheiden, welcher Funktion diese Muskeln dienen. Auf meinen zahlreichen Präparaten von *Lycosa* konnte ich nie bemerken, daß die Augenachse verschoben war, was durch Kontraktion nur eines dieser Muskeln hervorgerufen worden wäre. Vielmehr fand ich bei der Vergleichung mehrerer Präparate, daß sich meist entweder beide Muskeln im Ruhe-, oder beide im Kontraktionszustande befanden. Im letzteren Falle war dann der Nerv oft gerissen und der Glaskörper erniedrigt, so daß die Wände der Glaskörperzellen stark gefaltet waren. Anders waren die Verhältnisse bei *Argyroneta*, *Tegenaria* und *Amaurobius*. Bei allen diesen Netzspinnen ist nur ein Muskel vorhanden. Und zwar bei *Argyroneta* nur ein ventraler, bei den andern nur ein dorsaler. Hier kann man sofort auf die Funktion dieses



Textfig. 3.

Schematische Darstellung der Muskeln an dem invertierten Auge von *Lycosa*. *J.A*, invertiertes Auge; *mu*, Muskeln.



Textfig. 4.

Schematische Darstellung des einen Muskels am invertierten Auge von *Argyroneta*. *J.A*, invertiertes Auge; *mu*, Muskeln. Der gestrichelte Pfeil gibt die Richtung der Achse des Auges in der Ruhelage an.

Muskels schließen, und zwar kann es sich nur um einen Bewegungsmuskel handeln. Der eine dorsale Muskel bei *Tegenaria* und *Amaurobius* entspricht in seiner Lage genau dem dorsalen Muskel der *Lycosa* (vgl. Textfig. 3), dagegen fand ich bei *Argyroneta* andre Verhältnisse (Textfig. 4). Der eine ventrale Muskel dieser Gattung heftet sich nicht wie sonst an der Stirnwand, sondern merkwürdigerweise an der ventralen Wand des Cephalothorax an. Am Auge inseriert er außerhalb der Medianebene, so daß wir auf demselben Schnitte hier den Nerveneintritt nicht treffen. Auf einem dieser Präparate konnte ich deutlich die Wirkung dieses einen zur Bewegung dienenden Muskels beobachten (Textfig. 4). Die Augenachse war aus ihrer gewöhnlichen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Richtung um etwa 15° gedreht, so daß sie nunmehr nach der dorsalen Seite gewendet war. Diese eigentümliche Bewegungsvorrichtung findet wohl ihren Grund in der Lebensweise der *Argyroneta*, die im Wasser, sowohl in ihrem Kokon als auch beim Schwimmen, immer die Dorsalseite dem Boden zugewendet hat.

Wir finden also teils Bewegungs- und teils Accommodationsmuskeln an den invertierten Augen.

Zum Schluß möchte ich noch des eigentümlichen Gewebes gedenken, das alle Augen rings umgibt, und über das ich mir leider keine völlige Klarheit verschaffen konnte. Alle Augen sind, wie bekannt, von Bluträumen umgeben (Fig. 5 und 6). Innerhalb dieser findet man eine Menge anscheinend frei eingelagerter Zellen unbekannter Funktion. Es finden sich kleinere, dunkler gefärbte Zellen mit keiner besonderen Struktur, die ich wohl als Blutzellen deuten muß (Fig. 5 und 6 *blz*). Die größeren Zellen (Fettzellen? Fig. 5 und 6 *ftz*) enthalten ein strukturloses Gerinnsel. Ich konnte in allen Bluträumen des Cephalothorax diese letzteren Zellen neben den kleineren Blutzellen auffinden. In der Literatur vermochte ich keine sicheren Angaben über diese Zellen zu finden.

C. Der feinere Bau der convertierten Augen.

a. Bauprinzip.

Wie bekannt, besitzen alle convertierten Augen, im Gegensatz zu den invertierten, ein Tapetum, d. h. eine unterhalb der recipierenden Elemente gelegene lichtreflektierende Zellschicht. Die Ausbildung eines solchen Tapetums bewirkte, wie ich später zu zeigen versuchen werde, die Verlagerung der lichtrecipierenden Elemente unter oder proximalwärts von den Kernen der Retinazellen. Während also im invertierten Auge die Elemente der Retina im allgemeinen von innen nach außen sich folgen: als Nervenfasern — Retinazelle — Kern — recipierendes Element, so folgen sie hier in nachstehender Reihe aufeinander: Nervenfaser — Retinazelle — recipierendes Element — Kern (vgl. die Schemata Fig. 24 und 26 *A*).

In den convertierten Augen tritt der Nerv immer von hinten in der Augenachse ein. Die einzelnen Nervenfasern durchbrechen hierauf in einer oder mehreren Spalten das Tapetum und verbinden sich mit den Retinazellen. Diese bilden direkt vor dem Tapetum ihre recipierenden Elemente aus, während ihre Kerne weiter vorn, direkt unter dem Glaskörper liegen (vgl. Fig. 24 und 26 *A*). Die Retina aller convertierten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Augen entsteht, wie ich schon früher mitteilte, aus einer einfachen Einsenkung der Hypodermis ohne Inversion (Fig. 3). Die um diese eingesenkte Partie liegenden Ectodermzellen verlängern sich, wie ich bei *Lycosa*, *Tegenaria* und *Epeira* fand, und wachsen von der einen Seite über die eingesenkte Partie zur Bildung des Glaskörpers aus (Fig. 4 *gl*), während die der entgegengesetzten Seite unter die eingesenkte, zur Retina werdende Zellgruppe auswachsen und das Tapetum samt Zwischengewebe bilden (Fig. 4 *tap.pig.zw*). Ich werde bei der eingehenden Besprechung der einzelnen Elemente nur kurz, soweit es zum Verständnis der oft eigentümlichen Ausbildung nötig sein wird, einfügen, wie dieselben abzuleiten sind, ohne daß es meine Absicht wäre, schon hier auf die Entwicklungsgeschichte näher einzugehen.

Wie schon bei der Besprechung der invertierten Augen notwendig war, zwischen den Augen der Netzspinnen und denen der freilebenden zu unterscheiden, so ergibt sich hier dasselbe.

Wir müssen demnach mit Bertkau unterscheiden zwischen:

1) convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum bei Netzspinnen,
2) convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum bei freilebenden Spinnen.

Die hinteren Mittelaugen von *Epeira* vereinigen die Eigenschaften dieser beiden Typen in sich, ich werde sie daher als dritte Gruppe anschließen.

b. Convertierte Augen mit trichterförmigem Tapetum (Netzspinnen).

(Fig. 20—24.)

Diese Augenart hat nur Bertkau (85) näher untersucht, doch scheinen ihm, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht; keine genau medianen Längsschnitte, sondern schiefe vorgelegen zu haben, weshalb er die näheren Verhältnisse der Innervierung der Retina zum Teil nicht erklären konnte, zum Teil falsch darstellte. Besonders genau beschrieb er das Tapetum (S. 600), dem er die »Gestalt zweier gegeneinander geneigter, an den Enden miteinander verbundener Flügel« zuschreibt, »die zusammen einen länglichen trichterförmigen Raum umschließen. Der Grund des Trichters ist entweder ein schmaler Spalt, oder er ist gegittert, indem schmale Tapetumbrücken von dem einen Flügel zu dem andern reichen«. Von der Retina berichtet er nur, daß sie (S. 603) »sich von den beiden Flügeln des Tapetums her bis in den Grund des Trichters senke, hier sowohl, als auch an den Seitenwänden umbiegend, so daß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Gestalt der Stäbchen V-förmig ist. Ihre Zahl ist bei allen diesen Augen eine geringe, auch darin weichen sie von den übrigen ab, daß ihre Größe in demselben Auge beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist, und daß sie nicht in Pigment eingehüllt sind, das in dem ganzen Tapetumtrichter fehlt«.

Ich habe mich besonders bemüht, genaue Längs- und Querschnitte zu erhalten und habe bald einsehen müssen, daß die Vergleichung zweier senkrecht aufeinander stehender Längsschnitte zum Verständnis durchaus notwendig ist (Fig. 20 und 21).

1. Linse und Glaskörper.

Der dioptrische Apparat des Auges besteht auch hier aus Linse und Glaskörper. Die Linse wurde bei den invertierten Augen so eingehend geschildert, daß nichts mehr zuzufügen ist. Bei Betrachtung des Glaskörpers (Fig. 21 *gl*) fällt sofort seine unsymmetrische Ausbildung auf. Die Glaskörperzellen entspringen nur von der einen Seite des Auges und sind von da unter der Linse nach der andern Seite ausgewachsen. Der in Fig. 20 dargestellte Längsschnitt ist in senkrechter Richtung zu der Ebene von Fig. 21 geführt; die langgestreckten Glaskörperzellen sind daher auf diesem Schnitt sämtlich quer getroffen worden (Fig. 20 *gl*).

Bertkau (85) untersuchte die Ausbildung dieser Glaskörperzellen bei *Atypus*, *Dysdera* und *Epeira* (S. 597) »die Zellen sind in diesem Falle immer sehr lang und schmal, fast faserig, von einem exzentrisch gelegenen Punkte der Linse aus vorwiegend nach der einen Seite der Linse hin entwickelt und verlaufen fast alle mehr oder weniger der Retina parallel«. Als Ursache dieser merkwürdigen Ausbildung gibt er (S. 598) an, daß »es den Anschein habe, als ob die Zellen durch eine von vorn (distal) nach hinten (proximal) wirkende Kraft zurückgedrängt seien, und gerade, wie es an den Seitenaugen von *Micrommata* schien, als ob dieselben von innen nach außen zur Seite gedrängt seien«. Da er die Entwicklungsgeschichte dieser Augen nicht kannte, war es ihm unmöglich, den wahren Grund dieser asymmetrischen Ausbildung zu erkennen. Wie ich schon früher (07) gezeigt habe, ist der Glaskörper hier »durch einseitiges Herüberwachsen des Ectoderms über die zur Retina werdende eingesenkte Ectodermpartie entstanden« (vgl. auch Taf. XV, Fig. 3 und 4 *gl*). Die asymmetrische Ausbildung des Glaskörpers ist demnach hier keine sekundäre Erscheinung, wie sie Bertkau darzustellen versuchte, es handelt sich vielmehr um ein phylogenetisch jüngeres Stadium des Glaskörpers, als bei den später zu besprechenden convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum, bei denen der Glaskörper

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sekundär symmetrisch und radiär zur Linse geworden ist. Auch in letzteren Augen durchläuft der Glaskörper bei seiner Entwicklung das hier beschriebene Stadium. Aus dieser Entwicklung des Glaskörpers folgt ferner, daß er nur auf der einen Seite in die Hypodermis umbiegen kann (Fig. 21 links), und zwar besteht dieser Zusammenhang natürlich auf jener Seite, von welcher aus er durch starke Verlängerung seiner Zellen über die Retina herübergewachsen ist (vgl. Taf. XV, Fig. 4 *gl*). Auf der entgegengesetzten Seite (Fig. 21 rechts) stößt er mit den Hypodermiszellen zusammen, die die Iris (*ir*) bilden, und die gegen die Grenze von Cuticula und Linse in die Länge gestreckt sind. Ein Übergang findet sich hier nicht. Der Grad dieses unsymmetrischen Baues des Glaskörpers ist bei den einzelnen Gattungen der Netzspinnen sehr verschieden. Am flachsten fand ich den Glaskörper bei *Theridium* und *Argyroneta*; hier verlaufen alle faserigen Zellen vollständig parallel der Linse, und ihre Kerne liegen nur auf der zwischen Cuticula und Linse ausgebildeten Rinne.

Bei der eben behandelten *Tegenaria* (Fig. 21) und noch mehr bei der später zu besprechenden *Epeira* (vgl. Taf. XVII, Fig. 34 *gl*) finden wir dagegen einen allmählichen Übergang zum radiärsymmetrischen Bau des Glaskörpers. Das Plasma der Glaskörperzellen erstreckt sich hier ebenfalls nur in dünner Lage an den Zellwänden bis zur Linse, während das Zellinnere von Secret erfüllt ist (Fig. 21 *gls*). Die Lage der Glaskörperkerne hängt natürlich von dem Bau des ganzen Glaskörpers ab. In den phylogenetisch älteren Augen, wo die Glaskörperzellen noch flacher sind als hier, finden sich die Kerne nur einseitig am Rande der Linse. Von dort aus ziehen die faserförmigen Zellen parallel der Linse nach der andern Augenseite. Bei *Tegenaria*, wo die Zellen sozusagen schon nach der andern Seite zu wandern beginnen, erstrecken sich ihre Kerne schon etwas nach der Mitte des Auges (Fig. 21 und 34).

Die allseits an den Rand des Glaskörpers stoßenden Hypodermiszellen sind mit Pigment erfüllt und bilden die Iris (Fig. 20 und 21 *ir*). An der einseitigen Übergangsstelle zwischen Hypodermis und Glaskörper konnte ich keine scharfe Grenze zwischen beiden bemerken. Nur aus der Verteilung des Pigments kann man schließen, daß etwa an der mit * (Fig. 21) bezeichneten Stelle der Glaskörper aufhört und die Iris beginnt. Auf der entgegengesetzten Seite besteht dagegen eine scharfe Grenze zwischen Iris und Glaskörper. Scheinbar ist dort die Hypodermis zweischichtig geworden. Jedoch erkennt man bei genauem Studium, daß die Zellen nur spindelförmig geworden sind und ihre Kerne in verschiedenen Höhen liegen.

 © Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Retina.

Die komplizierten Lageverhältnisse der einzelnen Elemente der Retina der convertierten Augen machen es notwendig, die Retina mit ihren einzelnen Bestandteilen gemeinsam zu schildern. Ich schicke deshalb nur weniges über die Form und Lage der einzelnen Elemente voraus. Verfolgen wir auf dem Schema Fig. 24 *A*, das die Form einer Retinazelle darstellt, den Verlauf der Nervenfaser (*nf*), so finden wir, daß sie nach dem Durchbruch der postretinalen Membran (*pstm*), d. h. nach dem Eintritt in den Bulbus, ohne deutlich erkennbare Grenze in den Basalteil der Retinazelle übergeht (*bs*).

Bertkau (85) hat diesen Teil der Retinazelle noch zur Nervenfaser gerechnet. Im Hinblick auf das großmaschige, lockere Plasma an dieser Stelle, muß ich annehmen, daß wir hier schon die Retinazelle vor uns haben; ich nenne diesen Teil also Basalteil der Retinazelle. Dieser Basalteil (Fig. 24 *A bs*) hat etwa die vierfache Dicke der Nervenfaser angenommen. Weiter distal verjüngt sich die Retinazelle beträchtlich und erlangt wiederum den Charakter einer Nervenfaser (*bs.e*). An dieser Stelle tritt die Zelle durch den schmalen Spalt zwischen den beiden Flügeln des Tapetums. Nach dem Durchtritt verbreitert sie sich plattenförmig und bildet die recipierenden Elemente aus (Rhabdomplatten), die in Fig. 24 *A* in Flächenansicht erscheinen (*rec.el*). Im weiteren Verlaufe krümmt sich das Ende der Zelle »retortenartig« zurück; in diesem Teil liegt der Kern (Fig. 24 *A rzk*). Dies ist im allgemeinen die Form der Retinazellen. Fig. 24 *B* zeigt einen schematischen Längsschnitt durch die eben besprochene Retinazelle, der senkrecht zu dem vorigen verläuft und die Nervenfaser trifft. Wir sehen dabei wiederum, wie die Faser in den Basalteil der Retinazelle übergeht (Fig. 24 *B bs*), diese sich dann verjüngt zum Durchtritte durch den Tapetumspalt (*bs.e*) und nach Ausbildung der randständigen recipierenden Elemente (*rec.el*) wegen der Umbiegung senkrecht zur Schnittebene ihren Abschluß findet. Nach dieser kurzen, zum Verständnis der Retina nötigen Bemerkung über die Form der Retinazellen gehe ich nun zur Besprechung der gesamten Retina über.

Wie Fig. 22 zeigt, ist der genaue Querschnitt eines solchen Auges nicht kreisrund, sondern elliptisch. Einen Längsschnitt in der Richtung der kleinen Achse dieser Ellipse stellt Fig. 20 dar, einen in der Richtung der großen Fig. 21. Betrachten wir zunächst Fig. 20 genauer. Die beiden »Flügel des Tapetums« (*tap*), die die recipierenden Elemente umhüllen, sind hier quer getroffen. An der Basis sind sie durch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hindurchtretenden Basalteile der Retinazelle (*bs*) voneinander getrennt (*tps*).

Nach Bertkau (85, S. 600) soll »der Grund dieses Tapetumtrichters entweder ein Spalt oder gegittert sein, indem schmale Tapetumbrücken von dem einen Flügel zu dem andern« zwischen den hier stark verschmälerten Retinazellen hindurchtreten. Ich kann dies bestätigen und will hinzufügen, daß ich diese »Tapetumbrücken« immer gefunden habe. Der ganze recipierende Apparat der Retinazellen (*rec.el*) wird also proximal vom Tapetum eingehüllt. In den Tapetumflügeln liegen in unregelmäßiger Anordnung die zugehörigen Kerne. Innerhalb des Protoplasmas des Tapetums finden sich nach Bertkaus Untersuchung (85) kleine, stark lichtbrechende Kriställchen, die durch alle Reagenzien äußerst leicht zerstört werden. Bertkau hat diese Kriställchen so ausgiebig untersucht, daß ich nur noch hinzufügen möchte, daß sie zwischen gekreuzten Nicols keine Doppelbrechung zeigen. Dicht unterhalb der Tapetumflügel findet sich eine breite, stark pigmentierte Zwischengewebsschicht. Der Innenraum des Tapetumtrichters wird von den lichtempfindlichen Teilen der Retinazellen (*rec.el*) ausgefüllt, während die Kerne der letzteren, teils dicht vor den recipierenden Elementen, teils ganz seitlich in den Enden der retortenartig gekrümmten Sehzellen liegen (*rzk*).

Vollkommen falsch hat nun Bertkau die Innervierung der Retinazellen dargestellt. Der Grund hierfür ist wohl, daß seine Schnitte meist schiefe waren, und er es versäumte, in der Richtung des in Fig. 20 dargestellten Schnittes zu schneiden. Er hat die Frage nach der Innervierung der Retinazellen und ihrem Verlauf überhaupt nicht näher erörtert, so daß sich nur aus seinen Abbildungen (85, Taf. XXXI, Fig. 6 und Taf. XXXII, Fig. 12 *b*) schließen läßt, daß er seine Schnitte falsch gedeutet haben muß. Jedenfalls scheint er der Meinung gewesen zu sein, daß die Nervenfasern sich mit dem Kernteil der Retinazellen verbinden, daß sie dagegen nicht durch den Tapetumspalt (*tps*) mit den recipierenden Elementen zusammenhängen. Auf meinen Schnitten sehe ich überall deutlich, daß die Nervenfasern (*n.o*) in die Basalteile der Retinazellen (*bs*) übergehen und diese, durch den Tapetumspalt hindurchtretend, dann zu dem distalen, den Kern führenden Enden der Retinazellen hinziehen. Eine andre Verbindung der Basalteile mit dem Kernteil der Zellen ist schon wegen der breiten, sich zwischenlagernden pigmentierten Zwischengewebsschicht völlig ausgeschlossen (Fig. 20 *pig.zw*).

Die benachbarten Retinazellen stoßen nur in dem Tapetumtrichter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zusammen, um die recipierenden Elemente (die sog. Rhabdomplatten) an ihren Berührungsflächen auszubilden. In ihrem übrigen Verlaufe sind sie, wie auch die Basalteile (*bs*) und die Nervenfasern durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (Fig. 20, 21, 22 *pig.zw*).

Zum besseren Verständnis war es nötig, auch in der Richtung der großen Achse des elliptischen Augenquerschnittes (Fig. 22) Längsschnitte zu führen (Fig. 21). Ist ein solcher Schnitt genau median gelegt, so müssen wir überall die Übergänge der Basalteile der Retinazellen (*bs*) in den recipierenden Teil antreffen und können nur zwischen den benachbarten Basalteilen die »Tapetumbrücken« quer treffen. Selbstverständlich ist es schwer, einen genauen derartigen Schnitt zu erhalten; Fig. 21 zeigt einen solchen. Die meisten Basalteile (*bs*) setzen sich direkt in die distalen Zellenden fort; sie sind durch Zwischengewebe voneinander getrennt, worauf dessen zwischengelagerte Kerne (*zwk*) deuten. Mit ihren recipierenden Teilen treten die Retinazellen in direkte Berührung und bilden an ihren Berührungsflächen die recipierenden Elemente, die Rhabdomplatten, wie ich sie früher (07) nannte, aus (*rec.el*). Im weiteren Verlaufe sind die Retinazellen dann durch pigmentfreies Zwischengewebe isoliert.

Eigenartig ist die Lage der Kerne einzelner Retinazellen dicht vor den recipierenden Elementen (Fig. 21), wie wir auch schon in Fig. 20 bemerken konnten. Nur fünf bis sechs Kerne haben diese Lage, während alle andern Zellen seitlich umbiegen. Wie Fig. 22 zeigt, hängen die beiden Flügel des Tapetums beiderseits (*tap*) miteinander zusammen, so daß wir auf dem Längsschnitt in der Richtung der großen Achse (Fig. 21) die Stelle treffen müssen, an der sie zusammenstoßen (Fig. 21 *tap*).

Der Querschnitt durch das Auge (Fig. 22) zeigt besonders schön, daß die Retinazellen (*rz*) durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander gesondert sind. Die untere Hälfte des Schnittes, die nach der Entpigmentierung ausgeführt ist, zeigt die unregelmäßige Lage der Zwischengewebskerne (*zwk*). Die beiden Tapetumflügel (*tap*) umschließen die recipierenden Elemente (*rec.el*). Auf die Struktur dieser Elemente werde ich sofort zurückkommen müssen, und möchte nur noch darauf aufmerksam machen, daß die ganze recipierende Region durch eine feine Linie in zwei Teile geschieden ist (Fig. 22, vgl. auch Fig. 20). Dies zeigt, daß von einem Tapetumflügel zum andern zwei Reihen von Retinazellen nebeneinander stehen. Daher biegen die Enden der Retinazellen auch genau von dieser Mittellinie der recipierenden Region beiderseits nach außen um (Fig. 20).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Recipierende Elemente (Rhabdomplatten).

Bertkau (85, S. 604) vermutete, daß »die Retinazelle vielleicht mehr als zwei Stäbchen entwickele«.

Hesse (01) hat von Spinnen dieser Gruppe nur *Latrodectes* näher untersucht. Er bemerkt hierüber (01, S. 445) »die Stiftchen selbst sind sehr deutlich, und ihre Beziehungen zu den benachbarten Zellen finden, in ihrer Richtung auf jene zu, ihren unverkennbaren Ausdruck . . . Das Zellplasma zwischen den beiden Stiftchensäumen erscheint an meinen Präparaten — wohl infolge ungenügenden Eindringens des Konservierungsmittels — homogen und stark färbbar, von Vacuolen durchsetzt, so daß man Neurofibrillen in demselben nicht erkennen kann; nur nach Analogie kann ich schließen, daß wir es hier wirklich mit einem echten Stiftchensaum zu tun haben.«

Leider stand mir die genannte Spinne nicht zur Verfügung. Ich habe die fraglichen Verhältnisse hauptsächlich bei *Tegenaria*, *Amaurobius* und *Argyroneta* untersucht und bin zu dem Resultate gekommen, daß hier, ebenso wie in den invertierten Augen, das randständige Plasma der Retinazellen zu mehrwabigen Alveolarsäumen differenziert ist, die ihrerseits wiederum an ihren Berührungsflächen stark färbbare Cuticularsäume entwickeln. Auf allen Präparaten treten diese Cuticularsäume zwischen den einzelnen Retinazellen stark hervor (Fig. 21, 22, 24 *B cs*). Ich untersuchte diese Strukturen nur auf den dünnsten Schnitten in Wasser (Fig. 23). Während, wie betont, die basalen Teile (*bs*) der Retinazellen durch pigmentiertes Zwischengewebe (*pig.zw*) isoliert sind, treten sie nach dem Durchtritte durch das Tapetum in direkte Berührung. Die beiden in Fig. 23 dargestellten Zellen sind einem Fig. 21 entsprechenden Längsschnitte entnommen, der nicht genau durch die Mittelebene des Auges ging, so daß nur einzelne Zellen die Verbindung mit dem Basalteil (*bs.e*) zeigen, während andre, infolge der auf Fig. 20 und 24 *A* dargestellten Ausbuchtung der Basalteile (*bs*), durch das Tapetum in zwei Teile getrennt erscheinen (Fig. 23 *tap*). In allen Fällen ließ sich auch hier erkennen, daß der »Stiftchensaum« Hesses nicht aus freien »Stiftchen« besteht, sondern daß diese untereinander durch Querfädchen zu einem Alveolarwerk verbunden sind.

Es findet sich also hier ebenfalls ein mehrwabiger Alveolarsaum an der Berührungsfläche der Zellen (Fig. 23 *alv*). Die »Stiftchen« kommen dadurch zustande, daß drei bis vier gleich große Alveolen in einer zur Wand der Zelle senkrechten Reihe angeordnet sind. Die

 © Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

senkrecht zum Cuticularsaum (*cs*) gerichteten Wände dieser Waben gehen kontinuierlich ineinander über und fallen daher viel leichter ins Auge, als die ohnehin etwas feineren Querwände. Der Cuticularsaum (*cs*) muß wohl auch hier aus einer festeren, dichteren Substanz bestehen, da er stärker färbbar ist, auch viel dickere Wabenwände und Knotenpunkte besitzt. Auf stark macerierten Schnitten fand ich gleichfalls, daß die Cuticularsäume (*cs*) der Maceration großen Widerstand entgegengesetzt hatten und in ihrer Form kaum verändert waren; doch war die sonst ziemlich deutliche alveoläre Struktur dann an manchen Stellen verwischt; es schien, als seien die Säume etwas gequollen.

Zwischen je zwei zu einer Zelle gehörigen recipierenden Elementen liegt das indifferente Zellplasma (*rzpl*), das den Basalteil der Retinazelle (*bs*) mit ihrem Kernteil verbindet. Die Struktur des übrigen Zellplasmas ist ebenfalls eine großmaschig alveoläre, wie ich sie bereits oben für die invertierten Augen beschrieb.

Das Tapetum (Fig. 23 *tap*) zeigt in der Richtung der großen Achse des ellipsoidisch gebauten Auges eine längsfaserige Maschenstruktur. Wie die oben erwähnten Kriställchen zu den längsgestreckten Alveolen des Plasmas liegen, konnte ich leider nicht erkennen, da es mir nicht gelang, Zupfpräparate von genügender Feinheit anzufertigen. Auf Schnitten sind die Kriställchen immer verschwunden, da sie, wie es scheint, schon von Alkohol gelöst werden.

c. Convertierte Augen mit rostförmigem Tapetum (freilebende Spinnen).

(Fig. 25—33.)

Diese Augen sind von den früheren Autoren verhältnismäßig am besten untersucht worden. Der Grund hierfür ist wohl, daß sie in der Regel die größten aller Augen sind.

1. Linse und Glaskörper.

Bei allen freilebenden Spinnen ist die Linse äußerlich stark vorgewölbt (Fig. 25 *L*). Ihre Struktur ist die gleiche wie die der früher geschilderten Augen. Der Glaskörper (Fig. 25 *gl*) hat hier seine höchste Entwicklung erreicht. Seine Zellen sind vollkommen radiärsymmetrisch zur Linse geordnet, nachdem sie während der Entwicklung dieselben asymmetrischen Stadien durchlaufen haben, die oben für die convertierten Augen der Netzspinnen beschrieben wurden (vgl. Taf. XV, Fig. 3 und 4 *gl*). Die einzelnen Glaskörperzellen sind bedeutend verlängert, und ihr Plasma bildet nur eine ganz dünne oberflächliche Lage. Der kleine längliche Kern (*glk*) ist deshalb der Zellwand dicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angeschmiegt, wie ich es schon oben beschrieb (vgl. Taf. XV, Fig. 8 *glk*). Weitaus der größte Teil der Zelle ist von durchsichtigem Secret erfüllt (Fig. 25 *gls*).

Wie schon Grenacher (79, S. 47) hervorhebt, »erreichen die peripherisch gelegenen Zellen des Glaskörpers die Retina nicht«. Diese Zellen endigen also frei mit ihrer nach innen abgeschiedenen Membran an dem den Augenbulbus umhüllenden Gewebe. Eine Iris ist auch hier vorhanden, jedoch ist sie wenig ansehnlich (Fig. 25 *ir*).

2. Retina.

(Retinazellen, Zwischengewebe, Tapetum.)

Nach Grenachers Untersuchungen (79, S. 48) besteht die Retina aus drei Zonen, einer vorderen, dem Glaskörper anliegenden, dunklen, auf die eine mittlere, etwas durchsichtigere folgt, in der man die »pallisadenartig nebeneinander stehenden Stäbchen« erkennen kann. An diese Zone schließt sich proximal eine »längsstreifige« letzte an. Grenacher erkannte, daß sich die Pigmentierung der Retina bis zum distalen Ende der Stäbchen erstreckt; doch behauptete er, daß »diese nicht allseitig von Pigment umhüllt sind, sondern daß sie in Reihen angeordnet sind, die durch Pigmentstreifen voneinander getrennt sind«. Jeder Retinazelle schrieb er nur ein Stäbchen zu, das in ihrer Mitte gelegen sei.

Erst Bertkau (85) gelang es, das Tapetum auch bei diesen Typus des convertierten Auges aufzufinden. Mit Recht behauptete er, daß das in »Streifen zerschlitzte Tapetum« für die ganze Anordnung der übrigen Elemente des Auges maßgebend ist. Er beschrieb dieses System parallel zueinander verlaufender Tapetumstreifen sehr genau für *Dolomedes limbatus* (S. 614). Durch die Spalten zwischen den einzelnen Tapetumstreifen treten die Nervenfasern zu den »Stäbchen«. Bertkau vermutete, daß die Nervenfasern zwischen beiden Stäbchen hindurch als »Fäden« bis zum Kern verlaufen.

Hentschel (99), dessen Hauptverdienst es ist, die Entwicklung dieser Augen richtig erkannt zu haben, bringt für das ausgebildete Auge im wesentlichen nicht viel Neues. Die Nervenfasern sollen nach dem Durchtritt durch die Tapetumspalten sich »an die Stäbchen anschmiegen« und nach oben immer enger anschließen (S. 522). »Erst am oberen Ende der Stäbchenschicht geht ihre Spur zwischen den dichtgedrängten schlauchförmigen Zellen verloren.« Die Verbindungsstelle zwischen Nervenfaser und Retinazelle entzog sich also seiner Beobachtung.

Durch Vergleich der in verschiedenster Weise geführten Längsschnitte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit Querschnitten, was auch hier von großer Bedeutung für das Verständnis ist, glaube ich manche Punkte, die die erwähnten Autoren teils übersehen, teils falsch gedeutet haben, aufklären zu können.

Während wir im vorigen Kapitel fanden, daß die Basalteile der Retinazellen bei den Netzspinnen nur in einem medianen Spalt das trichterförmige Tapetum durchbrechen, finden wir hier, daß die Basalteile (Fig. 25 *bs*) plötzlich schmäler werden und zu je zweien durch die Spalten zwischen den Tapetumstreifen (*tpstr*) zu den recipierenden Elementen (*rec.el*) treten. Es scheint zweckmäßig, auch hier zunächst die Gestalt und den Verlauf der Retinazellen auf einem Schema zu betrachten (Fig. 26 *A*). Die hier dargestellten vier Retinazellen sind dem Längsschnitt (Fig. 25) eines Auges der zweiten Augenreihe von *Lycosa* entnommen, der sagittal durch den Cephalothorax geführt ist. Wir sahen oben, daß die Nervenfasern nach dem Eintritt in den Bulbus in die Basalteile der Retinazellen übergehen (Fig. 26 *A bs*). Die früheren Autoren haben diesen Teil der Retinazellen noch zur Nervenfaser gerechnet. Die Untersuchung seiner Plasmastruktur bestimmt mich jedoch, ihn als den basalen Teil der Retinazellen anzusehen, da ihm schon die charakteristische lockermaschige Struktur des Plasmas der Retinazellen mit den Knotenpunkten zahlreich eingelagerten, stark färbbaren körnigen Elementen zukommt.

Diese Basalteile (Fig. 26 *A bs*), welche durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander getrennt sind, treten zu je zweien[1] zwischen den hier quer getroffenen Tapetumstreifen (*tpstr*) hindurch zu den recipierenden Elementen (*rec.el*). Auf einem Tapetumstreifen stehen also je zwei Reihen recipierender Elemente, die auf Fig. 26 *A* von der Fläche zu sehen sind (*rec.el*). Auch die recipierenden Elemente werden allseitig durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (*pig.zw*). Im weiteren Verlaufe bleiben die Retinazellen bis zum Glaskörper durch Zwischengewebe getrennt, nur findet sich vor den recipierenden Elementen naturgemäß kein Pigment mehr im Zwischengewebe. Dies vordere, pigmentfreie Zwischengewebe, das alle Retinazellen allseitig umgibt, bildet zwischen je zwei Retinazellen einen verdickten Streifen, der genau über dem betreffenden Tapetumstreifen liegt und diesem parallel zieht (*zw.pa*). In diesen verdickten parallel zueinander verlaufenden Zwischengewebsstreifen liegen die Kerne des gesamten distalen Zwischengewebes. Für das genauere Verständnis dieser schwierigen

[1] Das heißt, eigentlich in je zwei Reihen, die hier jedoch quergeschnitten sind, so daß nur zwei ihrer Zellen getroffen wurden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verhältnisse ist es wichtig, festzustellen, daß die beiden Retinazellen (Fig. 26 *A* 2 u. 3), welche durch denselben Tapetumspalt treten, weiter distal wiederum zwischen den entsprechenden Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) zu ihren Kernen ziehen.

Nach diesen Bemerkungen über Form und Verlauf der Retinazellen können wir den Längsschnitt Fig. 25, der aus später zu erwähnenden Gründen nicht genau durch die Medianebene geht, verstehen.

Wir sehen die Retinazellen (Fig. 25 *rz*) dicht über den recipierenden Elementen (*rec.el*) zu je zweien zwischen den oberen parallelen Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) zu ihren Kernteilen anschwellen. Bevor ich den Schnitt Fig. 25 näher beschreibe, muß hervorgehoben werden, daß die oberen parallelen Zwischengewebsstreifen (Fig. 28 *zw.pa*) sich in einer axialen Mittelebene des Auges zu einem breiten mittleren Zwischengewebsstreifen vereinigen, der senkrecht zu den parallelen Zwischengewebsstreifen das Auge durchzieht (s. den Querschnitt Fig. 28 *zw.m*).

Aus dem Dargelegten geht klar hervor, daß wir in Fig. 25 und 26 *A* keine ganz genau medianen Schnitte vor uns haben, da sie den in der Medianebene das Auge durchsetzenden mittleren Zwischengewebsstreifen (Fig. 28 *zw.m*) nicht getroffen haben, vielmehr die parallelen Zwischengewebsstreifen (Fig. 25, 26 *A*, 28 *zw.pa*) quer durchschneiden. Ich habe in Fig. 25 als Übersichtsbild absichtlich keinen genau medianen Schnitt gewählt, weil auf einem solchen die recipierenden Elemente mit den kernführenden Enden der Retinazellen nicht in Verbindung ständen, wegen des breiten dazwischen geschobenen Zwischengewebsstreifen, welchen die Retinazellen umgehen müssen.

Fig. 27 zeigt einige Zellen, die solch einem genau medianen Schnitte, der durch den breiten Zwischengewebsstreifen (*zwm*) geht, entnommen sind. Der Zwischengewebsstreifen ist noch nicht genau mitten getroffen, sonst dürfte überhaupt keine Verbindung zwischen den recipierenden Elementen und den Kernteilen zu finden sein, alle Retinazellen müßten vielmehr durch den Zwischengewebsstreifen in zwei Teile getrennt sein, wie es auch genau in der Mitte des Auges der Fall ist. Verfolgen wir nun auf Fig. 27 den weiteren Verlauf der, durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isolierten Basalteile der Retinazellen (*bs*). Basalteil 1 und 2 (*bs*) treten nach einer starken Einschnürung (*bs.e*) gemeinsam zwischen zwei Tapetumstreifen (*tpstr*) zu den zugehörigen Elementen (*rec.el*). Dasselbe gilt für die Basalteile (*bs*) 3 und 4. Jedoch fällt es auf, daß auf demselben Schnitte immer nur der Eintritt der Basalteile 1, 3, 5 oder 2, 4, 6 usw. sichtbar ist. Dies rührt daher, daß die Spalten zwischen den Tapetumstreifen so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schmal sind, daß die Retinazellen trotz ihrer starken Einschnürung nur in einer Reihe durchtreten können. Der nächstfolgende Schnitt würde dann den Durchtritt Basalteile 2 und 4 zeigen. Wir sehen ferner, daß auf dem Schnitt Fig. 27 nur die recipierenden Elemente (*rec.el*) der Zellen 1, 3, 5 längs getroffen sind, während die der Zellen 2 und 4 tiefer liegen, von Pigment überdeckt sind und bei hoher Einstellung nur durchschimmern.

Um diese Verhältnisse zu erklären, müssen wir den Querschnitt Fig. 29 durch die recipierenden Elemente zu Hilfe nehmen. Die Richtung des Pfeiles in Fig. 29 zeigt etwa an, wie der Längsschnitt Fig. 27 geführt ist. Es sind drei Reihen von Retinazellen im Querschnitt dargestellt. Nehmen wir an, die Reihen 1 und 2 (Fig. 29 †) stünden auf demselben Tapetumstreifen, so entspricht die von dem in der Pfeilrichtung geführten Längsschnitt getroffene Retinazelle der Reihe 1 auch der Retinazelle 1 in Fig. 27. Da die Retinazellen etwa 4—5 μ breit, und die Schnitte etwa ebenso dick sind, so wird von der zweiten Reihe (Fig. 29) zwar eine Zelle wohl noch etwas angeschnitten werden, ist aber, wie wir sehen, zum größten Teil von dem in der Hauptsache getroffenen Pigment überdeckt (Fig. 27, Retinazelle 2 *rec.el*).

Während bis jetzt nur Längsschnitte besprochen wurden, die in der Richtung des mittleren oberen Zwischengewebsstreifens geführt sind, müssen wir nun auch die hierzu senkrechten betrachten (Fig. 26 *B* und *C*). Dieselben werden zweierlei Bilder zeigen, je nachdem sie einen Tapetumstreifen (*tpstr*) und den zugehörigen parallelen Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) (Fig. 26 *B*) längs getroffen haben, oder ob sie (Fig. 26 *C*) die Basalteile (*bs.e*) der Retinazellen treffen. Im ersteren Fall müssen die Retinazellen durch den Tapetum- und den Zwischengewebsstreifen, um den sie herum biegen müssen, auf Schnitten in drei Teile zerlegt werden (Fig. 26 *B*); im zweitgeschilderten Falle dagegen können wir die Retinazellen in ihrer völligen Ausdehnung bis zu den Kernen verfolgen (Fig. 26 *C*).

Ich habe dies nur deshalb ausführlicher hervorgehoben, weil Bilder, wie Fig. 26 *B*, leicht zu dem Irrtum führen könnten, daß eine Verbindung zwischen Basalteil und recipierendem Teil einerseits und zwischen recipierendem Teil und Kernteil der Retinazellen anderseits nicht bestehe. Nachdem der komplizierte Verlauf der Retinazellen auf Längsschnitten geschildert wurde, gehe ich zur Besprechung der Querschnitte über, die zum vollen Verständnis notwendig sind.

Im Grunde des Augenbulbus besitzen die Basalteile der Retinazellen polygonale, unregelmäßige Querschnitte. Je näher sie den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

recipierenden Elementen kommen, um so mehr nähern sie sich einer keilförmigen Gestalt (Fig. 30 *bs*). In dieser Gegend rücken die beiden Reihen von Zellen, die weiter distal durch denselben Tapetumspalt treten, näher zusammen, indem zwischen ihnen und den beiden benachbarten Doppelreihen von Zellen etwas breitere Streifen von Zwischengewebe auftreten, was auch auf Längsschnitten (Fig. 27) unterhalb des Tapetums zu erkennen ist. Beim Durchtritt durch das Tapetum (Fig. 30 *tpstr*) sind, wie schon oben beschrieben, die beiden Zellreihen dicht ineinander geschoben, so daß sie nur noch eine einzige Reihe bilden (*bs.e*). Der Querschnitt der Zellen ist an der Durchtrittsstelle nur ein Fünftel so dick, als der der Basalteile. Nach dem Durchtritt nimmt die Retinazelle sofort wieder ihre frühere Dicke (Fig. 30 *rz*) an und bildet am Rand die beiden recipierenden Elemente aus (*rec.el*).

Infolge der alternierenden Anordnung der Basalteile, sowohl unterhalb des Tapetums als auch noch bei ihrem Durchtritt durch den Tapetumspalt, sowie infolge ihres Verlaufes abwechselnd nach rechts und links auf die benachbarten Tapetumstreifen, wird das Alternieren der benachbarten Retinazellreihen in der recipierenden Region hervorgerufen, wie wir es auf Fig. 29 sehen. Die einzelnen Retinazellen (*rz*) sind in der Stäbchenregion durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (*pig.zw*). Hier bilden sie auf ihrer Oberfläche je zwei in allen Retinazellen gleich gerichtete recipierende Elemente aus. Diese sind auf dem Querschnitt als etwa halbmondförmige, innerhalb der Zellen opponierte Gebilde zu erkennen. Über die Struktur dieser Elemente werde ich im folgenden Abschnitte berichten. Distal von der Region der recipierenden Elemente (Fig. 28) rücken die Retinazellen, die sich über demselben Tapetumstreifen erhoben haben, wieder näher zusammen, während sich zwischen den benachbarten zwei Zellreihen die verbreiterten, parallelen Streifen des Zwischengewebes entwickeln (*zw.pa*).

Vergleiche ich nun kurz meine Befunde mit denen der früheren Autoren, so finde ich, daß durch Bertkau (85) zum ersten Male festgestellt wurde, daß die Basalteile (»Nervenfasern«) zu je zweien durch die Tapetumspalten zu den »Stäbchen« treten, und daß diese letzteren in alternierenden Reihen stehen.

Jedoch gelang es weder Bertkau (85) noch Hentschel (99), den Durchtritt der Basalteile genau festzustellen; beide haben ferner das System der oberen Zwischengewebsstreifen nicht erwähnt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Recipierende Elemente.

Die ersten Angaben über die recipierenden Elemente in den convertierten Spinnenaugen finden wir bei Hentschel (99, S. 517). »Allem Anscheine nach bildet die Zelle ein zweiteiliges (nicht zwei einzelne!) Stäbchen aus, das die Form eines längsgespaltenen, meist oben und unten abgerundeten Cylinders hat. Auf Querschnitten erscheinen die beiden Teile infolgedessen halbmondförmig mit einander zugewandten geraden Seiten. Bei der Untersuchung von Längsschnitten, die etwas maceriert sind, läßt sich häufig noch eine schichtartige Querteilung der Stäbchen erkennen, wie sie von Purcell für die Phalangidenaugen beschrieben wurde«.

Hesse (01) hat dann nachgewiesen, daß die Ansicht Hentschels (99), es sei in jeder Zelle »nur ein zweiteiliges Stäbchen«, falsch ist. Er erkannte, daß zwei recipierende Elemente an gegenüberstehenden Seiten einer Zelle sich vorfinden. Er bemerkt hierzu (S. 445): »Nur ist der Plasmarest zwischen den beiden Stiftchensäumen so reduziert, daß er nur wie eine dicke Scheidelinie aussieht, die das Stäbchen in zwei Teile trennt«.

Der Ansicht Hesses, daß es sich hier um »Stiftchensäume«, also um die freien Endigungen von Neurofibrillen, handle, kann ich nicht zustimmen. Nirgends fand ich irgendwelche Bildungen, die fibrillenähnlich waren. Hesse muß selbst zugeben (S. 446), daß er Neurofibrillen, mit denen er doch seine Stiftchensäume immer in Beziehung bringt, »im einzelnen nicht verfolgen konnte«. Nach meinen Befunden sind auch hier die beiderseits auf der Seitenfläche der Zelle liegenden recipierenden Elemente nur besonders differenzierte alveoläre Bildungen des Zellplasmas.

Auf etwa 5 μ dicken Querschnitten der Augen von *Lycosa* (Fig. 31*A*), die mit Dahlia, Bleu de Lyon und der Blochmannschen Methode gefärbt sind, erscheinen die recipierenden Elemente (*rec.el*) als zwei dunkelgefärbte halbmondförmige Gebilde. Zwischen ihnen liegt das Zellplasma (*rz.pl*), dem sie ihre Entstehung verdanken. Untersucht man solche Schnitte in Wasser, so erkennt man an den Elementen die Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei Schichten und einer wabigen Struktur. Deutlich wird letztere erst an äußerst dünnen (etwa 1—1,5 μ), mit Eisenhämatoxylin stark gefärbten Schnitten (Fig. 31 *B*). Wir erkennen dann, daß die recipierenden Elemente auch hier aus zwei Schichten, den Cuticularsäumen (*cs*) und den Alveolarsäumen (*alv*), bestehen. Das Retinazellplasma (*rz.pl*) hat also an seiner Oberfläche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwei Lagen von ziemlich gleich großen Alveolen differenziert; die äußere dieser Lagen (*cs*) ist fester, dichter und am stärksten lichtbrechend geworden; sie bildet den Cuticularsaum. Das zwischen den beiden recipierenden Elementen befindliche undifferenzierte Plasma ist in den einzelnen Fällen verschieden ansehnlich ausgebildet. So besitzt es in Fig. 31 *B* (*rz.pl*) eine Breite von zwei bis drei Alveolen, während es in Fig. 31 *C* nur noch aus einer Alveolenreihe mit äußerst stark hervortretenden Knotenpunkten besteht. Im Gegensatz zu dem eben geschilderten Bau der recipierenden Elemente fand ich bei *Tarentula*, daß der Cuticularsaum nach außen noch von einer äußerst dünnen Plasmalage überzogen war, die einen äußersten Alveolarsaum (Fig. 31*D* *alv*) bildete, der sich durch hellere Färbung vom Cuticularsaum (*cs*) deutlich unterschied. Ähnliches fanden wir ja schon oben in den invertierten Augen der freilebenden Spinnen (vgl. Taf. XV, Fig. 13).

Wir sahen oben (Fig. 30), daß der Basalteil der Retinazelle (*bs*) nach dem Durchtritt durch einen Tapetumspalt (*bs.e*) sich oberhalb des Tapetumstreifs (*tpstr*) bedeutend verbreitert und nun die beiden recipierenden Elemente ausbildet (*rec.el*). In Fig. 32 ist nun ein Querschnitt durch den Basalteil der eben beginnenden recipierenden Elemente abgebildet (bei stärkster Vergrößerung in Wasser). Der Schnitt war mit Dahlia gefärbt. Infolgedessen haben sich die recipierenden Elemente (*rec.el*) sehr dunkel tingiert, wie schon oben erwähnt. Wir bemerken das Plasma des Basalteiles (*bs*) mit seiner lockeren unregelmäßigen Maschenstruktur, in deren Knotenpunkten verschiedene körnige Elemente eingestreut sind. Distalwärts zieht sich das Plasma allmählich ganz zwischen die beiden recipierenden Elemente zurück.

Beim Anfertigen der Längsschnitte gelang es mir, einen äußerst dünnen Schnitt zu erreichen, auf dem die Verhältnisse besonders klar erscheinen (Fig. 33). Die beiden Retinazellen, deren mittlere Region vorliegt, sind in verschiedener Weise getroffen. Bei 1 ist der Übergang des Basalteiles (*bs*) in den recipierenden Teil genau zu verfolgen. Wir erkennen ferner deutlich die einwabigen Cuticularsäume (*cs*), deren äußere Wabenwände besonders stark lichtbrechend und dicht erscheinen; innen schließen sich ihnen die einwabigen Alveolarsäume an (*alv*). Zelle 2 ist dagegen so getroffen (vgl. Fig. 26 *B*), daß sie von dem unter ihren recipierenden Elementen gelegenen Tapetumstreif (*tpstr*) mit seiner längsfaserigen Maschenstruktur unterbrochen wird. Ferner ist die Zelle anscheinend nach dem Typus des in Fig. 31 *C* dargestellten Querschnitts gebaut, wogegen Zelle 1 etwa dem Querschnitt 31 *B* entspricht. Das Zellplasma (*rzpl*) ist so stark reduziert, daß es nur noch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch eine Lage von Waben gebildet wird, deren Knotenpunkte besonders kräftig sind, so daß man sie in ihrer Aufeinanderfolge bei schwächerer Vergrößerung leicht für eine Fibrille oder für eine Scheidewand zwischen beiden recipierenden Elementen halten könnte, wie dies Hentschel (99) anscheinend getan hat.

Hesse (01, S. 445) hat diesen stark reduzierten Plasmarest als »eine granulierte, aus zahlreichen Pünktchen zusammengesetzte Scheidewand« beschrieben und erkannt, daß sie der »Plasmarest der Zelle« ist. Die von ihm beschriebenen »Pünktchen« sind eben die Knotenpünktchen der Waben, von deren Vorhandensein er sich nicht überzeugt hat. Hervorzuheben wäre nur noch, daß am distalen Ende der recipierenden Elemente das zwischen ihnen befindliche Zellplasma meist an Dicke bedeutend zunimmt, so daß die Elemente an ihrem Distalende fast immer etwas divergieren (Fig. 33).

d. Convertiertes Auge mit trichterförmigem und rostförmigem Tapetum.

Während bei *Epeira* die seitlich gelegenen Augen nach dem gewöhnlichen Typus der convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum gebaut sind, weichen dagegen die sog. hinteren Mittelaugen beträchtlich davon ab.

Diese Augen setzen sich aus zwei ungleichen Hälften zusammen, von denen die eine nach dem Typus der convertierten Augen der Netzspinnen, die andre dagegen nach dem der freilebenden Spinnen gebaut ist. So weit es mein Material erlaubt, möchte ich annehmen, daß wahrscheinlich alle Species der Gattung *Epeira* solch dimorphe Mittelaugen der zweiten Reihe besitzen.

Bertkau (85) hatte zuerst »die total verschiedenartige Ausbildung der verschiedenen Teile desselben Auges« bei *Epeira* erkannt. Ich werde mich mit seinen Befunden im folgenden noch zu beschäftigen haben.

Wie ein Querschnitt des Auges (Taf. XVII, Fig. 35) lehrt, ist ein solches Auge ebenfalls ellipsoidisch gebaut. Wir betrachten zunächst einen Längsschnitt, der in der Richtung der kleinen Achse dieser Ellipse geführt ist (Fig. 34). Die linke Hälfte dieses Schnittes (Fig. 34) ist, wie wir sofort bemerken, nach dem Typus der convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum gebaut, während die rechte dem der convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum nahezu entspricht. Wir beobachten in ihr ebenfalls ein trichterförmiges Tapetum (*tap*), das allerdings hier ungleichseitig ausgebildete »Flügel« besitzt, indem der Flügel, der diese Augenhälfte von der Gegenhälfte trennt, gleich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer Mauer, einen Abschluß bildet. Die retortenartig gekrümmten Retinazellen (*rz*) sind nur nach der Bulbusoberfläche hin entwickelt. Sonst entspricht diese Augenhälfte, wie auch der Querschnitt lehrt (Fig. 36 rechte Hälfte), im allgemeinen ganz dem oben beschriebenen convertierten Augen der Netzspinnen. Die andre Augenhälfte (links Fig. 34 und 35) ist der Medianebene des Körpers zugewendet. Wir erkennen sofort an den Tapetumstreifen (Fig. 35 *tpstr*), daß wir es hier mit einem Auge mit rostförmigem Tapetum zu tun haben. Der Längsschnitt (Fig. 34) ist annähernd in der Richtung der Tapetumstreifen geführt, so daß er stellenweise die (hier ein wenig schief) längsgetroffenen Tapetumstreifen (*tpstr*) unter der recipierenden Region zeigt. Während also das Bauprinzip mit dem des convertierten Auges der freilebenden Spinnen übereinstimmt, werden wir doch sehen, daß im einzelnen einfachere Verhältnisse herrschen.

Zu diesem Zweck studieren wir einen Längsschnitt, der in der Richtung der großen Achse der Augenellipse geführt ist, und der die fragliche Augenhälfte getroffen hat. Ich habe in Fig. 37 drei Retinazellen eines solchen Schnittes dargestellt. Verfolgen wir die von hinten ins Auge eintretenden Nervenfasern (*nf*), so beobachten wir wiederum ihren direkten Übergang in die Basalteile der Retinazellen (*bs*). Im weiteren Verlauf erfahren jedoch diese Basalteile (*bs*) beim Durchtritt durch die Tapetumspalten keine Einschnürung (*bs.e*), sondern treten, im Gegensatz zu den oben beschriebenen Verhältnissen, in voller Breite in die recipierenden Elemente ein. Dies Verhalten ist nur dadurch zu erklären, daß die Tapetumstreifen hier viel schmäler sind und deshalb keine Einschnürung der Basalteile hervorrufen. Diesen Durchtritt der Basalteile (*bs.e*) hat Bertkau (85, S. 625) völlig übersehen; er behauptete, daß hier »die Nervenfasern (Basalteile) blind enden«, also nicht durch den Tapetumspalt mit den distal vom Tapetum gelegenen Retinazellen zusammenhängen. Als Ersatz für die nach seiner Meinung fehlenden Stäbchen hätten die Nervenfasern »von einer Membran umschlossene und mit einem homogenen, zähflüssigen Inhalt erfüllte Kästchen« ausgebildet. Diese vergleicht er mit den Phaosphären der Skorpione. Ich werde unten noch auf diese Angabe zurückkommen müssen. Verfolgen wir zunächst den Verlauf der Retinazellen (*rz*) von den recipierenden Elementen (*rec.el*) zum Kern (*rzk*). Auch hier haben wir ganz einfache Verhältnisse; die Retinazellen sind von gleichmäßig verteiltem pigmentfreien Zwischengewebe (*zw.pgfr*) umgeben, ohne daß besondere »Zwischengewebsstreifen« gebildet sind, um welche die Zellen herumbiegen müßten, um zu ihrem Kernteil zu gelangen. Der Kernteil der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Retinazellen liegt also hier stets direkt vor dem zugehörigen recipierenden Teil (Fig. 34, 37 *rzk*).

Zum Schluß möchte ich noch etwas auf die recipierenden Elemente dieser Augenhälfte eingehen. Bertkau (85) meinte, daß die oben erwähnten »Kästchen« (Fig. 34, 36, 37 *rec.el*) eine Art Phaosphären seien. Die nähere Untersuchung zeigte mir jedoch, daß es sich um Elemente handelt, welche dieselbe Struktur haben wie die recipierenden Elemente der meisten andern Augen.

Der Querschnitt dieser Elemente (Fig. 36), welche durch pigmentiertes Zwischengewebe (*pig.zw*) voneinander isoliert sind, zeigt uns, daß auch hier an den zwei gegenüberliegenden Flachseiten der Zellen Alveolarsäume ausgebildet sind, von dichterer und stärker lichtbrechender Beschaffenheit. Nach außen sind diese Säume durch eine feste und dunkel gefärbte pelliculaartige Membran abgeschlossen. Dagegen ist von einem scharf hervortretenden Cuticularsaum nichts zu erkennen. Dies erinnert an das, was ich im embryonalen invertierten Auge von *Epeira* beobachtete, wo ebenfalls nur Alveolarsäume vorhanden waren, während ein dichterer Cuticularsaum noch fehlte. Zwischen den beiden Alveolarsäumen (*alv*) ist deutlich, wenn auch in dünner Lage, das unregelmäßige undifferenzierte Zellplasma (*rz.pl*) zu sehen.

III. Zusammenfassung und Allgemeines.

In der vorliegenden Arbeit hoffe ich eine annähernd allgemein gültige Klassifikation der anscheinend so verschiedenen Spinnenaugen gefunden zu haben. Wir sahen, daß die Einteilung auf dem Bau und dem Entwicklungsstadium beruht, bis zu welchem die Augen fortgeschritten sind, und daß das letztere wieder abhängig ist von der Lebensweise der betreffenden Spinnen.

Als Hauptresultat möchte ich deshalb den Nachweis anführen, daß die Augen der freilebenden Spinnen in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten sind als die der Netzspinnen. Diese fortgeschrittenere Entwicklung der ersteren wird durch die freie Lebensweise ohne die Anfertigung eines Fangnetzes erklärt, indem sie beim Erbeuten ihrer Nahrung hauptsächlich durch die Schärfe ihrer Augen geleitet werden.

Die Spinnenaugen sind einfache Ocellen, die zum Teil durch Inversion (vordere Mittelaugen), zum Teil durch einen einfachen Einsenkungsprozeß (hintere Mittelaugen und Seitenaugen) entstanden sind.

Retinulaebildungen, d. h. die Bildung eines axialen Rhabdoms

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch eine Gruppe von Retinazellen, kommen bei echten Spinnen nicht vor. Vielmehr finden wir bei den auf einer niederen Stufe stehenden Augen der Netzspinnen, daß die einzelnen Retinazellen in der recipierenden Region immer zusammenstoßen und jede Zelle an allen Berührungsflächen mit den benachbarten Zellen recipierende Säume ausbildet.

Bei den höher entwickelten Augen der freilebenden Spinnen sind die Retinazellen durch sekundäres Vordringen des pigmentierten Zwischengewebes auch in der recipierenden Region allseitig voneinander isoliert, so daß jede Zelle zwei recipierende Elemente an den entgegengesetzten Seitenflächen hervorgehen läßt.

Die Erörterung, ob wir die rhabdombildenden Augen der Skorpioniden und Phalangiden, oder die einfachen Ocellen der Araneinen, Pedipalpen und Hydrachniden als eine höhere entwicklungsgeschichtliche Stufe des Arachnidenauges auffassen sollen, ist an dieser Stelle nicht meine Aufgabe.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1886. Ph. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. mikr. Anatom. Bd. XXVII. S. 589.

1886. — Über den Bau der Augen bei Spinnen. Verhandl. Naturhist. Verein für Rheinland und Westfalen. 42. Jahrgang. S. 218.

1901/03. W. Bösenberg, Die Spinnen Deutschlands. Zoologica. Bd. XIV. Lief. 1.

1892. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

1883. Fr. Dahl, Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands. Verhandl. des naturw. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. V. Heft 1.

1880. V. Graber, Über das unicorneale Tracheatenauge. Arch. mikr. Anatomie. Bd. XVII. S. 58.

1879. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.

1880. — Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII. S. 415.

1899. E. Hentschel, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XII. S. 509.

1901. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LXX. S. 347.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1891. K. Kishinouye. On the development of Arancina. Journ. of the College of Science. Imp. University Tokyo. Japan. Vol. IV. Part. I. p. 35.
1891. — The lateral eyes of spiders. Zool. Anz. Bd. XIV. S. 264.
1890. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Zweites Heft. Jena 1890
1905. P. Lang, Über den Bau der Hydrachnidenaugen. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.) Bd. XXI. S. 1.
1886. W. Locy, Observations on the development of Agalena naevia. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Havard College. Vol. XII. No. 3. p. 63.
1887. E. L. Mark, Simple eyes in Arthropods. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Havard College. Vol. XIII. p. 49.
1905. M. Nowikoff, Über die Augen und Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. S. 432.
1886. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. aus der Zool. Stat. Neapel. Bd. VI. S. 542.
1894. Fr. Purcell, Über den Bau des Phalangidenauges. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. S. 1.
1900. W. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 581.
1884. W. Schimkewitsch, Etude sur l'anatomie de l'épeire. Annal. Sc. natur. 6 Série. Zoolog. XVII. p. 94.
1884. — Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen. Zool. Anz. Jahrg. 7. Nr. 174.
1906. — Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. S. 1.
1907. E. Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 24.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

alv, Alveolarsäume;
blr, Blutraum;
blz, Blutzelle;
bs, Basalteil der Retinazelle;
bs.e, Durchtrittsstelle des Basalteiles zu den recipierenden Elementen;
cs, Cuticularsaum;
ftz, Fettzelle;
gl, Glaskörper;
glk, Kern der Glaskörperzelle;
glpl, Plasma der Glaskörperzelle;
gls, Secretraum der Glaskörperzelle;
glz, Glaskörperzelle;
hy, Hypodermis;
int, Intercellularraum;
ir, Iris;
L, Linse;
La, Außenlage der Linse;
Li, Innenlage der Linse;
Lm, pigmentierte Mittellage der Linse;
nf, Nervenfaser;
n.m, Hüllmembran des Nervus opticus;
n.o, Nervus opticus;
pig, Pigment;
pig.zw, pigmentiertes Zwischengewebe;
pr.m, präretinale Membran;
pst.m, postretinale Membran;
rec.el, recipierende Elemente;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rt, Retina;
rz, Retinazelle;
rzk, Kern der Retinazelle;
rz.pl, Plasma der Retinazelle;
tap, Tapetum;
tpk, Kern des Tapetums;
tps, Tapetumspalt;
tpstr, Tapetumstreifen;
zw, Zwischengewebe;
zwk, Kern des Zwischengewebes;
zw.m, mittlerer oberer Zwischengewebsstreifen;
zw.pa, parallele obere Zwischengewebsstreifen;
zw.pfr, pigmentfreies Zwischengewebe.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Schemata, sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen.

Tafel XV.

(Invertierte Augen.)

Fig. 1. *Epeira diadematа.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage des invertierten Auges eines etwa 12 Tage alten Embryos. Die Abbildung zeigt deutlich die Einstülpung des Ectoderms. Kernfärbung nach Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 2. *Epeira diadematа.* Querschnitt durch die Anlagen der beiden invertierten Augen eines etwa 14 Tage alten Embryos. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 3. *Epeira diadematа.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage eines convertierten Auges eines etwa 14 Tage alten Embryos. Weigert — Säurefuchsin. Etwa 450 : 1.

Fig. 4. *Zilla x-notata.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage eines convertierten Auges eines etwa 14 Tage alten Embryos. Weigert — Säurefuchsin. Etwa 450 : 1.

Fig. 5. *Tegenaria domestica.* Sagittaler Längsschnitt durch ein invertiertes Auge. Etwas schematisiert. Entpigmentiert. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 6. *Tegenaria domestica.* Randpartie eines sagittalen Längsschnittes durch das invertierte Auge. Die Grenzen der Iris (*ir.*) sind durch ** bezeichnet. Eisenhämatoxylin. (Heidenhain) — Säurefuchsin. Vergr. 750 : 1.

Fig. 7. *Prosthesima pedestris.* Querschnitt durch die Kernregion des Glaskörpers des invertierten Auges. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 600 : 1.

Fig. 8. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch die Kernregion des Glaskörpers des invertierten Auges. Weigert-Blochmann. Vergr. 300 : 1.

Fig. 9. *Tegenaria domestica.* Zwei Retinazellen aus einem sagittalen Längsschnitt durch das invertierte Auge. Die linke Hälfte ist entpigmentiert wiedergegeben. In Wasser untersucht. Eisenhämatoxylin (Bütschli). Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

Fig. 10. *Tegenaria domestica.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente. Auffallend sind die stark hervortretenden Knotenpunkte (bei *) zwischen dem Plasma der Alveolarsäume (*alv*) und dem undifferenzierten Zellplasma (*rzpl*). Eisenhämatoxylin (Bütschli). Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

Fig. 11. *Prosthesima pedestris.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente des invertierten Auges. * Knotenpunkte, wie in Fig. 9. Eisenhämatoxylin (Heidenhain), Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 12. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente des invertierten Auges. Etwas schematisiert. Vergr. etwa 750 : 1.

Fig. 13. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch eine Retinazelle des invertierten Auges in der recipierenden Region. * wie bei Fig. 9. Eisenhämatoxylin (Bütschli). Entpigmentiert. Schnittdicke etwa 1,5—2 μ. Obj. 2 mm. Ocul. 18. 2250 : 1.

Fig. 14. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch drei Retinazellen des invertierten Auges. Weigert-Blochmann. Die Grenze zwischen Retinazelle und Nervenfaser ist etwa bei *. Links ist das Pigment weggelassen. Vergr. 300 : 1.

Fig. 15. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch eine Retinazelle des invertierten Auges in der recipierenden Region. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin (Bütschli), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 16. *Lycosa agricola.* Sagittaler Längsschnitt durch den Nervus opticus bei seinem Eintritt in das invertierte Auge. Entpigmentiert. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 17. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch einen Teil des Nervus opticus des invertierten Auges. Dahlia. Untersucht in Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. Vergr. 1500 : 1.

Fig. 18. *Meta segmentata.* Längsschnitt durch eine einzelne Nervenfaser des Nervus opticus. Eisenhämatoxylin. (Bütschli). Wasser. Schnittdicke etwa 1,5 μ. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 19. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch den Eintritt der Nervenfaser in eine Retinazelle des invertierten Auges. Die Grenze zwischen dem Plasma der Retinazelle und der Nervenfaser ist etwa bei **. Eisenhämatoxylin. (Bütschli), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Tafel XVI.

Convertierte Augen.

Fig. 20. *Tegenaria domestica.* Längsschnitt durch ein Mittelauge der zweiten Augenreihe. (Convertiertes Auge.) Aus einer Serie von Schnitten, die in frontaler Richtung zum Cephalothorax geführt sind. In der rechten Hälfte ist das Pigment weggelassen. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 21. *Tegenaria domestica.* Sagittaler Längsschnitt durch ein Mittelauge der zweiten Augenreihe. (Convertiertes Auge.) Ganz entpigmentiert. Die Grenze zwischen Iris (*ir*) und Glaskörper ist durch * bezeichnet. Vergr. 300 : 1.

Fig. 22. *Amaurobius ferox.* Querschnitt durch ein convertiertes Auge. Die untere Hälfte ist entpigmentiert gezeichnet. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 23. *Amaurobius ferox.* Längsschnitt durch die recipierende Region zweier Retinazellen. (Aus einem sagittalen Längsschnitt durch ein convertiertes Auge.) * wie Fig. 10. Schnittdicke etwa 2 μ. Eisenhämatoxylin. (Heidenhain) Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 24. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Verlaufes und der Gestalt der Retinazellen im convertierten Auge der Netzspinnen. *A.* Aus einem frontalen Längsschnitt. *B.* Aus einem sagittalen Längsschnitt. Vergr. etwa 300 : 1.

Fig. 25. *Lycosa agricola.* Sagittaler Längsschnitt durch ein convertiertes Auge der zweiten Augenreihe. Der Schnitt ist absichtlich nicht genau durch die sagittale Medianebene des Auges geführt, weshalb der genau durch die sagittale

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Medianebene führende mittlere obere Zwischengewebsstreifen nicht getroffen ist. Hämatoxylin (Delafield)-Säurefuchsin. Vergr. etwa 110 : 1.

Fig. 26. *A.* Schema des Verlaufes einer Gruppe von vier Retinazellen aus einem sagittalen Längsschnitte durch das convertierte Auge der 2. Augenreihe einer freilebenden Spinne. *B.* Schema einer Retinazelle aus einem frontalen Längsschnitt desselben Auges. Der Schnitt ist so geführt (vgl. *A.*), daß der Tapetumstreifen (*tpstr*) und der obere quere parallele Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) getroffen ist. *C.* Schema einer Zelle aus demselben Schnitte wie *B.* Der Schnitt ist so geführt, daß (vgl. *A.*) die Retinazelle in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen ist.

Fig. 27. *Lycosa agricola.* Sagittaler Längsschnitt, fast genau durch die sagittale Medianebene des Auges geführt. Infolgedessen ist der genau in dieser Richtung verlaufende mittlere Zwischengewebsstreifen (*zw.m*) angeschnitten, so daß an dieser Stelle die meisten Retinazellen in ihrem Verlaufe unterbrochen sind, da sie um diesen Zwischengewebsstreifen in senkrechter Richtung zur dargestellten Ebene herumbiegen müssen. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. etwa 600 : 1.

Fig. 28. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch einen Teil des convertierten Auges in der Region der oberen Zwischengewebsstreifen. Weigert-Blochmann. Vergr. 500 : 1.

Fig. 29. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch einen Teil eines convertierten Auges in der recipierenden Region. Der Pfeil zeigt die Schnittrichtung des in Fig. 27 dargestellten Längsschnittes an. Weigert-Blochmann. Obj. 2 mm Oc. 8. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 30. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch ein convertiertes Auge in der oberen Basalregion der Retinazellen (*bs*) und der Tapetumstreifen (*tpstr*). Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 650 : 1.

Fig. 31. Querschnitte durch die recipierenden Elemente *A.* von *Lycosa agricola.* Gefärbt mit Dahlia. Die Alveolarsäume (*alv*) und der Cuticularsaum haben beide die Farbe so stark angenommen, daß es den Anschein erwecken könnte als sei keine Grenze zwischen ihnen. *B.* und *C.* von *Lycrosa agicola.* Gefärbt mit Eisenhämatoxylin (Bütschli). Erst hier ist die Struktur deutlich. Bei *C.* ist das Plasma (*rzpl*) stark reduziert. *D.* von *Tarentula* sp. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin (Bütschli). Hier ist der Cuticularsaum (*cs*) noch von einer dünnen Plasmalage (*alv*) umgeben. *A.*—*D.* Untersucht in Wasser, Schnittdicke etwa 1,5—2 μ. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 32. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch eine Retinazelle an der Basis der recipierenden Elemente, um den Eintritt des Basalteiles zwischen die recipierenden Elemente (*bs*) zu demonstrieren. In den mit Dahlia gefärbten Präparaten haben sich die recipierenden Elemente so stark tingiert, daß ihre Struktur nur andeutungsweise zu erkennen ist. Untersucht in Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 33. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch die recipierende Region zweier Retinazellen des convertierten Auges. Eisenhämatoxylin (Bütschli), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Tafel XVII.

Fig. 34—37. *Epeira diademata.*

Fig. 34. *Epeira diademata.* Längsschnitt durch das Mittelauge der zweiten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

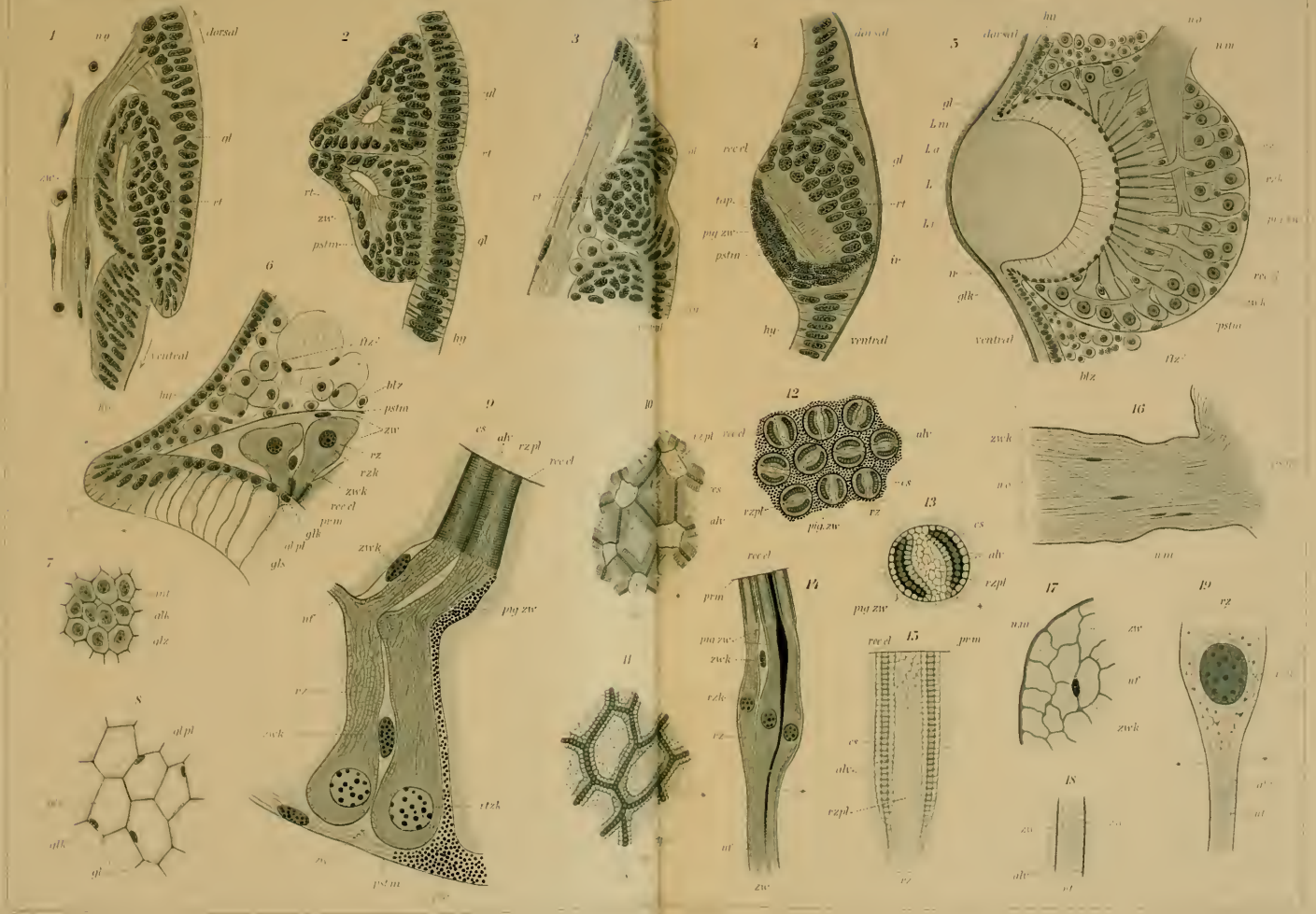
Augenreihe (convertiertes Auge). In der Iris (*ir*) ist beiderseits das Pigment weggelassen. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 35. *Epeira diadematа.* Querschnitt durch das Auge. Der Dimorphismus der Retina tritt deutlich hervor. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. etwa 200 : 1.

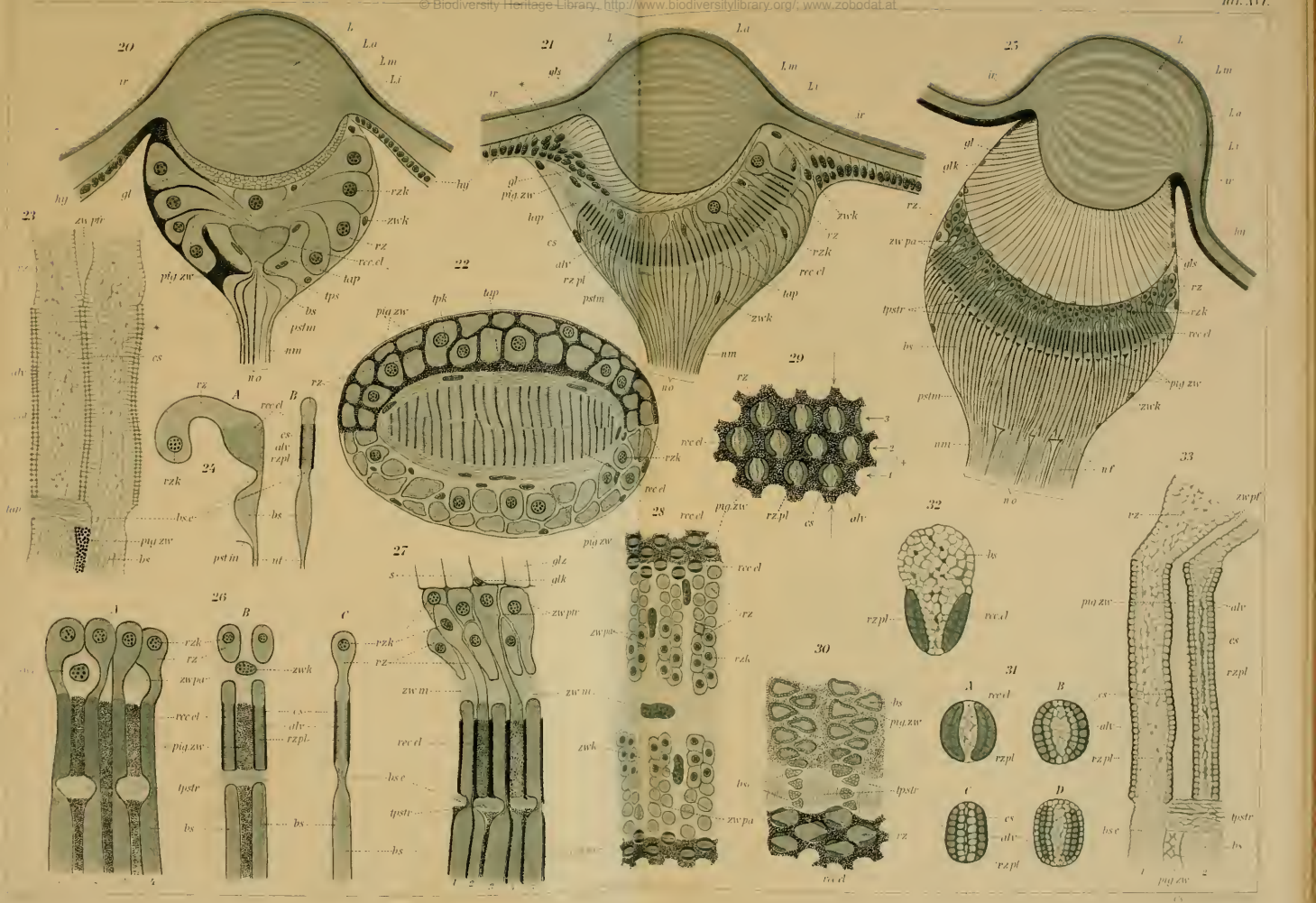
Fig. 36. *Epeira diadematа.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente zweier Retinazellen. Aus der der Körpermitte genäherten Augenhälfte. Cuticularsäume fehlen! Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN), Wasser. Obj. 2 mm. Oe. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 37. *Epeira diadematа.* Retinazellen der Augenhälfte mit rostförmigem Tapetum. Aus einem sagittalen Längsschnitt. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. etwa 300 : 1.

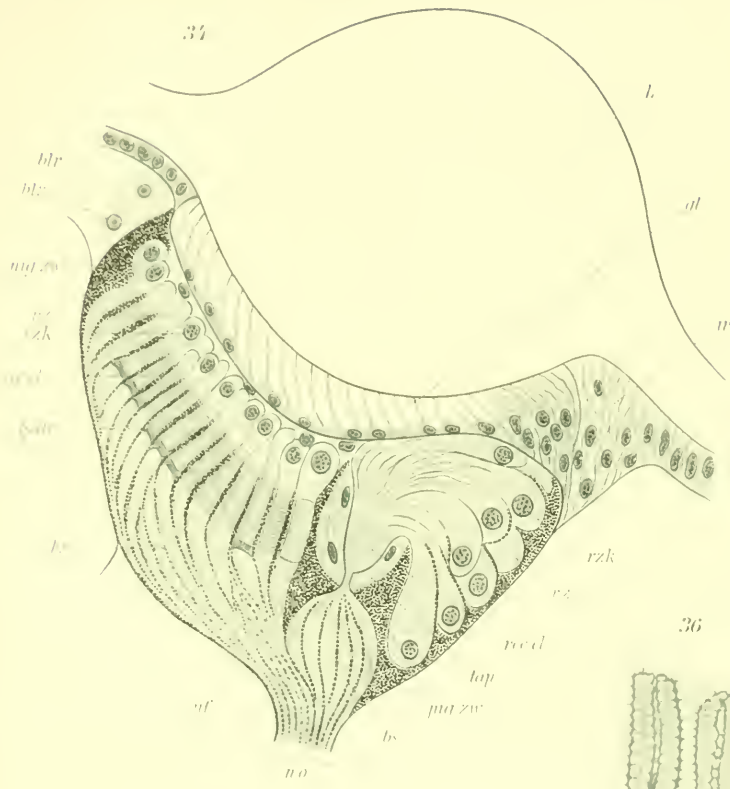
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

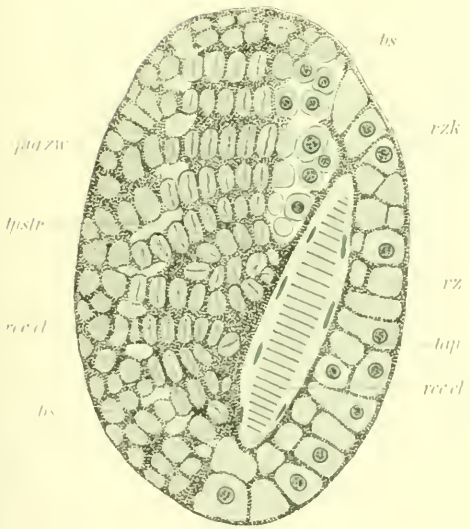


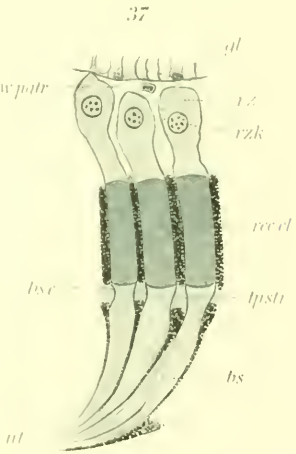
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Widmann Eugen

Artikel/Article: Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen 258-312