

Die Augen von *Apus productus*.

Von

Dr. Wilhelm Wenke.

(Zoologisches Institut Berlin.)

Mit Tafel VII und 13 Figuren im Text.

Weibchen von *Apus productus* traten in der Umgebung Berlins im Jahre 1901 zahlreich auf und wurden in den darauf folgenden Jahren nicht wieder gefunden, bis ich sie 1906 und 1907 bei Fürstenbrunn in größerer Anzahl sammeln konnte. Im kalten Frühling des Jahres 1908 erreichten sie nur $\frac{2}{3}$ ihrer Größe.

Angeregt durch HESSES »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren« (1901), kam es mir darauf an, die Augen von *Apus productus* auf den feineren Bau hin zu untersuchen.

Was an älterer Literatur vorliegt, bezieht sich auf die Beschreibung der äußeren Anatomie der Augen von *Apus cancriformis*. Als Arbeiten dieser Art liegen die Beobachtungen von ZADDACH¹ und J. MÜLLER² vor.

GRENACHER beschreibt in seinen »Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden« (1879) die Augen von *Apus cancriformis* wie folgt: »Vor den eigentlichen Kegeln, aber noch innerhalb der Hüllmembran habe ich noch die abgeflachten SEMPERSCHEN Kerne nachzuweisen vermocht.

Bei den Augen beider Gattungen³ sind die Retinulae in ihrer ganzen Länge gleichmäßig entwickelt und umgreifen eine Strecke weit das Hinterende der Kegel. Wie weit, kann ich so genau nicht angeben, da der Erhaltungszustand meines Materials die vordere Grenze (besonders bei *Branchipus*) festzustellen nicht gestattete. Daß die Retinula aus fünf Zellen besteht, zeigt der Querschnitt durch dieselben bei *Branchipus*; bei *Apus* bin ich nicht so glücklich gewesen, brauchbare

¹ ZADDACH, De Apodis cancriformis anatome et historia evolutionis. Bonnae 1841.

² J. MÜLLER, Fortgesetzte Untersuchungen usw. — I. s. c. S. 54.

³ *Apus* und *Branchipus*.

Querschnitte zu erhalten, konnte dafür aber um so sicherer die Zahl der hier recht ansehnlichen Kerne der Retinulazellen feststellen, und diese weisen auf dieselbe Zusammensetzung hin. Bei *Apus* liegen diese Kerne dicht vor dem inneren Ende der Retinula.

Bei *Branchipus* ist das Rhabdom beinahe von derselben Länge wie die Retinula, bei *Apus* aber viel kürzer; bei beiden läuft es nach hinten in eine Spitze aus. Diese Zuspitzung geschieht aber bei *Apus* so rasch, daß man das Rhabdom als konisch gegenüber dem von *Branchipus*, das eher cylindrisch ist, bezeichnen muß. Bei *Branchipus* stößt dasselbe nach vorn an die ihm entgegenkommende Spitze des Komplexes der Kristallkegelzellen, bei *Apus* fügt es sich an den hinteren etwas unregelmäßig gestalteten Pol des Kegels selbst an. Bei beiden habe ich deutliche Längslinien als Andeutung des Hervorgehens aus Einzelstäbchen gesehen. «

Einen hervorragenden Fortschritt in der Kenntnis des Schorgans verdanken wir HESSES »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren« (1901). Er hat in dieser Arbeit zum ersten Male die Vermutung ausgesprochen, daß die Anfangsorgane der lichtempfindlichen Elemente bei allen Arthropoden nach demselben Grundplane gebaut sind: »Es sind Stiftchensäume, deren Einzelstiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bildet, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Centralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer centralen Zelle verbunden.

Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modifiziert. In vollkommenster Ausbildung zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulierten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zu Tage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden. Stiftchensäume in dieser Ausbildung begegnen uns in allen Gruppen (z. B. *Lithobius*, *Machilis*, *Steatoda*, *Palaemon*). Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermißt (z. B. *Euscorpius*), die Stiftchen und die Neurofibrillen jedoch sind notwendige Bestandteile des Stiftchensaums. Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen ganz kurz bleiben und selbst zu plättchenartigen Bildungen (*Helophilus*-Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein — was

sich zunächst an ihrer verschiedenen Färbbarkeit kund gibt, ja ich zweifle nicht, daß sie zuweilen eine cuticuläre Beschaffenheit annehmen. Das wird besonders deutlich, wenn sie eng (vielleicht durch eine Kittsubstanz) miteinander verbunden sind — wobei man wenigstens ihre gesonderte Existenz an dünnen Schnitten noch erkennen kann (z. B. *Dyticus*-Komplexauge) — oder wenn sie ganz zu einer homogenen Masse verschmolzen sind (Rhabdomeren der Phryganeenlarven).«

PARKER hat bereits früher (1891) bei *Astacus* und *Serolis* die Stiftchensäume gefunden. Die Vermutung HESSES, daß sich bei allen Crustaceen die zur Lichtempfindung bestimmten Elemente im Auge als mehr oder weniger umgebildete Stiftchensäume ausweisen werden, hat sich für *Apus productus* als richtig herausgestellt.

Die Augen von *Apus productus* wurden in jüngster Zeit von N. v. ZOGRAF¹ und von M. NOWIKOFF² untersucht. Beide Forscher studierten vornehmlich die Frontalorgane und das Medianauge. Ich werde im folgenden auf die Ergebnisse ihrer Arbeiten bei den betreffenden Organen noch zu sprechen kommen.

Technik.

Um sichere Erfolge zu erzielen, verwendete ich neun der gebräuchlichsten Konservierungsflüssigkeiten, von denen sich vor allem jene nach ZIMMER als die beste erwies; auch die nach CARNOY und BOUIN lieferten brauchbare Präparate. Um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeiten in die Augen der Tiere zu bewirken, trennte ich am Fundorte den Kopf ab. Die Objekte führte ich durch die vier von SAMASSA angegebenen Flüssigkeiten und bemerke, daß mit Ausnahme der zweiten ein allzu langes Verweilen in den Flüssigkeiten den Objekten schadet. Unter Anwendung von Mastix-Collodium erhielt ich brauchbare Schnitte von 5 Mikron Dicke. Als Entpigmentierungsmethode wendete ich jene von HENNINGS, später aber dauernd die von GRENACHER an, welche schneller wirkt; eine zu lange Einwirkung der Entpigmentierungsflüssigkeit ist den Präparaten nachteilig. Die nach der Methode von ZIMMER fixierten Augen entpigmentierten sich am schnellsten: nach 2—3 Minuten; die nach CARNOY fixierten verloren das Pigment nach 3—4 Minuten, während die Entpigmentierung der nach BOUIN behandelten Schnitte 15—20 Minuten dauerte. Osmiumsäure und alle heißen Fixierungs-

¹ N. v. ZOGRAF, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin 1904.

² M. NOWIKOFF, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXIX.

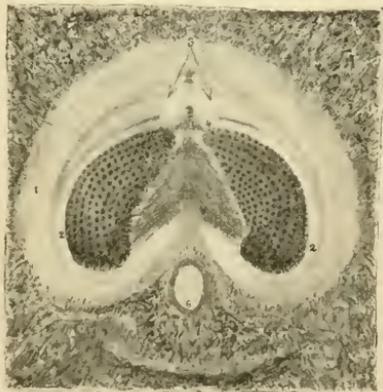
flüssigkeiten machen das Pigment unzerstörbar; dasselbe gilt von überhitztem Paraffin.

Mit den drei besten Fixierungsmethoden kombinierte ich 18 Färbungen und fand, daß Thionin und die Färbung nach HEIDENHAIN die besten sind; diese Behandlung eignet sich vor allen andern für den Nachweis der feinsten nervösen Elemente des optischen Apparats. Man färbt die Schnitte 24 Stunden in Thionin, reduziert 8—10 Sekunden mit Bismarekbraun, wäscht schnell mit 30%igem Alkohol aus und färbt 15 Minuten nochmals mit Thionin, wäscht im steigenden Alkohol wieder etwas aus und kontrolliert unter dem Mikroskop.

Annähernd gute Ergebnisse lieferte die kombinierte Färbung mit Hämatoxylin und Bismarekbraun, desgleichen nach GIESON.

Makroskopische Anatomie.

Das Sehvermögen ist bei *Apus productus* auf die beiden Komplexaugen (zusammengesetzte Augen) und das Medianauge (Larven-, Nauplius- oder unpaares Stirnauge) verteilt. Inmitten einer Stirnerhebung zeigen sich (Textfig. I), von einer hellen Zone (Nr. 1) umgeben, die verhältnismäßig kleinen und in ihrem Umriß etwa bohnenförmigen Komplexaugen (Nr. 2) dicht zusammengedrückt. Die Längenausdehnung der farblosen Zone beträgt, über ein Komplexauge hinweggemessen, 2,2 mm, ebensoviel mißt auch die größte Breite derselben. Die mittlere Breite eines Komplexauges ist 0,4 mm, die Länge 1 mm. Mit ihrem vorderen schmaleren Rande nähern sie sich bis auf einen Abstand von $\frac{1}{2}$ mm und divergieren in ihrem hinteren Abschnitte, so daß ihr größter Abstand voneinander ungefähr 1 mm beträgt. Von dem hinteren breiten Rande zieht je ein Strang dunkler Fasern nach vorn, desgleichen ein Zug von dem schmalen Vorderende; beide vereinigen sich zu einem Strange, der der Medianlinie entlang zieht und ins unpaare Auge übergeht. Außerdem verbinden feine Faserzüge in schräger Richtung den medianen Hauptstrang mit der Konkavseite der Komplexaugen. Das



Textfig. I. Stirnteil: 21/1.

1. Helle Zone. 2. Komplexauge. 3. Medianauge. 4. Seitenaugenbecher. 5. Wülste.
6. Delle.

Hauptstrang mit der Konkavseite der Komplexaugen. Das

Medianauge schimmert als blaugrüner Fleck an dem konvergierenden Vorderende der zusammengesetzten Augen hindurch (Nr. 3). Bei genauerer Betrachtung sieht man auch die Nervenmassen der beiden seitlichen Augenlappen oder Seitenaugenbecher (Nr. 4). Über die drei Augen erhebt sich das bucklig vorgewölbte Körperintegument, indem es gewissermaßen für alle drei Augen eine gemeinsame Cornea bildet. Diese zieht glatt über die Augen hinweg und zeigt keine Fekderung, so daß man von facettierten Augen nicht reden kann.

Genau über der Mitte des unpaaren Auges zeigt die Cornea zwei braune, dicht aneinander liegende und nur durch eine verschlossene Einsenkung voneinander getrennte Wülste, welche quer zur Medianlinie stehen (Nr. 5). Ihre Längenausdehnung beträgt 0,1 mm. Diese Wülste bilden den verschlossenen Anfang eines kurzen Rohres, welches mit einer Öffnung dicht an dem Medianauge endet. Den Verlauf desselben habe ich auf Schnitten verfolgt und werde seinen Bau im mikroskopischen Teile der Arbeit behandeln.

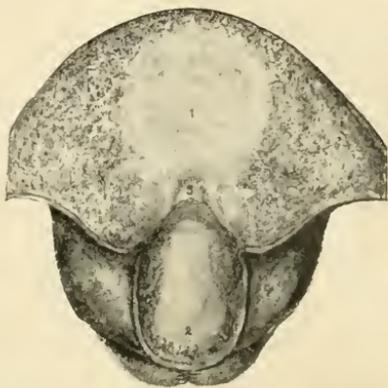
Gleichfalls in der Medianlinie, dem unpaaren Auge entgegengesetzt, also vom Komplexauge caudal liegt eine bei *Apus productus* ovale (bei *Apus cancriformis* runde) Delle mit durchscheinender Membran, die von einem braunen Chitinwalle umrahmt ist (Nr. 6). Das Ganze gleicht einem ovalen Handspiegel ohne Griff. Die große Achse beträgt 0,6 mm, die kleine 0,3 mm. SCHÄFFER hielt dieses Gebilde für das Naupliusauge. ZADDACH widerlegte die Ansicht SCHÄFFERS und stellte das Vorhandensein von nervösen Elementen sehr in Frage. Nach GERSTÄCKER in »BRONNS Klassen und Ordnungen« scheint »das bis jetzt rätselhafte ‚unpaare Sinnesorgan‘ von *Apus* wenigstens morphologisch eher auf den Haftapparat im Nacken der Cladoceren und Limnadiden zurückgeführt werden zu müssen.« Nach meinen makro- und mikroskopischen Befunden kann ich feststellen, daß dieses Organ bei *Apus productus* mit dem Sehvorgange nichts zu tun hat.

Betrachtet man die Unterseite des Kopfes von *Apus productus*, so fällt auch hier sofort eine ungefärbte Zone auf, genau wie in der Augengegend der Dorsalseite (Textfig. II Nr. 1).

An der Ansatzstelle der Oberlippe (Nr. 2) wird die Chitinschicht glashell durchsichtig (Nr. 3). Präpariert man an dieser Stelle, so trifft man auf einen geräumigen Gang, der direkt zum ventralen Lappen des Medianauges führt. Um den Verlauf dieses Ganges auch mikroskopisch zu verfolgen, fertigte ich Sagittalschnitte an, die mir die makroskopischen Befunde bestätigten (Textfig. III). Zieht man in Betracht, daß das Tier auch mit der Unterseite nach oben gekehrt schwimmt und daß

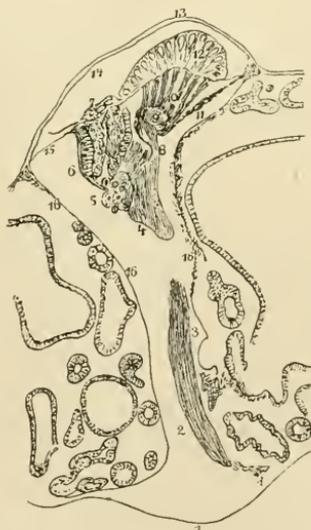
der untere Augenbecher schon seiner Lage wegen kein Licht von der Dorsalseite erhalten kann, so liegt die Vermutung nahe, daß dieser Gang dem Medianauge Licht zuführt, also ein Lichtschacht (Nr. 2) ist, der nach außen durch ein glas- helles Fenster abgeschlossen wird.

Die Präparation von der Ven- tralseite aus zeigt, daß alle drei Augen mit den nervösen Elementen, also dem Ganglion opticum und dem Ganglion cerebrale nebst den Commissuren in einem Trichter, ähnlich dem Schalltrichter einer Trompete stecken (Nr. 16). Die weite Öffnung umschließt die Komplexaugen und das Median- auge, so daß dieses Gebilde einen Trichter darstellt als Futteral und feste Hülle der zarten Sehorgane. Große Hohlräume, von welchen zahlreiche Seitenröhren ausgehen, umgeben diese Säule. Zum Unter- schiede von allen andern Hohl- räumen und Gängen ist der Trich- ter außer einer dicken Membran noch von einer zarten Innenmem- bran ausgekleidet. Diese zeigt die Formnegative der strahligen Nervenbündel, welche zu den Ommatidien (Einzelaugen des Komplexauges) ziehen. An der dorsalen äußeren Wand des Trichters zieht ein Muskelpaar (Nr. 3) entlang. Es setzt sich an- fangs als ein Band an der Wurzel der Oberlippe an, gabelt sich im weiteren Verlaufe und reicht bis an die Hüllmembran des hinteren Teiles der Komplexaugen (Tafelfig. 1, Nr. 13). Nach Entfernung der



Textfig. II. Unterseite des Kopfes: 21/1.

1. Helle Zone. 2. Oberlippe. 3. Fenster des Lichtschachtes. 4. Mandibel.



Textfig. III. Sagittalschnitt mit dem Prisma gezeichnet: 26/1.

1. Fenster. 2. Lichtschacht. 3. Oberlippe-Augen- muskel. 4. Cerebralganglion. 5. Haufen kugelig- er Zellen. 6. Medianauge. 7. Dorsaler Augenbecher. 8. Opticus. 9. Ganglion opticum. 10. Haupt- augennerven. 11. Dorsales Frontalorgan. 12. Haupt- auge. 13. Cornea. 14. Augenkammer. 15. Hypo- dermis. 16. Membran des Trichters.

Trichterhülle kann man den ganzen Sehapparat, also auch das Cerebralganglion von der Cornea bequem ablösen.

Die Cornea ist äußerlich glatt und besitzt über den Ommatidien die größte Durchsichtigkeit. Entfernt man die Cornea, so tritt, von oben betrachtet, eine deutliche Felderung zu Tage; diese rührt von den unter der Cornea liegenden Weichteilen des Auges her. Auch wenn die Augen von der Cornea bedeckt sind, erkennt man an jedem Komplexauge 13 seitlich ausgebogene Ommatidienreihen, die von der Medianlinie lateral an Größe und Krümmung zunehmen (Textfig. I, Nr. 2 u. Tafelfig. 3). Der kleinste, der Medianlinie am nächsten liegende Ommatidienbogen zählt 4 Ommatidien, ihm folgt der 2. mit 7, der 3. mit 10, der 4. mit 14, der 5. mit 16, der 6. mit 19, der 7. mit 24, der 8. mit 27, der 9. mit 28, der 10. mit 30, der 11. mit 32, der 12. mit 31 und der 13. mit 35 Ommatidien. Die Gesamtzahl der Ommatidien eines Komplexauges beläuft sich sonach auf ungefähr 277; im ganzen würde *Apus productus* also 554 Ommatidien besitzen. Die Ommatidien der inneren kürzeren Reihe haben einen etwas geringeren Durchmesser als jene der äußeren längeren. Die äußersten Ommatidienreihen werden von dem einwärts gebogenen Augenrande etwas nach unten und innen gezogen (Tafelfig. 1, Nr. 1), so daß ihre Achse senkrecht zu jener der mittleren Reihe und fast entgegengesetzt zu jener der inneren Reihe gerichtet ist. Jedes Hauptauge überragt mit den drei äußersten Ommatidienreihen einen Teil des Medianauges.

Von der unteren konkaven Seite des Auges treten aus der reichlichen Masse schwarzbrauner Farbkörnchen ungefähr neun starke, breitgedrückte Nervenstränge heraus (Nr. 2), welche, in ihrem weiteren Verlaufe wie die Glieder eines Fächers konvergierend, zum Ganglion opticum ziehen. Entfernt man einen Teil der Farbkörnchenmasse, so sieht man, daß sich jeder der neun Hauptstränge aus ungefähr drei isolierbaren Einzelsträngen zusammensetzt. Während genannter Nervenfächer unter der lateralen Hälfte des Komplexauges liegt, überdacht der mediane Teil des Schirmes das Ganglion opticum (Nr. 3). Aus diesem Grunde münden die konvergierenden Nerven des Fächers an der lateralen Längsseite des Ganglion opticum.

Das Ganglion opticum ist wie alle nervösen Elemente gelblichweiß gefärbt und stellt einen ovalen Körper mit flacher ventraler Vertiefung dar. Aus dem der Medianlinie zugekehrten dorsalen Teile eines jeden Ganglion opticum zieht ein kompakter Faserzug zur Körperoberfläche. Das sind die paarigen dorsalen Frontalorgane (Nr. 14). Aus dem ventralen Teile des Augenganglion zieht der Nervus opticus (Nr. 5)

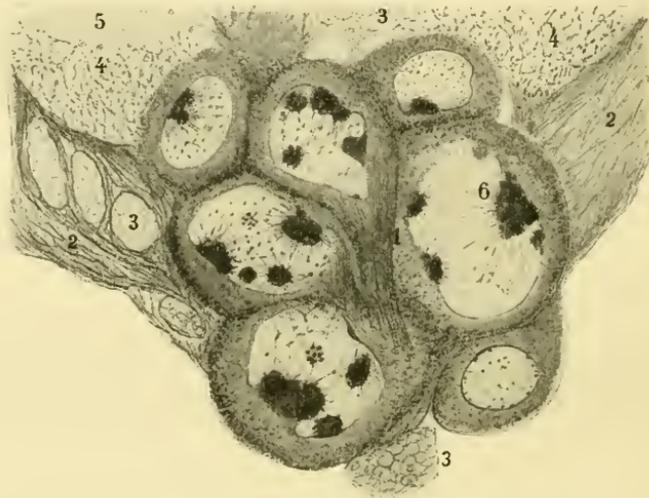
nach dem Gehirn (Nr. 11), welches flach ist und eine annähernd quadratische Figur darstellt. Es steigt von vorn unten nach hinten oben an. Verlängert man in der Richtung der Diagonale die vier Ecken des Ganglion, so stellen die beiden Augennerven die vorderen, die Längscommissuren (Nr. 12) dagegen die hinteren Verlängerungen dar.

Damit bin ich bei der Beschreibung des Medianauges angelangt (Tafelfig. 2). Es hat, seitwärts betrachtet, die Form einer Birne, die mit ihrem spitzen Teile dem Ganglion cerebrale (Nr. 15) dicht aufsitzt, im übrigen aber vom äußeren Frontalrande des Kopfes weit abgerückt ist. Die Länge dieses Auges beträgt 0,5 mm, die größte Breite 0,3 mm. Schon durch die Farbe unterscheiden sich seine Hauptbestandteile, die sich äußerlich als vier gesonderte gelblichweiß gefärbte Nervenpartien: die beiden lateralen (Nr. 4), ein ventraler Augenbecher (Nr. 13) und ein dorsaler (Nr. 11) kennzeichnen, während die nicht nervösen Teile dunkelbis spangrün gefärbt sind (Nr. 5 und Fig. 1, Nr. 7). Eben genannte Augenpartie trägt oral und zwar genau in der Medianlinie zwei zopfförmige Fortsätze (Fig. 2, Nr. 6), die sich als Aufhängebänder an die Cornea heften. Jeder seitliche Augenbecher hat die Gestalt eines runden Blattes mit schwach gekerbtem Rande (Nr. 4). Aus dem Seitenbecher treten ungefähr drei Sehzellen heraus (Nr. 9), von denen zwei kurz und eine besonders lang ist; aus letzterer ziehen die Nerven (Nr. 10) in Form einer Nervenbrücke nach jener Stelle des Ganglion opticum (Nr. 3), wo der Opticus (Nr. 14) seinen Ursprung hat. Aus der Mitte jedes Seitenbechers entspringt wie ein Schopf (Nr. 7) aus acht Fasern ein Nervenbündel, das sich allmählich zu einem Nervenstrang auszieht (Nr. 8) und sich zum Cerebralganglion begibt (Nr. 15). Auch aus den beiden unpaaren Augenbechern gehen die Nervenstränge (Nr. 12) ins Cerebralganglion und zwar in dessen oberen Rand. Der unpaare dorsale Augenbecher (Nr. 11), der sich zwischen den Rändern der seitlichen Augenbecher ausdehnt und den schon erwähnten Aufhängebändern des Medianauges genau entgegengesetzt ist, ist löffelförmig, der ventrale von variabler Form und Größe.

Der Haufen kugliger Zellen (Nr. 17) ist vermutlich das ventrale Frontalorgan; es hat, mikroskopisch betrachtet, dieselben Zellformen wie die dorsalen Frontalorgane. Jede Zelle besitzt einen riesigen Großkern und viele Kleinkerne, von denen die größeren der Kernmembran aufsitzen. Sie wölben sich nach dem Kerninnern haufenartig wie der Cumulus oophorus im Säugetierei vor (Textfig. IV, Nr. 6). Die Zellen der dorsalen Frontalorgane stimmen mit jenen des ventralen Frontalorgans hauptsächlich darin überein, daß auch ihr Nucleolus an der

Kernmembran sitzt. Auch nahmen die Zellen aller drei Frontalorgane gleiche Färbung an. Die Keulenform der Zellen wird durch die Nervenfortsätze bedingt, die nach dem Cerebralganglion ziehen, während die Fortsätze der dorsalen Frontalorganzellen in das Ganglion opticum münden (Textfig. III, Nr. 11).

Auch ZOGRAF hält die Aufhängebänder (Tafelfig. 2, Nr. 6), in welchen ich keine Spur von Zellen, sondern nur faseriges Bindegewebe (und zwar makro- wie mikroskopisch) fand, für Gewebeelemente, wenn er vom Medianauge sagt: »Die bindegewebige Augendecke ist ziemlich



Textfig. IV. Haufen kugelliger Zellen: 360/1.

1. Ganglienzellen mit Kernen. 2. Nerven. 3. Nervenquerschnitt. 4. Bindegewebe mit grünen Farbkörnchen. 5. Tapetum. 6. Kleinkern.

stark, und man findet sie leicht an allen Schnitten. Sie verdickt sich stark an den hinteren Grenzen der lateralen Augenbecher, und man sieht an diesen Stellen sehr bequem ihren Übergang in das Tapetumgewebe, besonders bei jungen Tieren. Am vorderen und oberen Ende des Medianauges geht dieses Häutchen, sowie auch das Tapetumgewebe in einen bindegewebigen Strang über. Dieser, vom Pigment durchdrungene Strang ist nichts anderes, als das die hier zusammen treffenden Frontalnerven bedeckende Bindegewebe; weiter nach oben verlängert er sich bis zur unteren Wand der durch das Umwachsen der Frontalorgane gebildeten peripherischen Höhle. In dieser Wandung endigen auch die rückgebildeten Frontalorgane.« Nun sagt ZOGRAF weiter:

»Leider ergaben meine Untersuchungen keine genügenden Resultate

für die genauere Kenntnis des Baues der Frontalorgane bei erwachsenen *Apus*. «

Den Haufen kugeligter Zellen (Nr. 17) bezeichnet ZOGRAF als das Ganglion des Medianauges. Dieser Annahme widerspricht aber die Tatsache, daß die Nervenstränge des Medianauges nicht in diesen, sondern in das Cerebralganglion münden. Überdies hält ZOGRAF noch an der Dreiteiligkeit des Medianauges fest, während es auch NOWIKOFF als vierteiliges beschreibt.

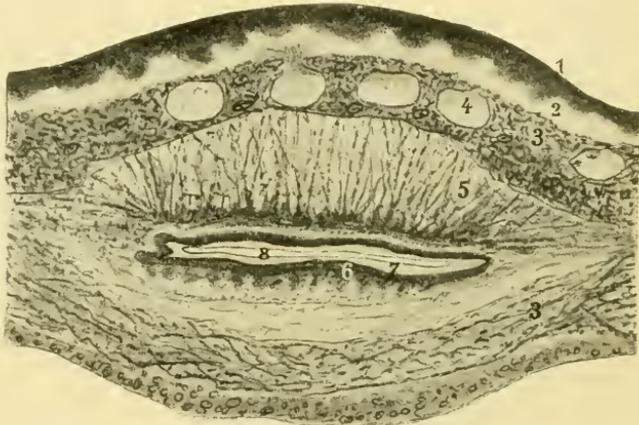
Was NOWIKOFF als ventrales Frontalorgan hält, ist eines der dorsalen Frontalorgane. Er hat den weiteren Verlauf der Nerven nicht feststellen können, wie seine Textfig. 8, S. 444 zeigt. Er sagt: »Es existiert hier nur ein einziges Frontalorgan, welches mitten zwischen beiden Komplexaugen liegt. Es wird von einem Nerven versorgt, der aus der Gehirnpartie entspringt; die das einfache Auge innerviert. Doch ist dieser Nerv völlig von denen des einfachen Auges abgesondert.«

Mit den folgenden Ausführungen NOWIKOFFS stimmen meine Untersuchungen überein. Er bemerkt ganz richtig, daß die Zellen eine Spindel darstellen und daß sie nach kurzem Verlaufe am Integument der inneren Augenkammerwand endigen. Dorsale Frontalorgane erwähnt NOWIKOFF nicht. Ich fand die paarigen dorsalen Frontalorgane nicht nur durch makroskopische Untersuchungen, sondern auch auf lückenlosen Serienschnitten; makroskopisch betrachtet, kann man sie sehr leicht für Hauptaugennerven halten (Tafelfig. I, Nr. 14), da sie nicht nur aus dem Ganglion opticum entspringen, sondern sich auch an die Hauptaugennerven anlegen. Auch dadurch, daß sie den Augennerven in der Farbe gleichen, habe ich sie lange nicht auffinden können, obgleich mikroskopische Befunde mir ihre Anwesenheit verrieten. Wie Textfig. III, Nr. 11 zeigt, entspringen die paarigen dorsalen Frontalorgane aus dem Ganglion opticum und ziehen als spindelförmige Stränge an dem zu innerst gelegenen Hauptaugennerven entlang zur Hypodermis, und zwar endigen sie an jener Stelle, wo sich die Innenränder der Hauptaugen am meisten nähern. Mitunter stellen sie sich als ganze Nester von Sinneszellen dar, welche bis in die Hypodermis reichen.

Mikroskopische Anatomie.

Das Körperintegument zeigt in der Umgebung der Augen mehrere Schichten; wo es aber zur Cornea wird, nimmt es nicht nur an Dicke ab, sondern weist auch andre Veränderungen auf. Die Cuticula wird zweischichtig, die Hypodermis jedoch nur noch einschichtig, so daß hier im ganzen drei Schichten auftreten. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt die

Cuticula nach innen gekehrte wellenförmige Vorwölbungen wie Schlieren der äußeren dunkleren und härteren Schicht (Textfig. V, Nr. 1, 2). Die innere Schicht ist durchsichtiger und weicher. Die Hypodermis (Nr. 3) wird an dieser Stelle auf $\frac{1}{5}$ ihrer Dicke verringert und dadurch durchsichtiger. Ihre zahlreichen Kerne sind oval und besitzen je ein Kernkörperchen. Sie enthält stellenweise riesige Zellen, deren trübgelber Inhalt unfärbbar ist. Es sind die corneagenen Zellen (Nr. 4), welche nicht allein über den Kristallkegeln (also in der Cornea), sondern auch in der übrigen Umgebung des Auges liegen. Für eine unfacettierte



Textfig. V. Cornea mit Medianaugengang: 585/1.

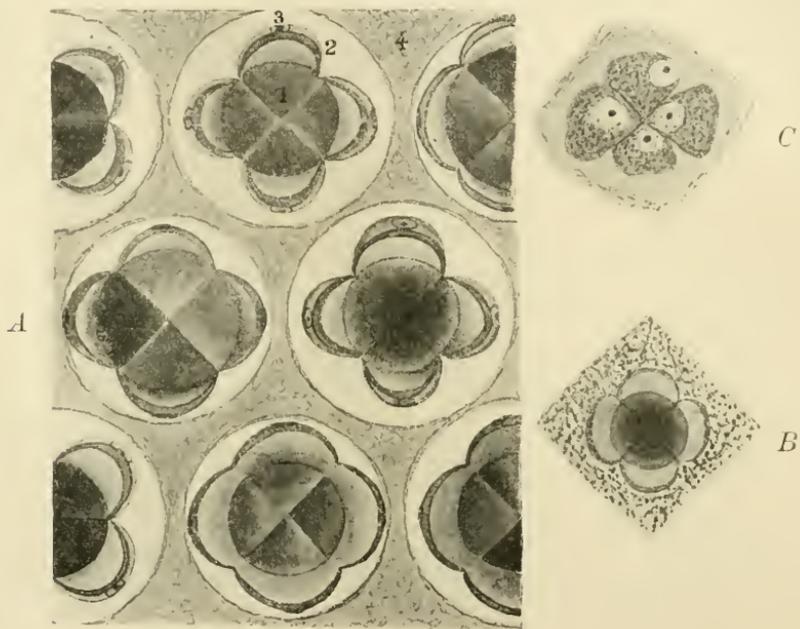
1. Dunkle, 2. helle Cuticula. 3. Hypodermis. 4. Corneagenzellen. 5. Äußere hypodermale Wand des Ganges. 6. Dunkle, 7. helle Cuticula. 8. Querschnitt des Rohres.

Cornea ist die unregelmäßige Anordnung der Corneagenzellen charakteristisch, da bei einem facettierten Auge die Corneagenzellen paarweise auftreten. Sie öffnen sich nach der Cuticula und geben ihren Inhalt zu deren Aufbau ab. In der cornealen Hypodermis sind diese Zellen flachgedrückt, in dem lockeren Hypodermisgewebe nehmen sie eine kubische Form an. Die Hypodermis ist Trägerin des Farbstoffes, der aus chromoxydgrünen Körnchen besteht, die im Verein mit der gelblichen Cuticula dem Integument die olivengrüne Farbe verleihen. Die Hypodermis bildet zwischen den Kristallkegeln dreiseitige prismatische Hinabstülpungen, deren Kanten ineinander übergehen, so daß die Hypodermis an dieser Stelle im Querschnitt (Textfig. VI A, Nr. 4) einer ausgestanzten Platte gleicht.

Die birnenförmigen Kristallkegel werden bis zu ihrem spitzen Pole von einer Hülle unkleidet. Die Textfig. VIII D zeigt die unterste

Spitze der Kristallkegelhülle im Zentrum der sieben Retinulazellen. An dieser Stelle beginnen die senkrecht zur Achse gerichteten Anfänge der Nervenfibrillen, von denen ich noch später sprechen werde.

Die Hülle der Kristallkegel ist vierteilig und macht den Eindruck eines Blütendiagramms (Textfig. VI. Nr. 2). Sie umgibt wie vier geschlossene Kelch- oder Blütenblätter den Kristallkegel. Jeder dieser Teile entspricht einem der vier Stücke, die den Kegel zusammensetzen. Die optische Wirkung der Hülle kann beim Sehvorgange ihrer geringen



Textfig. VI. A, Qerschnitt durch den oberen Teil des Kristallkegels: 952/1.

1. Vierteiliger Kristallkegel. 2. Hülle. 3. Semperscher Kern. 4. Hypodermis.

C, Qerschnitt durch den unteren Teil der Kristallkegelhülle.

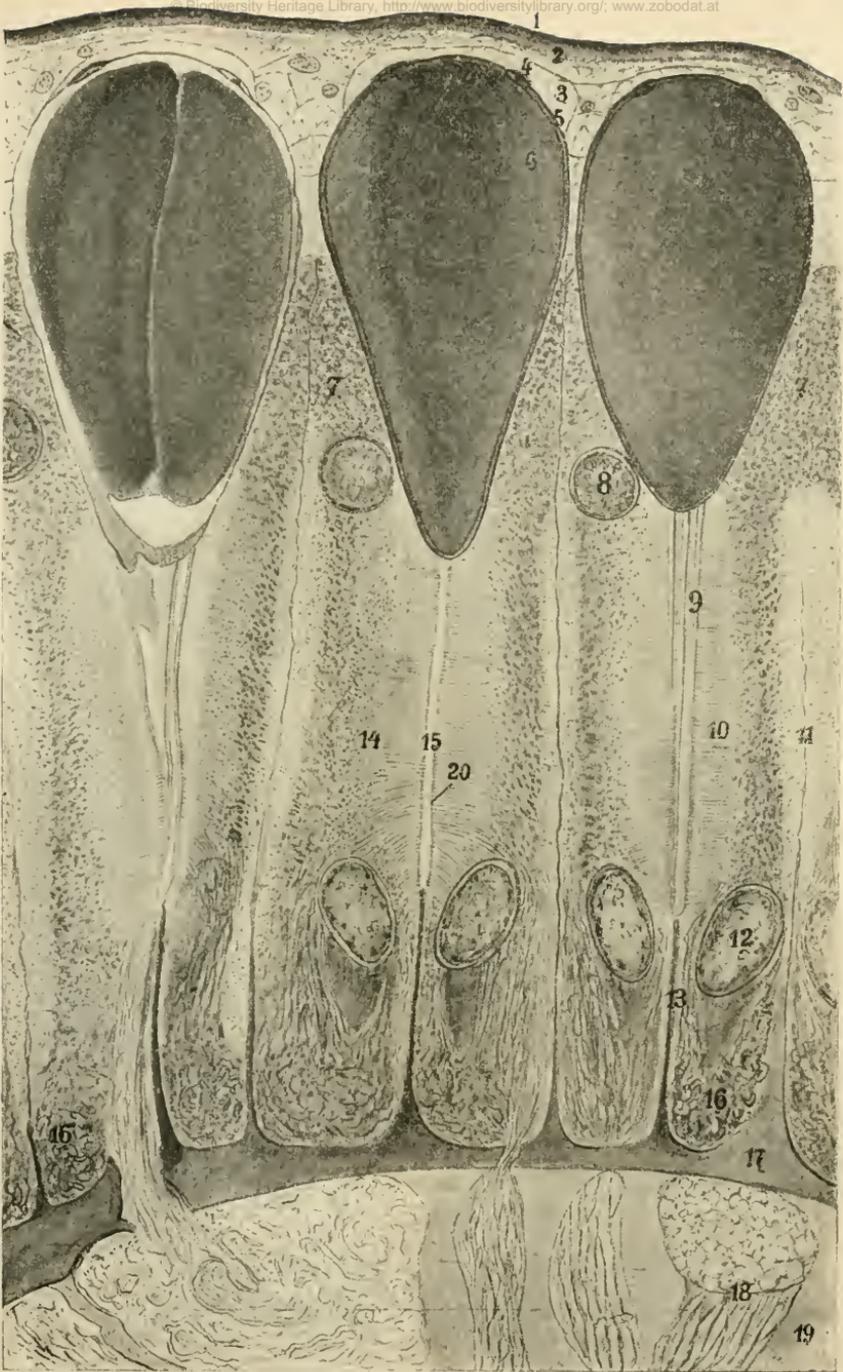
B, Qerschnitt durch den Farbkörnchenteil des Kristallkegels.

Dicke wegen keine Rolle spielen, dagegen hat sie für die Entstehung der Kristallkegel eine große Bedeutung, indem sie und vier Kerne die Reste jener Zellen sind, aus welchen die Kristallkegel hervorgingen. Diese vier sogenannten SEMPERSCHEN Kerne (Nr. 3) fand ich bei *Apus productus* in der distalen, etwas von der Mitte abgerückten Partie, ein wenig höher als da, wo der Kristallkegel den größten Umfang hat. Der Kristallkegel ist völlig durchsichtig und besteht aus einer stark lichtbrechenden Substanz. Er stellt den dioptrischen Apparat im Auge

dar. Da echte Kristallkegel vorkommen, gehören die Augen von *Apus productus* zu dem euconen Augentypus.

Der Kristallkegel sitzt, wie der Längsschnitt (Textfig. VII, Nr. 6) zeigt, im oberen Ende des Ommatidiums oder Einzelauges und gibt das aufgenommene Licht an dieses ab. Zur Bildung eines Ommatidiums treten bei *Apus productus* sieben langgestreckte prismatische Zellen, die sogenannten Seh- oder Retinulazellen zusammen, welche in ihrer Gesamtheit eine Retinula bilden. Kristallkegel und Retinula setzen das Ommatidium oder Omma zusammen. Die sieben gleichlangen, aber verschieden großen Retinulazellen ordnen sich um die Längsachse des Ommatidiums an (monaxonisch, HESSE), umgreifen distal den Kristallkegel bis zu seinem oberen Drittel und stehen proximal der Basalmembran auf (Nr. 17). Jede einzelne Schzelle ist selten drei-, fast immer vier-, hin und wieder aber auch fünfseitig, wie die mit dem Prisma gezeichneten Querschnitte (Textfig. VIII) zeigen. Das Querschnittsbild einer Retinula ist eine siebenstrahlige Sternfigur. Die einzelnen Prismenzellen der Retinula grenzen mit ihren beiden größten Flächen aneinander und bilden in ihrer Gesamtheit eine Säule, an welcher man äußerlich meist 14 Seiten zählt.

In Textfig. VII sieht man drei Ommatidien im Längsschnitt, von denen das mittlere ein Kombinationsbild vorstellt, während die beiden benachbarten mit dem Prisma gezeichnet sind. Das mittlere Ommatidium zeigt den birnförmigen Kristallkegel mit der ihm eng anliegenden Hülle (Nr. 5), in welcher zwei SEMPERsche Kerne sichtbar sind (Nr. 4). Der an seinem zugespitzten Ende liegende runde Kern (Nr. 8) gehört zu der Pigmentzelle, die ich noch besprechen werde. An den spitzen Pol des Kegels setzt sich eine schmale lichte Zone an (die Schaltzone HESSES) Nr. 10. Sie stellt den Verlauf der Neurofibrillen dar, auf die ich gleich zurückkomme. Die in der Schaltzone achsial verlaufenden Konturen sind die im Schnitt getroffenen Membranen der Retinulazellen (Nr. 9). Man überzeugt sich, daß diese Zellen längs der Achse einen Hohlraum frei lassen, den ich Achsencylinder (Nr. 15) nenne. Er hat ungefähr dieselbe Längenausdehnung wie der Kristallkegel, besitzt dasselbe Lichtbrechungsvermögen und färbt sich genau so wie die Masse des Kristallkegels. Werden die Ommatidien nicht genau in der Richtung der Achse getroffen, dann sieht man mehrere Membranen der Retinulazellen im Schnitt (Nr. 9). Dem proximalen Ende des Achsencylinders kommt ein Ausläufer der Basalmembran entgegen (Nr. 13), welcher als unterster Teil der Ommatidiumachse eine Stützsäule für das Einzelauge abgibt, ähnlich wie die Columella der *Anthozoa*. Da,



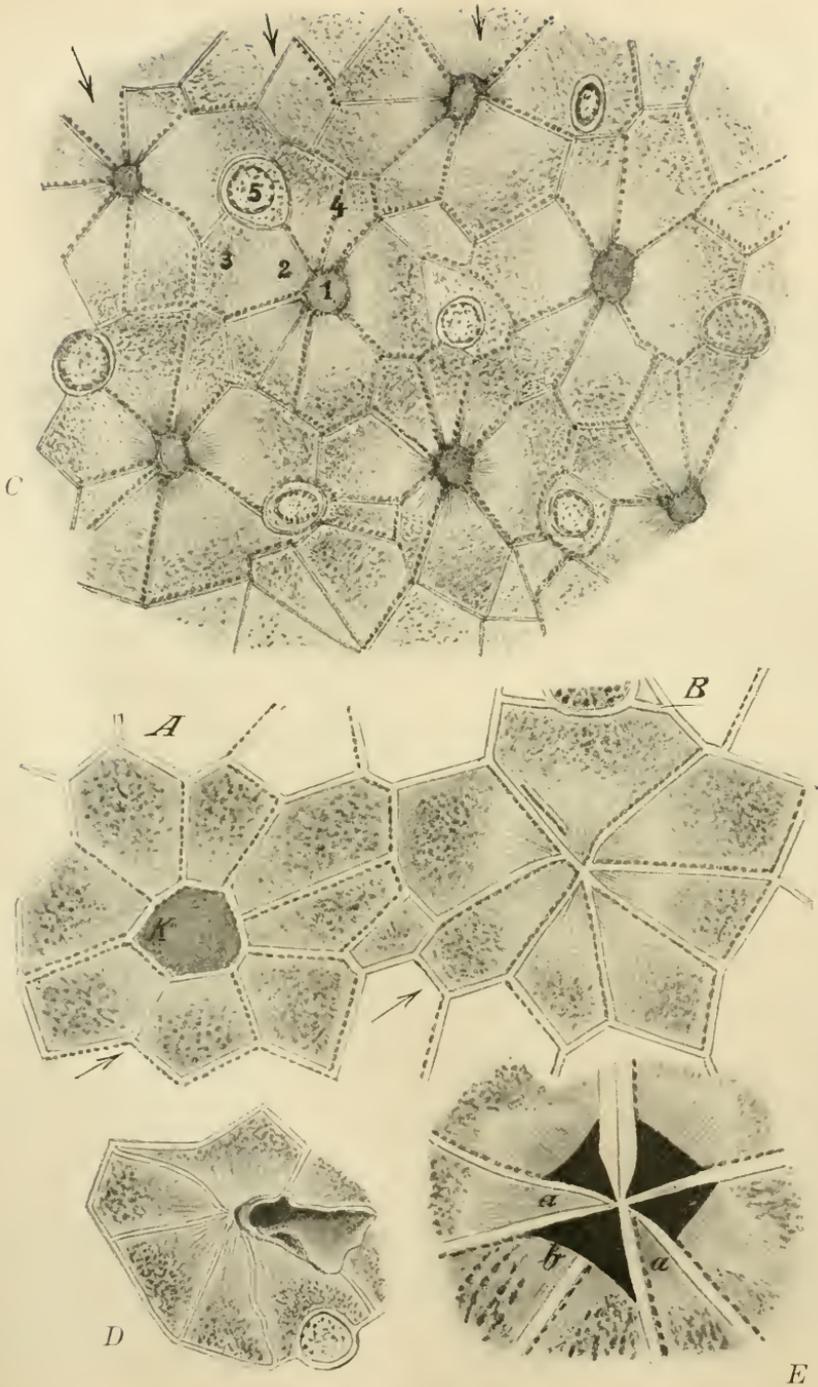
Textfig. VII. Längsschnitt durch drei Ommatidien. 715/1.

1. Cuticula. 2. Hypodermis. 3. Zwischenschicht. 4. Semperscher Kern. 5. Hülle. 6. Kristallkegel. 7. Pigment. 8. Kern der Pigmentzelle. 9. Schnitt durch drei Membranen der Retinulazellen. 10. Parallel gerichtete Neurofibrillen (Schaltzone Hesses). 11. Wand der Retinulazelle. 12. Kern d. Retinulazelle. 13. Columella. 14. Quergeschnittene Neurofibrillen. 15. Achsenzylinder. 16. Nervenknäuel. 17. Basalmembran. 18. Nervenstrang. 19. Leibeshlüssigkeit. 20. Verklebte Stiften bzw. Knöpfchen (Rhabdomer).

wo der lichtbrechende Achsencylinder der Columella aufsitzt, liegen die ansehnlichen ovalen Kerne (Nr. 12), von denen jede Retinulazelle einen besitzt. An den Mantel des Achsencylinders, der das vom Kristallkegel empfangene Licht bis an die Spitze der Columella leitet, stoßen die verklebten und darum einzeln nicht sichtbaren Stiftchen (Knöpfchen) an, Nr. 20, aus denen die unzähligen senkrecht von der Achse abstehenden und parallel zueinander liegenden Neurofibrillen heraustreten, die nach den entlegeneren Partien der Retinulazelle umbiegen und im wirren Durcheinander die Zelle der Länge nach durchlaufen. An dem Kerne angelangt, bilden sie schon dickere Stränge, färben sich mit Thionin nicht mehr blau, sondern violett, nehmen nun wieder gleiche Richtung an und zwar senkrecht zur Basalmembran, da sie sich durch den engen Raum zwischen Kern und Wandung der Retinulazelle hindurch pressen. Als einziger kompakter Faserbüschel treten sie durch eine Bodenöffnung der Retinulazelle, bzw. der Basalmembran hindurch. Die Nerven werden durch ein Loch hindurchgelassen; dort stauen sie sich und knäueln sich in der Umgebung der Öffnung zusammen.

Die Granulationen, welche den übrigen Teil der Sehzellen ausfüllen, sind außer den meist gröberen Farbkörnchen die Querschnitte der wirr durcheinander verlaufenden Neurofibrillen (Nr. 14). Nachdem sie, wie schon gesagt, zum ersten Male gegen die Achse in senkrechter Richtung standen, nehmen sie erst dann wieder gleiche Richtung parallel zur Achse an, wenn sie sich durch den engen Raum zwischen Kern und Membran der Retinulazelle hindurch zwängen und später durch die Öffnung der Basalmembran nach dem Ganglion opticum ziehen. Denkt man sich einen Strang von locker nebeneinander liegenden Hanffasern an beiden Enden mit den Händen gefaßt, die Mittelpartie dagegen loser und bauchig aufgetrieben, so daß hier die Fasern in allen Richtungen verlaufen, dann wird ein Schnitt, der den Strang der Länge nach trifft, an den von der Hand gefaßten Enden einen parallelen Faserverlauf aufweisen, während die Mittelpartien nur Punkte zeigen als Querschnitte der Fasern.

Die in verschiedenen Höhen durch die Retinula gelegten Querschnitte (Textfig. VIII) zeigen, wenn der Schnitt mehr distal geführt ist, den von den sieben Sehzellen eingefassten Kristallkegel, Fig. *A*, *K*, während die mehr proximal gelegten Schnitte den Achsencylinder mit den um diesen sich gruppierenden Neurofibrillen als strahligen Besatz einer jeden Retinulazelle zeigen (*B*). In dieser Deutlichkeit sieht man es vor allem an den mit Thionin gefärbten Präparaten; die mit andern



Textfig. VIII. C. Querschnitte durch den oberen Teil der Retinulae: 1333/1.

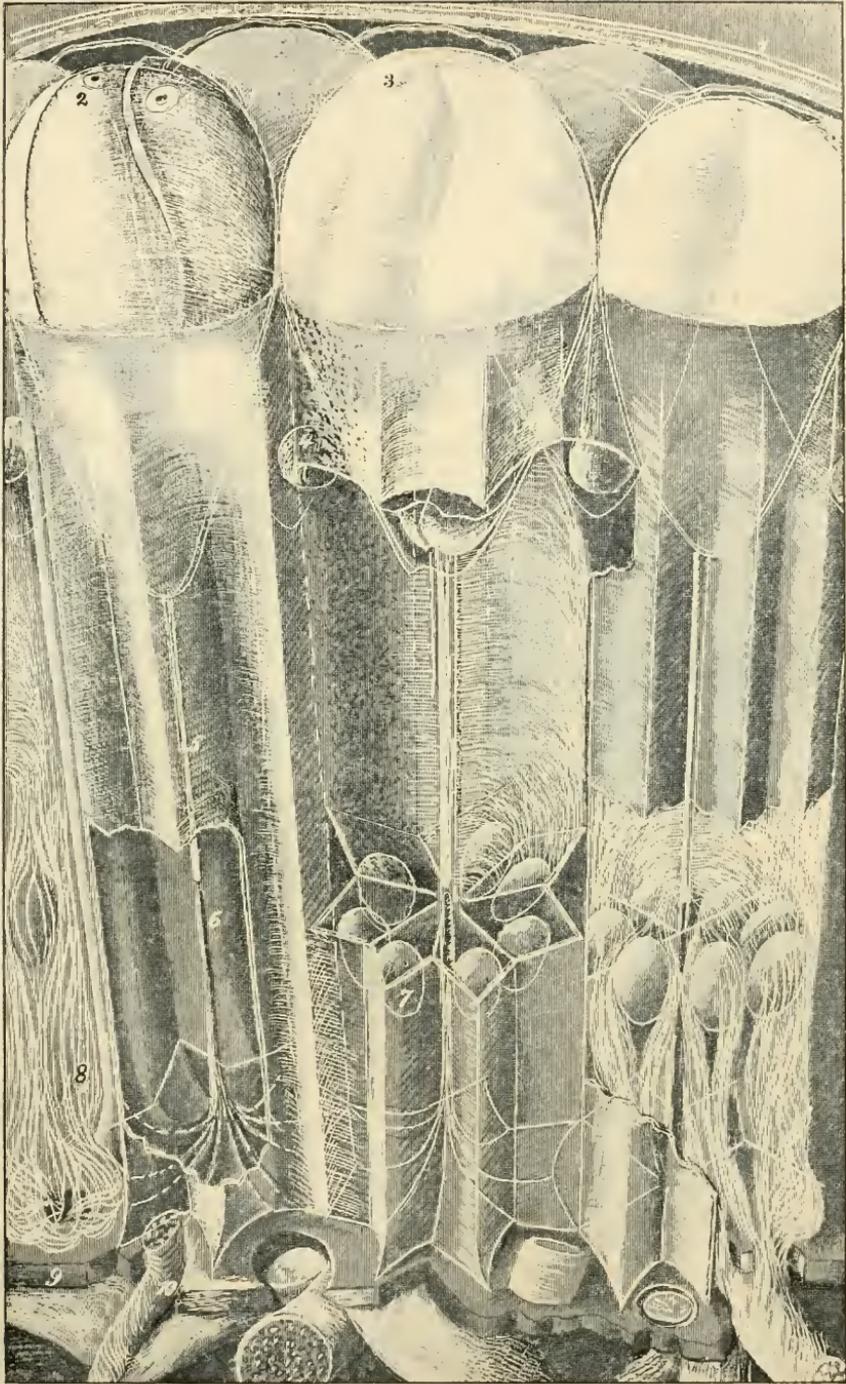
1. Kristallkegelspitze. 2. Neurofibrillen. 3. Pigment. 4. Wand der Retinulazelle mit Farbstoffbelag
5. Kern der Farbstoffzelle. A, B, Querschnitte durch den oberen und unteren Teil der Retinula
K = Kristallkegel. D, Retinula mit Kristallkegelhülle. E, Retinula mit überfärbten Rhadomeren:
a, Retinulazelle ohne Rhadomer. b, Verschmolzenes Rhadomer.

Farbflüssigkeiten behandelten Schnitte zeigen eine mehr oder minder starke Überfärbung der Knöpfchen, die dadurch erst recht eine kompakte Masse vortäuschen. Ich stelle vergleichshalber einen nach HEIDENHAIN gefärbten Querschnitt (Fig. E) neben einen solchen mit Thionin behandelten (Fig. B).

Aus der Verklebung der Knöpfchen einer Retinulazelle entsteht das Rhabdomer (HESSE). Die Fig. E zeigt vier Rhabdomeren. Das Rhabdomer durchzieht alsdann jede Retinulazelle in ihrer achsialen Ecke der Länge nach als ein dreiseitiger Prismenstab. Die Rhabdomeren werden durch die Membranen der Retinulazellen voneinander getrennt. Die Membranen stoßen im Centrum eines Ommatidiums zusammen und bilden daher im Längsschnitt stets eine lichte Zone, den schon erwähnten Achsencylinder. Zwei benachbarte Rhabdomeren können auch zu einem einzigen Rhabdomer verschmelzen (Fig. E, b). Kommt es nicht zur Bildung von Rhabdomeren, oder durchzieht das Rhabdomer die Retinulazelle nicht der ganzen Länge nach, so sieht man auf derartigen Querschnitten nur noch Neurofibrillen, Fig. B und Fig. E a.

Pigmentverteilung.

Auf nicht entfärbten Schnitten durch das Auge von *Apus productus* verhüllt das Pigment alle Teile des Auges bis an den Beginn des oberen Drittels der Kristallkegel (Textfig. VII, Nr. 7). An dieser Stelle fehlen Farbkörnchen, was bei Crustaceen immer der Fall ist. In der Nähe des spitzen Poles der Kristallkegel treten die schon erwähnten runden Kerne auf (Nr. 8), welche die Bildner des Farbstoffes sind. Die Sehzellen sind ganz von Farbstoff erfüllt, und nur ihr achsialer Abschnitt bleibt frei von diesem, sowie eine schmale Zone entlang der Ommatidiengrenzen bis etwa in der Höhe der Kerne jener Farbzellen. Daher sieht man im Längsschnitt durch die Ommatidien links und rechts der Trennungsmembran (Nr. 11) eine helle Zone. Der Querschnitt (Textfig. VIII) zeigt die vom Lichte beeinflusste Farbstoffverteilung in den Sehzellen. Die Farbkörnchen verschieben sich je nach Helligkeit und Dunkelheit. Um zu verhindern, daß das Licht seitwärts durch die Membran der Ommatidien eindringt, stellen sich die Farbkörnchen dem einfallenden Lichtstrahle entgegen und verdecken die dahinter liegenden Teile des Sehorgans. Daher sieht man auf den mit dem Prisma gezeichneten Querschnitten (Fig. A, B, C), wie sich die Farbkörnchenmasse an jene Membranen anlegt, die dem Lichte zugekehrt sind. Die Pfeile zeigen die Richtung des seitlich einfallenden Lichtes an.



Textfig. IX. Ausschnitt aus dem Komplexauge: 750/1.

1. Cuticula. 2. Kristallkegelhülle mit Semperschen Kernen. 3. Kristallkegel. 4. Kern der Farbstoffzelle. 5. Achsenzylinder. 6. Columella. 7. Kern der Retinulazelle. 8. Nervenfasern. 9. Basalmembran. 10. Nerv im Schnitt.

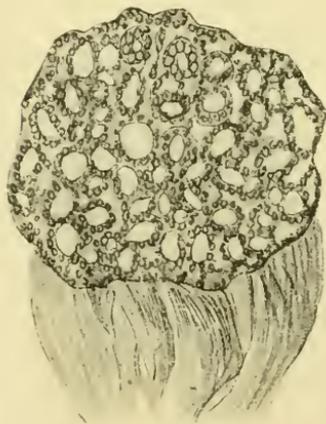
Bekanntlich gruppieren sich die Farbkörner in der Helligkeit um den Achsenzylinder des Ommatidiums, während sie in der Dunkelheit teils nach dem Kristallkegel, teils unter die Basalmembran rücken. Dort zeigen die Ommatidienerven bis auf $\frac{1}{3}$ ihrer Länge Spuren von Farbstoff.

Basalmembran.

Wie schon gesagt, steht das Ommatidium proximal auf der Basalmembran (Textfig. IX, Nr. 9). Diese bildet eine uhrschalenförmig gebogene Siebplatte, die ihre konvexe Seite nach außen kehrt. Sie bildet die Grundlage für die Stützelemente des Auges und geht peripher in die Hypodermis über. Außer den Wänden der Retinulazellen erheben sich aus der Oberfläche der Basalmembran soviel zapfenartige Säulchen, als Ommatidien vorhanden sind. Sie bilden den Basalteil der Ommatidienachse (Nr. 6). Die zahlreichen Löcher der Basalmembran dienen zum Durchtritt der Sehnerven. Ihrer Masse nach besteht diese aus einer zusammenhängenden soliden Substanz, die sich mit Thionin hellblau färbt.

Hauptaugennerven.

Nachdem die Ommatidienerven durch die Basalmembran getreten sind, verlaufen sie, zu durchschnittlich 13 gewundenen Strängen vereint, konvergierend zum Ganglion



opticum. In dessen Nähe angekommen, drängen sie sich mehr aneinander, während sie bei ihrem Beginne weiter auseinander stehen. Hin und wieder berühren sich zwei Stränge, um bald wieder den Weg gesondert fortzusetzen. Auf Querschnitten haben sie die Form eines Netzwerkes (Textfig. X) mit ungefähr 70 Maschen, welche von den quergeschnittenen Nervensträngen gebildet werden. Jeder der 13 Hauptstränge wird von einer Membran umhüllt. Mitunter biegt ein Hauptstrang im rechten Winkel um, so daß man in einem und demselben Bilde den Nerven im Längs- und Querschnitt zugleich sieht, wie Textfig. X zeigt. Die Räume zwischen den Hauptnerven

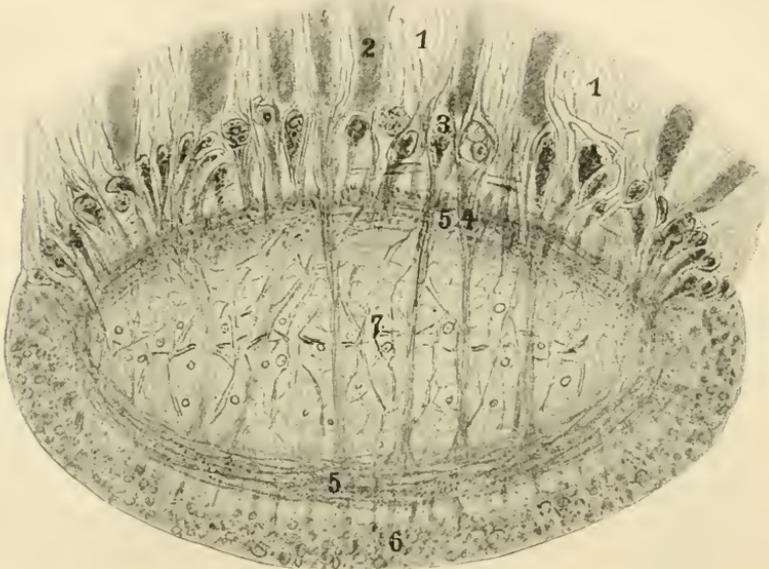
Textfig. X. Hauptaugennerv, umbiegend im Längs- und Querschnitt. 1040/1. (Mit Prisma gezeichnet.)

sieht, wie Textfig. X zeigt.

werden von der Körperflüssigkeit ausgefüllt, die sich, unter dem Mikroskop betrachtet, als eine fein granulierende Masse ausweist (Textfig. VII, Nr. 19).

Ganglion opticum.

Das Ganglion opticum (Textfig. XI) hat auf Horizontalschnitten des Kopfes die Form eines Ovals, in dessen eine Längsseite die 13 Haupt-



Textfig. XI. Ganglion opticum: 292/1.

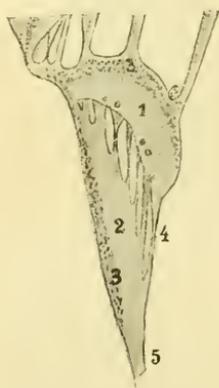
1. Hauptaugennerven. 2. Leibesflüssigkeit. 3. Großganglienschicht. 4. Nervenstränge.
5. Zirkuläre Faserschicht. 6. Kleinganglienschicht. 7. Wabenwerk.

augennerven (Nr. 1) eintreten; die gegenüberliegende Seite ist der Medianebene zugekehrt. Der ganze Umfang des Ganglion wird von Ganglienzellen gebildet und zwar in einer solchen Mächtigkeit, daß die Schicht den vierten Teil des gesamten Querdurchmessers des Ganglion einnimmt. Die Ganglienzellen sind sowohl in der Größe als in der Anordnung verschieden. An der Seite, wo die Nerven des Hauptauges eintreten, liegen die größeren Zellen und zwar in einfacher bis doppelter Lage (Nr. 3), an der entgegengesetzten die kleineren in vierfacher Lage (Nr. 6). Beim Eintritt in das Ganglion opticum durchsetzen die Hauptaugennerven die Großganglienschicht, indem sich einige zwischen die Ganglienzellen vorbei drängen, andre auf die Ganglien treffen, sich zu

drei bis vier Strängen aufspießen, die Zellen umgreifen und dann quer durch den Innenraum bis an die innere Grenze der Kleinganglienschicht ziehen. Hier angelangt, zerteilen sie sich zu feinen Nervenfasern, biegen um und beginnen den Rücklauf durch den Innenraum, um in die Großganglienzellen einzutreten. Nach ihrem Austritt aus denselben treten sie wieder in die cirkuläre Faserschicht (Nr. 5) ein und vereinigen sich zum Opticus, der aus einem der beiden spitzen Pole des Ganglion opticum seinen Ursprung nimmt.

Die Nerven, welche quer durch den Innenraum des Ganglion ziehen, bilden Brücken, unter denen man Hohlräume erblickt, so daß die Struktur der innersten Masse des Ganglion (der Punktsubstanz LEYDIGS) einem Flechtwerke gleicht (Nr. 7).

Der Weg, den die Nerven im Ganglion opticum einschlagen, ist so schwierig festzustellen, daß man nur hin und wieder in Präparaten Bruchstücke des Verlaufes zu sehen bekommt. Meine Ausführungen können daher nur annähernd das Richtige treffen.



Textfig. XII. Ganglion opticum v. Branchipus:

1. Distale Ganglienhälfte.
2. Proximale Ganglienhälfte.
3. Ganglienzellen. 4. Nerven-fibrillen. 5. Opticus.

Im Gegensatz zu dem zweiteiligen Ganglion opticum bei *Branchipus*, welches CLAUS und PARKER beschrieben haben, stellt dieses bei *Apus productus* eine zusammenhängende Masse dar. Vergleichshalber gebe ich PARKERS Darstellung des Ganglion opticum von *Branchipus* wieder (Textfig. XII). Das distale Ganglion (1) hat Ähnlichkeit mit der distalen Ganglienhälfte bei *Apus*, indem auch hier die Zellen peripherisch auftreten und zu innerst die »Punktsubstanz« liegt. Die proximale Ganglienhälfte (2) bei *Branchipus* zeigt die umgekehrte Anordnung von Zellen und Punktsubstanz. Dieser Teil entspricht der median liegenden Ganglienhälfte bei *Apus*. Denkt man sich beide Ganglienhälften (1 und 2) bei *Branchipus* zusammengerückt, so daß die die beiden Teile verbindenden Nervenfibrillen (Nr. 4) nach innen

zu liegen kommen, so haben wir im wesentlichen denselben Bau wie den bei *Apus productus*.

Medianaugen.

Bevor ich zur mikroskopischen Anatomie des Medianauges übergehe, will ich einen geschichtlichen Rückblick geben über die Unter-

suchungen, welche man an diesem Organe bereits vorgenommen hat. Wo ein solches deutlich zu Tage tritt, bezeichnete man es früher als x-förmigen, dem Gehirn aufsitzenden Pigmentfleck. Noch FR. LEYDIG war in seiner Arbeit über *Argulus foliaceus* (1850) der Ansicht, daß das »sogenannte einfache Auge lediglich ein Pigmentfleck zum Schmuck des kleeblattförmigen Gehirnappens« sei. Erst in seinen späteren Untersuchungen, die er an *Daphnia pulex*, *longispina* und *Lynceus lamellatus* vornahm, war er infolge von kristallkörperähnlichen Befunden, sowie durch das Auftreten lichtbrechender Körper der Meinung, daß diese Organe »Nebenaugen« sein müßten.

Von den folgenden Autoren hat vor allem CLAUS unsre Kenntnis dieses Sinnesorgans wesentlich erweitert. Er nahm an dem unpaaren Auge von *Diaptomus* die Untersuchungen LEYDIGS wieder auf und fand, daß zwei Muskeln vorhanden sind, die sich am Pigmentkörper ansetzen und das Auge bewegen; auch nahm er an, daß in den lichtbrechenden Einlagerungen »die mit Nervenfasern in Verbindung stehenden perzipierenden Elemente vertreten seien«. CLAUS wies an dem von LEYDIG bei *Branchipus* und andern als »dreilappigen Hirnabschnitt« bezeichneten Auge nach, daß es aus drei nervösen Teilen besteht: einem ventralen vorderen und zwei mehr dorsalen seitlichen Abschnitten. Es gelang ihm auch bei einer Reihe von Entomostraken, deren Augen bisher für zweiteilig gehalten worden waren, die Dreiteiligkeit nachzuweisen, so daß seit CLAUS die Dreiteiligkeit als ein konstanter Charakter des Medianauges galt. Auch hat er den Eintritt der drei Nerven von der Außenseite in die Augenabschnitte beobachtet; aber er kam zu keiner richtigen Deutung der im Pigment eingelagerten Zellen.

Dieses Verdienst gebührt GRENACHER, welcher am Stirnauge von *Calanella mediterranea* die Natur der Sehzellen erkannte. Wiederum war es CLAUS, der auf Grund dieser Deutung weiter baute und das Vorhandensein »cuticularer Stäbchen in dem zum Pigment zugewendeten Ende der Retinulazellen, sowie die Existenz eines Tapetums an der ausgehöhlten Seite des Pigmentbeckers« und somit die Natur des Medianauges als »inverses Becherauge« nachwies.

Die Vierteiligkeit des Medianauges erkennt zum ersten Male NOWIKOFF, indem er zwei laterale, einen dorsalen und einen ventralen Augenbecher unterscheidet, von denen letzterer am nächsten mit dem Gehirn verbunden ist. Ich habe bereits oben diesen Befund bestätigt.

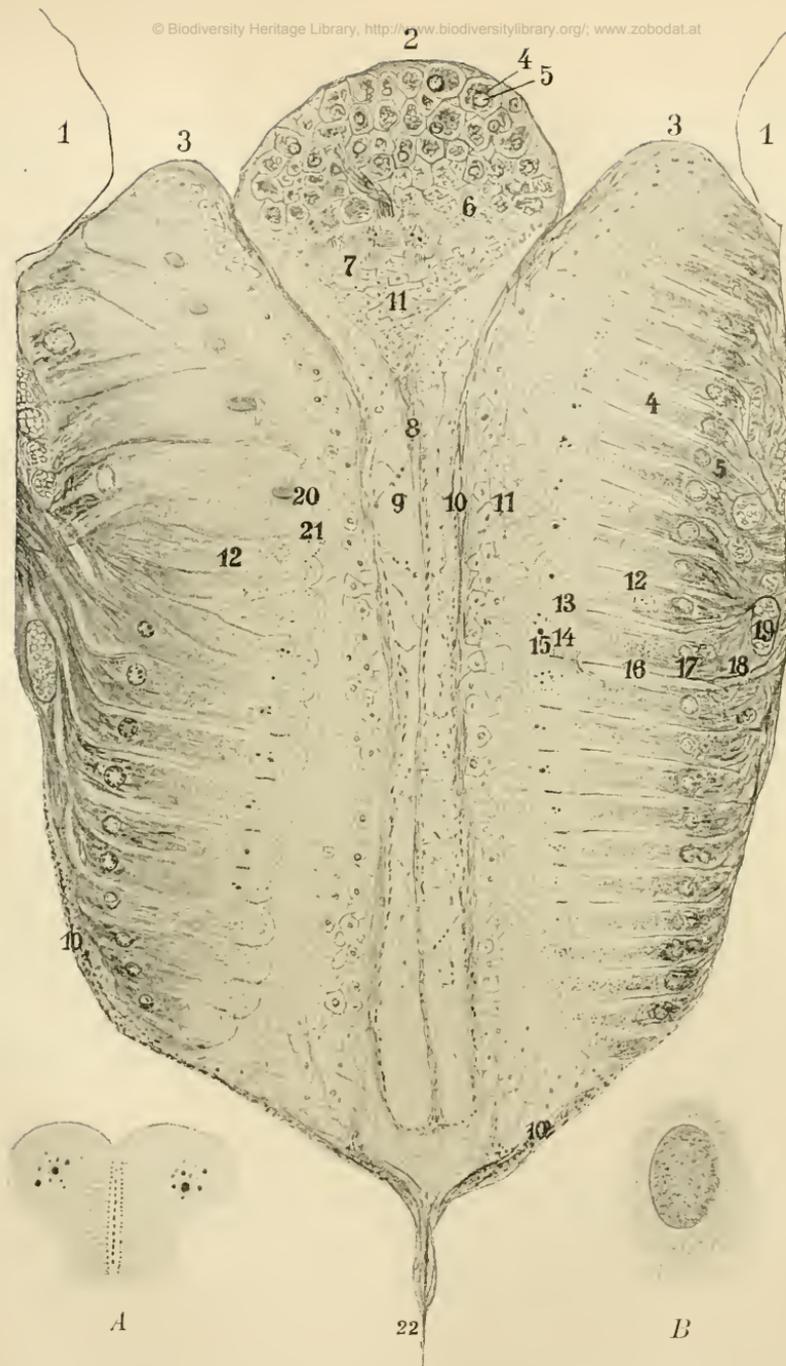
ZOGRAF findet in den Sehzellen des Medianauges von *Apus productus* Fäserchen, welche »aus linienförmig gesammelten, feinsten Körnchen bestehen«. NOWIKOFF hat außer »plasmatischen Längslinien

noch Querverbindungen« gesehen. Während ZOGRAF in den Sehzellen cuticulare Stäbchen findet, ähnlich wie CLAUS solche im Medianauge von *Apus cancriformis* entdeckt hat, schließt NOWIKOFF ein Vorhandensein derartiger Gebilde aus und bezweifelt überhaupt die Lichtperzeptionsfähigkeit dieser Sehzellen.

Ich bin, was die lichtempfindlichen Elemente im Medianauge anlangt — und darauf kam es mir besonders an — zu einem ganz neuen Ergebnisse gekommen.

Die vorausgegangenen makroskopischen Untersuchungen unterrichten über die Lage und allgemeine Gestaltung des Medianauges. Auf horizontalen Schnittserien gibt sich in der vorderen medianen Kopfpattie bald eine Vorwölbung der Cuticula zu erkennen (Textfig. V), deren äußere Schicht einen wellenartigen Verlauf hat. Das ist der im Schnitt getroffene Querwulst, welchen ich bei der makroskopischen Anatomie bereits erwähnt habe. Auf dem nächsten Schnitte zeigt sich in der zweiten Schicht der Cuticula der flachgedrückte Querschnitt eines Rohres (Nr. 8) mit stark lichtbrechender innerer Auskleidung. Verfolgt man den Verlauf des Rohres auf den folgenden Schnitten, so gewahrt man, daß das Rohr, dessen Wandung aus der zweiten Cuticulaschicht stammt, nunmehr in die Hypodermis zu liegen kommt. Hier stellen sich einige Zellen der Hypodermis senkrecht zur Wandung des Rohres, welches hernach immer tiefer in die Hypodermis (Nr. 5) einsinkt. Die weiteren Schnitte zeigen, daß sich um das Rohr eine scharf abgeschlossene Hypodermissschicht gebildet hat, deren Zellen wie vorher senkrecht zur Wandung stehen. Nun erweitert es sich, bis man durch seine Öffnung das Medianauge sieht. Dieses Rohr steht also senkrecht über dem Medianauge und beginnt in seinem dorsalen Teile an der Oberseite des Kopfes, wo die Cuticula sich linsenartig über das äußere Ende vorwölbt.

Wie bereits erwähnt, ist das Medianauge von *Apus productus* viertheilig. Auf dem Horizontalschnitte (Textfig. XIII) sieht man, daß es aus zwei großen seitlichen Augenbechern (Nr. 3) und einem kleineren Becher (Nr. 2), dem dorsalen, besteht. Die Seitenbecher sind durch eine dünne Membran (Nr. 8), welche genau in der Medianebene liegt, voneinander getrennt. Der Membran sitzt beiderseits mit seiner Konvexseite je ein dunkelgrün gefärbter, uhrschalenförmiger Körper auf (Nr. 10), ungefähr wie zwei Teller, die mit der Bodenfläche aneinander liegen. Man nennt sie Pigmentbecher. Mit einem Teile ihres Randes liegen die beiden genannten Augenbecher einem dritten über ihnen liegenden Becher an: dem dorsalen Augenabschnitt. Als Auskleidung der konkaven Fläche enthält jede Pigmentschale eine Schicht von langstreifiger



Textfig. XIII. Horizontalschnitt durch das Medianauge: 283/1.

1. Umriss des Ganglion optic. 2. Dorsaler Augenbecher. 3. Seitliche Augenbecher.
 4. Nervenbrillen. 5. Kern des äußeren Schzellenendes. 6. Mittlerer, 7. Innerer Teil
 der Schzellen mit Nervenbrücken. 8. Trennungswand der Augenbecher. 9. 10. Pigment-
 becher mit grünen Farbkörnchen. 11. Tapetum. 12. Schzellen des seitlichen Augenbechers.
 13. Schaltzone. 14. Neurofibrillen im Querschnitt. 15. Chondren. 16. Schzellwand.
 17. Kern. 18. 19. Nerven. 20. Rhabdomer. 21. Zapfen des Tapetums. 22. Aufhängeband.

A, Inneres Ende zweier Schzellen mit Chondren und Schaltzone.

B, Rhabdomer mit Neurofibrillen im Querschnitt.

Struktur mit bindegewebiger Grundlage (Nr. 11). Nach CLAUS hat sie die Bedeutung eines das Licht reflektierenden Tapetums. Den übrigen Teil der Höhlung eines Augenbechers füllen die Sehzellen (Nr. 12) aus, welche sich in zehn bis zwölf aufeinander liegende Schichtreihen anordnen. In einem seitlichen Augenbecher zählte ich 224 Sehzellen. Bei dem dorsalen Augenbecher konnte ich ungefähr 70 und im ventralen etwa 30 Sehzellen zählen, so daß also das Medianauge im ganzen gegen 548 Sehzellen enthält¹. Diese sind ungleich lang, was daher rührt, daß jeder Augenlappen an seinen Rändern dünner wird. Die Sehzellen sind meist sechsseitige Prismen, deren nach dem Innern des Medianauges zugekehrtes Ende mit einer sehr dünnen Kugelkappe gedeckelt ist, während das entgegengesetzte Ende offen bleibt zum Durchtritt der Nervenfibrillen. Unweit des Nervendurchtritts, also an dem distalen Zellende liegt in jeder Sehzelle ein Kern (Nr. 17). Zwischen die abgerundeten proximalen Abschnitte der Sehzellen schieben sich ein kurzes Stück weit dünne Lagen des Tapetums ein (Nr. 21). Der ganze Hohlraum der prismatischen Sehzelle wird der Länge nach von Nervenfibrillen (Nr. 4) durchzogen, die um die Kerne herum grobfaserig erscheinen, während sie im weiteren Verlaufe durch die Zelle immer feiner werden. Die feinsten Fasern liegen unter dem Deckel der Zelle. Vergeblich sucht man hier nach »Stäbchen«, wie CLAUS solche bei *Apus cancriformis* beschrieben hat und neuerdings ZOGRAF bei *Apus productus*. Es zerspleißt sich vielmehr der Hauptnervenzug jeder Prismenzelle in so viele Büschel, als diese Seiten besitzt (Nr. 7).

In dem oberen Teile der Medianaugenzelle, also unterhalb des Zelldeckels wendet sich der Nervenbüschel seitlich zu der Zellmembran (Nr. 13) und bildet eine Schaltzone, welche in einen linsenförmigen, etwas langgestreckten Körper, dem Rhabdomer (verklebten Stiftchen-saum HESSES), übergeht (Nr. 20 und Fig. A u. B).

Während sich in den Ommatidien des Hauptauges die Neurofibrillen der Ommatidienachse zuwenden, stellen sich also in der Medianaugenzelle die Neurofibrillen senkrecht zur Zellmembran, also zentrifugal. Trifft der Schnitt in die Ebene einer Medianaugenzellwand, dann durchschneidet er das Rhabdomer der Länge nach in der Hauptebene, man erhält eine Ellipse (Fig. B). Die Punkte im Rhabdomer

¹ Da zur Bildung der Retinula eines Ommatidiums 7 Retinula- oder Sehzellen zusammentreten, die Hauptaugen aber zusammen 544 Ommatidien haben, beträgt die Summe der Sehzellen $7 \cdot 544 = 3808$. Rechnet man dazu die 548 Sehzellen des Medianauges, dann beläuft sich die Gesamtzahl der Sehzellen eines Tieres auf ungefähr 4356.

sind die Neurofibrillen im Querschnitt. Ein Schnitt, welcher Fig. *B* oder auch die Zellwand senkrecht trifft, stellt Fig. *A* dar. Oft kann man das Rhabdomer nicht mehr erkennen, und dann scheinen die Neurofibrillen ohne Unterbrechung aus einer Sehzelle in die benachbarte hinüberzutreten (Nr. 13 und darüber).

In der Nähe der Aufspießungsstelle der Nervenfibrillen, also im proximalen Teile der Sehzellen liegen Chondren (Nr. 15 und Fig. *A*), welche sich mit Thionin blau, nach der HEIDENHAINschen Färbungsmethode schwarz färben. Jede im Längsschnitt getroffene Sehzelle enthält ein großes Körnchen, nicht selten aber außerdem viele kleinere, oft bis 50. Unterhalb der Umbiegungsstelle der Nervenfibrillen (Nr. 13) weichen die Nerven von der Trennungsmembran ein wenig zurück (Nr. 16) und lassen die Wandung der Prismenzelle bis zum Kern hin frei, wo sie nun wieder gezwungen werden, sich zwischen diese und den Zellwänden hindurchzupressen.

Wie ich bereits bei der makroskopischen Anatomie erwähnte, zweigt sich von der Außenfläche der seitlichen Augenbecher ein Nervenstrang ab (Tafelfig. 2, Nr. 9), welcher die Verbindung mit dem Opticus herstellt. Dieser Seitenzweig beginnt mit zwei Sehzellen und mündet da, wo der Opticus austritt (Nr. 10).

Ganglion cerebrale.

Das Ganglion cerebrale weist im Schnitte auch die Zellbrücken wie das Ganglion opticum auf. Die Ganglienzellen, welche etwas größer als jene großen Ganglienzellen im Ganglion opticum sind, lagern hier als eine einfache Schicht dem Cerebralganglion auf. Sie entsenden dicke Nervenstränge schräg vorwärts und ventral nach den centraleren Partien. Die Hauptmasse des Gehirnganglions besteht aus zahlreichen in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Nervenfasern.

Zusammenfassung.

- 1) Bei den Augen von *Apus productus* ist die Cornea unfacettiert.
- 2) Da echte Kristallkegel vorhanden sind, gehören die Augen von *Apus productus* zu dem euconen Augentypus.
- 3) Die Kristallkegelhülle enthält die SEMPERschen Kerne.
- 4) Die Retinula wird fast durchweg von sieben Sehzellen gebildet.
- 5) Jede Sehzelle besitzt einen Kern.
- 6) Die Kerne der Sehzellen liegen in deren proximalen Abschnitten und zwar alle ungefähr in derselben Ebene.
- 7) An den spitzen Pol des Kristallkegels setzt sich eine Schaltzone

(HESSE) an, in welcher die Neurofibrillen mit den verklebten Stiftchen hervortreten.

8) Die Neurofibrillen biegen um, pressen sich zwischen Kern und Wandung der Retinulazelle hindurch und durchsetzen die Bodenöffnung der Retinulazelle, bzw. die Basalmembran.

9) Die Farbkörnchen verschieben sich je nach Helligkeit und Dunkelheit und zwar in der Weise, daß sich die Farbkörnchenmasse an jene Membranen anlegt, die dem Lichte zugekehrt sind.

10) Aus jedem Ganglion opticum zieht ein dorsales Frontalorgan zur Hypodermis.

11) Das Medianauge ist bei *Apus productus* vierteilig.

12) Die Schzellen des Medianauges sind prismatisch und entbehren der »Stäbchen«.

13) Der Hauptnervenzug jeder Prismenzelle zerspleißt sich in so viele Büschel, als diese Seiten hat. Jeder Einzelbüschel bildet an der Zellmembran eine Schaltzone, welche in ein Rhabdomer (verklebten Stiftchensaum HESSES) übergeht.

Berlin, im Mai 1908.

Literaturverzeichnis.

- PH. BERTKAU, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. Mikr. Anat. 1886. Bd. XXVII. S. 589—630.
- FR. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitzb. Wien. Akad. 1877. T. VIII.
- J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt. München 1885.
- Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. 1886. Bd. IX. Nr. 217. Nr. 230.
- Bau- und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. Biol. Zentralbl. 1889. Bd. IX. S. 225—234.
- K. CHUN, Atlantis. Zoologica. 1896. H. 19.
- E. CLAPARÈDE, Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Diese Zeitschr. 1859. Bd. X. S. 191—214.
- C. CLAUS, Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Diese Zeitschr. 1876. Bd. XXVII. S. 362.
- Der Organismus der Phronimiden. Arb. Zool. Inst. Wien 1879. Bd. II. S. 1—88.
- Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andre Phyllopoden. Arb. Zool. Inst. Wien 1886. Bd. VI. S. 267.

- C. CLAUS, Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. Zool. Inst. Wien 1888. Bd. VIII. S. 1.
 — Das Medianauge der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien 1891. Bd. IX. S. 225—266.
- A. DELLA VALLE, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna Flora Golf. Neapel. 1893. Monogr.
- S. EXNER, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. 1891.
- C. M. GOTTSCHKE, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. Anat. Phys. 1852. S. 483.
- A. GERSTÄCKER, BRONNS Klass. u. Ordn. d. Tierr. V.
- H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
 — Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. Mikr. Anat. 1880. Bd. XVIII. S. 415—467.
- F. H. HERRICK, The Development of the Compound Eye of *Alpheus*. Zool. Anz. 1889. Bd. XII. Nr. 303.
 — *Alpheus*: A Study in the Development of Crustacea. Mem. Nation. Acad. Sci. Washington. 1892. V. 5. Mem. Nr. 4. S. 370.
- RICH. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen. Diese Zeitschr. 1897. Bd. LXII. S. 527—582.
 — V. Die Augen der Polychaeten Anneliden. Diese Zeitschr. 1899. Bd. LXV. S. 446—516.
 — VI. Die Augen einiger Mollusken. Diese Zeitschr. 1900. Bd. LXVIII. S. 379—477.
 — Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten (Vorl. Mitteil.) Zool. Anz. 1901. Bd. XXIV. Nr. 634.
 — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. 1901. Bd. LXX. S. 347—473. Taf. XVI—XXI. 2 Fig. i. T.
- H. JOHANSEN, Über die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa*. Zool. Anz. 1892. Jahrg. 15. S. 353.
 — Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. Zool. Jahrb. Anat. 1893. Bd. VI. S. 445—480.
- J. S. KINGSLEY, The Development of the Compound Eyes of *Crangon*. Journ. Morphol. 1887. V. 1. p. 49—66.
- OTTO KIRCHHOFFER, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Teil II der Arbeit: Käfer ohne Kristallkegel. Dissert. Berlin. 1907. 37 S.
- E. KORSCHULT und K. HEIDER, Lehrbuch der Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Jena 1893.
- F. LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Physiol. 1855. S. 376—480.
 — Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.
 — Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
- O. MILTZ, Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. 1899. Bd. 11.
- J. MÜLLER, Fortgesetzte Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. Arch. Anat. Physiol. 1829. S. 38—64 u. 1854.

- M. NOWIKOFF, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXIX.
- G. H. PARKER, The Eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. College Cambridge. 1887. V. 13. p. 173—208.
- The Histology and the Development of the Eye in the Lobster. Ebenda. 1890. V. 20. p. 1—60.
- The Compound Eyes in Crustaceans. Ebenda. 1891. V. XXI. p. 45—140.
- The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 1897. Bd. XII. S. 1—73.
- W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. 1886. Bd. VI. S. 542 bis 756.
- Eyes of Molluscs and Arthropods. Journ. Morphol. 1887. V. I. p. 67—92.
- Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*. Ebenda. 1888. V. II. p. 97—190.
- Is the Ommatidium a Hairbearing Sense Bud? Anat. Anz. 1890. Bd. V. S. 353 bis 359.
- PELSENER, Observations on the Nervous System of *Apus*. 1885. Quart. Journ. Micr. Sci. 1885. Bd. XXV.
- E. RADL, Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von *Squilla mantis* und von anderen Crustaceen. Diese Zeitschr. 1900. Bd. LXVII. S. 551—598.
- E. RAY LANCASTER und A. G. BOURNE, The Minute Structure of the Lateral and Central Eyes of *Limulus* and *Scorpio*. Quart. Journ. Mikr. Sci. 1883. V. XXIII. p. 177—212.
- H. REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebsees. Abh. SENCKENBG. Ges. Frankfurt. 1886. Bd. XIV. S. 1.
- B. ROSENSTADT, Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. Mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII. S. 748—770.
- SCHAEFFER, Der krebstartige Kiefenfuß mit der kurzen und langen Schwanzklappe. 1756.
- M. SCHULTZE, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
- W. SZCZAWINSKA, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacées et Recherches expérimentales sur les mouvements du Pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacées et des Arachnides. Arch. Biol. 1891. Tome 10. p. 523.
- H. VIALLANES, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes. I. La Morphologie de l'oeil de la Langouste. Ann. Sci. Nat. Zool. 1892. Tome XIII. p. 349—368.
- ZADDACH, De Apodis cancriformis anatome et historia evolutionis. Bonnae 1841.
- N. v. ZOCRAF, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin 1904.

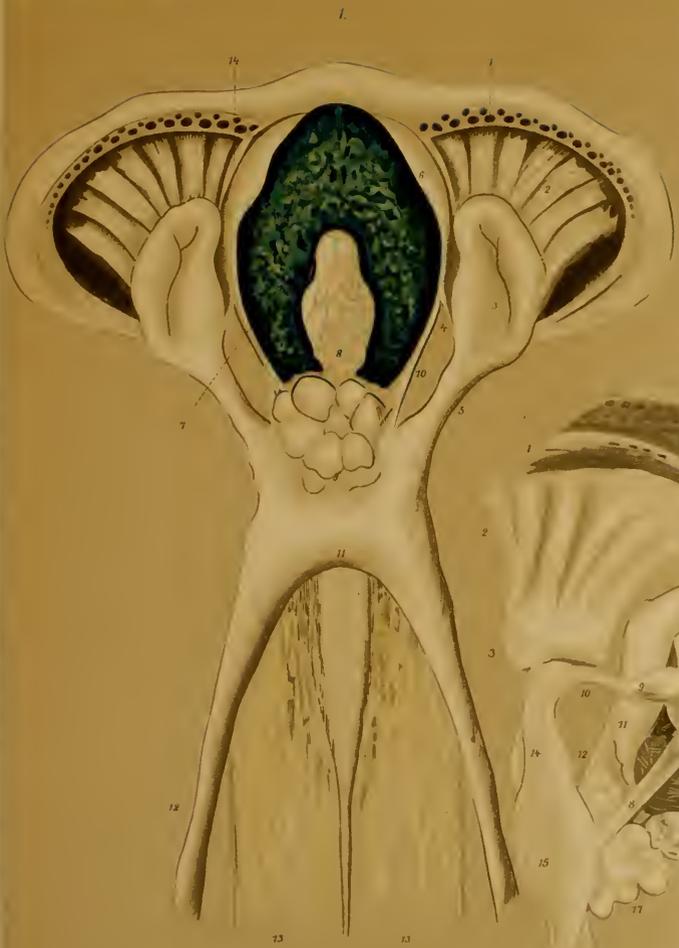
Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. 85/1. Augen von hinten u. unten. 1. Ommatidien des eingekrümmten Randes. 2. Hauptaugennerven. 3. Ganglion opticum. 4. Nervenbrücke zwischen Ganglion opt. und Medianauge. 5. Opticus. 6. Seitlicher Augenbecher. 7. Pigmentzone des Medianauges. 8. Ventraler Augenbecher. 9. Haufen kugeliger Zellen. 10. Nervenstrang zwischen seidl. Augenbecher u. Cerebralgangl. 11. Cerebralganglion. 12. Commissuren. 13. Oberlippe-Augenmuskel. 14. Paarige Frontalorgane.

Fig. 2. 150/1. Augen von der Seite. 1. Hauptauge. 2. Hauptaugennerven. 3. Ganglion opt. 4. Seitlicher Augenbecher. 5. Pigmentzone. 6. Aufhängeband. 7. u. 8. Nervenstrang. 9. Sehzellen. 10. Nervenbrücke. 11. Dorsaler Augenbecher. 12. Nerv. 13. Ventraler Augenbecher. 14. Opticus. 15. Cerebralganglion. 16. Commissuren. 17. Haufen kugeliger Zellen.

Fig. 3. 85/1. Augen von oben und vorn. 1. Längscommissuren. 2. Cerebralganglion. 3. Hauptaugennerven. 4. Seitenbecher des Medianauges. 5. Bindegewebe zur Befestigung der seitlichen Augenbecher. 6. Aufhängeband.



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: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Wenke Wilhelm

Artikel/Article: [Die Augen von Apus productus 236-265](#)