

- Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl. Leipzig 1910.
- Leunis, J., Synopsis der Thierkunde. 3. Aufl. von H. Ludwig. 2. Bd. Hannover 1886 (1885).
- Linné, C., Systema Naturae ed. 13., aucta, reformata cura J. F. Gmelin. T. I. Pars IV. Lipsiae 1788.
- Meißner, O., Freßlust eines Schwimmkäfers. Entomologisches Wochenblatt (Insektenbörse). 24. Jahrg. S. 64. Leipzig 1907.
- Nördlinger, H., Die kleinen Feinde der Landwirtschaft. Stuttgart und Augsburg 1855.
- Olaffen, E. und Povelsen, B., Reise durch Island. Aus dem Dänischen übersetzt. 1. Theil. Kopenhagen und Leipzig 1774 (1772).
- Peter, J., Das Aquarium. Reclams Universalbibliothek. Nr. 3955. 2. Aufl. Leipzig 1906.
- Pontoppidan, E., Det første Forsøg paa Norges Naturlige Historie. 2. Deel. Kjöbenhavn 1753.
- Kurzgefaßte Nachrichten, die Naturhistorie in Dänemark betreffend. Aus dem Dänischen übersetzt. Kopenhagen und Hamburg 1765.
- Riedel, K., (Der Gelbrand im Fischaquarium). Blätter Aqu. Terr. 21. Jahrg. S. 632. Stuttgart 1910.
- Schiödte, J. C., Genera og Species af Danmarks Eleutherata. 1. Bd. Kjöbenhavn 1841.
- Übersicht der Land-, Süßwasser- u. Ufer-Arthropoden Grönlands. Deutsche Übersetzung von A. v. Etzel. Berl. Entom. Zeitschr. 3. Jg. S. 134—157. Berlin 1859.
- Shaw, G., General Zoology or Systematic Natural History. Vol. VI. Part 1. Insecta. London 1806.
- Taschenberg, E. L., Die Insekten, Tausendfüßer und Spinnen. Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1892.
- Werner, F., Einrichtung und Besetzung von Aquarien und Terrarien für den Unterricht. (Forts.) Blätter Aqu. Terr. XIX. Jahrg. S. 443—446. Stuttgart 1908.
- Wildenhayn, Bericht von den im hiesigen Fließwasser sich haltenden sogenannten Fischwürmern. D. G. Schrebers N. Sammlg. Cameralwiss. Abhandl. u. Urkunden. 3. Th. Bützow und Wismar 1763.

3. Ergebnisse von Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten und ihre Bedeutung für die allgemeine Beurteilung der stiftführenden Sinnesorgane.

Von Dr. Friedrich Eggers.

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 17. April 1923.

Die stiftführenden Sinnesorgane, die Chordotonalorgane und die Tympanalorgane, sind ein sehr charakteristischer Typus von Organen, der ausnahmslos, dafür in allgemeiner Verbreitung den Insekten zukommt. Sie sind¹⁾ bisher nicht bei andern Arthropoden nachgewiesen worden, sie kommen weder bei Myriapoden, Crustaceen, noch bei den Arachnoideen vor. Wir treffen sie aber bei Insekten in sämtlichen Ordnungen an, und es dürfte wohl kein Insekt geben, das nicht an irgendeiner Körperstelle ein stiftführendes Sinnesorgan hätte. In bezug auf die Lage der stiftführenden Sinnesorgane am Insektenkörper

hat es wohl den Anschein, als gäbe es auch keinen Körperabschnitt, in dem nicht stiftführende Sinnesorgane gefunden worden seien; nichtsdestoweniger scheint die Lage dieser Organe, worauf auch Demoll (1917) hinweist, in ganz bestimmter Weise determiniert zu sein. Wir finden nämlich fast stets die Insertion der stiftführenden Sinnesorgane an Gelenkhäuten, welche Rumpfglieder oder sonstige Gliedmaßen miteinander verbinden, oder an zarten Membranen, welche anscheinend aus solchen Gelenkhäuten hervorgegangen sind. Letzteres bezieht sich auf die Tympanalorgane, wo die Trommelfelle in der Regel an denjenigen Körperstellen ausgebildet sind, wo ursprünglich sich Gelenkhäute befunden haben mußten. Speziell bei Lepidopteren, wo in einer Gruppe Tympanalorgane am Thorax, in einer andern Gruppe solche am Abdomen ausgebildet sind, läßt sich nach meinen Untersuchungen in beiden Fällen beobachten, daß die Trommelfelle Fortsetzungen, bzw. Teile noch erhaltener weicher Gelenkhautstücke sind, von denen sie sich durch eine sekundär entstandene feste Chitinleiste abgrenzen.

In Fällen, wo durch das Vorhandensein eines Ligamentes zwei periphere Insertionsstellen des stiftführenden Organs gegeben sind, pflegt manchmal das Ligament die Insertion an der Gelenkhaut zu übernehmen, was an der physiologischen Leistung des Organs offenbar nichts ändert. Auf solchen Vorkommnissen fußend, glaube ich auch die rätselhafte Lage der Stifte mit vom Trommelfell abgewandtem Köpfchen im abdominalen Tympanalorgan einer Lepidopterengruppe erklären zu können. Die definitive Beschreibung dieses Organs durch v. Kennel, der es (1912) nachwies, steht leider noch aus. Nach einigen gelegentlich hergestellten Präparaten neige ich dazu anzunehmen, daß sich am Trommelfelle dieser Tiere das verkürzte Ligament anheftet, nicht das periphere Ende des Chordotonalstranges, der sich vermutlich, rückwärts (innen) gewendet, dicht dem Nerven anlegt, mit diesem verschmilzt und so eine rückwärts gewandte Lage der Stifte zeigt. —

Soweit ich es beurteilen kann, scheint die Annahme allgemeiner Insertion an Gelenkhäuten oder deren »Abkömmlingen« nur bei den sogenannten Tibialorganen, den tympanalen bzw. chordotonalen Organen in der Tibia der Insekten auf Schwierigkeiten zu stoßen, die aber bei genauerer morphologischer Einsicht in die vorliegenden Verhältnisse sich vielleicht nicht als unüberbrückbar erweisen werden.

Derartige Feststellungen allgemeiner Art über die Verbreitung und Lage der stiftführenden Sinnesorgane sind wichtig, weil sie unter Umständen auf die Funktion, wenigstens auf die ursprüngliche Funktion derselben, Licht werfen können. Es hat ja fast den Anschein, als

verfügten die Insekten mittels der stiftführenden Sinnesorgane über einen Sinn, der sämtlichen andern Tieren fehlt, zumal auch die hauptsächlichsten Sinnesfunktionen anderer Tiere im Zusammenhang mit deren Rezeptoren — mit einiger Einschränkung in bezug auf das Gehör — bei den Insekten nachgewiesen sind.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die stiftführenden Sinnesorgane, sofern sie zu Tympanalorganen vervollkommenet sind, Gehörorgane repräsentieren. Ganz abgesehen von physiologischen Versuchen, die darauf mit aller Deutlichkeit hinweisen, und unter denen die Versuche von Regen an *Liogrillus campestris* an erster Stelle stehen, ist es wohl auch kein Zufall, daß wir Tympanalorgane fast ausschließlich bei solchen Insekten finden, die auch durch spezifische Schallproduktion ausgezeichnet sind. Bisher bei allen schallproduzierenden Orthopteren nachgewiesen, wurden sie vor einem Jahrzehnt auch bei Gruppen von Lepidopteren und von cryptoceraten Rhynchoten gefunden, wo viele Arten Schallapparate haben. Und neuerdings der Nachweis eines hochdifferenzierten Tympanalorgans bei Singzikaden durch Vogel (1923) tut unserm Bedürfnis, zu den musikalischen Apparaten der Insekten auch deren Gehörapparate zu kennen, vollauf Genüge.

Für die übrigen stiftführenden Sinnesorgane, die eigentlichen Chordotonalorgane, werden wir indessen nach einer andern physiologischen Deutung suchen müssen. Ihre spezifische Anheftungsweise an Gelenkhäuten und weichen Körperstellen, die einer Veränderung ihrer Spannung durch Muskelkontraktionen ausgesetzt sind, macht es wahrscheinlich, daß sie in gewisser Art Organe eines »Muskelsinnes« sind, worauf wir noch zurückkommen werden. Es hat auch den Anschein, als ob in bezug auf die Verteilung der Chordotonalorgane im Körper Regelmäßigkeiten bestehen, die aber noch keineswegs erforscht sind. Vermutlich kommen die Chordotonalorgane in metamerer Anordnung bei den Larven der meisten Insekten vor, doch sind gerade in dieser Frage unsere Kenntnisse lückenhaft. In den Flügeln der Insekten kommen Chordotonalorgane zwar in sehr weiter Verbreitung vor, fehlen jedoch (Elisabeth Erhardt, 1916) den eigentlichen Orthopteren und den Rhynchoten.

Es ist eine sehr wunderbare Erscheinung, daß bei der weiten Verbreitung der stiftführenden Sinnesorgane, bei ihrem unbedingten Vorhandensein an sich bei jedem Insekt, kein einziges stiftführendes Sinnesorgan durchgehend bei allen Insekten als homologes Gebilde nachzuweisen ist. An ein und demselben Körperabschnitt der Insekten können stiftführende Sinnesorgane vorkommen — oder auch nicht —, als ob diesen Organen nur eine gelegentliche, nicht eine allgemeine und prinzipielle Bedeutung zukomme, wenigstens nicht in

bezug auf die Körperteile, in denen sie auftreten. Auch hierauf werde ich noch zurückkommen.

In letzter Zeit ist noch ein andres Sinnesorgan, das Johnstonsche Organ der Insekten, zu den stiftführenden Sinnesorganen sowohl in morphologischer als auch physiologischer Hinsicht in Beziehung gebracht worden. Die einzige ausführlichere Arbeit über dieses im zweiten Antennengliede der Insekten befindliche Organ ist von Child (1894) und liegt jetzt fast um 30 Jahre zurück. Child hielt das Johnstonsche Organ für ein Sinnesorgan *sui generis*, das durch besondere, aus mehreren Zellen verschmolzene Sinnesstäbchen charakterisiert sei. Er fand dies Organ, das bei den Culiciden eine besonders hohe Organisationsstufe erreicht, bei den meisten Insekten, mit Ausnahme der Orthopteren. Später ist über dies Organ nicht mehr viel geschrieben worden. Berlese (1909) rechnet es zu den stiftführenden Sinnesorganen, Bugnion (1914) sieht in ihm ein spezifisches Hörorgan der Insekten, das bei den Orthopteren durch die Tympanalorgane ersetzt würde, und Lehr (1914) gibt eine Beschreibung dieses Organs bei *Dytiscus marginalis*, die zwar auf Ähnlichkeiten mit stiftführenden Sinnesorganen hinweist, aber doch nicht eine volle Übereinstimmung mit letzteren zuläßt. In einer eingehenderen Arbeit, die diesem Organ gewidmet ist, und die in einiger Zeit an andrer Stelle im Druck erscheinen wird, bin ich zum Schlusse gekommen, daß überhaupt kein Grund vorliegt, das Johnstonsche Organ prinzipiell von den stiftführenden Sinnesorganen zu trennen. Tatsächlich enthalten die von Child als »Stäbchen« beschriebenen mehrzelligen Sinnesrezeptoren ein echtes Stiftchen, das von einem Mantel von Stütz- und Hüllzellen umgeben ist, die den Deck- und Umhüllungszellen der stiftführenden Sinnesorgane entsprechen. Die Kerne dieser Stützzellen hatte Child als Stäbchenkerne betrachtet.

Nach meinen Untersuchungen kommt das Johnstonsche Organ in allen Insektenordnungen, auch bei Apterygoten (*Lepisma*), vor. Auch bei solchen Orthopteren, die mit Tympanalorganen ausgerüstet sind, kommt es vor, womit eine Vermutung Bugnions widerlegt wird, daß Child es bei diesen Tieren aus dem Grunde nicht nachwies, weil es ein Gehörorgan sei, und somit Fühlergehörorgane und Tympanalorgane sich gegenseitig ausschließen. Ich konnte auch keinen Unterschied in der Ausbildung des Johnstonschen Organs bei solchen Lepidopteren, die ein Tympanalorgan haben, und andern, die ohne solches sind, feststellen. Vermißt habe ich das Johnstonsche Organ nur bei einem einzigen Insekte — *Nepa* —, bei dem die Antennen überhaupt abweichend gestaltet sind. Bei andern cryptoceraten Rhynchoten, *Naucoris*, *Notonecta* und *Corixa*, ist dieses Organ vorhanden,

Deckzellen und Umhüllungszellen der meisten übrigen stiftführenden Sinnesorgane. Die Kerne dieser Stützzellen sind in Fig. 1 entsprechend mit *Dzk* und *Hzk* bezeichnet.

Das ganze Organ wird von Nervensträngen (*Njo*) des Hauptantennennerven (*N*) innerviert, der sich in der Regel bei seinem Eintritt in das 2. Antennenglied in 2 Äste gabelt. Ferner verlaufen im 2. Antennengliede meist noch eine oder zwei Tracheen (*Tr*), und das antennale Blutgefäß (*Blg*), das, soweit die Untersuchungen reichen, von einer pulsierenden Blase im Kopfe der Insekten aus mit Blut versorgt wird.

In gleicher Weise, wie das 2. Antennenglied der Insekten stets Träger des Johnstonschen Organes ist, fungiert das vorhergehende, 1., basale Antennenglied (*I*) stets als Träger der antennalen Muskulatur. Diese ist bezüglich der Insertion ähnlich wie das Johnstonsche Organ im Antennengliede gelegen: basal heften sich breite Muskelstränge an, die sich distal verjüngen (*M*) und sich an den basalen Rand des 2. Antennengliedes, oder auch ein wenig an dessen Gelenkhaut (*GhII*) anheften. Die ganze Antennengeißel wird also vom 1. Antennengliede aus bewegt. Ferner scheint aber auch ganz regelmäßig im Kopfe selbst im Umkreise der Antennenbasis Muskulatur angeordnet zu sein, welche die ganze Antenne als solche zu bewegen vermag und, wie es scheint, in diametraler Richtung zu derjenigen, in welcher die Muskulatur des 1. Antennengliedes wirkt. Dergestalt liegen die allgemeinen Verhältnisse im Johnstonschen Organ und in seiner Umgebung in größten Zügen vor; Einzelheiten und Abweichungen werden in meiner definitiven Arbeit dargestellt sein. Hier interessieren uns nur vor allem die Befunde, die eine Zuzählung des Johnstonschen Organes zu den stiftführenden Sinnesorganen bedingen und mich veranlaßten, die peripheren Sinneszellenausläufer des ersteren als Stifte zu bezeichnen. Denn als Stifte pflegt man in der Regel relativ komplizierte intracelluläre Gebilde anzusehen, die als Transformatoren der äußeren Reize in Sinnesenergien wirksam seien. Diese Auffassung hat sich besonders nach der grundlegenden Arbeit von Schwabe über die Tympanalorgane der Orthopteren (1906) einer allgemeinen Anerkennung erfreut und ist zuerst von mir (1919, S. 328—331) in bezug auf die Zulänglichkeit ihrer Begründung kritisch behandelt worden. Für meine heutige Auffassung der Stifte bestimmend ist die Unmöglichkeit, eine scharfe Grenzlinie zwischen den Stiften, bzw. Einzelorganen der stiftführenden Sinnesorgane und den zum Teil primitiveren Sinnesreceptoren des Johnstonschen Organes zu ziehen. Diese Sachlage veranschaulichen am besten die vier Schemata von Sinnesreceptoren in Fig. 2, die letztere

sämtlich im 2. Antennengliede von verschiedenen Insekten vorkommen, und von denen die drei ersten dem Johnstonschen Organe, das letzte hingegen einem Chordotonalorgan mit hochdifferenzierten Stiften, angehören.

Bei einigen Odonatenlarven fand ich im 2. Antennengliede an derselben Stelle, wo sonst die Sinneszellen des Johnstonschen Organes liegen, Sinneszellen denkbar einfachen Aufbaues vor. Es sind länglich gestreckte Sinneszellen (Fig. 2 a), die lediglich durch eine faserige Differenzierung ihres peripheren Abschnittes charakterisiert sind. Ich bezeichne sie als Fasersinneszellen. Sie liegen in radiärer Anordnung im 2. Antennengliede, eine neben der andern; deutlich wahrnehmbare Stützzellen habe ich nicht feststellen können. Peripher heften sie

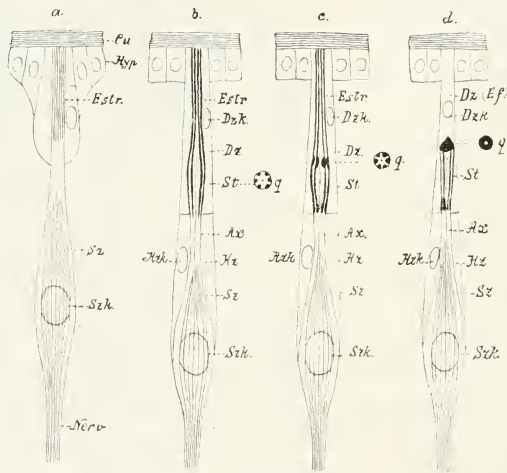


Fig. 2. a—c. Schemata von 3 Typen von Einzelsinnesorganen des Johnstonschen Organes bei verschiedenen Insekten. d. Schema eines Einzelsinnesorgans von einem Chordotonalorgan im 2. Antennengliede von *Chrysopa*.

sich an der Gelenkhaut III an. Aus ihrer Lage schließe ich, daß sie den Sinneszellen der übrigen Johnstonschen Organe homolog sind, und ich nehme an, daß diese Zellen die ursprünglichste Form der Sinneszellen des Johnstonschen Organes darstellen.

Am häufigsten finden wir bei verschiedenen Insekten im Johnstonschen Organ Einzelsinnesorgane vor, wie sie Fig. 2 b darstellt. Der periphere Abschnitt der Sinneszelle verbreitert sich hier an einer Stelle, um sich dann als stark verjüngter »Endstrang« an die Cuticula der Gelenkhaut III anzuheften. Ein Querschnitt durch die verbreiterte Stelle des Sinneszellenausläufers zeigt, daß an seiner Wandung innen »Wandrippen« als längsverlaufende Verstärkungsleisten auftreten (Fig. 2 b q). Die Wandrippen treten distal zusammen und

bilden den Endstrang. In die »Hülse«, die durch die etwas verdickte Wand und die Wandrippen des Sinneszellenausläufers gebildet wird, tritt ein anscheinend aus Neurofibrillen der Sinneszelle gebildeter Achsenfaden (Ax) ein¹. Wenn wir nun diesen mit Wandrippen ausgestatteten Abschnitt des Sinneszellenausläufers als »Johnstonschen Stift« bezeichnen, so verläuft neben dem Stift, oder ihn umschließend eine »Deckzelle« (Dz), während der mehr basale Abschnitt des Sinneszellenausläufers von einer »Hüllzelle« (Hx) umschlossen wird. Einen Übergang von Fasersinneszellen zu den Sinneszellen mit deutlichen Johnstonschen Stiften vermitteln die Befunde bei *Lepisma*, wo der periphere Abschnitt der Sinneszelle bereits stiftähnlich verbreitert ist und eine verdickte, vielleicht mit Wandrippen versehene Wand hat. Auch streben die umgebenden Hypodermiszellen an dem recht primitiven Stift basal vor, wie das in Fig. 2a angedeutet ist, um als Stützelemente aufzutreten.

Als weitere Differenzierung der Johnstonschen Stifte kann es nun auch häufig vorkommen, daß die Wandrippen des Stiftes entweder basal, oder distal, oder beides, starke innere Verstärkungen aufweisen (Fig. 2c). In manchen Fällen, z. B. bei vielen Orthopteren, schließen sich sogar die distalen Rippenverstärkungen zu einem soliden Ring zusammen. Die hieraus resultierende Form der Einzelsinnesorgane ist dann von denen mancher Chordotonalorgane mit »amphinematischen« Stiften überhaupt nicht zu unterscheiden. Tatsächlich unterscheiden sich auch die Einzelsinnesorgane des Johnstonschen Organs z. B. von *Periplaneta* strukturell in nichts von den »Scolophoren« eines bei derselben Art im 1. Antennengliede vorkommenden Chordotonalorganes. Als amphinematische Chordotonalorgane bezeichnete bekanntlich Graber solche, bei denen der Stift einen längeren distalen Fortsatz, den Endstrang, hat, wodurch es dann so aussieht, als sei der Stift an zwei Fäden — einerseits dem Endstrang oder Endfaden, andererseits dem Achsenfaden — gleichsam aufgespannt.

In einem einzigen Falle, bei *Chrysopa*, fand ich im 2. Antennengliede neben dem Johnstonschen Organ ein hochdifferenziertes Chordotonalorgan vor, dessen mononematischen Stifte dieselbe Struktur zeigen, wie sie sonst bei Tympanalorganen in der Regel ist. Der

¹ Das Hervorgehen dieses Achsenfadens aus Neurofibrillen ist von mir niemals mit absolut überzeugender Deutlichkeit gesehen worden, auch bei Lepidopterenstiften der Tympanalorgane nicht, und ich habe schon 1919, S. 315 Bedenken geäußert, ob die Verhältnisse wirklich so liegen, wie Schwabe sie schildert. Mindestens die gleichen Bedenken muß ich jedoch Vogels Anschauung (1923, S. 220) entgegenbringen, nach welcher der Achsenfaden eine chitinöse Fibrille ist.

Unterschied der Einzelorgane (Fig. 2d) dieses Chordotonalorgans gegenüber denjenigen der höherdifferenzierten Johnstonschen Organe und der amphinematischen Chordotonalorgane beruht im wesentlichen nur im Fortfall des Stiftendstranges und in einer Konsolidierung der Wandrippen des Stiftes distal zu einem Endköpfchen. In solchen Endköpfchen anderer stiftführender Organe haben einige Autoren gelegentlich einen »Kopfkanal« wahrgenommen, der auf eine Entstehung des Köpfchens aus Wandrippenverstärkungen hinweist. Die stützenden Zellelemente sind dieselben wie vorhin, nur übernimmt jetzt die Deckzelle (D_x) selbst, dank einer faserigen Differenzierung ihres Körpers, die Rolle eines Endstranges und wird in solchen Fällen von Vogel (1923) mit Recht als »Faserzelle« bezeichnet.

Das Resultat dieser vergleichenden Untersuchung ist demnach, daß die Stifte der stiftführenden Sinnesorgane als faserige Differenzierungen ursprünglich einfacher epithelialer Sinneszellen aufzufassen sind, Differenzierungen, die sich speziell in den Wandrippen höher differenzierter Stifte als solche noch kundgeben.

Bekanntlich sind die Stifte stets als etwas rätselhafte, hochkomplizierte Gebilde betrachtet worden, und die Autoren bemühten sich, in die feinsten strukturellen Details dieser »Sinnestransformatoren« einzudringen, um dem Verständnis des Wesens derselben näherzugelangen. Die Mehrzahl der Autoren, vor allem Schwabe in seiner umfangreichen Bearbeitung der Orthopterympanalorgane (1906), faßten den Stift als intracelluläres Gebilde auf. Andre Autoren, z. B. Berlese (1909), sahen im Stift eigenartige Hülisen, die von den Umhüllungszellen gebildet würden und den peripheren Abschnitt der Sinneszelle in sich aufnehmen. Eine kurze Beurteilung dieser Anschauungen habe ich, wie erwähnt, in meiner Arbeit über Tympanalorgane der Lepidopteren (1919) gegeben. Hier möchte ich nur nochmals hervorheben, daß die schematische Textfigur 7 Schwabes, die in alle Handbücher gedrungen ist, und welche die Sinneszellenwand getrennt von der Stiftwand darstellt, nicht mit den Abbildungen Schwabes nach Präparaten übereinstimmt, daher auch nicht als eine auf direkter Beobachtung fußende Anschauung zu werten ist. Es liegen somit aus der früheren Literatur keine positiven Befunde vor, die uns abhalten könnten, die Stifte lediglich als periphere Ausläufer der Sinneszelle mit meist verdickter oder faserig differenzierter Zellwand aufzufassen, wie es die vorurteilsfreie Beobachtung zeigt.

Von einigen Autoren, von Hesse (1914) und besonders von Demoll (1917), ist der Versuch gemacht worden, die stiftführenden Sinnesorgane von den Sinneshaaren der Insekten abzuleiten, wobei die bei Sinneshaaren und Sinneskuppeln häufig auftretenden stift-

ähnlichen Körperchen eine vermittelnde Rolle spielen sollen. Es ist hier nicht der Ort, auf die Einzelheiten dieser phylogenetischen Betrachtung einzugehen, die meines Erachtens gar zu komplizierte Umwandlungen der betreffenden Sinnesreceptoren voraussetzt. Aus meiner Darstellung geht jedenfalls hervor, daß ich die stiftführenden Sinneszellen von den erwähnten Fasersinneszellen ableite, und ich glaube hierbei nicht willkürlich zu verfahren, sondern so, wie es die Verhältnisse bei Annahme einer positiven Evolution direkt vorschreiben. Für beachtenswert halte ich eine Bemerkung Hesses (1914), die, kurz gefaßt, ihrem Sinne nach so viel aussagt, daß nur an weichhäutigen Stellen des Insektenkörpers, also vorzugsweise an Gelenkhäuten, Sinnesorgane möglich sind, die nicht mit einer Modifikation der Körpercicula an den betreffenden Stellen verbunden sind. Und daß wir aus diesem Grunde die von Zawarzin bei Insekten nachgewiesenen freien Nervenendigungen nur an solchen weichhäutigen Stellen vorfinden. Für ebenso plausibel halte ich es, daß gerade an solchen Stellen auch den Fasersinneszellen ähnliche Sinnesgebilde ursprünglich aufgetreten sein mochten, die dann möglicherweise nicht nur den stiftführenden Sinnesorganen, sondern auch andern zum Ausgangspunkte dienen mochten. —

Es sei hier noch erwähnt, daß ich im 1. bis 3. Antennengliede vieler Insekten gelegentlich kleinere Chordotonalorgane vorfand. Speziell bei einigen Orthopteren und bei *Lepisma* glichen die im 1. Antennengliede befindlichen Chordotonalorgane im Gefüge fast vollständig dem Johnstonschen Organ und waren nur aus einer geringeren Zahl von einzelnen Sinnesreceptoren zusammengesetzt. Im übrigen ist ausschließlich das 2. Antennenglied Träger eines allgemeinen und meist durch radiäre Anordnung der einzelnen Bestandteile charakterisierten Sinnesorganes mit amphinematischen Stiften, das wir im Grunde nur wegen dieser Homologie bei allen Insekten mit gemeinsamem Namen als Johnstonsches Organ bezeichnen und von den übrigen stiftführenden Sinnesorganen trennen können.

Nun stehen wir noch der Frage nach der Funktion des Johnstonschen Organes gegenüber, die nichts weniger als leicht zu beantworten ist. Soviel steht fest, daß dies Organ Spannungsänderungen der Gelenkhaut III perzipieren muß, und daß solche Spannungsänderungen durch sehr verschiedene Momente verursacht werden können — einmal willkürlich, durch Gebrauch der Antenne als eines Tastorganes — dann aber auch passiv, z. B. durch Luftströme oder Windstöße u. dgl., wobei Schallschwingungen wohl nur bei Culiciden und deren nächsten Verwandten in Betracht zu ziehen sein werden. Eine derartige Deutung des Organs, die experimentell leider

nicht geprüft werden kann, befriedigt aber nicht vollständig, da wir ja die gleiche Funktion als »Muskelsinn« in die antennale Muskulatur verlegen könnten. Ich möchte daher noch einige weitere physiologische Faktoren spezifischer Art in Betracht ziehen, die vielleicht zur Erklärung der Funktion sämtlicher stiftführender Sinnesorgane beitragen können. Auf Grund der Stützen, deren ich mich bediene, darf es sich dabei freilich nur um weniger als um eine Vermutung, lediglich um ein Problem handeln, das jedoch der Beachtung wert ist.

Eingangs war darauf hingewiesen, daß wir innerhalb der Ordnung der Arthropoden stiftführende Sinnesorgane ausschließlich bei Insekten antreffen. Nun unterscheiden sich die Insekten prinzipiell von allen übrigen Arthropoden besonders durch den Besitz eines ganz bestimmten Organsystemes, nämlich der Flugwerkzeuge. Und weiterhin ist zu beachten, daß die Flugwerkzeuge bei Insekten meist mit einer Geschwindigkeit und Präzision arbeiten, wie wir sie bei keiner andern Tiergruppe vorfinden. Es drängt sich uns zunächst die Frage auf, ob diese Flugwerkzeuge nicht eines spezifischen Organes zur Registrierung der Bewegungsgeschwindigkeit und des Bewegungsmodus bedürfen. In den Flügeln der Insekten finden wir fast stets Chordotonalorgane vor. Elisabeth Erhardt (1916) hat diese Organe bei vielen Insekten untersucht und neigt zur Ansicht, daß sie zur ständigen Kontrolle über die jeweilige Stellung der Flügel während des Fluges dienen. Daß tatsächlich den Chordotonalorganen in den Flügeln eine wesentliche physiologische Bedeutung für den Flug zukommt, läßt sich gleichfalls experimentell nicht prüfen. Es spricht jedoch dafür das Verhalten der Schwinger bei den Dipteren, die wir als Homologa der Hinterflügel anderer Insekten betrachten müssen, und die in der Hauptsache Träger von Chordotonalorganen sind. Eine Entfernung der Schwinger, welche bekanntlich die Flugbewegung mitmachen, bewirkt Flugunfähigkeit. Des weiteren scheinen sehr tiefgreifende Correlationen in der Ausbildung von Flugwerkzeugen und stiftführenden Sinnesorganen zu bestehen, die jedoch sehr rätselhafter Natur sind.

Diejenigen Insekten, denen Chordotonalorgane in den Flügeln fehlen, sind die Orthopteren *s.str.* und die Rhynchoten. Welche Faktoren es bedingten, daß gerade diesen beiden Gruppen anscheinend so wichtige Organe fehlen, ist schwer zu ergründen. Erhardt möchte das Fehlen der Chordotonalorgane in den Flügeln der Orthopteren darauf zurückführen, daß es schlechte Flieger seien. Sonderbarerweise sind aber gleichzeitig die Orthopteren und Rhynchoten die eigentlichen Repräsentanten von gutentwickelten Tympanalorganen, gleichsam als ob die Tympanalorgane dieser Insekten die Chordo-

tonalorgane in den Flügeln anderer funktionell ersetzt. Und gleichzeitig sind gerade in diesen beiden Ordnungen die besten Lautapparate ausgebildet und werden häufig von den Flügeln geliefert. Eine Erklärung für diese Correlationserscheinungen ist nicht leicht in ganz zufriedenstellendem Sinne zu finden² und kann vielleicht in verschiedenen, nicht ursächlich miteinander verknüpften Faktoren liegen.

Indessen liegt, scheint es, eine eindeutig bedingte Correlation vor, wenn nicht nur die Chordotonalorgane in den Flügeln fehlen, sondern letztere als solche rückgebildet oder nicht ausgebildet sind. So fehlen der Familie der Stenopelmatiden unter den Laubheuschrecken die Vorder- und Hinterflügel. Gleichzeitig fehlen diesen Tieren auch die tibialen Tympanalorgane. Ähnliches findet sich auch bei flügellosen Gryllodeen und Acridiern. Eine Untersuchung entsprechender Verhältnisse bei Lepidopteren ließ mich hier eine besonders weitgehende Regelmäßigkeit dieser Art beobachten. Bei Lepidopteren kommt, wie erwähnt, in einer Familiengruppe ein Tympanalorgan am Thorax (viele Spinner, Eulen) vor, bei einer andern Gruppe ein solches am Abdomen (Spanner, Zünsler) vor. In beiden Gruppen gibt es in verschiedenen Familien Arten mit flügellosen oder stummelflügeligen Weibchen (*Orgyia*, *Ocnogyna* einerseits, *Hybernia*, *Phigalia*, *Biston* andererseits). Wie meine Untersuchungen ergaben, fehlt solchen flügellosen Weibchen das Tympanalorgan entweder vollständig, während es beim geflügelten Männchen manchmal hervorragend hoch differenziert ist; oder es ist zumindest beim Weibchen merklich schwächer ausgebildet als beim Männchen. Die vorliegende Correlationsfrage habe ich eben mit der Bearbeitung eines Hybridenmaterials aus der Kreuzung von *Biston hirtarius* mit geflügeltem ♀ × *Biston pomonarius* mit ungeflügeltem ♀ in Angriff genommen³, und behalte mir eine ausführliche Untersuchung auch an andern Arten vor. — Ob

² Feuerborn (Zool. Anz. 1921, S. 541) wirft gelegentlich der Behandlung des Problems, ob der Dipterenflügel nicht meso-, sondern metathoracal sei, die Frage auf: »ob nicht Halteren und die ähnlich gelegenen ‚Tympanalorgane‘ der Orthopteren und Hemipteren morphologisch und physiologisch verwandte Bildungen sind« und also statische Organe darstellen. Ich möchte demgegenüber ausdrücklich betonen, daß es in morphologischer Hinsicht nur möglich ist, die Chordotonalorgane der Halteren mit den Chordotonalorganen der Hinterflügel anderer Insekten zu vergleichen. In physiologischer Hinsicht könnte man zwar die andre Frage stellen, ob nicht die Tympanalorgane der Orthopteren und Hemipteren die bei diesen Tieren fehlenden Flügelchordotonalorgane funktionell ersetzen. Es wäre indessen ein kühner Gedanke der Natur, z. B. bei Locustiden in den Tibien den Ersatz für ein Hilfsorgan für den Flug zu geben, das bei den meisten Insekten in den Flügeln selbst enthalten ist.

³ Das Material verdanke ich Herrn Prof. Meisenheimer (Leipzig). (Zusatz während der Korrektur: Über einige Resultate aus diesen Untersuchungen vgl. meinen Vortrag in den Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1923)

im Sinne moderner vererbungstheoretischer Erklärungsweisen die vorliegende Correlation lediglich durch eine gemeinsame Erbanlage für Flügel und Tympanalorgane bedingt ist, läßt sich noch nicht entscheiden. Andre Erklärungen, die auf eine verschieden denkbare, direkte oder indirekte funktionelle Abhängigkeit beider Organsysteme voneinander hinweisen, würden uns vorläufig verständlicher sein. Zusammenhänge in der Ausbildung von Flugwerkzeugen und stiftführenden Sinnesorganen treten uns jedenfalls in den letztgenannten Beispielen entgegen, und damit auch Zusammenhänge in der Ausbildung ausgesprochen rhythmisch tätiger Organe und stiftführender Organe. Das erscheint mir an dieser Stelle wesentlich.

Wenn wir auf Grund unsrer Voraussetzungen die stiftführenden Sinnesorgane in allgemeiner Form als statisch-dynamische Organe auffassen, welche die Bewegung von Körperteilen kontrollieren, so muß nach der Art dieser Bewegungen geschlossen werden, daß sehr häufig nicht nur der Umfang und die Geschwindigkeit derselben einer Kontrolle unterliegt, sondern auch ein ganz bestimmter Rhythmus, in dem diese Bewegungen erfolgen. Die Arbeit der Flügel erfolgt stets in bestimmtem Rhythmus, durch Wiederholung der gleichen Bewegung in gleichen Zeitabschnitten. Ebenso scheinen auch, soweit die Beobachtungen reichen, die Schreitbewegungen der Beine rhythmisch zu sein. Einen Rhythmus finden wir ferner auch in Bewegungen des ganzen Körpers, zum Teil im Dienste der Atmung und der Blutzirkulation (die sehr wohl Spannungsunterschiede in Gelenkhäuten hervorrufen können!), zum Teil jedoch auch, wie z. B. bei vielen wasserlebenden Dipterenlarven, wo zuerst metamere Chordotonalorgane nachgewiesen wurden, im Dienste der Locomotion.

Bei meiner Untersuchung des Johnstonschen Organs der Insekten habe ich häufig auch die aktiven Antennenbewegungen der Tiere, die ich hernach anatomierte, beobachtet. Soweit meine Beobachtungen reichen, ist die Bewegung längerer Antennen, wenn sie zum Betasten der Unterlage gebraucht werden, stets rhythmischer Art. Bei Tieren aus verschiedensten Ordnungen, *Phyllodromia*, *Chrysopa*, bei vielen Käfern und Landwanzen, konnte ich sehen, daß diese Tiere beim Einerschreiten den Boden, auf dem sie gehen, abwechselnd mit der einen und mit der andern Antenne in einer durchaus gleichbleibenden Art zu betasten pflegen. Daß die willkürliche Bewegung der Antennen auch ganz spezifischen Zwecken dienen kann, sehen wir an der »Fühlersprache« der Ameisen. Es wäre möglich, daß das gegenseitige »Betrillern« mit den Antennen bei Ameisen in einem bestimmten, für die Art charakteristischen Rhythmus erfolgt. Jedenfalls gibt es aber auch Reize, welche die Reaktion der Antennen-

bewegung in spontaner, nicht rhythmischer Bewegung verursachen, und es sei hierbei an die Zirplaute der männlichen Grillen erinnert, welche das Weibchen veranlassen, die Antennen nach der Richtung dieser Geräusche hin zu richten.

Eine große Zahl von aktiven Bewegungen, die vom Insektenkörper oder von seinen Anhängen ausgeführt werden, erfolgt also nach dem Dargelegten zweifellos nach bestimmten Rhythmen, und wir finden in solchen Fällen sehr häufig, daß die Insertionsstellen von stiftführenden Sinnesorganen dank ihrer Lage gezwungen sind an diesen Bewegungen teilzunehmen, die also offenbar von den Sinnesorganen selbst perzipiert werden. In vielen Fällen dürfte es jedoch die rhythmische als Schallschwingung bekannte Bewegung des umgebenden Mediums, der Luft oder des Wassers sein, die auf gewisse stiftführende Sinnesorgane als einziger in Frage kommender Reiz übertragen wird. Das ist zwar beim Johnstonschen Organe in der Regel nicht der Fall, und ich kann mich nicht Bugnion anschließen, der es als das Gehörorgan der Insekten auffaßt. Das Gefüge des Johnstonschen Organes erscheint mir zur Schallperzeption zu grob, und ich neige mehr dazu, es zur Wahrnehmung der Eigenbewegungen der Antenne dienlich zu halten. Anders liegen aber die Verhältnisse speziell bei Culiciden und deren nächsten Verwandten. Hier ist einerseits die Muskulatur der Antenne stark reduziert und gestattet kaum eine Eigenbewegung der Antenne, andererseits hat hier das Johnstonsche Organ eine außerordentlich hohe Differenzierung erfahren. Gesetzt, daß wir das Johnstonsche Organ der Insekten im allgemeinen zur Kontrolle rhythmischer Antennenbewegungen, wie sie nach dem Dargelegten häufig vorkommen, spezifiziert halten, so würde für das überaus zarte Johnstonsche Organ der Culiciden überhaupt keine andre Bewegungsart als die rein passive, durch Schallschwingungen der Luft hervorgerufene Erschütterung der Antenne als wirkender Reiz in Frage kommen. Über das Johnstonsche Organ der Culiciden selbst kann ich an dieser Stelle nur ein paar ganz allgemeine Bemerkungen bringen. Vor allem kann ich bestätigen, daß bei den männlichen Culiciden von der plattenförmigen Gelenkhaut III der Antenne feine, radiär angeordnete »Chitingräten« tief ins Lumen des 2. Antennengliedes hineinragen, und an diese heften sich die Stiftbündel distal an. Das 2. Antennenglied ist dabei mächtig vergrößert und fast ganz von den überaus zahlreichen Sinneselementen des Johnstonschen Organes ausgefüllt. Bei der Zartheit der ganzen Antenne, deren Geißel mit langen Haarborsten bekleidet ist, halte ich es für wahrscheinlich, daß tatsächlich, wie bereits Johnston vermutete, Schallschwingungen der Luft, welche die langen Borsten der

Antenne in Schwingung versetzen, von hier auf den Geißelschaft übertragen werden, von wo sie dann der Gelenkhaut III und dem Johnstonschen Organe mitgeteilt werden. Es liegt dann auf der Hand, daß die langen Chitingräten der Gelenkhaut III als Hebelarme wirken müssen, welche jede feine Lageänderung der dritten Gelenkhaut in multipliziertem Maße den Sinnesreceptoren zuführen. Für eine derartige Deutung des Johnstonschen Organs der Culiciden spricht auch der Nachweis ihres Hörvermögens und ihr Zusammenhalten in Schwärmen, das vielleicht durch Wahrnehmung ihres Flugtones ermöglicht wird.

Ein der Beachtung werter Befund beim Johnstonschen Organ der Culiciden ist eine zwar sehr komplizierte, aber durchaus gesetzmäßige radiäre Anordnung der Sinnesreceptoren und ihrer Stützzellen. Wir werden durch die hier vorliegenden Verhältnisse sehr an die Gesetzmäßigkeiten in der Anordnung der Ommatidien, bzw. der Retinulazellen in den Facettenaugen der Insekten erinnert.

In gleicher Weise, wie beim Johnstonschen Organ der Culiciden, werden wir auch bei den Tympanalorganen der Insekten die Reception der Schallschwingungen aus der Funktion der Kontrolle rhythmisch erfolgender Eigenbewegungen ableiten dürfen. Die Trommelfelle der Tympanalorgane sind stets in einen festen Rahmen eingespannt, so daß eine Eigenbewegung nicht möglich ist, mit Ausnahme allerdings der Singzikaden, wo eine Eigenbewegung, wie es scheint, durch einen besonderen Muskel ermöglicht wird (Vogel). Andererseits sind die Trommelfelle in der Regel so überaus zarte und straffgespannte Cuticularmembranen, daß ihre Mitschwingung bei Schallschwingungen der Luft mehr als wahrscheinlich ist.

Nach meinen obigen Ausführungen hinsichtlich einer physiologischen Beurteilung der stiftführenden Sinnesorgane, räume ich der Reception rhythmisch verlaufender Bewegungen des Insektenkörpers und seiner Anhänge eine vorwiegende Bedeutung ein. Das Auftreten von Flugwerkzeugen bei Insekten, wo rhythmische Bewegung gleichzeitig mit großer Geschwindigkeit der Bewegungen gepaart ist, mochte die Ausbildung stiftführender Sinnesorgane zur Voraussetzung gehabt haben. Ähnlich gebildete Sinnesreceptoren an andern, häufig der Flügelbasis nahen Körperstellen, waren dann aber auch geeignet, sich zu Receptoren für Schallschwingungen umzubilden, wo endogene Faktoren der Körperorganisation und äußere biologische Faktoren dem günstig waren. —

Zum Schluß seien hier noch einige Worte der Terminologie der stiftführenden Sinnesorgane gewidmet, die noch nicht ganz einheitlich, und auch etwas lückenhaft ist. Bei der Namengebung in diesen Organen halte ich es für richtig, physiologische Momente nach Mög-

lichkeit auszuschalten, solange wir über die Funktion dieser Organe noch so wenig positiven Bescheid wissen, daß wir auf mehr oder minder begründete Hypothesen angewiesen sind. Das gemeinsame morphologische Charakteristikum dieser Sinnesorgane ist das Vorhandensein von Stiften, weswegen ich denn auch absichtlich in dieser Studie stets von stiftführenden Sinnesorganen geredet habe, obwohl sich dieser Ausdruck noch nicht ganz eingebürgert hat. Ebenso lassen sich die Bezeichnungen scolopofere oder scolopale Organe anwenden. Von dem Ausdrucke Scolops (= Stift) sollten dann die übrigen Bezeichnungen nach Möglichkeit abgeleitet werden.

Graber (1882, p. 506) schlug zwar den Ausdruck »Chordotonalorgane im weiteren Sinne« für alle Sinnesorgane vor, in welchen den bekannten Hörstiften der Orthopteren ähnliche Nerventerminalgebilde vorkommen. Graber setzte jedoch bei dieser Namengebung voraus, daß sämtlichen scolopoferen Sinnesorganen eine saitenartige Spannung der Sinneselemente zukomme, was z. B. bei einigen Tympanalorganen nicht der Fall ist. Deshalb halte ich es für richtiger, den Ausdruck »stiftführende Sinnesorgane« den Ausdrücken für die beiden Sonderabteilungen derselben: Chordotonalorgane und Tympanalorgane, zuzuordnen. Das Johnstonsche Sinnesorgan würden wir nach seinem Bau als einen Spezialfall der Chordotonalorgane ansehen.

Ferner ist noch kein Ausdruck für den nervösen Abschnitt der stiftführenden Sinnesorgane geprägt worden; meistens redet man in umständlicher Weise vom »nervösen stiftführenden Endapparat«. Ich schlage für diesen Endapparat die Bezeichnung »Scoloparium« vor. Für die einzelnen nervösen Elementarorgane des Scolopariums, die stiftführenden Einzelorgane, schlage ich die Bezeichnung »Scolopidium« vor, im Anschluß an die Bezeichnung Ommatidium bei den Facettenaugen der Insekten. Ich verstehe also unter »Scolopidium« die Sinneszelle mit ihrem peripheren Sinnesabschnitt, dem Stift, und mit den ihr zugehörigen Stütz- bzw. Hüllzellen. Berlese (1909) hat freilich bereits eine Bezeichnung »Otarium« für dieses Gebilde gebraucht, die ich jedoch nicht annehmen möchte, da sie zuviel über die Funktion dieser Einzelorgane aussagt, die nur in Ausnahmefällen Reception von Schallschwingungen ist. Der von Graber angewandte Ausdruck »Scolopophorium« ist laut seiner Definition vieldeutig und hat sich auch noch nicht ganz eingebürgert. Für die übrigen Bestandteile der scolopoferen Sinnesorgane sind wohl nach Möglichkeit die Graberschen Ausdrücke zu bevorzugen, die auf sehr umfassenden Untersuchungen gegründet wurden und zum Teil mehr ins Detail gehen, als wir es heute nötig haben.

Zitierte Literatur.

1909. Berlese, A., Gli Insetti. vol. 1. Mailand.
 1914. Bugnion, E., Die Hexapoda in: Langs Vergleichender Anatomie der Wirbellosen. Gehörorgane. S. 481—490.
 1894. Child, Ch. M., Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.
 1917. Demoll, R., Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig.
 1919. Eggers, F., Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera Heterocera, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 41.
 1916. Erhardt, Elisabeth, Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insekten, in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 39.
 1882. Graber, V., Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten, in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 20 u. 21.
 1913. Hesse, R., Anatomie der Sinnesorgane, in: Handwörterb. d. Naturw. Bd. 9. Jena.
 1912. Kennel, J. v., Über Tympanalorgane im Abdomen der Spinner und Zünsler, in: Zool. Anz. Bd. 39.
 1914. Lehr, R., Die Sinnesorgane im Innern des Pedicellus von *Dytiscus marginalis*, mit besonderer Berücksichtigung des Johnstonschen Organs, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 111.
 1906. Schwabe, J., Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica. Bd. 20.
 1923. Vogel, R., Über ein tympanales Sinnesorgan, das mutmaßliche Hörorgan der Singzikaden, in: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 67.

4. Über *Echinus esculentus* L. var. *rufus* Mortensen.

Von A. Panning, Hamburg.

Eingeg. 5. Mai 1923.

In meinem Aufsatz: »Eine Pedicellarienstudie an *Echinus esculentus* L. . . .« (Zool. Anz. Bd. 55. Nr. 11/13. S. 258) erwähnte ich eine Abart von *E. esculentus* L. unter der Bezeichnung *rufus* Mortensen. Wie Herr Mortensen mir daraufhin mitteilte, ist diese Bezeichnung jedoch ungültig. Die 3 Exemplare aus der Sammlung des Hamburger Zoologischen Museums, auf welche sich dieser Name *rufus* bezieht, hatte Mortensen als *fuscus* bestimmt, jedoch irrtümlich mit *rufus* bezeichnet.

Mit Rücksicht auf die in meinem Aufsatz beschriebenen Pedicellarienverhältnisse sei über die Zuteilung dieser Stücke kurz folgendes bemerkt. Sie gleichen *fuscus* in der geringen Höhe der Schale und auch wohl in der Stachelfarbe. Die Stacheln sind teils blaßgrünlich mit blassem rotbraunem Ring unter der Spitze oder auch am Grunde, teils rotbraun mit blaßgrüner Spitze und ebensolcher Basis, teils rotbraun mit violetter Spitze und blaßgrüner Basis. Jedoch gleichen diese 3 Stücke der typischen Form in der Länge der Stacheln, in der Dichte der Bestachelung und in der Größe der

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [57](#)

Autor(en)/Author(s): Eggers Friedrich

Artikel/Article: [Ergebnisse von Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten und ihre Bedeutung für die allgemeine Beurteilung der stiftführenden Sinnesorgane. 224-240](#)