

Nachdem ich bereits eine vorläufige Mitteilung¹⁾ über den Bau der *Salinella* veröffentlicht hatte, habe ich vor kurzem die ausführliche Bearbeitung dieses Gegenstandes dem Druck übergeben. Es sei mir gestattet, im Einzelnen auf die letztere zu verweisen, da hier nur noch im Besonderen darauf hingezigt werden sollte, wie nahe doch die *Salinella* in physiologischer Beziehung den Metazoen steht, und wie man sie nicht so ohne weiteres aus einer Protozoenkolonie entstanden denken darf, obgleich allerdings ihre Larvenform ganz wie ein ziliates Infusorium aussieht. Gerade die weitere Entwicklung dieser Larve aber, so unvollkommen sie mir auch bekannt wurde, beweist, dass sie sich nicht etwa durch gewöhnliche Teilung zum vollkommenen Tiere heranbildet, so etwa, wie aus einer einzelnen Choanoflagellate eine Kolonie wird, sondern durch einen bei weitem komplizierteren Prozess, den wir am passendsten als endogene Zellbildung bezeichnen dürfen.

Es ist, um nun den Schluss zu machen, vor der Hand ziemlich gleichgiltig, ob man die *Salinella* zu den Protozoen oder zu den Metazoen stellen möchte, oder sie zwischen beide als eine Mesozoe schiebt, wo sie ebenso unvermittelt dasteht wie der *Amphioxus* in der Reihe der höheren Tiere. Dass sie indessen einen wirklichen Uebergang zwischen den beiden großen Abteilungen des Tierreiches herstelle, kann von ihr ebensowenig wie von einer Orthonektide oder von *Trichoplax* behauptet werden. Wir haben hier eben absonderliche Glieder vor uns, welche sich in unser so schön und so künstlich gebautes System nicht einreihen lassen und welche beweisen wollen, wie wenig sich die Natur eine dogmatische Behandlung von unserer Seite gefallen lässt, eine Behandlung, die in den biologischen Wissenschaften leider zu sehr die Ueberhand zu nehmen scheint und gerne Alles ausschließen möchte, was nicht in ihren engen Rahmen passt.

S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten.

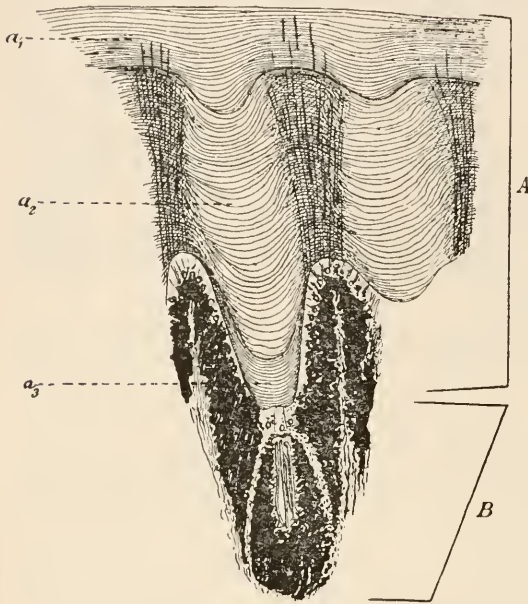
Gr. 8. 198 Seiten. Mit 7 lithographischen Tafeln, einem Lichtdruck und 23 Holzschnitten. Leipzig u. Wien. Franz Deuticke. 1891.

Die Augen aller Lebewesen lassen sich in zwei Hauptgruppen teilen. Nach dem Prinzip der Camera obscura ist die erste Gruppe bei Gastropoden, Würmern und Wirbeltieren gebaut und ihre Dioptrik ist gut bekannt. Die zweite Gruppe wird von den Facetten-Augen der Arthropoden gebildet; ihre Dioptrik ließ bisher alles zu wünschen übrig, obgleich in den letzten zwanzig Jahren viele Forscher sich mit denselben beschäftigt haben. Sig. Exner gelang es nun das Prinzip des „Linsenzylinders“ für das Facettenauge zur Geltung zu bringen

1) Zoolog. Anzeiger, 1891, Nr. 367, S. 230 fg.

und eine Reihe von interessanten Beobachtungen damit zu erklären. Das wesentlichste Ergebnis seiner wissenschaftlichen Forschungen ist folgendes.

Fig. 1.



Zur Untersuchung der Dioptrik des Facettenauges eignen sich besonders solche Augen, deren Krystallkegel mit der Cornea verwachsen sind wie das die Figur 1 zeigt. Diese Abbildung stellt ein Facettenglied des *Limulus*-Auges dar [*Limulus* Schwertschwanz, zu den geschwänzten Seekrebsen gehörig]. *A* ist der dioptrische Apparat bestehend aus Hornhaut und Krystallkegel, *B* die Retinula. Ein Auge mit derartig beschaffenen Facettengliedern kann leicht mit einem feinen Messer abgekappt und so von

seinem Pigment befreit werden, dass man von rückwärts Gegenstände durch das Auge beobachten kann. Zu dem Zweck hängt man es in einem Flüssigkeitstropfen an einem Deckglase auf, befestigt das Ganze auf einem durchlöchernten Objektträger und bringt es unter das Mikroskop. So gelingt es dem Beobachter den Effekt der dem dioptrischen Apparat durehsetzenden Lichtstrahlen zu kontrollieren und Exner erkannte das zur Perception gelangende aufrechte Bild des *Limulus*-Auges.

Johannes Müller hatte schon im Jahre 1826 behauptet, dass durch die Facetten der Arthropoden-Augen ein aufrechtes Bild zur Wahrnehmung gelange, doch wurde diese Theorie Joh. Müller's, die zu wenig begründet war, von den späteren Autoren, besonders von Grüel und Gottsche, ferner von Max Schulze aufgegeben zu Gunsten der Theorie vom umgekehrten Bilde. Hatte sich in jüngster Zeit die Vermutung bereits Bahn gebrochen, dass die Theorie Joh. Müller's doch die richtige sein möchte, so hat nun Sig. Exner durch seine bahnbrechenden Untersuchungen der Theorie vom aufrechten Bilde nunmehr zu vollem Rechte verholfen.

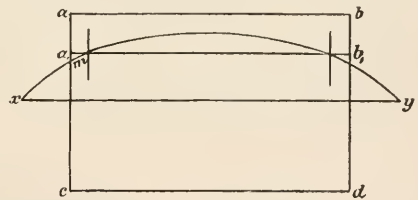
Mit Hilfe des Refraktometers kam nämlich Exner zur Ueber-

zeugung, dass der dioptrische Apparat eines Facettengliedes nicht aus einer homogenen Masse bestände, sondern aus die Axe umlagernden zylindrischen Schichten, deren Brechungs-exponenten von der Axe zum Mantel abnehmen. Derartige sogenannte Linsenzylinder funktionieren ähnlich wie Linsen; ihre Eigenschaften, durch die sie sich aber von den Linsen unterscheiden, machen dieselben besonders geeignet für die spezifischen Forderungen des Facettenauges. So ist die optische Wirkung des Linsenzylinders nahezu unabhängig von der denselben umgebenden Flüssigkeit; während die optische Wirkung von kugeligen Flächen im höchsten Grade von der Umgebung abhängig ist. Damit hängt es zusammen, dass jene Tiere, welche theils im Wasser theils außerhalb desselben leben, wie die Schwimm- und Wasserkäfer, eine vordere Begrenzungsfläche der Corneafacetten haben, deren Krümmung kann in Betracht kommt, während z. B. bei vielen Schmetterlingen diese Flächen einen sehr kleinen Krümmungshalbmesser haben. In der That würde die Wirkung des dioptrischen Apparates bei starker Krümmung der Corneafacetten sich gänzlich ändern, wenn das Tier aus dem Wasser steigt, während sie sich nahezu gar nicht ändert, wenn die Corneafacette aus einem Linsenzylinder besteht. Bei Krebsen, die das Wasser zeitweilig verlassen, waltet ein analoges Verhältnis ob.

Im Folgenden gebe ich eine kurze Uebersicht über die Brechungsverhältnisse des Linsenzylinders.

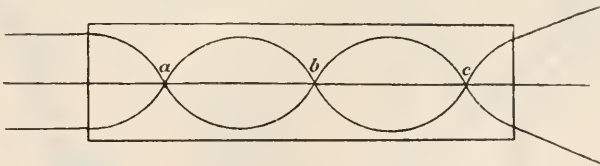
Es sei z. B. in Fig. 2 *a b c d* ein Zylinder, dessen Brechungsindex von der Axe *xy* zum Mantel *a b* stetig abnimmt; dann lässt sich berechnen, dass ein auffallender Strahl *xm* denselben so durchsetzt, wie es nebenstehende Zeichnung veranschaulicht, er wird nämlich der Axe *xy* wieder zugebrochen. Stellt man sich einen längeren

Fig. 2.



derartigen Zylinder vor, wie ihn die Figur 3 zeigt, so ergeben sich für parallel auffallende Strahlen jene Brennpunkte *a b c* der Fig. 3,

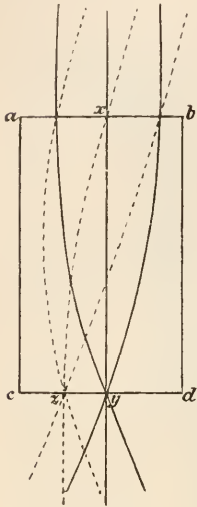
Fig. 3.



in welcher man nur nötig hat, den Zylinder so oder so senkrecht zu seiner Axe zu durchschneiden, um eine Dioptrienfolge zu erhalten. Fig. 4 stellt einen Linsen-Zylinder dar, in welchem das Bild eines

Gegenstandes konstruiert ist. Dieser Zylinder hat die einfache Länge seiner Brennweite, die dem Bilde z y peripherisch anliegenden Mantelstücke kommen in solch einem Zylinder nicht zur dioptrischen Verwertung, wie die Figur zeigt.

Fig. 4.

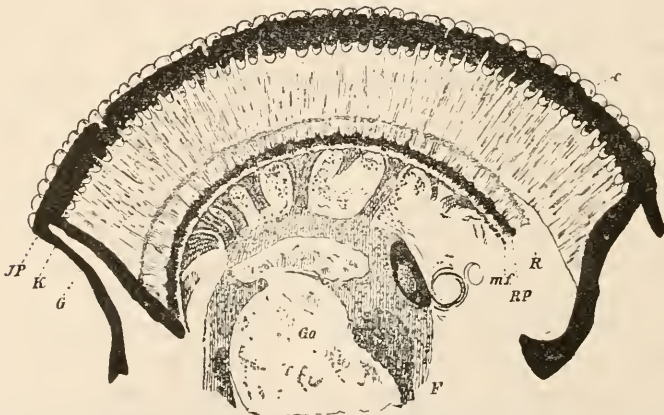


Ein abgestumpfter Kegel von den beschriebenen Eigenschaften des Linsenzylinders wird die gleichen Dienste thun und eine Facette des *Limulus*-Auges entspricht einem solchen abgestumpften Kegel; bei A in Fig. 1 liegt die sogenannte Spitzenfläche des Kegels, die der Ebene c d in Fig. 4 entspricht. In der oben beschriebenen Versuchsanordnung kann an der Spitzenfläche a^3 das Bild eines Gegenstandes direkt beobachtet werden.

Ein Kegel des *Limulus*-Auges also von der Cornea bis zur Spitzenfläche entspricht nach Exner einem dioptrischen Apparat, der im Wesentlichen als Linsenzylinder wirkt und zwar als einer näherungsweise von der Länge seiner Brennweite.

Aus Figur 1 ist ersichtlich, dass ein Facettenglied mit seiner Retinula rings von Pigment umgeben ist, die Retinula also nur aus einem einzigen Kegel Licht empfängt, der seinerseits ein Gesichtsfeld von 8° Weite beherrscht. Aus den Gesichtsfeldern aller Einzelfacetten setzt sich das Gesamtgesichtsfeld des *Limulus*-Auges zusammen. Exner erkannte dies als einen besonderen Typus der Bildapperzeption und drückte dies durch den Namen „Appositionsbild“ aus im Gegensatz zu dem „Superpositionsbilde“.

Fig. 5.



Dieses letztere ist dadurch charakterisiert, dass die den einzelnen Facettengliedern zugehörigen Lichtmassen in der Ebene der Netzhaut

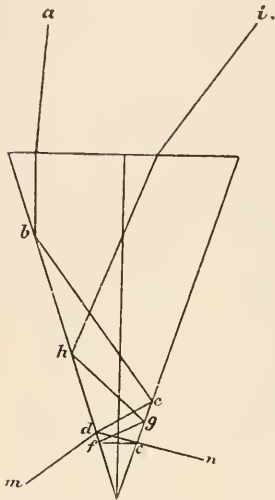
zu einem großen Teile über einander fallen und zwar liegen für jeden Punkt des abzubildenden Gegenstandes circa 30 Netzhautbilder über einander. Ein Blick auf den beigegebenen Durchschnitt durch das Auge des Leuchtkäfers (Fig. 5) [*Lampyrus splendidula*] wird dies veranschaulichen. Der dioptrische Apparat, die Cornea-Zylinder, sind von der Retina *R* durch eine breite Zwischenschicht getrennt, und das Pigment umhüllt nicht, wie im *Limulus*-Auge ein Facettenglied ganz und gar, sondern ein und dieselbe Stelle der Retina kann Licht aus verschiedenen Cornea-Zylindern erhalten. So entsteht das Superpositionsbild. Dasselbe ist ein aufrechtes Bild und wird mittels oben beschriebener Versuchsanordnung mit dem Mikroskop als solches beobachtet. Exner hat es mikrographisch aufgenommen und seinem Buche als Titelblatt beigegeben. Das Auge befand sich einem Bogenfester gegenüber, durch welches eine Kirche sichtbar war. Auf einer der Fensterscheiben war aus schwarzen Papier ein *R* aufgeklebt. Alles dieses ist auf der Photographie deutlich sichtbar.

Das Zustandekommen des Superpositionsbildes veranschaulicht besonders auch folgender Versuch Exner's. Derselbe wählte als abzubildenden Gegenstand zwei Kerzenflammen und richtete das horizontalgestellte Mikroskop, auf dessen Objektisch sich das *Lampyrus*-Auge in der oben angegebenen Weise befand, gegen den Mittelpunkt der Verbindungslinie der beiden Kerzen. Stellte jetzt Exner auf die Ebene des Netzhautbildes ein, so sah er natürlich zwei Lichtpunkte. Näherte er dann die Fokalebene des Mikroskops der Cornea, so gewährte er die optischen Querschnitte der Strahlenbündel, welche bei ihrer Vereinigung die beiden Bildpunkte ergaben. Und zwar gehörte jedem Punkt eine Schaar von Strahlen an; jeder dieser Strahlen kam aus einem Krystallkegel. Waren die beiden Kerzenflammen in der passenden Entfernung, so drangen aus der Mehrzahl der beleuchteten Krystallkegel je zwei Strahlen hervor, von denen der eine dem einen Bildpunkte, der andere dem anderen Bildpunkte zustrebte. Ein vom rechten Objektpunkte in den Krystallkegel eindringender Strahl wird als nach dem rechten Bildpunkte abgelenkt, ein vom linken Objektpunkte eindringender Strahl ward in demselben Krystallkegel dem linken Bildpunkte zugelenkt. Wenn man vermuten könnte, dass dieser Vorgang auf Reflexion beruhe, so beweist Exner, dass die Wirkung der Krystallkegel wesentlich auf ihrer Schichtung, die ihn eben als Linsenzylinder charakterisiert, basiert ist. Die gekrümmten Flächen, die von so wesentlicher Wirkung im Wirbeltierauge sind, kommen im Facettenauge nur wenig in Betracht, wenn gleich sie die Wirkung des Linsen-Zylinders unterstützen und zwar handelt es sich nach Exner's Darstellung für das *Lampyrus*-Auge um einen Linsenzylinder, dessen Länge gleich ist der doppelten Länge seiner Brennweite.

Exner sucht auch zu beweisen, dass den Krystallkegeln des facettierten Auges eine katoptrische Wirkung zukommt. Diejenigen

Strahlen nämlich, welche nur einen Teil des Krystallkegels zu durchsetzen im Stande sind, werden teils zwar vom Pigment absorbiert,

Fig. 6.



teils verlassen sie mehrfach reflektiert wieder den Krystallzylinder. Nebenstehende Figur 6 veranschaulicht diesen Vorgang. Exner glaubt damit eine Erscheinung erklären zu dürfen, die an vielen Insekten auffallend ist, z. B. an *Hydrophilus*, besonders aber an Krebsen, die einen eigentümlichen diffusen Schimmer ihrer Augen zeigen, der recht oberflächlich seinen Ursprung zu haben scheint. Derselbe wird besonders deutlich, wenn man die Tiere ins direkte Sonnenlicht bringt. Es sind dann die aus dem Auge herausbeförderten Strahlen intensiver. Langusten und Hummer zeigen diesen Schimmer am schönsten. Es wird also auf diese Weise störend in das Facettenglied eindringendes Licht unschädlich wieder herausbefördert.

Ein besonderes Kapitel widmet unser Verfasser den Pigment-Verhältnissen des Facettenauges. Dieselben sind interessant an den Augen, in denen ein Superpositionsbild zu Stande kommt. Die Abbildung des *Lampyris*-Auges (Fig. 5) zeigt zwei Schichten der Pigmentablagerung, das sogenannte Irispigment, welches um die Krystallkegel gelagert ist, und zweitens das Retinapigment bei R. Ersteres ist von besonderem Interesse deshalb, weil es einem Lagewechsel unterworfen ist. Unsere Abbildung des *Lampyris*-Auges gehört einem im Dunkeln getöteten Tiere an. Hat man ein solches Auge der Sonne ausgesetzt und das Tier in der Sonne getötet, so hat das Pigment eine Lokalveränderung erlitten, und zwar eine Verschiebung nach hinten, ungefähr um die Länge des Krystallkegels. Die funktionelle Bedeutung dieser Pigmentverschiebung beruht darauf, dass beim allmählichen Uebergang des Pigmentes aus der Dunkelstellung in die Lichtstellung immer mehr und mehr Strahlen abgeblendet werden und somit die relative Helligkeit des Bildes abnimmt.

Diese Pigmentverschiebung scheinen besondere muskulöse Organe zu bewirken, wenigstens war es möglich gewisse Gebilde so zu deuten. Andererseits wurden nicht an allen Augen mit Pigmentverschiebung muskelähnliche Gebilde gefunden, namentlich bei den Krebsen nicht.

Es hat den Anschein, als ob das Facettenauge sich im höheren Grade durch sein Irispigment den verschiedenen äußeren Helligkeiten anpassen könne, als das Wirbeltierauge. Bis auf den Strahl eines Facettengliedes, meint Exner, könne die Lichtmenge reduziert werden und die engste Pupille der Katze dürfte immer noch an Wirkung der

Wirkung des Irispigments zahlreicher Gliedertiere nachstehen. Nur bei Augen, die nach dem Principe des *Lampyris*-Auges gebaut sind, die also ein Superpositionsbild entwerfen, ist der geschilderte Effekt möglich. Es muss eben zwischen dem dioptrischen Apparat und der empfindlichen Netzhautschicht ein Zwischenraum sein, in welchen hinein sich das Irispigment verschieben kann. Andererseits kann man dann aus dem Vorhandensein der Pigmentverschiebung bei Belichtung schließen, dass man es mit einem Superpositionsbilde zu thun hat. Exner fand, dass nur die Nachttiere eine Iris-Pigmentverschiebung im Auge zeigen. Dieselben können eben ihre Augen sowohl bei Tag als bei Nacht gebrauchen. Nacht-Schmetterlinge sind bei Tage nicht blind, Tag-Schmetterlinge bei Nacht vollkommen hilflos. Die meisten Krebse sind Nachttiere, sehen aber auch bei Tage. Bei tagelanger Einwirkung der Dunkelheit sah Exner eine mittlere Pigmentstellung sich entwickeln, ebenso wie in der Dämmerung. Letzteres ist wohl der Grund, dass diese Pigmentverschiebung so spät erst erkannt worden ist. Interessant ist auch, dass bei ungleichmäßiger Belichtung von Angenteilen sich z. B. im oberen Teile Lichtstellung, im unteren Teile Dunkelstellung des Irispigments zeigte.

An einer großen Reihe von Arthropoden hat Exner diese Beobachtungen über die Funktionsweise ihrer Augen gemacht und auch phylogenetische Gesichtspunkte gewinnen können wie z. B. bei *Cetonia* und *Tropinota*, von deren Augen Exner behaupten konnte, dass sie vor vielen Jahren Nachtaugen waren wie jene des ihm verwandten Maikäfers. Der Rosenkäfer sieht nämlich mit einem Superpositionsbilde, hat aber die Fähigkeit eingeübt, durch das Irispigment die relative Helligkeit des Netzhautbildes stark zu variieren.

Im Weiteren kommt dann der Verfasser auf das Augenleuchten der Nachtschmetterlinge zu sprechen und gibt darüber grundlegende Beobachtungen, ferner erwähnt er auch das Phänomen der Pseudopupillen und erklärt dasselbe auf recht befriedigende Weise. Bekanntlich sieht man auf dem Auge z. B. eines Kohlweißlings eine Anzahl von dunklen Flecken, die ihre Lage mit dem Standort des Beschauers wechseln. Der mittelste dieser Flecken ist am schärfsten gegen seine Umgebung abgegrenzt und ihn bezeichnet man als Hauptpupille, während um denselben herum 6 sogenannte Nebenpupillen 1. Ordnung und 12 Nebenpupillen 2. Ordnung angeordnet sind. Ihre Schwärze verdanken diese Pupillen dem Umstand, dass in der Nähe der Axe des Phänomens aus der Facette kein Licht in das Auge des Beobachters gelangt. Auf eine Erklärung dieser Erscheinung führte Exner der Umstand, dass er bei der oben beschriebenen grundlegenden Versuchsanordnung außer dem zur Perzeption gelangenden Hauptbilde um dasselbe herum noch 6 andere sogenannte Nebenbilder beobachtet hatte, die ihre Entstehung dem Umstande verdankten, dass bei der Versuchsanordnung das Auge von Pigment befreit werden musste,

Dieses Pigment, welches im Leben die sechseckigen Krystallzylinder umhüllte, wird eben dann zur Ursache der Entstehung des Phänomens der Nebenpupillen.

Am Schlusse seines Buches macht Exner noch recht interessante Mitteilungen über das Sehen mit den Facettenaugen. Zu dem Zwecke knüpft der Verfasser an das seinem Buche beigegebene Titelblatt an, welches ich oben schon beschrieb. Diese Photographie vom Netzhautbild des *Lampyrus*-Auges versinnlicht ja am besten die Schärfe des Netzhautbildes. Aus ihr folgert Exner, dass das Leuchtkäferchen noch im Stande ist Schilderschrift in der Entfernung von einigen Metern zu lesen, oder in der Ausdrucksweise der Augenärzte: eine Sehstärke gleich $\frac{6}{400}$ bis $\frac{6}{500}$ besitzt.

In der Nähe von 1 em würde demnach das Tier die Stäbe eines Gitters, wenn diese nur 0,22mm breit sind, noch unterscheiden. Jedoch sollen andere Insekten und Krebse mit einem Superpositionsbilde sehr viel schärfere Netzhautbilder haben.

Ueber die Verzerrung der Netzhautbilder wäre so manches Interessante noch zu erforschen. Es sind nämlich die Netzhautbilder der facettierten Augen sehr häufig den Projektionen der Objekte nicht gnometrisch ähnlich. Und zwar kommt dies vor zu Gunsten der Erweiterung des Gesichtsfeldes, teils aus anderen undurchsichtigen Gründen. Ein solches verzerrtes Netzhautbild ist durchaus nicht als schlechter betreffs der Erhaltung der Art zu betrachten, es wird vielmehr gewöhnlich gerade wegen seiner Brauchbarkeit diese Form erhalten haben. Unter demselben Gesichtspunkt ist ja überhaupt auch das Facettenauge gegenüber dem Camera obscura-Auge zu betrachten und Exner kommt dies betreffend zu dem Schluss, dass der Typus des Wirbeltierauges in vollkommener Weise dem Erkennen von Formen der äußeren Objekte, der Typus des Facettenauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Veränderungen an den Objekten, von Bewegungen dient. Die Wahrnehmung von Bewegungen spielt eben auch im Leben der Tiere eine viel größere Rolle. Es steht das in Zusammenhang mit den lebendigen Feinden, vor denen sie sich zu hüten, oder mit der lebendigen Beute, die sie zu erjagen haben.

Das Werk, dessen Inhalt im Vorstehenden kurz wiedergegeben ist, bedeutet auf dem Gebiete der Physiologie der facettierten Augen einen ganz wesentlichen Fortschritt. Alle Fachgenossen werden dasselbe mit Freuden begrüßen. — **Zacke** (Erlangen).

Nagel W., Ueber die Entwicklung des Uterus und der Vagina beim Menschen.

(Aus dem anatomischen Institut in Berlin. — Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 37, Heft 4, 1891.)

Für die Entwicklung des Uterus und der Vagina und ihr Entstehen aus den vereinigten Müller'schen Gängen, dem soge-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Zacke

Artikel/Article: [Bemerkungen zu S. Exner: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. 581-588](#)