

C. Chun, Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen.

Sechstes Kapitel: Leuchtorgane und Facettenaugen. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in großen Meerestiefen. In: Bibliotheca zoologica, Bd. VII, Heft 19, Lfg. 4, 1896, p. 193—260, Taf. XVI—XX, 8 Holzschn.

In der äußerst anregenden Schrift sucht Chun, den gestützt auf ein reiches Material morphologischer Beobachtungen, den Nachweis zu erbringen, wie die Augen gewisser Crustaceen durch die allmähliche und schrittweise Anpassung an das Leben in schwach belichteten und endlich in lichtlosen Regionen sich umbildeten. Und nicht nur gelingt ihm die Feststellung der Thatsache in überraschendem Maße, dass der umformende Einfluss äußerer Existenzbedingungen an den Facettenaugen der Tiefsee crustaceen gewissermaßen abgelesen und abgemessen werden kann: die sorgfältigen Studien werden zu einer wertvollen Stütze für die Anpassungstheorie überhaupt und werfen gleichzeitig Streiflichter auf die Biologie der pelagischen und grundbewohnenden Tiefseetierte.

Die bis jetzt nur unvollständig bekannten Leuchtorgane an den Stielaugen der Euphausiden stellen konische Gebilde dar, die ihren Platz an der hinteren Außenfläche des Facettenauges finden.

Sie sind umfasst von einem mächtigen, parabolischen Reflektor, dessen Pol durchbohrt ist, um dem aus einem Haufen von Ganglienzellen entspringenden Leuchtnerven Durchtritt zu gestatten. Nach außen trägt der Reflektor einen Mantel vergänglichen, zinnoberroten Pigments. Distal gegen die Oberfläche hin, wird das Leuchtorgan durch ein System bandförmiger Lamellen mit eingestreuten Matrixzellen abgeschlossen. Als Füllung der Reflektorkuppel dienen deutlich begrenzte Zellen. Sie erzeugen wohl nach außen die Substanz des Reflektors selbst, nach innen dagegen eine eigentümliche zentral gelegene Bildung von komplizierter Struktur, den sogenannten Streifenkörper. Bei *Euphausia* wird der ganze Apparat durch quergestreifte, vom Stielmuskel abzweigende Fasern beweglich gemacht, bei anderen Formen bleibt er unbeweglich. Das ganze Organ wird von einem Blutsinus umflossen.

Außer den Leuchtapparaten der Stielaugen tragen die Euphausiden noch lichtspendende Organe an Thorax und Abdomen. Sie liegen paarig an der Basis des 2. und 7. Brustfußpaars und unpaarig, median, auf der Ventralfläche der vier ersten Abdominalsegmente. Von den Leuchtorganen der Stielaugen weichen sie wesentlich ab durch den Besitz eines dioptrischen Apparats in der Gestalt einer Linse, und durch ihre völlige Lösung von der Matrix des Chitinskeletts. Aeußerlich betrachtet erscheinen die nach demselben Typus aufgebauten Lichtspender von Thorax und Abdomen als kleine halbkugelige Vortreibungen der Chitinwandung. Ihre Lage ist so gewählt, dass von ihnen unterhalb, seitlich und rückwärts gelegene Gegenstände beleuchtet werden können, während das von den Organen der Stielaugen erzeugte Licht auf die mit den Thorakalfüßen gepackte Beute fällt. Unter allen Umständen, und das ist wichtig für die folgenden Erörterungen, werden die Dorsalfacetten des Schizopodenauges von dem Licht, das ihr Träger ausstrahlt, nicht getroffen. Gerade diese nicht beleuchteten Augenteile aber, bilden sich bei den pelagischen Tiefsee crustaceen bedeutsam um.

In beiden Geschlechtern zeigen die abdominalen und thorakalen

Leuchtorgane denselben, an Linsenaugen sehr anklingenden Bau. Der oben beschriebene Reflektor, der Pigmentmantel und das Lamellensystem kehren in etwas modifizierter Gestalt wieder; ebenso die polyedrischen Füllzellen und der Streifenkörper. Neu dagegen stellt sich ein, wie angedeutet wurde, eine homogene, sehr stark lichtbrechende Kugel- oder Bikonvexlinse. Modifiziert ist auch die Art der Innervierung. Der Nerv löst sich von dem entsprechenden Bauchganglion ab, umgreift, sich in zwei Aeste teilend, das Leuchtorgan und tritt von beiden Seiten her in dasselbe ein. Ein Ast des Nervs versorgt weiter noch die Extremität. Die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane können ebenfalls durch eigene Muskeln gedreht werden; die Bewegung wird durch einen den Apparat umspülenden Blutsinus erleichtert.

Von der Modalität der Lichterzeugung durch die beschriebenen Organe lässt sich Bestimmtes nicht melden; doch dürfte dieselbe durch Mittel erreicht werden, welche von den bei Copepoden und Ostracoden gebräuchlichen abweichen. Kürzlich hat Giesbrecht den Beweis erbracht, dass die Lichtentwicklung vom sogenannten Streifenkörper ausgeht. Die Organe der Stielaugen scheinen stetig zu leuchten, während diejenigen von Thorax und Abdomen intermittierend aufblitzen. Den biologischen Zweck der lichtpendenden Apparate sucht Chun hauptsächlich in zwei Richtungen. Einmal ermöglichen sie ihrem Träger eine Orientierung in der Umgebung und erleichtern das Zusammentreten der Individuen zu Schwärmen — sie fehlen der blinden *Bentheuphausia* —, sodann dient ihr Lichtschein der Anlockung von Beute. Dass Leuchtorgane in letzterem Sinne wirken können, machen Experimente des Fürsten A. von Monaco mit in das Meer versenkten Glühlampen sehr wahrscheinlich.

Im zweiten, größeren Abschnitt seiner Abhandlung wendet sich Chun zur Schilderung der Facettenaugen von in bedeutenden Tiefen schwebenden Schizopoden. Sie zeigen in auffallender Weise die von Form zu Form fortschreitende Tendenz, sich in zwei Bezirke, einen oberen und einen unteren, und endlich in zwei völlig getrennte Augen, ein „Frontauge“ und ein „Seitenauge“ zu teilen. Während *Euphausia pellucida* noch ein einheitliches Kugelauge besitzt, beginnt sich das Sehorgan bei *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* bereits in zwei Abschnitte zu gliedern, von denen der obere durch die vom Träger erzeugten Lichtstrahlen nicht getroffen wird. Vollkommen durchgeführt ist die Trennung in Front- und Seitenauge bei *Stylocheiron*, und von dieser Gattung besitzt wieder *St. mastigophorum* die morphologisch und physiologisch abnormsten Stielaugen aller Arthropoden. Bei dieser Art erreichen die Augen in fertigem Zustand einen gewaltigen Umfang, etwa $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{8}$ der gesamten Körperlänge. Auch die Mysideen der größeren Wassertiefen erleiden die für Tiefsee-euphausiden geschilderten Umbildungen der Stielaugen. Der Prozess wird von ihnen sogar noch in einer Richtung weitergeführt, indem das Seitenauge von Form zu Form an Umfang mehr und mehr zu Gunsten des Frontauges einbüßt. Den Schlussstein in dieser Reihe bildet *Arachnomysis*, wo das Seitenauge ganz verschwunden ist, während sich das Frontauge mächtig ausgedehnt hat.

Front- und Seitenauge sind durch eine Einschnürung und durch einen Pigmentmantel mehr oder weniger deutlich von einander getrennt. Die Corneafacetten laufen über die Einschnürung von einem Auge zum anderen

und weisen so auf den gemeinsamen Ursprung beider hin. Besonders ausgezeichnet wird das Frontauge durch seine stark vergrößerten Facettenglieder; sie übertreffen bei *St. mastigophorum* diejenigen des Seitenauges um das Drei- bis Vierfache. Die Randfacetten des Frontauges sind auffällig zurückgebildet, es fehlen ihnen die Krystallkegel, während die zugehörigen Rhabdome in voller Entwicklung persistieren. Alle echten Tiefseeeuphausiden besitzen weder am Front- noch am Seitenauge Refinapigment; bei den Mysideen tieferer Wasserschichten dagegen treten teilweise Retinapigmentzellen im Umkreis der Rhabdome auf.

Die Zweiteilung des Auges steht mit dem Auftreten der Leuchtorgane in keiner ursächlichen Beziehung; denn sie wird auch bei nicht leuchtenden Mysideen durchgeführt.

Durch den relativ einfachen Bau der einzelnen Facettenglieder schließen sich die Schizopoden tieferer Wasserschichten enger an die Dekapoden an, als bisher angenommen wurde. Zu jedem Facettenglied fügen sich zusammen zwei Bildungszellen der Cornea, unter denen die vier Semper'schen Zellen Claparède's liegen, sodann sieben Retinulazellen, welche die vierteiligen Rhabdome mit den Axenfäden ausscheiden. Während indessen bei den Dekapoden alle vier Semper'schen Zellen als Krystallzellen aufzufassen sind, werden bei den Schizopoden zwei von ihnen zu Füllzellen. Die beiden anderen bleiben Krystallzellen, d. h. Erzeuger der zweigeteilten Krystallkegel. Zu der für jedes Facettenglied feststehenden Summe von dreizehn Zellen kommen als interfacettäre Elemente noch je zwei Irispigmentzellen. So wird eine Grundzahl von fünfzehn Zellgebilden erreicht, welche für alle stielägigen Krebse konstant sein dürfte.

Chun wendet sich, gestützt auf seine Untersuchungen, gegen die durch Patten vorgetragene Ansicht über die Innervierung der Facettenaugen und schließt sich wesentlich den älteren Ausführungen von Grenacher an. Bei allen näher geprüften Formen wachsen die Augen während des ganzen Lebens durch Anfügung neuer Facettenglieder weiter; am Rand von Front- und von Seitenauge bilden sich durch ektodermale Wucherung Knospungszonen. Die beim Wachstum beobachteten Vorgänge lassen sich mit den Angaben Claus über ähnliche Prozesse bei *Branchipus* vergleichen. Prinzipiell entspricht der Vergrößerungsprozess der Augen der Embryonalentwicklung des Sehorgans.

Nach einer Besprechung der Topographie des Augenstiels, welche in Bezug auf die nervösen Centren die von Grenacher festgestellten Tatsachen bestätigt, legt sich Chun die wichtige Frage nach dem Sehvorgang im Auge der Tiefseeschizopoden vor.

Die untersuchten Augen der Euphausiden und Mysideen erfüllen in vollendetem Maße alle von Exner in seiner klassischen Arbeit geforderten Bedingungen zur Darstellung eines „Superpositionsbildes“, das den Vorzug großer Lichtstärke besitzt. So dürfen speziell die Frontaugen von *Nematoscelis mantis* und diejenigen der Gattung *Stylocheiron* als der vollendetste Typus, von der Dunkelheit angepassten Gesichtsorganen bezeichnet werden. Front- und Seitenauge sind übrigens in Bezug auf Funktion verschieden gestellt. Das Frontauge kann die Gegenstände nicht sehen, die vom Schein der Leuchtorgane seines Trägers getroffen werden. Es ist „tagblind“, unfähig in beleuchteten Räumen zu funktionieren. In der Dunkelheit erkennt es schattenhafte, verschwommene Umrisse und be-

sitzt, wie sofort näher ausgeführt werden soll, in hohem Maße die Fähigkeit, sich bewegende Objekte zu unterscheiden. Das Seitenauge dagegen stellt nach Bau und Lage einen optischen Apparat dar, der auf die Erzielung nicht verzerrter Detailbilder gerichtet ist. *Arachnomysis*, der das Seitenauge fehlt, kann somit feiner ausgeführte Bilder nicht wahrnehmen. Auch in ihrer Pigmentierung dokumentieren sich die Facettenaugen der Tiefseeschizopoden als der Dunkelheit angemessene Sinnesorgane. Das Retinapigment der Oberflächenbewohner fällt für die Dunkeltiere als belanglos weg, und das Iripigment zeigt unveränderliche Dunkelstellung. Die Fähigkeit Pigmentumlagerungen und -wanderungen durchzuführen, geht den untersuchten Crustaceen tieferer Wasserschichten völlig ab. Nach den Entdeckungen Exner's durfte für Tiefseeorganismen etwas anderes kaum erwartet werden.

Eine gewisse Kompensation für den Verlust des Pigments bildet bei den in größerer Tiefe lebenden Schizopoden die für Wassertiere fast befremdlich starke Wölbung und der mehrschichtige Bau der Cornea.

Nach Chun zielen diese Eigentümlichkeiten darauf ab, die seitlich einfallenden Strahlen zu sammeln und nutzbar zu machen. So wird die Bildung von Zerstreungskreisen um die einzelnen Bildpunkte erleichtert und endlich die Fähigkeit erhöht, sich bewegende Gegenstände zu unterscheiden.

Die Morphologie des Schizopodenauges entspricht den Verhältnissen der Vertikalverteilung der betreffenden Crustaceen; sie spiegelt getreulich die biologische Eigenart jeder einzelnen der untersuchten pelagischen Krebsformen wieder. Nach dem Bau des Auges lässt sich Wohnort und Lebensweise des Trägers bestimmen.

Allmähliche Anpassungen an immer tiefere Meeresschichten verwandelten das für die Oberfläche bestimmte Kugelauge der Flachwassernysideen und gewisser Euphausidengattungen schrittweise in ein zweigeteiltes Kugelauge. Durch diese Betrachtungen wird uns gleichzeitig Material zu phylogenetischen Schlüssen über die Tiefseeschizopoden in die Hand gelegt.

Ein analoger Prozess der Augenumbildung vollzog sich im Stamme der Sergestiden. Seine Vertreter sind hochpelagisch; einzelne bevorzugen die größeren Tiefen. Im allgemeinen nehmen ihre Augen Eiform an; gleichzeitig streckt sich der Augenstiel. Wenn auch eine deutliche Trennung in Front- und Seitenauge bei den Sergestiden unterbleibt, so erfährt doch auch hier die nach vorn gerichtete Partie des Sehorgans eine auffallende Verlängerung ihrer Facettenglieder. Im speziellen Bau der Facettenglieder lassen sich einige Abweichungen von den Schizopodenaugen nicht verkennen. Besonders sind Krystallkegel und Krystallzellen nicht scharf von einander zu trennen. Die Siebenzahl der Retinulazellen für jedes Facettenglied scheint beibehalten zu sein. Bedeutungsvoll ist die Thatsache, dass das Iripigment fehlt, das Retinapigment dagegen konstant vorkommt.

So kann denn im nächsten Kapitel das „iridopigmentäre Auge“ der Tiefseeschizopoden dem „retinopigmentären Auge“ der Sergestiden gegenübergestellt werden. Pigmentarmut ist für die Sehorgane der Tiefseevertreter beider Crustaceengruppen bezeichnend; die Pigmentverteilung aber verhält sich in beiden Fällen gerade entgegengesetzt.

Ein Blick auf andere Crustaceengruppen ergibt, dass das retinopigmentäre Auge bei gewissen Amphipoden (*Phronima*) wiederkehrt. Gleichzeitig zeigt das Auge von *Phronima* die von den Schizopoden her

bekannte Teilung in Front- und Seitenauge. Von *Phronima* führt wieder eine lange Uebergangsreihe zum ungeteilten Auge mit verlängerten Dorsalfacetten, und endlich zum Kugelauge mit vollkommenem Ausgleich der Längeverschiedenheiten der Facettenglieder (manche Hyperiidien). Und wieder lässt die Augenstruktur auf die von den betreffenden Krebsformen bewohnte Wassertiefe zurückschließen.

Eine besonders interessante Parallele zu den besprochenen marinen Crustaceen bilden in Bezug auf Augenstruktur die Cladoceren des süßen Wassers. Die an der Oberfläche lebenden, auf Pflanzenkost angewiesenen Daphniden besitzen ein ungeteiltes Kugelauge. Bei den tiefer vorkommenden Polyphemiden, mit räuberischer Lebensweise, verlängern sich die dorsalen Facettenglieder, das Auge wird größer, retinopigmentäre Zustände treten allmählich ein. Durch die Zwischenstufen von *Leptodora* und *Polyphemus* wird so das unpaare Stirnauge des nur Nachts an die Oberfläche steigenden *Bythotrephes* vorbereitet. Von diesem unpaaren Gesichtsorgan lehren Längsschnitte, dass es thatsächlich in zwei getrennte Augen, eine Frontauge und ein Ventralauge, zerfällt. Die Krystallkegel des Frontauges zeichnen sich durch bedeutende Länge aus; seine Rhabdome übertreffen nahezu dreifach diejenigen des ventralen Auges. Ueber *Bythotrephes* hinaus geht *Podon*, wo das Ventralauge nur noch wenige Facetten zählt. *Evadne* endlich bildet das vollkommenste Seitenstück zu *Arachnomyxis*, indem einzig das Frontauge erhalten bleibt.

So zeigen vier verschiedene Crustaceengruppen, Cladoceren, Hyperiidien, Sergestiden und Schizopoden in sinnfälliger Weise ähnliche, konvergente Augenumbildung mit der Steigerung der Tiefenlage ihres Wohnorts. Ihre Oberflächenvertreter besitzen das einfache Kugelauge. In die Tiefen hinabsteigend stellen sich mehr und mehr die Charaktere der Dunkelaugen ein. Die dorsalen Facettenglieder verlängern sich; eine allmähliche Spaltung in Front- und Seitenauge findet statt; das Frontauge überflügelt das früher umfangreichere Seitenauge und besteht zuletzt allein weiter. Bald tritt auch Pigmentarmut ein, irido- oder retinopigmentäre Gesichtsapparate entstehen. So führt die Anpassung an immer größere und dunklere Tiefen positiv zur Entstehung feinsten und monströsester Sehorgane.

Negative Umbildungen der Augen finden sich bei den pelagisch in größerer Tiefe lebenden Crustaceen seltener. Es mag dies seine Erklärung wohl in dem Umstande finden, dass die betreffenden Krebse gelegentlich auch in besser durchleuchtete Wasserschichten, oder sogar an die Oberfläche gelangen können.

Die positiven Augenumformungen steigern sich mit zunehmender Tiefe, so dass die Ausbildung des optischen Apparats treu die biologische Eigenart pelagischer Organismen widerspiegelt und brauchbare Schlüsse über die Tiefenlage ihres gewöhnlichen Wohnorts gestattet. Damit stimmt auch die Thatsache, dass die Umbildung des Auges am weitesten getrieben ist bei den Schizopoden, welche die größten Tiefen aufsuchen, am wenigsten weit bei den Cladoceren, welche an das süße Wasser und seine relativ geringen Tiefen gebunden sind.

Endlich darf nicht unbemerkt bleiben, dass die Augen der pelagischen Oberflächenbewohner primitivere Charaktere aufweisen, als die der Tiefe angepassten Schapparate. So erscheint die Augenumbildung als ein Glied in der Kette morphologischer Umformungen, die im Laufe der Stammes-

geschichte eintraten. Gleichzeitig ist der Schluss erlaubt, dass die Besiedlung der tieferen Wasserschichten von der Oberfläche ausging.

Auch die physiologische Seite der Frage verdient die vollste Beachtung. Die pigmentarmen Augen mit verlängerten Facettengliedern bedeuten einen idealen Dunkel- oder Tiefseeapparat. Durch Verlängerung der Facettenglieder wird die Möglichkeit gegeben, ein lichtstarkes Superpositionsbild zu entwerfen. Pigmentwanderung zur Ablendung greller Strahlen ist in der Tiefsee nicht nötig. So kann das Retinapigment fehlen und das Irispigment in konstanter Dunkelstellung bleiben. Solche Augen zeichnen die Tiefseeschizopoden aus.

Weniger leistungsfähig sind die retinopigmentären Augen der Sergestiden, Hyperiidien und Polyphemiden, d. h. von Gruppen, welche im Ganzen der Oberfläche näher leben, als die Schizopoden. Sie arbeiten nicht durch Erzeugung eines Superpositionsbildes, sondern durch totale Reflexion. Das Bild fällt lichtschwächer aus.

Die Verlängerung der Facettenglieder verfolgt immer den Zweck, weite Zerstreungskreise zu schaffen und dadurch die Erkennung beweglicher Objekte zu erleichtern. Diesem Zweck dienen die Frontaugen, während die Seitenaugen mehr für die Spezialisierung der Bilder sorgen. Alle Träger von Frontaugen leben denn auch räuberisch; sie sind befähigt mit ihrem Gesichtapparat die bewegliche Beute in Räumen zu erspähen, die dem gewöhnlichen Auge verschlossen bleiben. Für ihre räuberische Lebensweise spricht die ganze Ausrüstung mit Raubfüßen, mit gewaltigen Antennen, die Sinneshaare in üppiger Entwicklung tragen, mit Leuchtorganen zum Anlocken der Beute; dafür zeugt auch ihr Magenbau und ihr Mageninhalt.

Endlich stellt Chun den Augen pelagischer Tiefenbewohner, diejenigen der eigentlichen Grundbewohner entgegen. In Betracht fallen facettierte Stielaugen von Dekapoden und Schizopoden. Sie sind der großen Mehrzahl nach iridopigmentär und schließen sich dadurch an die Gesichtorgane gewisser pelagischer Tiefenbewohner an. Dagegen ergibt sich ein scharfer Kontrast darin, dass kein Grundbewohner verlängerte Dorsalfacetten, oder gar eine Trennung von Front- und Seitenaugen besitzt. Die Kugelform des Auges wird im allgemeinen gewahrt. Im Ganzen weichen die Augen der Grundbewohner von denjenigen der Oberflächenformen nur unbedeutend ab, wenn wir wenigstens von den verschiedenen Stadien der Verkümmern der Gesichtorgane absehen. Ein durchgreifender Unterschied liegt einzig in dem Mangel, oder in der Gegenwart des Retinapigments.

Diese Ähnlichkeit in der Augenausbildung der Bodenbewohner der großen Tiefen und der Bodenformen des flachen Wassers dürfte sich wieder durch ähnliche Lebens-, und speziell Ernährungsweise der beider Gruppen erklären. Tiefseevertreter und Oberflächenformen nähren sich wahrscheinlich von Aas, oder überfallen doch große, leicht wahrnehmbare Beute. Die Krebse des Tiefseegrundes brauchen somit keinen Apparat, um Bewegungen wahrzunehmen, wie er sich bei den pelagischen Raubkrebsen der Tiefsee in der Gestalt des abnormen Frontauges ausgebildet hat.

So hat auch in diesem Falle wieder die Biologie dem Sinnesorgan den morphologischen Stempel aufgedrückt. **F. Zschokke** (Basel). [20]

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

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

Artikel/Article: [Bemerkungen zu C. Chun: Atlantis: Biologische Studien über pelagische Organismen. 315-320](#)