

Das Medianauge der Crustaceen.

Von

C. Claus.

(Mit vier Tafeln.)

Als ich mich im vergangenen Jahre mit dem Organismus der Süßwasser-Ostracoden zu beschäftigen begann, wurde ich bei Untersuchung des Stirnauges von *Cypris* durch einen Befund überrascht, welcher unsere Anschauung über das dreitheilige Medianauge der Entomostraken wesentlich zu ergänzen und aufzuklären versprach. Die Beobachtung, dass der Nerv von der Aussenseite zu den Sehzellen herantritt und das die Enden derselben dem Pigmentkörper zugewendet sind, dass also das *Cypris*-Auge ein inverses Becherauge ist, berechtigte zu der Vermuthung, dass dieses Verhalten ein allgemein giltiges sei und sich am Medianauge aller Entomostraken wiederholen möchte. Ich habe daher eine Reihe der wichtigeren und leicht zu beschaffenden Gattungen aus verschiedenen Ordnungen von Neuem auf die feinere Structur des Medianauges geprüft, dessen Kenntniss trotz der häufigen und von so zahlreichen erfahrenen Forschern wiederholten Untersuchung zur Zeit noch recht unvollständig zu nennen ist.

Wenn wir auf die geschichtliche Entwicklung unserer Erfahrungen über dieses verhältnissmässig primitive Sinnesorgan der niederen Crustaceen zurückblicken, so finden wir, dass dasselbe von den älteren Autoren meist als x-förmiger, dem Gehirne ansitzender Pigmentfleck ohne oder mit lichtbrechender Einlagerung beurtheilt wurde. Auch Fr. Leydig schloss sich noch im Wesentlichen dieser Auffassung an, ja ging noch über dieselbe hinaus, indem er in seinen bekannten Abhandlungen über *Argulus*

foliaceus, über *Artemia* und *Branchipus*¹⁾) in dem „so-genannten einfachen Auge lediglich einen Pigmentfleck zum Schmucke des kleeblattförmigen Gehirnlappens“ (*Argulus*) zu erkennen glaubte. Man könne ihn nicht einmal ein verkümmertes Auge nennen, da derselbe in Artemienlarven, deren seitliche Augen noch mangeln, ebenfalls nur ein Haufen von Pigmentmolekülen ohne lichtbrechende Medien sei. Auch in seinen späteren Arbeiten²⁾ beurtheilte Leydig das mediane Auge als „schwarzen Gehirnfleck“, der einem unpaaren Fortsatze des Gehirns, einer dreilappigen, kleeblattartigen Gehirnportion aufliege, war jedoch mit Rücksicht auf das Vorhandensein eines lichtbrechenden Körpers im Augenfleck der Rotiferen und von Krystallkörper-ähnlichen Bildungen im Augenfleck mehrerer Daphnien (*Daphnia pulex*, *longispina*, *Lynceus lamellatus*) geneigt, denselben wie das analoge Organ der Cylopiden und Cypriden mit dem Nebenauge der Insekten in eine Linie zu stellen. Für das Auge von *Diaptomus castor* hob derselbe Autor hervor, dass „der paarige braunrötliche Pigmentbecher eine dreilappige nervöse, aus Ganglienmasse bestehende Grundlage habe“.

Die eingehende Beschäftigung mit den Copepoden-Gattungen *Cyclops* und *Diaptomus*, sowie später mit dem reichen Formengebiete mariner Copepoden, welche mich mehrere Jahre hindurch fesselte, führte mich zu einer näheren Untersuchung des Medianauges dieser Crustaceenordnung, über welches ich in einer Reihe von Arbeiten detaillirtere Angaben mittheilen konnte.

Zunächst³⁾ wurde für das Auge von *Diaptomus* (*Cyclopsine*) das Vorhandensein zweier Augenmuskeln, die sich am hintern Theile des Pigmentkörpers befestigen und das Auge ähnlich dem Daphnienauge bewegen, beschrieben und wahrscheinlich gemacht, dass in den bald als Krystalllinse, bald als Glaskörper (Zenker) gedeuteten lichtbrechenden Einlagerungen „die mit Nervenfasern in Verbindung stehenden percipirenden Ele-

¹⁾ Fr. Leydig, Ueber *Argulus foliaceus*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Tom. II, 1850, pag. 330.

Derselbe, Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Ebendaselbst, Tom. III, 1851, pag. 296.

²⁾ Fr. Leydig, Bemerkungen über den Bau der Cyclopiden. Archiv f. Naturgesch. 1859, pag. 198; ferner Naturgeschichte der Daphniden, Tübingen 1860.

³⁾ C. Claus, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. XXIV, 1858.

Derselbe, Die frei lebenden Copepoden. 1863, pag. 44—52.

mente vertreten seien". In dem bald nachfolgenden grösseren Werke über die freilebenden Copepoden konnte ich zahlreiche, als Gattungscharaktere verwerthbare Modificationen in Form und Bau des Auges mariner Copepoden beschreiben und neben dem häufigen Auftreten von besonderen Muskeln das Vorhandensein eines dritten unpaaren, nach der Bauchseite gewendeten Augenabschnitts nachweisen (*Ichthyophorba*, *Tisbe*, *Calanops*). Der Reichthum von theilweise recht auffallenden Complicationen besonders in Beziehung auf Lage und Zahl der hellen, als lichtbrechende Körper und Krystallkugeln bezeichneten Einlagerungen liess mir im Anschluss an den zum Vergleiche herangezogenen Bau des zusammengesetzten Seitenauges die Deutung zulässig erscheinen, dass diese hellen Kugeln "nicht nur die lichtbrechenden, sondern zugleich die percipirenden Elemente" enthalten (pag. 52), zumal es mir bei *Cetochilus* und *Candace* gelungen war, ein Zerfallen jeder der beiden seitlichen lichtbrechenden Kugeln in zahlreiche kleinere Kugeln mit gemeinsamer Umhüllung zu beobachten, von denen jeder möglicherweise eine Nervenfaser zugehöre. Hätte ich damals nicht nur am lebendem Thiere untersucht, sondern zugleich mit geeigneten Reagentien unter stärkeren Vergrösserungen gearbeitet, so würde ich erkannt haben, dass diese Kugeln die Endzellen der zum Auge tretenden Nerven sind und meine aus theoretischen Gründen abgeleitete Deutung als vollkommen begründet haben bestätigen können. Leider war mir aber damals auch noch die Bedeutung der Dreitheiligkeit des Medianauges, obwohl für einzelne Fälle dargethan, als constanter und allgemein giltiger Charakter unbekannt, doch kam ich auf dieselbe in späteren Publicationen mehrfach zurück und wies zunächst für zahlreiche Schmarotzerkrebsen, insbesondere *Caligus*¹⁾ und Verwandte, für die Lernaeengattungen²⁾ *Lernaea*, *Lernaeocera*, *Penella* und *Peniculus*, sodann für *Branchipus*³⁾ und *Argulus*⁴⁾, dessen Auge bereits von Leydig

¹⁾ C. Claus, Beiträge zur Kenntniss der Schmarotzerkrebsen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XIV, 1864.

²⁾ Derselbe, Beobachtungen über *Lernaeocera*, *Peniculus* und *Lernaea*. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Lernäen. Marburg und Leipzig 1868.

³⁾ Derselbe, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. Göttingen 1873, pag. 22, Fig. 5", 11, 13". Die lichtbrechende Füllung des ventralen Abschnitts wurde als Ganglion gedeutet.

⁴⁾ Derselbe, Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXV, 1875.

als dreilappiger Hirnabschnitt gedeutet war, ausser den beiden dorsalen Seitenhälften einen gleichwerthigen dritten ventralen Abschnitt nach. Die gleiche Dreitheiligkeit beschrieb ich dann für die Copepoden-Gattungen *Lichomolus*¹⁾, *Lamproglena*, *Cyclops*, *Diaptomus*, sowie für *Cypris*, deren Augen bisher für zweitheilig gehalten worden waren. Ein weiterer Fortschritt aber war sodann der Nachweis von drei aus dem Gehirn austretenden Augennerven, welche, der Drei-Gliederung des Organes entsprechend, sowohl für das Auge von *Branchipus* als *Argulus* beobachtet und abgebildet wurden, sowie weiterhin der Befund der zelligen Structur in der lichtbrechenden Füllung der Pigmentkörper, welche am mittleren Becher des *Branchipus*-Auges (l. c. pag. 22, Taf. I, Fig. 5, 4, Taf. IV, Fig. 11, 13) analog der gangliösen Unterlage des Nebenauges von *Daphnia* (Leydig) als Ganglion bezeichnet wurde, am *Argulus*-Auge dagegen, dessen drei Abschnitte als gleichgebaut und gleichwerthig dargestellt werden konnten (l. c. pag. 40, Taf. XVII, Fig. 29), als „dichte Häufung breiter, Nervenstäben vergleichbarer Fächer von sehr regelmässiger Anordnung nebst dazwischen gelagerten grossen Kernen“ beschrieben wurde. Sogar der Eintritt der drei Nerven von der Aussenseite in die Augenabschnitte war richtig erkannt, jedoch nicht weiter verwerthet worden, da mich die Anschauung Leydig's von den drei Augenlappen als „eines kleeblattartigen Hirnanhangs“ zurückhielt und überhaupt ein Hinderniss war, der richtigen Deutung eine präzise Fassung zu geben, das heisst, das im Pigmentkörper eingelagerte Zellenlager bestimmt als Sehzellen oder Retinazellen zu bezeichnen.

Diesen Schritt that erst Grenacher in seiner bekannten Monographie der Arthropoden-Augen, in welcher derselbe im Anschluss an das Stemma der Insecten den Bau des Auges von *Calanella mediterranea* nach wohlerhaltenen, durch Isolation der mit Kleinenberg'scher Pikrinsäuremischung und Osmiumdämpfen behandelten Augen, gewonnenen Präparaten genau beschrieb. Nicht nur nach Lage und Zahl, sondern auch mit Rücksicht auf die eintretenden Nerven wurden diese Zellen zutreffend dargestellt und mit vollem Rechte functionell wie morpho-

¹⁾ C. Claus, Neue Beiträge zur Kenntniß parasitischer Copepoden nebst Bemerkungen über das System derselben. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXV, 1875, Taf. XXIV, Fig. 29, 41.

Derselbe, Zur Kenntniß der Organisation und des feineren Baues der Daphniden etc. Ebendaselbst, Bd. XXVI, pag. 373.

logisch als Netzhautzellen in Anspruch genommen, wengleich es nicht geglückt war, die für diese so charakteristische cuticulare Stäbchenausscheidung aufzufinden. Darin freilich irrte Grenacher¹⁾, welcher die Literatur des Medianauges nicht im Detail studirt hatte und sich vornehmlich auf meine ältere Copepodenarbeit vom Jahre 1863 berief, die nachfolgenden citirten Publicationen aber unberücksichtigt liess, wenn er der Meinung war, dass bisher der lichtbrechende Körper dieser Augen stets mit den Krystallkegeln des Facettenauges zusammengestellt und die im Pigmentbecher enthaltenen Kugeln als Homologa jener betrachtet worden seien. Auch war ihm der Eintritt des Nerven von der Aussenseite und die Natur des Medianauges als inverses Becherauge, sowie die Existenz von cuticularen Stäbchen in dem zum Pigmente gewandten Ende der Retinazellen, endlich das Vorhandensein eines Tapetums an der ausgehöhlten Seite des Pigmentbeckers unbekannt geblieben, Verhältnisse, welche uns erst ein vollkommeneres Verständniss des typischen Medianauges gestatten, zu deren Nachweis das von Grenacher ausschliesslich untersuchte *Calanella* auge wenig geeignet erscheint. Jedenfalls besteht unter den verschiedenen Formen des Medianauges, welche in den zahlreichen Crustaceentypen auftreten und insbesondere bei den Copepoden bis zu den merkwürdigen Extremen des Sapphirinen- und Pontellidenauges ausserordentlich mannigfache Variationen bieten, ein gesetzmässiger Zusammenhang, und es schien mir eine dankbare Aufgabe, durch eine Vergleichung des Medianauges der vornehmlichsten und leicht zugänglichsten Repräsentanten der Entomostrakenordnung eine Einsicht in denselben anzubahnen.

I. Ostracoden (Taf. I, Fig. 1—16).

Die bereits früher von mir erkannte Dreitheiligkeit des Ostracodenauges, d. h. seine Zusammensetzung aus einem ventralen vorderen und zwei mehr dorsalen seitlichen, untereinander und mit jenem gleichwerthigen Abschnitten, ergibt sich dem unbefangenen Beobachter sogleich bei der ersten Untersuchung jeder Cyprisart (Fig. 1 VA, SA), und nur der Umstand, dass man das Auge der Entomostraken als schwarzen Stirnfleck oder als

¹⁾ H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Göttingen 1879, Taf. V, Fig. 36, Taf. VI, Fig. 37 und 38, pag. 63—66.

x-förmigen Pigmentfleck mit zwei lichtbrechenden Einlagerungen zu definiren gewohnt war, dürfte es verschuldet haben, dass sich diese einfache und leicht zu constatirende Thatsache solange der Einsicht der Beobachter entzog. In dieser Hinsicht erscheint es besonders merkwürdig, dass W. Zenker¹⁾, der seinerzeit das Cyprisauge näher untersucht und in Anbetracht der damaligen Hilfsmittel detaillirt beschrieben hat, dasselbe lediglich als aus zwei seitlichen, von einer becherförmigen Hülle eingeschlossenen Einzeläugen zusammengesetzt fand, obwohl ihm sehr wohl bekannt war, dass bei *Notodromas (Cyprois) monacha* die seitlichen Augen auseinander rücken und als zwei von einander getrennte Augen „nur durch schwarze Stiele mit dem medianen Augengehirn verbunden“ sind. Dieses „medianen Augengehirn“ ist eben nichts Anderes als das ventrale, den getrennten Seitenaugen gleichgebaute und gleichwerthige dritte Auge und war von Zenker höchstwahrscheinlich unter dem Einfluss von Leydig's Beurtheilung des Argulusauges als „oberer kleeblattartiger Hirnlappen“ oder „dreilappiger Gehirnfleck“, auf welche vielleicht wieder die alte Deutung Jurine's, welcher das Argulusauge als das Gehirn betrachtet hatte, nicht ohne Rückwirkung geblieben war, als Augengehirn bezeichnet worden. Obwohl dasselbe bei näherer Untersuchung schon Zenker zur Deutung des Medianäuges von *Cypris*, *Cyclops*, *Argulus* etc. als dreitheiliges Auge hätte leiten müssen, war es gerade umgekehrt für Zenker bestimmd gewesen, lediglich die beiden seitlichen Augenabschnitte als solche gelten zu lassen. „Was übrigens,“ sagt derselbe Autor, „die dreilappige Gestalt anbetrifft, die mehr ein verkümmertes Auge von drei als von zwei Linsen erwarten liesse, so bekenne ich, dass ich auch in Betreff der Ostracoden und Cyclopiden lange zweifelhaft gewesen bin, ob zwei oder drei Augen vorhanden waren. Endlich kam ich zu dem Resultate, besonders durch *Cyprois monacha*, dass das, was ich für ein drittes unpaares Auge gehalten hatte, wahrscheinlich nur die Anschwellung des Sehnerven sei und dass also nur zwei Augen vorhanden sind. So ist auch wohl der mittlere, nach vorne gerichtete Lappen des dreilappigen Gehirnfleckes aufzufassen, ebenso wahrscheinlich das dritte Auge, welches Dana bei einigen Copepoden hat erkennen wollen.“

¹⁾ W. Zenker, Anatomisch-systematische Studien über die Krebstiere. Archiv für Naturgesch. Jahrg. XX, 1854, pag. 26, 27 etc.

Zenker hat am Cyprisauge bereits vieles Detail beobachtet, ohne dasselbe jedoch richtig beurtheilt zu haben. Aus dem rothen oder rothbraunen Pigmentbecher soll sich ein schmaler schwarzer Ring hervorheben, „etwa der Chorioidea zu vergleichen“, und von diesem eine dritte metallisch glänzende Schicht als „Iris“ vorstehen, die eine Pupille begrenze, aus welcher der lichtbrechende Körper hervorquillt. Durch denselben sehe man auf die weissliche oder bläuliche Retina, auch sei in diesem lichtbrechenden Körper bei *Cyprois (Notodromas) monacha* eine noch stärker lichtbrechende Kugel (Linse) enthalten.

Ich habe die Augen von *Cypris strigata* O. Fr. Müll., *virens* Jur., *pubera* O. Fr. Müll. und *Notodromas monacha* O. Fr. Müll. auf Schnittserien näher untersucht, nachdem ich mich theils an lebenden Thieren, theils an Isolationspräparaten über Lage und allgemeine Gestaltung derselben orientirt hatte. Obwohl die erstere bereits hinreichend bekannt und aus zahlreichen Abbildungen der früheren Autoren ersichtlich ist, gebe ich doch zur Orientirung über die Lage und Form eine nach einem Weingeistexemplare von *Candonella brachyura*¹⁾ (*Candonia brachyura*) Hell. entworfene Abbildung, welche den vorderen, sowie den linksseitigen Abschnitt des dreitheiligen Auges zur Darstellung bringt (Taf. I, Fig. 1).

Jeder der drei median zusammenstossenden Pigmentbecher besteht aus dicht zusammengelagerten, rothbraunen bis gelblichen Pigmentkörnchen, deren Grösse innerhalb gewisser Grenzen variiert. Nach innen zu, wo die kleineren gelblichen Pigmentkörnchen lagern, folgt eine metallisch glänzende Schicht von ansehnlicher Dicke, die den Pigmentbecher von innen auskleidet. Dieselbe erscheint aus kleinen glänzenden Flittern zusammengesetzt, welche in ihrer Aneinanderfügung den Anschein einer welligen Längsfaserschicht erzeugen (Fig. 7') und die Bedeutung eines das Licht reflectirenden Tapetums besitzen, ähnlich dem Tapetum, welches Sigm. Exner²⁾ im Facettenauge zahlreicher Malacostraken, ins-

¹⁾ Für diese von Heller in Tirol aufgefundene Form, welche ich nach einigen von dem Autor mir gütigst übersandten Weingeistexemplaren untersuchen konnte, muss nach Analogie der Gattung *Cypridopsis* mit Rücksicht auf die ganz rudimentären Furcaglieder eine neue Gattung aufgestellt werden, für die ich, da inzwischen die Bezeichnung *Candonopsis* schon vergeben worden ist, *Candonella* vorschlage.

²⁾ Sigm. Exner, die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. Leipzig und Wien 1891.

besondere Decapoden beschrieben hat. Wahrscheinlich entspricht dieses Tapetum der von Zenker unterschiedenen dritten Pigment-schicht, welche nach ihm metallisch glänzend ist und als Iris die Pupille begrenzen sollte. Bei *Notodromas* erscheint dieselbe besonders mächtig und von einer mosaikförmigen Anordnung der Elemente, welche an die Structur des schillernden Stratums in der Körperbedeckung der Sapphirinen erinnert und in der That auch bei auffallendem Lichte einen ganz ähnlichen in's Violette spielenden Farbenschiller veranlasst.

In dem breitgezogenen, relativ grossen Auge von *Cyclocypris* (Fig. 2) habe ich die Innenschicht in einfacherer Form lediglich aus gleichgrossen, mosaikförmig angeordneten, gelben Pigment-körnchen zusammengesetzt gefunden.

Die helle, lichtbrechende Füllungsmasse jedes Augenbechers wird von einer Lage hoher Sehzellen und der diesen aufliegenden Linse gebildet.

Gewöhnlich findet man auf dem Schnitte die Sehzellen nur in einem Theilabschnitt, nur selten in ganzer Länge getroffen und überzeugt sich alsbald, dass der Nerv von der äusseren, dem Pigmente abgewendeten Seite unter der Linse in das Auge eintritt und dass demgemäß seine Fasern in die Distalenden der scharf abgegrenzten cylindrischen Zellen der Retina übergehen. In dieser Aussenzone liegen auch die Kerne, die sich als rundlich ovale, einen grossen Nucleolus enthaltende Bläschen erweisen. Der entgegengesetzte, dem Tapetum zugekehrte Abschnitt der Sinneszelle enthält die für die Lichtperception so wichtige Stäbchen-ausscheidung, welche morphologisch und physiologisch als Charakter der Sehzelle gelten muss. Wo wir dies Stäbchen in Augen-ähnlichen Organen vermissen, handelt es sich vielleicht nur um für die Wärmestrahlen des Lichtes empfängliche Sinneszellen, während das Vorhandensein eines cuticularen Stäbchens mit Rücksicht auf die wohl begründete Annahme, dass dasselbe die Uebertragung der Lichtbewegung in Nervenbewegung vermittelt, auf Lichtperception hinweist.

Jede Zelle enthält ein langgestreckt kegelförmiges, mit der Basis dem Pigmente zugekehrtes Stäbchen, das jedoch nicht genau ventral eingelagert, sondern peripherisch der zarten Membran von der Innenseite angelagert zu sein scheint (Fig. 3, 4, 7). An mittelst Chrom-Essigsäure entkalkten und dann mit Hämatoxylin tingirten Präparaten färbt sich die Substanz der etwas aufgequollenen Stäbchen sehr intensiv, und da dieselben an Horizontal-

schnitten meist im schrägen Querschnitt getroffen werden, so war ich anfangs zu der irrgen Deutung derselben als Kerne (einer zweiten Reihe) veranlasst, die jedoch bei näherer Verfolgung der Gebilde, insbesondere an Carminpräparaten, ihre Aufklärung und Berichtigung fand. Auch die Zahl der stäbchenhaltigen Sehzellen in der Retina lässt sich durch Zählen der Kerne im Längs- und Querschnitte annäherungsweise feststellen und zwischen 24 und 30 in jedem Auge bestimmen, so dass die Gesammtzahl der percipirenden Elemente in dem dreitheiligen Stirnauge auf 70 bis 90 zu schätzen sein dürfte. Der äussere, aus dem Pigmentbecher vorragende Theil des lichtbrechenden Körpers ist eine scharf begrenzte, vorne kugelig vorgewölbte, nach der Retina zu etwas abgeflachte Linse von ziemlich flüssiger Substanz und verhältnissmässig schwacher Lichtbrechung. (Fig. 3, 8 u. 9. L.) Die Art der Einlagerung gestattet sehr wohl den Vergleich der Oeffnung eines Pigmentkörpers mit einer Pupille, und schon W. Zenker bemerkte ganz richtig, dass die Weite derselben nicht überall dieselbe und besonders eng bei *Cypris monacha* sei.

Während bei *Cypris* und Verwandten die drei Pigmentbecher eng zusammengedrängt aneinander stossen und so den Eindruck eines einheitlichen Medianauges veranlassen, erscheinen dieselben bei *Notodromas* (Fig. 8 u. 9) weit auseinander gerückt, so dass bereits W. Zenker zwei getrennte Seitenaugen von einem medianen, mit jenen durch schwarze Stiele verbundenen Augengehirn unterscheiden konnte. In Wahrheit treten jedoch die drei gleichwerthigen Augenbecher auch hier median zusammen, indem die einander zugewendeten Partien der Pigmentbecher durch lange Stiele miteinander verbunden sind, nur die distalen Abschnitte liegen als erweiterte, die Retinazellen und Linse umschliessende Becher in weitem Abstande von einander entfernt.

Vergleichen wir das Medianauge der Cypridiniden, welches in einer Stirnerhebung über dem Frontalgriffel zwischen den grossen zusammengesetzten Seitenaugen liegt¹⁾, so finden wir daselbe von nahezu derselben Form und Structur, nur vermissen wir trotz des viel bedeutenderen Umfanges und der beträchtlich vermehrten Zahl von Retinazellen eine Linse. Die drei Pigment-

¹⁾ C. Claus, Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1873, Bd. XXIII, Tafel X. Derselbe, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876, Taf. XVII, Fig. 3, 4.

becher liegen mit ihren convexen Seiten dicht zusammengedrängt (Fig. 10—16) unmittelbar einander an. Ueber die flach vorgewölbten, lichtbrechenden Körper, welche lediglich dem Stratum der hohen Retinazellen entsprechen, breitet sich eine zarte, bindegewebige Membran aus, welcher die oval bis stäbchenförmig gestreckten Kerne angelagert sind (Fig. 10—13 n').

An diese, die drei Augenabschnitte zu einem einheitlich abgeschlossenen Complexe umschliessende Hüllhaut setzt sich an den hinteren Enden der beiden Seitenstücke je ein bindegewebiges Befestigungsband an (Fig. 10, Lg), dagegen vermochte ich keine herantretenden Muskeln nachzuweisen. Obwohl ich bereits die dreitheilige Form des Auges von *Asterope* in ventraler und seitlicher Lage abbildete, liess ich dieselbe früher im Text unberücksichtigt, erkannte aber in dem lichtbrechenden Körper der beiden Seitenhälften „zwei Reihen lichtbrechender Zapfen“, sowie eine „streifige, mit grossen Kernen untermischte Unterlage nervöser Natur“, wie ich in gleicher Weise auch in dem colossalen Stirnauge von *Eumonopia*¹⁾ flaveola „Kerne und Ganglienzellen streifiger Nervensubstanz und eine Fülle von Zapfen, welche bilateral gruppirt sind“, beobachtete und abgebildet²⁾ habe. Diese Gebilde entsprechen den in jedem Pigmentbecher eingelagerten Sehzellen, in deren streifigem Inhalt bei der früheren Art der Untersuchung keine scharfe Begrenzung der Zellcontouren nachweisbar war, sowie den peripherisch gelegenen Kernen und den ventral dem Pigmente zugewandten cuticularen Stäbchen, welche ich als Zapfen bezeichnet hatte. An guten, nach der bekannten Methode hergestellten und tingirten Quer- und Längsschnitten treten die Zellcontouren an einzelnen Stellen deutlich hervor, und man sieht in dem peripherischen, verbreiterten Theil der cylindrisch gestreckten Zelle den Kern, in dem entgegengesetzten, verjüngten Abschnitt das glänzende, stark lichtbrechende Stäbchen eingelagert. In den ersten tritt die Nervenfaser ein, während das frei abschliessende, stäbchenhaltende Endstück sich dem Pigmentbecher zukehrt. So sieht man an horizontalen Längsschnitten (Fig. 10, 11) die Kerne innerhalb der zuweilen weit abgehobenen Bindegewebshülle in dichter Reihe folgen und dem ent-

¹⁾ Da Lubbock bereits früher eine Pontelliden-Gattung „*Monops*“ genannt hatte, werde ich anstatt „*Monopia*“ die Bezeichnung „*Eumonopia*“ verwenden.

²⁾ C. Claus, Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXIII, Taf. XI, Fig. 23.

sprechend die glänzenden, stiftförmigen Stäbchen an der Pigmentseite der Länge nach neben einander gelagert. Da im Querschnitt 5—6, im Längsschnitt etwa 20 Zellkerne in einer Reihe liegen, so dürfte sich die Zahl der Elemente in jedem Seitenauge — und Gleiches gilt für den ventralen Becher — auf circa 100 belaufen. Die drei neben einander an der Ventralseite des Vorderhirnes entstehenden Sehnerven treten wie bei *Cypris* in die Aussenzone der Retina ein, und zwar, wie man durch Vergleichung geeigneter Quer- und Transversalschnitte bestimmt, von der dem Gehirn zugewendeten hinteren Seite aus.

Eine ausserordentlich mächtige Ausbildung zeigt das im Grunde des Pigmentbechers als dickes, fast schalenförmig gesondertes Stratum gestaltete Tapetum; dasselbe zeigt im Querschnitt eine faserige Structur, im Flächenschnitt aber überzeugt man sich, dass es ganz ansehnliche, messinggelb glänzende Schüppchen sind, deren Fläche der Höhlung des Bechers, somit der Stäbchenzone der Retinazellen zugewandt sind, welche sich schichtweise in Reihen anordnen und im Querschnitt den Anschein von Fasern veranlassen.

Die ziemlich regelmässige, fast mosaikartige Anordnung der flachen Schüppchen in Längs- und Querreihen dürfte die Ursache des Sapphirinen-ähnlichen, wenn auch minder ausgeprägten Farbenschillers sein, den das Tapetum an günstigen Flächenschnitten bei auffallendem Lichte hervorruft. Die aufliegende schwarze Pigmentschicht besteht aus kleineren und grösseren, dicht zusammengedrängten rothbraunen Pigmentkügelchen. Gewiss ist die Reflexion der Lichtstrahlen im Auge des lebenden Thieres eine sehr vollständige und zum Leuchten im Dunkeln¹⁾ in hohem Grade befähigt,

¹⁾ Ad. Garbini, welcher sich vor einigen Jahren im zoolog. Institute in Wien auf meine Veranlassung mit dem Organismus der Cypridina beschäftigte und denselben auf Schnittserien untersuchte, hat, wie ich dann später erfuhr, eine Schrift: „Contribuzione all'anatomia ed alla istiologia delle Cypridinae“ publicirt und in derselben auch Einiges über das Medianauge und über den Stirntentakel mitgetheilt. Wenn derselbe meine früheren, über diese Sinnesorgane veröffentlichten Mittheilungen verstanden und demgemäß berücksichtigt hätte, so würde er gewiss zu einer besseren Deutung mancher richtig beobachteter Einzelheiten gelangt sein. Garbini beschrieb an den Sehzellen einen vorderen kernhaltigen Abschnitt und einen verschmälerten, langen hinteren Abschnitt, der sich bei Behandlung mit Borax-Carmin lebhaft tingire. Dass dieser das cuticulare Stäbchen repräsentirt und dem von mir bereits als Zapfen unterschiedenen Gebilde entspricht, blieb ihm ebenso wie die Lagenbeziehung des Nerven zu den Retinazellen unbekannt. Ganz richtig unterschied er aber am Pigmentbecher die schwarze Pigmentlage von dem dickeren,

wie denn auch die neuerdings beobachtete Lichtausstrahlung von besonderen Leuchtorganen auf das nächtliche Leben der Cypridines hinweist.

Eine ausserordentliche Grösse erreicht das Medianauge bei der leider nur im weiblichen Geschlecht bekannt gewordenen, der Seitenaugen vollkommen entbehrenden Gattung *Eumonopia*. Auch die Zahl der Elemente ist eine vermehrte, wenn auch nicht im Verhältniss zum Umfang des Pigmentkörpers, da die Grösse derselben und insbesondere der langgestreckten Stäbe in beträchtlichem Masse zugenommen hat (C. Claus, l. c. Taf. XI, Fig. 23). Das Volum dieses Auges übertrifft das der *Cypridina mediterranea* um mehr als das 20fache, während der dreitheilige Bau, sowie die Structur im Wesentlichen übereinstimmt.

2. Branchiopoden (Taf. I, Fig. 17—19; Taf. II; Taf. III, Fig. 1—3).

Am genauesten dürfte aus dieser Entomostraken-Gruppe das Medianauge von *Branchipus* bekannt geworden sein, von welchem ich schon in meiner älteren Abhandlung eine zutreffende, wenngleich nicht erschöpfende Beschreibung gab, die dann in der später folgenden monographischen Darstellung des Organismus wesentlich vervollständigt wurde. Auch jetzt vermag ich an dem Auge der lebenden, nach Auflösung der Dotterkörnchen ziemlich aufgehellten Larve kaum mehr zu sehen, als was ich vor 18 Jahren¹⁾ beschrieben und abgebildet habe. Es scheint der ventrale unpaare Abschnitt mit den seitlichen Hälften des Auges nicht vollkommen gleich gross zu sein; schon der hinzutretende mediane Nerv ist bedeutend stärker als die Nerven der Seitenaugen, und das dem Pigment ansitzende Zellenlager, in welches die Nervenfasern eintreten, ist im Vergleiche zu den lichtbrechenden Einlagerungen der Seitenabschnitte so mächtig, dass ich dasselbe als Ganglion zu deuten veranlasst wurde. Man sieht besonders schön an jüngeren Larven, wie jede der birnförmigen ganglienähnlichen Zellen dem Pigmente zugekehrt ist und mit ihrer verschmälerten, stielförmig

transparenten Stratum, ohne dieses jedoch als Tapetum zu erkennen, obgleich er hervorhob, dass die Oberfläche des prismatischen Auges „una luce quasi fosforecente“ reflectire.

¹⁾ C. Claus, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Brauchipus stagnalis* und *Apus canceriformis*. Göttingen 1873, pag. 22 (Taf. I, Fig. 5'; Taf. III, Fig. 8; Taf. IV, Fig. 11, 13').

ausgezogenen Spitze dem Nerven zugewendet, in eine Faser des Nervenfaserbündels übergeht (Fig. 19). An dem seitlichen Augenabschnitt ist die Structur der lichtbrechenden Füllung am lebenden Thiere nicht bemerkbar, man findet dieselbe nach hinten in einen ansehnlichen Zapfen ausgezogen, welcher mittelst eines zarten Bandes (Fig. 17, Lg) dorsal befestigt ist und median- und lateralwärts etwas beweglich ist. Das Nervenstämmchen tritt von hinten her zum Seitenauge, welches im vorgeschrittenen Larvenalter gestreckter erscheint und in seiner flachen, schalenförmigen Höhlung die mässig hohe Schicht von Nervenzellen aufnimmt. In der späteren Arbeit, aus der ich zwei beztigliche Figuren reproducire (Fig. 18, 19), habe ich dieselbe näher beschrieben und abgebildet, sowie den vom hinteren Ende des seitlichen Augenabschnittes ausgehenden Faserzug als Muskel gedeutet. Für die beiden seitlichen Nerven wurde bemerkt, dass dieselben an der Pigmentseite eintreten, während ich für den vorderen ventralen Augenabschnitt die Einstrahlung der Nervenfasern von der Aussenseite ähnlich wie am *Argulus*-Auge betonte. Ebenso wurde die Umhüllung des Gesamtauges mittelst einer bindegewebigen, kernhaltigen Membran hervorgehoben und das Vorhandensein derselben mit der Trennung der drei Augenabschnitte von der Hypodermis in Verbindung gebracht, somit auf die Entfernung derselben aus ihrer ursprünglichen ectodermalen Lage hingewiesen.

Ich kann den früheren Angaben hinzufügen, dass auch die Nervenfasern der seitlichen Augenhälften von der Peripherie aus in die Sehzellen eintreten, deren Kerne ebenfalls peripherisch liegen und dass sich die freien Enden jener dem Pigmente zukehren, an dessen Innenseite ich kein besonderes Stratum als Tapetum entwickelt fand. Dagegen fehlen die glänzenden Cuticularstäbchen, die ich früher vermisste, keineswegs, wenn sie auch überaus klein sind und sich daher der Beobachtung leicht entziehen. Ich muss daher meine früher ausgesprochene Meinung, dass sich die Function des medianen Auges bei *Branchipus* möglicherweise auf eine Empfänglichkeit für die Wärmestrahlung des Lichtes beschränke, dahin modifiziren, dass dasselbe in gleicher Weise wie bei anderen Medianaugen von gleichem Baue mit Stäbcheneinlagerung in den Enden der Nervenzellen ein für die Lichtempfindung empfängliches Richtungsauge sein dürfte.

An sehr jungen Larven, deren Gewebe noch dicht mit Fettkügelchen erfüllt und getrübt sind, liegen Medianauge und Frontalorgane in nur geringem Abstande vom Gehirn, zu dem sie als

ectodermal gelagerte Abschnitte gehören. Mit dem weiteren Wachsthum rückt das Gehirn tiefer herab und die Augennerven ziehen sich strangförmig aus, der mediane Augennerv erscheint als ein ziemlich starkes Faserbündel, dessen Fibrillen in die birnförmigen Sinneszellen einstrahlen. Dieselben nehmen sich wie unipolare Ganglienzellen aus, so dass ich die zu dem ventralen Augenbecher gehörigen Zellenmassen als Ganglion beschreiben konnte (*Apus und Branchipus*, l. c. pag. III, Fig. 8). Noch vollständiger machen die beiden Frontalorgane den Eindruck von Gehirnfortsätzen, deren birnförmige Nervenzellen sich stielartig in die zu den Vorderlappen des Gehirns herabstrahlenden Fasern ausziehen (Fig. 17). Beide Sinnesorgane bewahren bei *Branchipus* die ectodermale Lage und während das ursprünglich mit denselben wohl unmittelbar zusammengehörige, ectodermal entstandene Gehirn in die Tiefe herabrückt, heben sich die Faserbrücken, welche die Verbindung aufrecht erhalten, als Nervenstämmchen ab (Fig. 18). So erscheint das Medianauge von *Branchipus*, welches überhaupt nach Lage und Bau einen recht ursprünglichen Zustand wiederholen dürfte, in den jüngsten Larvenstadien überaus geeignet, unsere Vorstellung von den genetischen Beziehungen von Sinneszellen und Ganglienzellen, von Sinnesorganen und Gangliencentren im Nervensystem, wie wir sie auf dem Gebiete der Coelenteraten gewonnen haben, auch auf dem der Gliederthiere zu erhärten. Das Medianauge dürfte ebenso wie die beiden frontalen Sinnesorgane ihrer ersten Anlage nach auf Zellengruppen der Scheitelplatte, von der aus wir nach dem gegenwärtigen Stande der wissenschaftlichen Erfahrungen die oberen Schlundganglien der Gliederthiere ableiten haben, zu beziehen sein.

Das Medianauge von *Apus* (*A. cancriformis*) ist besonders schön an vorgeschrittenen Jugendformen von circa 5 Mm. Körperlänge zu untersuchen und schliesst sich im feineren Bau dem *Branchipusauge* im Wesentlichen an (Taf. III, Fig. 2). Die drei Pigmentschalen des vom Frontalrande weiter abgerückten und mehr ventral gelegenen Auges sind lang gestreckt und ziemlich flach. Auf eine ziemlich mächtige Lage schwarzbrauner und röthlichgelber Pigmentkörper folgt, der hohen Retina zugewendet, eine helle streifige Schichte, welche als Tapetum fungiren dürfte. Die Zellen der Retina, von denen wohl nahezu hundert in jedem Augenbecher liegen, sind schlank und fast stäbchenförmig gestreckt, mit einem grossen, Nucleolus führenden Kern in der bauchig aufgetriebenen Basis (Taf. III, Fig. 3). Das dem Pig-

mente zugewandte freie Ende enthält die Cuticularausscheidung als kurzes, aber dickes, nicht überall gleich deutlich hervortretendes Stäbchen.

Bei den beschalten Branchiopodengattungen, von denen ich *Estheria (ticiniensis)* und *Limnetis (brachyura)* habe untersuchen können, erreicht das Medianauge eine ausserordentliche Grösse und übertrifft an Umfang die über demselben median zusammengerückten und wie bei den Cladoceren zu einem Doppelauge verbundenen Dorsalaugen, deren Ganglion, ebenso wie das Augenganglion der Cladoceren¹⁾ (*Daphnia*, *Sida*, *Lepidodora* etc.) die von mir für *Branchipus* beschriebene Gliederung wiederholt.

Wie bereits aus der seitherigen Beschreibung der Estherien bekannt ist, erscheint das Medianauge bei seitlicher Betrachtung des Thieres als grosser, dreiseitiger Pigmentfleck in dem schnabelförmig vorspringenden, nach beiden Geschlechtern etwas verschiedenen gestalteten Stirnfortsatze, in welchem auch die mächtig entwickelten, aus zahlreichen Sinneszellen zusammengesetzten Frontalorgane ihre Lage haben. Dasselbe Bild vom Pigmentkörper des Auges bietet auch der Medianschnitt (Taf. II, Fig. 1; Taf. III, Fig. 1), doch nimmt man an demselben weiter wahr, dass die nach hinten gerichtete Spitze, in welche der ziemlich geradlinige dorsale Schenkel und der etwas convex vorgewölbte hintere, dem Gehirn (Cr) zugewendete Schenkel zusammenlaufen, durch eine fadenförmige, mit Pigmentkörnchen erfüllte Verlängerung bis zur Einstülpungsöffnung der dorsalen Augenkapsel sich fortsetzt und hier durch mehrere Ausläufer am Integumente fixirt ist. Diese letzteren sind sehnige Fäden, doch sind vielleicht unter denselben auch Muskelemente vorhanden, durch welche das Auge in der Medianebene um eine Querachse etwas gedreht werden könnte. Auch hier sind, wie die nähere Untersuchung auf Querschnitten ergibt, drei Augenbecher vorhanden, deren flache Pigmentschalen sich in der Mittellinie zusammenlegen und das Bild des dreiseitigen Pigmentfleckes veranlassen, zwei seitliche, zu deren Begrenzung der dorsale und hintere Schenkel gehören und eine ventrale, schräg nach vorne gerichtete Pigmentschale, durch deren Mitte der vordere Schenkel

¹⁾ Der gewöhnlich als Opticus beschriebene Nerv entspricht lediglich dem Stratum der Nervenbündel. Hier sitzt das Ganglion opticum dem Gehirne unmittelbar an, während bei *Estheria* und *Limnetis*, wie bei *Branchipus* ein mehr oder minder lang gezogener Sehnerv (No) zwischen beiden auftritt.

hindurchgeht. Jede Schale setzt sich aus einer äusseren pechschwarzen Pigmentlage und einer das Innere der concaven Fläche auskleidenden viel dickeren röthlichbraunen Lage, welcher die Retinazellen anliegen, zusammen. Die erstere wird aus verhältnissmässig grossen Kugeln (Fig. 8" e) gebildet, welche wie Perlen in doppelter Schicht aneinander gedrängt liegen, während die zweite Lage aus sehr kleinen röthlichen Pigmentpartikelchen (Fig. 8" i) besteht, durch deren dichte Häufung die innere Lage eine verhältnissmässig dunkle, bräunliche Färbung erhält. Die seitlichen Schalen erscheinen jede aus einer vorderen und hinteren Hälften zusammengesetzt, so dass man an den rechts und links folgenden Sagittalschnitten den Eindruck erhält, als wenn ausser der medialen, ventralwärts gewendeten, eine vordere und hintere Pigmentschale vorhanden sei.

Querschnitte (Taf. II, Fig. 6 und 7) und Frontalschnitte (Taf. II, Fig. 4 und 5) lassen über die Richtigkeit der gegebenen Zurückführung keinen Zweifel und zeigen weiter, dass die seitlichen Augenhälften, deren Sehzellenstratum in Form eines Kugelsegmentes aus der Pigmentschale hervortritt, starke seitliche Vorwölbungen der Stirnplatte veranlassen, sowie ferner, dass das Medianauge in einem Blutsinus suspendirt ist. Da im Querschnitt, von den verjüngten Enden der Schalen abgesehen, etwa 6 bis 7, im Längsschnitt 10 bis 12 Nervenzellen liegen, so dürfte sich die Zahl derselben in jedem Augenabschnitte auf etwa 70 belaufen. Sehr schön ist der Eintritt der Nervenfibrillen und die längsstreifige Structur des Protoplasmas derselben zu beobachten. Am Vorderende der beiden mächtigen, birnförmigen Hirnhälften findet sich ein lobusähnlicher, an seiner unteren Fläche mit Ganglienzellen belegter Anhang (L. o.), aus welchem die drei Nerven für das mediane Auge und dem mittleren derselben angelagert, die Frontalnerven (N fr), entspringen. Die seitlichen Nerven (N' N') wenden sich schräg aufwärts zur Oberfläche der seitlichen Augenabschnitte, an welcher sie sich unterhalb der zarten bindegewebigen Hülle in die zu den einzelnen Sehzellen eintretenden Fibrillenzüge auflösen (Fig. 8 b). Das Gleiche gilt für den medianen Nerven, von dem man an Schnitten kleine Fibrillenbündel in die kegelförmig zugespitzten Enden der Nervenzellen einstrahlen sieht. Im Innern der Zellen selbst ist die feinstreifige Structur durch die ganze Länge bis zum freien abgestutzten Endstück zu verfolgen. Dieses haftet der Pigmentschicht an, deren Begrenzungsfläche durch zwischen die Zellen sich vorschiebende, kurze Fortsätze und hier und da längere Aus-

läufer uneben erscheint, so fest an, dass dasselbe leicht von der Nervenzelle abreisst. Es ist deshalb auch schwer, sich von dem Lagenverhältniss der kurzen stiftförmigen Cuticularstäbchen genaue Rechenschaft zu geben und zu bestimmen, ob immer nur ein einziges, oder, wie es den Anschein hat, zwei oder gar drei derselben zu einer Zelle gehören.

Bei *Limnetis*, deren Kopf wie bei *Daphnia* frei aus den Schalenklappen vorsteht und sich in einen langen rüsselförmigen Kopf-Fortsatz auszieht, liegt das Medianauge fast unmittelbar unter dem zusammengesetzten Dorsalauge und besitzt eine verhältnismässig noch bedeutendere Grösse (Taf. II, Fig. 9). Im Zusammenhang mit dem etwas abweichend gestalteten Seitenabschnitte desselben zeigt der mediale Sagittalschnitt durch den Pigmentkörper eine veränderte Form der Umrisse, indem der vordere Schenkel des dreiseitigen Pigmentfleckes stark convex vorspringt, der hintere und der ventrale Schenkel aber concav ausgebuchtet sind und in einen schmalen Streifen zusammenlaufen. Die vordere Hälfte jedes Seitenabschnittes bildet einen unverhältnismässig grossen Becher, welchen der bei weitem grössere Theil der Retinazellen ausfüllt (Fig. 10—13). Immerhin bleibt die Zahl derselben *Estheria* gegenüber beträchtlich zurück und dürfte, nach einer Serie von Querschnitten zu urtheilen, kaum mehr als etwa 16—20 betragen. In dem nach vorn gerichteten ventralen Becher habe ich überhaupt nur zwei Paare von Zellen nachgewiesen, von denen das vordere einen ausserordentlichen Umfang erreicht. Ueberhaupt sind die Retinazellen von ungleicher Grösse und auch die hinteren Sehzellen des Seitenauges, von denen nur zwei Paare dem flachen hinteren Theil der Pigmentschale angehören, treten wie die des ventralen Auges durch ihren Umfang hervor. Die obere (Tz') und untere (Tz'') Sehzelle des letzten Paares ragen frei aus dem Pigmente hervor (Fig. 9), so dass die der rechten und linken Augenhälfte median einander fast berühren (Fig. 15—19, Tz' , Tz''). Auch hier ist die fibrilläre Structur des Protoplasmas und der Eintritt der Nervenfibrillen in dasselbe ebenso schön wie bei *Estheria* zu verfolgen. Am Vorderende des Gehirns findet sich der gleiche als Lobus opticus zu unterscheidende Vorsprung, welcher die Nerven zum Medianauge, sowie die beiden sehr umfangreichen Nerven (N_{fr}) zum frontalen Sinnesorgan entsendet. Die beiden seitlichen Nerven ($N' N'$) sieht man an Sagittalschnitten zur Oberfläche der Seitenbecher emporsteigen und in die Retinazellen einstrahlen, und vermag dieselben an Querschnitten von Schnitt zu Schnitt an der hinteren Grenze des

Auges mit dorsal aufsteigenden Fibrillenbündeln zu verfolgen (Fig. 12—19, N' N').

Das Pigment schliesst sich in seinem Verhalten an das beschriebene des *Estheria* Auges an; doch sind die schwarzen Pigmentkugeln von geringerer Grösse und die Pigmentpartikelchen der inneren viel dickeren Lage (Fig. 9 und 10, G p) von schwefelgelber Färbung. Diese Lage scheint ihrer Bedeutung nach einem Tapetum zu entsprechen.

Cuticulare Stäbchen von Stiftform habe ich nicht nachweisen können, dagegen unmittelbar an der Grenze des gelben Tapetums und der Retinazellen in den letzteren mattglänzende Körperchen von geringer Grösse beobachtet, welche vielleicht die gleiche Bedeutung haben und den glänzenden Kugelchen im Auge der Daphniden entsprechen möchten.

3. Cladoceren (Taf. III, Fig. 4—6).

Von dem Medianauge der Daphniden ist bereits bekannt, dass dasselbe nach Gestalt und Grösse in den einzelnen Gattungen bedeutende Abweichungen zeigt und unter mannigfachen Reductionen schliesslich vollkommen verschwinden kann. Am genauesten dürfte das Auge bislang für *Daphnia pulex* (*magna*) und *similis* dargestellt worden sein. Leydig unterschied an demselben bereits eine kleeblattartige Hirnportion, welche deutlich aus mehreren geschwänzten Zellen (oder bipolaren Ganglienkugeln) bestehe und beschrieb in dem Pigmentfleck eingepflanzte, stark lichtbrechende Körperchen, „welche sehr an die Krystallkugel des wirklichen Auges erinnern“. Ich habe später an dem in der Profillage dreiblätterig erscheinenden Organe drei Nerven und denselben entsprechend eine ventrale und zwei seitliche Abschnitte unterschieden und dieselben den drei Abschnitten des Cyclops- und Cypris-auges gleichgesetzt. Ebenso habe ich Leydig's Darstellung bezüglich des vom Nebenauge an die Haut abgehenden Nerven, der zum Beweise der nervösen Unterlage als Hirnportion dienen sollte, dahin richtig gestellt, dass derselbe den Frontalnerven entspricht und dem Auge nur anliegt (l. c. pag. 374). Gleichwohl war mir die Deutung der Theile nicht vollständig gegückt und ich glaube nach nochmaliger Untersuchung und unter Hilfenahme von Quer- und Längsschnitten eine zutreffendere Beurtheilung der Augentheile von *Daphnia pulex* = *magna* geben zu können. Der in der Seitenlage des Thieres nach hinten und unten gekehrte

Lappen, welcher mit knieförmig gebeugtem Stiel vom Gehirn entspringt, ist nicht der mediane Augenabschnitt, wie ich früher vermeinte, sondern der dem Beobachter zugewendete seitliche Abschnitt, der Stiel desselben einer der beiden seitlichen Augennerven, der an der medialen Ecke jedes Vorderhirnlappens entspringt. Der in Leydig's Abbildung (Leydig, l. c. Taf. I, Fig. 6) als Stiel bezeichnete Theil, durch den das Ganglion mit dem Gehirn verbunden sei, welcher von mir (Claus, l. c. Taf. XXVI, Fig. 8, 9) als der paarige Nerv gedeutet wurde (Taf. III, Fig. 4 St), entspricht dem Mediannerven und den beiden zum Frontalorgan tretenden Nerven, in welch letzteren je ein Kern eingelagert ist (vergl. die Nerven des Frontalorgans der *Halocypriden*). Der von mir früher als vorderer, vierter oder accessorischer Lappen bezeichnete Theil, von dessen Spitze Leydig den Nerven zur Haut (Frontalnerven) treten lässt, ist die nach vorne (V A) gerichtete Retina des unpaaren ventralen Bechers, zu welchem der den Frontalnerven angelagerte unpaare Stiel gehört. Die von Leydig als Ganglienzellen bezeichneten Zellen sind die Retinazellen, in welche die vom Gehirn abgehenden Nerven ($N' N'$), als winklig oder knieförmig gebogene Stiele, von der äusseren dem Pigmente abgewendeten Seite eintreten. Der Eintritt des medianen Nervenstieles in den medianen Augenabschnitt entzieht sich der Beobachtung, doch kann kein Zweifel darüber obwalten, dass die Nervenfasern von der Aussenseite in die Zellen der Retina übergehen. In jedem Augenbecher sind nicht zwei, wie ich früher glaubte und wie auch Leydig darstellt, sondern vier Sehzellen enthalten, wovon man sich an sagittalen (Fig. 4) und Querschnitten (Fig. 5 und 6) überzeugt. Im lebenden Zustand gewahrt man oft einzelne stark glänzende Kügelchen im Innern der Sehzellen an der Pigmentseite. Es sind dieselben Gebilde, welcher Leydig als krystallkegelartige Gebilde Erwähnung that und von denen ich bemerkte, dass sie aus dem Pigmentfleck in die Substanz der Nervenzellen hineinragten. Ob es sich um Fettkügelchen oder um cuticulare Ausscheidungen handelt, wage ich nicht zu bestimmen. Der Umstand, dass ich dieselben an gefärbten Schnittpräparaten nicht erhalten fand, dürfte für die erstere Deutung sprechen, während andererseits das Vorkommen ähnlicher an Schnitten erhaltener Körperchen in den Retinazellen des Limnetisauges die zweite Auffassung unterstützt.

4. Arguliden (Taf. III, Fig. 7—10).

Das grosse Medianauge von *Argulus foliaceus*, welches von Leydig und später von mir beschrieben wurde, schliesst sich in seiner, wenn auch mehr abgeflachten Gestalt, sowie in der feineren Structur dem Branchiopodenauge an. Ich kann der Kürze halber auf die in meiner Argulusschrift gegebene Darstellung, aus der ich die Fig. 7, Taf. III, reproducirt habe, hinweisen, zumal dieselbe auch von Leydig in seiner neueren Arbeit bestätigt wurde; jedoch habe ich nunmehr die Deutung dahin zu modifiziren, dass die breiten, Nervenstäben verglichenen Fasern mit zwischen eingelagerten Kernen oder, nach Leydig's Beschreibung, dreifächerig gestellten Streifen mit hellen Kernen die Retinazellen sind, an deren Aussenseite die Nervenfibrillen eintreten, während die nach dem Pigmente zugekehrten Enden, wie ich hinzufügen kann, kurze, glänzende Stäbchen enthalten. Merkwürdigerweise hat Leydig, obwohl er das Vorhandensein der beiden seitlichen Nerven constatirt, den dritten, in den vorderen Augenabschnitt eintretenden Nerven als solchen nicht anerkannt, indem er an jenem nur die Verbindung mit dem Neurilemm der oberen Hirnanschwellung nachzuweisen vermochte und diese Verbindung als Anheftungsband deutete.

Ich darf über die Haltlosigkeit dieser in einem negativen Befunde begründeten Ausstellung an meiner früheren Darstellung hinwegschreiten, da ich die letztere an Schnittpräparaten (Taf. III, Fig. 8—10) verificiren konnte; überdies im Hinblick auf die vergleichenden Befunde, insbesondere des Branchiopodenauges, kein weiterer Zweifel besteht.

In gleicher Weise haben sich meine Angaben über die Bildung des Pigmentkörpers als richtig erwiesen, nicht nur über die Zusammensetzung jedes Pigmentbechers aus zwei Seitenhälften, sondern bezüglich des Vorhandenseins eines inneren, als Tapetum fungirenden Pigmentstratum, welches bei auffallendem Licht einen goldglänzenden Reflex erzeuge. Obwohl Leydig schon in seiner ersten Mittheilung ausser dem rubinrothen, dunklen Pigment ein gelblichweiss glänzendes, den silbernen Pigmentflecken in der Fischhaut vergleichbares Pigment unterscheidet und dasselbe vollkommen richtig aus bläulich schillernden Körperchen bestehen lässt, hat er der Bedeutung desselben als Tapetum auch in seiner zweiten Arbeit mit keinem Worte Erwähnung gethan, wohl weil er noch

immer in der Beurtheilung der drei Lappen¹⁾ als „gangliös“ befangen war. Wenn derselbe Autor nun doch in seiner jüngsten Arbeit²⁾ über Argulus (pag. 19) den dreilappigen Hirnanhang als „Stirnauge“ bezeichnet und sich zu der Vorstellung bekennet, in demselben „ebensoviel Verwandtschaftliches zu einer Gruppe von pigmentirten Becherorganen wie zu einem Auge“ zu erkennen, so war ihm bei dem Versuche, die letztere Deutung zu prüfen, wiederum der Umstand hinderlich, dass er, anstatt das Stemma zur Vergleichung zu wählen, das zusammen gesetzte Auge heranzog und den durch förmliche Spaltlinien zertheilten Inhalt der hellen, gangliosen Masse, die Nervenzellen, nicht mit den Stäbchen führenden Sehzellen des Punktauges in gleiche Linie stellte, sondern sich durch dieselben an die strahligen Bildungen im zusammengesetzten Auge erinnern liess. Natürlich musste er den weiten Abstand von der Structur der letzteren sogleich einräumen und bemerken, „dass nichts von eigentlichen Nervenstäben und Krystallkegeln zu erblicken“ und ihm „die eigentliche Zusammensetzung des in Rede stehenden Organs nicht ganz klar geworden“ sei.

Besonders lehrreich sind auch etwas schräg geführte Schnitte durch das Vorderhirn und den medianen Augenbecher, auf welchen man das enge mosaikartige Netz der Endabschnitte der Sehzellen zum Theil mit den Einlagerungen ihrer Stäbchen, sowie die drei Nervenursprünge am Gehirn im Querschnitt getroffen findet (Fig. 10 N, N' N').

5. Copepoden (Taf. III, Fig. 14—16, Taf. IV).

Nachdem ich bereits für zahlreiche freilebende Copepoden die schon von Dana beobachtete Dreitheiligkeit des Copepodenauges der herkömmlichen Anschauung von dem x-förmigen Pigmentfleck des Cyclopsauges gegenüber dargethan und auch die absonderlichen Augenformen der Corycaeiden auf die drei von einander getrennten und theilweise höher differenzierten Augenabschnitte (Frei lebende Copepoden, l. c. pag. 46), „die paarigen und das mediane

¹⁾ Die schwache Einkerbung, welche Leydig an den hinteren Lappen des Larvenstadiums als Besonderheit beschreibt, entspricht lediglich der Grenze des sich stärker abhebenden Eintrittsnerven, der „dicklichen Spange“, welche den vom Gehirn entspringenden Nerven darstellt.

²⁾ Fr. Leydig, Ueber Argulus foliaceus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1889.

Auge der Sapphirinen auf auseinandergerückte Theile des Cyclops-Auges" (l. c. pag. 49), zurückgeführt hatte, wurde ein wesentlicher Fortschritt für das Verständniss dieser Augenbildungen durch die Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden von Grenacher begründet, welcher auch den Augen von Calanella, Sapphirina und Copilia seine Aufmerksamkeit zugewendet hatte und über das Verhalten des Nervenendapparates, insbesondere über Lage und Zahl der Retinazellen näheren Aufschluss gab. Für Calanella vermag ich die Angaben Grenachers über Zahl und Lage der Retinazellen nach Untersuchungen an Schnittserien von wohlerhaltenen Weinsteinpräparaten als vollkommen zutreffend zu bestätigen. Auch an den bisher nicht näher auf den feineren Bau untersuchten Copepodenaugen, die eine ausserordentliche Fülle von seinerzeit bereits beschriebenen Formverschiedenheiten bieten, scheint die Zahl der Retinaelemente eine geringe zu sein. Doch ist dieselbe meist schwieriger als in dem schönen Calanellaauge festzustellen. In den Augen von Diaptomus castor (Fig. 1, a, b, c), welche ich nach dieser Richtung untersuchte, beobachtet man auf Schnitten in der Peripherie „des lichtbrechenden Körpers“ eines jeden Bechers rundliche Kerne, über welchen noch einzelne spindelförmige kleinere Kerne der bindgewebigen Hülle liegen. Jene gehören zu den Sehzellen, die in den von einer dünnen, aber festen Pigmentkapsel gebildeten Becher hineinragen. Obwohl ich eine Reihe theils frontaler, theils transversaler Schnittserien vergleichen konnte, gelang es mir nicht, die Zahl dieser durch ihr zart fibrilläres Plasma ausgezeichneten Sehzellen mit Sicherheit zu bestimmen. Ich glaubte anfangs nur sechs Kerne nachweisen zu können, bin aber später zu der Meinung gelangt, dass die Zahl der Zellen doch eine noch grössere sein dürfte. Zu den Sehzellen gehören langgestreckte glänzende Stäbchen, welche an manchen Schnitten zu je drei nach einem Punkte zu convergiren schienen (Fig. 1, b) und auf wieder anderen Schnitten in mir die Vorstellung erweckten, als ob ihre dreizackigen Enden den Zellen kappenförmig aufsitzen möchten (Fig. 1, c). Im Detail bedürfen meine Befunde über den feineren Bau des Diaptomus-auges noch weitere Ergänzungen, wenn durch dieselben auch im Allgemeinen die Uebereinstimmung mit dem Calanellaauge, sowie ferner das Vorhandensein von cuticularen Stäbchen constatirt werden konnte. Es würde eine zwar schwierige, aber gewiss recht lohnende Aufgabe sein, die so mannigfaltigen Augenformen der Copepoden auf ihre Besonderheiten in Zahl und Anordnung ihrer Elemente und

das Verhältniss der Sehzellen zum Pigmentkörper einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Augen der *Corycaeiden*, deren Medianauge sich in zwei Seitenaugen und ein medianes Bläschen gesondert hat. Die Pigmentbecher der Seitenaugen sind schlauchförmig ausgezogen mit nach hinten gerichteten oder winklig nach der Medianebene (*Copilia*) gebogenem Blindende. In seiner vorderen Erweiterung nimmt der rothtingirte Pigmentschlauch eine Secretlinse auf, vor welcher das Integument entweder in weitem Abstand am Stirnrand (*Corycaeus*, *Copilia*), oder minder weit entfernt an der Bauchseite (*Sapphirina* ♂) eine Cornealinse erzeugt hat. Nahe der vorderen Erweiterung tritt der Schnerv von der Medialseite des Pigmentschlauches in die aus nur drei Sehzellen bestehende Retina ein, deren grosse Kerne in gleicher Weise wie die durch die Länge des Pigmentschlauches sich erstreckenden drei glänzenden Cuticularstäbe von Grenacher genau beschrieben und abgebildet wurden. Querschnitte (*Sapphirina*) geben ein leichtes und sicheres Hilfsmittel an die Hand, um die Dreizahl der zu den drei Sehzellen gehörigen Cuticularstäbe zu bestätigen.

Wenn wir somit sowohl nach dem Baue als nach der Lage an der Ventralseite des Körpers nicht im Zweifel sein können, die drei Augen von *Sapphirina*, *Corycaeus* und *Copilia* dem Medianauge gleichzusetzen, so fragt es sich, ob die gleiche Deutung auch für das complicirte Auge der Pontelliden zutrifft. Während R. Leuckart¹⁾ die grossen, mit Linsen versehenen Seitenaugen als selbständige paarige Sehorgane, dagegen die ventrale Augenkugel von *Anomalocera* als Aequivalent des Cyclopsauges ansah, eine Auffassung, der auch ich²⁾ mich anfangs anschloss, fand ich mich später (Freilebende Copepoden, pag. 46), nachdem ich mit den Complicationen im Baue des Medianauges von *Temora*, *Dias* und anderen Calaniden bekannt geworden war, zu der Erwägung gedrängt, ob nicht auch die seitlichen Augen der Pontelliden ursprünglich als Theile des Medianauges zu betrachten sein möchten. Für das *Corycaeidenauge* erscheint nun diese Auffassung in der That sichergestellt, für das *Pontellidenauge* wird sie jedoch auf Grund meiner neueren Beobachtungen zurückzuweisen sein. Die seitlichen Augen dieser Copepodengruppe gehören der Dorsal-

¹⁾ R. Leuckart, Carcinolog. Arch. f. Naturgesch. 1859, pag. 260.

²⁾ C. Claus, Ueber das Auge der Sapphirinen und Pontellen. Müller's Arch. 1859.

seite an, an welcher sie sogar wie die zusammengesetzten Augen der Cladoceren und der seitlich comprimirten, beschalten Branchiopoden, wie Limnadia und Estheria, zu einem grossen, beweglichen mittleren Auge verschmolzen sein können (Pontella Cls.). Der Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liegt zunächst in der Dreitheiligkeit des in einen kugeligen Vorsprung des Integuments hineingerückten Ventralauges, welches ähnlich wie an der Rückenseite das paarige Stielauge von Branchipus und der Podophthalmen gewissermassen zu einem unpaaren ventralen Stielauge geworden ist.

Die im Weingeist conservirten Pontelliden, welche ich zur Zeit untersuchen konnte, waren leider nicht so gut erhalten, dass eine erschöpfende Darstellung des feineren Baues möglich gewesen wäre, immerhin aber reichten sie noch zu dem Nachweise aus, dass das ventrale Stielauge aus einem mittleren und zwei seitlichen Abschnitten zusammengesetzt ist (Fig. 4 und 5) und somit dem Medianauge mit seinen drei Pigmentbechern und Retinae entspricht. Bei *Pontellina mediterranea*, welche auch in der Adria heimisch ist, findet sich die zum Stielauge gehörige Cornealinse vor demselben, durch die angeschwollene glashelle Cuticularsubstanz an beiden Lamellen der Schnabelbasis erzeugt (Fig. 2, 3). Im Stielauge selbst liegen die halbkugeligen Pigmentbecher so ziemlich in einer Ebene, da der mittlere Becher ventralwärts kaum merklich vorspringt, und sind mit der concaven, die Retinazellen enthaltenden Wand nach vorn der Rostrallinse zugekehrt. So findet man denn auch auf Transversalschnitten sowohl, wie auf Querschnitten die zu den Retinazellen gehörigen grossen Kerne, an dieser Seite (Fig. 4, K) dagegen die cuticularen Stäbe der Pigmentwand angelagert. Es besteht also ein ähnliches Verhältniss wie bei den langen seitlichen Pigmentschlüchen der Corycaeiden, die freilich noch eine separate Secretlinse enthalten. Der mittlere der drei Augenabschnitte erscheint im Stielauge von *Pontellina* und überhaupt der Pontelliden kaum abweichend gebaut. Bemerkenswerth sind die Sexualdifferenzen des Auges. Im männlichen Geschlecht findet sich auch in der Vorderwand der Augenkugel eine selbstständige Cuticularlinse, durch welche die Wirkung der aus zwei Hälften zusammengesetzten Rostrallinse verstärkt wird. Im weiblichen Geschlechte habe ich die Linse der Augenkugel vermisst. Ich will hinzufügen, dass auch das dorsale Augenpaar von *Pontellina*¹⁾

¹⁾ Die Gattung in der von mir gegebenen Charakterisirung begrenzt.
(248)

nach beiden Geschlechtern insofern verschieden ist, als die Linse des Männchens und zugleich das hinter derselben gelegene Auge einen viel bedeutenderen Umfang besitzt und der vordere Kopftheil stärker aufgetrieben erscheint.

Ebenso schön, und zwar schon an aufgehellten Weingeist-exemplaren, deren Pigment bei der längeren Conservirung in Alkohol aufgelöst ist, werden die drei Abschnitte des Medianauges an der Augenkugel von *Anomalocera* (*Irenaeus*) *Pattersonii*, einer sowohl in der Nordsee als im Mittelmeere und der Adria weit verbreiteten Pontellide, nachgewiesen (Fig. 11, 12, 13, 14). Auch hier kehrt die gleiche Sexualdifferenz, und zwar in bedeutend verstärktem Maasse, wieder, insoferne die viel umfangreichere, wie gestielte Augenkugel des Männchens eine unverhältnismässig grosse, schon von R. Leuckart erkannte Linse besitzt, welche dem viel kleineren und als rundliche Aufreibung vorragenden Auge des Weibchens (Fig. 10) völlig abgeht. Dafür scheint das Weibchen eine wenn auch schwache glänzende Cuticularverdickung an der Basis des Rostrums zu besitzen, die vielleicht als Linse wirkt. In dem Bau des dorsalen Auges verhalten sich dagegen beide Geschlechter von *Anomalocera* im Gegensatze zu *Pontellina* übereinstimmend.

Von der feineren Structur, die an gut conservirten Objecten auf Schnitten gewiss genau zu bestimmen sein wird, war an den mir zur Zeit zu Gebote stehenden Objecten wenigstens das Wesentlichste mit Sicherheit zu erkennen möglich.

In der linselosen Augenkugel des Weibchens, welche schon bei der Betrachtung des Thieres von der Bauchseite sich im Querschnitt als abgerundet dreiseitig darstellt, enthält jeder Augenbecher zwei grosse Zellen, deren Kerne auf Querschnitten in bestimmter Lage der Bauchseite zugewendet nachzuweisen sind (Fig. 13). Auch die drei Nerven (N N') werden an der hinteren, dem Gehirne zugewendeten Seite erkannt. Die Pigmentbecher sind nach der Rückenseite hin geschlossen und ventralwärts weit geöffnet (Fig. 14). Auch an der viel umfangreicheren und langgestielten Augenkugel des Männchens (Fig. 12) tritt in der Tiefe unterhalb der mächtigen Linse der dreitheilige dunkle Pigmentkörper hervor; soweit ich hier ohne Querschnitte bestimmen konnte, haben die Kerne der zu jedem Pigmentkörper gehörigen Zellen eine nach vorn, der Linse zu gewendete Lage. Cuticulare Stäbe, die ich im Medianauge von *Pontellina* beobachtete, gelang es nicht in dem Auge von *Anomalocera* nachzuweisen, indessen

zweifle ich nicht daran, dass dieselben auch hier vorhanden sind und nur in Folge der ungenügenden Conservirung an den so lange Zeit im Weingeist aufbewahrten Exemplaren nicht mehr erkennbar waren.

Das Dorsalauge der Pontelliden muss demnach eine von dem Medianauge ganz verschiedene Bildung sein und wird nicht, wie es mir schien, mit den beiden seitlichen Augen der Corycaeiden, sondern mit dem zusammengesetzten Facettenauge der Arthropoden homolog zu stellen sein. Wir haben also die interessante Thatsache zu constatiren, dass auch unter den Copepoden das bei den Phyllopoden und auch Cirripedien schon so hoch entwickelte zusammengesetzte Augenpaar vertreten ist. Es fragt sich aber, ob dasselbe bei den Pontelliden bereits den typischen, auf Retinulae und Rhabdome sowie denselben entsprechende Krystallkegel, eventuell Corneafacetten zurückführbaren Bau wiederholt oder eine einfachere und mit den Augenbechern des Medianauges verwandte Gestaltung zeigt, welche ja auch schon in seinen seitlichen Abschnitten bei den Corycaeiden einen Krystallkegel (Secretlinse) und eine Cornealinse besitzen kann. Die Thatsache, dass bei *Pontellina* und *Pontella* je eine einzige, bei *Anomalocera* je zwei Cornealinsen vorhanden sind, würde im ersten Falle erwarten lassen, dass unterhalb derselben nur eine einzige, bei *Anomalocera* aber je zwei Retinulae anzutreffen wären. Nun zeigt aber die nähere Untersuchung, soweit ich dieselbe an den nicht gerade gut conservirten Exemplaren von *Pontellina* und *Anomalocera* ausführen konnte, dass dem nicht so ist, dass vielmehr im ersten Falle je vier, und zwar ungleich grosse Retinakörper, im zweiten Falle je drei vorhanden sind, dass also die Zahl der letzteren nicht der Zahl der Cornealinsen entspricht, und dass ferner diese Retinakörper nicht fertige Retinulae mit Rhabdomen sind, sondern von Pigmentbechern umschlossene Gruppen von je zwei Retinazellen darstellen, welche sich denen des Medianauges sehr ähnlich verhalten.

Bei *Anomalocera* tritt die Dreitheiligkeit des inneren Auges schon am Pigmentkörper hervor, wenn man das lebende Thier vom Rücken aus unter schwacher Vergrösserung betrachtet (Fig. 15). Die Untersuchung von Exemplaren, deren Pigment in Weingeist völlig extrahirt worden war, zeigte, dass jeder der drei Becher zwei Nervenzellen enthält, von denen die medianwärts vorspringende Gruppe den beiden den Cornealinsen genäherten Zellengruppen gegenüber etwas höher am Rücken liegt. Die zu denselben gehörigen

Nervenbündel treten, vom vorderen Dorsalende des Gehirnlappens aufsteigend, medialwärts zu den Pigmentbechern in die Nervenzellen ein, in deren Innerem Cuticularstäbchen nicht mehr nachweisbar waren. Die beiden früher von mir nach Untersuchung lebender Thiere als Krystallkegel bezeichneten Gebilde scheinen zwei ziemlich flüssigen und schwach brechenden vor dem Pigmentkörper gelegenen Secretlinsen zu entsprechen, welche durch zarte Bindegewebefasern zusammengehalten und mittelst eines quergestreiften Muskels (M) zwischen beiden Cornealinsen am Integumente befestigt werden (Taf. IV, Fig. 16).

Bei *Pontellina mediterranea* fanden sich unterhalb der grossen Linse jedes Dorsalauges vier Pigmentbecher, zwei ungleich grosse mediale (α, α') und zwei gleich grosse laterale (β, β'), die sämmtlich ihre geöffnete Seite der Linse zuwenden. Von den beiden medialen, höher dorsalwärts gelegenen Bechern ist der vordere der grössere (Fig. 9, 10, A b α). Jeder Augenbecher enthält einen Retinakörper von zwei gleich grossen Zellen, deren zwei Kerne auf Schnitten deutlich hervortreten (Fig. 6, 7, 9, k). Die cuticularen Stäbe waren in Folge der angewandten Färbemittel (Boraxcarmin, Hämatoxylin) intensiv tingirt und nicht gerade gestreckt, sondern gekrümmmt und an ihrem verdickten Ende paarweise verbunden.

An einer zweiten nicht bestimmbarer *Pontellina*-Art konnte ich einen im Wesentlichen übereinstimmenden Augenbau constatiren, doch lagen die grossen Linsen der Seitenaugen der Medianebene weit näher gerückt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sich bei näherer Verfolgung noch vielfache Modificationen im Bau des Auges herausstellen werden, welche in Verbindung mit Besonderheiten des Gliedmassen-Baues zur Aufstellung einer grösseren Zahl von Gattungen Veranlassung geben dürften.

Es ist hier nicht der Ort, auf das vom Medianauge verschiedene dorsale Augenpaar der *Pontelliden* näher einzugehen. Ich hoffe später bei Gelegenheit einer systematischen Behandlung der noch sehr unzureichend bekannten *Pontelliden* auf das Auge derselben zurückzukommen und den Bau desselben an einem reichhaltigern, besser conservirten Materiale vollständiger darstellen zu können.

Höchst bemerkenswerth ist das bisher wenig beachtete Auge der merkwürdigen, ihrer Stellung nach bislang keineswegs ausreichend aufgeklärten Gattung *Monstrilla*. Dasselbe besteht aus drei ausserordentlich grossen, in der Medianlinie zur Berührung

verbundenen kugeligen Augenbechern, zwei dorsalen und einem ventralen. Die Oeffnungen jener sind nach rechts und links gewendet, während die des ventralen Bechers nach vorn gerichtet und durch Muskelbewegung nach hinten und bauchwärts verschiebbar ist (Taf. III, Fig. 14—16). Da das Medianauge den vordersten Theil des Kopfvorsprungs ganz erfüllt, fungirt dasselbe sowohl als Dorsalauge wie als Ventralauge, jenes den von rechts und links an der Dorsalseite einfallenden Lichtstrahlen zugängig, dieses ventralwärts der Richtungsbestimmung nach vorne angepasst. Alle drei Augen sitzen unmittelbar dem Gehirne auf, so dass man die drei kurzen zu denselben tretenden Nerven nicht wahrnimmt. Beide Geschlechter sind, soweit ich nach in Helgoland und Triest beobachteten Monstrillen schliessen darf, im Bau der Augen nicht verschieden. Auch die Männchen, welche nach Ed. Claparède's irrtümlicher Angabe des Auges entbehren sollen, besitzen das gleiche grosse dreitheilige Medianauge. Es wird späteren Untersuchungen vorbehalten sein, die Structur dieses grossen Stirnauges sowohl an lebenden als an zweckmässig conservirten Objecten festzustellen und nachzuweisen, inwieweit dieselbe von der des Diaptomus-auges verschieden ist.

Cirripedien (Taf. III, Fig. 11—13).

Das Medianauge der Nauplius- und Metanaupliuslarven der Cirripedien wurde bisher entweder als einfach oder als zweitheilig beschrieben und abgebildet. Doch scheint demselben bislang nicht diejenige Aufmerksamkeit zugewendet worden zu sein, die erforderlich ist, um den nicht so unmittelbar und deutlich hervortretenden dritten ventralen Pigmentabschnitt nachzuweisen. Die Untersuchung einer Larve, welche der von Willemoes-Suhm beschriebenen und in der bekannten Arbeit über Cirripedienlarven (Taf. XI) abgebildeten Larve von *Lepas fascicularis* nahe verwandt ist, liess mich den ventralen, unter den beiden zu einem fast cubischen Pigmentkörper zusammengedrängten Seitenaugen versteckten medianen Augenbecher mit seiner lichtbrechenden Einlagerung nachweisen (Fig. 11, M A). Es besteht also wie von vornherein zu erwarten war, eine Uebereinstimmung in dem Bau des Auges der Cirripedienlarven mit dem des Naupliusauges der Copepoden und der übrigen Entomostraken. Auch das Medianauge des Cirripedien-nauplius ist dreitheilig, wenn auch der ventrale unpaare Abschnitt minder deutlich hervortritt.

Mit der weiteren Entwicklung der Larve bildet sich bekanntlich auch die Anlage des zusammengesetzten Augenpaars, und an den älteren als Metanauplius zu bezeichnenden Formen¹⁾, welche bereits die sechs Gliedmassenpaare des späteren Cirripeds unter dem Integument erkennen lassen, treten die Pigment erfüllten Seitenaugen mit ihren nach aussen gewendeten Krystallkegeln vor dem kleineren Medianauge an Umfang bereits bedeutend hervor.

In dem folgenden, sogenannten Cyprisstadium ist das grosse kegelförmige, mit einer geringen Zahl (10—12) von verschiedenen grossen Krystallkegeln (und demgemäß wohl auch vom Pigment umhüllten Retinulae) ausgestattete Seitenauge²⁾ in voller Function und in beständiger vibrierender Bewegung. Aber auch das Medianauge hat sich erhalten und zu ansehnlicher Grösse und im Vergleiche zu der Naupliuslarve in etwas veränderten Form entwickelt. Wie ich schon in der früheren Abhandlung ausführte (l. c. Fig. 6), „liegt dasselbe unmittelbar vor dem Doppelganglion des Gehirns in einem unpaaren Gehirnanhang, der sich nach vorn in einen Nerven verlängert. In der Seitenlage des Thieres hat dieser Augenfleck eine fast ellipsoidische Gestalt, von der Rücken- und Bauchfläche aus betrachtet erscheint er sehr schmal und seitlich comprimirt“. Die nähere mittelst stärkerer Vergrösserung ausgeführte Untersuchung des Medianauges an ziemlich gut erhaltenen Exemplaren derselben bislang nicht näher bestimmten Larvenform zeigte mir, dass der unpaare Gehirnanhang dasselbe bedeutet wie Leydig's kleeblattförmiger Hirnanhang von Argulus und den Augennerven nebst der Retinaschicht in der Peripherie des Pigmentkörpers entspricht. Von dem Vorhandensein eines dritten ventralen Augenabschnitts konnte ich mich nicht überzeugen. Die beiden seitlichen Hälften des Pigmentkörpers sind flache Pigmentscheiben, deren Pigment im Centrum ausserordentlich spärlich geworden ist. Denselben liegen nach der freien Seitenfläche die in Reihen angeordneten nicht sehr hohen Zellen der Retina auf. Die grossen Kernblasen dieser Zellen liegen mehr peripherisch der zarten bindegewebigen Umhüllung genähert und enthalten je einen grossen ventralen Nucleus (Fig. 12 a). In der Seitenlage des Auges er-

¹⁾ C. Claus, Untersuchungen zur Erforschung etc. des Crustaceensystems. Wien 1876, Taf. XVI, Fig. 1.

²⁾ C. Claus, Die Cypris-ähnliche Larve (Pappe) der Cirripedien und ihre Verwandlung in das festsitzende Thier etc. Marburg 1869, pag. 8, Taf. I, Fig. 5.

scheint die Pigmentscheibe von ovaler, vorn etwas verjüngter Form (Fig. 12 b). Die Retinaschicht eines jeden Bechers enthält in der Tiefe dem Pigmente zugewendet zwei Gruppen von je drei dicht aneinander liegenden, stark lichtbrechenden Stäben, welche an die drei glänzenden Cuticularstäbe im Auge der *Corycaeiden* erinnern und auch in derselben Weise als Cuticularausscheidungen von Sehzellen zu deuten sind (Fig. 12 c).

Während bekanntlich die grossen zusammengesetzten Seitenaugen beim Uebergang in das festsitzende Cirriped zugleich mit der Abstreifung der zweiklappigen Larvenschale abgeworfen werden, persistirt das Medianauge in dem noch zu bedeutender Grösse heranwachsenden Geschlechtsthiere. Diese zuerst von Leidy¹⁾ für *Balanus* und bald nachher von Darwin²⁾ für *Lepas* constatirte Thatsache gibt zu der Frage Anlass, ob das Auge im adulten Thiere seiner Form und Structur nach unverändert geblieben ist und noch als lichtempfindendes Organ fungirt oder mehr oder minder rückgebildet nur noch als functionsloses Rudiment erhalten ist. Die bisherigen Beobachtungen scheinen für die erstere Fassung zu sprechen. Schon Darwin beschreibt für das aus zwei seitlichen Pigmentbechern zusammengesetzte Auge von *Lepas fascicularis* zwei Nerven, welche von den beiden Gehirnlappen entspringen, in ihrem Verlaufe je ein kleines, ovales Ganglion bilden und unter rechtem Winkel in die beiden Augenhälften eintreten, an deren gegen die Ganglien gewendeten Enden zwei Linsen unterschieden werden.

In neuerer Zeit haben P. P. C. Hoek und M. Nussbaum die Augen erwachsener *Lepadiden* untersucht und detaillirtere Beobachtungen über das Verhalten der Nerven und Ganglien veröffentlicht. Hoek³⁾ hat sowohl für *Lepas fascicularis*, als insbesondere für *Lepas anatifera* die Lage des Auges und seiner Nerven genau beschrieben und von dem feineren Bau eine sorgfältig ausgeführte Abbildung (Fig. 9) mitgetheilt. Nach diesem Autor sollen zu dem einfachen, länglich ovalen Pigmentkörper des Auges zwei stärkere seitliche und zwei schwächere mediale Nerven treten und zuvor in ihrem Verlaufe

¹⁾ Proceedings of the Academy of Natural Sciences. Philadelphia. Jan. 1848, Nr. 1, Vol. IV.

²⁾ Darwin, Monograph of the Cirriped. Lepadidae. 1851, pag. 48.

³⁾ P. P. C. Hoek, Report of the Cirripedia etc. The voyage of H. M. S. Challenger. 1884, pag. 38, Taf. VI, Fig. 7, 8, 9.

gangliöse Anschwellungen bilden. Die schwächeren medialen sollen in ihrer Anschwellung je eine Ganglienzelle enthalten und median zum Augenfleck treten, die stärkeren seitlichen Nerven sollen je zwei längliche Ganglienzellen und auch noch an ihrer seitlichen Verbindung mit dem Augenfleck eine zweite Anschwellung erzeugen und in derselben eine Ganglienzelle einschliessen. Das Vorhandensein zweier Linsen konnte Hoek nicht bestätigen.

M. Nussbaum¹⁾ weicht in seiner Darstellung des Auges von *Lepas Hillii* darin ab, dass er die medialen Nerven als Drüsennerven bezeichnet und nur die beiden stärkeren, lateralen Nerven auf das aus einer rechten und linken Hälfte zusammengesetzte Auge bezieht. Die Anschwellung, unter welcher sich der Nerv mit dem Pigmentabschnitte verbindet, soll aus zwei Ganglienzellen der Retina bestehen und in jeder dieser Ganglienzellen drei stärker gebräunte Körper eingeschlossen liegen, welche Theilen einer Linse entsprächen.

Bevor ich das Auge der ausgewachsenen Lepaden selbst untersucht hatte, war ich geneigt, die von Hoek gegebene Beschreibung und Abbildung (l. c. Fig. 9) in dem Sinne zu deuten, dass ich die beiden grösseren, lateralen Nerven auf die seitlichen Augenabschnitte und deren Anschwellungen an jeder Seite des Pigments auf die zugehörigen Retinazellen zu beziehen, dagegen die dicht nebeneinander laufenden, schwachen Medialnerven als einem Ventralabschnitt des Auges zugehörig zu deuten. Nachdem ich dann zahlreiche wohlerhaltene Exemplare von *Lepas anatifera*, *Hillii* und *fascicularis* untersucht und deren Gehirnganglien nebst Medianaugen im Wesentlichen den Angaben der beiden Autoren entsprechend befunden hatte, überzeugte ich mich, dass meine Vermuthung nicht zutreffend ist, da ein ventraler Augenabschnitt fehlt und die beiden Medialnerven zu dem Auge in keiner Beziehung stehen, sondern unter Ramificationen über dasselbe hinaus verlaufen. Aber auch die lateralen, stärkeren Nervenstämme geben von den nicht zwei, sondern mehrere (zwei grössere und mehrere kleinere) Ganglienzellen umschliessenden Anschwellungen aus einen Seitenzweig ab, welcher sich über das Auge hinaus erstreckt. Der stärkere Stamm tritt dann bogenförmig umbiegend in die Retina des Pigmentkörpers ein. An der

¹⁾ M. Nussbaum, Anatomische Studien an californischen Cirripedien. Bonn 1890, pag. 42—44, Taf. XI, Fig. 12.

letzteren nimmt man an jüngeren Exemplaren — und ich konnte das Verhalten an gut conservirten Individuen von *Lepas anatifera* constatiren — ausser zahlreichen, kleinen, dem Anscheine in Rückbildung begriffenen Zellen, welche den Retinazellen des Puppenauges entsprechen, eine grössere, einen oder mehrere Nucleolen enthaltende Kernblase wahr, die sich auch an adulten Exemplaren erhält.

Ueberaus störend tritt die massige Entwicklung von Bindegewebszügen, welche die Gehirnlappen, Ganglien und Nerven umgeben und sich als fibrilläre Züge und Membranen ausbreiten, einer sicheren Beurtheilung der noch fungirenden Nerven entgegen. Die kleinen in dem Gewebe dicht gehäuften, ovalen bis stabförmig gestreckten Kerne, die nach Hämatoxylinfärbung scharf hervortreten, beziehen sich durchwegs auf Bindesubstanz, die grösseren rundlichen Kernblasen auf Kerne von Ganglienzellen. Ueber denselben markiren sich mehrere durch enorme Grösse und den Besitz zahlreicher Nucleolen und gehören den von Hoek und Nussbaum beobachteten und abgebildeten Ganglienzellen an. Soweit diese Ganglienzellen in dem Nervenapparat des Medianauges liegen, scheinen sie in Degeneration begriffen, wie ich überhaupt Zweifel hege, ob die unregelmässig gestaltete, in Fortsätze und Fäden ausgezogene Pigmentmasse noch einem fungirenden Organe der Lichtempfindung entspricht, welches überdies durch seine versteckte, von der inneren Pigmenthaut der Schale und von Muskeln überdeckte Lage für einfallende Lichtstrahlen nahezu unzugänglich sein dürfte. Von lichtbrechenden Einlagerungen, welche Nussbaum in der als Retina zu deutenden Anschwellung erwähnt, habe ich nichts gefunden. Wären solche Gebilde vorhanden, so würden sie kaum anders denn als Cuticularstäben entsprechende Reste angesprochen, nicht aber als Linsen gedeutet werden können, da eine Einlagerung solcher Bildungen „in einem Hohlraume der Ganglienzelle“, wie M. Nussbaum vermeint, „und zwar in Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Augen anderer Arthropoden, speciell der Crustaceen“, ein höchst merkwürdiges, allen bekannten Verhältnissen des Arthropoden- und Crustaceenauges widersprechendes Novum sein würde.

Der Pigmenttheil des Auges zeigt bei den untersuchten *Lepas*-arten eine verschiedene Form, erscheint aber überall in fadenförmige Ausläufer ausgezogen und bei *Lepas fascicularis* peripherisch in eine Menge von linearen und theilweise anastomo-

sirenden Pigmentfäden aufgelöst. Auch verhalten sich in der Formgestaltung des Auges und seiner Nerven jüngere und ältere Individuen abweichend, insoferne sehr kleine Lepaden die histologische Beschaffenheit des Auges noch unverändert wie im Puppenstadium erhalten haben. Daher möchte es wahrscheinlich sein, dass mit dem Uebergang der Puppe in die Cirripedienform das Auge noch für Lichtperception empfänglich ist, mit zunehmendem Wachsthum des Thieres aber im Zusammenhang mit dem allmälig eintretenden Abschluss gegen einfallendes Licht mehr und mehr degenerirt.

Das Medianauge wird bekanntlich auch auf dem reichen Formengebiete der Malacostraken angetroffen. Nach meinen bereits im Jahre¹⁾ 1861 veröffentlichten Beobachtungen hat sich dasselbe im Larvenstadium vieler Thoracostraken, insbesondere bei den Zoa-larven der Decapoden, erhalten, eine für die genetischen Beziehungen von Malacostraken und Entomostraken bedeutungsvolle Thatsache, deren Werth durch die bald nachher gemachte wichtige Entdeckung Fritz Müller's von dem Vorkommen von Naupliuslarven bei Geisselgarneelen (*Peneus*), sowie bei Schizopoden — (*Euphausia*) Metschnikoff — wesentlich erhöht wurde.

Es hat sich dann herausgestellt, dass das Medianauge auch bei den Larven der Stomatopoden wiederkehrt, in einzelnen Fällen sogar im jugendlichen Alter der ausgebildeten Form trotz des Vorhandenseins hochentwickelter Stieläugen erhalten ist. Wenn aus diesen Thatsachen die Bedeutung des primären Medianauges für das Leben des Thieres in offenen, dem Lichte zugängigen Gewässern genügend erhellt, so wird dieselbe noch verstärkt durch das Verschwinden des Stirnaukes bei Dunkelthieren, die in bedeutenden Tiefen des Meeres (*Holocypriiden* und einzelne Copepoden) oder in unterirdischen, vom Lichte abgeschlossenen Gewässern (*Typhlocypris*) leben.

Bei allen mir bekannt gewordenen Malacostrakenlarven bleibt freilich das Medianauge ausserordentlich klein. Auch hat man bislang ausser den beiden seitlichen Hälften noch in keinem Falle den wohl auch vorhandenen unpaaren ventralen Abschnitt beschrieben.

Wahrscheinlich dürfte die Function des Medianauges nicht zu hoch veranschlagt werden. Gewiss ist dasselbe ursprünglich und in seiner einfachsten Form lediglich im Stande, diffuses Licht zu

¹⁾ C. Claus, Zur Kenntniss der Malacostrakenlarven. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. II, 1861.

percipiren, welches den Organismus mit Bezug auf die Richtung der Lichtquelle orientirt und dieser gemäss reflectorisch zu bestimmt gerichteten Bewegungen veranlasst. Für diese Auffassung sprechen auch die Versuche, welche Loeb¹⁾ und Groom über den Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* veröffentlicht haben.

Durch diese Versuche wurde der Beweis geführt, dass die Nauplien, ähnlich wie die Stahlnadel vom Magneten, von dem Lichtstrahl angezogen oder abgestossen werden, in der Weise, dass sie ihre Medianebene in die Richtung der Lichtstrahlen stellen und in dieser ihnen durch das Licht aufgezwungenen Richtung sich bewegen müssen, und zwar entweder geradlinig der Lichtquelle mit dem Vorderende des Körpers zugewendet (positiver Heliotropismus) oder umgekehrt, wie vom Lichte abgestossen von derselben abgewendet (negativer Heliotropismus). Es ist aber weiterhin von hohem Interesse, dass beide einander entgegengesetzte Bewegungen in regelmässigem Wechsel mit einander alternieren, indem die positiv heliotropen Nauplien, wenn das Licht einige Zeit auf sie eingewirkt hat, negativ heliotrop werden und dem Dunkeln zustreben, in welchem sie wieder nach einiger Zeit positiv heliotrop werden. Es steht wohl zu erwarten und wird von späteren Untersuchungen festzustellen sein, dass auch die Nauplien vieler Copepoden ein ähnliches Verhältniss zeigen, wenn auch voraussichtlich unter mannigfachen Modificationen, besonders wohl mit Bezug auf die Zeit und Intensität der Lichteinwirkung. Vielleicht schreitet für viele und auch für die Medianaugen ausgebildeter Entomostraken der Wechsel von Tag- und Nachtzeit jenem Wechsel ziemlich parallel, so dass die Abwesenheit des Sonnenlichtes ausreicht, den zur Ruhe gelangten positiven Heliotropismus wieder herzustellen. Auch dürften die Lichtintensitäten verschiedener Tiefen als Regulatoren in Betracht kommen. Es fragt sich aber ob nicht aus dieser einfachsten Form des Medianauges bei fortschreitender Grössenzunahme und Complication seines Baues ein zu dem Gebrauche als Bildauge befähigter Apparat sich entwickelt, ob das ursprünglich ausschliessliche Richtungsauge nicht auch zur schwachen Bildperception tauglich werden kann. Bei den höchst differenzierten Formen von Medianaugen, welche vor der

¹⁾ J. Loeb, Die Orientirung der Thiere gegen das Licht (thierischer Heliotropismus). Sitzungsberichte der Würzburger physik.-med. Gesellsch. 1888; ferner Th. T. Groom und J. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefwanderungen pelagischer Thiere. Biolog. Centralbl. Bd. X, N. 5 und 6. Mai 1890.

Retina, wie die von Cypris, der Pontelliden und Corycaeiden, einen besonderen lichtbrechenden Apparat besitzen, welcher sogar aus mehrfachen hintereinander folgenden Linsen von bedeutender Grösse (Copilia) zusammengesetzt sein kann, erscheint die Fähigkeit einer beschränkten Bildperception von vornherein überaus wahrscheinlich. Auch hat bereits Sigm. Exner¹⁾ für das Corycaeidenauge die Möglichkeit des Sehens theoretisch zu begründen versucht durch die Vorstellung, dass die seitlichen, in transversaler Richtung verschiebbaren Augenbecher mit ihrer freilich auf drei Sehzellen beschränkten Retina das hinter dem lichtbrechenden Apparat entworfene umgekehrte Bild seinen Theilen nach durch rasche Bewegungen gewissermassen abtasten. Indessen dürften selbst die durch Muskeln beweglichen Medianaugen solcher Copepoden, welche wie viele Calaniden, trotz des Mangels zusammen gesetzter Dorsalaugen oft recht schwer im Pocale einzufangen sind und bei der nahenden Glasmöhre sehr geschickt auszuweichen wissen, zu einer der Bildperception analogen Wahrnehmung befähigt sein, indem sie den nahenden fremden Gegenstand als eine Störung der diffusen Lichtperception empfinden. Für diese aber hat wohl die linsenförmig gewölbte lichtbrechende Retina, welche am lebenden Thiere den Eindruck einer dioptrischen Einlagerung macht und deshalb auch als Glaskörper oder Krystallkörper bezeichnet wurde, die Bedeutung eines die auffallenden Lichtstrahlen durch Brechung auf den Grund des Augenbechers concentrirrenden Apparates, durch welchen die Einwirkung des Lichtes auf die Stäbchen in den Enden der Sinneszellen verstärkt wird.

Was die Genese des Medianauges anbelangt, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass sich dasselbe ebenso wie das Stemma der Insecten aus dem Ectoderm entwickelt. Auch lässt sich diese Entstehungsweise ontogenetisch noch an jungen Branchipus larven²⁾ nachweisen, bei denen das Auge erst allmälig vom Ectoderm zurückweicht, so dass über demselben nur einzelne oberflächliche Hypodermiszellen zurückbleiben. Das Gleiche gilt auch für das paarige Dorsalauge, dessen Entwicklungsweise ich bei Branchipus näher beschrieben habe.

¹⁾ Sigm. Exner, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. Leipzig und Wien 1891, pag. 135—140.

²⁾ C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia etc. Arbeiten aus dem Zoologischen Institute etc. Wien 1886, Bd. VII, pag. 60.

Die drei Augenbecher, welche das Medianauge der Crustaceen zusammensetzen und phylogenetisch vielleicht mit den Punktaugen an der Scheitelplatte von Annelidenlarven in Beziehung zu bringen sind, haben im Gegensatz zu dem Stemma der Insecten die ectodermale Lage frühzeitig aufgegeben und sind mit der Entwicklung des Gehirns parallel, von der Hypodermis getrennt, mehr oder minder weit herabgerückt. Wenn wir uns vorstellen, dass die drei Augenbecher ursprünglich ein Lagenverhältniss ihrer Elemente zu einander und zu der Hypodermis gehabt haben, ähnlich dem, welches wir an den drei Stirnäugen der Insecten beobachten, deren Homologie mit dem Medianauge keineswegs ausgesprochen sein soll, so werden wir uns vorzustellen haben, dass mit dem Herabrücken derselben in die Tiefe eine convergent nach einem Punkte gerichtete Drehung verbunden war, um eine Erklärung für das Zusammenstossen ihrer convexen Flächen und den Eintritt der Nerven von der Aussenseite in die Retina zu gewinnen. Die das Pigment erzeugenden Zellen, welche am Stemma peripherisch, einer Iris vergleichbar, rings um die Oeffnung des Augenbechers der Oberfläche zugewendet liegen, würden bei der Drehung, bezüglichsweise halben Umkehrung des Sinnesorgans am weitesten herabgerückt und zur Bildung der beiden Hälften jeder Pigmentschale zusammengetreten sein. Umgekehrt würden die ursprünglich abwärts gerichteten Eintrittsstellen der Nerven in die Retina eine mehr seitliche oberflächliche Lage erhalten haben, und so die mehr oder minder ausgeprägt inverse Form des Becherauges vorgetreten sein. Da, wo wir vor der Retina noch Secretlinsen und vor diesen noch linsenförmige Verstärkungen des Integuments als Cornealinsen finden, fungirten Zellengruppen der Hypodermis vor dem herabgerückten Auge zur Erzeugung dieser lichtbrechenden Apparate. Zur Bildung der Secretlinsen gaben von der Hypodermis losgelöste, dem Augenbecher angelagerte Gruppen von Zellen Veranlassung, ganz ähnlich wie im zusammengesetzten Auge oder Fächerauge vor der Retinula eines jeden Ommatidiums ein flüssigerer oder festerer Krystallkegel als Secretlinse von den Krystallkegelzellen ausgeschieden wird, über welcher die hypodermalen Zellen die Corneafacetten erzeugen. Endlich hat der mehr oder minder herabgerückte Augenbecher und im Falle der Vereinigung der dreitheiile Augencomplex eine mesodermale Umhüllung erhalten, welche sich direct in das Neurilemm des zur Retina tretenden Nerven fortsetzt.

Wien, im Juli 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Fig. 1. *Candonella (Candonia) brachyra* (Hell), in seitlicher Ansicht. VA Ventraler, SA linker seitlicher Becher des Medianauge. Von den Gliedmassen ist nur die vordere Antenne und der Kriechfuss zur Orientirung der Lage abgebildet. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tub. Vergrösserung 150:1.

Fig. 2. *Cyclocypris ovum*, von der Dorsalseite mit auseinanderweichenden Klappen. O Das breite Augenpigment des rechten und linken Bechers.

Fig. 3. Schnitt durch die beiden seitlichen Augenbecher einer grösseren Cyprisart (wahrscheinlich *C. pubera*). L Secretlinse, N die zur Retina tretenden Augennerven, n Kern der Sehzellen, Cs cuticulare Stäbchen derselben. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tab. Vergrösserung 260:1.

Fig. 4. Ein seitlicher Augenbecher derselben Form unter derselben Vergrösserung.

Fig. 5. Grenzschnitt durch die seitlichen und den ventralen Becher, dessen Pigmentschichte getroffen ist. Camerazeichnung, Hartn. Syst. IV, ausg. Tub. Vergrösserung 220:1.

Fig. 6. Nächster Schnitt mit den Kernen der Sehzellen des ventralen Augenbechers und dem zugehörigen Nerven (N) unter derselben Vergrösserung.

Fig. 7. Drei Sehzellen mit Kernen und Stäbchen, aus dem Auge von *Cypris strigosa*.

Fig. 7'. Pigmentschicht mit Tapetum (Tap) derselben.

Fig. 8. Augenbecher von *Notodromas monacha* im Längsschnitt. Die Buchstabenbezeichnung wie Fig. 3.

Fig. 9. Schräger Schnitt durch denselben.

Fig. 9'. Flächenschnitt durch den Pigmentbecher und die tiefe Lage des lichtbrechenden Körpers.

Fig. 10. Längsschnitt durch die beiden seitlichen Abschnitte des Medianauge von *Cypridina mediterranea* (♀), Tap Tapetum, Lg Ligament, n' Kerne der bindegewebigen Hülle, Cs cuticulare Stäbchen. Camerazeichnung. Hart. Syst. V, eing. Tub. Vergrösserung 260:1.

Fig. 11. Nachfolgender Längsschnitt durch dasselbe Auge.

Fig. 12—13. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch das Medianauge von *Cypridina mediterranea* unter derselben Vergrösserung. P Pigment, Hm Hüllemembran, VA ventraler Augenbecher, SA seitlicher Augenbecher, Cs cuticulare Stäbchen, Tap Tapetum.

Fig. 14. Zwei Sehzellen mit Kern (n) und Stäbchen (Cs), stärker vergrössert.

Fig. 15—16. Zwei etwas schräg geführte Längsschnitte durch die seitlichen Augenbecher von *Cypridina mediterranea*.

Fig. 17. Frontalregion eines noch jugendlichen *Branchipus* bei dorsaler Einstellung des Medianauge, dessen Seitenhälften mit den langgestreckten dem Pigmente aufgelagerten Sehzellen im optischen Durchschnitt hervortreten. Fr O Frontalorgan.

Fig. 18. Dieselbe eines zweiten *Branchipus*, etwas tiefer eingestellt mit der Sehzellenfüllung des ventralen Bechers, etwas stärker vergrössert. Lg Ligament, N Nerv des ventralen Augenabschnittes, N' N' die Nerven der seitlichen Augenhälften.

Fig. 17—18 sind Reproduktionen von Abbildungen aus meiner Schrift über den Organismus von *Branchipus* etc.

Fig. 19. Frontalregion einer ganz jungen *Branchipus*larve, sehr stark vergrössert.

Taf. II.

Fig. 1. Der Medianschnitt durch den Kopf mit dem Dorsalauge und Medianauge einer weiblichen *Estheria ticinensis*, von der linken Seite betrachtet. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tub. Vergrösserung 150:1. DA Dorsalauge,

Nb Nervenbündelschicht, Go Ganglion opticum, No Nervus opticus, Cr Gehirn, Lo Lobulus opticus, aus dem die drei Nerven des Medianauge entspringen, VA ventraler Augenabschnitt derselben, M Muskeln des Dorsalauges, Oe Oeffnung für die Vorhöhle desselben, N mittlerer Nerv des Medianauge, D Divertikel der Darmanhänge. Die Pfeile α und β bezeichnen die Richtung der Quer- und schrägen Frontalschnitte.

Fig. 2. Schräger Frontalschnitt durch die hintere Region des Medianauge. Vor dem Lobulus opticus sind die drei Augennerven getroffen. N' N' Die beiden Nerven der seitlichen Augenabschnitte, Nfb Nervenfibrillen an der Oberfläche der Retina. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tub. Vergrösserung 260:1.

Fig. 3. Ein benachbarter Schnitt durch den ventralen Augenabschnitt, stärker vergrössert. An der inneren Pigmentschicht haften die Stäbchen der etwas hervorgehobenen Retinazellen. N Mittlerer Nerv, N' die seitlichen Nerven am Lobulus opticus.

Fig. 4. Schräger Frontalabschnitt durch die vordere Gegend des Medianauge. Dorsal erscheint der Stirnfortsatz in zwei seitlichen Lamellen, ventralwärts in eine schmale Platte ausgezogen, in der Umgebung des Auges kugelig gewölbt. D Divertikel der Darmanhänge (Leber), Hp Hypodermis.

Fig. 5. Ein noch weiter vorne geführter Frontalschnitt. Bk Blutkörperchen, NN' mittlerer und seitlicher Nerv des Auges.

Fig. 4 und 5 sind Camerazeichnungen. Hartn. Syst. IV, eing. Tub. Vergr. 160:1.

Fig. 6. Querschnitt senkrecht zur Längsachse der Schaleu. Camerazeichnung wie Fig. 5, Buchstabenbezeichnung wie früher.

Fig. 7. Der ventrale Theil eines solchen Schnittes mit dem Medianauge stärker vergrössert. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tub. Vergrösserung 260:1.

Fig. 8. Theile des Medianauge stärker vergrössert. 8a Fünf dem Pigmente anliegende Sehzellen mit den cuticularen Stäbchen Cs. 8b Zwei solcher Sehzellen mit eintretenden Nervenfibrillen. 8c Eine von dem Pigmente abgerissene Sehzelle. 8d Pigment. e Schwarze Pigmentkügelchen des äusseren Stratum, i röthlichbraune Partikelchen des inneren den Retinazellen zugekehrten Stratum, sehr stark vergrössert.

Fig. 9. Medialer Sagittalschnitt durch die vordere Kopfregion von *Limnetis brachyura* ♀. Es sind lediglich Gehirn, Sehganglion und beide Augen dargestellt. Gp Gelbes Pigmentstratum, Tz' Tz'' die beiden grossen Sehzellen in dem hinteren Theile des seitlichen Augenabschnittes, Nfr Nerv des frontalen Sinnesorgans. Vc Ventrale Zelle. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tub.

Fig. 10. Sagittalabschnitt durch das Medianauge mit den Sehzellen der vorderen Hälfte des seitlichen Augenbechers. Gp Gelbe Pigmentschicht, stärkere Vergrösserung.

Fig. 11—19. Querschnitte durch die Augenregion von *Limnetis* in der Richtung des Pfeiles von Fig. 9 geführt. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tub.

Fig. 11. Der vorderste dieser Schnitte, welcher das Dorsalauge und die vordere Partie des Medianauge getroffen hat.

Fig. 12. Nachfolgender Schnitt. Go Ganglion opticum.

Fig. 13. Aehnlicher Schnitt durch das Medianauge, stärker vergrössert.

Fig. 14. Späterer Schnitt durch die Mitte des Medianauge. Vz Zwei Zellen des ventralen Abschnittes sind getroffen. Buchstabenrechnung wie früher.

Fig. 15—18. Aufeinanderfolgende Schnitte durch die hintere Region des Medianauge.

Fig. 19. Letzter Schnitt, welcher bereits das Pigmentstratum nicht mehr tangiert.

Taf. III.

Fig. 1. Stirntheil des Kopfes mit dem schnabelförmigen Fortsatz und Medianauge einer jungen männlichen *Estheria* von der rechten Seite gesehen. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tub. Vergrösserung 150:1.

Fig. 2. Horizontaler Längsschnitt durch das Medianauge einer jungen 5—6 Mm. langen *Apus (cancriformis)*. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tub.

Fig. 3. Isolirte Sehzelle, stärker vergrössert.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Medianauge und frontales Sinnesorgan (Fr SO) von *Daphnia pulex*. Cr Vorderes Endstück des Gehirns, VA vorderer Augenbecher mit anliegendem Frontalnerven, St stielförmiger medianer Zapfen zwischen Gehirn und Auge, welcher dem unpaaren Nerven N und den zwei Zellen enthaltenden Nerven des Frontalorganes entspricht, SA der rechte seitliche Augenbecher, N' Nerv desselben, beim Eintritt in die Sehzellen knieförmig umbiegend. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tub. Vergrösserung 260:1.

Fig. 5. Frontaler Schnitt durch dasselbe Auge, etwas schräg geführt.

Fig. 6. Gehirn und Medianauge des etwas schräg lebenden Thieres im optischen Frontalschnitt betrachtet. Man sieht die glänzenden Kugelchen in den Sehzellen. GO Augenganglion.

Fig. 7. Medianauge von *Argulus foliaceus*. Abbildung aus meiner Abhandlung über *Argulus etc.* (1875). Buchstabenbezeichnung wie vorher.

Fig. 8—10. Schnitte durch das Medianauge von *Argulus foliaceus*. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tub. Vergrösserung 260:1.

Fig. 8. Querschnitt durch den Grund des vorderen Augenbechers desselben in der Zone der Stäbchen, die sich als glänzende Ringe im Innern der Querschnitte der Retinazellen markiren.

Fig. 9. Transversaler Längsschnitt durch den vorderen Augenbecher desselben mit der vom Pigmente zurückgezogenen Retina nebst eintretendem Nerven N.

Fig. 10. Transversaler Längsschnitt durch die seitlichen Augenbecher nebst ihren vom Gehirne (Cr) aus eintretenden Nerven (N' N'), Tap Tapetum.

Fig. 11. Gehirn und Medianauge eines *Cirripedien-Nauplius (Lepas)*, nach dem Leben von der Ventralseite dargestellt. MA Medianauge, Fr O Sinnesborste des Frontalorganes, Dl dorsaler Hirnlappen, Vl ventraler Hirnlappen, Oes Oesophagus, M Muskeln.

Fig. 12. Medianauge einer grossen Cirripediengruppe (*Cyprisstadium*), die ich in meiner Schrift „Die cyprisähnliche Larve (Pappe) der Cirripedien“, Marburg 1869, abgebildet habe. a) Dasselbe von der dorsalen Seite aus dargestellt. VN, VN Zwei dem Auge anliegende nach vorn verlaufende Nerven. b) Der seitliche Augenbecher dem Beschauer zugewendet. Man sieht die zwei Gruppen von Cuticularstäben in der Retina desselben. c) Eine solche aus drei glänzenden Stäbchen gebildete Gruppe isolirt.

Fig. 13. a b c Drei Querschnitte durch das Medianauge einer Puppe von *Lepas fascicularis*. Cr Gehirn, SA Seitenauge.

Fig. 14. Vordere Kopfpartie eines *Monstrilla* weibchens mit dem Medianauge, von der linken Seite gesehen.

Fig. 15. Dieselbe mit weiter nach vorn gerichtetem ventralem Becher des Mediananges.

Fig. 16. Das Medianauge vom *Monstrilla*. a) Von der Ventralseite dargestellt, b) dasselbe vom Rücken gesehen. Die Figuren 14—16 sind älteren Zeichnungen entlehnt.

Taf. IV.

Fig. 1. Frontalschnitte durch das Auge von *Diaptomus castor*. Camerazeichnungen. Hartn. Syst. VII, eing. Tub. a) Frontalschnitt durch die beiden seitlichen Augenbecher. In der Peripherie vom Gehirn (Cr) abgewendet die Kerne der Sehzellen und die kleinen Spindelkerne der bindegewebigen Hülle. b) Nachfolgender Schnitt durch die Mitte der Seitenaugen, am Grunde liegen zwei vom

Gehirn abgerissene Zellen. c) Nachfolgender am meisten ventral liegender Schnitt durch den vorderen Augenbecher und die beiden anliegenden Seitenbecher.

Fig. 2. Kopf von *Pontellina mediterranea* (\mathcal{O}), von der Ventralseite dargestellt. Zwischen den vorderen Antennen (A') liegt die Doppellinse des gegabelten Rostrums, zwischen den Antennen des zweiten Paars (A'') das in eine Kugel gerückte, mit einer Linse versehene Medianauge.

Fig. 3. Derselbe Kopf von der rechten Seite gesehen. DA Dorsalauge, MA Medianauge.

Fig. 4. Transversaler Längsschnitt durch die ventrale Region des Medianauge einer weiblichen *Pontellina mediterranea*. R Stirnschnabel, A' vordere Antenne. An dem Medianauge sieht man die drei Augenbecher, die mittleren mit zwei Cuticularstäben, die seitlichen mit ihren nach vorn gewendeten Kernen der beiden Retinazellen, nach hinten die herantretenden Nerven. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, ausg. Tub.

Fig. 5. Mehr dorsal geführter Schnitt durch das Medianauge und Gehirn derselben Form. NA' Antennennerv, NA'' Nerv der zweiten Antenne, N Nerven des Medianauge. An demselben sind die beiden Cuticularstäbe der Retinazellen der seitlichen Augenbecher der Länge nach getroffen. Cr Gehirn, Cs Stäbchen, Oe Oesophagus.

Fig. 6—8. Transversale Längsschnitte durch das Dorsalauge und Gehirn einer weiblichen *Pontellina mediterranea*. Camerazeichnungen. Hartn. Syst. IV, eing. Tubus.

Fig. 6. Dorsaler, unterhalb der Cornealinsen geführter Schnitt. An der linken Seite sind sämmtliche vier zum linken Auge gehörige Retinakörper $\alpha\alpha'$, $\beta\beta'$ getroffen. Ab α der vordere mediale Augenbecher, k k die zu seinen Retinazellen gehörigen Kerne, Cs die zugehörigen Cuticularstäbe, α' der hintere mediale Augenbecher nebst Retinakörper, $\beta\beta'$ die beiden lateralen Augenbecher und Retinakörper, M Muskeln, Cr Gehirn.

Fig. 7. Nachfolgender Schnitt. Linksseitig sind nur noch die mehr ventral gelegenen lateralen Augenbecher getroffen.

Fig. 8. Ventralwärts folgender Schnitt.

Fig. 9 und 10. Zwei dorsoventral geführte Querschnitte durch das Dorsalauge und Medialauge derselben Art. Camera-Zeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tab. CL Cornealinsse. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 6.

Fig. 11. Vordere Kopfregion des Weibchens von *Anomalocera Patersonii*, von der Ventralseite betrachtet. R Rostrum, MA Medianauge mit den drei Augenbechern, A' Basalglied der vorderen Antenne, die beiden Cornealinsen CL des Dorsalanges schimmern durch. Camerazeichnung. Hartn. Syst. IV, eing. Tubus.

Fig. 12. Vordere Kopfregion des Männchens dieser Form in gleicher Lage, gleich stark vergrößert. L Linse des Medianauge.

Fig. 13 und 14. Die drei Augenbecher des Medianauge der weiblichen *Anomalocera* von der Ventralseite betrachtet. Fig. 13 bei tiefer Einstellung der dorsalen Becherwand, bei hoher Einstellung der drei Paare von Retinazellen. NN'N' Die drei Nerve derselben.

Fig. 15. Vordere Kopfpartie mit dem Dorsalauge einer *Anomalocera Patersonii* von Triest, vor vielen Jahren nach dem lebenden Thiere gezeichnet.

Fig. 16. Die drei zu jedem Dorsalauge gehörigen Retinakörper nebst den sie umlagernden Pigmentbechern. Constructionsbild nach einer Serie von Transversalschnitten zusammengestellt. Pb' P'' P''' Die drei Pigmentbecher, M Muskeln, N die zu dem Auge verlaufenden Nerven. Camerazeichnung. Hartn. Syst. V, eing. Tubus.

Nachtrag.

Aus Hartog's¹⁾ Schrift über Cyclops ersehe ich, dass in derselben bereits eine ähnliche Structur für das Auge von Cyclops beschrieben worden ist, wie ich sie für die Diaptomus gefunden habe. Hartog hebt bereits hervor „that the optic elements are reversed as in the eye of Dendrocoelum lacteum“ und beschreibt diese Elemente für jedes der drei Ocelli als „a number of bluntly fusiform bacilli, placed radially and containing a nucleus distal to their centre“.

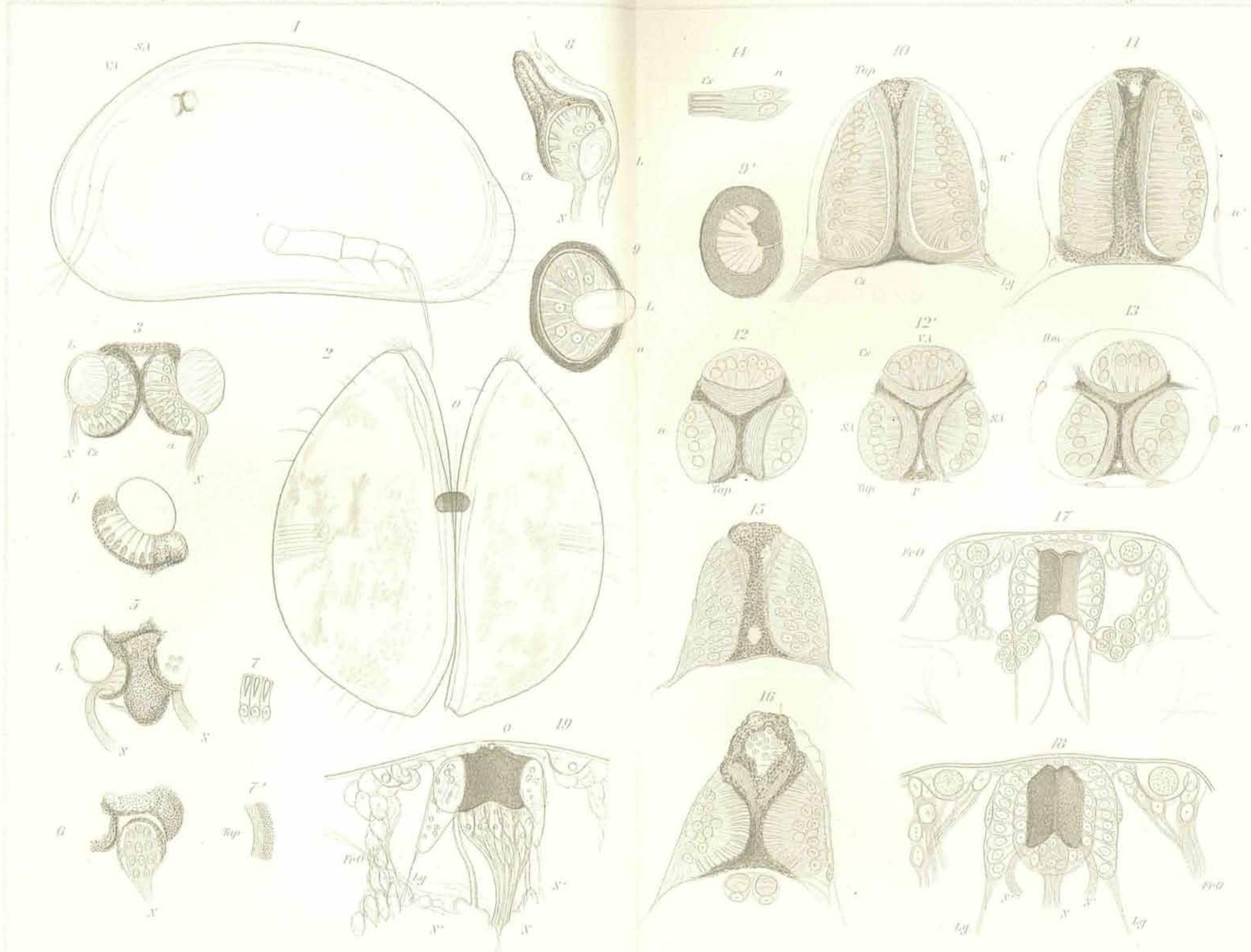
Auch der drei kurzen Sehnerven und ihres Eintritts an der hinteren Aussenseite jedes Ocellus geschieht Erwähnung, ebenso des Vorhandenseins eines Tapetums in jedem der drei Pigmentkörper: „Each of these blocks contains at least one nucleus, probably two, an anterior and a posterior. The tapetum consists of fine reddish granules, lying on the face of the block, and giving a brilliant metallic lustre by reflected light or dark ground illumination.“ Im medianen Ocellus sollen gegen 8 peripherische und 1 centraler, in den seitlichen 8—10 peripherische und 3 centrale Bacilli enthalten sein. Als Innenglied des Bacillus wird ein oblonger Körper (Rhabdom) erwähnt. „In the inner limb of each bacillus is an oblong body (probably a rhabdom), staining deeply with osmic acid haematoxylin.“

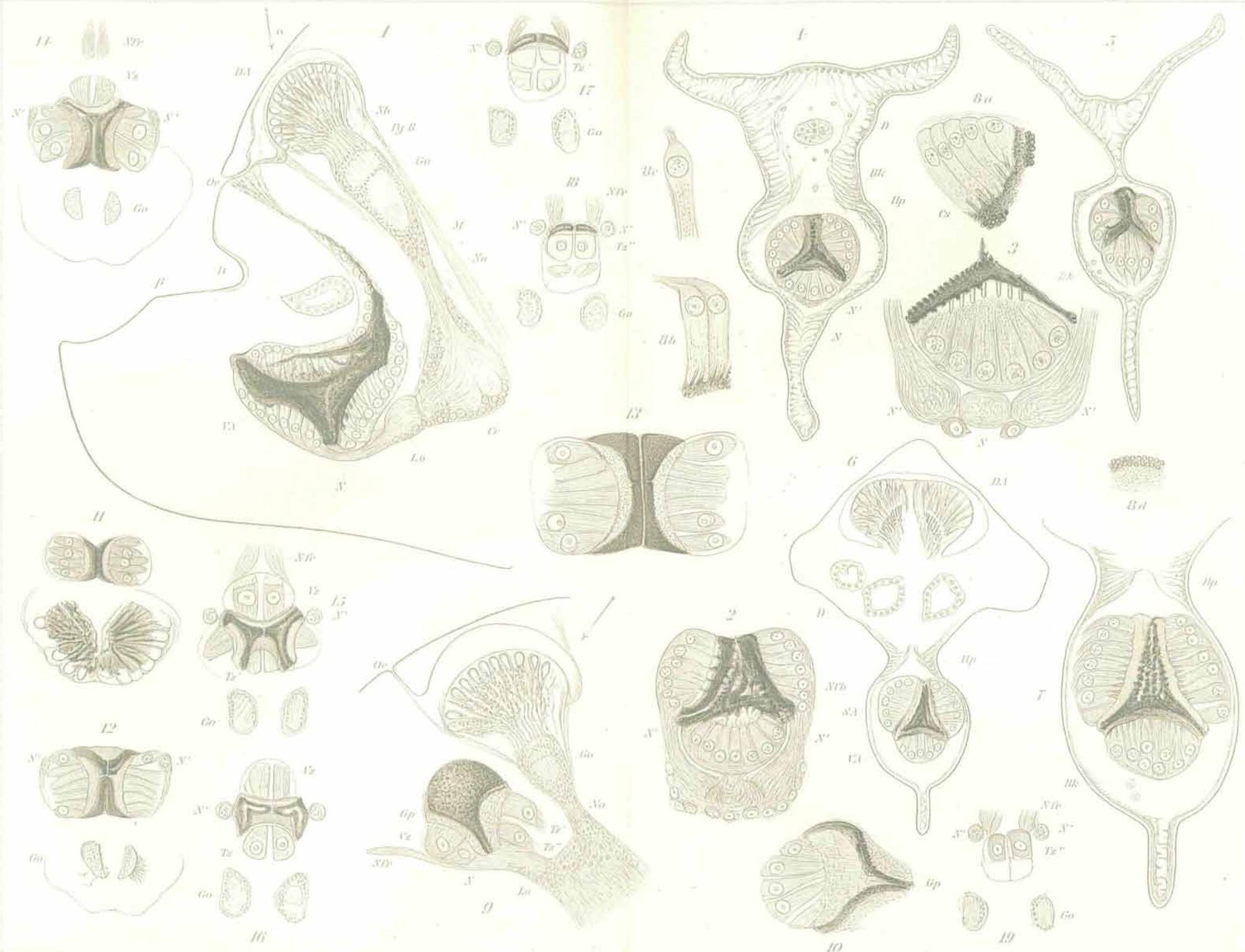
Man sieht, die Deutung und Bezeichnungsweise der Elemente im Cyclopsauge entspricht etwa dem Niveau der Auffassung, welche ich in meinem Copepodenwerke (pag. 52) für die seitlichen Augen der Corycaeiden vertrat, wenn ich mich aussprach: „Bei Sapphirina besteht der in den Pigmentkörper eintretende Nerv aus nur wenigen, ziemlich breiten Fasern, die ich an äusserst glücklich erhaltenen, in Chrömsäure und Glycerin aufbewahrten Präparaten im Innern des Pigmentkörpers in glänzende Stäbe umbiegen sehe. Der von Leuckart erwähnte Krystallstiel entspricht in seiner hinteren Partie diesen glänzenden Nervenstäben, die vordere Partie ist eine helle Substanz, in welcher ich bei Copilia Kerne eingebettet fand.“ Erst Grenacher erhob das Verständniss dieser Gebilde auf ein höheres Niveau, indem er dieselben als Sehzellen und deren

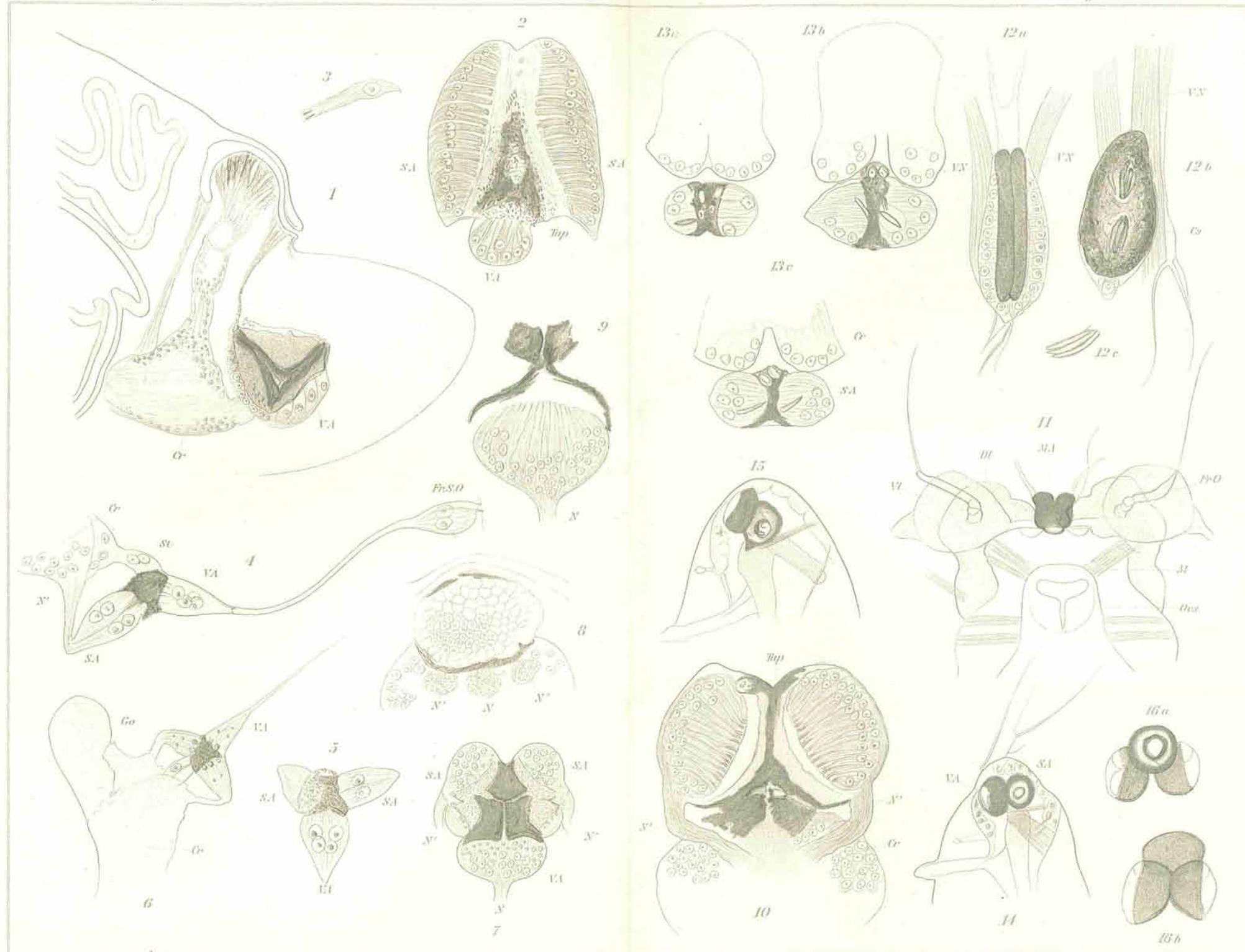
¹⁾ M. M. Hartog, On the morphology of Cyclops and the Relations of the Copepoda. Transactions Linnean Society of London. July 1888, pag. 33.

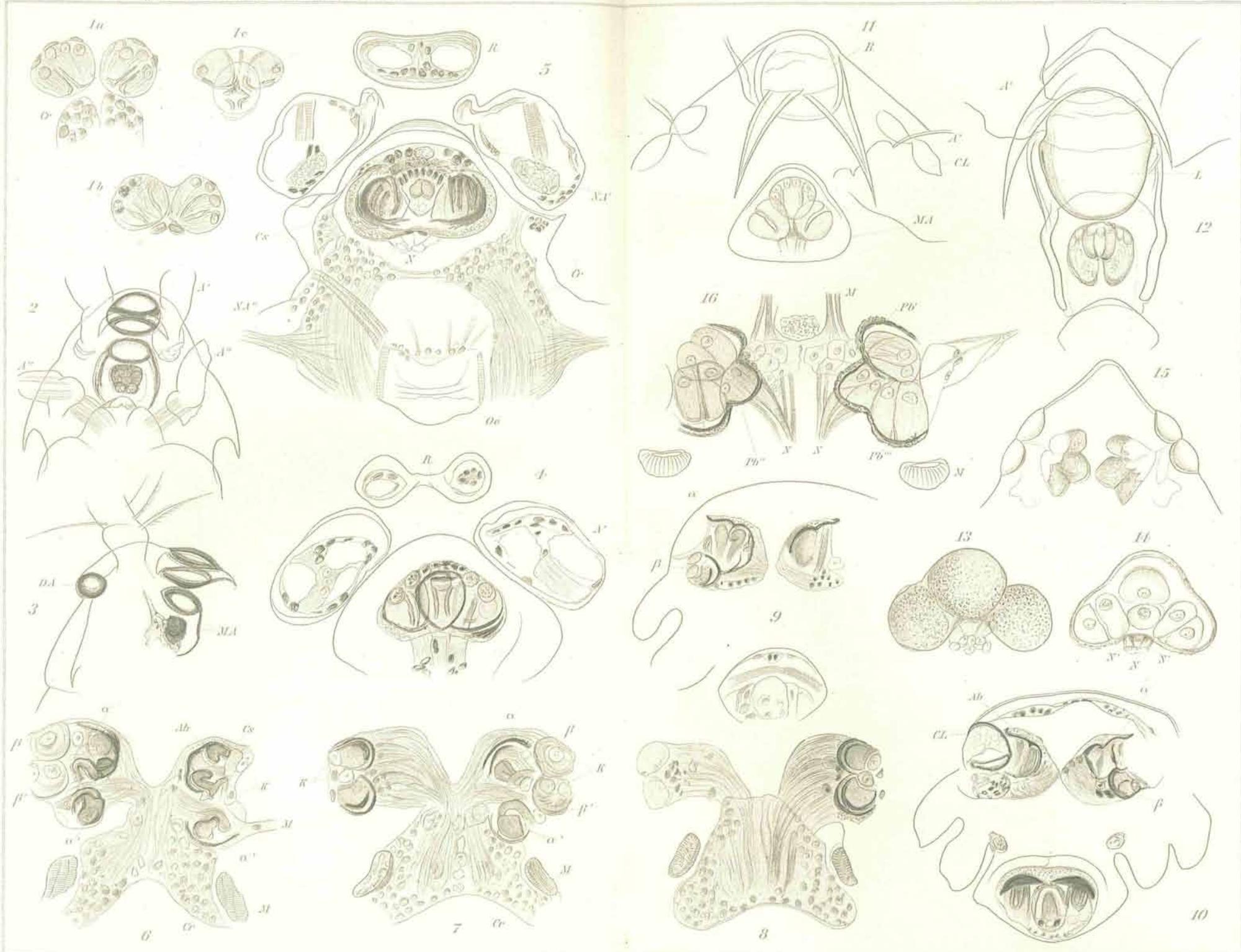
Cuticularstäbe bekannte, sowie ihr Zahl- und Lagenverhältniss für das *Corycaeiden*-Auge genau bestimmte, so dass für dieses die inverse Lage der Elemente, wenn auch nicht ausdrücklich als solche hervorgehoben, so doch bereits beschrieben war.

Was Hartog als „Bacillus“ und „Rhabdom“ bezeichnet, entspricht offenbar den Sehzellen und den in denselben enthaltenen Stäbchen, indessen ist aus den beigegebenen, Schnittpräparaten entlehnten Abbildungen keine Vorstellung von der Form dieser Elemente zu gewinnen (vergl. l. c. Taf. II, Fig. 7 und 8, Taf. IV, Fig. 4—8 und 15). Der Verfasser hat jedoch nicht erkannt, dass dieselben Gebilde bereits Grenacher im Auge von *Calanella* als Sehzellen dargestellt hat und es ist eine durchaus irrthümliche Deutung, wenn Hartog diese Zellen in die Tiefe des Pigments verlegt und auf das bezieht, was er „blocks“ nennt. „He(Grenacher) describes central cells, which are evidently part of what I term the blocks.“ Auch ist dem Verfasser entgangen, dass ich bereits am Medianauge von *Candace* und *Cetochilus* die gleichen Gebilde beobachtete, indem ich ein Zerfallen der glashellen Krystallkugel in zahlreiche kleinere Kugeln wahrnahm, von denen jede möglicherweise einer Nervenfaser angehöre, und dass ich „die sogenannten Krystallkugeln nicht nur als lichtbrechende, sondern zugleich als percipirende Elemente“ deutete.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [9_2](#)

Autor(en)/Author(s): Claus Carl [Karl] Friedrich Wilhelm

Artikel/Article: [Das Medianauge der Crustaceen. 225-266](#)