

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden.

Von

Dr. Richard Hesse,

Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XX und einer Figur im Text.

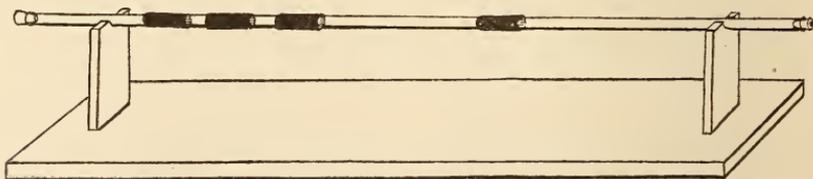
Dass die Regenwürmer gegen Licht empfindlich sind, finde ich zuerst bei HOFFMEISTER (7) erwähnt; er stellt fest, dass sie durch eine noch so vorsichtig genäherte Flamme sofort veranlasst werden sich in ihre Höhle zurückzuziehen. DARWIN (2) erweiterte HOFFMEISTER'S Beobachtungen, indem er verschieden starkes Licht zu seinen Versuchen benutzte, und die Einwirkung desselben auf die Würmer je nach ihren verschiedenen Beschäftigungen verschieden fand: sie werden viel weniger durch Licht gestört, wenn sie fressen und Blätter in ihre Höhlen ziehen, vor Allem aber während der Begattung. HOFFMEISTER eben so wie DARWIN geben an, dass das Vorderende der Sitz der Lichtempfindung sei, wo »die vom Schlundringe ausgehenden Nervenbündel« bezw. die Gehirnganglien liegen. HOFFMEISTER sagt: »Ein Wurm, der mit dem Kopfe in das Loch seines Nachbarn gedrungen oder unter einem Stückchen Holz versteckt war, vertrug die allerstärkste Annäherung der Flamme, verschwand aber sogleich, sobald er den Kopf erhoben hatte.«

Später hat auch GRABER (3, 4) bei seinen Versuchen über den Helligkeitssinn der Thiere sich mit dem Regenwurm beschäftigt. Er kam dabei zu dem Ergebnis, dass das Thier lichtempfindlich sei, dass aber diese Lichtempfindlichkeit nicht auf das Vorderende beschränkt, sondern über den ganzen Körper ausgedehnt sei.

GRABER beobachtete die Würmer nicht in der freien Natur, an ihren Löchern, sondern er brachte sie unter künstliche Versuchsbedingungen. Auf dem Boden eines Kastens mit vorderer Glasscheibe, dessen eine Hälfte verdunkelt wurde, vertheilte er eine größere Anzahl von Versuchsthiereu gleichmäßig und untersuchte nach längeren Zwischenräumen, etwa einer Stunde, die Vertheilung derselben auf die verschieden beleuchteten Abtheilungen des Kastens; das Verhältnis der Besucherzahl auf der einen und anderen Hälfte gab dann einen Anhalt, ob die Würmer das Licht oder das Dunkel vorziehen, also für Licht empfindlich sind; so bekam er bei sieben Versuchen auf der dunkeln Seite 210, auf der hellen nur 40 Besucher. Indem er in gleicher Weise mit Würmern verfuhr, denen er die vordersten vier bis fünf Köperringe abgeschnitten hatte, bekam er für dunkel 218, für hell 82 Besucher. Daraus schließt er mit Recht, dass die Lichtempfindlichkeit nicht auf das Kopfende beschränkt ist. Seine Folgerung dagegen, dass die ganze Haut des Regenwurms lichtempfindlich ist, dürfte nicht aus den Versuchen mit Nothwendigkeit hervorgehen. Denn es könnte ja an irgend einem anderen Theile des Körpers die Lichtempfindung ihren Sitz haben. GRABER's Folgerung hängt mit der Art seiner Vorstellung über das Zustandekommen der Lichtempfindung eng zusammen; wir werden später darauf zu sprechen kommen. Die Versuche können ferner nur über das Vorhandensein der Lichtempfindlichkeit Aufschluss geben zur Beurtheilung ihrer Stärke sind sie nicht geeignet.

Später hat auch YUNG (22) festgestellt, dass sich die Empfindlichkeit für Hell und Dunkel beim Regenwurm nicht auf das vordere Körperende beschränkt, sondern auch der ganzen übrigen Körperoberfläche zukommt. Über den Weg, den er zu diesen Ermittlungen eingeschlagen hat, enthält seine kurze Mittheilung keine Angaben.

Um mir eine möglichst sichere Vorstellung über die Frage zu verschaffen, wie die Lichtempfindlichkeit über den Regenwurmkörper vertheilt sei, machte ich eigene Versuche. Dazu stellte ich mir



folgende Vorrichtungen her (vgl. Abbildung): eine Glasröhre von 55 bis 60 cm Länge wurde mit einer Anzahl röhrenförmiger Blenden aus mattschwarzem Papier versehen, die 4—8 cm lang waren und so eng anlagen, dass sie sich eben noch mühelos hin- und herschieben ließen. So konnte ich in der Röhre durch Verrücken eines oder mehrerer Blenden an einer beliebigen Stelle und auf wechselnde Erstreckung Helligkeit oder Dunkelheit herstellen, und dadurch

jeden Theil eines in der Röhre befindlichen Wurmes beleuchten oder beschatten. Solcher Röhren richtete ich mehrere her von verschiedener Lichtung je nach der Dicke der zur Untersuchung dienenden Würmer. Damit bei den Versuchen die Wirkung von Erschütterungen ausgeschlossen bliebe, musste ich der Röhre eine möglichst feste Unterlage geben. Ich befestigte dazu auf einem länglichen Brett in der Entfernung von etwa $\frac{1}{2}$ m von einander zwei hölzerne Stützen, über welche die Röhre gelegt werden konnte; die Stützen wurden oben mit einer tiefen Einkerbung versehen, in die die beiden Enden der Röhre gelegt wurden; zwischen die Röhre und ihre Unterlage wurde stets eine Lage Baumwolle eingeschaltet derart, dass der Raum zwischen Röhre und Einkerbung dicht ausgefüllt war, und die Röhre wurde schließlich an jedem Ende an die Stützen festgebunden. Das Brett, das die Grundlage des Ganzen bildete, wurde durch Beschwerung mit Gewichten möglichst festgelegt. So konnte ich Verschiebungen der Papierringe vornehmen, ohne dass eine merkliche Erschütterung der Röhre eintrat.

Ich stellte nun die Versuche in der Weise an, dass ich einen Regenwurm in eine solche Röhre brachte, die zuvor innen angefeuchtet war; sie wurde jeweils etwas weiter ausgewählt als die Dicke des Wurmes betrug. Nachdem der Wurm zur Ruhe gekommen war, wobei er gewöhnlich unter dem Schutze der an einander gerückten Blenden lag, ließ ich durch Verschieben der letzteren Licht, und zwar gewöhnlich diffuses Tageslicht, auf die verschiedenen Theile seines Körpers einwirken und beobachtete das Verhalten des Wurmes.

Zu meinen Versuchen benutzte ich hauptsächlich *Lumbricus herculeus*; doch machte ich die Grundversuche auch mit *Allolobophora arborea* und *rosea*. Ich fand dabei Folgendes: Beleuchten des Vorderendes mit gewöhnlichem Tageslicht bewirkt ein fast augenblickliches Zurückziehen desselben in die Dunkelheit; nicht ganz so schnell wie das Vorderende, aber immerhin rasch, entzog sich das Hinterende dem Lichtreiz. Theile des Mittelkörpers blieben verschieden lange (2, 10, 15 Minuten) im Lichte liegen und wurden dann nur langsam fortgezogen. Es ließ sich deshalb nicht entscheiden, ob die schließliche Fortbewegung wirklich eine Folge der Belichtung war; auch waren die Versuchsbedingungen zu sehr verwickelte, weil ja das Thier durch Fortziehen einer Körperstelle stets eine andere dem Lichte hätte aussetzen müssen. Diesen Schwierigkeiten entging ich in der Weise, dass ich an einem Wurme

das hintere Viertel durch einen Schnitt abtrennte, und die gleichen Versuche wie vorher an den überlebenden und sich kräftig bewegenden Theilstücken anstellte. Am vorderen Stücke fand ich beim Kopfende schnelle Beantwortung des Reizes wie gewöhnlich; drei Ringe des Schnittendes jedoch, die jetzt durch einfache Einziehung aus dem Bereiche des Reizes hätten gebracht werden können, zeigten bis zu einer viertel Stunde keine Bewegung, sondern blieben ruhig im Lichte liegen. Eben so zeigte am hinteren Stücke das Schwanzende deutlichste Reizbarkeit: es war binnen drei Sekunden stets der Lichtwirkung entzogen; das Schnittende aber zeigte für Lichtreiz keine merkbare Empfindlichkeit.

Jedoch wäre es ja möglich, dass der durch den Schnitt hervorgerufene Schmerz den Lichtreiz übertäubt und so die Reaktion verhindert hätte. Ich stellte daher folgenden Gegenversuch an: einem Wurm schnitt ich die Spitze der an Nerven und Sinnesorganen außerordentlich reichen Oberlippe ab; doch blieb die Lichtempfindlichkeit des Kopfendes. Ich trennte darauf auch den Rest der Oberlippe durch einen Schnitt vom Körper; auch jetzt zeigte das Vorderende des Körpers immer noch deutliche Lichtempfindlichkeit, wenn auch die verminderte Schnelligkeit der Rückzugsbewegung auf einen geringeren Grad von Reizbarkeit zu deuten schien.

Wenn der Wurm nun nach dem Zerschneiden bei Beleuchtung der Schnittenden keine Rückzugsbewegungen ausführte, so wäre es doch übereilt, daraus zu schließen, dass an diesen Theilen, durch welche der Schnitt ging, überhaupt keine Lichtempfindlichkeit vorhanden sei. Man kann daraus nur folgern, dass an dem Kopf- und Schwanzende, wo eine Rückzugsbewegung bald und deutlich eintrat, die Empfindlichkeit gegen Licht bedeutend größer sei als an den durchschnittenen Stellen.

Ob nun auch den übrigen Körpertheilen Lichtwahrnehmung zukomme, musste jetzt durch die Versuche geprüft werden. GRABER hat schon nachgewiesen, dass nicht das Vorderende allein Träger der Helligkeitsempfindung sei, indem er feststellte, dass Regenwürmer, denen das »cerebrale« Körperende abgeschnitten war, immer noch deutlich das Dunkel dem Hellen vorzogen (218 gegen 82 Besucher, Verhältnis 2,64). Da ich nun auch am Hinterende eine besondere Lichtempfindlichkeit nachgewiesen hatte, so musste ich auch dieses ausschalten. Ich machte daher folgenden Versuch: in einem zur Hälfte hellen, zur Hälfte dunkeln Kasten vertheilte ich gleichmäßig eine Anzahl Regenwürmer, denen ich sowohl die vier

bis fünf vordersten, wie auch die zehn hintersten Ringe abgeschnitten hatte; indem ich von Stunde zu Stunde nachsah und dann jedes Mal die gleichmäßige Vertheilung von Neuem herstellte, erhielt ich ein Ergebnis, das deutlich auf eine Bevorzugung des Dunkel vor dem Hellen hinwies (107 gegen 31 Besucher, Verhältnis 3,45). Noch deutlicher zeigte sich die gleiche Wirkung, als ich 18 eben so zugegerichtete Würmer sämmtlich in die helle Abtheilung legte; nach $\frac{3}{4}$ Stunden hatten sie sich alle bis auf einen in die dunkle Abtheilung zurückgezogen. Ich muss bemerken, dass ich dabei keine andere Beleuchtung als gewöhnliches Tageslicht anwandte; mein Versuchskasten stand 60 cm entfernt von einem nach Norden schauenden Fenster; direktes Sonnenlicht war durchaus ausgeschlossen, wurde auch nicht etwa von gegenüberliegenden hellen Häuserwänden zurückgeworfen.

Es kam mir schließlich darauf an, den Unterschied in der Beantwortung des Reizes bei unverletzten Würmern den kopf- und schwanzlosen gegenüber zu untersuchen. Ich beobachtete daher bei beiden die Zeit, bis zu welcher die Reaktion eintrat. Von 21 unverletzten Würmern, welche in die helle Abtheilung des Versuchskastens eingesetzt wurden, waren nach acht Minuten 18 im Dunkeln, einer auf dem Wege dorthin, einer suchte tastend in der hellen Abtheilung herum, einer schließlich hatte sich mit seinem Vorderende in ein Erdloch eingegraben. Bei Wiederholung des Versuches waren nach vier Minuten 13 Würmer im Dunkeln, die übrigen acht, die noch in der hellen Abtheilung waren, hatten sämmtlich ihre Vorderenden in Erdlöcher gesteckt, oder unter den Leibern ihrer Nachbarn verborgen. Weitere Versuche gaben ähnliche Ergebnisse. — Andererseits wurden 16 Regenwürmer, deren Kopf und Schwanz abgeschnitten war, in die helle Abtheilung des Versuchskastens gelegt; nach acht Minuten waren zwei ganz, zwei halb im Dunkeln; nach 18 Minuten lagen sechs dort, nach 30 Minuten auch nur sechs und einer auf dem Wege aus dem Dunkeln ins Helle, mit der Vorderhälfte im Hellen; nach 40 Minuten lagen acht, nach 50 Minuten zehn, nach $1\frac{1}{2}$ Stunden zwölf und einer mit seiner Hinterhälfte im Dunkeln. — Der Unterschied in den Ergebnissen dieser zwei Versuchsreihen ist augenfällig, und er ist so groß, dass man nicht annehmen kann, die Verletzung allein habe die Verminderung der Reizbarkeit bewirkt. Die operirten Würmer zeigten sich durchaus nicht stumpf, und durch vorheriges Eintauchen in Wasser war ihre Lebhaftigkeit noch gesteigert; dass einer derselben aus dem Dunkeln ins Helle

zurückkroch, weist ebenfalls auf geringere Helligkeitswahrnehmung. Ich ziehe aus den Versuchen den Schluss, dass die Regenwürmer am ganzen Körper Empfindlichkeit gegen Lichteindrücke besitzen, dass diese aber am Hinter- und ganz besonders am Vorderende bedeutend gesteigert ist.

Wie kommt nun die Lichtwahrnehmung bei diesen Würmern zu Stande? Man hat sich darüber schon vielfach Gedanken gemacht, und häufig wird der Regenwurm angeführt als »augenloses« Thier, das dennoch Licht wahrnimmt.

DARWIN (2) sagt: »Da diese Thiere keine Augen haben, so müssen wir annehmen, dass das Licht durch ihre Haut hindurchtritt und in irgend einer Weise ihr Gehirnganglion reizt.« Einer ähnlichen Ansicht scheint HOFFMEISTER (7) zu sein, da er betont, dass nur die zwei ersten Ringe, »an denen die vom Schlundganglion ausgehenden Nerven liegen«, Licht wahrnehmen können.

GRABER (4) geht näher auf unsere Frage ein. Er erörtert drei Möglichkeiten, wie die »durch die Haut vermittelten« Lichtempfindungen bewirkt werden könnten: 1) das Licht wirkt als Wärme; 2) das Allgemeingefühl wird durch chemische Umsetzungen beeinflusst; 3) es handelt sich um eine »dermatoptische Wirkung«, wobei das Licht als solches, analog der Wärme, direkt zur Empfindung gelangt. Die Annahme einer Wärmewirkung konnte GRABER durch Versuche direkt als unhaltbar nachweisen; eine photochemische Wirkung, etwa durch Vermehrung der Kohlensäureabscheidung, sucht er unwahrscheinlich zu machen und entscheidet sich für die dritte der angegebenen Möglichkeiten; für diese unmittelbare Hautempfindung spricht der Umstand, dass das Licht oft momentan wirkt, wobei die Einwirkungsdauer zu kurz ist, als dass chemische Zersetzungen eintreten könnten. Auf die Schwächen der GRABER'schen Erklärungen mit Rücksicht auf die Lichtempfindlichkeit geblendeter Augenthiere einzugehen, ist hier nicht der Ort. Für die Regenwürmer krankt GRABER's Theorie vor Allem an einem Fehler: er stellt die »augenlosen« Würmer ohne Weiteres auf die gleiche Stufe mit den geblendeten Augenthieren (bei seinen Versuchen Tritonlarven), und ohne die Frage zu erörtern, ob dieselben nicht besondere Organe für die Lichtwahrnehmung hätten, setzt er vielmehr ohne Weiteres das Gegentheil voraus. Er führt aus: Da die Augen nur der Lichtperception besonders angepasste Theile der Haut sind, so muss die Haut, ehe es zur Ausbildung jener besonderen Einrichtungen

kam, eine gewisse Empfindung für die in Rede stehenden Einflüsse besessen haben. Bei augenlosen Thieren, die dennoch Licht wahrnehmen, ist nach seiner Vermuthung diese Reizbarkeit der Haut für Lichteindrücke erhalten geblieben; die Haut als solche ist hier die Trägerin der Lichtwahrnehmung, gleichsam ein — wenn auch nur schwach reizbares — großes Sinnesorgan.

Diese Annahme GRABER's ist nicht schwer zu widerlegen. Wenn sie zu Recht bestünde, müsste die Lichtwahrnehmung an allen Hautstellen gleich groß sein, und die Wirkung der Belichtung sich steigern mit der Zunahme der belichteten Fläche. GRABER hat selbst diesen Einwurf anerkannt und deshalb die Widerlegung der Ansichten HOFFMEISTER's und DARWIN's, welche die Lichtempfindlichkeit auf das Vorderende beschränkt glaubten, als wichtige Stütze seiner Anschauung betrachtet. »Hätten die genannten Forscher wirklich Recht, — sagt er p. 215 — so dürfte man streng genommen, nicht mehr von photosomatischen Reaktionen der augenlosen Thiere sprechen und wäre insbesondere auch nicht zu erwarten, dass die Haut als solche bei den mit Augen versehenen Thieren irgend welche Lichtempfindlichkeit besitze.« Nun habe ich oben gezeigt, dass wirklich die Lichtempfindlichkeit am Vorder- und Hinterende stärker ist als an den übrigen Körperstellen. Damit wäre also der Anschauungsweise GRABER's von der dermatoptischen Lichtwirkung die Grundlage entzogen.

NAGEL (15) endlich nimmt an, dass die Lichtreize vom Regenwurm durch Sinnesorgane wahrgenommen werden, die zugleich noch andere Reizarten zur Wahrnehmung bringen, also unter seinen Begriff der Wechselsinnesorgane fallen. »Da der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt, und hierfür nur zweierlei Organe (einzelne Sinneszellen und Knospen) vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane.« Er hält es ferner für nicht unwahrscheinlich, dass die einzelnen Sinneszellen und die Sinnesknospen gleiche Funktion hätten, letztere nur in entsprechendem Maße empfindlicher wären. Nun ist die Verbreitung der Sinnesknospen über den Körper durch die Untersuchungen CERFONTAINE's, meine eigenen und besonders die FANNY E. LANGDON's (11) genau bekannt. Wenn diese Knospen zugleich chemische und Lichtreize wahrnehmen, so muss der Unterschied in der Empfindlichkeit der verschiedenen Körperstellen für Geschmacksreize ganz der gleiche sein wie für Lichtreize, da die Zahl der wahrnehmenden Organe für beide gleich ist. Für Geschmacksreize lässt sich die

verschiedene Empfindlichkeit der einzelnen Körperstellen leicht ermitteln nach einem von NAGEL angegebenen Verfahren: man stellt fest, in welcher Verdünnung ein Schmeckstoff, z. B. Chininlösung, an den zu prüfenden Stellen noch einen sichtbaren Reiz ausübt. Beim Regenwurm wurden nach meinen Befunden die Körperringe (hinter dem Gürtel) noch gereizt durch eine Chininlösung von 2 pro mille, das Schwanzende zuckte noch bei 0,4 pro mille, das Kopfende bei 0,3 pro mille. Die Zahlen dürften im geraden Verhältnis stehen zu der Menge der vorhandenen Sinnesknospen, wenn man die Angaben der LANGDON zu Grunde legt, dass sich auf der Oberlippe 1900, auf dem zehnten Segment 1200, auf dem 56. Segment noch 700 Sinnesknospen finden und bedenkt, dass diese, nach Maßgabe der verschiedenen Größe jener Theile, auf der Oberlippe etwa zehnmal so dicht stehen müssen wie auf einem Körpersegment. Die Lichtreize lassen sich nun freilich nicht in gleicher Weise abstufen. Wenn man aber überlegt, dass bei meinen Versuchen in der Röhre Kopf- und Schwanzende der Würmer bei Belichtung schnell eingezogen wurden, dass dagegen die Körperringe keine Bewegungen zeigten, so scheinen doch an den verschiedenen Körperstellen die Wahrnehmungsunterschiede für Lichtreize andere zu sein als für Geschmacksreize. Es dürften daher wohl kaum die gleichen Organe beiden Wahrnehmungen dienen.

Die letzten Ausführungen würden kaum ausschlaggebend sein, wenn ich sie nicht durch anatomische Beobachtungen stützen könnte. Ich habe nämlich bei den Regenwürmern einzelne Sinneszellen und Anhäufungen von solchen gefunden, die ich als Organe der Lichtwahrnehmung auffassen muss.

Alle im Folgenden geschilderten Befunde sind an Präparaten gemacht, die, nach Fixirung in Pikrinschwefelsäure oder Sublimat, auf dem Objektträger mit Hämalaun (nach PAUL MAYER) gefärbt wurden.

Man findet nämlich in der Epidermis der Regenwürmer eigenthümliche Zellen (Fig. 1—8), deren bisher noch Niemand Erwähnung gethan hat. Dieselben zeichnen sich vor den übrigen Epidermiszellen dadurch aus, dass ihr Plasma heller, ihr Kern etwas größer und mehr rund ist; besonders aber, und das ist für die Zellen bezeichnend, enthalten sie alle in ihrem Plasma eigenthümliche Gebilde: es sind abgegrenzte Stellen des Plasmas, deren Ränder mit Hämalaun sich dunkel färben, deren Inneres etwas heller bleibt. Zwischen dem dunkel gefärbten Äußern und dem hellen Innern ist keine scharfe Grenzlinie, eben so tönt sich die Farbe des dunklen

Randes nach außen allmählich ab. Die Gestalt dieser »Binnenkörper«, wie ich sie nennen will, ist bei den verschiedenen Arten eine verschiedene, und ist öfter so bezeichnend, dass man daran erkennen kann, von welcher Wurmart ein Präparat genommen ist. So finden wir runde, eirunde, langgestreckte, gerade oder gewundene, ja selbst einfach oder mehrfach verzweigte Binnenkörper in den besprochenen Zellen. Bei der gleichen Art wechselt die Gestalt der Binnenkörper etwas mit der Gestalt der Zellen; sie sind länglich in säulenförmigen, kürzer und kompakter in rundlichen Zellen. Die Binnenkörper nehmen in der Zelle gewöhnlich die Mitte ein, und dadurch werden die Zellkerne gegen den Rand der Zelle hingedrängt (Fig. 1—8). In den mehr säulenförmigen Zellen liegt der Binnenkörper meist gegen die Peripherie zu, der Kern basal; doch findet man bisweilen auch das umgekehrte Verhältnis (Fig. 5*b* u. 6*c*); in den querliegenden Zellen liegen Binnenkörper und Kern neben einander (Fig. 7*d*).

Die Zellen zeichnen sich weiterhin durch eigenthümliche Lagerung in der Epidermis aus; ich habe nie beobachten können, dass eine solche Zelle bis ganz an die Cuticula heranreichte; nur selten erstreckte sich eine so weit nach außen, dass sie etwa $\frac{3}{4}$ der Epithelhöhe einnahm; meist waren sie etwa halb so hoch als die übrigen Epithelzellen, oft niedriger, dabei aber von bedeutend größerer Breite als ihre Nachbarzellen. Ja ich habe nicht selten Fälle beobachtet, wo eine solche Zelle mit ihrer längeren Achse parallel der Basis des Epithels lag (Fig. 7*d*). Es finden sich somit eine Reihe von Übergängen von Zellen, die nach ihrer schlanken Form und ihrer Lage noch sehr an die Epithelzellen erinnern, zu solchen, welche wie Fremdlinge im Epithel erscheinen, und von den übrigen Zellen desselben durchaus abweichen. Bei den einzelnen Arten herrscht meist die eine oder andere der geschilderten Formen vor.

Bei genauer Durchmusterung der Schnitte findet man nicht gerade selten die Zellen so getroffen, dass an ihrem basalen Ende eine Ausziehung in einen feinen Faden sichtbar ist (Fig. 1, 4, 5, 6*a* u. *b*). Ich halte diesen Faden für eine Nervenfasern. Zwar ist es mir nicht gelungen, die Zellen mit der daransitzenden Faser durch die GOLGI'sche Methode zu färben und so die Faser auf längere Erstreckung darzustellen. Aber man beobachtet diese Fortsetzung in eine Faser doch so häufig, dass ich nicht daran zweifeln kann, dass sie typisch zu unseren Zellen gehört. Öfters sah ich sie auch in der Basis des Epithels ziemlich weit verlaufen (Fig. 4), wie man das bei den mit

Silber imprägnirten Sinneszellen des Regenwurms beobachtet. Die Zellen wären somit Nervenzellen, eine Annahme, für die ich sogleich weitere Stützen anführen werde.

Ich suchte nach diesen Zellen bei folgenden Arten von Lumbriciden: *Lumbricus herculeus* Sav., *L. rubellus* Hoffm., *L. castaneus* Sav. (= *purpureus* Eisen); *Allolobophora foetida* Sav., *A. rosea* Sav. (= *mucosa* Eisen), *A. putris* Hoffm. Subspecies *arborea* Eisen, *A. caliginosa* Sav. (= *trapezoides* Dug.), *A. complanata* Dug.; *Allurus tetraedrus* Sav. und *Criodrilus lacuum* Hoffm. Bei allen diesen Würmern fand ich die gesuchten Zellen, mit Ausnahme von *Criodrilus lacuum* Hoffm.

Die Vertheilung dieser Zellen im Körperepithel ist keine gleichmäßige; vielmehr finden sie sich bei allen Arten, wo ich sie beobachtete, am zahlreichsten in der Oberlippe; in den zunächst darauf folgenden Segmenten sind sie bei Weitem seltener. — Am Schwanzende findet sich wiederum eine stärkere Anhäufung der Zellen, wenn sie dort auch nicht so reichlich vorhanden sind, wie in der Oberlippe. Die Vertheilung unserer eigenartigen Zellen am Schwanzende ist bei den verschiedenen Formen eine verschiedene: so liegen bei *Lumbricus purpureus*, *Allurus tetraedrus* und bei *Allolobophora caliginosa* nur im letzten Segmente eine größere Anzahl von diesen Zellen, während sie in den vorhergehenden Schnitten spärlich sind; bei *Lumbricus castaneus* z. B. zeigt eine Reihe von 92 Längsschnitten, die einer 0,92 mm dicken Scheibe entsprechen, im letzten Segment 33 von unseren Zellen, in zwei Gruppen rechts und links von der senkrechten Afterspalte vertheilt; in den drei vorhergehenden Segmenten dagegen fand ich der Reihe nach nur 5, 2, 2 solcher Zellen. Bei *Lumbricus herculeus* und *L. rubellus* dagegen waren auch noch die nächsten Ringe vom Schwanzende nach vorn reichlicher mit unseren Zellen ausgestattet: bei *Lumbricus herculeus* zählte ich auf 141 Längsschnitten (einer Scheibe von 1,41 mm Dicke entsprechend) im Epithel des letzten, vor- und drittletzten Segmentes der Reihe nach 64, 47, 34 Zellen; bei *L. rubellus* auf 115 Längsschnitten (= einer 1,15 mm dicken Scheibe) in den fünf letzten Segmenten, von hinten nach vorn der Reihe nach 26, 40, 24, 9, 5 Zellen. Dieser Vertheilung entspricht ein anatomischer Unterschied: bei jenen erstgenannten Würmern ist das Schwanzende stumpf abgesetzt, und wird von dem letzten Ring allein gebildet, bei den letzteren jedoch spitzt sich dasselbe etwas zu, und es gehen etwa die vier hintersten Segmente in seine Bildung ein. — An den mittleren

Körperringen sind die Zellen nur in sehr geringer Anzahl vorhanden; doch finden sich auch dort einzelne; so habe ich sie bei *Lumbricus herculeus* dicht hinter dem Gürtel und 2 cm vor dem Schwanzende gefunden (an der einen Stelle drei, an der anderen fünf in einer Reihe von Querschnitten).

Die in diesem Abschnitt angegebenen Zahlen können keinen Anspruch auf Genauigkeit machen. Besonders da, wo unsere Zellen selten sind, lässt sich bei den großen Epithelstrecken, die man mit starker Vergrößerung durchmustern muss, kaum vermeiden, dass man eine Anzahl derselben übersieht. Doch haben die gemachten Angaben immerhin den Werth von Verhältniszahlen.

Bei einigen Arten beschränken sich diese Zellen mit den eigenartigen Binnenkörpern nicht auf die Epidermis, sondern sie finden sich auch nach innen von derselben, im Inneren des Wurmkörpers. In dieser Lage kommen sie vor im Kopflappen bei den drei untersuchten *Lumbricus*-arten, bei *Allolobophora foetida* und bei *Allurus tetraëdrus*; im letzten Segment fand ich dieselben nur bei *Lumbricus herculeus* und *rubellus*, in anderen Segmenten niemals.

Die besprochenen Zellen haben in der Oberlippe eine ganz bestimmte Lage. Sie liegen nämlich den Ästen der Kopfnerven an, die zu dem Epithel hinziehen, und zwar nicht vereinzelt, sondern in größerer Anzahl, in Haufen von 3 oder 4 bis zu 20 und mehr (Fig. 11—14). Die kleineren Zellanhäufungen finden sich meist an den dünneren Ästen der Nerven, oft dicht unter dem Epithel; größere Haufen liegen gewöhnlich an den dickeren Nerven besonders an den Stellen, wo die von dem Epithel herkommenden Ästchen sich vereinigen. Die einzelnen Zellen haben hier natürlich, den Raumverhältnissen entsprechend, eine etwas andere Gestalt als im Epithel: sie pressen sich gegen einander und werden dadurch mehr polygonal. Doch gleichen sie in allen übrigen Eigenschaften den Zellen, die im Epithel liegen; die Binnenkörper vor Allem sind bei den einzelnen Arten hier völlig eben so beschaffen wie im Epithel. Fortsätze freilich konnte ich an diesen Zellen nicht verfolgen, was wohl seinen Grund hat in ihrem dichten Zusammenliegen. Ihr steter Anschluss an den Verlauf der Nerven spricht sehr für ihre Natur als Nervenzellen. Der Nerv zieht zwischen diesen Haufen geraden Wegs durch (Fig. 11); die Fortsätze der Zellen, die man als vorhanden annehmen muss, gesellen sich wahrscheinlich centripetal verlaufend zu den Fasern des Nerven. Die einzelnen Zellhaufen sind von einer Hülle umzogen, die sie eng zusammenhält.

In den großen Oberlippen der *Lumbricus*arten und von *Allolobophora foetida* liegen diese Zellhaufen nur in den Randtheilen der Längsschnitte (Fig. 21 meiner früheren Arbeit [6]); in der viel kleineren Oberlippe von *Allurus tetraëdrus* erstrecken sie sich bis in die Mitte des Oberlippenraumes (Fig. 13 und 14). Um einen Begriff von der Vertheilung dieser Gebilde bei *Allurus* zu geben, habe ich in Fig. 14 ein Schema gezeichnet, in das die Nerven einer Oberlippenhälfte mit den anliegenden Zellhaufen eingetragen sind. Der Deutlichkeit wegen mussten die drei Äste, in die sich der Kopfnerv der betreffenden Seite spaltet, etwas gegen einander verschoben werden: der am weitesten nach außen liegende dünnste Theil ist nach oben gerückt, ihm folgt der zu mittelst gezeichnete, und darauf der innerste zu unterst, beide im Schema der Raumvertheilung wegen etwas nach unten geschoben. Man sieht an dem Schema auch, dass sich unsere Zellhaufen an der Ventralseite der Oberlippe nicht weit nach hinten erstrecken.

Bisweilen findet man bei *Lumbricus herculeus* eine vereinzelte Zelle mit Binnenkörper auch in dem weiteren Verlaufe der Kopfnerven nach dem oberen Schlundganglion, im ersten oder zweiten Segmente des Wurmes. Anhäufungen solcher Zellen jedoch bleiben stets auf die Oberlippe beschränkt.

Im letzten Segment von *Lumbricus herculeus* und *rubellus* fand ich jederseits einen Haufen der besprochenen Zellen in ähnlicher Lagerung wie in der Oberlippe; auch hier liegen sie nicht weit von der Epidermis, angelehnt an einen Nervenstrang, der vom letzten Bauchganglion zum Epithel führt.

Solche Zellhaufen habe ich früher (6) schon in der Oberlippe von *Lumbricus herculeus* gefunden, ohne zugleich die entsprechenden Zellen im Epithel zu sehen; ich habe sie dort in Fig. 17 und 18 abgebildet und in Fig. 21 und 22 ihre Vertheilung näher dargestellt. Die Deutung als Reflexcentren, die ich dort in Erwägung zog, ist jedoch eine verfehlte, wie schon daraus hervorgeht, dass die gleichen Zellen, wie in jenen Anhäufungen, auch im Epithel vorkommen. Die LANGDON hat später das Vorhandensein dieser Zellanhäufungen in der Oberlippe bestätigt.

Damit ist jedoch das Vorkommen unserer Zellen noch nicht erschöpft. Bei allen den Arten, bei denen nach innen vom Epithel im Kopflappen Zellen mit Binnenkörpern vorkommen, also bei den drei untersuchten Lumbriciden, bei *Allurus tetraëdrus* und *Allolobophora foetida* finden sich im oberen Schlundganglion (Gehirnganglion) zahlreiche Zellen, die in dem Vorhandensein eines Binnenkörpers ganz unseren bisher beschriebenen Zellen entsprechen (Fig. 15 *lz*); auch

bei *Allolobophora complanata* habe ich einige solche Zellen an der bezeichneten Stelle gefunden.

Im Gehirnganglion liegen die eigenartigen Zellen in besonderer Weise vertheilt. Wir finden diese Ganglien bei den Regenwürmern zusammengesetzt aus einem äußeren zelligen Theil, der eine innere »Punktsubstanz« umgiebt. In der äußeren Zellhülle liegen unsere Zellen, und zwar ziemlich weit nach der Oberfläche des Ganglions zu. Sie sind aber auch hier nicht gleichmäßig vertheilt, sondern sind einerseits auf das hintere obere Ende eines Längsschnittes beschränkt (Fig. 15), andererseits finden sie sich nur in den nach außen gekehrten Theilen des Doppelganglions. Bei *Lumbricus castaneus* zählte ich auf der einen Seite 18, auf der anderen 20 solche Zellen, und zwischen den innersten Zellen der beiden Gruppen lagen 37 Schnitte, entsprechend einem Zwischenraum von 0,37 mm; bei *L. herculeus* zählte ich auf der einen Seite 37, auf der anderen 41 Zellen, bei *Allurus* 12 bzw. 16, bei *Allolobophora foetida* 5 bzw. 8.

Die Lage unserer sonderbaren Zellen im Gehirn, mitten zwischen den Ganglienzellen, bildet eine deutliche Bestätigung unserer Annahme, dass wir in ihnen Nervenzellen zu sehen haben.

Unsere Zellen sind im Epithel des Kopflappens am zahlreichsten bei den Arten, die keine Zellanhäufungen unter dem Epithel besitzen, vor Allem bei *Allolobophora caliginosa* und *complanata*. Am wenigsten zahlreich fand ich sie im Epithel bei *Allurus tetraëdrus*.

Wie schon mehrfach angeführt, sind die Formen der Binnenkörper innerhalb derselben Art, auch bei Zellen verschiedener Lage, einander ähnlich, bei den verschiedenen Arten jedoch verschieden. Die Binnenkörper bei den im Gehirn gelegenen Zellen sind allerdings meist etwas einfacher als bei den anderen. Ich gebe im Folgenden eine kurze Beschreibung der Form der Binnenkörper.

Lumbricus herculeus (Fig. 6a—c und 9): Die Binnenkörper sind meist kugelig oder eiförmig, bisweilen etwas mehr in die Länge gezogen und dann öfters gebogen; ihre Größe ist meist bedeutend.

Lumbricus rubellus (Fig. 7a—d und 10): Diese Form zeigt die sonderbarsten Binnenkörper; sie sind durchwegs langgestreckt, lang wurstförmig, dabei meist nicht gerade, sondern haken-, bogen- oder S-förmig gewunden; bemerkenswerth ist, dass sie sich häufig ein oder mehrere Male verästeln, und diese Äste können sich wieder mit einander vereinigen, so dass Formen zu Stande kommen, wie sie in Fig. 10 dargestellt sind. Die verzwicktesten Formen findet man in den Zellen, die im Kopflappen unterhalb des Epithels liegen.

Lumbricus castaneus (Fig. 5a und b): Die Form der Binnenkörper ist meist langgestreckt, dabei häufig gebogen, und erinnert im Allgemeinen an die einfacheren Formen bei voriger Art. Verästelungen sind jedoch viel

weniger häufig, und so verzwickte Formen, wie oben geschildert, finden sich nicht.

Allurus tetraëdrus (Fig. 8): Die Binnenkörper sind meist kurz eiförmig, bisweilen etwas langgezogen und selbst gebogen.

Allolobophora foetida (Fig. 4): Die Binnenkörper haben bisweilen verzweigte Gestalt und nähern sich denen von *Lumbricus rubellus*: meist jedoch sind sie einfach von rundlichem Querschnitt, lang eiförmig oder mehr langgezogen.

Allolobophora caliginosa (Fig. 2): Binnenkörper einfach, eiförmig.

Allolobophora arborea (Fig. 1): Binnenkörper etwa wie bei voriger Art.

Allolobophora complanata (Fig. 3): Die Gestalt der Binnenkörper wechselt nach der Gestalt der Zellen von eiförmigen bis zu ziemlich langgestreckten.

Besondere Schwierigkeiten hat es mir gemacht, bei *Allolobophora rosea* unsere Zellen aufzufinden; an einigen Präparaten sah ich wenige deutliche solche Zellen von der gewöhnlichen Größe. Bei genauem Durchsuchen zeigten sich dann auf dünnen Schnitten verhältnismäßig kleine Zellen mit Nervenfortsätzen, in ziemlicher Anzahl; ich muss diese den merkwürdigen Zellen, die ich sonst fand, gleichstellen.

Bisher habe ich lediglich meine Befunde geschildert, ohne auf die Bedeutung dieser Zellen einzugehen, die ich als eigenartige Zellen oder Zellen mit Binnenkörpern bezeichnet habe. Nur das Eine habe ich schon betont, dass wir es jedenfalls mit Zellen zu thun haben, die dem Nervensystem angehören. Das geht hervor aus dem Vorhandensein eines längeren fadenartigen Fortsatzes, sowie aus der Lage der Zellen dicht neben den Nervensträngen und im Gehirn. Wenn sie nun alle zu dieser Zellart gehören, so lässt sich die Folgerung kaum vermeiden, dass der für sie so bezeichnende Binnenkörper in Allem die gleiche Bedeutung hat, trotz der Verschiedenheit ihrer Lage, und ich gehe wohl kaum irre, wenn ich annehme, dass dieser Binnenkörper mit der Verrichtung der Zellen im engsten Zusammenhange steht, die Zellen selbst also gleiche Verrichtung haben.

Die nächste Frage, welche zu erledigen wäre, ist die, ob wir es in diesen Nervenzellen mit peripherischen oder centralen Zellen, anders Ganglienzellen oder Sinneszellen, zu thun haben. Entscheidend für die Beantwortung dieser Frage ist offenbar die Lage der Zellen im Epithel. Diese Lage müssen wir unbedingt als die ursprüngliche ansehen; denn sie findet sich bei allen Arten, denen die Zellen überhaupt zukommen, während die Lage unter dem Epithel und im Gehirnganglion nur auf einige Arten beschränkt ist. Diese Lage im Epithel schließt nun die Annahme, dass wir es mit Ganglien-

zellen zu thun hätten, ohne Weiteres aus; denn im Epithel gelegene Ganglienzellen finden wir nur bei den Coelenteraten, nicht jedoch bei höheren Thieren. Sinneszellen dagegen, die unter dem Epithel, ja selbst im Gehirn liegen, sind uns vielfach bekannt; ich brauche nur an die Retinazellen der Wirbelthiere zu erinnern. Wir müssen diese Zellen also durchaus für Sinneszellen halten.

Welchem Sinne aber dienen diese eigenartigen Sinneszellen? Von vorn herein müssen wir bei unseren Erwägungen die chemischen Sinne, Geruch und Geschmack, ausschließen. Sie erfordern, wie sich ohne Weiteres annehmen lässt und wie auch die Durchmusterung der sicher erkannten Geruchs- und Geschmacksorgane in der ganzen Thierreihe zeigt, Zellen, die mit der Oberfläche in Berührung stehen, und sind wahrscheinlich bei den Regenwürmern vertreten durch die Sinnesknospen (die becherförmigen Organe LEYDIG'S) und die einzelnen Sinneszellen, falls solche außerhalb der Knospen wirklich vorkommen. Dazu stimmt es ja auch, dass die größere oder geringere Empfindlichkeit einzelner Körperstellen gegen chemische Reize zusammenfällt mit dem Vorhandensein einer größeren oder geringeren Anzahl dieser Organe, wie ich oben gezeigt habe.

Der Tastsinn dürfte schon durch das Vorkommen unserer Zellen im Gehirnganglion ausgeschlossen sein. Doch wäre immerhin denkbar, dass beim ausgestreckten Thiere das Gehirnganglion der Körperwandung dicht anliegt und somit Druckwirkungen auch dorthin gelangen könnten. Wichtiger ist, dass sich beim Regenwurm Organe finden, die bei den Wirbelthieren allgemein als Tastorgane aufgefasst werden: die von SMIRNOW (18) entdeckten, seitdem mehrfach bestätigten (RETZIUS [17], LANGDON [11]) freien Nervenendigungen im Epithel. Auch das spärliche Vorkommen unserer Zellen an den Segmenten des Mittelkörpers hindert uns, sie als Tastzellen anzusehen.

So bleibt uns nur noch der Temperatur- und der Lichtsinn übrig. Zwischen diesen beiden fällt uns in so fern die Wahl schwer, als wir nirgends im Thiereiche sichere Organe des ersteren Sinnes kennen. Man spricht zwar von einem »Wärmeauge« (Zirbel der Reptilien), sucht aber sonst die Wärmeorgane eher in der Verwandtschaft der Tastorgane. Immerhin spricht das Vorkommen unserer Zellen im Gehirnganglien gegen die Annahme, dass sie dem Temperatursinn dienen.

Es bleibt somit von den uns bekannten Sinnen nur der Lichtsinn. Sind nun unsere Sinneszellen derartig, dass sie diesem Sinne dienen können? Bei unserer geringen Kenntnis von den Vorgängen

in den Zellen bleibt uns hier kein anderes Mittel, als in der Thierreihe Umschau zu halten, ob irgendwo ähnliche Zellen zweifellos im Dienste des Lichtsinnes stehen. Solche finden wir bei den Egel. In den »großen hellen Zellen« LEYDIG's, wie sie sich in den »Augen« der Blutegel finden, haben wir Sinneszellen mit bemerkenswerthen inneren Umbildungen des Plasmas. Durch neuere Untersuchungen von WHITMAN (20), MAIER (13) und MERILL (14) ist nachgewiesen, dass sich diese Zellen zu einem Nervenfortsatz ausziehen, wie unsere Zellen bei den Regenwürmern, und ich kann dies nach eigenen Untersuchungen bestätigen. Dass bei ihnen die dem Binnenkörper unserer Zellen entsprechende Plasmaveränderung sich gegen Farbstoffe unzugänglich erweist, während sie sich beim Regenwurm leicht färbt, kann kaum als Unterschied gelten; ich erinnere nur an die Unterschiede der Färbbarkeit zwischen dem Stratum granulosum und Stratum corneum der menschlichen Haut, die beide doch nur verschiedene Stufen der gleichen Umbildung lebenden Plasmas sind. Wichtig ist ferner, dass die Binnenkörper der Zellen in den Egelaugen auch nicht bei allen Arten gleichgestaltet sind; wenn WHITMAN (19) von den Landblutegeln sagt, dass bei ihnen »dieser Körper bandartig ist und nach verschiedenen Richtungen gebogen, so dass er auf Schnitten oft aus mehreren getrennten Stücken zu bestehen scheint, welche gerade, gebogen oder verschlungen sein können«, so könnte man diese Beschreibung ohne irgend welche Veränderung auf die Binnenkörper unserer Zellen von *Lumbricus rubellus* übertragen (Fig. 7 und 10). — Auch die Verbreitung der »großen hellen Zellen« der Egel ist eine ganz ähnliche wie die unserer Sinneszellen bei den Regenwürmern. Zwar findet man sie nicht mehr im Epithel, auch nicht im Gehirnganglion; doch hat WHITMAN (21) für *Clepsine* ihre epitheliale Abstammung nachgewiesen; im Übrigen liegen sie in der gleichen bezeichnenden Weise, wie unsere Zellen bei den Regenwürmern, nahe der Epidermis im Verlaufe der Sinnesnerven, denen sie sich eng anschließen. Die größeren Anhäufungen dieser Zellen sind meist von einem Pigmentmantel umgeben, und werden dann als »Augen« bezeichnet. Wenn jedoch diesen »Augen« Lichtempfindlichkeit eigen ist, so ist diese sicher nicht auf sie beschränkt, sondern kommt auch den übrigen Körperteilen zu, an denen die hellen Zellen verbreitet liegen.

Nun bezweifelt zwar CARRIÈRE (1, p. 25), dass die Blutegelaugen der Lichtwahrnehmung dienen. Ich bin jedoch in der Lage, dies zu beweisen, so weit man da von Beweis sprechen kann. Ich

habe nämlich beobachtet, dass unter dem Einfluss starker Belichtung die »großen hellen Zellen« der Egelaugen sich verändern; sie nehmen aus den umliegenden Pigmentzellen Farbstoffkörnchen auf und lagern sie in sich ab, gleichsam zum Schutz gegen zu starke Lichtwirkung. Hält man die Egel jedoch längere Zeit in der Dunkelkammer, so verschwinden diese Körnchen wieder. Diese Thatsache, über die ich nächstens nähere Mittheilungen zu machen gedenke, zeigt zur Genüge, dass die Zellen der Egelaugen lichtempfindlich sind.

Könnten nicht aber die besprochenen Zellen der Regenwürmer, so weit sie unter der Epidermis liegen, dem Einflusse des Lichtes entrückt und somit unfähig sein, dasselbe wahrzunehmen? Ich habe den Abstand der fernsten Sehzelle von der Körperoberfläche bei *Lumbricus purpureus* am zusammengezogenen Wurm zu 184μ gefunden (bei *Allurus* 126μ); die über dem Gehirnganglion gelegene Körperwand ist 161μ dick, ebenfalls am zusammengezogenen Wurm gemessen. Dem gegenüber fand ich, dass bei *Nephelis* die untersten Sehzellen 195μ von der Oberfläche entfernt waren. Interessant ist es auch, folgende Zahlen vom menschlichen Auge anzuführen: die Retinaschicht zwischen der *Membrana limitans externa* und *interna* misst über 140μ ; dazu kommen noch Glaskörper, Linse und die über $\frac{1}{2}$ mm dicke *Cornea*, so dass das Licht hier bei Weitem bedeutendere Gewebeschichten durchdringen muss. Der angeführte Einwurf ist also nicht stichhaltig.

Dazu kommt als wichtiges Beweismittel, dass die Lichtempfindlichkeit in dem gleichen Maße über den Körper vertheilt ist wie unsere Sinneszellen. Am Vorderende, wo die Helligkeit am stärksten wahrgenommen wird, finden wir auch unsere Zellen am dichtesten vertheilt. Zahlreich sind sie auch am Hinterende, das sich ja vor dem übrigen Körper ebenfalls durch bedeutendere Lichtempfindlichkeit auszeichnet. Am übrigen Körper, der sich gegen Licht nur dann empfindlich zeigt, wenn er in seiner ganzen Ausdehnung beleuchtet wird, sind unsere Zellen nur spärlich vorhanden.

Die Vertheilung der optischen Reizbarkeit am Regenwurmkörper steht im Zusammenhang mit den Lebensverhältnissen der Würmer. Dass das Kopfende das stärkste Wahrnehmungsvermögen gegen Helligkeit besitzt, erklärt sich leicht durch seine führende Stellung am Körper. Wie aber kann der Wurm von einer hervorragenden Lichtwahrnehmung seines Hinterendes Vortheil haben? Ich denke, dass dies zusammenhängt mit der Art und Weise, wie die Würmer ihre Exkremente ablegen. »Wenn ein Wurm an die Oberfläche kommt, um Erde auszuwerfen, so streckt er den Schwanz vor«, sagt DARWIN (2, p. 66) und macht an der gleichen Stelle Angaben, dass der Wurm

»der Sicherheit wegen« dabei vorsichtig zu Werke geht. Offenbar dient in diesem Falle der Lichtsinn zur Sicherung der Thiere. So erklärt sich auch die Verschiedenheit in der Vertheilung unserer Zellen am Schwanzende, worauf ich oben hinwies: die Zellen finden sich nur an den Ringen zahlreich, auf denen sie in der eben geschilderten Lage vom Licht getroffen werden können: also da, wo die Endfläche nur einem Ringe angehört, nur auf diesem, wo sie aber aus mehreren besteht, auf mehreren.

Wir können uns wohl auch eine Vorstellung machen von der Bedeutung der Binnenkörper für die Lichtwahrnehmung. Weit verbreitet in der Thierreihe finden wir an den Sehzellen Umänderungen des Plasmas, meist zu cuticularen Anhängen der Zellen: so die Stäbchen und Zapfen bei den Wirbelthieren, ähnliche Gebilde bei Turbellarien und Trematoden, die Rhabdome bei den Arthropoden, und andere mehr. Sie alle stehen ja zweifellos im Dienste der Lichtwahrnehmung: sie machen wahrscheinlich die Lichtschwingungen für die Sinneszelle, der sie angehören, wahrnehmbar, übersetzen sie gleichsam in eine für sie verständliche Sprache. Ähnliches kann man für die Binnenkörper unserer Zellen annehmen: sie dienen dazu, die Lichtwirkung in gewisser Weise umzuändern, so dass sie für die Zelle wenn nicht überhaupt, so doch in erhöhtem Maße wahrnehmbar wird. Was damit ihre sonderbare Gestalt, wie die gewundenen und verzweigten Bänder bei *Lumbricus rubellus*, zu thun haben mag, ist schwer zu sagen; vielleicht haben wir es in diesen sonderbaren Gestaltungen nur mit einem Mittel zu thun, die Oberfläche des Binnenkörpers und somit die Berührungsfläche zwischen ihm und dem unveränderten Zellplasma zu vergrößern.

Wir haben also mit großer Wahrscheinlichkeit in den hier beschriebenen sonderbaren Zellen die Organe der Lichtwahrnehmung beim Regenwurm zu sehen. Ich bezeichne daher die Zellen fürderhin als »Lichtzellen«, und ihre Anhäufungen unter der Epidermis als »Lichtzellenknoten«.

Natürlich ist der ganzen Anordnung dieser Zellen entsprechend nicht an eine Wahrnehmung von Bildern der Gegenstände zu denken, eben so wenig wie bei den Egel. Die Zellen vermitteln lediglich die Empfindung von hell und dunkel; von Bildwahrnehmung könnte nur bei Anordnung der Zellen in einer Fläche und Hinzukommen optischer Hilfsapparate die Rede sein. Auch haben wir durchaus keinen Anhalt dafür, dass das optische Unterscheidungsvermögen des Regenwurms weiter ginge und ein wirkliches Sehen bei ihm wahrscheinlich wäre.

Schon oben habe ich auf die Folgerungen hingewiesen, die man aus der Verbreitung der Lichtzellen ziehen kann. Die Allgemeinheit ihres Vorkommens im Epithel weist darauf hin, dass diese Lage die ursprüngliche ist; dagegen erscheint es als ein abgeleiteter Zustand, wenn sie unter dem Epithel und im Gehirn liegen, und diejenigen Würmer, bei denen dies der Fall ist, stehen mit Bezug auf ihre Lichtempfindungsorgane auf einer fortgeschritteneren Stufe. Wenn wir nun auch keine Lichtzellen finden, welche bis an die Cuticula des Epithels heranreichen, so müssen wir doch annehmen, dass sie von Epithelzellen herkommen, die ursprünglich die gleiche säulenförmige Gestalt hatten wie die übrigen Epithelzellen. So sind denn auch bei den Würmern, deren sämtliche Lichtzellen noch im Epithel liegen, diese noch mehr säulenförmig (Fig. 1, 2, 3), während da, wo auch unter dem Epithel Lichtzellen liegen, die im Epithel verbliebenen der Mehrzahl nach ebenfalls rundlichere Formen angenommen haben (Fig. 4, 5, 8). Eine solche Verlagerung in die basalen Theile des Epithels ist ja bei Nervenzellen nichts Ungewöhnliches: wir finden Ähnliches in den Sinnesepithelien der Medusen, wir begegnen solchen Vorgängen auch in der Entwicklung der Centralorgane bei den Wirbelthieren. — Die Lichtzellen traten dann im weiteren Verlauf der Entwicklung aus dem Epithel heraus, und zwar folgten sie dabei dem Verlaufe ihres Nervenfortsatzes und somit der Nervenbündel, die vom Epithel ausgehen: sie rutschten gleichsam an diesen Bündeln herab, und bildeten um sie kleine Zellhaufen, die kleineren Lichtzellenknoten. Indem sie dann zum Theil den Nervenbündeln folgten, bis sich diese zu größeren Strängen vereinigten, entstanden an den Vereinigungsstellen größere Zellanhäufungen. In Verfolgung des gleichen Weges gelangten die Lichtzellen schließlich bis in das Gehirn.

v. LENOSSÉK (12) hat früher in einem Aufsätze über die sensibeln Nervenzellen von *Lumbricus* die Sinneszellen in der Haut des Regenwurms mit den Spinalganglienzellen der Wirbelthiere verglichen. Er nimmt an, dass durch Ausschaltung der Sinneszellen aus dem Epithel nach und nach der Zustand entstanden sei, den wir bei den Spinalganglien finden, dass also die Zellen der letzteren phylogenetisch von Epithelzellen abzuleiten seien. Diese Ausschaltung, wie sie bei den Spinalganglien vollendet ist, vollzieht sich noch in der Reihe der niederen Thiere. Als Beispiele für den Beginn dieses Vorganges kann man wohl Fälle betrachten, wo die Zellen zwar mit ihrem peripheren Theile noch im Epithel verbleiben,

jedoch sich so in die Länge strecken, dass sie mit dem kernhaltigen Theile unter das Epithel zu liegen kommen; solche Zellen finden wir in den Sinnesknospen der Egel und im Schneckenfühler, wo sie RETZIUS schön dargestellt hat. Man kann sich dann wohl vorstellen, dass sich das dünne periphere Ende zu einer Faser verdünnt, die dann als Nervenfasern im Epithel frei endigt.

In unserem Falle haben wir jedoch ein Beispiel für die Einwanderung von Sinneszellen aus dem Epithel bis in die Centralorgane, wie man es deutlicher nicht wünschen kann. In ihrer ursprünglichen Lage als vollkommene Epithelzellen finden wir die Zellen zwar nirgends mehr; überall begegnen wir schon der ersten Stufe der Einwanderung: die Lichtzellen haben sich von der Cuticula zurückgezogen und liegen in der Basis des Epithels; wir finden da alle Übergänge von hoch säulenförmigen Zellen zu rundlichen und selbst quergelagerten. Die zweite Stufe der Einwanderung stellen die Lichtzellen vor, welche unter dem Epithel als Lichtzellenknoten den Sinnesnerven anliegen. Auf der dritten Stufe endlich haben die Zellen das Centralorgan erreicht, sie liegen im Gehirnganglion. Bei den Regenwürmern treffen wir auch da, wo Zellen auf der zweiten und dritten Stufe der Einwanderung sich finden, doch stets noch solche, die auf der ersten Stufe stehen geblieben sind. Ein Beispiel einer weiter gehenden Einwanderung finden wir bei den Egel. Für deren Lichtzellen muss nach WHITMAN's (21) embryologischen Befunden ebenfalls eine Abstammung von Epidermiszellen angenommen werden; doch liegt beim fertigen Thiere hier keine einzige mehr im Epithel, sie rücken alle schon während der Embryonalentwicklung aus demselben heraus.

Solche Verlagerungen der Nervenzellen bringen einen offenbaren Vortheil mit sich. An einem Neuron, wie es durch die Nervenzelle mit einem oder zwei Nervenfortsätzen gebildet wird, ist die Zelle das Lebenscentrum. Schädigungen, die sie treffen, können den Untergang des ganzen Neurons herbeiführen, während eine Schädigung der Nervenfortsätze von der Zelle aus durch Regeneration der verletzten Theile geheilt wird. Im Epithel ist nun die Zelle manchen Fährlichkeiten ausgesetzt; ich habe an den zahlreichen Schnitten durch die Oberlippe der Regenwürmer häufig Stellen des Epithels gesehen, wo dieses plötzlich auf eine kleinere oder größere Strecke bedeutend niedriger war; auch fehlte den Zellen hier bisweilen die Cuticula. Die Vertheilung solcher Stellen war eine völlig regellose. Ich glaube hier Verletzungen der Epidermis vor

mir zu haben, Risse und Schrammen, die durch scharfe Kanten hervorgebracht sind und deren Entstehung bei der grabenden Lebensweise unserer Würmer ja leicht zu begreifen ist. Vor den Gefahren solcher Schädigung ist die Nervenzelle gesichert, wenn sie aus dem Epithel ausgewandert ist.

Nicht jede Sinneszelle jedoch kann ohne Nachtheil für ihre Verrichtung den Zusammenhang mit der Oberfläche aufgeben. So sollen ja gerade die Tastorgane eine Schädigung wie die oben geschilderte verhüten und müssen daher rechtzeitig durch Druck oder selbst eine kleine Verletzung gereizt werden können, um größeren Schäden vorzubeugen. Immerhin bleibt bei ihnen die Möglichkeit, den Zellkörper in die Tiefe zu verlagern, wenn sie in der schon geschilderten Weise ihr peripheres Ende strecken und schließlich zu einem Faden ausziehen, der dann als freie Nervenendigung im Epithel liegt.

Noch mehr ist für Zellen, die den chemischen Sinnen dienen, eine unmittelbare Berührung mit der Außenwelt durchaus nothwendig. Müssten die Reizstoffe erst durch oberflächliche Gewebelagen hindurchdiffundiren, bis sie zu ihnen gelangten, so könnte durch schädigende Stoffe, z. B. erstickende Gase, schon großer Nachtheil bewirkt sein, ehe durch die betreffenden Sinneszellen ihre Anwesenheit wahrgenommen wäre. Vielmehr müssen diese Zellen mit lebendem Plasma an die Außenwelt grenzen. Sie liegen daher bei Thieren, deren Oberhaut der austrocknenden Luft ausgesetzt ist, stets in Versenkungen, wo sie feucht erhalten und so vor dem Vertrocknen geschützt werden. Für diese Zellen ist ein Rückzug von der Oberfläche, wie wir ihn bei den Tastzellen finden, nur dann möglich, wenn gleichsam eine Ersatzzelle für sie eintritt: eine Epithelzelle, die mit ihrem Plasma an die Oberfläche grenzt, wird zur sekundären Sinneszelle, und mit ihr tritt die »freie Nervenendigung« der primären, jetzt versenkten Sinneszelle in solche Verbindung, dass sie eine Erregung jener Zelle nach innen fortleiten kann: so sind die Geschmacksknospen der Wirbelthiere gebaut. Wo aber doch noch ein primäres Sinnesepithel dem chemischen Sinne dient, wie in der Nasenschleimhaut der Wirbelthiere, wird es meist durch vertiefte Lage in Gruben und Versenkungen vor Schädigungen bewahrt.

Anders als bei den besprochenen Sinneszellen verhält es sich mit den Lichtzellen. Die Natur der von ihnen wahrgenommenen, ihnen adäquaten Reize bedingt es, dass sie von der Oberfläche auf

ziemlich weite Strecken fortrücken können, ohne eine Verbindung mit ihr zu bewahren, wie das die Tast- oder Geschmackszellen thun. Das Licht dringt weit in die Gewebe ein, falls es nicht durch reichliche Pigmentansammlungen daran gehindert wird. Wir finden daher die Augen der Turbellarien, Trematoden und Hirudineen im Körperparenchym gelegen, oft ziemlich tief unter der Epidermis; die Augen der Arthropoden entstehen vielfach durch Einsenkungen von Epidermistrecken, und die lichtempfindlichen Zellen der Wirbelthiere liegen ebenfalls ziemlich weit von der Oberfläche ab. Ja die Entstehung der Wirbelthieraugen als Ausstülpungen der Gehirnwandung macht es nicht unwahrscheinlich, dass bei den Vorfahren dieser Thiergruppe eine ähnliche Einwanderung von Lichtzellen in das Centralorgan stattgefunden hat, wie wir sie bei den Regenwürmern beobachten können. Dieser Vergleich gewinnt an Bedeutung, als es ja nahe Verwandte der hier besprochenen Würmer sind, von denen man die Wirbelthiere mit Wahrscheinlichkeit abzuleiten hat. So lange die Wirbelthierahnen eine geringe Größe hatten, wäre durch die Einwanderung der Lichtzellen in das Centralorgan kein Nachtheil für deren Wahrnehmungskraft eingetreten, da dann der Abstand des Centralorgans von den Körperwandungen und die Dicke der letzteren mäßig und so die Lichtzufuhr ungemindert blieb. Auch wäre wohl denkbar, dass diese Zellen in der Wandung des Centralorgans sich an mehreren beschränkten Stellen gesammelt hätten, wie ja auch beim Regenwurm eine gewisse Lokalisation zu beobachten ist. Mit Zunahme der Körpergröße hätten die Lichtzellenhaufen sich der Körperoberfläche näher halten müssen, als die übrigen Theile des Centralorgans: ebenso bedingte die Entstehung undurchsichtiger Skeletttheile zur Umhüllung des Gehirns eine Ausstülpung jener Bezirke der Gehirnwandung: es wäre so die Entstehung der Augenblasen begründet. Man könnte das auf vielen Seiten noch näher ausmalen, doch sind bei dem geringen Thatsachenmaterial schon jetzt der Worte fast zu viel über diese Hypothese.

Nur einige Sätze über v. KENNEL's (9) Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. v. KENNEL glaubt nämlich, dass durch Einsenkung hochentwickelter Annelidenaugen unter die Epidermis und Verbindung derselben mit dem unteren Schlundganglion (Vertebratengehirn) die Entstehung des Wirbelthierauges erklärt werden könne und führt diesen Gedanken im Einzelnen näher aus. Wenn er dabei als die Hauptsache der von ihm aufgestellten Hypothese betrachtet, dass nach seiner Anschauungsweise die Augen der Vertebraten nicht als vollkommene Neubildung anzusehen sind, sondern

durch Umwandlung aus vorhandenen, bereits hoch differenzirten Sehorganen anderer Thiere hergeleitet wurden«, so erscheint mir gerade dies als der schwächste Punkt seiner Ableitung. Ein neues Princip einer Organentwicklung nimmt doch kaum von einer anderen, nach ganz verschiedener Richtung ausgebildeten Stufe seinen Ausgang, sondern von indifferenteren Gebilden. Die Vervollkommnung von Organen, die schon eine so hohe Ausbildung haben wie die Annelidenaugen, geht weit wahrscheinlicher in der einmal eingeschlagenen Richtung weiter; das beste Beispiel dafür ist das Cephalopodenaug in seinem Verhältnis zum Schneckenauge. Mit der von v. KENNEL angenommenen Art der Umwandlung musste nothwendig für lange Zeit eine Verminderung der optischen Leistungsfähigkeit des Apparates eintreten, die nicht durch andere Vortheile aufgewogen wurde. Im Übrigen haben wir gerade beim Sehorgan so viele Beispiele dafür, dass hochentwickelte Augen, selbst bei nahe verwandten Thiergruppen unabhängig von einander entstanden sind, dass wir auch in dieser Hinsicht keine Nöthigung haben, zu jener Hypothese unsere Zuflucht zu nehmen.

Von Wichtigkeit ist auch die Thatsache, dass die Lichtzellen der Regenwürmer durchaus keine Beziehungen zu Pigmentansammlungen haben. Man hat das Pigment bisher meist für einen nothwendigen Bestandtheil der specifischen Lichtorgane gehalten. Nur wo man die Lichtwahrnehmung Organen zuschrieb, die zugleich anderen Sinnen dienen — also der ganzen Haut (GRABER) oder einzelnen Sinnesepithelien (EIMER bei Medusen, eben so SCHEWIAKOFF, NAGEL), hat man an dem Fehlen von Pigment keinen Anstoß genommen. Häufig jedoch begegnet man der Vorstellung, ein einfachstes Lichtwahrnehmungsorgan werde gebildet durch einen »Pigmentfleck, an den ein Nerv tritt«. Der dunkle Farbstoff sollte das Licht aufsaugen, und das sollte zur Entstehung der Lichtempfindung Bezug haben. LANDOIS (10) führt dies folgendermaßen aus: »Das Pigment, welches die Lichtstrahlen absorbirt, wohl aber auch als chemisch veränderungsfähige ‚Sehsubstanz‘ eine Umwandlung erleidet, lässt durch die auslösende lebendige Kraft des schwingenden Lichtäthers chemische Spannkkräfte frei werden, welche auf den Nervenendapparat erregend einwirken.« Andere glauben sogar, dass das Licht durch die begleitenden Wärmestrahlen auf den »Pigmentfleck« wirkt (HAECKEL), und JÄGER (8) sagt: »im Pigment wird die Lichtbewegung in Wärmebewegung umgesetzt« — als ob die Wahrnehmung von Wärme als solcher für uns leichter erklärlich wäre als die von Licht.

Unser Befund der Lichtzellen bei den Lumbriciden zeigt, dass das Pigment für das Zustandekommen von Lichtreizen hier wenigstens durchaus entbehrlich ist; ich zweifle nicht, dass das Gleiche bei anderen Thierarten der Fall ist. Das Pigment hat offenbar bei

den niederen Lichtsinnesorganen eine ganz andere Bedeutung: indem es die Strahlen, welche von gewissen Richtungen herkommen, abblendet und nur solche von einer oder wenigen bestimmten Richtungen in das Organ eintreten und auf die Lichtzellen einwirken lässt, ermöglicht es dem Thiere, die Richtung der Lichtquelle zu entdecken. Dieser zuerst von BÜTSCHLI für das Acalephenaug ausgedrückte Gedanke wird besonders deutlich erläutert durch die Anordnung der Pigmentzellen bei gewissen Egel: so sind die Achsen der Pigmentbecher bei *Hirudo* ungefähr wie die Radien eines Halbkreises angeordnet, und bei *Clepsine sexoculata* sind an den beiden vorderen »Augenpaaren« die Pigmentbecher nach vorn und seitlich, bei dem dritten nach hinten geöffnet. — Somit haben wir uns auch die phylogenetischen Anfangsstufen der Lichtsinnesorgane nicht als Anhäufungen von Pigment an einzelnen Stellen zu denken. Die Sinneszelle ist das Ursprüngliche, und diese wird für Lichtreize empfänglich, wobei bald Umänderungen ihres Plasmas zu Binnenkörpern oder zu Stäbchen diese Empfänglichkeit steigern. Erst in zweiter Linie tritt Pigment in den Dienst des Lichtsinnes, und dann nur als nebensächliches Hilfsmittel.

Es liegt mir natürlich fern, die Lichtzellen beim Regenwurm als Typus ganz ursprünglicher Lichtsinnesorgane hinzustellen. Die Entstehung der Stemmata bei den Insekten ist in vielen Beziehungen ursprünglicher und zeigt einen Weg für die Entstehung der Lichtsinnesorgane, der viel häufiger und mit größerem Erfolge begangen ist.

Sicher ist wohl, dass man phylogenetisch die Lichtzellen aus indifferenten Sinneszellen entstanden denken muss. Solche indifferente Sinneszellen, die physiologisch mehreren Reizen zugänglich sind, brauchen jedoch an den fertigen Thieren jetzt nicht mehr vorhanden zu sein. NAGEL (15) hat das Vorkommen derartiger Sinneszellen und Sinnesorgane, die er Wechselsinnesorgane nennt, bei einer großen Reihe von Thieren nachzuweisen gesucht. So auch beim Regenwurm, dessen Sinnesknospen er sogar »als gute Beispiele für Wechselsinnesorgane« besonders hervorhebt. Man kannte bis vor Kurzem hier nur Sinnesorgane, die aus einfachen epithelialen Sinneszellen zusammengesetzt sind (Sinnesknospen), und vermuthete das Vorkommen einzelner solcher Sinneszellen außerhalb dieser Organe; mit Recht ist NAGEL der Ansicht, dass in der Funktion zwischen diesen beiden Organformen kein qualitativer Unterschied ist. »Da nun der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt und hierfür nur

zweierlei Organe vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechsel-sinnesorgane«, oder da sie funktionell gleichwerthig sind, sogar »Universalsinnesorgane«, d. h. die Vermittler sämmtlicher dem Thiere zukommender Sinneswahrnehmungen. Ich habe mich in einem früheren Aufsätze dieser Ansicht angeschlossen.

Kurz vor dem Erscheinen des NAGEL'schen Buches veröffentlichte SMIRNOW (18) seine Entdeckung der freien Nervenendigungen in der Regenwurmepidermis, welche, nach Analogie zu schließen, wohl der Wahrnehmung mechanischer Reize dienen. In dem vorliegenden Versuche habe ich nun auch für die Lichtempfindlichkeit besondere Organe nachzuweisen unternommen. Es blieben also für die Sinnesknospen und die etwa vorhandenen einzelnen Sinneszellen nur noch die thermischen und chemischen Reize. Ich glaube nun, dass diese Organe sicher Vermittler der chemischen Empfindungen sind; schon oben habe ich ja nachgewiesen, dass die verschieden starke chemische Reizbarkeit in voller Übereinstimmung steht mit der Anzahl der vorhandenen Sinnesknospen. Doch trage ich Bedenken gegen die Annahme, dass auch die Wärmereize durch diese Sinnesknospen aufgenommen werden; denn dieselbe ist durch nichts Anderes gestützt als durch die Thatsache, dass bisher noch keine besonderen Sinnesorgane für thermische Reize beim Regenwurm gefunden sind, ein Beweismittel, dessen geringe Zuverlässigkeit aus den vorhergehenden Zeilen deutlich hervorleuchtet. Ich glaube daher nicht, dass bei den Regenwürmern Wechselsinnesorgane vorhanden sind.

Den Herren Dr. H. UDE in Hannover und Dr. A. COLLIN in Berlin bin ich für freundliche Überlassung von Lumbriciden-Material sehr zu Danke verpflichtet, den ich hiermit auch an dieser Stelle ausspreche.

Tübingen, im März 1896.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.
2. CH. DARWIN, Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer mit Beobachtungen über deren Lebensweise. Übers. von J. V. CARUS.
3. V. GRABER, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Thiere. Prag und Leipzig 1884.

4. V. GRABER, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Thiere. in: Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVII. 1. Abth. p. 201—236.
5. E. HÄCKEL, Ursprung und Entwicklung der Sinnesorgane. Kosmos. Bd. IV.
6. R. HESSE, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 394.
7. W. HOFFMEISTER, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.
8. G. JÄGER, Die Organanfänge: I. Sehorgan. Kosmos. Bd. I.
9. J. v. KENNEL, Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.
10. L. LANDOIS, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 8. Aufl. Wien 1893.
11. F. E. LANGDON, The Sense-organs of *Lumbricus agricola* Hoffm. Journ. of Morphology. Vol. XI. p. 193—232.
12. M. v. LENHOSSÉK, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei *Lumbricus*. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. p. 102—136.
13. B. L. MAIER, Beiträge zur Kenntnis des Hirudineen-Auges. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. V. p. 552—580.
14. H. B. MERILL, Preliminary Note on the Eye of the Leech. Zool. Anzeiger. XVII. Jahrg. 1894. Nr. 454.
15. W. NAGEL, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca Zoologica. 18. Heft. Stuttgart 1894.
16. H. REICHENBACH, Allgemeines über Sinnesorgane. Berichte d. SENCKENBERG. Naturf. Gesellsch. 1878/1879. p. 127—156.
17. G. RETZIUS, Die SMIRNOW'schen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anzeiger. Bd. X.
18. A. SMIRNOW, Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anzeiger. Bd. IX.
19. C. O. WHITMAN, The Leeches of Japan. Quart. Journ. of Microscop. Science. Vol. XXVI. N. S.
20. Derselbe, Some new Facts about Hirudinea. Journ. of Morphology. Vol. II.
21. Derselbe, A Sketch of the Structure and Development of Clepsine. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. VI.
22. E. YUNG, La fonction dermatoptique chez le Ver de terre (*Lumbricus agricola*). Compte rendu des travaux de la Société Helvétique des Sciences Naturelles réunie à Bâle 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Sämmtliche Zeichnungen, mit Ausnahme von Fig. 9, 10 und 14, sind mit 400facher Vergrößerung wiedergegeben.

ep, Körperepithel; *lz*, Lichtzelle; *m*, Muskel; *n*, Nervenbündel; *sk*, Sinnesknospe.

Fig. 1—8 Lichtzellen aus dem Epithel verschiedener Lumbriciden. Die Epithelzellen, welche der Deutlichkeit der Zeichnung zu Liebe nur mit Kontourlinien angegeben sind, zeigen sich in den Präparaten dunkler gefärbt als die Lichtzellen. Unter dem Epithel liegen Muskeln, meist quergeschnitten.

Fig. 1. Lichtzelle von *Allolobophora arborea*.

Fig. 2. Dessgleichen von *Allolobophora caliginosa*.

Fig. 3. Dessgleichen von *Allolobophora complanata*.

Fig. 4. Dessgleichen von *Allolobophora foetida*.

Fig. 5 a u. b. Dessgleichen von *Lumbricus castaneus*.

Fig. 6 a—c. Dessgleichen von *Lumbricus herculeus* (vom Schwanzende).

Fig. 7 a—d. Dessgleichen von *Lumbricus rubellus*.

Fig. 8. Dessgleichen von *Allurus tetraëdrus*.

Fig. 9. Einzelne Lichtzellen aus den Lichtzellenknoten der Oberlippe von *Lumbricus herculeus*. Vergr. 500fach.

Fig. 10. Dessgleichen von *Lumbricus rubellus*. Vergr. 500fach.

Fig. 11. Lichtzellenknoten aus der Oberlippe von *Lumbricus rubellus*.

Fig. 12 a u. b. Zwei auf einander folgende Schnitte durch einen Lichtzellenknoten aus der Oberlippe von *Lumbricus castaneus*. Vom Körperepithel ist nur der basale Theil gezeichnet.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Oberlippe von *Allurus tetraëdrus* mit mehreren Lichtzellenknoten.

Fig. 14. Schematische Darstellung der Lichtzellenknoten in der Oberlippe von *Allurus tetraëdrus*, in einem Längsschnittbilde dargestellt. Vergr. 135fach.

Fig. 15. Hinteres oberes Ende eines seitlich geführten senkrechten Längsschnittes durch das obere Schlundganglion von *Lumbricus purpureus*.

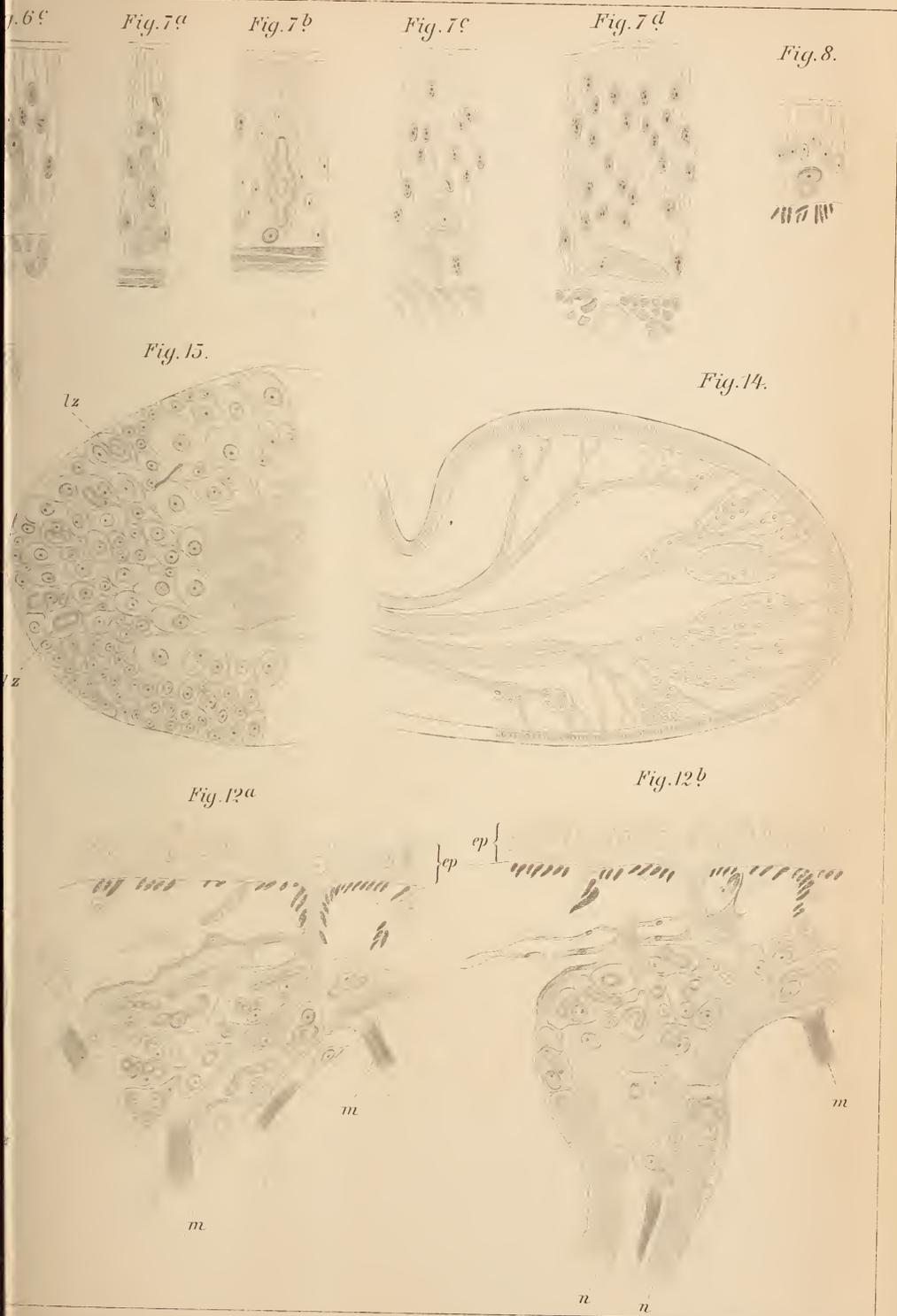


Fig. 6c

Fig. 7a

Fig. 7b

Fig. 7c

Fig. 7d

Fig. 8.

Fig. 15.

Fig. 14.

Fig. 12a

Fig. 12b

m

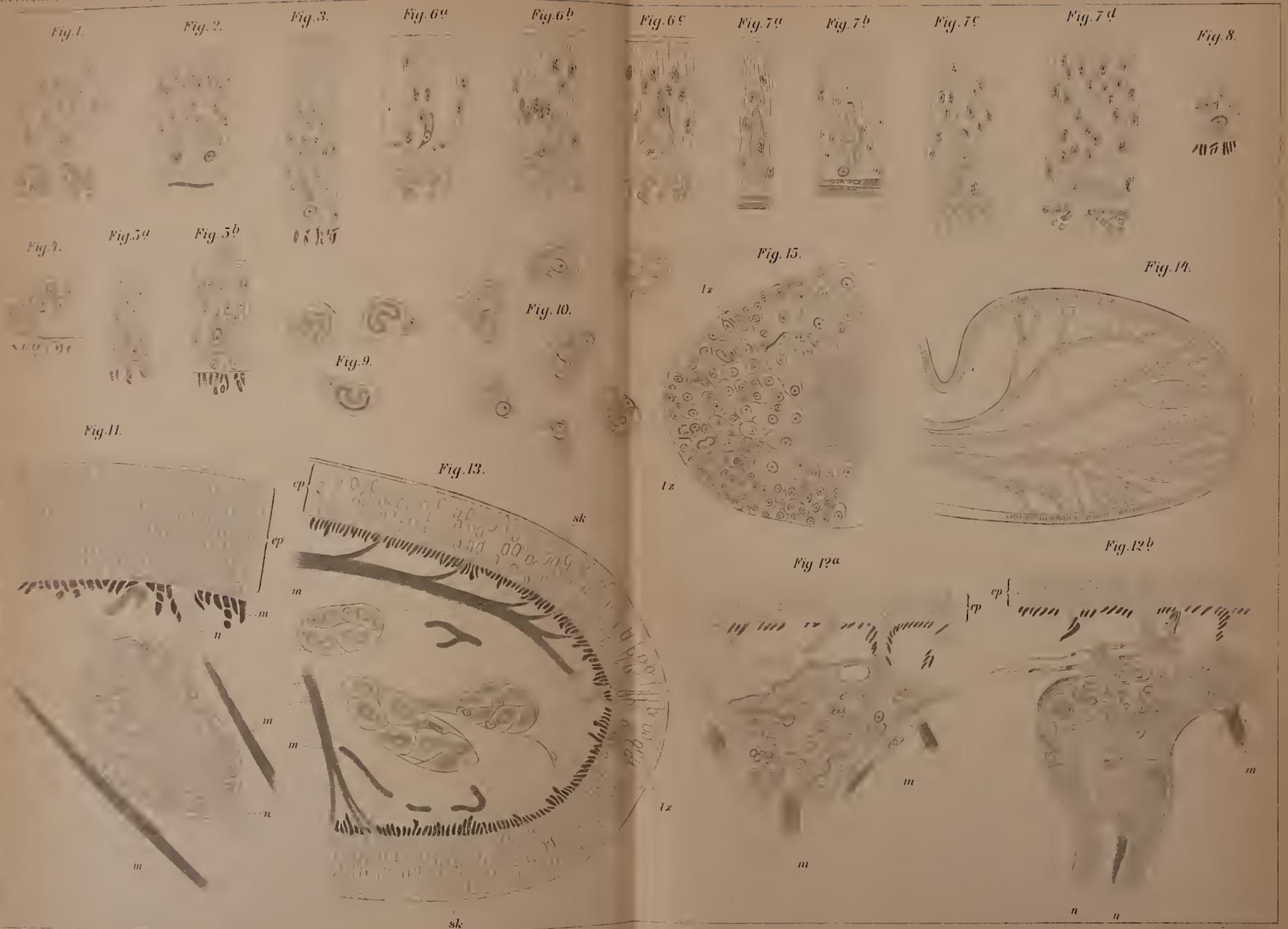
m

ep

n

n

m



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1895-1886

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Hesse Richard

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 393-419](#)