© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

III. Die Sehorgane der Hirudineen.

Von

Dr. **Richard Hesse,**
Privatdocenten der Zoologie in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Tübingen.)

Mit Tafel XXXIII und XXXIV.

Die vorliegende Arbeit wurde ursprünglich begonnen, um meinen Untersuchungen »über die Organe der Lichtwahrnehmung bei den Lumbriciden« durch vergleichende Heranziehung der Egelaugen eine weitere Stütze zu schaffen. Dieses Ziel ist aber später in den Hintergrund getreten gegenüber den sonstigen Ergebnissen, die sich im Verlaufe der Arbeit herausstellten.

Die Augenflecke auf den ersten Segmenten der Hirudineen sind für einige Arten, bei denen sie nicht durch dunkles Körperpigment verdeckt werden, sondern sich deutlich von dem hellen Untergrund abheben (Nephelis, Clepsine), schon lange bekannt; man sprach sie auch schon sehr frühe für Augen an, und gab dieser Auffassung in der Benennung jener Egel als Hirudo octoculata, sexoculata, bioculata Ausdruck. Freilich konnte sich dies Urtheil, so lange der feinere Bau der Gebilde nicht erforscht war, nur auf Gestalt, Lage und Stätigkeit des Vorkommens stützen [»formam situmque oculorum habent« Bergman 1788 (3)], Beweismittel, welche durchaus keine überzeugende Kraft besaßen. Daher traten früh Zweifel auf, ob diese Flecke wirklich Augen seien, und schon Bergman (3) sagt: »Nollem pro oculis ea habere, cum nondum experientia constiterit, an vermes oculis instructi sint«.

Das Interesse an diesen Augenpunkten nahm bedeutend zu, als es gelungen war, auch bei dem vielgebrauchten und daher der Untersuchung näher liegenden medicinischen Blutegel solche nachzuweisen. Dies geschah 1805 durch Braun (8), und im Jahre 1816 hat Johnson (12)[1], ohne von Braun's Funde

[1] Johnson sagt p. 29 Anm.: »In Hirudo medicinalis and H. sanguisuga, no notice has been before taken of an organ of vision.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kenntnis zu haben, die Augenflecke selbständig entdeckt. Braun schreibt, dass bei Öffnung jener schwarzen Flecke so viel einer schwärzlichen Flüssigkeit herausfließe, als sich in dem kleinen erhabenen Abschnitte, der über die umgebende Haut hervorragt, hatte aufhalten können; doch konnten die Nachuntersucher (Kuntzmann, Brandt) diese Angabe nicht bestätigen.

Auch die eingehenderen Untersuchungen über den Bau der Augenflecke von Hirudo, die Ernst Heinrich Weber (28) 1827 veröffentlichte, förderten unsere Kenntnis dieser Organe nicht beträchtlich. Dieser Forscher beschreibt die Augen als cylindrische Gebilde, die sich warzenförmig etwas über die Oberfläche der Haut erheben, und sich mit ihrem anderen Ende ein Stück ins Innere des Thieres erstrecken; die äußere Oberfläche ist von einer konvexen, glänzenden, durchsichtigen Haut (Hornhaut) überzogen; unter dieser liegt »eine schwarze Platte, welche vielleicht eine Blendung vorstellt«; der untere Theil der Cylinder enthält dieses schwarze Gebilde nicht. — Etwa zu gleicher Zeit beschreibt de Blainville (4) die Augenflecke, bringt aber keine wichtige Mittheilung über ihren Bau und meint schließlich: »es ist nichts weniger als sicher, dass diese Organe den Bau von Augen haben«. — Brandt's (7) Untersuchungen, die 1829 veröffentlicht wurden, gehen über die beiden vorigen nur in so fern hinaus, als »ein Gefäß eben so wie ein Nervenfädchen mit Bestimmtheit im Auge zu verfolgen« war. Brandt kann die als Augen beschriebenen Theile nur für Gesichtswerkzeuge halten, und stützt diese Ansicht auf den »eigenthümlichen augenähnlichen Bau« und ferner auf die sehr richtige Überlegung, dass »man nicht gerade genöthigt ist, ein Sehvermögen wie das der höheren Thiere ihnen zuzuschreiben«; vielmehr erscheint beim Egel die Funktion der Augen auf bloße Lichtempfindung und Wahrnehmung von Gegenständen beschränkt. Diese Auffassung des »Sehens« bei den niederen Thieren zeichnet Brandt's Erwägungen vor denen seiner Vorgänger aus.

Wagner (27) war der Erste, der in den Pigmentcylindern von Hirudo medicinalis einen Inhalt erkannte: besonders deutlich an den großen Mittelaugen glaubte er einen wirklichen Glaskörper zu sehen, der von der becher- oder glockenförmigen Choroidea umgeben wird; zu den Augen treten deutlich Nerven vom Hirnganglion, welche die Choroidea durchbrechen. — Die Untersuchungen Leo's (13, 1835) über die Augenflecke von Piscicola und die Bourjot's (6, 1840) über das Blutegelauge brachten nichts Neues über diese Organe. — Fritz Müller (21, 1844), der die »Augen« bei Aulastoma, Nephelis, den Clepsinen und Piscicola untersuchte, sagt von diesen, dass sie nicht einfach Pigmenthaufen sind, sondern Kugeln darstellen, deren eine Hälfte durchsichtig, die andere mit Pigment bekleidet ist. — Budge (9, 1849) beschreibt das Auge von Clepsine bioculata als eine mit Pigment gefüllte Kapsel, die von einer durchsichtigen Membran umgeben ist und zu der Nerven und Blutgefäße herantreten. — Leydig (15, 1849) und Troschel (26, 1850) schildern die Augen von Piscicola als bloße Pigmentflecke, die zum Schmuck dienen.

Bisher hatte man nur Totalpräparate der Egelaugen untersucht, theils am lebenden Thier, theils nach einfachen Präparationen. Man hatte dabei geglaubt, an diesen Organen ähnliche Theile finden zu müssen, wie sie am Wirbelthierauge auftreten. Ein neuer Abschnitt in der Kenntnis der Egelaugen beginnt mit Leydig's Arbeit »die Augen und neue Sinnesorgane der Egel« (16, 1861). Indem dieser verdiente Forscher die Augen der verschiedenen Egelarten durch Zerzupfen und Schneiden zerlegte, enthüllte er eine Menge neuer Thatsachen über den feineren Bau dieser Organe. Er erkennt für die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Augen unserer einheimischen Egel folgende gemeinschaftliche Eigenthümlichkeiten: in einer becherförmigen Pigmenthülle, diese theilweise überragend, befindet sich ein Innenkörper, der aus großen, hellen, stark lichtbrechenden Zellen von eigenthümlicher Beschaffenheit besteht; die letzteren ordnen sich um einen Achsenstrang, der sich bei Hirudo als Fortsetzung des an das Auge herantretenden Sehnerven erwies. Leydig fand seine Vermuthung, dass die Nerven dieses Stranges mit den hellen Zellen in Verbindung träten, nicht bestätigt; vielmehr endigen sie beim Blutegelauge außen ganz frei und unbedeckt. Leydig glaubt an den von ihm neu entdeckten becherförmigen Organen der Egel in den Grundzügen des Baues eine große Ähnlichkeit mit den Augen zu finden, von denen sie sich nur durch das Fehlen des Farbstoffes unterscheiden, und leitet daher die Augen von jenen ab. — Etwas später als diese Arbeit erschienen die wunderschönen Abbildungen der Egelaugen in den »Tafeln zur vergleichenden Anatomie« (17, 1864).

Ganz eigenartig ist die Auffassung des Blutegelauges, die wir bei Ranke (25, 1875) finden. Nach seinen Angaben sollen zwischen der zweiten und dritten Schicht der »Glaskörperkugeln« eine Anzahl birnförmiger kleiner Zellen mit nach außen gerichteten stäbchenförmigen Fortsätzen liegen; diese Zellen, an die sich die das Auge durchziehenden Nervenfasern ansetzen, stellen Ganglion opticum und Netzhaut zugleich vor; die durch Muskeldruck hervorgepressten Glaskörperkugeln würden einen soliden Glaskörper bilden, die darüber ausgespannte äußere Haut wirkt als Cornea und Linse zugleich. Wir hätten somit ein hoch ausgebildetes Sehorgan, dessen lichtbrechender Apparat sogar accommodationsfähig ist. — Den zahlreichen Nachuntersuchern ist es bisher nicht geglückt, Ranke's Ganglion opticum zu finden.

Carrière's Untersuchungen (10, 1885) bringen nichts Neues zu den Befunden Leydig's über das Auge von Hirudo; er kann diese Organe nicht für Augen halten, weil ihr Bau zu sehr von dem aller bekannten Lichtsinnesorgane abweicht. Dagegen hält er die Augen von Clepsine für unzweifelhafte Sehorgane; sie bestehen aus einem halbkugeligen Becher von großen, in der Peripherie pigmentirten Zellen, vor denen eine kugelige, aus kleineren Zellen zusammengesetzte »Linse« liegt; die Zellen jenes Pigmentbechers hält er für Retinazellen.

Whitman hat in einer Anzahl von Arbeiten werthvolle Beiträge zur Kenntnis des Hirudineenauges gegeben, und er ist der Erste, der zu einer befriedigenden und auf sichere morphologische Befunde gegründeten Auffassung vom Bau dieser Organe gelangt ist. Jedoch hat er mehrfach in seinen Ansichten geschwankt. In einer ersten Arbeit (29, 1886) spricht er die großen hellen Zellen im Auge der Land- und Wasserblutegel als Sinneszellen an; er stellt ihre Zellnatur durch Nachweis der Kerne sicher, und vermuthet ihre Verbindung mit Nervenfasern; als lediglich dioptrischer Apparat können diese Zellen nicht angesehen werden. In der Nachschrift zu dieser Arbeit wird jedoch die gegebene Deutung ganz aufgehoben. Indem Whitman die Lage der Augen im Verhältnis zu den segmentalen Sinnesorganen untersuchte, kam er zu dem Ergebnis, dass die ersteren in den metameren Reihen sich an Stellen fänden, die auf anderen Segmenten durch segmentale Sinnesorgane eingenommen werden, und folgerte daraus die Homologie beider Gebilde. Diesen Zusammenhang suchte er nun auch im Bau der Augen nachzuweisen. Gestützt auf die Thatsache, dass bei den segmentalen Sinnesorganen von Clepsine rings um die Basis der Sinnesknospe und den zutretenden Nerven sich große helle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen finden, die denen des Blutegelauges sehr ähnlich sind, verglich er nun umgekehrt die von den hellen Zellen umgebenen Gebilde in beiden Organen und folgerte, dass sie hier wie dort aus Sinneszellen beständen: der Achsenstrang in den Augen der Blutegel ist nach seiner Ansicht also kein Sehnerv, sondern ein Bündel von Sinneszellen, die freilich von der Epidermis losgelöst und nach innen gerückt sind; in den großen hellen Zellen sieht er Äquivalente der epidermalen Drüsenzellen, die sich ebenfalls aus dem Verbande der Epidermiszellen frei gemacht haben. Diese zunächst einleuchtende Auffassung wurde auch von Lang in sein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie aufgenommen. — Später jedoch kam Whitman (30, 1889) von dem Irrthum zurück, der in der Betrachtung der »hellen Zellen« als Drüsenzellen liegt; er erkannte in ihnen die Sehzellen, an die die Nervenfasern des Sehnerven herantreten; die Homologie zwischen Augen und segmentalen Sinnesorganen hält er nach wie vor aufrecht, aber er begründete dieselbe morphologisch besser, indem er erkannte, dass die Augen stets noch in mehr oder weniger engen Zusammenhang mit einem solchen Organ stehen, dessen Nerv mit dem Sehnerven bis nahe an das Auge gemeinsam verläuft. Die Gegenwart von Sehzellen ist entscheidend für die Bezeichnung eines Organs als Auge: sie sind bei Hirudo die einzigen Zellen, die vom Sehnerven versorgt werden; ihre Achse steht im Allgemeinen, wenn auch nicht ausnahmslos, parallel mit der Augenachse (Clepsine, Branchelliopsis), ihr Kern ist dem Licht zugewendet, der helle stäbchenförmige Theil liegt gegen das Pigment hin. Bei Hirudo stehen die Sehzellen symmetrisch um die axialen Nervenfasern, bei Clepsine und Haementeria liegen sie nur auf der einen Seite des Nerven. Das Pigment ist durchaus kein nothwendiger Bestandtheil eines Auges; es giebt auch pigmentarme (Branchelliopsis) und selbst pigmentlose (Piscicolaria) Egelaugen. — Eine spätere Arbeit Whitman's (31, 1893) bestätigt diese Darlegungen und führt sie für Clepsine noch weiter aus: hier wird der Nachweis erbracht, dass das Auge von Clepsine auch seiner Entstehung nach mit dem zugehörigen segmentalen Sinnesorgan auf das engste verknüpft ist.

Unabhängig von Whitman kam Maier (18, 1892) zu ganz ähnlichen Vorstellungen über den Aufbau der Egelaugen; insbesondere erkannte er die Sehzellen bei Hirudo und Aulastomum und wies nach, dass sie direkt mit den Sehnerven zusammenhängen. Ferner untersuchte er auch die Augen von Piscicola, Clepsine und Nephelis, und schildert sie als invertirte Augen, an deren Sehzellen der Nerv von der Öffnung des Pigmentbechers aus herantritt. Bei den Augen von Hirudo und Aulastomum dagegen gelangt der Nerv auf zwei verschiedenen Wegen zu den Sehzellen: ein Hauptast durchbricht den Grund des Pigmentbechers und durchzieht das Auge in seiner Achse, Fasern an die umliegenden Zellen abgebend; ein zweiter Ast läuft an der Ventralseite des Augenbechers lang und verbindet sich mit den an der Becheröffnung gelegenen Sehzellen. — Diesen zweiten Nerven bezieht Whitman in einem oben schon angeführten Aufsatz auf das zum Hirudo-Auge gehörige segmentale Sinnesorgan, dessen Zellen vor der Pigmentbecheröffnung liegen. Dieser Zusammenhang wurde später von einer Schülerin Whitman's, H. B. Merill (19, 1895), in der That bei Aulastomum, Macrobdella und Haemadipsa nachgewiesen. — Im Inneren der Sehzellen findet Maier eine aus modificirtem Plasma bestehende Kapsel, in die sich das Zellplasma gewöhnlich knopf- oder leistenartig einstülpt; diese Kapsel setzt er den Stäbchengebilden in den lichtempfindlichen Zellen anderer Augen homolog.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schon vorher hatte Apáthy (1, 1888) sich über die »großen lichten Zellen« der Egelaugen geäußert; er erklärt sie für gleichartig mit den schleimhaltigen Polsterzellen des Körperparenchyms, die in den Augen ihre Funktion gewechselt haben und dem Gesichtssinn dienen — was wohl sicher so aufzufassen ist, dass sie einen Glaskörper zusammensetzen sollen, und nicht so, dass sie Sinneszellen seien.

Leuckart (14, 1894) giebt eine Beschreibung des Egelauges, die sich hauptsächlich auf Untersuchungen an Hirudo und Haemadipsa stützt. Das Bild, das dieser hervorragende Forscher von der Bildung jenes Organs entwirft, wird wesentlich dadurch beeinflusst, dass es ihm nicht gelungen ist, den Nerven zu finden, der das hintere Ende des Pigmentbechers durchbohrt und das Auge axial durchzieht; er vermag daher den Achsenstrang nicht für einen Nerven, die großen lichtbrechenden Zellen nicht für Sinneszellen zu halten. Dagegen sah er den zuerst von Maier genau beschriebenen, aber schon Leydig bekannten Nerven, der an die vor dem Auge gelegenen Epithelzellen herantritt. Das Auge erscheint ihm demnach als ein Hautsinnesorgan von der Art der »becherförmigen Organe« Leydig's, dem in dem Pigmentbecher mit Inhalt noch ein besonderer Hilfsapparat beigegeben ist; dieser steht offenbar im Zusammenhang mit der specifischen Funktion des Organs und dürfte wohl als eine Reflexeinrichtung anzusehen sein, durch die das einfallende Licht auf die vor dem Becher gelegenen Tastzellen zurückgeworfen wird; das Auge würde also das Licht gewissermaßen abtasten. Mit den Untersuchungen von Maier wurde Leuckart erst lange nach Niederschrift jenes Theiles seines Parasitenwerkes bekannt: er berichtet über sie in einer Anmerkung, ohne zu den Ergebnissen derselben Stellung zu nehmen.

In seiner Schilderung der Augen eines japanischen Landblutegels, Orobdella, schließt sich Oka (24, 1895) ganz an die von H. B. Merill gegebene Darstellung des Macrobdella-Auges an. Von Interesse ist, dass auch bei diesem Egel Augen vorkommen, denen das Pigment fehlt.

Ganz neuerdings giebt Nagel (22, 1896) an, dass zwischen den glashellen Kugeln der Hirudo-Augen »etliche Nervenfasern frei endigen«; es scheint sich jedoch diese Angabe, die den neuesten Befunden widerspricht, nicht auf eigene eingehende Studien zu gründen.

Zur Untersuchung lagen mir folgende Egelarten vor: Piscicola piscium Rös., Branchellion torpedinis Sav., Pontobdella muricata Lam., Pseudobranchellion Margói Apáthy, Clepsine bioculata Bergm., Cl. sexoculata Bergm., Haementeria mexicana Fil., Nephelis octoculata Bergm., Hirudo medicinalis L., Aulastomum gulo Braun, Haemadipsa limbata Gr., Haemad. sylvestris R. Bl., Mesobdella gemmata Blanch. und Xerobdella Lecomtei Frfld.

Davon verdanke ich die Haementeria, sowie die Haemadipsa-Arten und die Mesobdella der Güte des Herrn Professor Raphael Blanchard in Paris, Xerobdella hat mir Herr Professor L. v. Graff in Graz freundlichst überlassen, Branchellion trat mir Herr Professor Lampert in Stuttgart in liebenswürdiger Weise ab, Pontobdella und Pseudobranchellion erhielt ich von der Zoologischen Station in Neapel. Allen diesen statte ich auch hier meinen besten Dank ab.

Technisches: Die heimischen Egel habe ich meist in Sublimat-Eisessig,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bisweilen in Pikrinschwefelsäure fixirt; eben so waren Xerobdella, Branchellion und Pseudobranchellion in Sublimat, Pontobdella in Pikrinschwefelsäure fixirt, die übrigen Arten einfach in Alkohol. Zur Färbung erwies sich Hämalaun nach Paul Mayer als vorzüglich geeignet; in einzelnen Fällen wandte ich auch die Benda'sche Eisen-Hämatoxylin-Färbung an. Mit Boraxkarmin und Anilinfarben bekam ich keine befriedigenden Färbungen.

Im Folgenden sollen zuerst die Augen der Rhynchobdelliden abgehandelt werden, weil sie den einfachsten Bau zeigen; daran schließe ich die Besprechung der Gnathobdelliden-Augen. Auf die Lage der Augen brauche ich dabei meist nicht näher einzugehen, da dieselbe schon von Leydig (16), in neuerer Zeit von Apáthy (1), Whitman (29) und Maier (18) genugsam geschildert ist.

Die *Augen von Piscicola* mögen hier zuerst besprochen werden, weil unter den Ichthyobdelliden bisher nur bei dieser einen Art genauere Untersuchungen über die Augen gemacht sind. Sie stehen zu zwei Paaren auf der Rückenseite des Mundsaugnapfes, zu fünf Paaren auf dem Endsaugnapf. Die letzteren sind bisweilen bei äußerer Betrachtung nicht sichtbar, weil ihnen das Pigment fehlt; doch findet man dann auf Schnitten Haufen von Sehzellen.

Die Augen bestehen aus einer Anzahl von Sehzellen, die in einem, bei den verschiedenen Augen verschieden geformten Pigmentbecher stecken. In den nach vorn offenen Augen des Mundsaugnapfes zählte ich etwa 20, in den nach hinten geöffneten neun bis zehn Zellen; die Achsen derselben stehen etwa senkrecht zur Becherwandung. Die letztere ist aus Pigmentzellen mit kleinen Kernen zusammengesetzt; der Farbstoff ist in diesen Zellen, wie bei allen Egelaugen, in Form von Körnchen aufgespeichert. Bisweilen konnte ich beobachten, dass sich das Pigment ziemlich weit zwischen die Sehzellen erstreckte.

Die percipirenden Zellen des Auges stehen neben, nie über einander und bilden nur eine Lage. Ihre Gestalt ist meist säulenförmig, bisweilen gleicht sie einem abgestutzten Kegel, dessen breiteres Ende bei den einen der Becherwand, bei anderen der Becheröffnung zugekehrt ist. Dabei ist die Längsachse der Zellen noch nicht doppelt so lang als ihr Querdurchmesser, häufig kaum länger, bisweilen kürzer als dieser (Fig. 1, 3, 4), so dass die Gestalt der Zellen ziemlich plump erscheint, besonders im Vergleich mit den entsprechenden Zellen von Clepsine. Das dem Lichte zugekehrte Ende der Zelle besteht aus einem dichten netzfaserigen Protoplasma, das den etwas länglichen, mit einem oder mehreren Kernkörperchen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

versehenen Kern umschließt. Die Zelle zieht sich hier zu einem Nervenfaden aus, und die Nervenfäden der einzelnen Zellen bilden zusammen den Sehnerven, der zum Gehirn läuft. — Das dem Lichte abgewandte Ende zeigt eine andere Beschaffenheit: die ganze Breite der Zelle wird hier eingenommen von einem vacuolenartigen Hohlraum, der durch blattartige, der Zellachse meist parallel verlaufende Scheidewände mehr oder weniger vollkommen in einzelne Abtheilungen getrennt wird. Die Scheidewände springen bald koulissenartig von der Außenwand vor, bald ragen sie weiter ins Innere der Vacuole und verbinden sich mit einander; von ihrer Anordnung giebt ein Querschnitt durch diesen Theil der Sehzellen die beste Vorstellung (Fig. 2). Untersucht man ausgewachsene Egel, so findet man, dass die Scheidewände von der Kernseite her den Hohlraum bis zur Zellbasis durchsetzen (Fig. 1); bei jüngeren Individuen jedoch treten sie nur erst als Falten der Vacuolenwand an der dem Zellkern zugewandten Seite auf, und reichen meist noch nicht bis zur entgegengesetzten Seite der Vacuole (Fig. 3 und 4). Im Inneren der Falten sieht man hier auch ein wenig unverändertes Protoplasma (Fig. 3), das später verschwindet. Daraus können wir schließen, dass die Scheidewände von der Kernseite gegen die Zellbasis vorwachsen. Auch dadurch unterscheiden sich die Sehzellen jüngerer Stücke von denen der älteren, dass bei ihnen in der Umgebung des Kernes mehr Protoplasma vorhanden ist als bei diesen, und dass dasselbe auch die Vacuolen seitlich noch eine Strecke weit umgreift; bei älteren Sehzellen findet sich häufig nur ein geringer Rest von Plasma, weit weniger als in Fig. 1 dargestellt ist.

Die äußeren Wände des Hohlraumes und die inneren Scheidewände bestehen aus einem Plasma, das sich mit Hämalaun dunkler färbt und dichter erscheint als das übrige Zellplasma (Fig. 3); sie sind gegen das letztere durch eine scharfe Linie abgesetzt, und diese scheint einer besonderen Membran zu entsprechen; denn bei Eisen-Hämatoxylinfärbung ist sie dunkler gefärbt als die umgebenden Theile; besonders auffällig erscheint diese Membran im Inneren der Scheidewände, wo sie auf Schnitten als dunkle Mittellinie zwischen dem auf beiden Seiten aufliegenden Plasmabelag zu sehen ist: wir haben es eben hier in Folge der Entstehung der Scheidewände durch Faltung der Vacuolenwand mit einer doppelten Lage dieser Grenzmembran zu thun; doch lassen sich die beiden Lagen nicht mehr unterscheiden. Das von der Membran nach innen zu liegende Plasma lässt eine undeutliche Anordnung senkrecht zur Membran

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erkennen, doch nicht in der Deutlichkeit und Regelmäßigkeit, dass man auf Schnitten eine Streifung dieser Theile sähe.

Die Vacuolen scheinen beim lebenden Thiere mit Flüssigkeit erfüllt zu sein; doch sieht man an konservirten Augen keine Niederschläge, die aus jener Flüssigkeit herrühren könnten. Jedenfalls kann der Wandbelag der Vacuolen nicht durch einen Niederschlag aus eiweißhaltiger Flüssigkeit entstanden sein. — Zwischen den Augen des Mund- und Endsaugnapfes konnte ich keine Unterschiede im Bau wahrnehmen.

Die Vacuolen der Sehzellen sehe ich als Vermittler der Lichtempfindung an, wie Whitman und Maier. Die Augen von Piscicola sind demnach sog. invertirte Augen, die ihr lichtempfindliches Ende in einem Pigmentbecher bergen, und von deren dem Licht zugewandten Abschnitt sich ein Nervenfortsatz auszieht.

Ganz ebensolche Zellen, wie wir sie in den Pigmentbechern als Sehzellen finden, liegen auch außerhalb der Augen in ziemlicher Anzahl. Sie gleichen jenen im inneren Bau und der äußeren Gestalt und haben wie sie einen Nervenfortsatz. Besonders zahlreich fand ich sie im Mundsaugnapf nahe den Rändern. Es kann kein Zweifel sein, dass auch sie der Lichtwahrnehmung dienen.

Die erste gründlichere Untersuchung der Augen von Piscicola stammt von Leydig (16); er erkannte die Sehzellen mit ihren Kernen, nahm aber fälschlich an, dass der Nerv von der Hinterseite des Auges durch den Pigmentbecher hindurch zu diesen Zellen trete. Diesen Irrthum berichtigte Maier (18), der auch den Bau der Sehzellen genauer schildert. Was Maier als mittlere Plasmalage beschreibt, entspricht offenbar dem von mir als Membran der Vacuole aufgefassten Gebilde. Das unveränderte Zellplasma umgiebt die Vacuole nicht ringsum, und ich fand es bei ausgebildeten Sehzellen nur auf der einen Seite derselben. Im Inneren der Vacuole vermag ich kein Plasma wahrzunehmen.

Bei *Branchellion torpedinis* gehen in Betreff der Frage, ob Augen vorhanden seien oder nicht, die Angaben der früheren Untersucher aus einander.

Nach Savigny finden sich acht Augen »auf einer queren Linie hinter dem Rande des Saugnapfes angeordnet« — doch hat er diese Angabe mit einem Fragezeichen versehen. Dagegen geben Leydig und de Quatrefages übereinstimmend an, dass Augen fehlen. Apáthy (1) wiederum spricht von drei Paar Augen, die auf einer geraden Linie auf dem fünften Segment des Mundsaugnapfes angeordnet sind — er selbst bezeichnet diesen Fall als eine der beiden Ausnahmen von der Regel, dass einem Körpersomiten nur ein Augenpaar zukommt.

Auf dem vorderen Saugnapfe des konservirten Thieres bemerkte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich, nachdem derselbe mit Xylol durchsichtig gemacht war, ein Paar kleiner dunkelbrauner Pigmentstreifen, die senkrecht zur Medianebene des Thieres stehen und nicht weit von der Ansatzstelle des Saugnapfes (am Ende des ersten Viertels) gelegen sind. Auf Längsschnitten erkennt man dann, dass diesen Flecken nicht Pigmentbecher entsprechen, welche Sehzellen umschließen; man findet keine Augen, wie sie Piscicola hat. Vielmehr bilden jene Pigmentstreifen die Seitenansicht zweier Pigmentwände, die senkrecht zur Körperoberfläche sich in das Muskelparenchym des Saugnapfes einsenken. Diese Wände sind ziemlich dünn und stellenweise unterbrochen; sie bestehen, ähnlich wie die Pigmentbecher der Piscicola-Augen, aus kleinen Zellen, die mit braunen Körnchen erfüllt sind.

Vor und hinter einer solchen Pigmentwand findet sich eine Anzahl großer Zellen, die durch ihr Aussehen an die Sehzellen von Piscicola erinnern (Fig. 5 und 6). Die Gestalt der Zellen ist rundlich oder eiförmig. Ihr der Pigmentwandung zugekehrtes Ende enthält eine oder mehrere große Vacuolen, deren Wände von einer Schicht dunkel färbbaren Plasmas gebildet werden. Diese Plasmaschicht setzt sich gegen das übrige Zellplasma sehr scharf ab, so dass man wohl das Vorhandensein einer feinen Membran, wie bei Piscicola annehmen könnte; doch war eine solche an den mit Hämalaun gefärbten Präparaten nicht nachweisbar. Der Rest der Zelle ist eingenommen von einem hellen, wabigen Protoplasma, das die Vacuolen von allen Seiten umgiebt und auch in die trennenden Scheidewände zwischen den einzelnen Vacuolen eintritt; an der der Pigmentwand abgekehrten Seite der Zelle liegt der große Kern. An einzelnen Schnitten kann man sehen, dass auf dieser Seite die Zelle sich in eine Nervenfaser auszieht. Ich halte nach alle Dem die Zellen für Sehzellen.

Die Sehzellen liegen der Pigmentwand durchaus nicht dicht an, sondern sind durch mehrere dazwischenliegende Muskelzellen von ihr getrennt. Auch an einander schließen sie sich nicht so dicht an, wie die Sehzellen im Piscicola-Auge; immerhin jedoch liegen sie so nahe beisammen, dass man sie als gesonderte Gruppen bezeichnen kann. Solcher Gruppen sind also jederseits zwei vorhanden, je eine vor und je eine hinter der Pigmentwand; die erstere besteht aus zahlreicheren Zellen als die letztere: ich zählte auf einer Schnittreihe vor der Wand acht, hinter derselben drei große Sehzellen. Außerdem fand ich zwei einzelne Sehzellen vor der Pigmentwand, in größerer Entfernung von der dort gelegenen Gruppe. Man

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann also hier zwar nicht von Augen, wohl aber von bestimmt angeordneten Sehzellgruppen sprechen.

Außer der Pigmentwand sind noch kleinere Pigmentmassen vorhanden, die sich einzelnen Sehzellen eng anlegen, und zwar an der Seite, die der Pigmentwand zugekehrt ist, also bei den vorderen Sehzellen hinten, bei den hinteren vorn (Fig. 5 rechts oben); es ist aber durchaus nicht jede Sehzelle in dieser Weise ausgestattet.

Die Pigmentwand spielt bei Branchellion eine ähnliche Rolle, wie bei den Augen von Piscicola der Pigmentbecher: sie blendet die Lichtstrahlen, die von einer gewissen Richtung kommen, ab, und lässt nur solche von gewissen anderen Richtungen zu den Sehzellen zutreten: trifft das Licht den Egel von vorn, so werden nur die vor der Wand gelegenen Zellen gereizt, und umgekehrt. So hat das Thier die Möglichkeit, die Richtung, aus der die Lichtstrahlen kommen, wenn auch nur in rohester Weise, wahrzunehmen. Es erinnert diese Art der Blendung durch eine der eigentlichen Sehzelle nicht eng anliegende Pigmentwand an die Verhältnisse, die ich bei Derostoma punctatum beschrieben habe (11, II), wo auch eine ausgebreitete Pigmentmasse die Sehzelle nach einer Seite hin vor Lichtstrahlen schützt.

Bei *Pontobdella muricata* konnte ich, eben so wie frühere Untersucher, eigentliche Augen nicht entdecken. Wohl aber finden sich auch bei diesem Egel zahlreiche Zellen, die man ihrem Baue nach zweifellos als Sehzellen auffassen muss. Diese Zellen (Fig. 8 *a* u. *b*) enthalten in einem wabigen Protoplasma einen großen Kern, der umgeben ist von vacuolenartigen Bildungen besonderer Gestalt: die Vacuolen sind meist langgezogen, bisweilen scharf gebogen oder mit kleinen seitlichen Ausstülpungen versehen; wie bei den vorigen Formen ist nicht eine einheitliche Vacuole vorhanden, sondern mehrere Theile, die durch schmale Zwischenwände von einander getrennt sind; vielleicht ist diese Trennung nicht immer eine vollkommene, so dass auf manchen Schnitten Theile zusammenhängen, die auf den anderen getrennt erscheinen. Die Vacuolen sind wie bei Branchellion von einer besonderen, stärker färbbaren Wand ausgekleidet, und diese setzt sich durch einen scharfen Rand gegen das Zellplasma ab. — An günstigen Schnitten lässt sich auch die Abgangsstelle der Nervenfaser erkennen (Fig. 8 *b*); diese läuft gegen den Ansatz des Saugnapfes hin. Auf der Seite der Zelle, die dem Nervenabgang zuliegt, sind, eben so wie auf den anderen, Vacuolen vorhanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Sehzellen von Pontobdella übertreffen die aller anderen von mir untersuchten Egel sehr an Größe; ich maß solche, die 85—90 μ im Durchmesser hatten.

Die Sehzellen sind in dem Mundsaugnapf, den ich daraufhin untersuchte, recht zahlreich; ich zählte deren 61 auf einer Seite. Der Saugnapf besteht aus einer muskulösen Kuppel, die außen von einem deutlich abgesetzten drüsigen lippenartigen Rande umgeben wird. Die Sehzellen finden sich zum Theil in dem letzteren (28 von obigen 61), zum Theil in den äußeren Abschnitten des muskulösen Theiles (33 von obigen 61), bis etwa 2 mm vom Rande desselben entfernt. In den drüsigen Saugnapflippen liegen sie zumeist nahe der äußeren Oberfläche; im muskulösen Abschnitte sind sie mitten zwischen die Muskeln eingesprengt, oft weit von der Oberfläche entfernt (Fig. 7 *sz*). Sie sind nicht etwa über den ganzen Saugnapf gleichmäßig verbreitet, sondern jederseits auf einen bestimmten Bezirk von ungefähr 1,2 mm Durchmesser vertheilt. — Auch im Endsaugnapf konnte ich eine Anzahl Sehzellen nachweisen.

Von den Sehzellen von Pontobdella war früheren Untersuchern nichts bekannt. In ähnlicher Weise fand Whitman (30) bei anscheinend blinden Egeln Sehorgane, so bei einem japanischen marinen Egel, Branchelliopsis, Augen mit sehr wenig Pigment, bei einem amerikanischen Süßwasseregel, Piscicolaria, nur jederseits eine Sehzelle, ohne Pigment. Ich stimme Whitman vollkommen bei, wenn er meint, dass hier von einer Degeneration nicht die Rede sein könne, da diese Sehzellen vollwerthig wären, wie andere auch.

Die Sehzellen der drei untersuchten Ichthyobdelliden gleichen sich vor Allem in der Beschaffenheit der Vacuolen: diese sind nicht einheitlich kugelig, ei- oder stabförmig, wie wir sie bei anderen Egeln noch finden werden, sondern sind meist zu mehreren vorhanden, die durch dünne Scheidewände von einander ganz oder nur unvollkommen getrennt sind. Auch die Beschaffenheit der Vacuolenwandung und die Lage der Zellen im Mundsaugnapf ist bei allen drei Arten dieselbe.

Die Unterschiede zwischen den drei Formen beziehen sich, was die Sehzellen angeht, hauptsächlich auf deren Anordnung. Bei Pontobdella sind die Zellen im Saugnapf, allerdings auf ein beschränktes Gebiet jederseits, verstreut, ohne sichtbare Beziehungen zu einander und zu den einfachen Pigmentzellen des Thieres. Bei Branchellion zeigt dagegen ein Theil der Sehzellen eine unverkennbare Beziehung zu einer Pigmentscheidewand, zu deren Seiten die Zellen so liegen, dass sie ihre von Vacuolen eingenommene Hälfte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Wand zukehren. Bei Piscicola endlich sind an die Stelle der zwei Zellhaufen, die durch eine Pigmentwand getrennt werden, zwei Augenpaare getreten, d. h. zu einem Organ eng verbundene Sehzellen, die in einem Pigmentbecher stecken; die Pigmentbecher dieser beiden Paare kehren sich die Bodenseite zu.

Mit der Beziehung zu pigmentirten Blendvorrichtungen hängt es wohl zusammen, dass bei den beiden letzteren Formen die Sehzellen einen viel deutlicher ausgesprochenen polaren Bau haben: die Vacuolen liegen auf der Seite der Zelle, die dem Pigment zu-, dem Sehnervenabgang abgekehrt ist. Bei Pontobdella dagegen liegen die Vacuolen rings um den Zellkern, auch auf der Seite, wo die Nervenfaser abgeht.

Es ist nun die Frage, welcher Zustand der ursprünglichere ist. Offenbar doch der bei Pontobdella. Er kann doch unmöglich aus dem weiter fortgeschrittenen Verhalten, dem wir bei Piscicola begegnen, durch Degeneration entstanden sein; denn die Degeneration musste sich, eben so wie auf den Pigmentbecher, auch auf die Sehzellen erstrecken, und diese sind hier so gut entwickelt und zahlreich wie bei irgend einem Egel. Ein solch ursprüngliches Verhalten lässt sich mit der allgemeinen Stellung von Pontobdella sehr gut vereinen; so sagt Apáthy (1), dass sich bei dieser Art gewisse Einzelheiten der Organisation finden, die eine ältere phylogenetische Stufe darstellen als selbst Ichthyobdella, in der jener tüchtige Kenner der Hirudineen die älteste Egelform sehen will; sicher ist Pontobdella in manchen Beziehungen ursprünglicher als Branchellion organisirt. Auch die Größe der hier in Betracht kommenden Sehzellen[1] lässt sich gut vereinigen mit der Annahme eines ursprünglichen Zustandes; es ist ja eine Erfahrung, die sich oft wiederholen lässt, dass innerhalb einer Thiergruppe das Durchschnittsmaß der Körperzellen am größten ist bei den niedrigsten Vertretern der Gruppe, während wir bei den höher organisirten kleinere, aber zahlreichere Zellen finden.

Die Anordnung der Sehzellen bei Branchellion giebt uns einen unverkennbaren Hinweis darauf, in welcher Weise aus der ursprünglich ungeordneten Vertheilung der Sehzellen eine Anordnung zu Augen, in dem oben gebrauchten morphologischen Sinne, entstanden ist. Bei Branchellion bildet sich eine Beziehung zwischen Sehzellen

---

[1] Die Durchschnittsmaße der Sehzellen sind bei Piscicola $25 \times 28\ \mu$, bei Branchellion $45 \times 55\ \mu$, bei Pontobdella $85 \times 85\ \mu$.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Pigment aus, die noch keine sehr enge ist, die aber auf jeden Fall zu einer weiter fortgeschrittenen Stufe des Sehens führt, indem dadurch zu der Wahrnehmung von Lichtfarbe und -stärke auch noch die Wahrnehmung der Lichtrichtung hinzugefügt wird. Indem sich in einzelnen Fällen die Pigmentzellen hier den Sehzellen eng anlegen, wird schon der höchste Zustand vorbereitet, wie wir ihn bei Piscicola finden: die Zellen legen sich bei diesem Egel nahe an einander und sind von einem Pigmentbecher eng umfasst. — Dabei behalten sie bei Piscicola freilich immer noch ihre ursprüngliche Gestalt und gleichen ganz den im gleichen Thiere frei liegenden Sehzellen. — Einen Schritt weiter geht dann die Augenbildung bei den Clepsiniden, indem hier die enge Zusammenlagerung der Sehzellen im Pigmentbecher einen Einfluss auf ihre Form gewinnt.

Bei der Besprechung der *Clepsiniden-Augen* stelle ich Pseudobranchellion Margói voran, das nach Apáthy's (2) Untersuchungen den Übergang von den Ichthyobdelliden zu den Clepsiniden vermittelt.

Die *Augen von Pseudobranchellion* sind in der Zweizahl vorhanden; sie bestehen, wie typische Egelaugen, aus einer Anzahl von Sehzellen, die in einem Pigmentbecher liegen. Ihre Entfernung vom Vorderende beträgt etwa 0,55 mm, und die Öffnungen ihrer Pigmentbecher sind nach vorn gerichtet.

Der Pigmentbecher besteht aus kleinen pigmentirten Zellen und umgreift die Sehzellen bis an ihre distalen Ränder (Fig. 9). Die (etwa 10) Sehzellen selbst sind ziemlich schlank säulenförmig (70 : 20 μ); sie sind in einer Lage angeordnet und stehen mit ihren Längsachsen einander parallel; in ihrem fibrillären Plasma enthalten sie einen großen, granulirten Kern, der nach der Öffnung des Bechers zu liegt. Im entgegengesetzten Theile der Zelle, der dem Bechergrunde zugekehrt ist, findet sich eine große Vacuole von etwa eirunder Gestalt. Die Wandung dieser Vacuole besteht aus einer überall gleich dicken Lage dunkel färbbaren dichten Plasmas, das nach außen sich mit einem sehr scharfen Rande gegen das Zellplasma absetzt. An der Wandung bemerkt man eine undeutliche, nicht regelmäßige Querstreifung. Das Innere enthält Mengen granulirter Substanz mit größeren Körnchen untermischt; ich halte dieselben für Gerinnungsprodukte der die Vacuole im lebenden Zustande erfüllenden eiweißhaltigen Flüssigkeit. — Nervenfasern sah ich von den Sehzellen nicht abgehen; doch kann kein Zweifel sein, dass solche von der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vom Bechergrunde abgewandten Seite der Sehzellen entspringen, wie bei Piscicola und Clepsine.

Die Sehzellen fügen sich außerordentlich dicht an einander, und auf Querschnitten durch das Auge kann man sehen, wie ihre Ränder mit zackenartigen Vorsprüngen in einander greifen, wenigstens in der Höhe der Kerne; in der Höhe der Vacuolen erscheinen die Zellränder glatt (Fig. 10).

Auch außerhalb der Augen, frei zwischen den Muskeln liegend, finden sich Sehzellen; sie haben eine etwa kugelige Gestalt, mit kurz eiförmiger Vacuole. Diese Form der Zellen erscheint mir als die ursprünglichere, und die Säulenform der zum Auge vereinigten Sehzellen wird wohl durch ihre enge Zusammenlagerung veranlasst sein.

Die *Augen von Clepsine sexoculata* stimmen in den Grundzügen ihres Baues mit denen von Pseudobranchellion überein; sie unterscheiden sich aber von ihnen hauptsächlich in zwei Punkten: es treten erstens weit mehr Sehzellen zur Bildung eines Auges zusammen, woraus es sich wohl auch erklärt, dass die einzelnen Zellen hier schlanker gebaut sind, und zweitens umfasst der Pigmentbecher hier nur die unteren Hälften der Sehzellen.

An jeder Sehzelle (Fig. 11) lassen sich auch hier zwei Theile unterscheiden: der etwas dickere, aus fein fibrillärem Plasma bestehende kernhaltige Theil, der vor der Öffnung des Pigmentbechers liegt, und der im Becher gelegene verschmälerte Theil, der ganz von der langgezogenen, fast stäbchenförmigen Vacuole eingenommen ist. Die Wände der Vacuole bestehen wie bei den bisher besprochenen Formen aus dunkler färbbarem Plasma; sie sind im Stäbchentheil der Zelle nicht von unverändertem Zellplasma umgeben, sondern ihre äußere Grenze fällt mit der Zellgrenze zusammen; da jedoch, wo sich an der Übergangsstelle vom Stäbchentheil zum kernhaltigen Theil Vacuolenwand und Zellplasma berühren, konnte ich eine scharfe Grenze nicht finden (Fig. 11). Der kernhaltige Theil der Sehzellen zieht sich an dem vom Bechergrunde abgewandten Ende in eine Nervenfaser aus; die Fasern aller Sehzellen setzen den Augennerven zusammen; im Verlauf dieses Nerven fand ich kleine stäbchenförmige Kerne, die wohl zu bindegewebigen Hüllzellen der Nervenfasern gehören. — Der Kern der Sehzellen ist grob granulirt und enthält ein deutliches Kernkörperchen.

Der Pigmentbecher besteht aus verhältnismäßig wenigen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

großen Zellen mit weitmaschigem, vacuolisirten Plasma; das Pigment, das sie enthalten, ist mit Säuren sehr leicht ausziehbar; die Kerne der Zellen liegen durchweg gegen die konvexe Seite des Bechers hin.

Wie gesagt, wird das Becherinnere ganz eingenommen von den vacuolenhaltigen Theilen der Sehzellen, die dort dicht neben einander stehen und allesammt der Augenachse parallel verlaufen, so dass sie nur eine Lage bilden; ein Schnitt durch den Bechergrund (Fig. 12) zeigt nur die Querschnitte dieser Stäbchentheile, aber keine Kerne oder Plasmakörper von Sehzellen (der einzige Kern, der auf Fig. 12 dort abgebildet ist, kann wegen seiner geringen Größe nicht zu einer Sehzelle gehören; er ist wohl von einer Bindegewebszelle). Die kernhaltigen Theile der Sehzellen dagegen drängen sich vor dem Becher und überlagern sich auch theilweise.

Dass die Blendung durch die Wandungen des Pigmentbechers lediglich die Stäbchentheile der Sehzellen schützt, wogegen das Licht von allen Seiten auf die kernhaltigen, plasmatischen Theile fallen kann, ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass jene die eigentlichen percipirenden Elemente sind, und dass nur das Licht wahrgenommen wird, das jene Vacuolen trifft — denn sonst wäre die Blendungsvorrichtung vollkommen nutzlos. Die Vacuolen sind es, die die Sehzellen zu specifischen Lichtsinnesorganen machen.

Jedes Auge von Clepsine sexoculata steht mit einer epidermalen Sinnesknospe in anatomischem Zusammenhang in der Weise, dass der Nerv jener Sinnesknospe sich mit dem Augennerven vor der Pigmentbecheröffnung vereinigt und mit ihm gemeinsam zum Gehirn weiter läuft. Dieser Zusammenhang wurde von Whitman entdeckt. Auf Fig. 11 ist das dem Auge benachbarte Ende dieses Nerven (*skn*) angedeutet. Doch ist bei unserer Art der Zusammenhang bei Weitem nicht so eng, wie ihn Whitman (31) für Clepsine hollensis abbildet.

Auch freie Sehzellen finden sich bei Clepsine sexoculata, jedoch nur spärlich. Sie sind von nahezu kugeliger Gestalt und enthalten eine etwa eiförmige Vacuole. Auch hier muss die kugelige Gestalt der freien Sehzellen als die ursprünglichere gelten gegenüber der gestreckten Form, die diese Zellen in den Augen zeigen.

Ganz im Gegentheil hierzu finden sich bei Clepsine bioculata sehr zahlreiche verstreute Sehzellen im Parenchym; ich konnte deren auf einer Reihe von Querschnitten vor und neben dem Augenpaare über 30 zählen; außerdem waren auch auf den Körperringen hinter den Augen solche vorhanden. Die Augen selbst sind

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei dieser Art denen der Cl. sexoculata ähnlich; nur sind die im Pigmentbecher steckenden Enden der Sehzellen weniger schlank als dort.

Der beträchtliche Unterschied in der Anzahl der freien Sehzellen bei Clepsine bioculata und sexoculata führt uns auf die interessante Frage von der Beziehung dieser Zellen zu den Augen. Wenn bei der Art, die nur zwei Augen besitzt, so viel mehr freie Sehzellen vorhanden sind als bei der mit sechs Augen, so müssen wir erstens annehmen, dass sie das ursprünglichere Verhalten zeigt; denn sie erinnert darin an die phylogenetisch ältere Pontobdella, wo nur freie Sehzellen und keine Augen vorhanden sind. Weiter aber liegt die Annahme nahe, dass bei der zweiten Art mit zahlreicheren Augen desshalb weniger freie Sehzellen vorhanden sind, weil sich die Augen auf Kosten der letzteren gebildet haben, diese also sich zu Augen zusammengelagert haben. Bei Piscicola gleichen ja auch die Sehzellen des Auges vollkommen den frei außerhalb der Augen liegenden; bei Clepsine sind allerdings die Sehzellen der Augen von etwas veränderter Gestalt gegenüber den freien, aber sie gleichen diesen in den Grundzügen des Baues; die Abweichung in der Gestalt lässt sich ungezwungen aus der engen Zusammenlagerung der Zellen erklären. Danach würden also die Augen entstehen durch Zusammentreten von vorher verstreuten Sehzellen.

Gegen diese Auffassung, die schon von Maier (18) vertreten ist, hat Whitman (31) sehr heftigen Einspruch erhoben. Da er den Zusammenhang der Augen mit serial angeordneten Sinnesknospen entdeckt und ihre Stellung in den Reihen dieser Organe bei Clepsine nachgewiesen hat, folgert er die Homologie der beiden und leitet die Augen von jenen Sinnesknospen her. Zum Beweise für diese Annahme weist er darauf hin, dass auch die freien Sehzellen an der Basis der Sinnesknospen gelegen seien, bald in größerer, bald in geringerer Anzahl, und dass sich um diese Sehzellgruppen bisweilen auch Pigment sammle. Dies fasst er als Übergangsstufen von der Sinnesknospe zum Auge auf. Mit dieser Lagebeziehung ist aber durchaus nicht bewiesen, dass die Sehzellen sich aus Zellen der Sinnesknospen entwickelt haben. Es gelang mir übrigens häufig nicht, in der Nachbarschaft der freien Sehzellen bei Clepsine bioculata eine epidermale Sinnesknospe nachzuweisen; die gleiche Erfahrung machte ich bei anderen Egelarten; bei den Ichthyobdelliden vermochte ich nur sehr selten Beziehungen zwischen freien Sehzellen und Sinnesknospen zu finden. Die Sehzellen sind also unabhängig von den Sinnesknospen, und können daher nicht von Zellen derselben abstammen. Auch erscheint mir Maier's Vermuthung ganz einleuchtend, dass nicht nur die »Tastzellen«[1], sondern über-

[1] Apáthy und neuerdings auch Whitman halten diese Sinnesknospen, deren Zellen mit Sinneshaaren versehen sind, für Tastorgane; ich möchte sie, im Vergleich mit den ähnlichen Organen der Lumbriciden, lieber dem chemischen Sinne zuweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haupt alle indifferenten Sinneszellen der Clepsinen in Ringen vertheilt seien und nun theils zu Zellen der Sinnesknospen, theils zu Sehzellen würden. Auch müssten ja die Sinnesknospen, wenn sich ihre Zellen theilweise zu Sehzellen umwandelten, in ihrem Bestande sehr geschwächt werden; es erscheinen jedoch diejenigen, die mit den Clepsine-Augen Beziehungen haben, nicht minder stark und eher stärker als die übrigen, was auch für die gleich zu besprechende Haementeria zutrifft. Apáthy (1) sucht allerdings wahrscheinlich zu machen, dass sich hier vier Sinnesknospen zur Bildung des Auges vereinigt haben. — Wenn Apáthy gleichfalls die Ansicht äußert, die Augen seien durch Umwandlung von Sinnesknospen entstanden, so ist dem wenig Gewicht beizumessen, weil Apáthy weder den Aufbau der Augen noch den der Sinnesknospen richtig erkannt hat. — Ich komme am Schlusse der Arbeit nochmals auf die Frage von der phylogenetischen Entstehung der Hirudineenaugen zurück.

Maier (18, Fig. 4) bildet ein Auge von Clepsine sexoculata ab, das viel massigere Zellen zeigt, als das von mir gezeichnete; ich konnte auf meinen Präparaten kein ähnliches finden. Auch vermochte ich kein Plasma nachzuweisen, das die Vacuolen erfüllt. Whitman (31) beschreibt das Auge von Clepsine hollensis und giebt eine Abbildung davon; er zeichnet jedoch im Pigmentbecher zahlreiche über einander liegende Zellen und Zellkerne auch im tiefsten Grunde des Bechers. Das stimmt mit meinen Beobachtungen wenig überein; ich glaube, dass der von ihm abgebildete Schnitt nicht parallel der Augenachse geht.

Viele Ähnlichkeit mit dem Clepsine-Auge zeigt das *Auge von Haementeria officinalis.* Dieser Egel besitzt zwei Augen, die dicht unter der Epidermis liegen, so nahe, dass der obere Rand ihres Pigmentbechers zwischen die Epidermiszellen hineinragt, gerade wie es Whitman (31, Fig. *E*) bei einem rudimentären Auge von Clepsine hollensis abbildet. Die Sehzellen sind sehr zahlreich; ihre Gestalt ist schlank und sie stecken ganz in dem Pigmentbecher; ihre dem Bechergrunde zugekehrten Enden sind von einer langgestreckten Vacuole eingenommen; über den feineren histologischen Bau der Zellen vermag ich nichts Genaueres anzugeben, da der Erhaltungszustand der verarbeiteten Exemplare nicht entsprechend war. Die Zellen stehen hier im Pigmentbecher nur in einer Schicht; ihre Kerne liegen an dem der Becheröffnung zugewandten Ende. Wenn es auf meiner Fig. 13 so aussieht, als ob mehrere Zelllagen über einander vorhanden wären, so ist das darauf zurückzuführen, dass der gezeichnete Schnitt nicht genau der Achse des Auges parallel geht.

Mit dem Auge aufs engste verbunden ist eine starke epidermale Sinnesknospe, deren Sinneszellen mit ihren Zellkörpern bis vor die Becheröffnung des Auges reichen, und deren Nerv, an der Augenöffnung dicht vorbeilaufend, sich mit dem Augennerven verbindet. Für diesen vereinigten Nerven ist es weiterhin bezeichnend,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass er nicht um den unteren Rand des Pigmentbechers herumzieht, sondern die untere Wandung des Bechers, wenn schon nahe dem Rande, durchbohrt. Wir begegnen hier zum ersten Male einem Verhältnis, das bei den Augen der Hirudo-Arten durchweg ausgebildet ist; dass der Nerv die Becherwandung des Auges durchbricht.

Vor der Becheröffnung, in der gemeinsamen Nervenmasse von Auge und Sinnesknospe, bemerkte ich noch einige große, rundliche Zellen, die das Aussehen von bipolaren Ganglienzellen hatten (*y* in Fig. 13), und ein paar außerordentlich große, grob granulirte, mit großem Kernkörperchen versehene Kerne (*x*); um letztere konnte ich ein zugehöriges Zellplasma nur in ganz dünner Schicht nachweisen. Von der besonderen Bedeutung dieser beiden Zellgebilde weiß ich nichts anzugeben.

Die Augen von Haementeria officinalis ähneln außerordentlich, besonders was ihre engen Beziehungen zu einer Sinnesknospe der Haut betrifft, denen von Clepsine hollensis, wie sie Whitman (31) abbildet. Neben anderen Ähnlichkeiten fällt es auf, dass auch bei dieser Art der Nerv rings von Pigment umgeben ist; doch gehört bei Clepsine das vom Nerven nach vorn gelegene Pigment zu dem vorderen rudimentären Auge; ein solches ist aber bei Haementeria nicht vorhanden.

Außerhalb des Auges finden sich auch bei Haementeria freie Sehzellen (Fig. 14). Sie liegen zu zwei Haufen vor den beiden Augen, in einiger Entfernung von ihnen; jeder der Haufen besteht aus etwa sechs Zellen. Die Zellen haben nicht die schlanke Gestalt, wie die Sehzellen des Auges, vielmehr sind sie viel kürzer und breiter (vgl. die Figur). Diese Gestalt dürfte die ursprünglichere sein, während die schlanke Form der Sehzellen des Auges auch hier auf die enge Zusammendrängung zurückzuführen ist. Die Vacuolen, deren jede Zelle eine in sich birgt, sind wurstförmig gestreckt, bisweilen zusammengebogen; sie haben eine dunkel färbbare Wandung, die sich scharf gegen das Zellplasma abhebt, und sind von letzterem rings umgeben. Nicht selten konnte ich den Nervenfortsatz dieser Zellen beobachten.

Einige Maße der freien Sehzellen: $48 \times 33\ \mu$; $40 \times 28\ \mu$; $37 \times 16\ \mu$; $33 \times 26\ \mu$.

Die *Augen der Clepsiniden* sind im Bau unter einander sehr ähnlich: in einem Pigmentbecher stecken eine Anzahl schlanker Sehzellen, in einer Schicht neben einander angeordnet; sie kehren stets ihre den Kern enthaltende Seite, wo auch die Nervenfaser entspringt, dem Lichte zu, die mit Vacuolen versehene gegen die Pigment-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wandung. Der Bau dieser Augen ist also im Grunde der gleiche wie bei Piscicola; die Unterschiede sind nur bedingt durch die Form der Vacuolen und die äußere Gestalt der Sehzellen.

In den Sehzellen von Piscicola sind die Vacuolen, eben so wie bei Pontobdella und Branchellion, mehrfach verästelt und von Scheidewänden ganz oder theilweise durchsetzt; dadurch wird die Fläche, in der sich Vacuolenwand und Zellplasma berühren, beträchtlich vergrößert; das Zellplasma wird in Folge dessen um so stärker von dem Reize getroffen, der entstanden ist durch Umwandlung der Lichtschwingungen in den Vacuolen. Bei den Clepsiniden sind die Vacuolen einfacher, dafür aber die Sehzellen zahlreicher: durch die Vermehrung der empfindenden Einzelelemente wird hier der Nachtheil aufgewogen, der in der Verkleinerung der Vacuolenoberfläche und der dadurch bewirkten Verminderung der Reizstärke liegt. Ähnliches konnte ich (11, II) für das Planarienauge nachweisen: bei Planaria torva trägt die einzelne Sehzelle bei Weitem mehr Stiftchen als bei Euplanaria; bei letzteren ist dafür die Zellenzahl außerordentlich vermehrt. Die Unterscheidungsfähigkeit des Auges für quantitativ verschiedene Reize dürfte bei zahlreicheren Einzelelementen wohl eine größere sein, als wenn eine geringere Zahl von solchen mit komplicirterem Baue vorhanden ist.

Die Vermehrung der Zellen, die in das Clepsiniden-Auge eingehen, ist wohl auch die Ursache für die Gestaltveränderung, die die Zellen erfahren; wären so plumpe Sehzellen, wie sie das Piscicola-Auge enthält, in größerer Anzahl neben einander angeordnet, so würde der Umfang des Auges stark wachsen und somit die abblendende Wirkung der Seitenwände des Pigmentbechers für die meisten Zellen in Wegfall kommen. Diese Wirkung wird dagegen um so größer, je enger der Becher ist. In solch engem Becher haben aber nur schlanke Zellen in größerer Zahl neben einander Platz. Auch bei den Planarien geht mit der Vermehrung der Sehzellen im Auge eine eingreifende Gestaltveränderung derselben Hand in Hand, wie ein Vergleich des Auges von Planaria torva mit dem von Euplanaria gonocephala zeigt.

Die *Gnathobdelliden* haben Augen, die von denen der Rhynchobdelliden in vielen Stücken verschieden sind. Wir können in ihrer Reihe zwei gesonderte Typen unterscheiden: den ersten, einfacheren Typus finden wir bei Nephelis, den anderen bei den Hirudiniden.

Schon für die äußere Betrachtung weichen die *Augen von*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nephelis octoculata von denen der Rüsselegel ab, indem ihr Pigmentbecher tiefer und schmäler ist als bei diesen. Er besteht wie dort aus Pigmentzellen, deren Kerne (Fig. 15 *pk*) nach der Außenseite des Bechers zu liegen; nicht alle Sehzellen werden von dem Becher umfasst, vielmehr liegen auch noch einige vor der Becheröffnung.

Die den Becher erfüllenden Sehzellen haben im Ganzen den gleichen Bau, wie wir ihn bisher gefunden haben: der eine Theil der Zelle, der sich in eine Nervenfaser verlängert, besteht aus einem feinfaserigen Protoplasma und enthält den Kern; der andere wird beinahe ganz eingenommen von einer großen, meist ovalen Vacuole (Fig. 15 und 16). Die Wand der Vacuole ist überall gleichmäßig dick und setzt sich mit scharfem Rande gegen das Protoplasma der Zelle ab, von dem sie rings umgeben wird. Die Färbung der Wandschicht mit Hämalaun ist etwas schwächer als die des Plasmas; eine weitere Struktur konnte ich nicht daran erkennen. Im Inneren der Vacuole finden sich häufig fein granulirte Gerinnsel, die sich wohl aus der eiweißhaltigen, die Vacuole erfüllenden Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Die Gestalt der Zellen ist im Allgemeinen eirund; doch platten sie sich meist an einander etwas ab, und erhalten dadurch mehr eckige Umrisse.

Die Anordnung der Sehzellen im Auge ist eine ganz andere als bei den Rhynchobdelliden; sie liegen nämlich nicht wie dort in einer Schicht, sondern sind in mehreren Lagen über einander gepackt (Fig. 15 *a* und *b*). Dabei sind sie in ganz ähnlicher Weise wie dort gegen die Becherwandung gestellt: sie kehren ihr stets die Seite zu, in der die Vacuole liegt. Dabei wird bei den in der Tiefe des Bechers liegenden Sehzellen der Kern gegen das Licht gekehrt, und die Längsachse der Zelle steht in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls; bei den weiter gegen die Öffnung des Bechers zu gelegenen Zellen sieht der kernhaltige Theil gegen die Becherachse, die Zelle steht mehr oder weniger senkrecht zu dieser Achse; und endlich bei den Zellen, die den Becher vorn überragen, liegt oft die Vacuole dem Licht zu, der Kern gegen das Innere des Bechers. Man würde zu einer ähnlichen Lagerung der Zellen kommen, wenn man den Becher eines Rhynchobdellidenauges, etwa von Piscicola, allseitig so zusammenpressen könnte, dass er enger und tiefer würde: es bliebe dabei die Stellung der Sehzellen gegen die Becherwandung die gleiche, dagegen würde die Lage der Zellachsen zur Augenachse in der oben geschilderten Weise verändert.

Die Sehzellen kehren also ihre Enden, die den Kern enthalten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und sich in eine Nervenfaser ausziehen, nach einer Stelle, die etwa in der Mitte des Zellhaufens gelegen ist und von der dann der Augennerv ausgeht. Fig. 15 *a* und *b* stellen zwei benachbarte Schnitte dar, die das deutlich zeigen.

Nicht bei allen Augen liegen die Verhältnisse so verwickelt; je weniger Sehzellen vorhanden sind, um so mehr finden wir in der Anordnung der Zellen und dem Abgang des Nerven Ähnlichkeit mit den Rhynchobdellidenaugen; so zeichnet Maier (18, Fig. 3) ein rudimentäres Nephelis-Auge, das sehr an die Augen von Piscicola erinnert. Je mehr Zellen jedoch das Auge zusammensetzen, um so mehr wird der Aufbau so, wie ich ihn oben geschildert habe. Wir haben hier einen Übergang zu den Hirudo-Augen mit den zahlreicheren Sehzellen und tiefen Pigmentbechern.

Nicht selten kommt es vor, dass auch im Abgang des Nerven bei dem Nephelis-Auge Verhältnisse vorliegen, die an die der Hirudiniden erinnern. In den meisten Fällen zwar biegt bei den nach vorn offenen Augen der Sehnerv um den Rand des Pigmentbechers herum. Ich konnte jedoch Fälle beobachten, wo er den Becher durchbohrt. Dieser Durchtritt des Nerven durch die Becherwand liegt seitlich, ziemlich nahe am Becherrand (Fig. 16 und 17), ähnlich wie ich es oben für Haementeria geschildert habe. Damit ist zweifellos wiederum eine Annäherung gefunden an das Hirudinidenauge, bei dem der Augennerv zwar stets nahe dem Boden des Bechers dessen Wandung durchbricht, dabei aber häufig nicht in der Achse, sondern seitlich, so dass die hinter der Durchbruchsstelle gelegenen Zellen ihren Nervenfortsatz gegen die Becheröffnung zu schicken müssen.

Das Auge von Nephelis ist nach alle dem nicht schlechtweg als invertirtes Auge aufzufassen; es bildet vielmehr den Übergang von einem solchen zu dem bei den Hirudiniden verbreiteten Typus.

Interessant ist es, das Nephelis-Auge mit dem von Clepsine zu vergleichen. Bei diesem ist die Vereinigung zahlreicher Sehzellen im Pigmentbecher dadurch ermöglicht, dass die Sehzellen eine schlanke Gestalt annehmen und besonders die im Becher selbst gelegenen vacuolenhaltigen Enden sich stäbchenartig ausziehen; dabei ist die einschichtige Anordnung der Stäbchen, die für das Auge gewisse Vortheile bietet, bewahrt. Bei Nephelis dagegen haben die Sehzellen ihre ursprüngliche Gestalt behalten, und die Vereinigung zahlreicher Zellen in einem Pigmentbecher ist auf Kosten der einschichtigen Anordnung ermöglicht.

Die frei im Körperparenchym liegenden Sehzellen, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wir bei Nephelis finden, haben rundliche Gestalt und eine ovale oder rundliche Vacuole (Fig. 18). Sie sind von den Sehzellen des Auges nur in den Umrissen ein wenig verschieden.

Leydig (17) bildet die Nephelis-Augen so ab, dass er den Nerven an den Grund des Pigmentbechers herantreten lässt; wahrscheinlich wurde ihm der übrige Verlauf des Nerven vom Pigment des Bechers verdeckt. — Maier (18) beschreibt das Auge von Nephelis richtig, ohne besonderen Werth auf die mehrschichtige Anordnung der Sehzellen zu legen und die Zwischenstellung zwischen Rhynchobdelliden- und Hirudiniden-Auge zu erkennen. Vom Durchtritt des Nerven durch den Pigmentbecher erwähnt er nichts.

Der *Bau der Hirudiniden-Augen* ist durch die neueren Arbeiten von Whitman (30), Maier (18) und der Merill (19) in seinen Grundzügen festgestellt worden. Wir können die übereinstimmenden Ergebnisse dieser Untersuchungen kurz so zusammenfassen: In dem langgestreckten Pigmentbecher sind zahlreiche, »große helle« Zellen mit kleinen, aber unzweifelhaften Kernen um einen axialen Nervenstrang angeordnet; jede Zelle ist mit einer Nervenfaser des axialen Stranges verbunden; man hat in ihnen also die wahrnehmenden Theile des Auges zu sehen. Der Sehnerv durchbricht im Grunde des Pigmentbechers die Wandung desselben axial oder seitlich. Auf Grund eingehender Untersuchungen kann ich diese Angaben aufs Neue bestätigen; vor Allem muss ich den Hauptpunkt derselben, die Beschaffenheit der »großen hellen« Zellen als Sinneszellen, bekräftigen, da ich häufig die von ihnen abgehende Nervenfaser beobachtete (Fig. 21 und 23).

Nagel (23) behauptet zwar neuerdings wieder, es könne noch nicht als erwiesen gelten, »dass die großen Zellen des Hirudineenauges die percipirenden Zellen seien«. Allerdings muss das vergebliche Bemühen so hervorragender Forscher, wie Leydig und Leuckart, wohl etwas vorsichtig machen. Wenn aber der gleiche Befund völlig unabhängig von zwei Untersuchern (Whitman und Maier) angegeben wird, wenn dann die Nachuntersuchung (Merill) diesen Befund bestätigt, wenn ferner das Ergebnis dieser Untersuchungen so gut übereinstimmt mit den sicher bekannten Verhältnissen bei verwandten Formen, so ist Grund genug vorhanden, jenen Befund für erwiesen zu halten. Und was setzt Nagel an dessen Stelle! Er sagt (22), dass zwischen den großen Zellen des Egelauges »etliche Nervenfasern frei endigen«. Kennt er denn bei irgend einem gut untersuchten Sehorgan freie Nervenendigungen als wahrnehmende Theile? Überall, so weit uns bekannt, sind es Nervenzellen, die in den Augen die nervösen Endorgane bilden. Damit fällt natürlich auch Nagel's Einwand, dass die von mir (11, I) bei den Lumbriciden als lichtwahrnehmende Organe angesprochenen Zellen »mit dem, was man sonst als Organe des Lichtsinns kennt, keine Ähnlichkeit haben«. Ich werde gleich nachher wieder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gelegenheit haben, auf die große Ähnlichkeit der Sehzellen mancher Hirudiniden mit den von mir bei den Regenwürmern gefundenen Sinneszellen hinzuweisen. — Wenn man sich freilich meiner Annahme anschließt und in diesen Zellen Organe des Lichtsinns sieht, so wird NAGEL's Hypothese, dass der Regenwurm »Wechselsinnesorgane« besitze, beträchtlich erschüttert.

Es bleiben jedoch noch einige strittige Fragen zur Untersuchung. Die erste betrifft die Stelle, wo der Sehnerv den Pigmentbecher durchbricht (ich beziehe mich im Folgenden zunächst auf Hirudo). LEYDIG lässt den Nerven axial in den Bechergrund eintreten, WHITMAN zeichnet ihn seitlich, MAIER's Darstellung stimmt mit LEYDIG überein, die MERILL endlich verzeichnet, dass beide Arten des Nerveneintritts vorkommen, vermag aber nicht anzugeben, ob bei Augen von gleicher Lage der Nerv immer auf die gleiche Art eintritt.

Meine Untersuchungen an einer ganzen Anzahl von Längsschnittreihen haben ergeben, dass bei den beiden mittleren Augenpaaren der Sehnerv stets am Grunde des Pigmentbechers in der Achse austritt — ich sage »austritt«, weil der Nerv seinen Ursprung im Auge hat, da er aus Fortsätzen der Sehzellen besteht —. Bei dem dritten Augenpaare zeigt er meist das gleiche Verhalten; nur einmal fand ich, dass der Durchbruch des Nerven in der nach hinten gekehrten Seitenwand des Bechers nahe dem Bechergrunde gelegen war. Stets ist Letzteres der Fall bei dem vierten und fünften Augenpaare. Diese Unterschiede hängen offenbar zusammen mit der verschiedenen Richtung der Augenachsen: bei den drei mittleren Augenpaaren verlaufen die Achsen der Pigmentbecher theils nahezu parallel der Körperachse, theils unter spitzem Winkel zu dieser schräg nach hinten; der axial austretende Nerv braucht also auf seinem Wege zum Gehirn keine oder doch nur eine geringe Biegung zu machen. Bei dem vierten und fünften Augenpaar dagegen bildet die Augenachse einen rechten bezw. einen stumpfen Winkel mit der Körperlängsachse: hier ist es der nächste Weg zum Gehirn, wenn der Nerv die nach hinten gerichtete Becherwandung durchbricht. Die Entfernung des Nervenaustritts vom Grunde des Pigmentbechers ist häufig eine ziemlich große; bei einem 288 μ tiefen Auge war der Durchbruch des 28 μ dicken Nerven von der vordersten Sehzelle 170 μ, vom Bechergrunde 90 μ entfernt; er lag also vor dem Beginn des hinteren Drittels.

Es ist leicht einzusehen, dass man in Folge dieser Anordnung auf Querschnitten durch den Blutegelkopf einen Nervenaustritt nur schwer zu Gesicht bekommen wird; es muss dann die Austrittsstelle auch bei den hinteren Augen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

quergeschnitten werden und so der Beobachtung leicht entgehen. Das ist vielleicht der Grund, wesshalb LEUCKART den Nervenaustritt nicht fand, den man auf Längsschnitten fast an jedem Auge beobachten kann.

Innerhalb des Augenbechers verläuft der Sehnerv in der Becherachse; seine Dicke nimmt von vorn nach hinten stetig zu, da er von den ihn umgebenden Sehzellen in seinem ganzen Verlaufe stets neue Nervenfasern empfängt. Nicht oft umgeben die Sehzellen den Nerven nur in einer Lage; man trifft eine solche Anordnung bisweilen bei den schlanken, langgestreckten Augen des mittleren Paares. Viel häufiger jedoch stehen mehrere Sehzellen in einem Querschnittradius, meist zwei oder drei, und zwar am meisten bei den hinteren Augen; diese sind in Folge dessen dicker und kürzer als die vorderen, wie schon WEBER (28) angiebt. Die Anordnung der Zellen ist natürlich nicht streng schichtweise; sondern sie keilen sich zwischen einander ein und bedingen sich gegenseitig in ihrer Lage. Die Nervenfortsätze der Sehzellen nehmen durchaus nicht immer den kürzesten Weg zum axialen Nerven; man kann sie vielmehr oft ziemlich weit zwischen den Zellen hin verfolgen in einer Richtung, die dem Nerven etwa parallel geht; kurz vor dem Nervenaustritt sieht man häufig zahlreiche Nervenfasern zu dem Sehnerven stoßen.

Die Sehzellen, die den Augenbecher erfüllen, enthalten stets eine Vacuole, die den Hauptraum der Zellen einnimmt und das Plasma mit dem Kerne meist auf eine Randschicht beschränkt, von der aus in vielen Fällen ein Plasmaknoten gegen das Innere der Vacuole vorspringt. Doch sind die Zellen nicht durch das ganze Auge hin von gleicher Gestalt. Es wurde schon von früheren Untersuchern (CARRIÈRE, MAIER) angegeben, dass sie gegen die Bechermündung größer sind und des oben erwähnten Plasmaknotens entbehren, der tiefer im Pigmentbecher keiner Zelle fehlt.

Untersucht man aber die Zellen ganz im Grunde des Bechers (Fig. 22 und 23), so findet man dort solche von weit geringerer Größe, als die typischen Sehzellen; ihr Kern ist nicht plattgedrückt wie bei diesen, sondern rund; sie enthalten ein reichliches Protoplasma, in dem sich mehrere, meist schmale unansehnliche Vacuolen finden, diese sind nicht selten gebogen und bisweilen verästelt. An solchen Zellen findet man den Nervenfortsatz viel häufiger, als bei den anderen. Das hat seinen einfachen Grund in ihrer geringeren Größe: bei den großen Zellen in der Mitte des Bechers und vor Allem bei denen an der Öffnung sieht man den Ansatz der Nervenfaser desshalb so selten, weil die Wahrscheinlichkeit, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein Schnitt die Faser ihrer Länge nach und in Verbindung mit der Zelle trifft, um so mehr abnimmt, je größer die Zelloberfläche wird, je mehr Möglichkeiten also für den Faseransatz vorhanden sind.

Von den kleinen Zellen im Grunde des Bechers findet man aber alle Übergänge zu den typischen Sehzellen (Fig. 22 *a*—*d*): Die Vacuolen in der Zelle werden größer und damit nimmt der Umfang der Zelle zu, die umgebende Plasmaschicht dagegen wird dünner (*a*); immer mehr wachsend, fließen die Vacuolen schließlich zusammmen (*b*), und es bildet sich eine einzige größere Vacuole, in die an einer Seite ein Knopf des Zellprotoplasmas hineinragt (*c*, *d*); die übrigen Wandungen der Vacuole sind dünn, und verdünnen sich noch mehr bei weiterer Zunahme des Vacuoleninhalts; der Kern wird dabei linsenförmig plattgedrückt: wir erhalten die typischen Sehzellen der tieferen Theile des Bechers. Indem der Vacuoleninhalt noch mehr zunimmt, gleicht sich auch der in die Vacuole hineinragende Plasmakopf noch aus, und wir bekommen eine mächtig aufgetriebene Zelle mit einer großen Vacuole, die rings von einer gleich dicken Plasmawand umgeben wird: das sind die an der Becheröffnung gelegenen Zellen (Fig. 19 und 20).

Die Übergänge bezeichnen den Werdegang der großen Sehzellen; diese haben sich offenbar in der eben geschilderten Weise aus kleineren, indifferenten Zellen mit wenig verändertem Plasma herausgebildet. Die kleinen Zellen im Bechergrunde sind der Ausgangspunkt dieser Entwicklung, und das treibende Moment dabei ist die stetige Zunahme des Vacuoleninhalts.

Der Untersuchung der histologischen Beschaffenheit bei den »hellen Zellen« im Blutegelauge hat sich bisher meist die geringe Färbbarkeit derselben als hinderlich erwiesen. Bei Augen, die ich in Sublimat-Eisessig fixirt hatte, gelang mir die Färbung mit Hämalaun ganz ausgezeichnet, und so vermag ich Genaueres über den feineren Bau der Sehzellen anzugeben. Wie gut der Erhaltungszustand meiner Präparate ist, erhellt daraus, dass an den epidermalen Sinnesknospen die feinen Härchen der Sinneszellen, die man nach Vergleich mit Clepsine und Nephelis auch hier erwarten musste, stellenweise deutlich erkennbar sind, wenn auch nur in ihren untersten Theilen.

Die große Vacuole im Innern der Zellen (Fig. 20 und 21) zeigt sich erfüllt mit einer gleichmäßigen, matt violett gefärbten Masse ohne irgend welche Struktur; es ist offenbar der durch das Konservirungsmittel entstandene Niederschlag aus dem Vacuoleninhalt. Bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weniger gut konservirten Stücken ist dieser Inhalt geschrumpft und legt sich hier oder da der Wand an. Die Wand selbst besteht aus einer Lage dichten Protoplasmas, das eine unregelmäßige Anordnung senkrecht zur Zelloberfläche zeigt, jedoch nicht etwa eine deutliche radiäre Streifung. Die Grenze dieser Plasmawand ist durchaus nicht glatt und scharf, sondern unregelmäßig, wie es die Fig. 20 und 21 zeigen. Der in das Innere der Vacuole vorspringende Knopf ist vom gleichen Bau wie die protoplasmatische Wand; bisweilen färbt er sich in seiner Mittellinie etwas stärker. Nach außen ist die Zelle von einer gleichmäßig dünnen hellen Schicht umgeben, die scharfe Ränder zeigt und sich nicht färbt; ich halte sie für eine Pellicula.

Die Sehzellen von Hirudo unterscheiden sich also im Bau wesentlich von denen anderer Egel, bei denen eine besondere Wandung der Vacuole vorhanden ist, die sich dann gegen das Zellplasma mit scharfem Rande absetzt.

Wenn Carrière und Maier eine radiäre Streifung der Plasmawandung angeben, so bezieht sich das wohl auf die erwähnte Anordnung des wandständigen Plasmas. Maier's Befunde, wonach die »Kapselwand« aus zwei Schichten bestehen soll, kann ich nicht bestätigen. Die Ansicht, dass der Vacuoleninhalt Protoplasma sei, gründet sich wohl auf Gerinnungsbilder, die in Folge ungeeigneter Fixirungsmittel auftreten. Wenn man meine Herleitung der großen Sehzellen von dem im Bechergrunde gelegenen kleinen vacuolisirten Zellen annimmt, so muss man eine solche Auffassung des Vacuoleninhalts von vorn herein verwerfen.

Hier muss ich einen Irrthum berichtigen, der mir leider in einer früheren Arbeit (11, I) begegnet ist. Ich habe dort angegeben, dass beim Blutegel unter dem Einflusse der Belichtung Pigmentkörnchen in die plasmatischen Theile der Sehzellen einwanderten. Spätere Untersuchung zeigte, dass ich mich getäucht habe: es war zufällig zur Fixirung der im Lichte gehaltenen Stücke Pikrinschwefelsäure, zu derjenigen der dunkel gehaltenen Sublimat verwandt; die Säure hatte das Pigment gelöst und in den benachbarten Gewebetheilen körnig niedergeschlagen. Ich muss also hier jene Angabe als falsch zurücknehmen.

Mit jedem Auge von Hirudo steht, wie Whitman vermuthet, Leuckart zuerst gezeigt und die Merill bestätigt hat, eine epidermale Sinnesknospe in Verbindung; sie liegt gegen die Bauchseite zu. Auf dieser Seite zeigt sich auch der Becherrand ziemlich weit ausgeschnitten, so dass dort eine Anzahl Sehzellen nach unten frei liegen. Die Sinnesknospe schließt sich eng an das Auge an; an ihren Zellen lassen sich auf Goldpräparaten deutliche Sinneshaare

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von etwa 13 μ Länge sehen; ihr Nerv verläuft auf der ventralen Seite des Augenbechers und vereinigt sich mit dem Sehnerven kurz nach dessen Austritt aus dem Auge. Dieser Nerv, der schon LEYDIG (16) bekannt war, wurde von MAIER (18) und LEUCKART (14) wiedergefunden, von der MERILL neuerdings bestätigt. Zu diesem Nerven treten außer den Nervenfasern der eigentlichen Sinnesknospe auch die Fasern von einigen epidermalen Sinneszellen, die über der Pigmentbecheröffnung verstreut zwischen anderen Epidermiszellen liegen, sowie die Nervenfasern mehrerer Sehzellen, die außerhalb des Pigmentbechers an jenem Ausschnitt der Becherwandung gelegen sind (Fig. 20).

Nie konnte ich beobachten, dass von dem axialen Nerven des Auges Fasern bis an die Epidermiszellen vor dem Auge herantreten, wie die MERILL es abbildet; alle solche epidermale Sinneszellen senden ihre Nervenfortsätze um den Rand des Pigmentbechers herum, wie es auch LEUCKART für Haemadipsa zeichnet.

Einmal fand ich in dem zur Sinnesknospe führenden Nebennerven eine birnförmige Zelle, das schmälere Ende proximalwärts gerichtet und zu einer Nervenfaser ausgezogen; sie glich ihrer Tracht nach den kleinen Zellen am Grunde des Pigmentbechers, doch zeigte sie keine Vacuolen. Sollten wir hier eine indifferente Sinneszelle vor uns haben, die durch Vacuolisirung zur Sehzelle werden kann, oder sollte diese Sinneszelle einem anderen Sinne dienen? Dass es eine Ganglienzelle (will sagen centrale Nervenzelle) sei, ist mir nicht wahrscheinlich. Vielleicht kann man sie vergleichen mit den bei Haementeria gefundenen großen Zellen (Fig. 13 *y*), die im gemeinsamen Nerven des Auges und der Sinnesknospe liegen.

In Fig. 19 habe ich eine Zeichnung von einem Hirudo-Auge gegeben, die zwar aus mehreren Präparaten kombinirt ist, sich aber in allen ihren Theilen genau an die Vorlagen hält. Ich halte eine solche Zeichnung für nothwendig, weil noch nirgends eine Abbildung des Blutegelauges gegeben ist, die dieses mit allen seinen Theilen befriedigend wiedergiebt.

Wie bei den anderen Egeln, so kommen auch bei Hirudo außerhalb der Augen Sehzellen vor, die bisweilen einzeln, bisweilen zu mehreren bei einander liegen. In ihrem Bau entsprechen sie vollkommen den im Auge gelegenen typischen Sehzellen. Öfters finden sie sich in der Nachbarschaft einer epidermalen Sinnesknospe; häufig aber haben sie keine Lagebeziehung zu einem solchen Organ. Die Sehzellen sind also in ihrem Vorkommen nicht an die Sinnesknospen gebunden.

Ganz das Gleiche, was ich hier von Hirudo in Betreff des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Augenbaues ausführte, lässt sich von *Aulastomum* sagen. Bei den übrigen von mir untersuchten Hirudiniden (zwei Haemadipsa-Arten, Mesobdella, Xerobdella) sind die Grundzüge im Bau des Auges die gleichen; Unterschiede bestehen in gewissem Maße in der Anordnung der Theile, vor Allem aber in der Bildung der Sehzellen.

Die *Sehzellen von Haemadipsa silvestris und limbata* erinnern sehr an die kleinen Zellen, die wir im Grunde des Hirudo-Auges fanden (vgl. Fig. 25 und 26 mit Fig. 23): sie zeigen ein wenig verändertes Zellplasma, in dem eine oder mehrere bandförmig gewundene, bisweilen auch verästelte Vacuolen liegen, wie Whitman (29) schon beschrieben hat. Die Formen der Vacuolen sind bei beiden Arten verschieden, wie man am besten aus den Abbildungen (Fig. 25 und 26) ersieht.

Auffallend ist die Ähnlichkeit, die die Sehzellen dieser Egel und die kleinen Zellen im Grunde der Hirudo-Augen mit den Zellen der Lumbriciden haben, die ich für Sehzellen halte. Man vergleiche nur die Abbildungen Fig. 23, 25 und 26 mit Fig. 9—12 meiner Arbeit »über die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden« (11, I). Die Ähnlichkeit im Bau der Zellen ist so überraschend groß, dass sie allein fast genügt haben würde zur Rechtfertigung meiner aus anderen Gründen aufgestellten Ansicht, dass jene Zellen im Dienste der Lichtempfindung stehen.

Die *Augen von Mesobdella gemmata* (Fig. 24) haben Sehzellen, die den fertigen Sehzellen von Hirudo schon ähnlicher sind als die vorigen; die Vacuolen sind größer, das Plasma ist mehr an die Wand gedrängt und zeigt den knotigen Vorsprung gegen die Vacuole wie bei Hirudo. Die Gestalt der Augen ist bei Mesobdella breit; es liegen auf dem Längsschnitte durch das Auge drei Zellschichten zu beiden Seiten der Achse. An der Austrittsstelle des Nerven treten die Pigmentzellen gegen das Innere des Auges herein, den Nerven röhrenförmig umscheidend. Der Sehnerv vereinigt sich gleich nach seinem Austritt mit einem schwächeren Nerven (Fig. 24 *skn*), der dicht an der Außenseite des Pigmentbechers hinzieht; es ist anzunehmen, dass der letztere von einer epidermalen Sinnesknospe herkommt, wie sie ja Leuckart (14) in Verbindung mit dem Auge der verwandten Haemadipsa abbildet.

Die *Augen von Xerobdella Lecomtei* unterscheiden sich nur wenig von denen des Blutegels, was Bau und Gruppirung der Sehzellen anbetrifft. Auffällig ist, dass man bei Xerobdella nur vier Paar Augenpunkte findet, während sonst die Hirudiniden fünf Augenpaare

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

besitzen. Blanchard (5) hat durch Vergleichung von Xerobdella mit Haemadipsa gezeigt, dass das vorderste Augenpaar der letzteren bei jener fehlt. Auf Schnitten kann man nun nachweisen, dass vor dem ersten pigmentirten Augenpaare, das auf dem dritten Körpersegmente steht, ein Paar Sehzellhaufen auf dem zweiten Segmente vorkommen; diese bestehen aus etwa je zehn Zellen. Sie vertreten offenbar das erste Augenpaar von Haemadipsa, mit dem sie die gleiche Lage haben; das Fehlen von Pigment thut ihrer Fähigkeit, Licht wahrzunehmen, keinen Abbruch. Es stimmt also Xerobdella mit den übrigen Hirudiniden doch überein im Besitze von fünf Augenpaaren, deren vorderstes allerdings keine Pigmentbecher besitzt.

Der gemeinsame Grundbestandtheil, dem wir überall in den Organen der Lichtwahrnehmung bei den Egeln begegnen, sind die Sehzellen. Sie sind theils in loser Vertheilung verstreut im Körperparenchym unter größeren oder geringeren Strecken der Oberfläche (Pontobdella), theils sammeln sie sich zu gut umgrenzten Anhäufungen, die dann von einem Pigmentbecher zusammengefasst sind und als Augen angesprochen werden. Einen mittleren Zustand finden wir bei Branchellion, wo sich Sehzellen zu beiden Seiten einer Pigmentwand anordnen, ohne doch sich dicht an einander zu legen zu einem Verbande, den man als ein einheitliches Organ, als Auge, auffassen könnte. Aber auch da, wo solche Augen vorhanden sind, finden sich außerhalb derselben verstreute Sehzellen.

Alle Sehzellen gleichen sich darin, dass sie sich in eine Nervenfaser fortsetzen, und dass in ihrem Plasma vacuolenartige Bildungen auftreten. Die Vacuolen sind von überraschender Mannigfaltigkeit in Gestalt und Ausdehnung; in vielen Fällen sind sie rund oder eirund, bisweilen gekammert und durch Scheidewände mehr oder minder vollkommen in Abtheilungen geschieden (Piscicola, Branchellion, Pontobdella), nicht selten langgezogen und gewunden (Haementeria, Haemadipsa). Bei der gleichen Art treffen wir jedoch stets den gleichen Typus. In vielen Fällen, nämlich bei den Rhynchobdelliden und bei Nephelis, haben die Vacuolen eine besondere Wandung, die durch eine scharfe Grenze vom Zellprotoplasma getrennt ist und im Übrigen aus einem meist dunkel färbbaren Plasma besteht; bei den Hirudiniden fehlt jedoch den Vacuolen eine eigene Wand, sie sind hier vielmehr unmittelbar vom Zellplasma umgeben.

Was die äußere Gestalt angeht, so sind die im Körperparenchym verstreuten Sehzellen einander ziemlich ähnlich; sie sind

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

größtentheils kugel- bis eirund, nur zuweilen etwas eckiger geformt (Haementeria). Dagegen werden meist große Gestaltunterschiede gefunden bei den in den Augen zusammengehäuften Zellen; im einfachsten Falle entstehen leichte Abflachungen zu polygonalen Formen, so dass keine große Abweichung gegen die übrigen Sehzellen vorhanden ist (Piscicola, Nephelis); zum Theil aber bewirkt die enge Zusammenlagerung vieler Zellen in einem kleinen Pigmentbecher eine bedeutende Streckung und Verschmälerung der Zellen, wenigstens so weit ihre Körper im Pigmentbecher geborgen sind (Pseudobranchellion und Clepsiniden). Das weist deutlich darauf hin, dass die verstreute Lage der Sehzellen im Parenchym der ursprünglichere Zustand ist.

Das allgemeine Vorkommen der Vacuolen in den Sehzellen spricht datür, dass sie wichtige Theile dieser Zellen sind. Sie haben sehr wahrscheinlich die Funktion, durch ihren stark lichtbrechenden Inhalt die Ätherschwingungen des Lichtes in der Weise zu verwandeln, dass diese für die Sinneszelle wahrnehmbar werden. Die Vacuolen sind diejenigen Theile, welche die Sehzellen zu specifischen Zellen des Lichtsinnes stempeln. Sie entsprechen darin den Stäbchen und Zapfen der Wirbelthieraugen, den Stiftchen des Planarienauges u. a. m. Die Vacuolen bei Clepsine sind in der That auch durch ihre Gestalt stäbchenartigen Bildungen nicht unähnlich.

Vacuolenartige Bildungen sind es auch, die nach meiner Auffassung (11, I) gewisse Sinneszellen der Regenwürmer zu Sehzellen machen; ähnliche Sinneszellen mit Vacuolen fand ich neuerdings auch in den Kiemen von Spirographis Spallanzanii, an denen Nagel (22) Lichtempfindungsvermögen nachweisen konnte. — In meiner Auffassung der Vacuolen schließe ich mich der Ansicht von Whitman (30) und Maier (18) an.

Die Pigmentansammlungen, die sich mit den Sehzellen verbinden, sind Blendungsvorrichtungen, eben so wie bei den Planarien, für die ich das früher (11, II) näher ausgeführt habe; sie dienen dazu, den aus gewissen Richtungen kommenden Lichtstrahlen den Zutritt zu den percipirenden Zellen zu wehren und nur Strahlen zuzulassen, die von ganz bestimmten Richtungen ausgehen. Indem nun die oft in größerer Zahl vorhandenen Augen verschieden gerichtet sind, wird von den Lichtstrahlen, die den Wurm treffen, meist nur ein Auge ganz durchleuchtet: es kann also das Thier, je nachdem das eine oder das andere Auge getroffen wird, zu einer Vorstellung über die Lage der Lichtquelle gelangen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schließlich bleibt uns noch die Frage nach der *phylogenetischen Entstehung des Hirudineenauges* übrig. Es sind in der Hauptsache drei Thatsachen, auf die wir uns stützen müssen bei einem Versuch, diese Frage zu beantworten: 1) es kommen bei allen Hirudineen, auch bei denen, die keine eigentlichen Augen haben, verstreut liegende Sehzellen vor; wenn diese in ihrer Gestalt von den Sehzellen des Auges abweichen, so zeigen sie stets ursprünglichere Formen als jene; — 2) bei Clepsine bioculata und sexoculata steht die Zahl der freien Sehzellen, wie oben (p. 685) ausgeführt, in einem gewissen Verhältnis zur Zahl der Augen, derart, dass die Art mit nur zwei Augen bei Weitem mehr freie Sehzellen besitzt als die Art mit sechs Augen; — und 3) von den drei untersuchten Vertretern der ursprünglichsten Hirudineenfamilie, der Ichthyobdelliden, zeigt uns nur Piscicola wirkliche Augen; bei Pontobdella finden wir nur verstreute Sehzellen, bei Branchellion einen Zustand, der als Übergang zwischen jenen beiden betrachtet werden kann; wir haben schon oben ausgeführt, aus welchen Gründen die Verhältnisse bei Pontobdella als die ursprünglicheren, die von Piscicola als die abgeleiteten gelten müssen.

Hieraus ziehe ich die Folgerung: die Augen der Hirudineen sind in der Weise entstanden, dass von den ursprünglich verstreuten Sehzellen einzelne näher an einander rückten, und in Anfangs losere Beziehung traten zu Pigmentanhäufungen, die ihnen als Blendung dienten — und dass sich weiterhin die Sehzellen dicht an einander lagerten und von einer Seite her eng von Pigment umschlossen wurden.

Demnach hätten wir in den Augen von Piscicola wohl den einfachsten Typus eines Hirudineenauges zu sehen. Die Weiterbildung würde durch Vermehrung der Zahl der zum Auge vereinigten Sehzellen geschehen. Der dabei eingeschlagene Weg ist ein doppelter, wir haben eine Weiterbildung nach zwei verschiedenen Richtungen: entweder wird unter Beibehaltung der ursprünglichen Gestalt der Sehzellen die einschichtige Anordnung derselben aufgegeben (Nephelis, Hirudiniden), oder aber die letztere wird beibehalten, und dann die Vereinigung zahlreicherer Sehzellen in einem Pigmentbecher von beschränkter Weite dadurch ermöglicht, dass die Zellen ihre Gestalt verändern und schlanker werden (Pseudobranchellion, Clepsiniden). Die einschichtige Anordnung vieler Sehzellen von unveränderter Gestalt würde den Nachtheil haben, dass die Flächenausdehnung des Auges außerordentlich wachsen und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

damit die abblendende Wirkung der seitlichen Pigmentbecherwände verloren gehen würde.

Somit wären die Augen der Gnathobdelliden und die der Clepsiniden unabhängig von einander entstanden, beide aber würden von einer Augenform abstammen, die der von Piscicola ähnlich ist; Mittelformen wären einerseits die Augen von Nephelis, andererseits die von Pseudobranchellion. Die Augen von Piscicola ihrerseits wären in einer Weise entstanden, die wir noch in den bei Branchellion und Pontobdella bleibend vorhandenen Zuständen rückwärts verfolgen können. Diese Ableitung stimmt in ausgezeichneter Weise mit dem überein, was Apáthy über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hirudineen aus deren äußerer Körperform erschlossen und in Gestalt eines Stammbaumes dargestellt hat (1, Fig. 15 auf Taf. VIII): von einer Piscicola-ähnlichen Form leitet er einerseits Nephelis und die Hirudiniden, andererseits die Clepsiniden ab. Pontobdella und Branchellion freilich stellt er nicht in die Vorfahrenreihe der Süßwasserhirudineen.

Auch Apáthy (1) sagt, dass die Augen von Nephelis zwischen denen von Piscicola und denen der zehnäugigen Egel in der Mitte stehen; jedoch glaubt er, dass sie sich unabhängig von denen von Piscicola entwickelt haben, eben so wie die von Clepsine. Die Grundlagen dieser Auffassung Apáthy's müssen wohl andere sein, als ich sie für meine Ansicht entwickelt habe; denn da Apáthy die Natur der »großen hellen« Zellen als Sinneszellen völlig verkannt hat, sie vielmehr den »schleimhaltigen Polsterzellen des Körperparenchyms« homologisirt, müssen ihm die Grundzüge des Augenbaues bei den Hirudineen verborgen geblieben sein. Denselben Schluss muss ich aus seiner Äußerung ziehen, dass sich die Augen der Egel von den Sinnesknospen nur dadurch unterscheiden, dass ihre Zellen die Cilien eingebüßt haben und ihr einer Pol in einer Pigmenthülle eingeschlossen ist (a. a. O. p. 180). Auch den Bau der Sinnesknospen (»Tastkegelchen«) hat Apáthy in so fern nicht richtig aufgefasst, als er den Nerven in Form eines Fibrillennetzes die Zellknospe umspinnen lässt und nicht die Verbindung jeder Sinneszelle mit einer Nervenfaser erkannte.

Wie wir uns das Zusammenrücken der einzelnen Sinneszellen zu Augen vorzustellen haben, dafür bieten uns freilich die Verhältnisse bei den Hirudineen keinerlei Anhaltspunkte. Wohl aber lässt sich vielleicht etwas schließen aus dem, was ich (11, I) bei den Lumbriciden gefunden habe. Dort liegen die Sehzellen theils in der Epidermis, theils unter derselben; die ersteren sind unregelmäßig verstreut über die Stellen, an denen sie vorkommen; die letzteren jedoch liegen nicht vereinzelt, sondern gruppiren sich um Nervenstränge, die aus der Epidermis heraustreten. Von den einzelnen, in der Epidermis gelegenen Sehzellen treten die Nervenfasern nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf dem kürzesten Wege in die Tiefe, sondern sie verlaufen zunächst eine Strecke weit im basalen Theile der Epidermis (a. a. O. Fig. 4), um sich dann mit Nerven zu vereinigen, die von anderen Stellen — Sehzellen oder Sinnesknospen — herkommen; es hängt also ein Nerv, der aus der Epidermis heraustritt, mit mehreren Sinnesknospen und mehreren Sehzellen zusammen. Dass der Nerv nicht auf dem nächsten Wege aus der Epidermis in das Muskelparenchym austritt, hängt wohl damit zusammen, dass bei den Lumbriciden die Epidermis nach innen sich viel schärfer —. wohl durch eine Basalmembran — abgrenzt als bei den Hirudineen. Wie der Nerv den Weg zur Vereinigung mit den übrigen Nerven des Bündels findet, ist freilich eben so wenig erklärt wie die Thatsache, dass bei den Wirbelthieren die vom Rückenmark auswachsenden motorischen Fasern den Weg zu ihren Muskeln finden. Jedenfalls erkennen wir ein »Bestreben« mehrerer Nerven, sich zu stärkeren Stämmen zu vereinigen. — Den Übertritt der Sehzellen aus der Epidermis in das unterliegende Gewebe können wir uns nun so vorstellen, dass der Nerv sich verkürzt und einen Zug auf die Zelle ausübt; die Folge wäre, dass die Zelle den Weg nimmt, den ihr der zugehörige Nerv vorschreibt; sie wird daher schließlich nach innen von der Epidermis in die Umgebung des Nervenbündels zu liegen kommen, und dort mit anderen, eben so dorthin »gezogenen« Sehzellen eine Anhäufung bilden.

Bei den Egeln freilich liegen die Verhältnisse etwas anders: an Stelle der nach innen abgeschlossenen Epidermis, wie wir sie bei den verwandten Thiergruppen, den Oligochäten und Turbellarien finden, ist hier eine Epidermis vorhanden, die mit den unterliegenden Geweben die engsten Beziehungen hat; eine Basalmembran ist nicht vorhanden, die lose gestellten Zellen reichen mit ihren Enden zwischen Bindegewebe und Muskeln hinein, und Blutgefäße ziehen allerwegen zwischen die Zellen hinein. Die Sehzellen konnten hier viel leichter aus dem epidermalen Verbande auswandern: es liegt keine einzige mehr dort; aber auch hier dürfen wir ein »Bestreben« der Nerven vermuthen, sich mit einander zu stärkeren Strängen zu vereinigen; einwärts »wandernd« gelangen dann die Sehzellen in die Umgebung dieser Nervenstränge, und so an die Basis der Sinnesknospen; andere aber können auch vereinzelt liegen bleiben, ohne Zusammenhang mit den Sinnesknospen, und ihre Nervenfaser vereinigt sich erst weiter unten mit einem stärkeren Nervenstamm; noch andere kommen, bei weiterem »Einwärtswandern«, in einiger Entfernung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von den Sinnesknospen neben die Nerven zu liegen. Diese Erklärung erscheint mir einleuchtender als die WHITMAN's, der die Sehzellen durch Umwandlung aus Zellen der Sinnesknospe entstehen lässt und so ihre Lagerung an der Basis dieses Organs zu erklären sucht; woher sollten denn da die Sehzellen kommen, die nicht in der Nähe von Sinnesknospen liegen, wie nicht wenige bei Clepsine und Hirudo, zahlreiche bei Piscicola, wohl alle bei Pontobdella?

Unsere Auffassung hilft uns auch über eine Thatsache hinaus, die WHITMAN Schwierigkeiten machte; er sagt (29, p. 408): »doch wie erklärt sich die Gegenwart der großen hellen Zellen entlang den Nervenstämmen, die zu den becherförmigen Organen der Lippe gehen? Hier sind sie nicht mit den peripherischen Sinneszellen verknüpft, wie in den Augen und den segmentalen Sinnesorganen ..... ich muss gestehen, dass ich ganz außer Stande bin, eine Erklärung für dieselben in dieser Lage zu geben«.

Zugleich erklärt es sich auf diese Weise, wie es kommt, dass jene Sehzellhaufen, die durch bestimmte Anordnung ihrer Zellen und Hinzutreten von Pigment zu Augen werden, eine Verbindung mit epidermalen Sinnesknospen behalten, auch wenn sie ziemlich tief im Körperparenchym liegen. Diese Verbindung treffen wir bei Clepsiniden und Gnathobdelliden, und WHITMAN verdanken wir die Entdeckung derselben.

Man darf also wohl annehmen, dass die Sehzellen aus indifferenten Epidermiszellen entstehen. Diese liegen vielleicht, wie MAIER in Erwägung zieht, in der Epidermis in Form gewisser ringförmiger Streifen angeordnet. Indem sie theilweise zu Zellen der Sinnesknospen, theils zu Sehzellen werden, kommt die segmentale Anordnung der Sinnesknospen einerseits, und die Lage der Sehzellen an dem basalen Theile und dem Nerven der ersteren andererseits zu Stande.

Auf diese Weise dürften sich alle Thatsachen in zwangloser Weise verknüpfen lassen.

Tübingen, im Februar 1897.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. St. Apáthy, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. in: Mitth. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII. 1888.
2. Derselbe, Pseudobranchellion Margói (Nova familia Hirudinearum). in: Orvos-Természettudományi Értesitő 1890 (citirt nach dem Neapler Zool. Jahresbericht für 1890).
3. T. Bergman, De Cocco aquatico et de Hirudinibus. in: Opuscula. Vol. V. 1788 (1757).
4. M. H. D. de Blainville, Artikel Sangsue. in: Dictionnaire des Sciences naturelles. T. XLVII. Paris 1827.
5. R. Blanchard, Description de la Xerobdella Lecomtei. in: Mém. de la Société Zoolog. de France. T. V. 1892.
6. ... Bourjot, Organisation de l'oeil des Hirudinées. in: L'Institut. T. VII. 1840.
7. J. F. Brandt und J. T. C. Ratzeburg, Getreue Darstellung und Beschreibung der Thiere, die in der Arzneimittellehre in Betracht kommen. 1829.
8. J. F. Ph. Braun, Systematische Beschreibung einiger Egelarten. Berlin 1805.
9. J. Budge, Clepsine bioculata. in: Verhandl. d. Naturhist. Vereins d. Rheinlande und Westfalens. 6. Jahrg. 1849.
10. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere. 1885.
11. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.
    I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. in: Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
    II. Über die Sehorgane der Plathelminthen, insonderheit der trikladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. 1897.
12. J. R. Johnson, A Treatise on the medicinal Leech. London 1816.
13. J. Leo, Über einige ausgezeichnete anatomische und physiologische Verhältnisse der Piscicola geometra. in: Müller's Archiv. 1835.
14. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Bd. I, 5. Lief. 1894.
15. F. Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica. in: Diese Zeitschr. Bd. I. 1849.
16. Derselbe, Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. in: Arch. f. Anatomie und Physiologie. Jahrg. 1861.
17. Derselbe, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
18. B. L. Maier, Beiträge zur Kenntnis des Hirudineenauges. in: Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie. Bd. V. 1892.
19. H. B. Merill, Preliminary Note on the Eye of the Leech. in: Zool. Anzeiger Nr. 454. 17. Jahrg. 1894.
20. A. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées. 1. Aufl. 1827. 2. Aufl. 1846.
21. Fr. Müller, De Hirudinibus circa Berolinam hucusque observatis. Diss. Berlin 1844.
22. W. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena 1896.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

23. W. Nagel, Referat über Hesse, »die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden«. Zool. Centralblatt. III. Jahrg. Nr. 21. 1896.
24. Asajiro Oka, On some new Japanese Land Leeches. in: Journ. College of Science. Imp. University. Japan. Vol. VIII, Part II. 1895.
25. J. Ranke, Beiträge zu der Lehre von den Übergangssinnesorganen. in: Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875.
26. F. H. Troschel, Piscicola respirans n. sp. in: Arch. für Naturgeschichte. 16. Jahrg. Bd. I. 1850.
27. R. Wagner, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1834—1835.
28. E. H. Weber, Über Augen beim Blutegel. in: Meckel's Archiv. 1827.
29. C. O. Whitman, The Leeches of Japan. in: Quart. Journ. of Microscop. Science. N. S. Vol. XXVI. 1886.
30. Derselbe, Some new facts about the Hirudinea. in: Journ. of Morphology. Vol. II. 1889.
31. Derselbe, A Sketch of the Structure and Development of the Eye of Clepsine. in: Zool. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie. Bd. VI. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

bgf, Blutgefäß;
ep, Epidermis;
m, Muskel;
pb, Pigmentbecher;
pk, Kern einer Pigmentzelle;
pw, Pigmentwand;
sk, epidermale Sinnesknospe;
skn, Nerv zur Sinnesknospe;
sn, Sehnerv;
sz, Sehzelle;
szk, Kern einer Sehzelle;
v, Vacuole.

Die an den Pfeilen angebrachten Buchstaben bedeuten: *v* vorn, *h* hinten

Tafel XXXIII.

Fig. 1. Sehzelle aus dem Auge von Piscicola piscium. Vergr. 700fach.

Fig. 2. Schnitt durch ein Auge von Piscicola piscium senkrecht zur Augenachse; es sind die unteren Theile der Sehzellen quergeschnitten. Vergr. 700fach.

Fig. 3. Sehzelle aus dem Auge einer jüngeren Piscicola piscium. Vergr. 700fach.

Fig. 4. Axialer Schnitt durch ein Auge von Piscicola piscium. Vergr. 460fach.

Fig. 5. Sehzellen (Auge) von Branchellion torpedinis auf einem senkrechten Längsschnitt durch den Mundsaugnapf. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Sehzelle von Branchellion torpedinis. Vergr. 700fach.

Fig. 7. Sehzellen von Pontobdella muricata in der Muskulatur des Mundsaugnapfes. Vergr. 70fach.

Fig. 8 *a* und *b*. Sehzellen von Pontobdella muricata. Vergr. 400fach.

Fig. 9. Auge von Pseudobranchellion Margói, axial geschnitten. Vergr. 400fach.

Fig. 10. Schnitt durch das Auge von Pseudobranchellion Margói,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht genau senkrecht zur Augenachse; rechts sind die Kerne der Sehzellen, links zwei Vacuolen getroffen. Vergr. 400fach.

Fig. 11. Schnitt durch ein Mittelauge von Clepsine sexoculata parallel der Augenachse; das Pigment des Augenbechers ist durch Säure ausgezogen. Vergr. 700fach.

Fig. 12. Schnitt durch ein Mittelauge von Clepsine sexoculata, senkrecht zur Augenachse. Vergr. 700fach.

Fig. 13. Schnitt durch das Auge von Haementeria officinalis, parallel der Augenachse. Vergr. 400fach.

Fig. 14. Freie Sehzellen von Haementeria officinalis. Vergr. 400fach.

Fig. 15 *a* und *b*. Zwei benachbarte Schnitte durch ein Auge von Nephelis octoculata. Vergr. 460fach.

Fig. 16. Schnitt durch ein (nach vorn offenes) Auge von Nephelis octoculata mit Sehnerven, der den Pigmentbecher durchbricht. Vergr. 700fach.

Fig. 17. Wie vorige; der Schnitt geht durch die äußeren Theile des Auges. Vergr. 460fach.

Fig. 18. Freie Sehzelle von Nephelis octoculata. Vergr. 460fach.

Tafel XXXIV.

Fig. 19. Auge von Hirudo medicinalis; die Figur ist nach mehreren Präparaten zusammengestellt, hält sich aber genau an die Vorlagen. Vergr. 270fach.

Fig. 20. Sehzellen aus dem äußeren Theile eines Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 750fach.

Fig. 21. Sehzelle mit Nervenfortsatz aus dem mittleren Theile eines Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 750fach.

Fig. 22. Schnitt durch den inneren Theil eines Auges von Hirudo medicinalis, mit kleinen Sehzellen in verschiedener Ausbildung; der Schnitt geht schräg zur Augenachse und trifft den Sehnerven nicht; vom Pigmentbecher ist nur der innerste Theil gezeichnet. Vergr. 400fach.

Fig. 23. Einzelne kleinere Sehzellen aus dem Grunde des Auges von Hirudo medicinalis. Vergr. 400fach.

Fig. 24. Schnitt durch ein Auge von Mesobdella gemmata, parallel der Augenachse. Vergr. 400fach.

Fig. 25. Sehzellen aus einem Auge von Haemadipsa silvestris. Vergr. 400fach.

Fig. 26. Sehzellen aus einem Auge von Haemadipsa limbata. Vergr. 400fach.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 29.

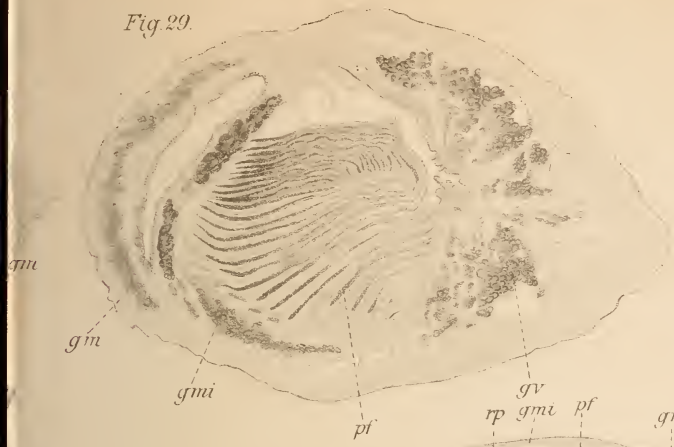


Fig. 33.

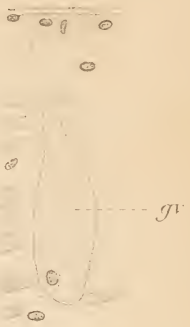


Fig. 31.

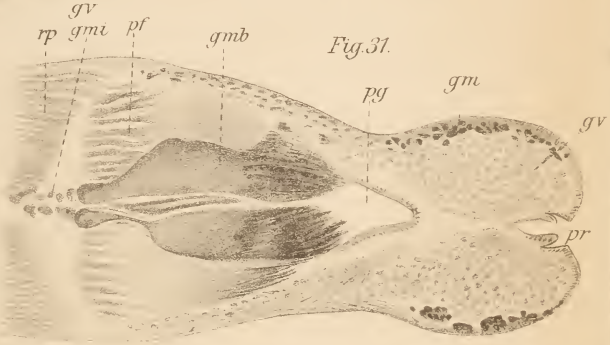


Fig. 30.

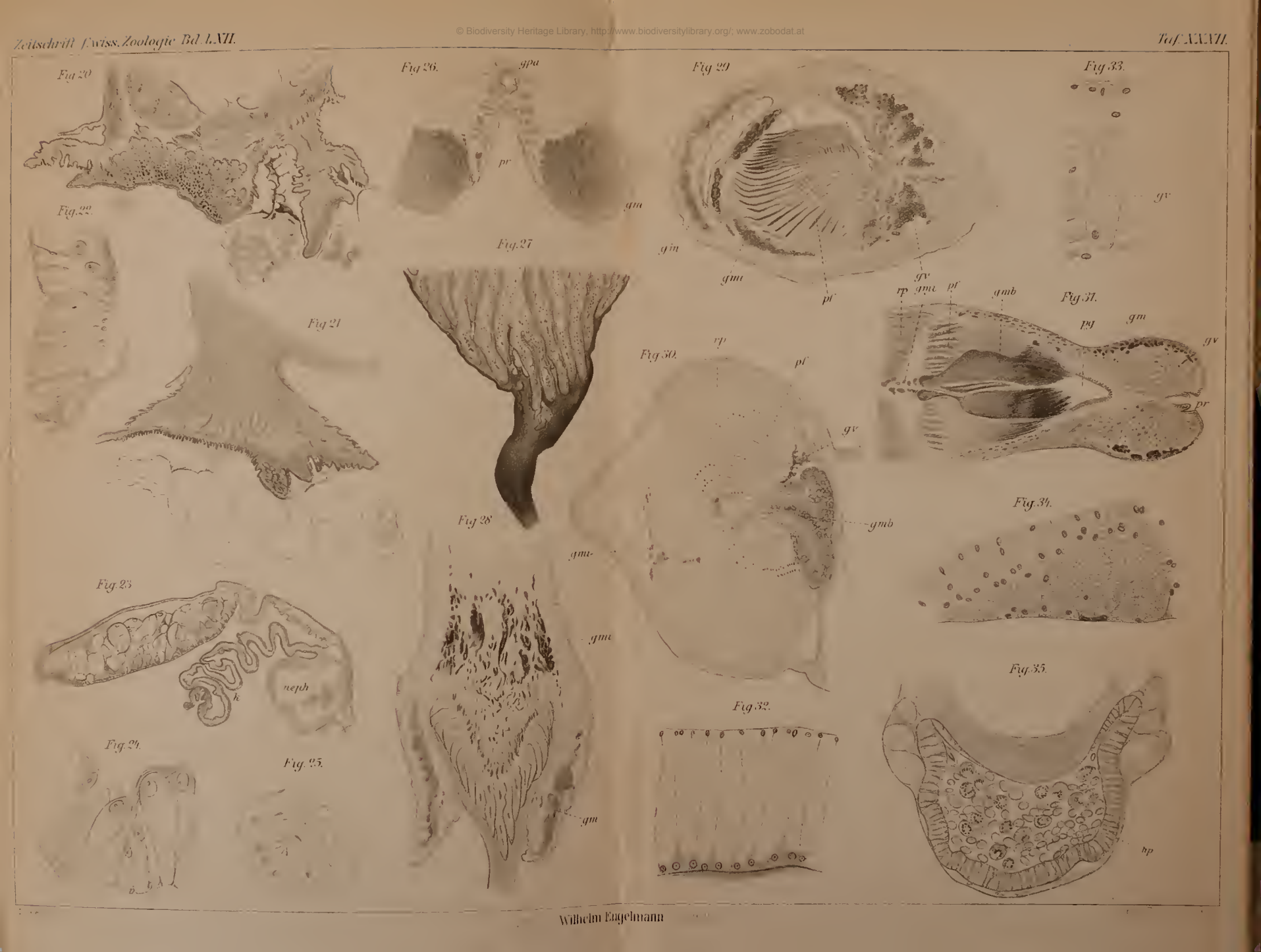
Fig. 34.

Fig. 32.

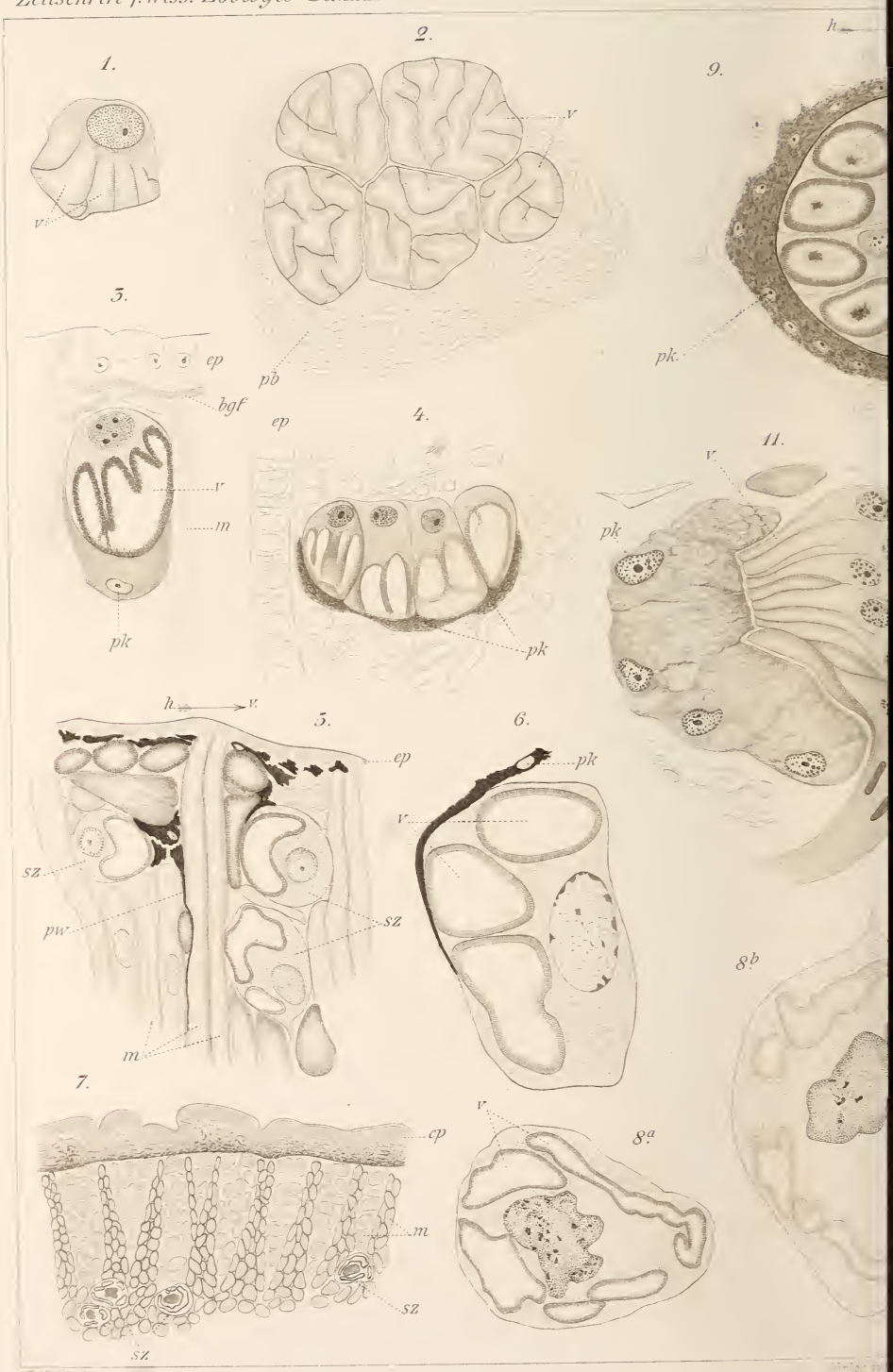
Fig. 35.

elmann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

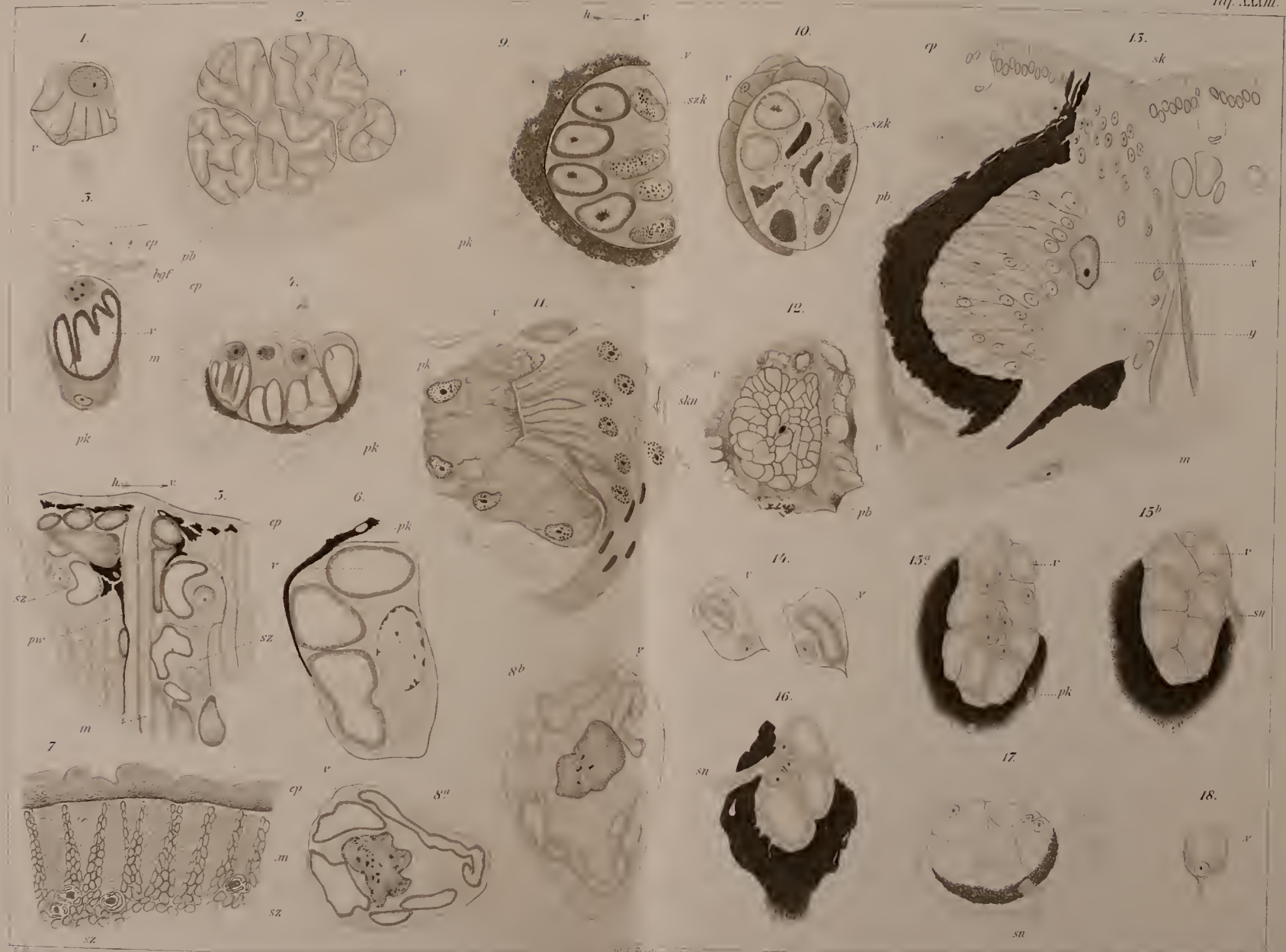


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



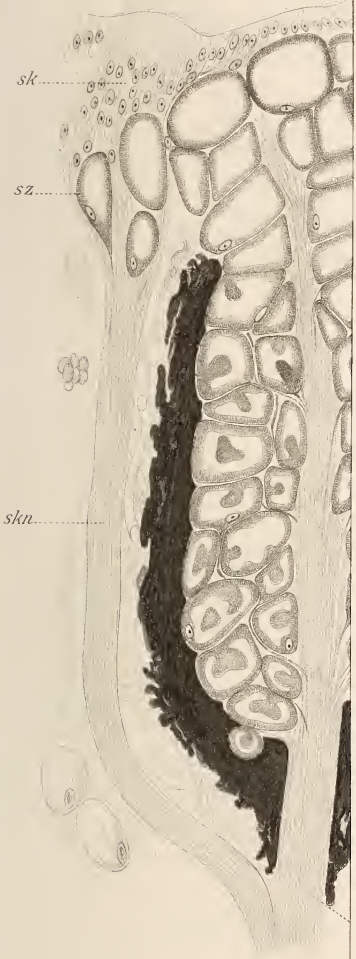
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

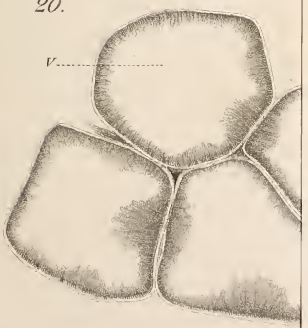


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

19.



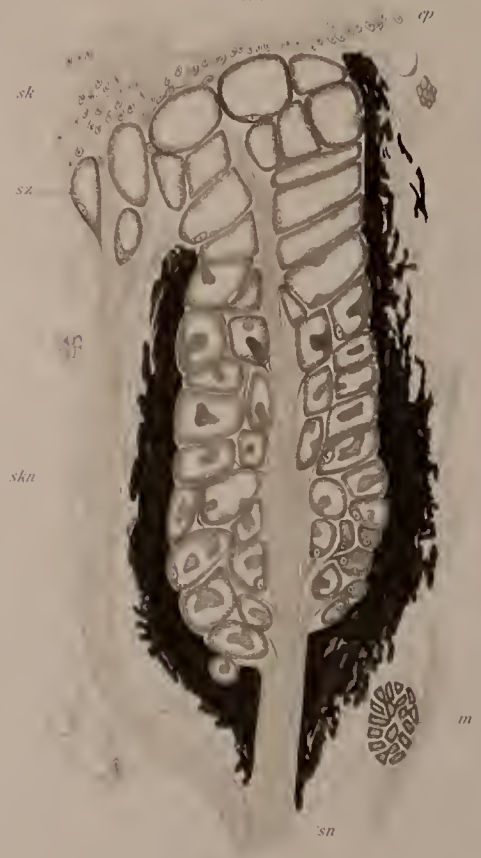
20.



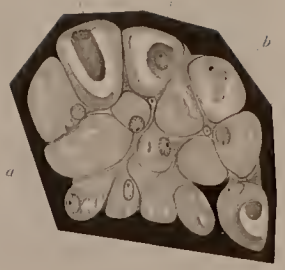
R. Heike gez.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

19.

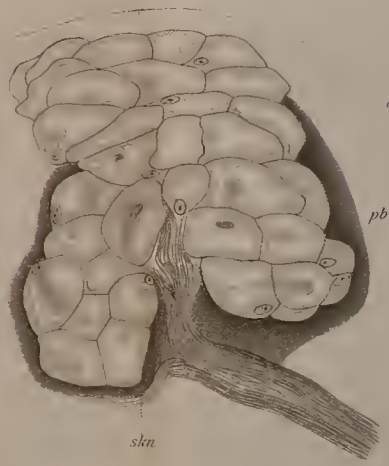


22.

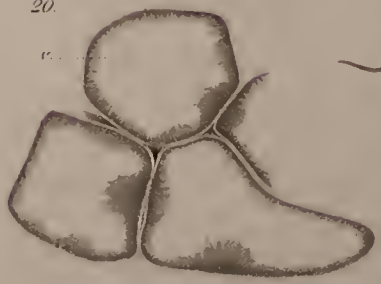


23.

24.

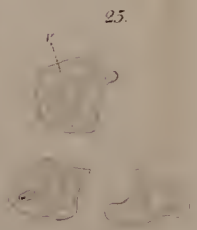


20.



21.

25.



26.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1896-1897

Band/Volume: 62

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

Artikel/Article: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. III Die Sehorgane der Hirudineen 671-708