

Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von *Squilla mantis* und von anderen Arthropoden.

Von

Dr. **Em. Rádl**

in Pardubitz, Böhmen.

Mit Tafel XXXII.

Einleitung.

Die Frage nach dem Bau und der Funktion der Augenganglien der Arthropoden verfolgend, habe ich bald meine Aufmerksamkeit auf das eigenthümlich gebaute Auge von *Squilla mantis* gerichtet, welches bekanntlich in einer Richtung verzogen ist und in seiner Mitte, senkrecht zu der Verlängerung, eine eigenthümliche Einschnü- rung hat. Es haben sich schon EM. BERGER¹, G. BELLONCI², G. CIACCIO³, S. EXNER⁴ mit demselben befasst, und S. EXNER hat sogar eine interessante Theorie aufgestellt, welche den Bau dieses Organs mit den biologischen Eigenthümlichkeiten des Thieres in Beziehung bringen sollte. Diese meine Studien sollen eine Fort- setzung meiner Untersuchungen über den Tractus opticus der Arthro- poden bilden; ich will in denselben den Gedanken weiter entwickeln, der mir gleich Anfangs sehr wahrscheinlich zu sein schien, und wel- chen ich schon in meiner ersten Abhandlung⁵ über diesen Gegen- stand ausgesprochen habe, nämlich, dass, um eine Theorie des Sehens zu entwickeln, es nicht genügt, den dioptrischen Apparat zu untersuchen, sondern auch die anliegenden nervösen Centra; dass

¹ Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien. 1878.

² Mem. dell. Accad. d. Sc. di Bologna. 1882.

³ Mem. R. Accad. Sc. Inst. Bologna. (5.) T. III. (Diese Abhandlung habe ich nicht gelesen.)

⁴ Physiologie der facettirten Augen. Wien 1891.

⁵ Archives d'Anat. microsc. 1898.

zwischen dem dioptrischen Apparate und dessen Innervation ein in- niger, spezifischer Zusammenhang besteht.

Ein derartiger Zusammenhang zwischen dem äußeren Sinnes- organe und jener Innervation kann zwar aus den Theorien, welche die spezifische Energie des Sehorgans bloß in das Auge (Stäbchen, respektive Rhabdome inclusive) verlegen, nicht gefolgert werden. Denn nach diesen Theorien — wenn ich die gewöhnlich zu allge- mein gehaltenen Erklärungen darüber richtig deute — vollzieht sich die Umwandlung des physikalischen Processes in den physiologischen in oder an den Rhabdomen¹ und das nervöse Organ, das hinter ihnen liegt, hat nur die Aufgabe, das Auge mit dem Sitze des Bewusstseins oder mit irgend einem Muskel u. Ä. leitend zu verbinden. Diese Theorien verlangen eine sehr einfache Korrelation zwischen dem Endapparat und dem Systeme der Nervenfasern, so z. B. für eine doppelte An- zahl der Rhabdome eine doppelte Anzahl der Nervenfasern. Ich habe aber schon früher² auf sehr regelmäßige Anordnungen der Punkt- substanz hingewiesen und habe schon damals und auch später³ in einer gesetzmäßigen Verbindung mehrerer Nervenfasern die speci- fische Thätigkeit dieser Augenganglien gesucht. Es ist wahrschein- lich, dass solche gesetzmäßige Anordnungen, wohl nach einem an- deren Plane aufgebaut, auch anderswo im peripheren und centralen Nervensystem vorkommen; statt aber überall die etwa möglichen Anordnungen zu suchen, habe ich es für besser gehalten, zuerst mir eine Vorstellung darüber zu machen, worin eine solche Anordnung

¹ Ich mache hier darauf aufmerksam, welche Bedeutung man seiner Zeit dem Selpurpur zugeschrieben hat. Ferner ist heute sehr viel der Gedanke verbreitet, dass die Nerven bloße Verbindungsbahnen verschiedener Endstationen behufs besserer Leitung sind, wie es sich z. B. J. LOEB (Einleitung in die ver- gleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. 1899) vorstellt. Konkreter als in dieser Abhandlung ist dieselbe Überzeugung bei BECHTEREW (Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmarke. 1899) ausgesprochen. Derselbe sagt: »Die Elemente des Nervensystems stellen sich ihren wesentlichen Eigen- schaften nach überall als gleichartige Gebilde dar. Im Übrigen vermag ich an den Elementen des Centralnervensystems keine weiteren Besonderheiten wahr- zunehmen, insbesondere nicht solche, die als qualitative Differenzen den psychi- schen Erscheinungen entsprechend anzusehen wären. . . . Wenn sich aber dem ungeachtet die aufgenommenen Eindrücke qualitativ von einander unterscheiden, so müssen hierfür augenscheinlich die zur Aufnahme der Reize bestimmten peri- pheren Apparate verantwortlich gemacht werden. Die sensorischen Nerven wer- den bekanntlich nicht direkt, sondern durch Vermittelung besonderer modificir- ter Epithelien durch äußere Einflüsse in Erregung versetzt.«

² Arch. d'Anat. microsc. 1898.

³ Sitzungsber. der k. böhm. Gesellsch. der Wiss. 1899.

im Detail besteht. Darum habe ich die Studien über die Augenganglien fortgesetzt, und lege hier die Resultate vor. Ich glaube wieder einen Schritt weiter gethan zu haben, muss aber gestehen, dass ich noch viel zu weit von dem klaren Verständnis dieser Ganglien so wie des Sehaktes überhaupt bin, ja ich sehe jetzt, dass ich mir, als ich zur Arbeit trat, den ganzen Vorgang des Sehens mit zusammengesetzten Augen zwar sehr complicirt, aber im Verhältnis zur Wirklichkeit doch viel zu einfach vorgestellt habe.

Meine Abhandlung berührt an mehreren Stellen auch physiologische Probleme; darum lasse ich hier einige Bemerkungen zu dem Vorschlag »einer objektivirenden Nomenklatur in der Physiologie« von TH. BEER, A. BETHE und J. v. ÜXKÜLL¹ folgen. Die genannten Autoren gehen von der Überzeugung aus, dass die psychischen Vorgänge der Thiere der Empirie vollends unzugänglich sind, da aber die heutige physiologische Terminologie vorwiegend auf der Annahme solcher psychischer Thätigkeiten aufgebaut ist, schaffen sie dieselbe weg und schlagen eine neue vor, welche nur auf (physiologische) Thatsachen gegründet ist. Sie kennen also bei den Thieren keine Sinne, keine Empfindungen und Wahrnehmungen, sondern nur den objektiven Reiz und einen darauf folgenden physiologischen Vorgang, welcher in einem bestimmten aufnehmenden Organ (Receptionsorgan = Sinnesorgan) dadurch beginnt, dass dort ein physikalisches oder chemisches Geschehen in einen physiologischen Reiz umgewandelt wird; dieser wird durch die Nerven zu einem Endapparat (Muskel, Drüse etc.) geführt, wo dann eine adäquate Zustandsänderung hervorgerufen wird.

Das Auge ist also ein solches Receptionsorgan, fähig, auf die Lichtwellen zu reagiren und die Autoren nennen es, da der Name Auge mit psychologischen Anschauungen oft verbunden wird, »Photoreceptor«. Der Gedanke, den die Autoren auf diese Weise entwickelt haben, ist gewiss dadurch anziehend, dass es ein Versuch ist, sich von jeder unbegründeten Theorie zu emancipiren; ich glaube aber, dass er doch nicht annehmbar ist. Es hat schon W. NAGEL einige Einwürfe gegen denselben veröffentlicht²; wenn man ihn auf einen speciellen Gegenstand, so z. B. auf das Auge, anwenden will, so wachsen die Schwierigkeiten noch mehr.

Wenn man auch den Namen Photoreceptor annehmen wollte, so würde dadurch der Name Auge keineswegs bei Seite gelegt. Denn

¹ Zool. Anzeiger 1899. Nr. 590.

² Zool. Centralbl. 1899. Nr. 18/19.

zuerst ist dieser Name zu eingebürgert in den verschiedensten Zweigen der Wissenschaft, um für dasselbe überall oder in bestimmten Fällen ein neues, gewiss weniger bequemes Wort einzuführen. Es scheint mir aber, wenn ich auch nur theoretische Gründe erwäge, dass der Name Photoreceptor nicht passend gewählt wurde. Es ist erstens daran gelegen, was bei dem Auge (und bei den Sinnesorganen überhaupt) von größerer Bedeutung ist, ob der physikalische Process, die Lichtwellen, im Allgemeinen der adäquate Reiz, den BEER, BETHE und v. ÜXXÜLL ihrer Nomenklatur zu Grunde gelegt hatten, oder der physiologische Process, der im Organe selbst resp. in den angehängten nervösen Apparaten vor sich geht. Wenn man diese Frage so formulirt, was von dem Auge bloß durch die physikalischen Gesetze des Lichtes und was durch organische strukturelle Bedingungen gegeben ist, so glaube ich, dass man immer mehr Gewicht auf diese legen muss, sofern man nur die Thatsachen berücksichtigt und sich nicht durch eine philosophische Richtung zur Einseitigkeit verleiten lässt. Es giebt wohl philosophische Anschauungen, welche das Auge, also einen organischen Apparat, ausschließlich oder überwiegend durch besondere mechanische Reize entstehen lassen; man nimmt in der Evolutionstheorie an, dass die Organismen aus anorganischen Substanzen entstanden sind. Man könnte also auf diese Theorien hinweisen, wo doch den physikalischen Bedingungen Alles, den organischen nichts zugetheilt wird. Wenn man aber auch das Problem so weit treiben wollte, so bleibt noch immer eine ganz besondere Materie und ganz besondere physikalische Bedingungen übrig, mit welchen die Entwicklung beginnt; und es bleibt noch immer sehr fraglich, ob diese Entstehungsbedingungen eines Sinnesorgans sich mit seinem adäquaten Reize decken. Es ist aber nicht nöthig, das Problem so in die Spitze zu treiben; man will von der Funktion eines Organs sprechen und man muss wie die physikalischen, so die organischen Bedingungen im Auge behalten; namentlich gilt dies, wenn man vergleichende Physiologie treiben will; denn man vergleicht dabei nicht die physikalischen Bedingungen, sondern die physiologischen Prozesse, wie sie in verschieden gebauten Augen vor sich gehen. Ich glaube also, dass die Autoren, indem sie die Sinnesorgane bloß nach dem adäquaten Reize benannt haben, zu viel Gewicht auf das Physikalische und zu wenig auf das Organische gelegt haben.

Man kann zweitens nicht behaupten, dass die Begriffe »Auge« und »Photoreceptor« einander deckten, dass man statt des ersten oder

neben demselben das zweite anwenden sollte. Ein jedes Auge ist ein Photoreceptor, das ist wahr; ob aber alle Photoreceptionsorgane auch Augen sind, das bleibt im günstigsten Falle fraglich, da man heute noch nicht a priori sagen kann, was schon ein Auge und was noch nicht ein solches, sondern nur ein mehr oder weniger lokalisiertes Lichtempfindungsorgan ist. Deutlicher tritt das noch nicht erklärte Verhältnis zwischen dem Organ und der Funktion bei anderen Sinnesapparaten, z. B. bei den Gehörorganen, von den Autoren »Phonoreceptoren« genannt; die Phonoreceptoren der Säugthiere (Ohre) beanspruchen doch eine andere Benennung als die der Insekten (chordotonale Organe, die Gehörapparate in den Füßen der Heuschrecken etc.). Es wird vielleicht möglich sein, später einmal die Namen Auge, Ohr etc., welche aus der menschlichen Anatomie genommen sind, in der Physiologie durch physiologische Termini zu ersetzen, aber ich fürchte, dass man heute zu wenig von der vergleichenden Physiologie dieser Sinnesorgane weiß, um daraus schon solche Verallgemeinerungen zu ziehen, die für eine auf neuen Grundlagen gegründete Terminologie nöthig sind. Mit welchem Namen werden wir heute den physiologischen Unterschied zwischen dem zusammengesetzten und dem einfachen Auge, zwischen dem Punktauge der Insekten und dem Pinealauge der Vertebraten etc. bezeichnen? man darf doch nicht etwa zusammengesetztes photoreceptorisches Organ sagen, da das Zusammengesetzte sich auf den Bau, auf die Morphologie, kaum aber auf die Physiologie bezieht.

Noch etwas habe ich gegen die vorgeschlagene Terminologie anzuführen, und dies gilt nicht nur gegen dieselbe, sondern gegen die ganze Richtung, in welcher sich namentlich BETHE'S Arbeiten über *Carcinus moenas*¹ bewegen. Unbeachtet der schönen dort berichteten Beobachtungen scheint es mir, dass BETHE sich zu viel von den morphologischen Problemen emancipirt. A. BETHE (auch J. LOEB und Andere) sehen in dem Organismus nur eine Maschine und in den Organen nur physiologische Apparate — Alles mit einer Funktion, welche von ihnen derzeit bekannt ist, oder welche sie gerade an ihnen entdeckt haben; bei unseren wohl noch spärlichen Kenntnissen über die vergleichende Physiologie — und diese Unvollkommenheit derselben kommt nicht nur daher, dass dies eine junge Wissenschaft ist — muss eine physiologische Vorstellung von einem Organe gegen die morphologische sehr arm und unklar ausfallen.

¹ Archiv für mikr. Anat. 1897, 1898.

Wohl ist auch morphologisch der Begriff des Auges recht unklar, aber doch unverhältnismäßig breiter und tiefer gegen den Begriff eines Photoreceptoren.

Aus diesen Gründen, nämlich, dass der Name Photoreceptor sich nicht mit dem des Auges deckt, dass er einseitig auf den physiologischen Reiz den Nachdruck legt und dass er überhaupt zu wenig morphologisch ist, glaube ich, dass es nicht passend wäre, denselben statt des neutralen Namens Auge einzuführen.

I. Über die Bedeutung der Einschnürung der Squillaaugen.

Die äußere Form der Augenstiele von *Squilla* veranschaulicht Fig. 8. Der Augenstiel ist von den Seiten ein wenig zusammengedrückt, nach unten namentlich in seiner vordersten Partie verlängert¹. In der Mitte der vorderen Fläche läuft horizontal eine Vertiefung, welche das ganze Auge (im Folgenden unterscheide ich immer Auge und Augenstiel) in zwei Hälften, eine nach oben und vorn, die andere nach unten und hinten gekehrte unvollständig theilt. Ich habe Anfangs den Augenstiel nicht in dieser Weise orientirt, sondern derart, dass die Einschnürung von oben nach unten lief, dass also die Augen in eine rechte und linke Hälfte getheilt erschienen. Ich war dazu geführt durch die in diesem Sinne gehaltenen Beschreibungen², wo die Augenstiele als in der Horizontalebene verlängert beschrieben werden. Der innere Bau der Augenstiele entsprach aber nicht einer solchen Orientirung, da ich auf den vermeintlich horizontalen Schnitten, die doch überall sonst vorkommende Nervenkreuzung vermisst habe; ich habe aber dieselbe wohl entwickelt auf den vermeintlich vertikalen Schnitten gefunden. Diese Thatsache und die Lage des vierten Ganglion (*Lobus opticus*) zeigen ganz bestimmt, dass der Augenstiel so zu stellen ist, dass die Verlängerung vertikal verläuft. Um mir der Sache gewiss zu sein, habe ich mich an den Direktor des k. k. zoologischen Instituts in Triest, Prof. Dr. C. J. CORRI, gewendet, da ich selbst keine Gelegenheit

¹ Behufs besserer Orientirung bezeichne ich die Achsen im Augenstiele folgendermaßen: Die Ebene, welche durch die Einschnürung horizontal läuft, ist horizontal, die auf derselben senkrechte proximaldistale ist vertikal, die auf diesen beiden senkrechte ist frontal. Die Schnittlinien dieser Ebenen geben gleichgenannte Achsen. Dieselben sind nicht den Achsen des Körpers parallel, da der Augenstiel schräg (nach außen) gestellt ist.

² z. B. BRONN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs oder BERGER, Arb. aus dem zool. Inst. Wien. 1878.

habe, das Thier lebend zu untersuchen. Auf seine Veranlassung hat sein Assistent, Herr A. STEUER, mehrere Versuche an *Squilla* angestellt, deren Resultat meine Erwartungen ganz bestätigt hat. Eine solche Stellung der Augenstiele, wo die Verlängerung horizontal verlief, wurde nie beobachtet, auch nicht bei den Augenstellungen, welche durch verschieden angeordnete Lichtreize erzielt wurden. Die Normalstellung derselben ist diejenige, bei welcher die Verlängerung der Augen ein wenig schief nach unten gerichtet ist. Der Augenstiel hat wohl die Fähigkeit, sich ein wenig zu drehen, aber nur in gewissen Grenzen. Durch die Beobachtungen des Herrn A. STEUER, für welche ich demselben meinen aufrichtigen Dank ausspreche, ist also die Frage entschieden. Auf den ersten Blick scheint sie zwar wenig Bedeutung zu haben, dem ist aber nicht so; zuerst sieht man, dass die Augenstiele, obwohl beweglich, doch in ihrer normalen Stellung dieselbe Lage zum Kopfe einnehmen, wie die sessilen Augen der Insekten und Edriophthalmen Crustaceen; zweitens ist bei dieser Lage die Einschnürung horizontal und die Augen durch dieselbe in einen oberen und einen unteren Theil gesondert; nur bei dieser Stellung ist ein Vergleich dieser Einschnürung mit ähnlichen Erscheinungen an anderen Arthropodenaugen möglich. Die Augenstiele sind mit dem Cephalothorax durch eine schmale, derbe, biegsame Membran verbunden; durch dieselbe geht das dicke Bündel der Nerven hindurch, welche den optischen Tractus mit dem Gehirn verbinden und ferner die Augenstielmuskeln.

Der Augenstiel ist von einer harten, dicken, an Kalksalzen reichen Schale umgeben, welche auch nach der Entkalkung dem Mikrotommesser einen starken Widerstand leistet. Der Augenstiel ist aus zwei Theilen zusammengesetzt, der proximale hat eine rundliche Form und enthält das vierte, dritte und zweite Ganglion (also die drei proximalen), der distale sieht wieder wie eine nach unten gerichtete Walze aus; der größte Theil seiner Oberfläche ist mit Ommatidien bedeckt, nur nach hinten ist er von ihnen frei, dort nämlich, wo er mit dem proximalen Theile des Augenstieles verbunden ist. Der Augenstiel kann durch die Vertikalebene in zwei äußerlich symmetrische Hälften gesondert werden, nicht aber durch einen Horizontalschnitt; denn der distale walzenförmige Theil desselben ist nicht senkrecht zu dem proximalen orientirt, wie aus der Fig. 1 zu sehen ist, sondern ist deutlich von vorn oben nach hinten unten geneigt. Die horizontale Einschnürung in der Mitte der Walze besteht darin, dass die obere und die untere Hälfte des Auges, jede

ihre besondere Krümmung in der Vertikalebene besitzt; ihre beiden krummen Oberflächen schneiden sich in der Ebene der Einschnürung in einem wohl sehr stumpfen aber doch deutlichen Winkel. Die Ommatidien sind an der Oberfläche des Auges in regelmäßige Reihen angeordnet, die Zahl derselben schätze ich nach mehreren Messungen etwas über 3000.

Was die inneren Theile des Augenstieles von *Squilla* betrifft, so weichen die drei proximalen Ganglien kaum von der normalen Form, in der sie bei anderen Crustaceen vorkommen, ab. Nur das erste Ganglion zeigt hier etwas andere Verhältnisse, sofern wir nur den Bau im Ganzen, nicht die histologischen Verhältnisse beachten. Das erste Ganglion ist hier nämlich in zwei Ganglien gesondert, ein oberes und ein unteres, jedes einer Augenhälfte angehörend (Fig. 2, 3). Jedes dieser zwei Ganglien hat eine Krümmung für sich, wodurch eine Lücke zwischen denselben in der Ebene der Einschnürung entstehen würde. Diese aber besteht nicht, sondern ist durch Nervenfasern, die aus einem Ganglion in das andere führen, ausgefüllt. Der Fall, dass das erste Ganglion in zwei getheilt ist, kommt nicht nur bei *Squilla* vor. C. CHUN¹ hat dieselbe bei den Sergestiden entdeckt, C. CLAUS² schon früher bei den Phronimiden und das letzte Mal wieder O. MILTZ³, wohl in einer etwas anderen Anordnung bei den Polyphemiden. Auf den Nervenfaserverlauf hat diese Theilung, wenigstens bei *Squilla*, keinen Einfluss; das obere Ganglion gehört zu dem oberen Augenabschnitt, das untere zu dem unteren; trotzdem kann daraus eine Abhängigkeit des ersten Ganglion von dem Bau des Auges gefolgert werden, welche für die weiteren Ganglien (das zweite bis vierte) nicht mehr gilt; ich sehe darin einen Beweis für meine Annahme⁴, dass dieses Ganglion im Zusammenhange mit dem Auge betrachtet werden muss; ich habe es deshalb⁵ mit den Retinulazellen inclusive als Retina bezeichnet im Anschlusse an C. CLAUS² und E. BERGER⁵, die es auch für Retina erklärt haben.

Die gegenseitige Lage und die Umriss der Augenganglien sind durch Fig. 1 auf einem Horizontalschnitt und Fig. 2 und 3 auf einem Vertikalschnitt wiedergegeben. Wenn ich noch hinzufüge, dass die

¹ C. CHUN, *Atlantis*. 1896. p. 240.

² C. CLAUS, *Arb. aus dem Zool. Inst. Wien*. 1878.

³ O. MILTZ, *Das Auge der Polyphemiden*. *Zoologica*. 1899.

⁴ *Arch. d'anat. micr.* 1898.

⁵ *l. c.*

Augen im Leben grün sind, so habe ich den Bau der Augenstiele im Großen und Ganzen gegeben.

Die erste Frage, welche uns bei der Betrachtung der äußeren Form der Augen von *Squilla* auffällt, ist, welche Bedeutung wir der horizontalen Einschnürung ihrer vorderen Fläche zuschreiben sollen. Schon S. EXNER¹ versuchte es, diese Frage zu beantworten, und zwar wie folgt: Die Längsachsen der Ommatidien treten im zusammengesetzten Auge im Allgemeinen distal aus einander; nur die Ommatidien, welche bei *Squilla* an die Einschnürung grenzen, sind von oben und von unten gegen die Ebene der Einschnürung und desshalb auch gegen einander geneigt. Die Folge davon ist, dass ein Gegenstand, welcher annähernd in der Ebene der Einschnürung vor dem Auge liegt, im Auge von *Squilla* zwei Bildchen entwirft, das eine in der oberen, das andere in der unteren Hälfte desselben, dem ähnlich, wie ein Punkt in unseren zwei gegen einander geneigten Augen auch zwei Bildchen entwirft. Damit ist bekanntlich bei uns das stereoskopische Sehen verbunden, und bei *Squilla* soll es ähnlich sein, nur dass sie schon mit einem Auge stereoskopisch sehen kann; dabei sieht sie selbstverständlich noch stereoskopisch mit zwei Augen; sie kann also mit einem Auge wie mit beiden die Entfernungen unterscheiden.

Durch diese Theorie von S. EXNER soll offenbar klar gemacht werden, wie die eigenthümliche Augenform von *Squilla* funktioniert; über die morphologische Bedeutung derselben wird dabei gar nichts ausgesagt. Es müssen aber auch Fragen beantwortet werden, wie die, in welchen Beziehungen diese Augenform zu den Augenformen anderer Arthropoden stehe; wie kommt sie zu Stande, und ob sie nicht auch bei anderen Crustaceen erscheint? Wenn wir auch nur vom physiologischen Standpunkte und mit der Annahme von EXNER's Theorie die Sache betrachten, so muss es als wahrscheinlich gelten, dass *Squilla* mit ihrer wichtigen Einrichtung nicht vereinzelt in der Arthropodenreihe stehen kann², Notabene, wenn diese in ihrer funktionellen Bedeutung so folgenreiche Modifikation der Augen auf eine sehr einfache Weise zu Stande gebracht werden kann, nämlich durch die Einschnürung des Auges³. Immerhin dürfen wir nicht bei der

¹ l. c.

² EXNER führt noch *Ascalaphus* (Neuroptera) an, bei welchem eine ähnliche Einschnürung des Auges vorhanden ist.

³ Ich bemerke, dass EXNER keinen physiologischen Versuch gemacht hat, um die angegebene Funktion der *Squilla*-Augen nachzuweisen, vielmehr auf

physiologischen Erklärung stehen bleiben, welche bei dem jetzigen unentwickelten Zustande der vergleichenden Physiologie kaum etwas über allgemeinere Probleme zu entscheiden vermag, sondern man sollte womöglich auch die morphologische Seite des Problems ins Auge fassen.

Die physiologischen respektive biologischen Erklärungen beziehen sich, wie in diesem Falle, so auch in den meisten anderen, nur auf Individuen, auf specielle Bedingungen; versucht man aber eine morphologische Erklärung irgend einer Erscheinung zu geben, so arbeitet man fast unbewusst unter dem Gedanken, dass das Morphologische tiefer im Organismus des Thieres und also auch in dem seiner Verwandten begründet ist, als das Physiologische. Aus diesem Grunde wird vielleicht die Frage nach einer morphologischen Bedeutung der bloßen Einschnürung an einem so plastischen Gebilde, wie es angeblich das Auge ist, a priori als ungereimt erscheinen; ich halte aber an der Überzeugung fest, dass erstens eine jede morphologische Erscheinung auch ihre morphologischen Gründe haben muss, und zweitens, wenn unter den mannigfaltigsten Korrelationen, denen das zusammengesetzte Auge bei den verschiedensten Arthropodengattungen unterworfen ist, an demselben in irgend einem Punkte ähnliche Erscheinung bei verschiedenen Gattungen vorkommt, dass dieselbe in der Morphologie des Organs oder der Gebilde, mit welchen es in Korrelation steht, tiefer begründet werden muss, desto tiefer, je weiter die Gattungen aus einander stehen, bei welchen die Erscheinung vorkommt; dabei bleibt keineswegs ausgeschlossen, dass diese Erscheinung auch mit physiologischen oder biologischen Eigenthümlichkeiten verknüpft werden kann. Die Einwendung, dass solche Kleinigkeiten, wie die Einschnürung am Auge von *Squilla* nur von den Einwirkungen der Umgebung hervorgebracht worden sind, und mit der eigentlichen Morphologie derselben nichts zu thun hat, ist nichtig; denn es ist bloß Sache der individuellen philosophischen Überzeugung, ob man die Umwandlung eines Organs durch den Einfluss veränderter äußerer Bedingungen erklärt, oder ob man umgekehrt der Umwandlung des Organs die Veränderung der Lebensweise folgen lässt; solche »Erklärungen«, die eine wie die andere, sind, sofern

dieselbe nur aus anatomischen Thatsachen geschlossen hat; obwohl der Bau dieser Augen es mit sich bringt, dass gewisse Punkte der Umgebung in denselben zweimal abgebildet werden, so steht damit noch nicht als erwiesen fest, dass diese Punkte auch wirklich stereoskopisch empfunden werden. Wir wissen ja nichts von dem inneren physiologischen Vorgange bei dem musivischen Sehen.

sie sich nicht auf quantitativ untersuchte reciproke Verhältnisse beziehen, gar keine Erklärungen.

Ich werde versuchen im Folgenden zu beweisen, dass die Einschnürung an den Augen von Squilla ein wichtiges morphologisches Problem bildet; also nur auf die Wichtigkeit dieses Problems will ich hinweisen, nicht dasselbe zu lösen; das bitte ich zu beachten.

Die behandelte Erscheinung auf den Augen von Squilla ist unter den Arthropoden sehr verbreitet; nur hat man derselben früher wenig Beachtung geschenkt und jetzt beobachtet man wieder nur ihre biologische Seite. Es sind ähnliche Erscheinungen von C. CLAUS¹, G. CIACCIO², S. EXNER³, C. CHUN⁴, C. ZIMMER⁵, P. SAMASSA⁶, OTTO MILTZ⁷, V. L. KELLOG⁸ beschrieben worden. CLAUS hat sie bei Phronima untersucht, CIACCIO bei Potamanthus (Ephemeridae), EXNER bei Phronima, einigen Libellen und Ephemeriden, CHUN bei den Phronimiden, vielen Gattungen aus der Gruppe der Euphausiden, Sergestiden und Polyphemiden. Der letzten Gruppe hat eine detaillirte Untersuchung O. MILTZ und P. SAMASSA gewidmet; A. KELLOG untersuchte die Augen der Dipteren. Alle diese Autoren haben die eigenartigen Modifikationen der Augen, in so fern sie sich auf eine Erklärung derselben einließen, biologisch zu erklären versucht. Die Augen bestimmter Arten in den von den Autoren beschriebenen Gruppen haben alle das Gemeinsame, dass ihr oberer Theil anders als der untere ausgebildet ist. Alle die genannten Autoren haben nun dem oberen Theile eine andere Rolle im Leben des Thieres ertheilt als dem unteren und glaubten, dass dadurch Alles klar gemacht ist, was in dem Falle erklärt werden soll.

Ich will zuerst beweisen, dass diese Eigenartigkeit im Bau der Augen keineswegs auf die genannten Arthropodengruppen beschränkt ist; ich glaube schon aus diesem Beweise einige Resultate ziehen zu können, welche den Bau dieser Augen in noch ein anderes Licht stellen als die Theorien der genannten Autoren.

Alle Augen, von welchen ich reden will, stimmen also darin überein, dass ihr oberer Theil von dem unteren auf irgend eine Art

¹ Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien. 1879.

² Mem. R. Ac. Sc. Inst. Bologna. (5.) T. III.

³ l. c.

⁴ Atlantis 1896.

⁵ Diese Zeitschr. 1898.

⁶ Archiv für mikr. Anat. 1891.

⁷ Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. 1899.

⁸ Zool. Anz. 1898.

zu unterscheiden ist, wodurch ein jedes Auge mehr oder weniger deutlich in zwei Augen, ein oberes und ein unteres, gesondert ist, wobei aber die Mittel, durch welche diese Sonderung geschieht, im Speciellen variiren. Um mich kürzer ausdrücken zu können, werde ich alle derartige Augen Doppelaugen nennen. Ich gebe jetzt die Liste der mir bekannten Doppelaugen.

Unter den Coleopteren habe ich vollständige Doppelaugen zuerst bei *Gyrinus* gefunden; derselbe hat zwei kleine, wenig gewölbte Augen nach oben gerichtet und zwei andere, mehr gewölbte und etwas größere nach unten gewendet; beide Augen jeder Seite sind von einander durch einen breiten Saum der Kopfseiten getrennt. *Gyrinus* sieht also mit anderen Augen nach oben und mit anderen nach unten; in wie fern sich diese beiden Augen anatomisch von einander unterscheiden, habe ich bis jetzt nicht untersucht. Die Doppelaugen kommen ferner bei sehr vielen Gattungen und Arten aus der Familie der Scarabaeiden vor, bei welchen von der Vorderseite des Kopfes eine Leiste sich über die Augen horizontal wölbt, auch in dieselben eindringt und so die Augen in zwei Hälften, eine obere und eine untere, theilt. Auf diese Weise entstehen vollständige Doppelaugen bei *Ateuchus* (Web.), *Gymnopleurus* (Ill.), *Odon-taeus* (Klug.) und gewiss noch bei vielen anderen, die ich keine Gelegenheit zu untersuchen hatte. Eine ähnliche Leiste findet sich auch bei den Coleopteren aus der Familie der Pimeliiden, wo auf diese Weise Doppelaugen bei *Phyllax* (Brullé), *Opatroides* (Brullé) und *Microzoum* (Redt.) entstehen; ferner bei *Anthracias* aus der Familie der Tenebrioniden. Bei den Cerambyciden entstehen die Doppelaugen auf eine andere Weise. Von der Basis der Antennen reicht hier ein Einschnitt in die Mitte der Augen, wodurch dieselben vollständig in Doppelaugen getheilt werden bei *Tetrops* (Kirby = *Polyopsia* Müll.) und *Tetropium* (Kirby).

Im Vorigen habe ich nur die Arten mit vollständigen Doppelaugen angeführt. Es giebt aber eine unübersehbare Reihe von Coleopteren, wo die Augen nur unvollständig in eine obere und eine untere Hälfte getheilt sind, so dass es nur wenig Sinn hätte, sie alle hier anzuführen; ein Jeder hat Gelegenheit dieselben in seiner Sammlung anzusehen. Es giebt nur einige Familien unter den Coleopteren, wo die Augen ganz rundlich sind, ohne jede Spur der Verdoppelung, wie bei den Carabiden; bei anderen sind die Augen ein wenig oval (von oben nach unten verzogen), und man könnte dieselben schon als zwei rundliche mit einander verschmol-

zene Augen betrachten, namentlich in denjenigen Fällen, wo die Augen in der vertikalen Richtung sehr verlängert sind, so dass die eine Hälfte des Auges nach oben und die andere ganz nach unten gerichtet ist (*Hydrophilus*); diese ovalen Augen haben oft an ihrer Vorderseite einen kleinen Einschnitt, welcher wegen seiner Kleinheit oft kaum zu bemerken ist, in anderen Fällen wieder bis über die Hälfte der Augen reicht oder dieselben bis auf einen schmalen Saum vollständig in zwei Augen theilt; derlei Augen sind regelmäßig in den Familien der *Cerambyciden*, *Bruchiden*, *Cleriden* u. A. vorhanden, wo sie einen guten Art- respektive Gattungscharakter bilden. In anderen Fällen kommt an die Stelle des nierenförmigen Einschnittes eine Leiste, welche von der Vorderseite des Auges hervorwächst und entweder als ein kleiner Zahn oder als eine mehr oder weniger lange Leiste in die Mitte des Auges oder noch weiter hineindringt, wie es z. B. bei *Lucanus*, *Melolontha*, überhaupt regelmäßig bei den *Scarabaeiden* ausgebildet ist.

In so fern ich beobachten konnte, unterscheidet sich die obere Hälfte des Auges bei den erwähnten Arten von der unteren durch nichts als durch ihre Größe und Wölbung, kaum durch die Form der einzelnen Ommatidien. Ob in der Länge der Ommatidien ein Unterschied vorkommt, habe ich bisher nicht untersucht.

Ob die erwähnten Erscheinungen im Bau des Auges der Coleopteren mit irgend welchen Eigenthümlichkeiten in deren Lebensweise zusammenhängen, weiß ich nicht zu sagen; zwar habe ich im letzten Sommer mehrfache Beobachtungen über die Lebensweise der *Cerambyciden* angestellt, aber alle sind für unsere Frage resultatlos geblieben. Dass diese morphologischen Eigenthümlichkeiten mit irgend welchen biologischen im Zusammenhang stehen, kann wohl angenommen werden; ich zweifle aber sehr, dass sie durch die Lebensweise der Thiere, bei welchen sie vorkommen, hervorgebracht seien. Dagegen spricht die Thatsache, dass die (theilweise) Doppeläugigkeit oft an ganze Gruppen von Käfern gebunden ist, in anderen Gruppen wieder völlig fehlt (*Cerambycidae*: *Carabidae*), und sich also nach morphologischen (allgemeinen), nicht biologischen (individuellen) Gesichtspunkten richtet.

Ich habe keinen Fall von vollständigen Doppelaugen bei den Hymenopteren gefunden¹ (ich habe nicht viele von denselben

¹ Während des Druckes der Arbeit habe ich Doppelaugen bei *Polistes* beobachtet.

untersucht); es kommen hier aber nierenförmig eingeschnittene Augen vor, wie bei den Wespen, wo der Einschnitt von vorn bis über die Mitte des Auges hineinragt. Nierenförmige Augen sind auch bei anderen Hymenopteren zu beobachten.

Auch bei den Lepidopteren sind die Augen wenig mannigfaltig in dieser Hinsicht, ich finde hier kein Doppelauge, nierenförmig sind die Augen von *Sphinx euphorbiae* und von einigen *Lycaeniden*. Bei den Dipteren sind wieder die Doppelaugen verhältnismäßig sehr häufig, nur kommen sie hier auf eine andere Art zu Stande. Die Chitinhaut ist bei denselben nicht so dick und hart wie bei den Käfern, um die Ausbildung von Leisten zu ermöglichen; die beiden Augenabschnitte stoßen hier unmittelbar an einander, aber der obere Abschnitt (auch hier ist immer der eine oben, der andere unten) ist anders gebaut als der untere, seine Facetten sind größer, was schon von der Oberfläche mit der Lupe leicht beobachtet werden kann. Auf diese Weise kommen die Doppelaugen zu Stande bei *Stratiomys chamaeleon*, bei einigen *Tabanus*-Arten (z. B. bei *Tabanus bromius*), während andere *Tabani* einfache Augen besitzen. Auch verwandte Gattungen (*Theriopectes luridus*, *Hexatoma pellucens*) besitzen ähnlich gebaute Doppelaugen. Auch bei einigen Gattungen aus der Gruppe der Asiliden habe ich mit der Lupe einen Unterschied in der Größe der oberen und der unteren Facetten beobachtet. Der Übergang der beiderlei Arten von Ommatidien geschieht nicht allmählich, sondern das obere Auge ist von dem unteren durch eine sichtbare Linie scharf genug gesondert. Auch nierenförmige Augen sind bei den Dipteren häufig (*Sciara*, *Scatopse* u. A.). In wie fern diese Doppeläugigkeit bei den Dipteren oder auch sonst schon embryonal angelegt ist, weiß ich nicht, ich möchte aber bei dieser Gelegenheit anführen, dass es die Augen von *Chironomus*-Larven gewesen sind, die mich auf die Frage über die Verbreitung der Doppelaugen geführt haben. Diese Larven haben zu jeder Seite des Kopfes zwei Ocellen statt eines zusammengesetzten Auges; ich habe ferner eine andere nicht näher bestimmbare *Culiciden*larve beobachtet, welche zu jeder Seite des Kopfes zwei zusammengesetzte Augen, ein oberes und ein unteres, besaß, welche von einander durch eine pigmentlose, ziemlich breite Zone gesondert waren. Vielleicht wird es mir später möglich sein, in einem solchen Falle tiefer in die morphologische Bedeutung der Doppelaugen hineinzudringen.

Bei den Hemipteren habe ich keine vollständigen Doppelaugen gesehen; nierenförmige Augen kommen hier häufig vor: bei den

Pentatoma-Arten, bei *Aelia*, *Strachia*, *Phytocoris* etc. Die Aphiden habe ich selbst nicht untersucht, finde aber bei E. WITLACZIL¹ folgende Bemerkung über dieselben: »An den großen zusammengesetzten Augen setzen sich drei größere Krystallkegel ab, welche bei den in den Gallen bleibenden Pemphigus-Generationen sich allein erhalten, während bei diesen das übrige Auge verkümmert.« Es giebt also auch bei denselben eine Art von Doppelaugen, wobei in gewissen Fällen eine Hälfte des Auges verkümmert, ähnlich einigen Fällen, die C. CHUN² von einigen Crustaceen anführt, wie wir später sehen werden. Prof. F. VEJDOVSKÝ theilt mir mit, dass er bei *Lecanium* eine schöne Form der Doppelaugen beobachtet habe; die eine Hälfte des Auges steht hier am Scheitel, die andere am unteren Rande des Kopfes.

Unter den Neuropteren hat *Myrmeleon* halbkugelige, sofern mit der Lupe entschieden werden kann, einfache Augen, während die verwandte Gattung *Ascalaphus* ungemein schön ausgebildete Doppelaugen besitzt, in so fern hier der obere Theil der großen Augen von dem unteren durch eine tiefe Furche getrennt ist. Diese Furche unterscheidet sich von derjenigen der *Squilla* dadurch, dass sie viel enger und tiefer ist, und dass bei *Ascalaphus* beide Augenhälften halbkugelig sind. Die Ähnlichkeit der Augen von *Squilla* und *Ascalaphus* ist schon S. EXNER² bekannt geworden, er hat aber derselben keine Bedeutung zugeschrieben.

Bei den Orthopteren pflegt (im Leben) der obere Theil des Auges anders gefärbt zu sein als der untere, jedoch ohne eine scharfe Grenze; sonst habe ich hier weder vollständige noch theilweise angedeutete Doppelaugen gefunden.

Interessant sind wieder die Pseudoneuroptera. Einige von ihnen besitzen kugelige einfache Augen, ohne sichtbare Einschnitte oder andere Andeutungen von Verdoppelung; andere wieder (*Lestes*-Arten) haben den oberen Theil des Auges dunkler gefärbt als den unteren; beide Färbungen sind durch eine scharfe horizontale (etwas gebogene) Linie von einander getrennt; wieder bei anderen (*Libellula*, *Corduligaster*) hat der obere Theil des Auges größere Facetten und auch innen sind seine Ommatidien anders gebaut als die der unteren Hälfte; auch hier sind die beiden Theile durch eine scharfe Grenze von einander gesondert, ein Einschnitt, oder überhaupt

¹ Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882. Nr. 110.

² l. c.

eine Änderung der Krümmung an der Grenze der beiden Hälften ist hier nicht zu beobachten.

Bei den Ephemeren endlich sehen wir die schönsten Doppelaugen, welche das Extrem der Differentiation derselben bei den Insekten darstellen; bei einigen Arten nämlich (*Cloë*, *Potamanthus*) stehen zu jeder Seite des Kopfes zwei von einander vollständig getrennte Augen, von welchen das obere anders gebaut ist, als das untere (C. ZIMMER, l. c.).

Aus der angeführten Übersicht kann man sich eine Vorstellung über die Verbreitung der Doppelaugen bei den Insekten machen. Ich bin völlig überzeugt, dass die Verbreitung derselben hier viel weiter geht, als ich mit meinen beschränkten Mitteln auffinden konnte; das Angeführte reicht aber zu dem Beweise, dass es kaum eine oberflächliche biologische Eigenart einiger Gattungen ist, welche zur Erklärung der Doppelaugen der im System weit aus einander stehenden Insekten hinreichen würde; auf der anderen Seite ist es wieder ganz gewiss, dass diese Bildungen einen gemeinsamen Grund doch haben müssen.

Ich gehe zu den Crustaceen über. Ihr zusammengesetztes Auge ist ähnlich demjenigen der Insekten gebaut, und ich muss mich vielleicht nicht besonders entschuldigen, dass ich noch andere gemeinsame Züge an denselben entdecken will, als bisher bekannt sind.

Bei den Amphipoden sind die Augen gewöhnlich rundlich oder oval, bei einigen *Gammarus*-Arten von hinten unregelmäßig eingeschnitten; es giebt hier aber auch vollständig in Doppelaugen getrennte Sehorgane, wie z. B. bei *Amphipelisca*¹ mit zwei punktförmigen Augen zu jeder Seite und bei *Tessarops*¹, mit einem größeren oberen und einem kleineren unteren Auge. Am schönsten entwickelt sind die Doppelaugen bei einigen *Phronimiden*², wo die Augen ganz ähnlich jenen von *Cloë* und von *Potamanthus* gänzlich von einander getrennt und auch durch den Bau ihrer Ommatidien verschiedenartig ausgebildet sind³. Die nierenförmige Form der Augen ist keine Seltenheit bei den Amphipoden; die Augen pflegen hier von vorn, von hinten oder beiderseits eingeschnitten zu sein,

¹ BRONN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. V. 2. Abth.

² CLAU, Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien. 1879.

³ Nach C. CHUN (l. c.) theilen mit *Phronima* noch die Gattungen *Phronimopsis* (Claus), *Dairella* (Bovall.) die Zweitheilung der Augen in »Front-« und »Seitenauge«, wie CHUN das obere und das untere Auge nennt. *Phronima* bildet nach CHUN nur ein Extrem der Differenzirung der Augen, wie sie minder vollständig bei *Paraphronima*, *Phronimopsis*, *Hyperiidea recticornia* (Bov.) vorkommt.

z. B. bei *Maera orchestiipes* (Hell.), *Amphithonotus malmgreni* (Goes.), *Gammarus kietlinskii* (Dybow.), *Gammarus neglectus* (Lillj.) etc.

Auch bei den Isopoden sind nierenförmige Augen keine Seltenheit; bei den Arten der Gattung *Serolis* dringt in die Augen von vorn ein Einschnitt, der sie theilweise in zwei Augen spaltet. Die Augen von *Asellus aquaticus* lassen, trotz ihrer Einfachheit, vielleicht doch eine doppelte Anlage erkennen. Diese Augen sind nur aus vier Ommatidien zusammengesetzt, von denen drei in den Ecken eines Dreieckes stehen, das vierte aber weiter von demselben gestellt ist. Dieses Auge hat auch einen selbständigen Nerv, indem sich das Nervenbündel, welches aus dem optischen Ganglion ins Auge führt, zuerst in zwei Äste theilt, von denen der eine in das isolirte Ommatidium, der andere unter jetzt folgender Theilung in die übrigen drei Ommatidien eintritt¹.

Unter den Decapoden gelten halbkugelige Augen als Regel, oft sind dieselben aber von der Seite eingeschnitten. Ich weiß nicht, ob in die Reihe der Doppelaugen diejenige Form der Sehorgane passt, die häufig bei den Brachyuren zu sehen ist und die darin besteht, dass die Augen nicht terminal auf dem Augenstiel ausgebildet sind, sondern mehr oder weniger auf deren untere Seite beschränkt sind; ich habe bis jetzt zu wenig vergleichendes Material gesehen, um mir darüber klar zu sein. Überhaupt scheinen die Augen der Decapoden in unserer Sache sehr wenig Mannigfaltigkeit darzubieten². Nur bei den Sergestiden ist etwas den Doppelaugen Ähnliches von CHUN beobachtet worden, worüber weiter unten.

Sehr interessante Doppelaugen sind bei den Schizopoden von C. CHUN³ beschrieben worden. Ich entnehme seiner Beschreibung folgende Daten. Bei *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* theilt eine ringförmige Einschnürung das Auge in einen kleineren oberen und in einen umfänglicheren unteren Abschnitt. »Das Auge erlangt also eine ungefähre Ähnlichkeit mit demjenigen einiger Libellen (*Cordulegaster* u. A.)«. »Der obere Abschnitt des Facettenauges wird bei normaler Haltung des Thieres schräg nach vorn oder direkt nach oben gewendet.... Ihr Extrem erreicht die Zweitheilung des Auges

¹ G. O. SARS, Hist. natur. des Crustacés d'eau douce de Norvège. 1867.

² Zu meiner großen Überraschung habe ich neuerdings schöne Doppelaugen bei *Palaemon* gefunden. Der obere Theil des Auges ist hier als kleiner schwarzer Punkt, aus etwa 20 Ommatidien bestehend, auf der Oberseite des Augenstiels entwickelt.

³ C. CHUN, Atlantis. 1896.

bei der Gattung *Stylocheiron*, dessen oberer Abschnitt wie ein Teleskop über die seitlichen und unteren Partien vorgeschoben erscheint. Die Gliederung des Auges in zwei Abschnitte steht hier keinesfalls in Korrelation mit dem Auftreten der Leuchtorgane; denn die Mysideen, welche ja im Gegensatz zu den Euphausiden der Leuchtorgane entbehren, lassen bei einigen Gattungen eine ganz analoge Umbildung der Kugelform des Facettenauges erkennen. G. O. SARS¹ bildet sie kenntlich von der Gattung *Euchaetomera* ab, und ich finde sie auch bei *Brutomysis* ähnlich gestaltet. Auch die Gattung *Caesaromysis* besitzt nach der Darstellung von ORTMANN² ein zweigetheiltes Auge.« Überall hat CHUN einen Längenunterschied der Ommatidien der oberen und der unteren Augenhälfte konstatiert; die oberen sind immer die längeren. »Bei *Arachnomysis* (Chun) endlich ist das Seitenauge vollständig verschwunden und lediglich das Frontauge hat eine mächtige Ausbildung erfahren.«

Ich werde weiter unten darauf eingehen, welche Bedeutung CHUN den eben erwähnten Doppelaugen zuschreibt; schon jetzt bemerke ich aber, dass CHUN's Beschreibung der Doppelaugen von *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* vollständig dem entspricht, was von der Oberfläche auf dem Augensiele von *Squilla* zu beobachten ist, ausgenommen etwa das Größenverhältnis der beiden Augenhälften.

CHUN hat in derselben Abhandlung auch die Augen mehrerer Sergestiden beschrieben. Es »zeigt schon ein Blick auf die der Monographie von KROYER³ beigegebenen Abbildungen, dass sie häufig von der Kugelform abweichen. Kuglig gestaltete Augen.... scheinen sogar seltener vorzukommen als eiförmig gebildete«. Der obere Pol der eiförmigen Sergestidenaugen ist zugespitzt und nach oben oder nach oben und vorn gerichtet. CHUN giebt eine Abbildung von dem Sergestidenauge, woraus hervorgeht, dass die oberen Ommatidien viel länger als die unteren sind (die dorsalen sind siebenmal so lang wie die ventralen). Aber abweichend von den Schizopoden gehen hier die verlängerten Ommatidien ganz allmählich in die verkürzten über.

Unter den niederen Crustaceen kommen auch sehr häufig Doppelaugen vor. Aus der Familie der Cladoceren weist wieder C. CHUN

¹ G. O. SARS, The Voyage of H. M. S. Challenger Report on the Schizopoda. Vol. VIII. 1885.

² A. ORTMANN, Decapoden und Schizopoden der Plankton-Expedition. Kiel und Leipzig 1893.

³ H. KROYER, Forsøg till en monographisk Fremstilling of Kraebdyrslægten Sergestes in Kong. Danske Videnskab. Selsk. Skrifter. Bd. IV. 1859. p. 219—303.

Fälle von vollständiger, wie auch von nur angedeuteter Doppel-
 äugigkeit auf; jene bei *Bythotrephes longimanus* (ein Front-
 und ein Ventralauge), diese bei *Leptodora*, wo die dorsalen Fa-
 cettenglieder verlängert sind. Ein vollständiges Doppelauge soll
 ferner bei *Polyphemus* und *Podon* vorhanden sein. Aus C. CHUN's
 Institut ist eine Arbeit von O. MILTZ¹ erschienen, wo die zuletzt
 genannten Gattungen der Polyphemiden an die histologischen Ver-
 hältnisse ihrer Augen gründlicher geprüft werden. Mehr oder we-
 niger vollständige Doppelaugen werden von MILTZ angeführt bei: *Po-
 lyphemus*, *Podon*, *Evadne*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, also
 bei allen Gattungen der Polyphemiden. Auch O. MILTZ sucht diese
 Augenform nach CHUN's Beispiel biologisch zu erklären.

Auch die Phyllopora Branchiopoda weisen einen Repräsen-
 tanten der doppeläugigen Formen auf und zwar *Apus cancriformis*.
 Die Augen sind hier nierenförmig; parallel zur Längsachse des Kör-
 pers durchschnitten, zeigen dieselben die Verdoppelung in der Weise,
 dass die vordere Hälfte des Auges höher steht als die hintere und
 auch die zu der einen und zu der anderen führenden Nerven sind
 gut genug von einander geschieden. Der äußere nierenförmige Ein-
 schnitt deutet hier also ganz bestimmt auf die innere Verdoppelung
 der Augen².

Ich wage es, noch weiter zu gehen und auf die Innervation der
 Augen von *Limulus*³ hinzuweisen. Der Augennerv theilt sich, nach-
 dem er sich von der horizontalen Richtung nach oben gebogen hat,
 zuerst in zwei Äste (einen dorsalen und einen ventralen); jeder
 derselben innervirt eine Gruppe der hier bekanntlich eigenartig ge-
 bauten Ommatidien, indem er sich vor denselben in mehrere Äste
 weiter zersplittert. Diese Theilungen des Augennerven würde man
 unter anderen Umständen gewiss als eine sehr nebensächliche Er-
 scheinung betrachten, aber sie darf hier nicht verschwiegen werden,
 da sie im Zusammenhange mit den übrigen Thatsachen von Wichtig-
 keit sein kann.

Ich möchte hier noch aus anderen Gebieten Thatsachen anführen,
 die wohl in die Reihe der Doppelaugen passen würden, ich fürchte

¹ O. MILTZ, Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. 1899.

² Ich selbst habe nur einige Exemplare von *Apus productus* zur Hand,
 und auf denselben sind die Verhältnisse, die Nierenform der Augen ausgenom-
 men, nicht so deutlich wie bei der oben genannten Art. Die Abbildung des
 Auges von *Apus cancriformis* steht in BRONN's Klassen und Ordnungen. Crusta-
 cea. V. Taf. XXX, Fig. 11 u. 12.

³ BRONN's Klassen und Ordn. des Thierreichs. Crustacea. Va. p. 1097 f.

aber, dass ich schon jetzt bei Vielen den Gedanken erweckt habe, »zu viel beweisen zu wollen«; und wer viel beweist, nichts beweist — es soll also den Beispielen ein Ende gemacht werden.

Wir sehen aus dem Angeführten, und ich zweifle nicht, dass sich die Beispiele der Doppelaugen am größeren Material verdoppeln werden, dass die Doppelaugen — in ihrer vollendeten Ausbildung — bei den verschiedensten Arthropodentypen erscheinen. Wir haben gesehen, dass es bei den mannigfaltigsten Gattungen Augen giebt, die in zwei Theile zerfallen, wobei die Theilung im Speciellen auf verschiedene Weise vor sich geht (Leisten, Einkerbungen, verschieden ausgebildete Ommatidien, Einschnürungen etc.), woraus zu folgern ist, dass nicht die Art der Theilung, sondern die Theilung als solche die Hauptrolle spielt. Wir haben ferner gesehen, dass die Theilungsebene in jedem der sehr vielen und verschiedenartigen Fälle horizontal liegt, so dass immer ein oberes und ein unteres Auge entsteht.

Von den vollständig ausgebildeten Doppelaugen führen aber ganz allmähliche und ununterbrochene Übergänge zu solchen, wo die Verdoppelung des Auges nur mehr oder weniger angedeutet ist, und die Reihe solcher unvollständiger Doppelaugen ist so groß, dass dieselben nicht nur als Artcharaktere, sondern auch als Familiencharaktere in den Bestimmungstabellen angeführt werden.

Betrachten wir also jetzt ein wenig die Theorien, welche die Doppelaugen zu erklären gesucht haben. Zuerst muss es überraschen, dass keiner von den heute schon so zahlreichen Beobachtern durch das Vorkommen der Doppelaugen bei den verschiedensten Arthropodengruppen stutzig gemacht wurde und ein jeder sich gemüthlich nur in die Erklärung von vereinzelt Fällen einließ; und doch muss es auch bei der einseitigen physiologischen Betrachtung der Sache als unbegreiflich erscheinen, dass man bei den Dipteren, Pseudoneuropteren und Crustaceen durch doch nur äußerlich ähnliche biologische Bedingungen Umwandlungen des Auges sieht, welche nicht nur ähnlich, sondern fast identisch, was ihren Bau betrifft, sind; ich lasse dabei ganz außer Acht Fälle wie die Ephemeriden, bei denen die Entstehung der Doppelaugen sich nur künstlich mit derjenigen bei anderen Arthropoden in Übereinstimmung bringen lässt. Überraschend ist zweitens, dass alle Beobachter die Doppelaugen nur biologisch zu erklären versucht haben und das Morphologische ganz außer Acht gelassen haben, Notabene, nicht auf Grund physiologischer Experimente, sondern auf Grund anatomischer Zergliederung.

Von den Autoren sind nur die Dipteren, Phronimiden,

Euphausiden, Sergestiden, Polyphemiden und Ephemeriden in die Erklärung einbezogen worden. Alle Beobachter nun (NOTT-HAFT, S. EXNER, C. CHUN, KELLOG, O. MILTZ) nehmen an, dass die Doppelaugen nur bei den Raubinsekten, respektive Rauberustaceen vorkommen. Ausführlicher hat C. CHUN diesen Gedanken entwickelt und zwar wie folgt. Bei den von ihm untersuchten Crustaceen (ich habe dieselben oben angeführt), sofern sie Doppelaugen besitzen, besitzt immer das Scheitelauge (so nennt er den oberen Augenabschnitt) bedeutend längere Ommatidien als das Seitenauge (oder noch besser Ventralauge, wie der untere Augenabschnitt von O. MILTZ benannt worden ist); dadurch wird der Krümmungsradius für das Scheitelauge größer als der für das Ventralauge; dadurch ist wieder das Scheitelauge zwar minder fähig geworden die Formen der Objekte zu erkennen, beobachtet aber jetzt besser die Bewegungen der Objekte und zwar auch bei einer sehr spärlichen Belichtung. Dadurch ist der ganze Augenapparat ungemein fähig, den Tiefseeformen bei dem Erhaschen ihrer lebendigen Beute zu dienen. Durch diese Theorie, gegen welche ich nichts einzuwenden habe, ist also eine Beziehung zwischen der Lebensart des Thieres und dem Bau seines Organismus angegeben; es entsteht aber jetzt die Frage, in wie fern diese Erklärung der Doppelaugen auf alle Fälle auch angewendet werden kann; ist dem nicht so, so fällt augenscheinlich der Werth der Theorie von CHUN als Erklärungsprincip für das Wesen der Doppelläugigkeit; denn haben die verschiedenen Doppelaugen verschiedene physiologische oder biologische Rollen zu spielen, so kann dieselbe selbstverständlich schon aus diesem Grunde nicht als ihr Erklärungsprincip gelten.

Die Doppelaugen von *Squilla mantis*, obwohl an ihrer Analogie mit den von CHUN beschriebenen Doppelaugen kaum gezweifelt werden kann, haben nicht die Rolle, welche für dieselben CHUN postuliren würde. Während bei den Frontaugen der Euphausiden die Facettenglieder zwei- bis dreimal so lang sind als die des Ventralauges, ist dieser Unterschied bei *Squilla* sehr unbedeutend. Ich lasse hier die Verhältniszahlen für die Ommatidienlänge auf einem Vertikalschnitte folgen: (oben) 23, 27, 31, 31,5, 33, 36,5, 36, 39 (Scheitel der oberen Augenhälfte), 39, 42, 42, 45, 46, 47,5, 47,5, 49, 47, 47,5, 46, 48, 47, 47, 46,5, 45,5, 47, 46 (Grenze der beiden Augenhälften), 44, 48, 47, 45, 44, 44, 43, 42, 41, 39,5, 39, 38, 38, 35, 30, 27, 25, 24, 19 (unten); worauf noch einige rudimentäre nicht mehr messbare Ommatidien folgen. Obwohl also die untere Augen-

hälfte ein wenig kürzere Ommatidien aufweist als die obere, so ist doch dieser Unterschied augenscheinlich zu klein, um im Sinne CHUN's ausgenützt werden zu können. Wohl sieht man einen starken Längenunterschied der Ommatidien, welche am Rande, und derer, welche in der Mitte des Auges liegen, aber diesen zu erklären bildet eine Frage für sich; denn dieser Unterschied ist nicht für die Doppelaugen charakteristisch, sondern er kommt auch in den einfachen Augen vor, und ist, wie ich nach erweiterten Untersuchungen erkannt habe, fast allgemein in den zusammengesetzten Augen vorhanden¹. Das Frontauge von *Squilla* ist auch in anderen Eigenschaften, die CHUN für dasselbe als charakteristisch anführt, nicht von dem Ventralauge verschieden. Es fehlt dort nicht das Pigment, die Krystallkegel sind ganz normal etc., wie es schon EXNER in seiner oft citirten Monographie gezeichnet hat (Taf. III, Fig. 22). Endlich ist *Squilla* kein Tiefenbewohner. Die physiologische Erklärung, welche CHUN für die Doppelaugen von den Euphausiden, Sergestiden und Polyphemiden giebt, passt nicht auf *Squilla*, und doch ist gar nicht zu zweifeln, dass das *Squilla*-Auge ein Doppelauge ist. Es ist also klar, dass das Doppelauge von *Squilla* physiologisch ganz anders thätig ist, als die Doppelaugen der von CHUN angeführten Arten. Thatsächlich hat auch EXNER für die *Squilla*-Augen eine ganz spezifische physiologische Erklärung angeführt; ich habe von derselben gleich am Anfange gesprochen.

Die Analogie der Augenform von *Squilla* und der von CHUN beschriebenen Formen ist zu augenscheinlich, um verneint werden zu können; die Verschiedenheit der Funktion bei der Einförmigkeit des Baues ist hier sehr überraschend; wenn wir aber einmal die *Squilla*-Augen als Doppelaugen betrachten, dann ist es uns leicht auch andere Doppelaugen als solche anzuerkennen, trotzdem bei denselben gar nicht an eine gemeinsame physiologische Funktion gedacht werden kann (Aphiden, *Ascalaphus*, *Tessarops* u. A.). Wenn aber keine physiologische Funktion aufzufinden ist, welche so heterogene Gebilde, wie alle die von mir angeführten Doppelaugen, erklären würde, so folgt, dass die Ursache der Doppeläugigkeit nur morphologischer Natur ist. Ich behaupte also, dass es in den morphologischen Verhältnissen des zusammengesetzten Auges oder der

¹ Ich habe auf denselben, ohne noch von CHUN's Abhandlung zu wissen, in meiner Arbeit »Über den Bau und die Bedeutung der Nervenkreuzungen etc.« hingewiesen.

Organe, mit denen es in Korrelation steht, liegt, dass es eine Neigung zu der Theilung in ein Front- und ein Ventralauge zeigt.

Ich bitte zu beachten, dass ich keineswegs den von CHUN beschriebenen Augenformen die Bedeutung abspreche, die er ihnen zuschreibt; es ist möglich, ja wahrscheinlich, dass er auf die wahre physiologische Bedeutung jener Augenformen gefallen ist. Aber man lässt sich leider gewöhnlich durch evolutionistisches Theoretisiren dazu verleiten, dass man zwischen einer morphologischen und einer physiologischen Erklärung gar keinen Unterschied macht. Ich möchte in dieser Abhandlung allen allgemeinen Theorien aus dem Wege gehen, muss aber trotzdem auf den allgemein vernachlässigten Unterschied zwischen diesen beiden Arten von Erklärungen hinweisen. C. CHUN sagt (in der betreffenden Abhandlung) zum Beispiel: »Bau und Leistung eines Organs verhalten sich wie die Glieder einer Gleichung, welche beide nur eine äquivalente Änderung zulassen, wenn sie Gültigkeit behalten soll« (pag. 248). Ich stimme dieser seiner Meinung völlig bei und halte sie auch für a priori richtig, begreife aber trotzdem nicht, wie daraus CHUN seine Konsequenzen ziehen kann. Für mich wird durch jenen Satz nur dies ausgesagt: Zwischen dem Bau und der Funktion eines Organs besteht ein derartiger Zusammenhang, dass zu jeder Art des Baues eine ganz bestimmte Art der Funktion gehört und umgekehrt, zu jeder Funktion ein ganz bestimmter Bau; man beachte diese a priori gewisse Thatsache, dass der Satz von der Korrelation zwischen dem Bau und der Funktion auch umgekehrt werden kann! Man beachte aber ferner, dass durch unseren Satz gar nichts ausgesagt wird über die Art dieser Korrelation; namentlich kann gar nicht angenommen werden, dass eine bestimmte Quantität der morphologischen Veränderung — wenn ich mich so ausdrücken darf — mit einer eben so großen Quantität der physiologischen verbunden wäre, denn das Maß der Funktion und also auch ihrer Änderung ist ein ganz anderes als das der Struktur.

Stellen wir uns unseren speciellen Fall vor: CHUN weist auf die Funktion der Doppelaugen, zeigt, dass dieselbe für die Tiefenbewohner des Meeres von großem Nutzen ist; er hat also das physiologische Äquivalent zu dem morphologischen Bau der Augen dieser Thiere gefunden; nun aber glaubt er, dass sich der Bau der Augen so umgewandelt hat, damit er jener seiner Funktion gerecht werden kann, und damit glaubt er, dass er die morphologische Seite des Problems erklärt hat. Dass aber eine solche Erklärung gar keine

Erklärung ist, geht daraus hervor, dass man dieselbe umkehren kann, und dass sie dann eben so »richtig« ist. CHUN's Erklärung würde etwa heißen: Zuerst lebten die Tiefseebewohner auf der Oberfläche des Meeres und besaßen normale kugelige Augen; durch eigenthümliche Verhältnisse der Umgebung waren sie genöthigt immer tiefere Schichten des Meeres für ihren Aufenthalt zu wählen, je tiefer sie aber kamen, desto mehr hat sich ihr Auge der dunklen Umgebung angepasst, bis sie in das vollendete etwa Phronima-Doppelauge umgewandelt worden ist — denn auf dem ganzen Wege der Wanderung in die Tiefe musste das Auge seiner Funktion und eo ipso seiner Umgebung völlig angepasst sein. Man kann aber ganz gut den umgekehrten Weg gehen: Es haben sich die kugeligen Augen allmählich in die Doppelaugen umgewandelt, und je mehr sie sich der idealen Form des Phronima-Auges näherten, desto mehr waren ihre Träger genöthigt, tiefere Meeresschichten für ihren Aufenthalt zu wählen — denn auch diesmal muss die Äquivalenz zwischen der Funktion und dem Bau erhalten werden. Man sieht, dass beide »Erklärungen«, die CHUN's wie die meinige, nichts als ein entwickelter Ausdruck der a priori gewissen Thatsache der Korrelation zwischen dem Bau und der Funktion eines Organs sind. Die erste oder die zweite »Erklärung« würde erst dann etwas erklären, wenn wir thatsächlich wissen würden, woher die Initiative der Veränderung herkommt, was aber, wie in den meisten Fällen, so in unserem speciellen die Doppelaugen betreffend, ganz und gar unbekannt ist.

Ich bin auf diese Erörterung nur deshalb eingegangen, damit Jedem klar sei, dass die Doppelaugen morphologisch erklärt werden müssen. Wenn aber schon ein Doppelauge, einzeln betrachtet, ein interessantes morphologisches Problem bietet, so muss die Wichtigkeit desselben viel größer erscheinen, wenn man die große Verbreitung der Doppelaugen betrachtet; es weist diese Thatsache darauf hin, dass der Grund der Doppeläugigkeit tief in der Morphologie, sei es des Auges, sei es des Kopfes überhaupt, wurzelt. Man möchte vielleicht an eine derartige Theilung des Auges denken, wie sie oft z. B. bei den Planarien vorkommt, wobei selbstverständlich das zusammengesetzte Auge als ein einheitliches Gebilde betrachtet würde, welches in toto getheilt werden kann; ich glaube aber, dass diese Analogie hier kaum passen wird; ohne daran zu denken, dass die Verdoppelung des Auges bei den Planarien individuell vorkommt, bei den Arthropoden aber als Art-, Gattung-, ja Familiencharakter gilt, so muss doch als ungemein interessant betrachtet werden, dass die Zwei-

theilung des Auges immer nur in einer Richtung erfolgt, so dass immer ein Front- und ein Ventralauge (in der Nomenklatur CHUN's) entsteht, und dass ferner nicht mehrfach getheilte Augen vorkommen, wie es bei den Planarien der Fall ist, und endlich, dass die Zweitheilung des Arthropodenauges auf verschiedene Weise zu Stande gebracht werden kann.

Ich kenne den Grund der Verdoppelung bisher nicht; es scheint mir zwar, dass ich wenigstens die Richtung gefunden habe, in der die Antwort zu suchen ist, werde sie aber hier nicht anführen, da ich gewiss bin, dass sie, ohne genug begründet zu sein, die Meisten auf den Gedanken führen könnte, dass mir die Elementarbegriffe aus der Morphologie des Kopfes der Arthropoden unbekannt sind.

Das Resultat der obigen Erörterungen ist, dass die horizontale Einschnürung in den Augen von *Squilla* eine sehr häufig unter den zusammengesetzten Augen der gesammten Arthropoden vorkommende Erscheinung darstellt, woraus auf einen sehr wichtigen Grund derselben zu schließen ist. In wie fern sie in speciellen Fällen von physiologischer Bedeutung ist, bleibt dahingestellt und muss in jedem Falle besonders untersucht werden¹.

II. Der Bau der Ommatidien im Auge von *Squilla*.

In der Beschreibung der Ommatidien — den nervösen Theil derselben ausgenommen — werde ich mich kurz fassen. Die Ommatidien sind radial angeordnet, und zwar ist der vertikale Krümmungshalbmesser für jede Hälfte des Auges viel größer als der horizontale; auffällig ist, dass die Basalmembran des Auges viel flacher ist als die Corneakrümmung; diese Erscheinung muss damit verbunden sein, dass die randständigen Ommatidien kürzer sind als die mittleren. Ich habe auf den Unterschied in der Länge der Ommatidien schon in meiner früheren Arbeit bei anderen Arten hingewiesen und kann diesmal nichts mehr als ihn auch für *Squilla* zu bestätigen; es ist möglich, dass dieser Längenunterschied der Ommatidien nur mit der verschiedenen Krümmung der beiden Grenzen des Auges (Cornea und Basalmembran) zusammenhängt; die Bedeutung dieses Längenunterschiedes und der Krümmung der Augen überhaupt werde ich hoffentlich in einer besonderen Abhandlung untersuchen. In der Ebene der Einschnürung des Auges giebt es bei *Squilla* keine Ommatidien; die beiderseitigen sind gegen diese Ebene geneigt, ungefähr unter

¹ Dabei habe ich die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen der Einfachheit wegen außer Acht gelassen.

15°. Durch diese Neigung muss in der Mitte zwischen den angrenzenden Corneen eine Lücke entstehen; diese wird durch ein dreieckiges keilförmiges Stück der Corneasubstanz ausgefüllt. CHUN beschreibt bei den Formen mit Doppelaugen Rhabdome, deren Krystallkegel und Corneen rückgebildet sind; bei *Squilla* ist nichts Derartiges vorhanden; alle Ommatidien, sofern ich gesehen habe, sind vollständig entwickelt; nur die ganz randständigen sind klein und offenbar außer Funktion. Einen bemerkbaren Unterschied zwischen den Ommatidien der oberen und der unteren Augenabtheilung habe ich nicht beobachtet; die Zahl derselben scheint im Allgemeinen in der unteren Hälfte etwas kleiner zu sein als in der oberen.

Die Cornea der Ommatidien ist nach außen sehr wenig, nach innen gar nicht gewölbt und sehr deutlich geschichtet, wie es für die Crustaceen als gewöhnlich gilt; auffallend ist, dass die Cornea oft nicht in gerader Verlängerung der Achse des Facettengliedes steht, sondern etwas schief gegen dieselbe geneigt ist. Sie färbt sich nicht vollständig homogen, sondern die Ränder derselben sind dunkler gefärbt als die Mitte; es ist möglich, dass dies mit der von S. EXNER angeführten Beobachtung zusammenhängt, dass die Dichte in der Mitte der Cornea größer ist als an den Rändern.

Der Krystallkegel ist ziemlich kurz, aus vier Zellen gebildet, deren Kerne oft noch als zwei dunklere Flecke zu den Seiten des Krystallkegels beobachtet werden können; die Grenzen der einzelnen Theile eines Krystallkegels sind sehr deutlich und ziehen auf einem Längsschnitte durch denselben als zwei dünne Fäden durch seine ganze Länge. Proximal verengen sich die Krystallkegel kegelförmig, ihr Ende ist aber nicht spitzig, sondern erweitert sich in eine kugelförmige Anschwellung, welche auf dem viereckigen Rhabdom sitzt, an den Seiten aber von dem Iristapetum und den Retinulazellen so bedeckt ist, dass die Anschwellung auf etwas dicken Schnitten gar nicht beobachtet werden kann. Es wäre interessant die physiologische Rolle dieser Anschwellung zu untersuchen; vielleicht werde ich ein anderes Mal darauf näher eingehen.

Das Rhabdom ist gewöhnlich gerade, oft aber mehr oder weniger gebogen, oft auch stark wellenförmig gekrümmt, ohne dass ich dessen Ursache angeben kann. Es ist aus zweierlei Substanzen aufgebaut: in seiner Mitte zieht eine dichtere Achse (Fig. 8), welche sich sehr dunkel färbt und von derselben laufen zu den Seiten mehr oder weniger dünne Fäden, so dass sie auf dem Querschnitte radienartig angeordnet erscheinen; zwischen diesen Fäden liegt die nicht

färbbare homogene Substanz, in der aber bei darauf gerichteter Aufmerksamkeit noch dünnere Fäden zu sehen sind, welche wohl auch als Wände einer Alveolarstruktur betrachtet werden könnten. Auf den Längsschnitten tritt die Plättchenstruktur des Rhabdoms deutlich hervor, obwohl sie sehr leicht bei unvollkommener Konservierung verwischt werden kann. H. PARKER¹ hat unlängst sehr dünne Nervenfasern aus der Retinulazelle in das Rhabdom eintreten sehen; ich habe dieselben umsonst gesucht, denn gewöhnlich ist das Rhabdom, wie die Fig. 9 zeigt, von einer dicken Lage von Pigment umgeben, so dass alle Details der Verbindung desselben mit den Retinulazellen unsichtbar werden. Ich halte es aber auch nicht für wahrscheinlich, dass wenigstens aus der ganzen Länge des Rhabdoms Nervenfasern in die Retinulazelle eindringen würden, worauf ich noch weiter unten hinweisen werde. Das Rhabdom steckt distal in der Anschwellung des Krystallkegels und reicht proximal verschieden weit gegen die Basalmembran, niemals aber so weit, dass es dieselbe erreiche. An seinem proximalen Ende ist es sehr verdünnt und endet blind.

Das Pigment ist an zweierlei Zellen gebunden; zuerst an besondere Zellen, welche zwischen den Retinulen liegen, mit dem distalen Ende eine Schicht in der Höhe der Krystallkegelanschwellungen bildend und mit den proximalen an die Basalmembran des Auges reichend. Ihr Pigment ist fast schwarz und widersteht sehr energisch den Depigmentierungsmitteln. An ihren distalen Enden scheiden diese Pigmentzellen ein anderes braun gefärbtes Pigment, welches in unregelmäßigen Schollen das hier sehr dicke Iristapetum EXNER's bilden, welches auf diese Weise eine zusammenhängende Schicht in der Höhe der verdünnten proximalen Enden der Krystallkegel bildet, so dass ihre kugelförmige Anschwellung schon unter der Tapetumschicht liegt. Es können also die Lichtstrahlen zu den Rhabdomen nur durch enge Öffnungen des Tapetum, eben nur durch die Krystallkegel hindurchdringen, wodurch nur ein Appositionsbild im Sinne EXNER's entstehen kann; es besteht darin kein Unterschied zwischen dem oberen und dem unteren Augentheile. Ähnliche Schollen, wie die des Iristapetum, finden sich auch proximal von der Basalmembran, am ersten Ganglion, und auch zu beiden Seiten derselben; ob es auch dort irgend eine physiologische Rolle spielt, ist sehr fraglich. Es ist wahrscheinlich, dass es dort dieselbe Bedeutung hat wie das Pigment, welches so oft in den nervösen Centralorganen vorkommt.

¹ Mitth. aus der Zool. Station Neapel 1898.

Die anderen Pigmentzellen des Auges sind die Retinulazellen; das Pigment ist in denselben als schwarze, sehr kleine Kügelchen enthalten, namentlich am distalen Ende; proximal steht es oft in langen Reihen, das Rhabdom von allen Seiten umschließend.

III. Bau der Retinulazellen.

Jede Retinula besteht aus sieben Zellen, welche an den Querdurchschnitten radienartig um das viereckige Rhabdom angeordnet sind (Fig. 9). Die Grenzen der einen Zelle gegen die andere sind oft, namentlich in dem distalen breiteren Ende, verschwommen, wie es auch an der Abbildung der Fall ist. Auf dem Längsschnitte sind die Zellen keulenförmig, mit dem Ende die kugelige Erweiterung des Krystallkegels von allen Seiten umschließend, nach unten sich zuerst allmählich, dann schneller verengend, bis sie — ungefähr in der Hälfte der Länge zwischen dem Conus und der Basalmembran — sich so verdünnen, dass ihr Protoplasma bei kleinen Vergrößerungen kaum zu sehen ist, bei geeigneter Vergrößerung aber bis an die Basalmembran verfolgt werden kann. Das Protoplasma der Retinulazellen ist ungemein stark alveolär, und zwar sind die Alveolen am distalen Ende größer als proximal, wo sie sich immer mehr und mehr verfeinern. Der Inhalt der Alveolen färbt sich mit Hämatoxylin fast gar nicht, die Wände nur schwach; nur dort, wo mehrere Alveolen an einander grenzen, wo also eine größere Masse der interalveolären Substanz liegt, ist die Färbung dunkler. Überall sind in den Ecken der Alveolen kleine Pigmentkörper zerstreut. Der Kern der Zelle liegt nicht immer auf derselben Stelle, ist aber gewöhnlich nicht weit vom oberen grob alveolären Ende entfernt. In diesem Ende selbst habe ich den Kern nie beobachtet. Der Kern färbt sich sehr deutlich, besitzt mehrere dem Chromatingerüst aufgehängte Chromatinkörperchen. Um den Kern ist eine etwas hellere Zone vorhanden, in welcher das Protoplasma eine ungemein feine alveoläre Struktur zeigt.

In jede Retinulazelle tritt eine Nervenfasern ein, so dass die ganze Retinula in die optischen Centra sieben Nervenfasern sendet. O. MILTZ beschreibt in seiner Abhandlung über das Polyphemidenauge¹ den interessanten Fall, dass bei dem Doppelauge mancher Polyphemiden die Nervenfasern in die Retinula von der Seite derselben eindringt. Bei *Squilla* ist für eine derartige Anomalie keine Gelegenheit ge-

¹ l. c.

geben; die Nervenfasern dringen durch die Basalmembran hindurch und es ist oft zu beobachten, dass an der Öffnung der Basalmembran sich der Durchmesser der Nervenfasern ein wenig vergrößert, vielleicht darum, dass die Nervenfasern fest mit den Wänden der Basalmembran verbunden sind; weiter distalwärts nehmen sie wieder ihren normalen Durchmesser an. Bei geringen Vergrößerungen scheint es, dass die Nervenfasern nicht gleich hinter der Basalmembran in die Retinulazellen eindringen, sondern man möchte glauben, dass die Nervenfasern hier noch eine Zeit lang frei verlaufen, und erst etwa dort in die Retinulazelle dringen, wo sie keulenförmig anzuschwellen beginnt; es kommt das daher, dass die Nervenfasern sehr dunkel, das Protoplasma der Zelle aber sehr hell gefärbt ist, wodurch das letztere dem Auge des Beobachters leicht entgeht.

Über den Verlauf der Nervenfasern in der Retinulazelle, glaube ich, hat sich noch Niemand bestimmt geäußert, trotzdem sich sehr Viele mit dem Problem beschäftigt haben. Das Interesse der Autoren war zuerst auf die Anzahl der Nervenfasern gerichtet, welche an ein Ommatidium kommen und diese Frage kann als definitiv gelöst betrachtet werden, denn es haben sich VIALLANES¹, PARKER² und MILTZ³ und auch ich⁴ Alle in dem Sinne geäußert, dass aus jeder Retinulazelle eine Nervenfasern heraustritt, dass also aus einem Ommatidium sieben Fasern in die optischen Ganglia führen. Es bleibt aber dabei noch eine Frage ungelöst: Wie verhält sich die Retinulazelle zu der Nervenfasern? Soll die Nervenfasern als ihr Fortsatz betrachtet werden, also in gewissem Sinne als Neurit, wie es für manche Sinneszellen behauptet wurde und wie es auch PARKER anzunehmen scheint, oder bildet sie ein besonderes »Sinnesepithel«, dessen Zellen von den Dendriten der mehr centralwärts gelegenen Zellen umspinnen werden, wie es z. B. von einem Riechepithel etc. behauptet wird? Weder das Eine noch das Andere ist der Fall. Die grob alveoläre Struktur der Retinulazellen von *Squilla* (Fig. 5) lässt den Verlauf der Nervenfasern auch in ihrem Inneren sehr gut verfolgen, wenigstens in ihrem proximalen Theile, wo das Pigment weniger angehäuft ist. Die Nervenfasern dringt, so wie sie ist, in die Zelle hinein und läuft durch dieselbe gerade nach oben, biegt um den Kern, dort aber verdünnt sie sich auf einmal und verschwindet

¹ Ann. d. sciences naturelles. T. XIV. 1892.

² Mitth. Zool. Station Neapel. 1897.

³ l. c. ⁴ l. c.

bald den Augen unter dem hier angehäuften Pigmente. Die Umriss der Nervenfasern sind sehr deutlich, denn sie färbt sich (Hämatoxylin DELAFIELD's) sehr intensiv blau; es muss aber desto mehr ihr Verschwinden hinter dem Kern überraschen; ich habe zwar in einem Falle gesehen, dass aus derselben dort drei dünne Fibrillen noch mehr distalwärts liefen, es konnten aber auch die Wände der Alveolen sein, die hier oft die Fibrillen vortäuschen. In den Nervenfasern sind bei starken Vergrößerungen deutlich noch einige Fibrillen zu unterscheiden, tiefblau gefärbt; ich habe deren vier bis fünf gezählt. Obwohl sie manchmal sehr deutlich, namentlich in dem proximalen Theile der Retinulazelle hervortreten, so habe ich doch niemals gesehen, dass sie etwa aus dem Verbinde der Nervenfasern heraustreten und in das Rhabdom hineingelangen würden; auch ist die Nervenfasern nicht besonders dem Rhabdome genähert, sondern hält sich ungefähr in der Mitte der Zelle. Noch besser als bei *Squilla* tritt dies auf den Querschnitten durch die Retinula von *Homarus* hervor (Fig. 10). Hier ist das Rhabdom in seinem distalen Theile auch viereckig, proximal aber sieht es auf den Querschnitten sternförmig aus, augenscheinlich deshalb, weil die Retinulazellen die Rhabdomsubstanz nicht nur in der Achse, wo sich alle berühren, bilden, sondern auch auf den Grenzen zwischen je zwei angrenzenden Zellen. Der Raum zwischen den Lamellen des Rhabdoms ist dann selbstverständlich von den Retinulazellen ausgefüllt. Auf den Querschnitten sieht man nun, dass die Nervenfasern hier gerade die Mitte der Retinulazelle einnimmt und weder gegen die eine, noch die andere Lamelle, noch gegen die Achse des Rhabdoms sich auffällig nähert, was doch wahrscheinlich sein würde, wenn die Fibrillen derselben in das Rhabdom hineindringen würden. Es ist mir also nicht gelungen, die Beobachtung PARKER's (bei *Astacus*) bei *Squilla* und *Homarus* zu bestätigen.

Mit den stärksten Vergrößerungen sehe ich an der Nervenfasern (Fig. 11), welche durch die Retinulazelle läuft, dass sie aus drei Elementen besteht; zuerst ist die homogene Grundsubstanz, welche sich leicht färbt und welche das darstellt, was man gewöhnlich als eine Nervenfasern betrachtet. In der Grundsubstanz laufen sehr dünne, dunkelgefärbte Nervenfasern, welche ich schon oben erwähnt habe; es ist mir nur mit dem DELAFIELD'schen Hämatoxylin gelungen, dieselben sichtbar zu machen, das ich aber länger als gewöhnlich wirken lasse, etwa so lange, bis die Zellkerne eben überfärbt zu sein beginnen. Ich habe bei *Squilla* auch das Hämatoxylin APÁTHY's versucht, habe aber nicht so deutliche Bilder wie mit dem erwähn-

ten gewonnen; die Ursache liegt wahrscheinlich darin, dass der Augenstiel zuerst durch Salpetersäure entkalkt werden muss, wodurch die Färbung mit APÁTHY's Hämatoxylin vereitelt wird.

In dem proximalen Theile der Nervenfasern, wo die Fibrillen sehr deutlich hervortreten, kann noch ein dritter Bestandtheil der Nervenfasern unterschieden werden, obwohl es bei dessen Feinheit schwer zu sagen ist, was man eigentlich vor Augen hat; ob sehr dünne Fibrillen, welche quer durch die Nervenfasern laufen, oder die Wände sehr feiner Maschen. Man könnte verleitet sein, falls es Fibrillen sein würden, in denselben die Gliafasern zu sehen, welche APÁTHY¹ in einer ähnlichen Form beschrieben hat; in einigen Fällen glaubte ich auch etwas verdickte Stellen der Nervenfasern zu sehen, an welche sich dann die quer verlaufenden Fäserchen anschlossen; ich weiß aber nicht zu entscheiden, ob es nicht optische Täuschung ist; es handelt sich dabei ja um die feinsten Details.

Es folgt aus dem Angeführten, dass die Nervenfasern keineswegs einen Fortsatz der Retinulazelle darstellt, wie es die GOLGI'sche Methode zeigt (cf. PARKER, l. c.), sondern dass sie neben der Zelle ein selbständiges Individuum bildet; in wie fern sie aber genetisch oder physiologisch zu der Retinulazelle gehört, ob sie centrifugal in dieselbe hineingewachsen ist, wie APÁTHY für analoge Fälle es für wahrscheinlich hält, oder ob sie auf irgend eine Weise sich aus der Retinulazelle selbst differenzirt hat und aus derselben centripetal gewachsen ist, das vermag ich nicht zu entscheiden, auch wenn ich die im Folgenden angeführten Thatsachen mit betrachte.

Mein Versuch, in den Bau des nervösen Theiles des Squilla-Auges einzudringen, hat, wie aus dem Vorausgehenden zu sehen, wieder unsere Kenntnisse von dem Bau der Ommatidien (oder Facettenglieder) etwas erweitert, namentlich darin, dass ich die Selbständigkeit der (fertigen) Nervenfasern gegenüber der Retinulazelle behaupten kann. Ich bin aber noch weit davon entfernt, mir auf Grund meiner und fremder Beobachtungen, ich sage nicht eine klare Vorstellung, aber auch nicht einmal einen groben Begriff von der Art zu machen, wo und wie die Lichtwellen in den physiologischen Reiz umgewandelt werden.

Endlich kann ich nicht unerwähnt lassen, dass ich in dem Squilla-Auge keine Muskelfasern, die etwa die Pigmentbewegung reguliren würden, beobachten konnte und halte es überhaupt für höchst

¹ Mitth. aus der Zool. Station Neapel. 1897.

unwahrscheinlich, dass sich das Pigment in den Retinulazellen mit Hilfe besonderer Muskeln bewegen würde, wie es EXNER¹, obwohl auch mit einer gewissen Reserve, annimmt. Auch sind keine besonderen Nervenfasern aufzufinden, welche etwa die Pigmentbewegung reguliren würden; giebt es spezifische Nervenfasern für diese Funktion, so laufen sie in den Nervenfasern mit den übrigen Fasern in einem gemeinsamen Bündel und trennen sich von demselben erst in dem distalen Theile der Retinulazelle. Wahrscheinlicher ist aber, dass die Pigmentbewegung nur in Protoplasmaströmung ihre Ursache hat, wobei das Protoplasma entweder direkt durch die Lichtstrahlen beeinflusst wird, oder es ist diese Strömung sekundäre Folge von chemischen Veränderungen, welche dem eigentlichen Sehakte zu Grunde liegen.

IV. Der Bau des ersten Ganglion (Ganglion retinae).

Nachdem die Nervenfasern durch die Basalmembran hindurchgetreten sind, müssen sie zuerst einen freien Raum zwischen der Basalmembran und dem Ganglion durchlaufen, ehe sie in dieses gelangen. Diese Bahn ist nicht an allen Stellen des Auges gleich lang; die Verhältnisse sind hier aber zu kompliziert, um etwa aus der Messung der Längenunterschiede dieser Bahnen einige Resultate zu ziehen. Die Nervenfasern laufen durch diesen Raum bündelartig verbunden; zuerst vereinigen sich die sieben Fasern aus einem Ommatidium, dann auch die Nervenfasern, welche aus benachbarten Ommatidien kommen, in ein größeres Bündel (Fig. 2). In dem ersten Ganglion werden die Nervenfaserbündel aufgelöst und zwar so, dass nicht nur einzelne Nervenfasern ihren gesonderten Lauf einnehmen, sondern auch diese zersplittern sich zuerst in ihre Nervenfasern und erst diese laufen durch das Ganglion.

Ich habe schon oben erwähnt, dass das Ganglion in zwei Theile, einen oberen und einen unteren, gesondert ist, worin es dem Auge folgt. Es scheint, dass diese Sonderung nur morphologischer Natur ist, denn seine beiden Theile sind mit einander durch ein dickes Bündel von vertikal verlaufenden Fasern verbunden, welche also die Kommunikation zwischen beiden Ganglionabtheilungen herstellen.

Das erste Ganglion besteht aus folgenden Schichten, von der Basalmembran an gerechnet: 1) Schicht der Neurogliazellen; 2) Schicht der Zellen mit langen, horizontalen Fortsätzen; 3) innere Schicht der

¹ l. c. p. 70.

Neurogliazellen; 4) Punktsubstanzschicht; 5) Schicht der proximalen Neurogliazellen; 6) Schicht der proximalen Zellen mit horizontalen Fortsätzen.

1) Schicht der Neurogliazellen. Diese Zellen sind schon von PARKER¹ beschrieben worden und auch ich habe schon früher¹ auf dieselben hingewiesen. Es bleibt mir also nur übrig, deren Vorhandensein auch für *Squilla* zu bestätigen.

2) Zellen mit langen horizontalen Fortsätzen. Auch diese Zellen habe ich bei anderen Arthropoden beschrieben und zwar bin ich der Erste, der auf sie hingewiesen hat. Ihr Protoplasma bildet (bei *Squilla*) einen breiteren Saum um den Kern, der horizontal, d. i. tangential zu der Ebene des ersten Ganglion, etwas verlängert ist. Diese Zellen senden, den bipolaren Zellen ähnlich, zwei lange horizontale Fortsätze aus, welche mit den Fortsätzen anderer Zellen dieser Art ein dichtes Geflecht über der Punktsubstanz des Ganglion bilden. Ob diese Fortsätze nervöser Natur sind, weiß ich nicht zu entscheiden, auch habe ich vergebens nach ihrer etwaigen Endigung gesucht; nach GOLGI's Präparaten an *Virbius* und von *Sarcophaga* zu schließen, dringen diese Fasern mit ihren Enden in die Punktsubstanz des Ganglion; auch in ihrem Verlaufe senden sie dorthin kurze verästelte Fortsätze.

3) Die inneren Neurogliazellen sind zwischen den Zellen der vorigen Schicht zerstreut, oder ein wenig tiefer gegen das Ganglion hin gelegen. Bei *Squilla* sind diese Zellen nicht ganz deutlich von den Zellen mit horizontalen Fortsätzen zu unterscheiden; desto deutlicher sieht man dieselben bei *Astacus* und *Homarus*. Ich gebe eine Abbildung derselben in Fig. 7. Man sieht auf derselben, dass ihre Kerne mit einer deutlichen Schicht von Protoplasma umgeben sind, aus welchem dann lange verästelte Fortsätze in die Punktsubstanz des Ganglion hineinreichen. Da in der Punktsubstanz des Ganglion nur spärliche Kerne ganz unregelmäßig vorkommen, so ist anzunehmen, dass aus dieser Schicht der Zellen die Neurogliazellen der Punktsubstanz herkommen. Auch nach oben, gegen die horizontalen Fasern hin, senden die Zellen ihre Fortsätze, welche dort namentlich um die Fasern ein Geflecht bilden. Diese Zellen habe ich in meiner früheren Abhandlung nicht beschrieben, da ich sie nicht von den bipolaren Zellen unterschieden habe. Ich nenne diese Elemente nur deshalb Neurogliazellen, weil sie nervös,

¹ l. c.

d. h. leitend gewiss nicht sind; dagegen spricht ihr ganzes Aussehen, und der Vergleich mit den hier verlaufenden unzweifelhaft leitenden Elementen; und es ist üblich, derlei Zellen, die in dem centralen Nervensystem vorkommen, und den Ganglienzellen etwas ähnlich sind, als Neurogliazellen im Allgemeinen zu bezeichnen, wobei man die Frage nach der vielleicht mannigfaltigen Bedeutung dieser Zellen bei Seite lässt; es soll also durch den Namen Neurogliazellen nichts über ihre Funktion ausgesagt werden. Eine verhängnisvolle Rolle spielen in dem ersten Ganglion von den Dipteren und von *Stenobothrus* eigenthümliche Kerne, die ich in Fig. 4 abgebildet habe. Diese Kerne liegen ganz regelmäßig, je einer in jedem Nervenknotten; ich habe kein Protoplasma als ihre Umrandung beobachten können, und es ist auch schwierig zu entscheiden, ob sie etwa zu der Punktsubstanz dieses Ganglion in irgend einem Verhältnisse stehen. Ihr größter Durchmesser ist immer in der Richtung der Nervenknotten gestellt, was auf irgend eine Beziehung zu den Knotten hinweisen könnte; da aber diese Kerne bei den Crustaceen und anderen Insekten als den genannten nicht zu beobachten sind, wo doch die Nervenknotten auch ganz normal entwickelt sind, so muss ihre Bedeutung eine ganz specielle sein. Noch möchte ich hinzufügen, dass sich diese Kerne weit intensiver färben als die Kerne der übrigen in der Umgebung liegenden Zellen.

4) Die Punktsubstanz des ersten Ganglion bildet bei *Squilla* eine etwa so dicke Schicht, wie die bisher beschriebenen zusammen. Sie besteht aus regelmäßig angeordneten Fasern, welche aus zweierlei Zellen herkommen. Die größte Masse der Punktsubstanz stammt von den Neurogliazellen ab, deren Fortsätze in der Punktsubstanz ein dichtes Geflecht bilden. Bei *Squilla* sind diese Verhältnisse weniger klar zu sehen als bei *Homarus*, und ich gebe deshalb eine Abbildung aus dem Ganglion desselben (Fig. 7). Man sieht, dass die Fortsätze der Neurogliazellen sich in diesem Ganglion vielfach verästeln und mit einander wie mit den Fortsätzen anderer Zellen größere und kleinere Maschen bilden. Es wird auf diese Weise ein Gerüst gebildet, in welchem die leitenden Elemente ihre Bahnen in bestimmten Richtungen durchlaufen können. Dass diese Gerüstsubstanz eine Funktion der nervösen Veränderungen zu leiten hat, wie etwa die Nervenfibrillen, das kann von denselben kaum angenommen werden, da in diesem Falle man eine größere Regelmäßigkeit in deren Anordnung erwarten müsste; von einer solchen ist aber nichts zu sehen. Wenn also chemische Veränderungen in derselben

stattfinden, mit dem nervösen Vorgange verknüpft, was a priori nicht unmöglich ist, so ist es wahrscheinlich, dass diese Veränderung auf diesen Bahnen durch das ganze Ganglion sich verbreitet. Es ist aber auch möglich, dass dieses Punktsubstanzgeflecht nur als Stützsubstanz fungirt. Sei dem wie es will, gewiss ist, dass in dem Ganglion zweierlei Substanzen zu unterscheiden sind; die Neuroglia-substanz, von der eben die Rede war, und die leitenden Fibrillen. Bevor ich diese beschreiben werde, will ich noch etwas von den von mir sogenannten Nervenknoten hinzufügen. Diese sind gewiss der interessanteste Theil des Ganglion, denn ihr allgemeines Vorkommen, und die Regelmäßigkeit, in der sie bei allen zusammengesetzten Augen vorhanden sind, weisen darauf hin, dass wir es mit einem sehr wichtigen Elemente des Nervensystems zu thun haben. Ich habe sie schon einmal beschrieben¹, und zwar namentlich auf Grund von Untersuchungen mit der Methode von GOLGI; ich habe seitdem diese Methode auch bei anderen als den damals untersuchten Arthropoden angewendet, halte mich aber an die Resultate, welche mit gewöhnlichen Mitteln, namentlich mit Hämatoxylin, zu gewinnen sind.

Die Nervenknoten sind dunkle, sehr regelmäßig in dem Ganglion angeordnete, in ihrer Zahl mit den Ommatidien übereinstimmende Partien der Punktsubstanz. Die dunkle Farbe derselben rührt theils von den hier angehäuften Neurogliafasern, welche hier ein dichtes Geflecht um die Nervenfibrillen bilden, theils von einer homogenen Substanz, welche ihrer Färbung nach mit derjenigen übereinstimmt, welche ich oben als den Bestandtheil der Nervenfasern in den Retinulazellen erwähnt habe; ob sie mit derselben identisch ist, weiß ich nicht zu sagen. Bei *Squilla* färbt sich der Nervenknote zu dunkel und besteht aus sehr dichtem Geflecht von Fasern; am klarsten habe ich die Verhältnisse bei den Dipteren, bei *Zygaena* und bei *Stenobothrus* gefunden. Die Fig. 4 ist eine Abbildung von den Nervenknoten von *Stenobothrus*. Man sieht auf derselben die Neurogliafasern als dünnste Fibrillen ein unregelmäßiges Geflecht bildend. In bestimmten Zwischenräumen ist das Geflecht viel dichter, und zwar sind diese verdichteten Stellen aus Gruppen von Nervenfibrillen zusammengesetzt, deren jede von sehr dünnen und dichten Fibrillen umspunnen ist. Diese Gruppen der so eigenthümlich beschaffenen Nervenfibrillen nenne ich Nervenknoten. Weniger deutlich sind die Verhältnisse bei *Homarus* (Fig. 7) zu sehen, obwohl auch dort die Elemente des Nervenknotens beobachtet werden können.

¹ Arch. d'Anat. micr. 1898.

Das wichtigste Element der Knoten sind die leitenden Elemente. Ich habe in meiner früheren Beschreibung dieser Knoten mich nach den Resultaten der GOLGI'schen Methode gerichtet und habe also dafür gehalten, dass in den Knoten, wie es die Silberimprägnation zeigte, die aus den Ommatidien kommenden Fasern unter dendritischer Verästelung endigen. Wenn ich diese Beschreibung mit dem vergleiche, was ich an den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten bei starken Vergrößerungen gefunden habe, so sehe ich, dass erstens die aus den Ommatidien kommenden Fasern schon Fibrillenbündel darstellen und nicht also ein einheitliches Element bilden; was ferner die dendritische Verzweigung bedeuten soll, das veranschaulicht die Fig. 6 aus dem Ganglion von Squilla, wo der Eintritt der Nerven-fibrillen in das Ganglion abgebildet ist. Die Fibrillen treten an den Grenzen des Ganglions aus einander, einige dringen geraden Weges in den nächsten Knoten, die anderen machen zuerst eine Biegung und gelangen dann in die seitlichen Knoten. Wenn ich nun das eben Referirte mit dem vergleiche, was ich mit der GOLGI'schen Methode gefunden habe, so besteht kein Zweifel, dass die Dendriten der Nervenfasern, welche nach der letzteren Methode sich in den Knoten verästeln sollen, die Fibrillen darstellen, welche gerade über dem Knoten aus einander gehen; dass ich die dendritische Verästelung in die Knoten selbst verlegt habe, ist sehr leicht daraus zu erklären, dass mit der GOLGI'schen Methode die Knoten selbst kaum sichtbar sind, und dass man sich mit derselben über die Lage der Elemente sehr schwierig orientirt, wie ich auch damals erwähnt habe. Es folgt daraus, dass die GOLGI'sche Methode nicht immer einzelne leitende Elemente färbt, sondern, wenn sie in ein Bündel (eine Nerven-faser) zusammengehalten werden, so werden sie durch diese Methode auch als eine Fibrille gefärbt; dort, wo die Fibrillen aus einander treten, färbt sich erst jede Fibrille einzeln für sich.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die Nervenfasern, welche aus dem Ganglion kommen, in größere Bündel zusammentreten, wobei es unmöglich ist eine Regelmäßigkeit in der Anzahl dieser Fibrillen aufzufinden. Aus diesem Grunde ist es auch unmöglich in dem Ganglion selbst zu erkennen, welche Fibrillen es sind, welche in den nächsten Knoten, und welche in die benachbarten eindringen, obwohl die Lösung dieser Frage sehr interessant sein müsste, denn es lässt sich a priori erwarten, dass in dieser Vertheilung der Fibrillen ein Sinn und deshalb eine Regelmäßigkeit liegt. Nach dem ganzen Habitus der Bilder zu schließen glaube ich, dass die Nerven-fibrillen

je eines Ommatidium sich auf mehrere Knoten vertheilen; ob sie nur in die nächst benachbarten, oder vielleicht auch in die mehr entfernten eindringen, ist nicht zu erüren. Trotzdem weist schon das, was ich erwähnt habe, darauf, dass jeder Knoten von den Fibrillen mehrerer an einander liegenden Ommatidien versehen wird.

Das weitere Schicksal der Nervenfibrillen in den Nervenknotten von *Squilla* habe ich nicht klar gesehen, wegen der hier sich zu dunkel färbenden Grundsubstanz; aber ganz deutliche Bilder habe ich wieder bei *Stenobothrus* bekommen (Fig. 8). Man sieht an denselben die Kerne der bipolaren Zellen auf beiden Seiten der Punktsubstanz; ferner sieht man die Punktsubstanz aus dichtem Filz feinsten sich blass färbenden Neurogliafibrillen bestehend; wegen der Kleinheit des Objektes ist es mir unmöglich gewesen den Zusammenhang der erwähnten Kerne mit der Punktsubstanz zu verfolgen. Die Knoten sind hier tonnenförmig, und durch dieselben laufen dunkler gefärbte Fibrillen, d. i. die Nervenfibrillen ohne jede Verästelung und ohne jede sichtbare Endigung; zwar ist es an allen abgebildeten nicht sichtbar, dass sie ohne Endigung weiter laufen, aber wenn man die Lage derselben mit einander vergleicht und dazu noch diejenigen nimmt, welche als durch den ganzen Knoten hindurchgehend abgebildet sind, so muss man zu dem erwähnten Schlusse kommen; übrigens habe ich an etwas dickeren Schnitten noch mehrere ununterbrochen durch das Ganglion hindurchlaufende Fibrillen zu verfolgen vermocht.

Über das Verhältnis der Nervenfibrillen zu der übrigen Punktsubstanz giebt uns dieselbe Figur eine Anschauung. Um jede Nervenfibrille ist ein dichtes Geflecht dünnster Fäserchen zu sehen, welche in einer homogenen, auch etwas färbbaren Substanz liegen. So viel ich weiß, hat über ein solches Umflechten der Nervenfibrillen durch einen verdichteten Filz der Glia substanz noch Niemand berichtet. Welche Bedeutung dieser Erscheinung zukommen soll, weiß ich nicht zu sagen, gewiss aber ist sie in irgend welcher Beziehung zu der regelmäßigen Anordnung der Nervenfibrillen; gewiss hat sie nicht die Rolle den Reiz in der Art, wie die Nervenfibrillen, zu leiten. Vielleicht sollte man an eine der Neuroglia spezifische Funktion denken, welche nur in dem Ganglion als einem Centralorgane geschieht, im Gegensatz zu den bloß leitenden Verbindungsbahnen.

Als die fünfte und sechste Schicht des ersten Ganglion gelten mir die proximalen bipolaren Zellen mit langen horizontalen Fortsätzen und die proximalen Neurogliazellen. Es gilt von diesen Zellen

Alles was ich schon oben von den Zellen der distalen Schicht gesagt habe; nur darin besteht der Unterschied, dass diese Zellen weit spärlicher sind als die der distalen Zone. Es hat den Anschein, dass die Neurogliazellen nur deshalb in der Punktsubstanz selbst nicht vorkommen (es giebt nur da und dort eine versprengte Zelle in derselben), dass sie dort irgend einem physiologischen Vorgange im Wege stehen würden, dass sie deshalb aus der Punktsubstanz ausgeschieden sind, um eine bestimmte Struktur derselben durch ihre Form oder vielleicht auch durch ihre Thätigkeit nicht zu stören. Es wird dadurch, falls meine Erklärung die richtige ist, auf eine ganz spezifische Funktion der Ganglien hingewiesen.

Ich habe mich viel bemüht mir eine Theorie über die Funktion des eben beschriebenen Ganglion, das ich mit CLAUS¹ und BERGER² als Retina betrachte, zu machen, aber umsonst. Wenn ich meine Beobachtungen über dieses Ganglion bei verschiedenen Arthropoden resumire und das hervorhebe, was in demselben allgemein vorhanden ist, so ist der Bau dieses Ganglion wie folgt: In der Mitte desselben ist die Schicht der Nervenknotten aus palissadenartig geordneten, mit Punktsubstanzgeflecht umsponnenen Nervenfibrillen; mehrere Fibrillen sind immer einander genähert und bilden einen Nervenknotten. In der Schicht der Nervenknotten ist ein dichtes Punktsubstanzgeflecht.

Über und unter dieser Schicht liegt eine Zellenschicht, zu welcher wahrscheinlich die Punktsubstanz der Nervenknottenschicht gehört. In dieser Zellenschicht oder über derselben sind zu beiden Seiten des Ganglion lange horizontale Fasern, deren Zellen in ihrer Ebene liegen. Zwischen diesen Fasern laufen auch gleichgerichtete Nervenfibrillen, sowohl über wie auch unter dem Ganglion, welche früher oder später in das Ganglion hineintreten.

Wie man sieht, giebt es in dem Ganglion keine Stelle, wo die leitenden Fibrillen etwa endigen würden, oder wo benachbarte Fibrillen auf irgend eine Art auf einander wirken könnten. Eine jede Fibrille läuft entweder geraden Weges oder unter einer Krümmung durch das Ganglion; geschieht also die Leitung nur innerhalb der Fibrille, so kann dem Ganglion keine aktive physiologische Rolle zugeschrieben werden; man wird dadurch an die Theorie von BETHE³ unwillkürlich erinnert, welcher den »Nervencentren« jede aktive Rolle

¹ Arb. Zool. Inst. Wien. VI. 1886.

² Ebenda. II. 1879.

³ Biol. Centralbl. 1898.

(etwa der Reservoirs der Reize u. Ä.) abspricht und glaubt, dass zwischen dem Sinnesorgan und dem Muskel (oder anderem Endorgane) eine ununterbrochene Verbindung besteht. Die Fibrillen laufen auch wirklich — BETHE's Theorie gemäß — der Art, dass andere Kombinationen derselben in das Ganglion, andere aus demselben heraus führen, dass also wirklich eine Umschiebung derselben in dem Ganglion geschieht; ob aber BETHE's Theorie in ihrer Generalisirung richtig ist, das als gewiss anzunehmen, kann ich mich doch noch nicht entschließen. Ich glaube, dass hier der Punkt ist, wo man weitere anatomische und physiologische Untersuchungen anknüpfen muss.

Eines muss ich noch hervorheben. Keine Nervenfasern, welche aus dem Retinalganglion kommt, geht direkt in das Gehirn oder sogar zu einem peripheren Organ (Muskel, Drüse u. Ä.). Alle Fasern, welche das erste Ganglion verlassen, müssen erst durch ein zweites hindurchgehen, und die größte Zahl derselben noch durch ein drittes und viertes Ganglion. Ich glaube, dass eine Verfolgung der Fibrillen auch in diesen Ganglien viel von dem erklären wird, was mir durch das Studium des ersten nicht klar geworden ist. Etwas habe ich schon früher über diese Ganglien berichtet; es wird mir vielleicht möglich sein, später auch auf dieselben noch einmal einzugehen.

V. Die erste Kreuzung der Nervenfasern.

Die Fasern, welche aus dem Retinalganglion ins zweite Ganglion laufen, kreuzen sich bekanntlich in jedem zusammengesetzten Auge, und zwar nur in der Horizontalebene, so dass die von rechter Seite des ersten Ganglions zur linken des zweiten und umgekehrt ihre Richtung nehmen. Ich habe darauf hingewiesen¹, dass die Bedeutung dieser Nervenkreuzung in verschiedener Länge der sich kreuzenden Fasern besteht, wodurch sich verschiedene Eigenthümlichkeiten bei vielen Arthropoden erklären lassen; ferner habe ich dem Längensunterschied der Nervenfasern physiologische Bedeutung zugeschrieben. Bereits in jener Abhandlung habe ich auf die eigenartigen Verhältnisse der Nervenkreuzung bei *Squilla mantis* hingewiesen; ich will sie jetzt näher beschreiben.

Auf einem Vertikalschnitte durch den ganzen optischen Tractus sieht man, dass das Retinalganglion in seiner Form den Umrissen der Basalmembran des Auges folgt; in der Mitte, der Vertiefung des Auges gegenüber, ist es abgeflacht, an den beiden Enden scharf

¹ Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. 1899.

gekrümmt. Das zweite Ganglion (welches ich Ganglion opticum benannt habe) ist ungemein stark gekrümmt und mit seiner Achse gegen diejenige des Retinalganglions etwa unter 45° geneigt. Ich gebe von demselben eine in ihren Umrissen nach der Camera gezeichnete, sonst aber schematisirte Abbildung in Fig. 3. Die Fig. 2 zeigt uns auch einen sagittalen Schnitt durch den optischen Tractus von Squilla, aber mehr gegen die innere Seite des Augenstieles hin; es ist dort nur ein Theil des zweiten Ganglions zu sehen. Auf diesen Figuren sieht man, dass an beiden Seiten die Ganglien mit Nervenfasern verbunden sind, wogegen die Mitte leer bleibt (resp. querdurchschnittene Fasern aufweist). Diese seitlichen Nervenfasern, welche auf den Vertikalschnitten in ihrer ganzen Länge zu verfolgen sind, fehlen bei anderen Arthropoden gänzlich; bei diesen werden durch Vertikalschnitte alle Fasern mehr oder weniger quer durchgeschnitten, was leicht zu begreifen ist, da die Vertikalebene die Kreuzungspunkte dieser Fasern enthält; alle sind also gegen dieselbe geneigt; die oberen und die unteren Fasern von Squilla machen also kein Chiasma.

Betrachten wir einen Horizontalschnitt durch den Augenstiel, und zwar einen Schnitt durch die Mitte des Ganglions (Fig. 1), so finden wir Verhältnisse, welche ganz analog denen sind, welche auch bei anderen Arthropoden zu beobachten sind: man sieht, dass das Retinalganglion in dieser Ebene einen kreisförmigen Bogen bildet, und dass das zweite Ganglion auch in dieser Ebene sehr schief gegen das erste geneigt ist, ihm eine konvex gebogene Fläche zukehrt und auf einer Seite dick, auf der anderen dünner endet. Die beiden Ganglien sind durch Nervenfasern verbunden, welche ein ganz normales Chiasma bilden. Man sieht auch den ungemein deutlich ausgesprochenen Unterschied in der Länge der Nervenfasern.

Der Tractus opticus von Squilla mantis unterscheidet sich also von demjenigen anderer Arthropoden darin, dass es hier außer dem in der Mitte desselben verlaufenden ganz normalen Chiasma noch zwei Nervenbündel giebt, eines nach oben, das andere nach unten von dem Chiasma, welche ungekreuzt vom ersten zum zweiten Ganglion verlaufen. Es besteht darin also ein morphologisch begründeter Gegensatz zwischen den Augen von Squilla und anderer Arthropoden. Es ist aber nicht zu schwierig, diesen Gegensatz aufzuheben. Man beachte, dass das erste Ganglion der Form der Basalmembran des Auges folgt, auf Vertikal- wie Horizontalschnitten. Die äußere Form des Auges bringt es nun mit sich, dass das erste Ganglion sehr in die Fläche entwickelt ist; es enthält ja so viele Nervenknotten wie

das Auge Ommatidien, und die Knoten sind ziemlich weit von einander. Das zweite Ganglion dagegen ist sehr zusammengedrängt, die Nervenknotten liegen in demselben dicht beisammen, und deshalb wird dieses Ganglion von dem ersten nach oben und nach unten weit überragt. Die Fasern müssen also aus dem ersten Ganglion in das zweite schief von oben resp. unten gegen die Mitte laufen. Die Kreuzungsebene, wenn sie auch vorhanden wäre, müsste also eine sehr geneigte sein. Das erste Ganglion bildet ferner in seinen oberen und unteren Partien auf Horizontalschnitten einen sehr kleinen Kreisbogen, seine rechte und linke Seite sind nahe an einander; wenn also eine Kreuzung der Fasern in diesen Partien stattfinden würde, so könnte sie nur unter einem sehr spitzen Winkel geschehen; falls aber eine solche Kreuzung stattfindet, so ist sie gar nicht zu beobachten, da sie durch den wellenförmigen Verlauf der Nervenfasern verwischt würde. Es ist aber auch in diesen Randpartien keine Kreuzung der Nervenfasern mehr nöthig, falls durch dieselbe ein bestimmter Längenunterschied der Nervenbahnen zu Stande gebracht werden kann; es leistet hier dasselbe die große gegenseitige Neigung der beiden Ganglien, welche an ihren Enden (im Vertikalschnitte) fast 180° beträgt. Die Längenzunahme von einer Nervenfasern zu einer anderen, mehr nach außen liegenden, ist hier also groß genug auch ohne jede Kreuzung. Die beiden ungekreuzten Nervenbündel sind also einfach durch die Verlängerung der vertikalen gegenüber der horizontalen Augenachse zu erklären¹.

Ich betone im Vorhergehenden immer den Längenunterschied der Nervenfasern in dem eben besprochenen Chiasma. Ich habe nämlich meine letzte Abhandlung² dem Beweise gewidmet, dass die Nervenkreuzungen in den Augenganglien der Arthropoden darin ihren Grund haben, dass die verschiedenen Nervenbahnen, durch welche zwei Augenganglien verbunden sind, verschieden lang sind, und dass diese Längendifferenzen der Verbindungsbahnen ihre physiologische Bedeutung haben. Obwohl ich den numerischen Betrag dieser Längen-

¹ C. CHUN zeichnet in seiner Abhandlung »Leuchtorgane und Facettenauge« Taf. XX, Fig. 8 ähnliche ungekreuzte Nervenbündel von einem Sergestiden. CHUN hat sich für die nervösen Centra des zusammengesetzten Auges weniger interessirt und hat also nicht angegeben, ob sich derlei ungekreuzte Fasern auch anderswo finden und welche Bedeutung ihnen zukommt. Mir ist es leider unmöglich, aus der Abbildung, die er da giebt, und aus den sie begleitenden Worten mir eine Anschauung darüber zu machen, ob hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Squilla* vorhanden sind

² l. c.

differenzen damals anzugeben nicht vermocht habe, habe ich doch nachgewiesen, dass der Bau der Nervenkreuzung überall sich so verhält, dass es zu einer frappanten Differenz in der Länge der kürzesten und der längsten Fasern kommt. Auch diesmal vermag ich noch nicht das Gesetz anzuführen, nach dem die Nervenbahnen an Länge zunehmen. Die große Anzahl der in die Kreuzung eintretenden Fasern macht jede detaillirte Messung unmöglich. Ich habe bei *Squilla* gegen 3000 Ommatidien gezählt; wenn im Chiasma eben so viel Fasern vorhanden sind, wie zwischen dem Auge und dem ersten Ganglion, so muss deren Anzahl siebenmal größer sein als diejenige der Ommatidien; man begreift die Komplieirtheit des ganzen Innervationsapparates, wo 21 000 Fasern vorhanden sind, und die Unmöglichkeit der Aufgabe in demselben das Gesetz aufzufinden, nach welchem die Länge von Faser zu Faser zunimmt. Ich kann also diesmal nichts mehr als wieder auf die großen Differenzen hinweisen, welche zwischen den Extremen bestehen. Auf dem Horizontalschnitte misst die kürzeste Faser (durchschnittlich) 55 Theile, die mittlere 150, und die längste 250 Theile und ist also viermal so lang als die kürzeste. Zwischen diesen Extremen ist dann eine ununterbrochene Reihe von Übergängen. Die Differenz in der Länge besteht aber nicht nur in den Nervenbahnen einer Horizontalebene, sondern ist auch in der Vertikalebene vorhanden, trotzdem hier kein Chiasma zu sehen ist; hier ist sie durch die geneigte Lage der beiden Ganglien verursacht. Die Längendifferenzen bestehen also nicht nur in der Ebene, sondern im ganzen Raume, und es ist als sehr wahrscheinlich anzunehmen, dass diese Differenzen andere sind, je nach der Richtung im Raume, in welcher wir sie von einer Nervenfaser aus messen würden, denn die Krümmung ist kaum in allen Ebenen dieselbe; der Übergang von einer Nervenbahn zu einer anderen würde dann also durch einen ganz bestimmten numerischen Beitrag der Längenzunahme resp. der Längenabnahme charakterisirt.

Auf Grund eines solchen Baues der Leitungsbahnen können wir uns schon eine allgemeine Vorstellung über deren Funktion machen; ich schließe dabei der Einfachheit wegen die Nervenfasern zwischen den Retinulazellen und dem ersten Ganglion aus, obwohl auch diese ganz bedeutende Längenunterschiede aufweisen.

Ich lasse im Folgenden auch ganz außer Betracht, dass die Nervenbahnen kaum im zweiten Ganglion ein Ende haben, sondern dass sie wahrscheinlich — wie es im ersten Ganglion der Fall ist — durch dasselbe in bestimmten Richtungen hindurchgehen und weiter

laufen, und nach vielen Krümmungen endlich an ein Endorgan, so z. B. an einen Muskel gelangen; denn wenn ein regelmäßiger Längenunterschied vor dem zweiten Ganglion besteht, so besteht er auch weiter, trotzdem er dort noch anders modificirt werden kann; es genügt also ihn nur in der Strecke zwischen dem ersten und zweiten Ganglion zu beobachten und das zweite Ganglion als ein Endorgan (resp. als ein Centrum) zu betrachten.

Nehmen wir also zuerst an, dass im ganzen Gesichtsfelde eines zusammengesetzten Auges eine und dieselbe Veränderung stattfindet, welche auf das Sehorgan als adäquater Reiz wirken kann (z. B., dass auf einmal die Länge der Lichtwellen sich umgewandelt hat), so wird dieser Reiz von den Retinulen in demselben Augenblicke aufgenommen, aber in das zweite Ganglion gelangt er nicht als ein einheitlicher Reiz, sondern als eine Reihe von Impulsen, welche in Intervallen hinter einander folgen, die gar nicht durch den Reiz, sondern nur durch die Längendifferenzen der Nervenbahnen bestimmt und ihnen proportional sind. Diese Intervalle sind also nur von dem Bau des Tractus abhängig, sie sind für das Auge specifisch. Wenn also statt der Lichtveränderung eine elektrische, mechanische oder chemische Veränderung auf die percipirende Schicht des Auges in einem Momente einwirken würde, so würde diese Veränderung im zweiten Ganglion auf dieselbe Weise empfunden sein, wie die Lichtveränderung; nur etwa die Intensität möchte eine andere sein.

Wenn nun nicht im ganzen Sehfelde, sondern nur in einem Theile desselben eine als adäquater Reiz wirkende Veränderung vor sich geht, so wird sie im zweiten Ganglion durch eine Reihe von Impulsen angezeigt, deren Intervalle je nach dem Orte, wo der Reiz stattgefunden hat, sich unterscheiden würden; wenn also die Veränderung rechts stattfinden würde, so würden diese Intervalle andere sein als bei einer links, oben oder unten erfolgten Veränderung, da die Längenunterschiede der Nervenbahnen an diesen Orten kaum als gleich anzunehmen sind. Es muss die Anzahl der Ommatidien, die durch den Reiz getroffen werden sollen, nicht gerade groß sein; ja, wenn der momentane Reiz nichts mehr als nur ein Ommatidium treffen würde, so empfindet ihn das zweite Ganglion doch als eine Reihe von Veränderungen, da aus einem Ommatidium sieben Nervenfasern centripetal den Reiz leiten. Jeder momentane Reiz also, erstreckt er sich über das ganze Auge oder ist er nur auf einen Theil desselben begrenzt, wird im Centrum als eine bestimmte Reihe von Veränderungen empfunden.

Stellen wir uns endlich den komplicirteren Fall vor, dass sich nämlich ein Punkt vor dem zusammengesetzten Auge bewegt, so kann uns auch in diesem Falle kaum etwas hindern, im zweiten Ganglion (im Centrum, im Endorgane) periodische Veränderungen anzunehmen, welche der lokalen Veränderung des Punktes entsprechen. Denn wie wir oben aus einander gesetzt haben, kann man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das Verhältnis, in welchem die Nervenbahnen in allen Richtungen von einer Nervenfaser ab oder zunehmen, je nach der Richtung verschieden ist; wenn sich also ein Punkt mit derselben Geschwindigkeit in verschiedenen Richtungen vor dem Auge bewegt, so gelangen die Impulse nach dem Centrum nicht nur mit einer Phasendifferenz, welche der Geschwindigkeit der Bewegung und der Entfernung der lichtpercipirenden Elemente (Ommatidien) von einander entspricht, welche Bestimmungen in allen Richtungen der Bewegung gleich sind¹, sondern die Phasendifferenz ist noch durch das Verhältnis der Längenabnahme resp. Zunahme der Nervenfasern bestimmt, welches Element variabel ist je nach der Richtung der Bewegung. Durch diese Anordnung wird also jede Bewegung durch zwei Gruppen von Variablen bestimmt: eine Gruppe von äußeren Bedingungen (Geschwindigkeit, Acceleration) und durch eine der inneren Bedingungen, welche mit der Richtung der Bewegung variirt. Dass dabei auch die Bewegung in positiver von der in negativer Richtung von einander zu unterscheiden ist, bleibt bei dieser Erklärung selbstverständlich.

Kurz und gut, wir sehen, dass jede äußere adäquate Veränderung, die auf das Auge einen Reiz ausübt, als **periodische** (also nicht mehr räumliche, sondern zeitliche) Reihe von Veränderungen in das Ende der nervösen Bahn gelangt.

Obwohl diese meine Theorie nur die allgemeinen Verhältnisse beachtet, erlaubt sie uns doch, glaube ich, den Bau des Arthropoden- Auges besser zu verstehen. Auf Grund derselben ist es klar, warum die zusammengesetzten Augen hauptsächlich auf Veränderungen der Umgebung reagiren; es hängt dies also nicht nur mit dem Bau des percipirenden Apparates, sondern auch mit dem Bau der inneren Centren zusammen.

Ich bin auf diese Theorie rein induktiv gekommen; ich habe

¹ Es könnte hier auch an die Rolle verschieden gekrümmter Augen gedacht werden, wodurch das Problem komplicirter wird, ohne aber die Richtigkeit des hier entwickelten Gedankens zu berühren.

die Nervenkreuzungen beschrieben und dabei die Bemerkung gemacht, dass sie doch eine physiologische Rolle spielen müssen; es ist mir dabei der Gedanke eingefallen, ob diese Rolle nicht mit der Längendifferenz der Nervenfasern dieser Kreuzung zusammenhängt. Jetzt habe ich versucht zu zeigen, dass diese Annahme fruchtbar sein kann. Es hat mich bei diesem meinen Gedankengange sehr angenehm überraschen müssen, dass ich eine ganz auf denselben Grundlagen basirende Theorie schon entwickelt gefunden habe.

Es ist derselbe S. EXNER, der die Physiologie des Facettenauges fast neu begründet und weiter entwickelt hat, der eine ähnliche Theorie bei einer anderen Gelegenheit¹ entwickelt hat. S. EXNER versucht nämlich die Lokalzeichen des menschlichen Auges dadurch zu erklären, dass er annimmt, die Bahnen, welche aus einem jeden Stäbchen im Auge zu den Augenmuskeln führen, seien verschieden lang, so dass die Entfernung eines jeden Stäbchens von allen sechs Augenmuskeln für ein jedes Stäbchen charakteristisch und von den analogen Entfernungen anderer Stäbchen verschieden sei. EXNER ist auf seinen Gedanken aus theoretischen Betrachtungen gekommen; ich bin den umgekehrten Weg gegangen und bin auf einem anderen Gegenstande auf ganz ähnliche Gedanken geführt. Es kann dies, wenigstens subjektiv für mich, auch als ein Grund für die Wahrscheinlichkeit meiner Theorie dienen.

Ein Jeder, der unsere Theorie näher betrachtet, muss auf die Frage kommen, ob die beschriebene Anordnung der Nervenbahnen etwa auch anderswo zutrifft; denn es ist nicht wahrscheinlich, dass von derselben nur in einem einzigen Falle, dem des zusammengesetzten Auges, Anwendung gemacht würde. In wie fern diese Frage aber bejaht werden muss, bleibt speciellen Untersuchungen vorbehalten; man könnte dabei auf die verschiedenen Schichten der dendritischen Verzweigung der Neuriten in der Retina der Vertebraten kommen oder auch auf die Endigung des Opticus im Gehirn, wo R. CAJAL im vorderen Vierhügel z. B. nicht weniger als 15 Schichten unterscheidet, die wohl nicht alle für unsere Theorie in Betracht kommen können, doch aber in ihrem Sinne erklärt werden könnten; denn bisher ist mir unbekannt, dass Jemand es versucht hätte zu erklären, warum z. B. in der Retina des Menschen die Dendriten der CAJAL'schen Bipolaren mit den Endigungen der Ganglienzellen in mehreren Schichten in Kontakt kommen und nicht

¹ Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Theil. Wien 1894.

etwa diese Endigungen unregelmäßig durch die ganze Marksubstanz zerstreut sind.

Sei dem wie es da will, immer muss ich die Frage als der speciellen Lösung werth finden, ob nicht die von mir beschriebene eigenthümliche Anordnung der Nervenfasern unter mehrfachen Modifikationen auch für andere Sehorgane, als die zusammengesetzten Augen, charakteristisch sei, und wenn ich schon so weit gekommen bin, so kann ich auch die Frage aufstellen, ob die von mir beschriebenen Längendifferenzen der Nervenbahnen für das Sehorgan specifisch sind, oder ob sie auch bei anderen Sinnesorganen ihre Rolle spielen. Die Frage nach der specifischen Energie der Sinnesorgane würde hierdurch eine konkretere Basis gewinnen.

Pardubitz, im Januar 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Die zwei distalen Ganglien von *Squilla mantis* aus einem Horizontalschnitte gezeichnet. *R.G.*, Retinalganglion, aus der distalen Zellschicht und proximalen Punktsubstanz bestehend. Rechts treten aus demselben einige Nervenfaserbündel gegen das Auge. *N.K.*, Nervenkreuzung; auf diesem Schnitte sind überwiegend die rechts distal, links proximal laufenden Nervenfasern getroffen. Zu beiden Seiten der Nervenfasern liegen Ganglienzellen, zu dem zweiten Ganglion gehörig. Man beachte die geneigte Lage der beiden Ganglien, i. e. den großen Längenunterschied in der Entfernung der gekreuzten Enden der beiden Punktsubstanzmassen! *G.O.*, Ganglion opticum, das zweite optische Ganglion. Auch in demselben sind schon bei dieser Vergrößerung die palissadenartig angeordneten Nervenknoten sichtbar. Aus dem Ganglion laufen dann proximalwärts Nervenfasern gegen das dritte optische Ganglion. Nach Camera gezeichnet. LEITZ, Obj. 3, Oc. 1.

Fig. 2. Ein Vertikalschnitt durch das Auge und die beiden distalen Ganglien von *Squilla mantis* schematisirt (die Umrisse nach der Camera gezeichnet). Man sieht die Zweitheilung des Auges (*Om*) durch eine Vertiefung in der Mitte bei *T* angedeutet, die Krümmung der beiden Augenhälften in der Vertikalebene den Verlauf der Nervenfasern zwischen dem Auge und dem ersten Ganglion (*N_I*), dann derjenigen zwischen dem ersten und zweiten Ganglion; das erste Ganglion (*G_I*) ist, dem Auge ähnlich, in zwei Hälften gesondert; dieselben sind mit horizontalen Nervenfasern in der Mitte verbunden. Aus dem zweiten Ganglion (*G_{II}*) ist hier nicht die Mitte, sondern eine mehr seitliche Partie getroffen; man sieht auch hier den großen Längenunterschied der Nervenfasern *N_{II}*. Die Punkte im ersten Ganglion sollen die Lage der Nervenknoten in demselben veranschaulichen. Etwa 10mal vergrößert.

Fig. 3. Die ersten drei Ganglien von *Squilla mantis*. Die Umrisse

derselben, sowie die Richtung der Nervenfasern nach Camera gezeichnet, sonst schematisirt. *G_I*, erstes Ganglion, welches distal mit einer dicken Schicht von Zellen bedeckt ist (*Z.B.*), proximal von demselben liegt die Punktsubstanz des Ganglions. Das zweite Ganglion (*G_{II}*) ist hier in der Mitte getroffen und man sieht seine schiefe Lage gegenüber dem ersten. Auch das dritte Ganglion ist gegen das zweite geneigt. 14mal vergrößert. REICHERT, Obj. 1a, Oc. 1.

Fig. 4. Drei Nervenknoten (*K.n*) aus dem ersten Ganglion von *Stenobothrus*. Von den Ommatidien kommen die Nervenfibrillenbündel (*N.b*), welche, nachdem sie durch die Schicht der Zellen (*K.o*) hindurchgegangen, in die Nervenknoten eintreten. Dort werden sie von einem dichten Neurogliagespinnst umflochten; an einigen sieht man, wie sie durch die ganze Punktsubstanz hindurchlaufen, um am anderen Ende wieder herauszutreten, andere sind wieder während ihres Verlaufes in dem Nervenknoten schief durchgeschnitten. In der Mitte der Nervenknoten liegen die Kerne *Km*. Am proximalen Ende der Punktsubstanzmasse liegen die Neurogliakerne *K.u*. *N.b.u* sind die Nervenfibrillen, welche in das zweite Ganglion laufen. Camerazeichnung. Homog. Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 1.

Fig. 5. Eine Retinulazelle aus dem Ommatidium von *Squilla*. *N.f* ist die Nervenfaser, welche bis hinter den Kern der Retinulazelle (*K*) zu verfolgen ist. In dieser Nervenfaser sind bei *N.f* und auch distalwärts die Fibrillen zu sehen. Um den Kern der Zelle ist ein helles Feld (*F*) mit einer sehr feinen Maschenstruktur. *P*, Pigmentkörnchen, in den Ecken der Maschen angehäuft. Homog. Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 1. Camerazeichnung.

Fig. 6. Eine Partie aus dem ersten Ganglion von *Squilla mantis*. Die Kerne (resp. Zellen) und die Pigmentschollen sind nicht gezeichnet. *Nb*, Nervenfibrillenbündel, aus den Ommatidien kommend, analog den *N.b* in Fig. 4. An der Stelle *V* treten die Nervenfibrillen aus einander, einige nehmen hier eine horizontale Richtung an, andere gehen direkt proximalwärts in den Knoten *Kn*, um bei *N.b.u* wieder herauszutreten. *H.f* sind obere Horizontalfibrillen, welche theils aus *N.b* und anderen analogen Bündeln stammen, theils vielleicht auf besondere Zellen zurückzuführen sind (cf. Fig. 7). Bei *N.g* und *K.n* ist das Neurogliageflecht sichtbar. Homogene Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 1. Camerazeichnung.

Fig. 7. Eine Partie aus dem ersten Ganglion von *Homarus*. *o.g.z*, obere Neurogliazellen, mit langen verzweigten Fortsätzen; *o.h.f*, obere horizontale Faser (Nervenfaser?), von einem Neurogliageflecht umgeben; *i.g.z*, innere Schicht der Neurogliazellen, mit dem Neurogliageflecht der darunter liegenden Punktsubstanz zusammenhängend. *P.s*, Punktsubstanz, welche aus dem Neurogliageflecht, aus den Nervenknoten (*n.K*), und den dieselben hindurchtretenden Nervenfasern besteht. Distalwärts sind die Nervenfasern abgeschnitten, nur bei *H* ist eine zu sehen. Proximalwärts treten die Nervenfasern in ein Bündel zusammen. Dort sieht man auch eine untere Horizontalfaser (*u.h.f*) und untere Neurogliazelle (*u.g.z*). Homogene Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 1. Camerazeichnung. (Die Punktsubstanz ist ein wenig schematisirt.)

Fig. 8. Der Augenstiel von *Squilla mantis*; seitliche Ansicht. Etwa zweimal vergrößert.

Fig. 9. Querschnitt durch ein Ommatidium von *Squilla mantis*. *N.f* sind die Nervenfasern, welche in Fig. 5 im Längsschnitte zu sehen sind; dieselben sind vom schaumigen Protoplasma (*P*) der Retinulazellen umgeben. *Pg* ist das Pigment, es liegt theilweise in dem Protoplasma der Zellen zerstreut,

am meisten aber einen dicken Beleg um das Rhabdom bildend. *Rh*, Rhabdom mit dunkler centraler Achse, von der verzweigte Äste zur Peripherie derselben führen. Der Querschnitt geht durch die Retinulazelle etwa in der Höhe *F.G* in der Fig. 5. Homogene Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 1. Camerazeichnung.

Fig. 10. Drei Retinulen von Homarus im Querschnitte. In der Mitte jeder Retinula liegt das Rhabdom; bei *c*, welche Retinula mehr distalwärts getroffen ist, laufen aus der Achse des Rhabdoms sieben Äste zwischen die sieben Retinulazellen; bei *b*, wo der Schnitt die Retinula tiefer getroffen hat, sind diese Äste dünner; auf den Enden dieser Äste sieht man eine Verdickung oder Verzweigung, welche offenbar mit der Abrundung der Retinulazellen an diesen Stellen zusammenhängt. Bei *a* ist die Retinula am tiefsten getroffen. Von dem Rhabdome sieht man hier nur die Achse und dann dünne Schüppchen an der Peripherie jeder Retinulazelle. Die dunklen Punkte in jeder Retinula sind die quergeschnittenen Nervenfasern. ZEISS, F, Oc. 1. Camerazeichnung.

Fig. 11. Die Nervenfasern aus der Retinulazelle in Fig. 5 (aus der Stelle *N,f*), mehr vergrößert. *N.g*, Neuroglia; *N.f*, die Nervenfibrillen dieser Nervenfasern. Homogene Immers. REICHERT, Nr. 19, Oc. 4. Camerazeichnung.



Fig. 1.

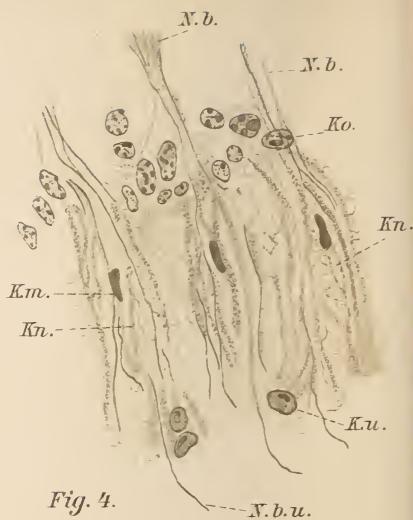


Fig. 4.

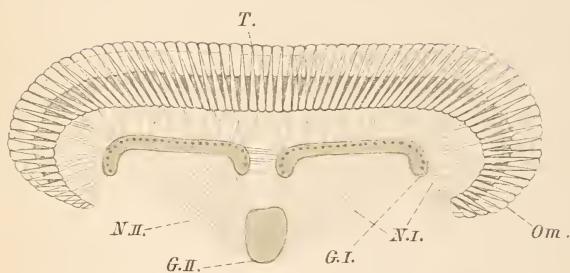


Fig. 2.

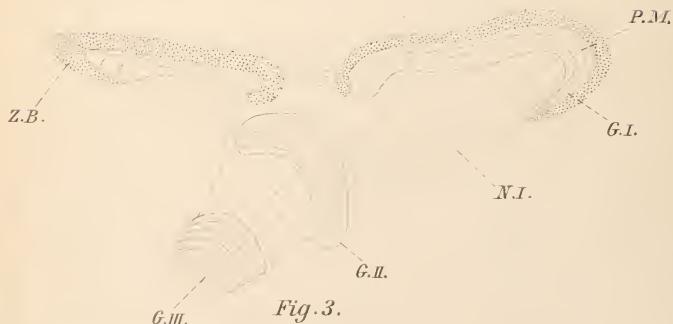


Fig. 3.

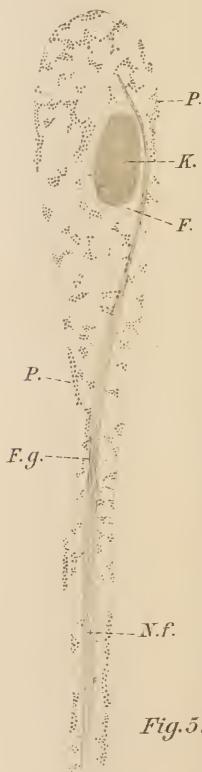


Fig. 5.

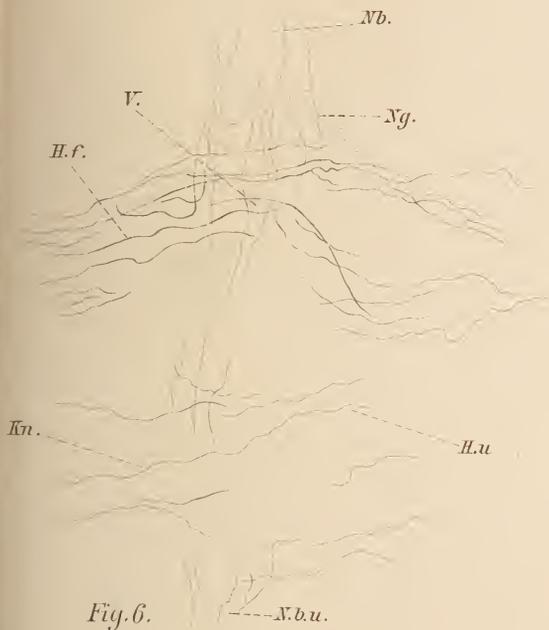


Fig. 6.

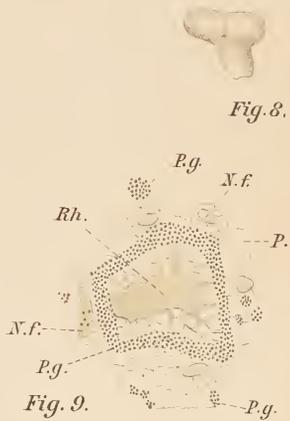


Fig. 9.



Fig. 8.



Fig. 10.

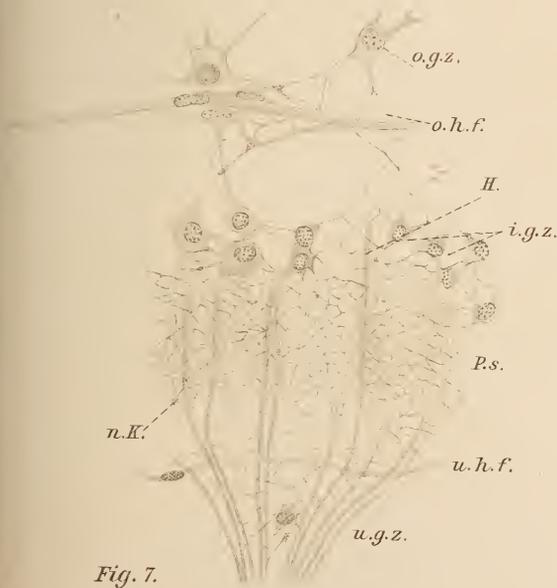


Fig. 7.



Fig. 11.



Fig. 1.

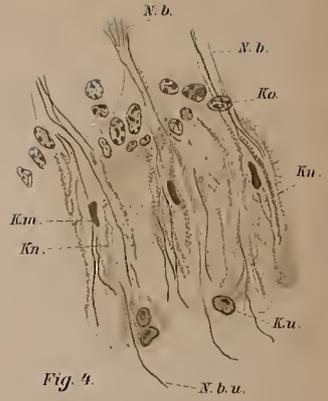


Fig. 4.

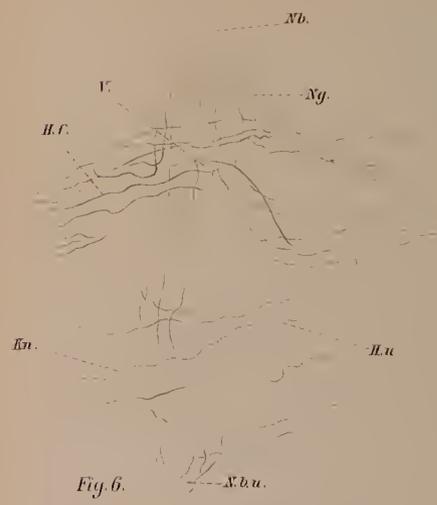


Fig. 6.



Fig. 9.

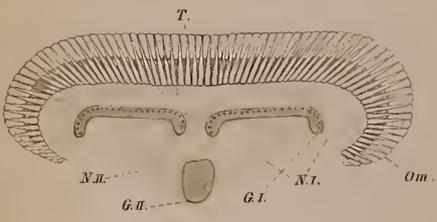


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 5.

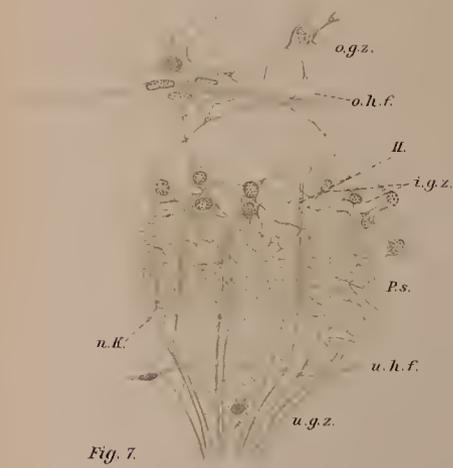


Fig. 7.



Fig. 10.



Fig. 11.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1899-1900

Band/Volume: [67](#)

Autor(en)/Author(s): Radl Em.

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Arthropoden. 551-598](#)