

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

VII. Von den Arthropoden-Augen.

Von

Dr. Richard Hesse,

a. o. Professor an der Universität Tübingen.

Mit Tafel XVI—XXI und 2 Figuren im Text.

Die Vermuthung GRENACHER's, dass die auf einander geschichteten Plättchensätze in der Retina der Heteropoden mit dem Rhabdom im Komplexauge¹ der Arthropoden zu vergleichen seien, hatte mir den Gedanken nahe gelegt, ob sich nicht umgekehrt in den Selbststäbchen der Arthropoden dieselben Elemente möchten nachweisen lassen, wie ich sie in den recipirenden Elementen der Heteropoden-Retina gefunden habe. Die darauf gerichteten Untersuchungen führten mich bei einigen Formen bald zu einem positiven Resultat. Meine ursprüngliche Absicht aber, diese ersten wenigen Ergebnisse meiner Arbeit über Molluskenaugen als Anhang beizufügen, musste ich bald fallen lassen. Denn bei der Ausdehnung einer Thiergruppe wie die Arthropoden und bei der Vielgestaltigkeit der Augen bei denselben musste sich eine Untersuchung, die Anspruch auf einige Überzeugungskraft machen wollte, auf ein sehr großes Material stützen und möglichst alle Formen einbeziehen. Ich habe versucht, diesem Ideale

¹ Ich gebrauche hier, wie schon früher (1900), synonym mit »zusammengesetztes« Auge den bequemen Ausdruck Komplexauge, für die Einzelaugen eines solchen den Ausdruck »Omma«, beides nach einem Vorschlage, den mir Herr Dr. TH. BEER machte. Diese Bezeichnungen sind durchaus nicht misszuverstehen und werden sich bei ihrer Kürze leicht einbürgern. Das Wort »Stäbchen« ist für so verschiedenartige Gebilde im Gebrauch, dass man ihm eine feste morphologische Bedeutung nicht beilegen kann. Ich wollte es Anfangs ganz vermeiden, sah aber bald, wie schwierig das ist. So bemerke ich denn im Voraus, dass ich die verschiedenen so bezeichneten Bildungen nicht für homolog betrachtet wissen möchte.

nahe zu kommen; wie weit ich von ihm entfernt geblieben bin, kann wohl Niemand deutlicher empfinden als ich selbst. Zu den Untersuchungen über die Einzelheiten des Baues der recipirenden Endorgane ist nur sorgfältig konservirtes Material brauchbar; und dieses ist bei Thieren, die uns in unserer Heimat nicht erreichbar sind, nicht leicht zu erhalten. Auf die Berücksichtigung von *Limulus*, von *Peripatus* u. A. musste ich aus diesem Grunde verzichten. Aber auch abgesehen davon giebt es noch Manches nachzuuntersuchen, und noch viele Lücken auszufüllen. Ein anderer Forscher mit anderem Gesichtskreis dürfte noch reiche Ernte finden auf dem Gebiet, das ich, von ganz bestimmter Fragestellung ausgehend, durchgearbeitet habe. Die Überzeugung habe ich jedoch, dass die Einheitlichkeit im Bau der recipirenden Endorgane im Arthropodenaug durch diese Arbeit sichergestellt ist, und hoffe auch den Leser davon überzeugen zu können.

Obwohl entsprechend dem Endziele, das sich im Verlaufe dieser Untersuchungsreihe für die Bearbeitung herausgestellt hat, der Hauptton auf die Erforschung des Baues der recipirenden Elemente gelegt ist, haben sich doch nebenbei eine Anzahl von neuen Thatsachen ergeben, die zur Berücksichtigung aufforderten. Die Einheitlichkeit der Behandlung hat zwar unter dem Einbeziehen morphologischer Fragen gelitten, dagegen hat die Arbeit an Inhalt gewonnen. Besonders das Kapitel über die Stirnangen der Insekten bietet solcher neuer Thatsachen eine reiche Menge, trotzdem eine vor Kurzem erschienene Publikation über das gleiche Thema Einiges über diese bisher sehr vernachlässigten Gebilde schon mitgetheilt hat.

Bei der Beschaffung des Materials hatte ich mich von so vielen Seiten freundlicher Hilfe zu erfreuen, dass ich nicht Alle im Einzelnen aufzählen kann. Ich nenne nur einige Herren, welche mich durch besondere Liebenswürdigkeit zu großem Danke verpflichtet haben: Prof. Dr. BLOCHMANN (Tübingen), Dr. FICKERT (Tübingen), mein Bruder P. HESSE (Venedig), Konservator J. KOSSEL (Rovigno), Dr. LANGE (Tübingen), cand. MAIER (Tübingen), Dr. W. MICHAELSEN (Hamburg), Oberlehrer Dr. C. SCHAEFFER (Hamburg), Dr. E. SCHWARTZE (Tübingen) und Prof. Dr. W. VOIGT (Bonn). Ihnen allen meinen herzlichsten Dank.

Methodik. Für die Konservirung leistete mir Sublimat-Essigsäure wiederum vorzügliche Dienste, da sie besonders die fibrillären Strukturen sehr gut erhält. Die Hauptschwierigkeit bietet sich bei der Schnittanfertigung durch die Härte des Chitins, wodurch eine Anfertigung feiner und feinsten Schnitte sehr erschwert

wird. Am meisten hat mir dabei ein Verfahren geholfen, das wohl schon von früheren Untersuchern, wenn auch nicht in solcher Ausdehnung, angewendet ist: die Loslösung der Weichtheile vom Chitin. An gut in absolutem Alkohol gehärteten Objekten lassen sich durch seitlichen Druck mit einem Messerchen die Weichtheile des Auges mitsammt der umgebenden Hypodermis von der Cuticula absprengen. Der Erfolg ist nicht überall gleich befriedigend: am leichtesten ist die Handhabung dieses Verfahrens bei Skorpionen und Spinnen; auch bei den Augen der Raupen und Phryganeidenlarven, bei den Stirn-Augen der Fliegen, Wanzen u. a., ja selbst bei den Komplexaugen von *Periplaneta* habe ich es mit Glück angewendet. Wo diese Methode versagte, wie bei größeren Komplexaugen, habe ich nach Einbetten in Paraffin die Cuticula mit einem Messerchen abgeschält und dann die Weichtheile aufs Neue eingebettet; für die Untersuchung des Komplexauges der Schmetterlinge, so weit sie dem Bau der Retinula nachgeht, ist dieser Weg sehr empfehlenswerth. Wenn wegen der Kleinheit des Objectes auch das nicht anzuwenden war, so musste wohl oder übel das Chitin mitgeschnitten werden. Dies wird wesentlich erleichtert durch Einbettung der Objekte in Celloidin-Paraffin nach der von FIELD und MARTIN (vgl. LEE und MAYER, Grundzüge der mikrosk. Technik, 1898, p. 108) angegebenen Weise; ich habe damit recht zufriedenstellende Ergebnisse, z. B. beim Auge des Hundeflohs und bei den Stirn-Augen der Libellen, bekommen.

Bei der Färbung der Schnitte hat mir wiederum für die Erkennung der Faserstrukturen in den Sehzellen die Färbung mit Eisenlack-Hämatoxylin nach M. HEIDENHAIN die besten Dienste gethan. Daneben habe ich mich besonders des DELAFIELD'schen Hämatoxylins bedient. Nicht selten stellte sich bei der Weiterbehandlung der Schnitte der Übelstand heraus, dass die chitinigen Theile sich lösteten und fortgespült wurden. Dem konnte vorgebeugt werden, indem nach dem Auflösen des Paraffins und dem Überführen der (auf das Deckglas aufgeklebten) Schnitte in absoluten Alkohol ein dünner Überguss von einer $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ procentigen Lösung von Photoxylin in Alkohol + Äther gemacht wurde; so gesichert wurden die Präparate entpigmentirt, gebeizt, gefärbt, differenzirt, und erst vor dem Aufhellen wurde das Photoxylin durch Einlegen in eine gleichtheilige Mischung von absolutem Alkohol und Äther wieder entfernt.

I. Das Medianauge der Crustaceen.

Durch die gründliche Bearbeitung, welche diese Augenform von CLAUS (1891) erfahren hat, ist es klar gestellt, dass wir es hier mit Augen zu thun haben, die in der Anordnung der Elemente mit den Augen der Tricladen völlig übereinstimmen. Sie werden auch von HARTOG, CLAUS' Vorgänger in der Untersuchung, sehr richtig mit den Augen von *Dendrocoelum lacteum* verglichen; freilich konnte HARTOG bei der damals ungenügenden Kenntniss sowohl der einen wie der anderen Augenform nicht wissen, wie weitgehend diese Übereinstimmung wirklich ist.

Es schien mir nun interessant nachzusehen, ob auch die Beschaffenheit der lichtrecipirenden Theile der Sehzellen eine völlige Gleichstellung beider Augenformen zulässt. CLAUS bezeichnet diese

Theile als Stäbchen, und zwar als cuticulare Stäbchen, und hält sie für eine Ausscheidung der Sehzelle. Das stimmt völlig überein mit der bisher fast allgemein angenommenen Anschauung, welche solchen Cuticularbildungen die Rolle zuschreibt, dass sie »die Übertragung der Lichtbewegung in Nervenbewegung vermitteln«. Nach den Ergebnissen meiner bisherigen Untersuchungen lag mir jedoch die Frage nahe, ob wir hier nicht einen Stiftchensaum vor uns hätten, wie bei den Planarien, dessen einzelne Stiftchen nichts Anderes sind als verdickte und vielleicht stofflich etwas veränderte Enden von Neurofibrillen, welche von der Nervenfasern in die Sehzelle einstrahlen. Dabei lagen mir vor drei Copepodenarten: *Eucalanus attenuatus* Dana (= *Calanella mediterranea* Cls.), *Enc. elongatus* Dana und *Calanus gracilis* Dana (= *Cetochilus longiremis* Cls.) und *Branchipus grubii* Dyb. Erstere waren in Sublimat-Essigsäure, der letztere in Pikrinschwefelsäure konservirt.

Die Untersuchung hatte das vermuthete Ergebnis: ich fand, dass das »Stäbchen« bei diesen Formen ein Stiftchensaum ist. Am deutlichsten zeigten das die Präparate von *Enc. elongatus*. Hier bekam ich am Rande einer Sehzelle einen sehr dünnen Schnitt, bei dem eine Zusammensetzung des Stäbchensaumes aus feinen Stiftchen völlig deutlich war (Fig. 1 b); die Stiftchen waren durch feinste Zwischenräume getrennt und setzten sich gegen das Innere der Zelle jedes in eine dünne Fibrille fort, so dass ein breiter Zug paralleler Fibrillen von dem Saum gegen den Zellkern zu geht; sie werden dann im granulirten Plasma undeutlich. An anderen Schnitten, welche durch die Mitte der Sehzellen gingen, konnte ich trotz der geringen Schnittdicke (3μ) die Zusammensetzung des Saumes aus Stiftchen zwar nicht mit der gleichen Deutlichkeit sehen, wohl aber eine entsprechende Streifung, besonders an der dem Zelleib zugekehrten Kante des »Stäbchens«, und in der Zelle wieder den Fibrillenzug (Fig. 1 a). So war auch das Verhalten bei *Enc. attenuatus* und *Cal. gracilis*, die in Bezug auf die Stiftchensäume der Sehzellen der erstgenannten Art sehr ähnlich sind; nur sind bei *Cal. gracilis* die Zellen selbst etwas schlanker als bei *Eucalanus*. Wir haben in diesen Fällen eine so enge Zusammenlagerung der Stiftchen, dass wir fast von einer Verwachsung sprechen könnten.

Ein merkwürdiges Gebilde in den Sehzellen von *Enc. elongatus* verdient noch unsere Aufmerksamkeit. Im Zellkörper liegt zwischen Kern und Stiftchensaum, dem ersteren genähert, ein bandförmiger, geschlängelter Binnenkörper (Fig. 1 bk) von homogener Substanz, der

sich vom Zellplasma scharf abhebt und für Farbstoffe mehr empfänglich ist als dieses. Er erfüllt in dieser Gegend die ganze Breite der Zelle und ist oft so scharf gebogen, dass er auf den Schnitten in einzelne Stücke getheilt scheint; ich bin zweifelhaft, ob er überhaupt verästelt ist; mindestens sind solche Verästelungen sehr spärlich; die in Fig. 1 a in der rechten Zelle scheinbar vorhandene kann auch durch eine scharfe Knickung nach oben vorgetäuscht sein. Die Regelmäßigkeit, mit der diese Bildung in allen Sehzellen vorhanden ist, und die gute Konservierung der sonstigen Elemente erlaubt nicht, ein Kunstprodukt anzunehmen. In den Sehzellen von *Euc. attenuatus* fehlt der Binnenkörper eben so regelmäßig, kommt jedoch bei *Cal. gracilis* wieder konstant vor, und liegt hier wie bei *Euc. elongatus* dicht unter dem Kern.

Ob dies Gebilde mit der Natur jener Zellen als Sehzellen etwas zu thun hat, ist eine schwierige Frage. Nothwendig ist es jedenfalls nicht, — denn sonst könnte es bei *Euc. attenuatus* nicht fehlen. Aber die Ähnlichkeit dieser Bildung mit Binnenkörpern, wie sie in den Sehzellen der Hirudineen und in den vermuthlichen Sehzellen der Lumbriciden vorkommen, lässt mich, trotz der gleichzeitigen Anwesenheit eines Stiftchensaumes, doch Bedenken tragen, jene Frage einfach zu verneinen. Weitere Untersuchungen über die Verbreitung ähnlicher Bildungen sind nöthig, um ein einigermaßen sicheres Urtheil zu ermöglichen.

Bei *Branchipus grubii* sind die »Stäbchen« anders gestaltet. Schon CLAUS giebt an, dass dieselben »überaus klein« sind. Es sind ganz schmale Säume von der Ausdehnung des sie tragenden Zellrandes, die sich mit Hämatoxylin dunkel färben. Genaue Untersuchung aber ermöglicht auch hier eine weitere Zerlegung (Fig. 2): der Rand des Saumes, welcher der Zelle zugekehrt ist, hat keine scharfe, geradlinig zusammenhängende Begrenzung, sondern lässt sich in einzelne Stiftchen auflösen, die jedoch nach außen verschmelzen. Auch hier lässt sich beobachten, dass jedes Stiftchen sich gegen das Zellinnere in eine Fibrille fortsetzt. Besonders in einer Zone, die an den Saum direkt anstößt und kaum breiter ist als dieser selbst, treten die Fibrillen deutlich hervor, weil zwischen ihnen hier keine Granulationen des Zellplasmas liegen, die weiter im Inneren der Zelle die Fibrillen theilweise oder ganz verdecken. Diese Zone kehrt sehr häufig in der Nachbarschaft der Stiftchensäume wieder; wir wollen desshalb zur Erleichterung der Beschreibung einen besonderen Namen für sie einführen: sie heiße Schaltzone, weil sie gleichsam zwischen

Zellkörper und Stiftchensaum eingeschaltet ist, und die Fibrillen sollen, so weit sie in ihr verlaufen, kurz als Schaltfibrillen bezeichnet werden — ein Name, bei dem nicht eine besondere Art von Fibrillen, sondern nur eine begrenzte Strecke der im Zellkörper verlaufenden Neurofibrillen zu verstehen ist.

Das feinfibrilläre Aussehen des Zellkörpers, welches durch die vom Stiftchensaum ausgehenden Fibrillen hervorgerufen wird, hat CLAUS bei *Estheria* schon beobachtet; er konnte im Inneren der Sehzelle »die feinstreifige Struktur durch die ganze Länge bis zum freien abgestumpften Endstück . . . verfolgen«. Eine Deutung dieses Baues giebt er nicht.

Wenn wir bei den untersuchten Formen das »Stäbchen« als einen Stiftchensaum erkannt haben, so ist zu vermuthen, dass bei der großen sonstigen Übereinstimmung im Bau, auch in den Medianaugen anderer Crustaceen das gleiche Verhalten vorliegt. Meine Untersuchung auf eine so breite Basis zu stellen wie CLAUS es gethan hat, mangelte mir Material und Zeit; auch war es nach dem, was CLAUS ermittelt hat, unnöthig.

Es ergiebt sich zum Schluss die Frage, mit was für Augenformen verwandter Thiergruppen man diese Augen vergleichen kann. Diese Frage ist um so wichtiger, als ja das Medianauge nichts Anderes ist, als das beim erwachsenen Thiere oft fortbestehende Auge des Nauplius; es verdient daher wohl eine gewisse Berücksichtigung, wenn man über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser typischen Crustaceenlarve spekulirt. So hat denn auch CLAUS die einzelnen Augenbecher des Naupliusauges mit den Punktaugen an den Scheitelplatten der Anneliden-Trochophora in Beziehung gebracht. Da der anatomische Aufbau des Crustaceenkörpers zweifellos auf eine Abstammung von annelidenartigen Vorfahren hinweist, so ist nach HATSCHEK's Vorgange häufig der Nauplius mit der Trochophora in Parallele gesetzt. Aber die Zahl der Vergleichspunkte, welche der Bau dieser beiden Larven bietet, ist außerordentlich gering. Desshalb muss man um so vorsichtiger an die Frage herantreten, ob man den Bau der Augen für eine solche Verwandtschaft ins Feld führen kann. Die Augen der Trochophora scheinen allerdings ganz ähnlich gebaut zu sein; der Unterschied, dass hier nur eine Sehzelle im Pigmentbecher steckt, beim Naupliusauge zahlreichere, hat kein Gewicht. Aber es ist wohl zu berücksichtigen, dass bei solch einfachem Bau eine unabhängige Bildung gleichgebauter Augen viel leichter denkbar ist als bei complicirterer Zusammensetzung; wir finden ähnlich gebaute Augen bei den eucephalen Dipterenlarven (vgl. unten), und ähnlich unter der Hypodermis liegende,

nur nicht von einem Pigmentbecher umgebene Sehzellen im Stirnauge mancher Poduren (vgl. unten). Schließlich könnten die Augen der Trochophora wie das Medianauge der Crustaceen beide eine Plathelminthen-Erbenschaft sein. — Wenn KORSCHOLT und HEIDER (1893) wegen der Inversion der Sehzellen im Nauplius-Auge an Beziehungen desselben zu den Mittelaugen des *Limulus* und der Skorpione, sowie zu den sog. Hauptaugen der Spinnen denken, so möchte ich dem nicht zustimmen. Jene letzteren Augenformen sind eben epitheliale Augen, deren Zellen im Epithelverband verharren, und gerade dadurch kommt es zur Inversion der Retina. Bei dem Medianauge der Crustaceen glaube ich eher eine Entstehung der Inversion in der Weise annehmen zu dürfen, wie ich sie bei den Hirudineen in allen Übergängen verfolgen konnte: aus der Epidermis ausgewanderte Sehzellen orientiren sich aus physiologischen Gründen mit ihren recipirenden Theilen gegen eine Pigmentansammlung, aus welcher dann durch Einkrümmung ein Pigmentbecher um die Zellen entsteht. Jedenfalls spricht das Fehlen jeglicher Verbindung der Sehzellenlage mit der Hypodermis bei den Naupliusaugen für diese Annahme.

II. Die Augen der Myriapoden.

Vor zwanzig Jahren schon ist die Untersuchung GRENACHER'S (1880) über die Augen dieser Thiere erschienen, und seitdem sind nur wenige kleinere Notizen über Myriapoden-Augen veröffentlicht, die eine von WILLEM (1892), eine zweite von ADENSAMER (1893) und ganz neuerdings bringt HEYMONS (1901) in seiner entwicklungs-geschichtlichen Untersuchung über die Scolopender auch einige Angaben über das fertige Auge. Alle vermögen sie nur geringfügige Ergänzungen und Verbesserungen den Ergebnissen des Meisters hinzuzufügen — das beste Zeichen wie vorzüglich und gründlich dieser seine Arbeit gethan hat. Meine Notiz hier reiht sich jenen dreien an und hat das gleiche Schicksal wie sie: sie bringt nur wenig Neues, und könnte ganz unterblieben sein, wenn nicht gerade in dem Punkte, der uns hier besonders interessirt, die GRENACHER'sche Untersuchung einer Ergänzung bedürfte: in der Erforschung der lichtrecipirenden Elemente in den Retinazellen. Hier allerdings sind gerade die Myriapoden ein Objekt von großer Wichtigkeit: sie lassen die Zusammensetzung ihrer »Stäbchen« mit vorzüglicher Klarheit erkennen, und die etwas wechselnde Beschaffenheit derselben in den verschiedenen Augentypen ist mit Leichtigkeit auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen. GRENACHER ist dies entgangen; in der damals allgemeinen Ansicht,

dass die »Stäbchen« Gebilde cuticularer Natur seien, hatten ihn seine Untersuchungen am Arthropoden-, speciell am Insektenauge, wo sich dies besonders aufdrängt, bestärken müssen; diesen Maßstab legte er nun an das an, was er bei den Myriapoden als recipirende Elemente annehmen musste; es fiel ihm freilich wiederholt auf, dass sich diese nicht ganz in das Schema fügten, dass z. B. die Lichtbrechung derselben für Cuticularegebilde eine sehr geringe sei. Aber er sah darin schließlich wohl nur nebensächliche Abweichungen. Die Reihenfolge, in der seine Untersuchungen auf einander folgten, bedingte auch die Richtung, in der er die eine Erscheinung auf die andere zurückführte. Wäre er von den Myriapoden ausgegangen, er würde vielleicht zu anderen Ansichten über die Natur dieser »Stäbchen« gelangt sein.

GRENACHER unterscheidet unter den Augen der Myriapoden, die ihm zur Untersuchung vorlagen, vier Typen: dem ersten begegnet er bei allen untersuchten *Scolopendriden*, dem zweiten bei *Lithobius*, dem dritten bei *Iulus* und *Glomeris*; der vierte ist durch *Scutigera* vertreten. Von jedem dieser Typen konnte ich einen Vertreter untersuchen, nämlich: *Scolopendra morsitans* Gerv., *Lithobius forficatus* L., *Iulus* sp. und *Scutigera coleoptrata* L.

Die Cuticula der Myriapoden ist bei Weitem leichter zu schneiden als die der Insekten; nur ist bei *Iulus* eine vorherige Entkalkung nothwendig. Das Pigment der *Iulus*-Augen ist sehr resistent, so dass es auch nach mehrtägigem Verweilen der Schnitte in GRENACHER's Entpigmentirungsflüssigkeit nicht völlig zerstört war; ich wandte daher hier die JANDER'sche Chromsalpetersäure (Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. Bd. XV, 1898, p. 163) an, nach vorherigem Übergießen der Schnitte mit Photoxylin (vgl. oben).

In der Besprechung der Augen befolge ich eine andere Reihenfolge als GRENACHER; ich beginne mit *Iulus*, und zwar wende ich mich gleich zu der Beschaffenheit der lichtrecipirenden Elemente; die allgemeinen Bauverhältnisse des Auges wird ein Blick auf Fig. 3 ins Gedächtnis rufen. Im Übrigen kann ich zunächst GRENACHER für mich sprechen lassen, und thue dies um so lieber, als ich keinen besseren Fürsprecher finden könnte: »Ganz abweichend verhalten sich die . . . Stäbchen, für die ich überhaupt, außer bei . . . *Glomeris*, kein Analogon bei den Arthropoden kennen gelernt habe. . . . Die Einzelstäbchen sind hier relativ stärker lichtbrechend und weit resistenter als bei *Lithobius*, also auch leichter wahrzunehmen; sie sehen aus wie kurze, starre, dicht an einander liegende Borsten, und auch auf ihren optischen Querschnitten erkennt man ohne Schwierigkeit das auch bei sehr starken Vergrößerungen noch sehr feine und zarte Mosaik

derselben. Sie erscheinen meist zu einzelnen streifenförmigen Bündeln in longitudinaler Anordnung vereinigt, doch könnte dies möglicherweise Kunstprodukt sein. Das Wichtigste aber ist die Thatsache, dass die Zahl dieser Stäbchen die der Retinazellen um ein Bedeutendes, ja um das Vielfache übertrifft, eine ganze Anzahl der ersteren also auf je eine der letzteren kommt, so dass man das Verhalten der Stäbchen zu ihren Zellen am ehesten mit dem der büstenartig modificirten Haare eines Flimmerepithels zu ihrem Substrate vergleichen könnte.« [Von mir gesperrt.] Kann man sich eine deutlichere Beschreibung eines Stiftchensaumes wünschen, wie ich ihn bei den Sehzellen des *Planaria*-Auges und vielen Anderen gefunden habe? Ich brauche nur noch hinzuzufügen, dass jedes der Stiftchen, GRENACHER'S Stäbchen, da wo es der Zelle aufsitzt, in eine stärker färbbare Verdickung übergeht (Fig. 3), und dass diese wiederum sich in eine Neurofibrille fortsetzt; die Neurofibrillen sieht man in der Zelle, vom Stiftchensaum herkommend, zwischen den Resten der Pigmentkörner gegen den Nervenfortsatz konvergiren und in diesen eingehen. Dass eine Sehzelle viele »Stäbchen« trägt, war damals allerdings einzig dastehend; jetzt können wir diese Art der Endigung als Stiftchensäume vielen ähnlichen anreihen, und wir finden auch bei den Arthropoden noch viele ihres Gleichen; so begegneten wir ihnen in dem Medianauge der Crustaceen, wir treffen sie weiterhin auch bei den anderen Myriapoden. Vorher aber müssen wir noch etwas bei dem *Iulus*-Auge verweilen.

Der Hohlraum des Augenbeckers hat die Form eines nach unten sich verengernden Wasserglases; die ähnlich geformte Cornealinse ragt tief in denselben hinein und erfüllt ihn bis auf einen schmalen Raum, der zwischen ihrem proximalen Ende und dem Boden des Augenbeckers bleibt. Die Zellen, welche die oben beschriebenen Stiftchensäume tragen, stehen an den senkrechten Seitenwänden dieses Restraumes, und die Säume selbst ragen, gegen die Augenachse konvergirend, in diesen Raum hinein und füllen ihn fast ganz aus. Die Zellen aber, welche den Boden des Augenbeckers bilden, tragen keine solche Bildungen; man kann jedoch überall beobachten, dass auch sie in Nervenfasern übergehen, und die gleiche Beobachtung macht man stets an den Zellen, aus denen die Seitenwand des Augenbeckers besteht, so weit sie der Cornealinse anliegt; die letzteren sind langgestreckte schmale Gebilde, die mit ihrer Längserstreckung parallel der Augenachse gerichtet sind. Die Verbindung dieser beiden Arten von Zellen mit Nervenfasern beweist uns ihre nervöse Natur,

und die nächstliegende Annahme ist, dass sie, bei ihrer peripheren Lage und der engen Nachbarschaft von Sinneszellen, ebenfalls Sinneszellen sind und zwar Sehzellen. Diese Annahme muss eine kräftige Stütze erhalten, wenn es uns gelingt, bei ihnen Theile aufzufinden, die man als lichtrecipirende Elemente auffassen kann. Da fällt es denn auf, dass der Rand der Zellen, welche die Basis des Augenbechers bilden, stets dunkel gefärbt ist (Fig. 3), nähere Untersuchung zeigt in ihm kurze dunkle Striche, wie die Basalverdickungen der Stiftchen in den oben besprochenen Zellen; man kann diese Striche sich als feine Fibrillen mehr oder weniger weit in das Innere der Zellen fortsetzen sehen. Auch an jenen Zellen der Seitenwände, welche der Cornealinse anliegen, sieht man einen solchen, aus feinen Strichen zusammengesetzten Saum, der den benachbarten Hypodermiszellen durchaus fehlt — allerdings konnte ich in diesen Zellen ansetzende Fibrillen nicht sehen. Ich halte diese Säume ebenfalls für Stiftchensäume, in denen nur die Stiftchen selbst sehr verkürzt sind; wir werden ähnliche Umbildungen von Stiftchensäumen im Auge von *Scolopendra* kennen lernen. Es ist zwar auffallend, dass in dem gleichen Auge diese Organula so verschiedenartige Ausbildung zeigen, aber es ist ja nur eine Variirung des gleichen Principis: Neurofibrillen, welche die Zelle durchziehen, enden an der distalen Fläche derselben mit einer Verdickung, die hier kürzer bleibt, dort sich länger auszieht. Einen ähnlichen Unterschied zeigen die Nebenzellen von *Pterotrachea coronata* im Vergleich zu den Retinazellen des gleichen Auges, wie ich früher (1900) zeigen konnte.

Sonach hätten wir an allen Sehzellen des Auges von *Iulus* Stiftchensäume als recipirende Elemente. —

Die Untersuchung des Auges von *Lithobius* führt uns zum gleichen Ergebnisse, nur mit noch größerer Deutlichkeit. Von der Beschaffenheit des Auges im Allgemeinen, die durch GRENACHER's Abbildungen so ausgezeichnet illustriert wird, giebt Fig. 4 eine Vorstellung. Ich habe diese Figur angefertigt, um zu zeigen, wie die großen Zellen im distalen Theile des Augenbechers, die von GRENACHER als Haarzellen bezeichnet und mit dem Glaskörperstratum bei den Scolopendriden in Analogie gesetzt werden, sich proximad in einen dünnen Fortsatz ausziehen (vgl. *nf* an der Zelle rechts in der Figur); man kann sich bei der Durchsicht von Serien überzeugen, dass diese Fortsätze in Nervenfasern übergehen. Ich wiederhole damit nur eine Beobachtung, welche WILLEM (1892) schon gemacht hat, und schließe mich ganz seiner Folgerung an, dass die »Haarzellen« ebenfalls

Sinneszellen, und zwar Sehzellen sind. Schon GRENACHER betont die Ähnlichkeit dieser Zellen mit den proximal gelegenen Retinazellen, welche so groß ist, »dass man sich der Vermuthung nicht entschlagen kann, die beiderlei funktionell so weit von einander getrennten Gebilde seien nur Modifikationen einer und derselben Grundlage.« WILLEM sieht den »Haarbesatz,« den GRENACHER beschreibt, als das »Stäbchen« an, »das eine Streifung quer zur Achse des Ocellus zeigt«. Hier freilich hat GRENACHER genauer gesehen, nämlich, dass die Zellen einen Besatz von getrennten Härchen tragen. Ich kann dem noch hinzufügen, dass jedes Härchen an seiner Basis eine Verdickung aufweist (Fig. 5), wie wir sie auch bei den großen Stiftchensäumen von *Iulus* trafen; man erkennt diese »Basalknöpfchen« an Präparaten, die mit Eosin-Hämatoxylin gefärbt sind, an den Eisen-Hämatoxylin-Präparaten vermisste ich sie. Auch eine Schaltzone in dem früher definirten Sinne finde ich an manchen Stellen, besonders an nicht depigmentirten Präparaten da, wo das Pigment ein wenig vom Rande des Zellkörpers zurückweicht (Fig. 5 *schz*). Es steht also jedes der »Härchen« mit einer feinen Fibrille in Verbindung, welche in die Sehzelle eintritt. Im Zellkörper kann man diese Fibrillen zuweilen verfolgen (Fig. 4 *nfi*), wie sie gegen den Ursprung der Nervenfasern zu ziehen: ich gehe kaum fehl, wenn ich sie als Neurofibrillen und die Härchen als ihre verdickten Enden, als Stiftchen betrachte. Der »Haarbesatz« GRENACHER's, das »Stäbchen« WILLEM's ist also nichts Anderes als ein Stiftchensaum.

Wenn nun betreffs der übrigen, proximaler gelegenen Sehzellen meine Vorgänger recht gesehen hätten, so würden wir hier andersartige Stäbchenbildungen haben. GRENACHER ist allerdings von seinen Befunden über die »Stäbchen« nicht befriedigt, »da die Erhaltung und Untersuchung derselben Schwierigkeiten begegnet, die kaum zu besiegen sind«. Er hält die Stäbchen für wahrscheinlich konisch, und findet Andeutungen einer »Plättchenstruktur«. WILLEM beobachtet an ihnen »unter gewissen Umständen« eine axiale Fibrille, und eine Querstreifung senkrecht zur Augenachse.

Was zunächst die Zellen angeht, welche sich an die geschilderten distalen Sehzellen direkt anschließen, so sind sie zwar von geringerer Längserstreckung als jene, ihnen aber sonst völlig ähnlich im Bau der nervösen Endigungen: wir haben hier einen gleichen Stiftchensaum, nur dass die Stiftchen proximad an Länge etwas abnehmen (Fig. 4). Über die recipirenden Endorgane derjenigen Zellen, welche den Boden des Augenbeckens bilden, unterrichten wir uns am besten

auf Schnitten senkrecht zur Augennachse (Fig. 6): wir erkennen an jedem Querschnitt durch ein Stäbchen einen dunkler gefärbten schmalen Fleck, der entweder am Rande des Querschnittes steht, oder die Mitte desselben einnimmt; von diesen gehen entweder fächerförmig nach einer Seite (Fig. 6a), oder nahezu parallel nach zwei entgegengesetzten Seiten (Fig. 6b) borstenförmige kurze Fortsätze aus. Rekonstruieren wir uns nach diesem Querschnittsbild die Stäbchen, so bekommen wir eine von der Zelle ausgehende Achse, welcher der dunkle Fleck des Querschnittes entspricht, und von derselben ausgehend einen Borstenbesatz, entweder nur an einer Seite, wie bei einem Handbesen, oder nach beiden Seiten; in Fig. 4 sind Längsschnitte durch die Stäbchen der ersten Art abgebildet; bei den letzteren musste die Achse zwischen zwei Reihen von Borsten stehen: das giebt Bilder, von denen man wohl den Eindruck bekommen kann, den WILLEM »unter gewissen Umständen« bekam, nämlich eines quergestreiften Stäbchens, welches von einer axialen Faser durchzogen ist. Die von der Achse ausgehenden Borsten sind sehr wahrscheinlich den Härchen der distalen Zellen homolog, also verdickte Enden von Neurofibrillen; die Achse selbst enthält daher wahrscheinlich ein Bündel von Neurofibrillen, die aus der Zelle austreten und früher oder später senkrecht von der Achse abbiegend mit einer Verdickung (Stiftchen) endigen. Diese »Stäbchen« wären also Umbildungen von Stiftchensäumen: es werden auf dem gleichen Raum bei dieser Anordnung zahlreichere Neurofibrillen untergebracht, als wenn sie dem freien Zellende einfach in der Verlängerung der Zellen aufsäßen. Vielleicht ist es auch von Bedeutung, dass die Stiftchen dabei senkrecht zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stehen: jedes einzelne wird von zahlreicheren Lichtstrahlen getroffen und somit vielleicht stärker gereizt.

Bei *Lithobius* finden wir außer den kleinen Augen, welche die Mehrzahl bilden, jederseits am Hinterrande des Augenhautens, von den übrigen etwas abgesondert, ein größeres Auge (Fig. 7*). Die Zellen sind hier genau so vertheilt wie bei den kleinen Augen, haben an den Seitenwänden hohe schmale Gestalt und tragen einen typischen Stiftchensaum, basal tragen sie Stäbchen von der eben beschriebenen Art. Nur ist die Augengrube viel flacher, und die Sehzellen sind daher nicht derartig um eine Achse angeordnet wie bei den kleineren Augen. —

An dem Auge von *Scutigera coleoptrata* hat GRENACHER dem Bau der Stäbchensäume eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Während diese im Allgemeinen von klarer homogener Beschaffenheit mit

verhältnismäßig starker Lichtbrechung sind, finden sich in einzelnen Fällen »bei sonst gut erhaltenen Exemplaren« Stäbchen, »die durch eine feine zarte, aber nicht sehr regelmäßige Querstreifung den Eindruck etwa der bekannten Plättchenstruktur machen, oder noch besser, als ob sie aus einer Unzahl winziger mit einander verlötheter Stäbchen bestünden«. Er erwägt die Möglichkeit, ob die Stäbchensäume »aus einer großen Anzahl einzelner Härchen hervorgegangen« sein könnten. GRENACHER musste allerdings nach dem, was er erkennen konnte, diese Frage unentschieden lassen. Dagegen finde ich in meinen Präparaten den deutlichen Beweis dafür, dass es thatsächlich so ist, wie GRENACHER vermuthete. Einmal zeigen sowohl Median- als Querschnittbilder durch ein Omma durchweg eine so deutliche Querstreifung des »Stäbchensaums« (Fig. 8 u. 9), dass man schon auf Grund der Kombination der beiden Bilder einen Aufbau des Saums aus einzelnen Härchen oder Stiftchen annehmen könnte. Außerdem aber finden wir an depigmentirten Präparaten eine ganz typische Schaltzone (Fig. 8 u. 9 *schz*), von feinsten Fibrillen durchsetzt, die sich einerseits mit den Stiftchen verbinden, andererseits in das Zellplasma übergehen; hier allerdings konnte ich wegen der dichten Granulirung die feinen Fäserchen nicht weiter verfolgen. Meine Erklärung für diese Thatsachen liegt auf der Hand: wir haben hier einen Saum verdickter Neurofibrillenenden, einen Stiftchensaum. Wenn auch unsere Beweisführung eine Lücke hat, in so fern als die Verfolgung der Fibrillen im Zellplasma unmöglich war, so haben wir doch hier nichts völlig Neues vor uns; wir sehen Erscheinungen theilweise wiederkehren, die wir bei anderen Formen in ganzer Vollständigkeit und Deutlichkeit beobachten konnten, und die wir noch häufig werden beobachten können im Verlauf dieser Darlegungen. Die Eindeutigkeit dieser Bilder bei den gesammten Arthropoden ist ein werthvolles Argument, dessen Gewicht natürlich erst weiterhin dem Leser zum Bewusstsein kommen wird.

Bei der distalen Gruppe der Sehzellen im *Scutigera*-Auge bleiben die Stiftchensäume getrennt; bei den proximalen Zellen dagegen (Fig. 8 *c u. d*) schwinden die scharfen Grenzen zwischen denselben, sie bilden eine Einheit, ein Rhabdom; man kann aber nach der Richtung der Streifung, die durch die Stiftchen bewirkt wird, auf Querschnitten die einzelnen Abtheilungen des Rhabdoms, die Rhabdomeren, noch ungefähr abgrenzen.

Demnach wären die »Stäbchen« und »Stäbchensäume« bei *Iulus*, *Lithobius* und *Scutigera* Gebilde, die nach den gleichen Grundzügen

gebaut sind: sie stellen theils typische, theils etwas abgeänderte Stäbchensäume dar, die sich aber immerhin leicht auf den Typus zurückführen lassen. Schwieriger gestaltet sich die Sache bei *Scolopendra*. Ich schildere zur Information ganz kurz das Scolopendra-Auge: hinter einer bikonvexen Cornealinse liegt ein Augenbecher, dessen an der Seitenwand stehende Zellen senkrecht zur Augenachse gerichtet sind und sich gegen diese Achse zu schlanken säulenförmigen Fortsätzen (»Stäbchen« GRENACHER's) ausziehen, die das Lumen des Augenbeckers ganz ausfüllen; die Zellen am Boden des Beckers entbehren solcher Fortsätze. Alle diese Zellen setzen sich proximad in eine Nervenfasern fort. Distal schließen sich an die Retinazellen indifferente Zellen an, denen die Abscheidung der Linse obliegt, und die sich zur Zeit des Linsenersatzes für die Häutung weiter über die »Becheröffnung«, wenn ich so sagen darf, herüber schieben (GRENACHER, HEYMONS).

Die »Stäbchen« der Scolopendriden beschreibt GRENACHER als rundliche Röhren »von einem ansehnlichen, gegen das freie Ende sich verjüngenden Lumen durchsetzt, das den zugehörigen Retinazellen durchaus fehlt«. Er vermisst aber an ihnen das starke Lichtbrechungsvermögen, das sonst die Stäbchen der Arthropoden auszeichnet. HEYMONS (1901) hebt dem gegenüber hervor, dass sich zweifellos das Zellplasma in die Röhre fortsetze; das Stäbchen ist nichts als das verlängerte Ende der Retinazelle, deren periphere Plasmapartien hier zu einer Cuticula umgebildet sind. — Mein Untersuchungsmaterial ist nur gering; aber das eine Exemplar von *Scolopendra*, das mir zu Gebote stand, war mit Sublimat-Essigsäure konservirt und das Auge vorzüglich erhalten. Hier fand ich auf den Schnitten das Stäbchen in seiner Gestalt, wie jene Beiden es geschildert, das Lumen der Röhre mit Zellplasma erfüllt. Eine cuticulare Beschaffenheit der Wandung freilich scheint mir unwahrscheinlich; dieselbe färbt sich mit Eisen-Hämatoxylin tief dunkel, auf Querschnitten (Fig. 10 b) ist die äußere Umgrenzung glatt, gegen das Lumen der Röhre ist jedoch kein glatter Kontour vorhanden, sondern die fein gezackte Beschaffenheit der Grenze deutet auf eine Zusammensetzung aus einzelnen kleinsten Theilen. In dem granulirten Inhalt, der ohne Grenze in das Plasma der Sehzelle übergeht, sieht man auf Längsschnitten durch die »Stäbchen« dünne Fibrillen entlang laufen (Fig. 10 a), die sich auf Querschnitten punktförmig präsentiren. Ich mache mir dazu folgende Erklärung zurecht, die ich bei der geringen Größe der Elemente zwar nicht beweisen kann, die jedoch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass sie sich auf die Bildung der lichtrezipirenden Theile bei den

bisher besprochenen Myriapoden zurückführen lässt: wir haben hier nicht ein röhrenförmiges »Stäbchen«, wie etwa bei den Alciopiden oder bei *Nereis*, das innerhalb einer cuticularen Röhre eine axiale Neurofibrille als nervöses Endorgan birgt — jene Stäbchen wachsen ja auch über das ursprüngliche Ende der Zelle hinaus, gleichsam wie etwas neu Hinzukommendes, ein Produkt der Zelle, während die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HEYMONS (1901) zeigen, dass hier das Zellende schon in seiner ganzen Ausdehnung da ist, ehe seine Randpartien sich zu der Röhre umbilden —; vielmehr wird die röhrenförmige Wandung gebildet durch dicht bei einander liegende verdickte Enden von Neurofibrillen: die Fibrillen selbst, welche an diese Enden ansetzen, laufen durch den Hohlraum der Röhre und durch den Zellkörper zur Nervenfasern. Die Stichhaltigkeit dieser Erklärung wird erhöht dadurch, dass wir später »Stäbchen« oder sagen wir lieber recipirende Endorgane von solcher Anordnung kennen lernen werden, die den hier geschilderten Bau deutlich erkennen lassen, und zwar, was nicht unwichtig ist, bei zwei Thieren aus ganz verschiedenen Gruppen: einmal in den Stirnagen einer Diptere (*Helophilus*), und zweitens in den »Hauptaugen« einer Spinne (*Steatoda*). Einen Stiftchensaum von ähnlicher Beschaffenheit, nur von anderer räumlicher Anordnung haben wir ja schon bei den distalsten und proximalsten Sehzellen von *Iulus* kennen gelernt.

Noch einige Worte muss ich zufügen über die Zellen, welche den Boden der Augenhöhle bei *Scolopendra* bilden. Sie stehen zweifellos mit Nervenfasern in Verbindung, tragen aber keine in das Augennere vorspringende Stäbchen. HEYMONS meint, dass dadurch an diesem Orte ein blinder Fleck zu Stande kommt. Die Zellen sind aber wegen ihrer Verbindung mit Nervenfasern zweifellos nervöser Natur, wahrscheinlich Sinneszellen, und zwar Sehzellen! Auf Schnitten, die nahezu quer durch diese Zellen hindurchgehen, sah ich, dass die Wandungen, mit denen sie an einander stoßen, in ihrem distalen Theile ziemlich verdickt erscheinen, so dass auf dem Schnitt ein Polygonnetz aus dicken Linien sichtbar ist, wie ich es später von den Stirnagen von Wanzen und von *Cloëon* zu schildern habe: ich glaube daher, dass dort die Wand mit den gleichen verdickten Neurofibrillenenden besetzt ist, wie die Wand der »Stäbchen«. Doch bedarf diese Frage noch der Nachuntersuchung, die mir wegen Mangels an weiterem Material nicht möglich war. —

Somit haben wir bei dreien der vorliegenden Typen des Myriapoden-Auges in Betreff der recipirenden Endorgane Verhältnisse

gefunden, die offenbar übereinstimmend sind und nur geringe Abweichungen gegen einander aufweisen. Was den vierten Typus angeht, so liegen die Dinge hier complicirter; jedenfalls glaube ich gezeigt zu haben, dass eine Erklärung nach dem gleichen Princip, unter Annahme eines röhrenförmig angeordneten Stiftchensaumes, nicht undenkbar ist. Auf alle Fälle sprechen sowohl die thatsächlichen Befunde, wie die Vergleichung mit den verwandten Formen, mehr für meine Auffassung als für die Annahme einer cuticularen röhrenförmigen Wand des Zellendes.

Was den morphologischen Werth des Myriapoden-Auges angeht und seine Vergleichbarkeit mit anderen Augentypen, so werden wir später noch darauf zu reden kommen.

III. Die Stirnaugen der Insekten.

Die sog. einfachen Augen der Insekten, die Augen der Insektlarven und die der Spinnen wurden früher meist als gleichartige Bildungen angesehen und gemeinsam abgehandelt. Seit den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von LOCY u. A. haben manche Forscher, und mit Recht, die Spinnenaugen aus dieser Gemeinschaft ausgeschlossen. Wir wollen hier auch die Stirn- oder Scheitelaugen der Imagines und die Augen der Larven gesondert betrachten. Dabei werde ich den Ausdruck »Ocellen« ganz vermeiden, da man unter ihm heterogene Gebilde zusammenzufassen pflegte. Die Scheidung, die ich hier vornehme, ist jedoch keine strenge; ich muss, wegen wesentlicher Übereinstimmung im Bau mit den Stirnaugen, in diesem Abschnitt auch ein Imago-Auge, dasjenige des Hundeflohs (*Ceratopsyllus*) und ein Larvenauge, das der Tenthredinidenlarven, besprechen. Ich ordne dabei die einzelnen Formen nach der Beschaffenheit ihrer lichtrezipirenden Elemente.

1) Stirnaugen von *Helophilus* (Fig. 11 und 12). Die Stirnaugen von *Helophilus* sp., einer Syrphide, weichen in mehrfacher Hinsicht von denjenigen der übrigen, von mir untersuchten Insekten ab, und zweifellos muss man ihr Verhalten in mancher Beziehung als ein abgeleitetes betrachten. Dagegen erscheint mir der Bau der lichtrezipirenden Elemente als ein sehr ursprünglicher, und deshalb betrachte ich sie an erster Stelle.

Meiner Schilderung lege ich das mittlere der drei Augen zu Grunde, von dem in Fig. 11 ein medianer Schnitt abgebildet ist. Die Cornealinse ist stark bikonvex und lässt eine deutliche Schichtung

erkennen. Die an sie anschließende Cuticula ist tief dunkelbraun gefärbt, und zwar erstreckt sich diese Färbung in der allernächsten Umgebung der Linse durch die ganze Dicke der Cuticula, weiterhin nur auf die äußere Hälfte. Die Linse bildet in dem mittleren Auge jederseits einen Winkel mit der benachbarten Cuticula, und die Augenachse steht zu letzterer nicht senkrecht, sondern läuft ihr nahezu parallel.

Unter der Cornealinse finden wir eine Lage von Zellen, die wir als corneogene Zellen bezeichnen; im mittleren Stirnauge sind diese Zellen sehr niedrig, in den seitlichen sind sie cylindrisch, mit proximal gelegenen Kern und vacuolisirtem distalen Ende. Seitlich scheinen sie in die benachbarte Hypodermis überzugehen. Wichtig für die morphologische Beurtheilung dieser Schicht ist es, dass sie von der darunter liegenden Retina durch eine besondere Membran abgetrennt ist. Diese hebt sich an Schnitten, wo sich die corneogene Lage verschoben hat, deutlich von derselben ab; in dem abgebildeten Schnitte konnte ich sie nicht wahrnehmen. Nach REDIKORZEW (1900) soll diese »präretinale Membran« bei *Eristalis* und *Syrphus* aus zwei Lagen sehr platter Zellen bestehen, die an den Rändern in einander übergehen; eine Zusammensetzung aus zwei Lagen konnte auch ich feststellen, der proximalen Lamelle sah ich auf der retinalen Seite auch ver einzelte Kerne anliegen, der distalen nicht. Auf einer Seite sah ich einmal die Lamellen deutlich aus einander gehen, nicht verschmelzen. Die Untersuchung der Entwicklung wird uns vielleicht einmal über den morphologischen Werth dieser Bildung Aufklärung bringen. Bei anderen Stirn Augen habe ich eben so wenig wie REDIKORZEW eine solche Membran gefunden; dort schieben sich die proximalen Enden der corneogenen Zellen stets mehr oder weniger tief zwischen die Retinazellen ein. Es weist das darauf hin, dass die Genese der Corneagenschicht bei den Syrphiden eine andere sein muss als bei den übrigen Insekten; das müssen spätere Untersuchungen klar stellen.

Die Retina liegt in den seitlichen Stirn Augen der Corneagenschicht dicht an; im mittleren dagegen ist im caudalen Theile des Auges ein weiter Spaltraum zwischen Corneagenschicht und der Retina, oder besser der präretinalen Membran; dadurch werden in diesem Augenabschnitt die Sehzellen von der Linse abgedrängt. Der Raum enthält eine Anzahl auf einem Haufen zusammenliegender Zellen ohne bestimmte Form (Fig. 11 †), welche vielleicht beim lebenden Thier in der den Raum erfüllenden Flüssigkeit flottiren.

Die Retina besteht aus schlanken Zellen mit großem, basal gelegenen Kern; alle diese Zellen sind Sehzellen; indifferente Zellen fehlen hier ganz in der Retina. Schon in der Pigmentvertheilung zeigt sich eine Verschiedenheit der einzelnen Retinaabschnitte: in der rostrad gelegenen Hälfte des mittleren Auges, wo die Retina der Corneageanschicht dicht anliegt, reicht das Pigment bis in die distalen Enden der Sehzellen; dagegen sind in dem caudad gelegenen Abschnitte diese Enden pigmentfrei, so dass die Pigmentgrenze dort eine tiefe Einbuchtung erfährt, die um so tiefer ist, als die Lage der Sehzellen selbst hier schon zurückgebogen ist. Die Verschiedenheit der Pigmentvertheilung ist ursächlich bedingt durch die Verschiedenheit in der Anordnung der recipirenden Elemente in den Sehzellen.

An den Sehzellen der caudalen Augenhälfte sind die pigmentfreien Theile des Zellkörpers etwas verschmälert, und dadurch von dem übrigen Theil der Zelle abgehoben; sie entsprechen offenbar den »Stäbchen«, die GRENACHER im Stirnauge von *Musca vomitoria* beschreibt. Jedoch erkennt man an ihnen nirgends eine so starke Lichtbrechung, wie sie cuticularen Bildungen zukommt. Wohl aber zeigt genaue Beobachtung an den seitlichen Wänden — dem Cylinder-mantel, wenn man das »Stäbchen« als Cylinder betrachten will — kleine, mit Eisen-Hämatoxylin dunkel gefärbte dicke Striche, welche sowohl auf Längs- als auf Querschnitten durch die »Stäbchen« deutlich sind und durch helle schmale Zwischenräume getrennt erscheinen (Fig. 12 *c* und *d*, *sti*). Sie sind offenbar die Schnittbilder kleiner Plättchen, welche den ganzen Cylindermantel bedecken. Von jedem dieser Plättchen sieht man in das Innere des »Stäbchens« hinein einen matter gefärbten Streifen ziehen, an Querschnittsbildern ein Stück weit in radiärer Richtung, an Längsschnitten bald in die Richtung der Stäbchenachse umbiegend, so dass in der Mitte des »Stäbchens« ein Bündel von Fibrillen, von jenen Plättchen herkommend, verläuft; die Fibrillen treten dann in den proximalen Abschnitt der Zelle ein, in dessen Achse man sie noch weiter verfolgen kann (Fig. 12 *c*, *nfi*). Meine Deutung dieser Befunde ist nun die folgende: jene Fibrillen halte ich für Neurofibrillen, welche gegen ihr Ende anschwellen, an die Wand des »Stäbchens« treten, und dort eine besondere, plättchenförmige Endverdickung tragen, die auch substantielle Veränderungen erfahren hat und dadurch für Farbstoffe zugänglicher geworden ist. Die Endplättchen wären damit Bildungen der gleichen Art wie die Stiftchen im Stiftchensaum der Sehzellen

bei Planarien, oder in einem näher liegenden Beispiel, bei den Myriapoden. Man kann sogar von plättchenartigen Stiftchen sprechen, da die Bezeichnung »Stiftchen« wesentlich nicht die Form, sondern die morphologische Bedeutung eines Gebildes als Endverdickung einer Neurofibrille in einer Sehzelle meint — eben so wie man beim Gebrauch des Ausdruckes »Stäbchen« sich gewöhnt hatte, von der Form ganz zu abstrahiren. Wir haben hier also einen Stiftchensaum, der in der Anordnung sich genau so verhält, wie wir es für die Endorgane an den »Stäbchen« von *Scolopendra* oben vermuthet haben.

Anders verhalten sich die recipirenden Elemente in den Sehzellen des rostralen Augenabschnittes. Man kann an diesen Zellen nichts erkennen, was man im gewöhnlichen Sinne als »Stäbchen« bezeichnen könnte. Die distalen Enden sind durch eine seichte ringsum laufende Einschnürung vom übrigen Zellkörper abgetrennt und sitzen ihm auf wie ein flacher Knopf (Fig. 12 *a* u. *b*). Das Innere dieses Knopfes ist ganz mit Pigmentkörnchen erfüllt, die hier noch dichter stehen als im übrigen Zellkörper. An seiner Oberfläche jedoch sieht man dieselben Endplättchen, wie sie die oben beschriebenen »Stäbchen« tragen, und zwar stehen sie entweder nur auf der distalen Fläche (Fig. 12 *a*), oder sie ziehen sich auch an den Seitenflächen des Knopfes herunter (Fig. 12 *b*). Nach Entfernung des Pigmentes erkennt man auch hier die an die Endplättchen ansetzenden Fasern; sie verschwinden jedoch schnell in dem körnchenreichen Plasma. Ihre Ähnlichkeit mit den oben beschriebenen Bildungen berechtigt aber zu der Annahme, dass auch sie sich in Neurofibrillen fortsetzen, die den Zellkörper durchziehen. Also auch hier haben wir einen Stiftchensaum, und die Anordnung desselben entspricht etwa derjenigen in den Nebensehzellen von *Carinaria*, die ich früher (1900) geschildert habe.

Bei einer solchen Anordnung der lichtrecipirenden Elemente ist das Eindringen der Pigmentkörnchen bis dicht unter die Endplättchen ohne Nachtheil für die Zugänglichkeit der letzteren für Licht; dagegen müsste bei den vorher geschilderten Stäbchen eine Pigmentmasse, die in das Innere des Cylinders eindrange, alle Lichtstrahlen, welche nicht genau parallel der Stäbchenachse einfielen, von einem guten Theil der Endplättchen abhalten.

Wir haben es bei diesen verschiedenen Anordnungen der Stiftchensäume offenbar mit nahe verwandten Modifikationen desselben Grundplanes zu thun. Das eine Mal stehen die Stiftchen nur auf der distalen Fläche der Sehzellen, dann verschieben sie sich auch auf

die Seitenflächen, bis sie schließlich, in den »Stäbchen«, ganz auf die letzteren beschränkt bleiben. Wir sehen also hier im gleichen Auge verschiedene Stufen einer Verlagerung der Stiftchen von der Endfläche auf die Seitenflächen der Zellen verwirklicht. Das ist wichtig. Denn während es in den Augen vieler anderer Thiere, wo die Sehzellen mit Stiftchensäumen ausgestattet sind, gewöhnlich die Endflächen der Zellen sind, welche die Stiftchen tragen (z. B. Heteropoden, Myriapoden), stehen bei den meisten Arthropoden die Stiftchensäume an den Seitenflächen. Wir sehen nun hier, dass diese Verschiedenheit der Anordnung keinen principiellen Gegensatz bedingt.

Physiologisch freilich ist der Unterschied nicht unbedeutend. Im ersteren Falle, wo die Stiftchen die Endfläche der Zelle einnehmen, können bei einer gegebenen Oberfläche der Retina weit weniger Einzelelemente untergebracht werden als im letzteren. Weiter wird jedes Stiftchen von einem Lichtstrahl getroffen, aber der betreffende Strahl trifft nur dieses eine Stiftchen; wenn dagegen die Stiftchen an den Seitenwänden der Zellen stehen, trifft ein Lichtstrahl meist viele Stiftchen. Bei der ersten Möglichkeit ist zwar die Zahl der erregenden Strahlen eine größere, die Reize sind verschiedenartiger; im letzteren Falle wird die Mannigfaltigkeit der Reize zwar vermindert, ihre Intensität jedoch bedeutend gesteigert, da eine größere Anzahl von Neurofibrillen von einem Lichtstrahl erregt wird.

Jede Sehzelle setzt sich in eine Nervenfasern fort, und diese vereinigen sich zum Sehnerven. Das Auge ist proximal von Bindegewebe umgeben; eine besondere Augenhülle konnte ich nicht entdecken; eben so entbehrt der Sehnerv einer Hülle.

Aus dem Bau des mittleren Stirnauges kann man den Schluss ziehen, dass der rostrale und der caudale Abschnitt desselben in ihrer Funktion verschieden sind. Im ersteren liegen die recipirenden Elemente der Cornealinse so nahe, dass von nahen Gegenständen kein deutliches Bild auf ihnen entstehen kann; wohl aber werden sie zur Wahrnehmung ferner Gegenstände geeignet sein; da nun auch bei einer beträchtlichen Verschiebung eines fernen leuchtenden Punktes in der Richtung zu oder von der Linse der entsprechende Bildpunkt nur geringe Verschiebungen erleidet, so genügt es hier, wenn die recipirenden Elemente nahezu in einer Ebene liegen. Der caudale Abschnitt des Auges jedoch ist so eingerichtet, dass die Sehzellen viel weiter von der Linse entfernt sind, so dass das Bild naher Gegenstände auf ihre »Stäbchen« fällt; da nun andererseits bei

Verschiebungen eines leuchtenden Punktes, welcher der Linse nahe ist, die entsprechenden Verschiebungen des Bildpunktes viel beträchtlicher sind, so sind die recipirenden Elemente in diesem für das Nahesehen eingerichteten Augenabschnitt so angeordnet, dass sie über ein ziemliches Gebiet in die Tiefe sich vertheilen, d. h. sie stehen an den Seitenwänden der Zellen. Eine Accommodation ist somit unnöthig. — Das Gesichtsfeld der beiden Augenabschnitte ist ein verschiedenes: im mittleren Stirnauge »schaut« das »Fernaug« dorsad, das »Naheauge« rostrad; in den seitlichen Augen liegt das »Naheauge« rostral und median, »schaut« also caudad und laterad; das »Fernaug« liegt caudal und lateral, schaut also rostrad und mediad. Man kann also im Allgemeinen sagen, dass die Gesichtsfelder der analogen Augentheile sich ergänzen.

CARRIÈRE (1886) giebt an, dass bei den einzelnen Gattungen der Dipteren sich Unterschiede im feineren Bau der Stirnagen finden, auch bei solchen, die in der Bildung ihrer Komplexaugen ganz übereinstimmen. Darauf mag es beruhen, dass REDIKORZEW (1900) bei *Syrphus* und *Eristalis*, die doch sonst dem von mir untersuchten Objekt nahe verwandt sind, die recipirenden Elemente im Stirnauge etwas anders schildert: die distalen Enden der Retinazellen liegen sehr dicht bei einander, so dass jede dicht und allseitig an ihre Nachbarinnen angrenzt. Im Querschnitt durch diese Region berühren sich die Retinazellen als sechseckige Gebilde, und die Stäbchen nehmen dem entsprechend die Form ausgehöhlter sechsseitiger Prismen an, deren Boden und Deckel offen ist, und die im Querschnitt als ein regelmäßiges zusammenhängendes Netzwerk von Sechsecken sich zeigen. Proximal sollen diese Stäbchen allmählich in die Zellmembran von gewöhnlicher Dicke übergehen. Die letztere Angabe erscheint mir nicht sehr wahrscheinlich, bei der Auffassung, die ich von den Stäbchen habe. Da aber REDIKORZEW keine Schnitte unter 10μ Dicke vor sich hatte, und in der histologischen Analyse der untersuchten Objekte nicht sehr weit gelangt ist, glaube ich diesen Gegensatz nicht zu Ungunsten meiner Auffassung auslegen zu müssen. Da ich bei den Wanzen und bei *Cloëm* eine ähnliche Anordnung der recipirenden Elemente finde, wie sie REDIKORZEW hier schildert, so bin ich weit entfernt, diese Beobachtungen irgendwie in Zweifel ziehen zu wollen.

2) Stirnagen der Wanzen (Taf. XVI, Fig. 13 u. 14). Von Wanzen konnte ich *Syromastes marginatus* L. und *Acanthosoma haemorrhoidale* L. auf ihre Stirnagen untersuchen. Bei beiden fand ich das Pigment in diesen Augen glänzend zinnoberroth (Fig. 13). Über die Form der Linse kann ich keine Angaben machen, da ich nur den Weichkörper der Augen, in oben angegebener Weise von der Cornealinse losgetrennt, geschnitten habe. Am distalsten liegt bei *Syromastes* eine Reihe von Zellen, die man früher als Glaskörper bezeichnete, die ich mit PATTEN corneogene Zellen benennen will; hinter ihnen liegt die Reihe der Sehzellen. Jedoch sind diese

beiden Schichten nicht durch eine scharfe Grenze von einander getrennt; vielmehr erstrecken sich von den corneagenen Zellen (*cz*) proximal kleine Spitzchen zwischen die distalen Enden der Sehzellen hinein, und am Rande konnte ich wiederholt beobachten, dass sich die Enden der letzteren ganz zwischen die corneagenen Zellen einschoben (Fig. 13 rechts). Wir haben es hier also nicht mit zwei von vorn herein gesonderten Schichten zu thun, die etwa durch Faltung einer Epithellamelle entstanden wären, sondern die beiden Lagen sind aus einem ursprünglich einschichtigen Epithel wahrscheinlich derart hervorgegangen, dass die Corneazellen gleichsam zwischen den Sehzellen nach außen herausgepresst wurden, ein Vorgang, wie ihn REDIKORZEW bei der Entwicklung der Stirnauge von *Apis* direkt beobachtete. Bei *Acanthosoma* scheinen die Kerne der corneagenen Zellen weiter proximal zwischen den Sehzellen zu liegen.

Betreffs der lichtrecipirenden Endigungen in den Sehzellen vermag ich nicht viel anzugeben. Auf Schrägschnitten durch die Retina (Fig. 14) sehe ich die distalen Enden der Sehzellen, so weit sie von Pigment frei sind, eng zusammengedrängt, und durch einen auffallend breiten, dunkel gefärbten Saum von einander getrennt. Die Säume bilden auf den Schnitten Polygone, meist Sechsecke; im Innern derselben finde ich einen Inhalt von vielen Pünktchen, während ich an Längsschnitten eine gewisse Längsstreifung wahrnehme. Es ist mir nun die Frage, ob sich die Säume der distalen Zellenenden direkt aus lichtrecipirenden Elementen zusammensetzen, entsprechend dem Mantel von Endplättchen bei *Helophilus*, oder ob die im Innern entlang laufenden Fibrillen die Funktion der Lichtreception haben. Nach den mir vorliegenden Präparaten vermag ich das nicht zu entscheiden.

Jede der Sehzellen kann man aufs deutlichste in eine Nervenfasern sich fortsetzen sehen.

3) Stirnauge von *Cloëon* (Taf. XVI, Fig. 15 u. 16). Diese Augen untersuchte ich bei einem männlichen Thier, und wurde ganz überrascht durch eine sehr eigenartige Bildung, die sich sonst nirgends bei Arthropoden findet, nämlich eine aus Zellen zusammengesetzte Linse. Das Vorhandensein einer solchen bei Ephemeren wurde schon von CARRIÈRE (1886 p. 496) entdeckt. Seine Beschreibung des Auges ist jedoch sehr kurz und, wie mir scheint, nicht frei von Irrthümern; auch ist eine Abbildung von ihm nicht beigegeben. Daher halte ich es nicht für überflüssig, hier näher auf dieses Auge einzu-

gehen. Alle drei Stirnagen sind nach dem gleichen Plane gebaut; jedoch ist das mittlere bedeutend kleiner als die seitlichen; ich lege daher die letzteren der folgenden Beschreibung zu Grunde.

Die Cuticula ist über dem Auge uhrglasförmig vorgewölbt, zeigt aber gegen die Nachbartheile durchaus keine Verdickung; eben so ist die unter ihr gelegene Hypodermis ganz so beschaffen wie in der Umgebung des Auges, nur vielleicht etwas dünner. Die Zellen sind kubisch; nur da, wo sie der Pigmenthülle des Auges nahe kommen und an einer Stelle auf der Fläche der Cornea sind sie etwas verlängert (Fig. 15 bei *x*). Nirgends fand ich in den Hypodermiszellen in der Nachbarschaft des Auges eine Spur von Pigment.

Unter dem vorgewölbten Abschnitt der Hypodermis liegt ein linsenförmiges Gebilde, das im Medianschnitt einen etwa elliptischen Umriss hat, wobei die kurze Achse der Ellipse in die Augennachse fällt. Ob diese Linie wirklich die Regelmäßigkeit eines Rotationskörpers besitzt, oder ob sie etwas unregelmäßig ist — was bei der Asymmetrie der seitlichen Stirnagen sehr wohl möglich ist — vermag ich nach den mir vorliegenden Schnitten nicht zu entscheiden. Die Linse setzt sich ähnlich derjenigen des Pectenauges, mit der sie auch CARRIÈRE vergleicht, aus sehr zahlreichen, dicht an einander schließenden Zellen zusammen; diese liegen in mehreren Lagen über einander; eine Regelmäßigkeit in der Anordnung konnte ich nicht herausfinden. Jede Zelle hat ein sehr helles, wenig färbbares Plasma, einen mit Eisen-Hämatoxylin tief dunkel färbbaren, fast kugeligen Kern und eine deutliche Zellmembran. Eine besondere Hülle um die Linse konnte ich nicht erkennen.

An einem Punkt ihrer distalen Oberfläche hängt die Linse mit der darüber liegenden Hypodermis zusammen (Fig. 16), die Hypodermiszellen verlängern sich, und ihre basalen Enden legen sich der Linsenoberfläche auf, wobei sie seitlich aus einander weichen. Die Cuticula zeigt hier auf einem ganz kleinen Bezirke eine leichte Einstülpung, die vielleicht Kunstprodukt sein kann; für die auffallende Verlängerung der Hypodermiszellen ist eine solche Annahme ausgeschlossen. Diese Verbindung von Linse und Hypodermis legt den Gedanken nahe, dass letztere der Mutterboden für die Linse ist, dass diese sich also aus Hypodermiszellen entwickelt hat; eine Bestätigung dieser Ansicht kann jedoch erst die Entwicklungsgeschichte dieses Auges geben, die ich noch nicht untersuchen konnte.

Proximal liegt der Linse die gewölbte Retina dicht an. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich eine Schicht ganz flacher Zellen

zwischen beide einschiebt, wie ich das in Fig. 15 angedeutet habe; doch kann ich das nicht mit genügender Sicherheit angeben. Die Retina besteht aus zwei über einander liegenden Zellschichten, deren äußere ich als Glaskörperlage, die innere als Sehzellenlage bezeichne. Die Glaskörperlage setzt sich aus säulenförmigen Zellen mit ziemlich weit distal gelegenen Kernen zusammen, über deren Anordnung ein Blick auf die Fig. 15 die beste Auskunft giebt. Ihr Plasma ist etwas granulirt und nimmt reichlich Farbe an; der Kern enthält ein deutliches Kernkörperchen und wenig Chromatin. Gegen die Sehzellenlage zeigen die Zellen keine scharfe Abgrenzung, die Abwesenheit einer trennenden Membran ist sicher. Man sieht aber auch nirgends, dass sie sich mit ihren Enden zwischen die distalen Enden der Sehzellen erstrecken, wie das bei den Glaskörperzellen von *Syromastes* nachweisbar ist; ja an einzelnen Stellen der Präparate ist ein kleiner Lückenraum zwischen beiden Lagen entstanden, der ihre Trennung sicher macht.

Die Sehzellen sind schlanke Gebilde mit proximal gelegendem Kern; ihre proximalen Enden setzen sich in eine Nervenfasern fort, die in den Sehnerven eingeht. Die distalen Enden der Zellen schließen eng zusammen, so dass sie sich hexagonal an einander abplatten; ihre Oberfläche ist, wo sie zusammenstoßen, mit einem dunkel färbaren Saum versehen, so dass auf Schnitten senkrecht zur Augenachse das Bild einer in Sechsecke getheilten Fläche sich bieten würde, deren Grenzlinien den Säumen entsprechen — auf Schrägschnitten, die ich beobachten konnte, sind die Sechsecke nach einer Richtung hin verzerrt. Diese Säume, die in ihrer Anordnung denen bei *Syromastes* gleichen, betrachte ich als die recipirenden Endorgane. Über ihren feineren Bau vermochte ich an den $5\ \mu$ dicken Schnitten nichts Näheres zu ermitteln. Der Zellkörper zeigt distal von ihnen einen deutlich fibrillären Bau.

Hinter den Säumen verschmälern sich die Zellkörper der Sehzellen, und erst an der Stelle, wo der Kern liegt, schwellen sie wieder an und schließen zusammen. Dadurch entstehen zwischen den Zellen Zwischenräume, die mit einander communiciren. Sie sind erfüllt mit einer Masse, die im auffallenden Licht hell glänzt, im durchfallenden Licht körnig grüngrau aussieht, und bei Behandlung der Schnitte mit Eisenalaun ausgezogen wird (in Fig. 15 gelb angegeben). Diese Masse bildet also ein Tapetum; sie ist an Zellen gebunden, deren kleine, runde, dunkelgefärbte Kerne in den Zwischenräumen zwischen den Sehzellen sich finden. Ich halte sie für eingedrungene Binde-

gewebszellen. Ähnliche Tapetumbildungen werden wir bei *Machilis* und bei den Libellen kennen lernen.

In der ganzen Retina finde ich, entgegen der Angabe von CARRIÈRE, keine Spur von Pigment. Dagegen ist das Auge von einer dichten Hülle aus braunen Pigmentkörnchen umgeben, die sich der Retina eng anlegt und bis an die Linse heranreicht (Fig. 15). Proximal wird dieser Pigmentbecher von den Nervenfasern der Sehzellen, dem Sehnerven, in einzelnen Büscheln durchsetzt. An die distalen Becherränder legen sich die verlängerten Enden der gerade über ihnen liegenden Hypodermiszellen von außen an. Die Pigmenthülle ist, wie ich aus einzelnen Lücken im Pigment glaube folgern zu können, ein einschichtiges Epithel; nur da, wo der Sehnerv austritt, ist die epitheliale Anordnung gestört; die Form der Zellkomplexe wird hier durch die Lage und Richtung der Nervenfasern beeinflusst.

Im Sehnerven finden sich außerhalb der Pigmenthülle eine Anzahl verhältnismäßig kleiner Kerne, deren zugehörige Zellkörper nicht deutlich abzugrenzen sind; ich halte sie für Bindegewebskerne; für Kerne von Ganglienzellen sind sie zu klein. Der Sehnerv ist außen überzogen von einer Scheide, die mit der Bindegewebslage zusammenhängt, welche unter der dem Auge benachbarten Hypodermis sich ausbreitet. Ich weiß nicht, ob ich dieses Lageverhältnis derart ausdeuten darf, dass Alles, was nach außen von dieser Bindegewebschicht (Cutis) liegt, von der Hypodermis abstammt; dann wären die Zellen der Pigmenthülle hypodermalen Ursprungs.

Mit der Sonderbarkeit einer cellularen Linse hängt eine andere Eigenthümlichkeit dieses Auges eng zusammen: die Zellen des Glaskörpers sind nicht zugleich corneogene Zellen. Dabei setze ich freilich voraus, dass der Glaskörper hier demjenigen in anderen Stirnagen (*Helophilus* ausgenommen) homolog sei, d. h. aus einem einheitlichen Retinaepithel durch Verschiebung der indifferenten Zellen und Sehzellen gegen einander entstanden sei — das bedarf allerdings noch des Beweises, durch Untersuchung der Entwicklung, den ich später zu erbringen hoffe. Es hat etwas sehr Einleuchtendes anzunehmen, dass eine Sonderung von Sinneszellen und indifferenten Zellen mit der Nothwendigkeit zusammenhängt, über der Retina eine Cuticula abzusecheiden, und dass die gleiche Arbeitstheilung weiterhin auch die Verschiebung der beiderlei Zellen zu zwei Lagen im Gefolge hat; denn in Stirnagen, wo die Retina der Cuticula nicht unmittelbar benachbart ist, wie bei *Helophilus* oder den Phryganeen, finden wir

keine indifferenten Zellen in der Retina. Hier aber haben die indifferenten Zellen nichts mit der Abscheidung einer Cuticula zu thun; haben sie keine besondere Funktion? Vielleicht sind sie zwischen Linse und Sehzellen hineingedrängt, um die letzteren in den gehörigen Abstand von der Linse zu bringen, damit ihre recipirenden Enden in eine Ebene zu liegen kommen, wo das von der Linse entworfene scharfe Bild liegt; es wären die Augen damit wahrscheinlich für das Sehen naher Objekte geeignet geworden.

4) Auge von *Ceratopsyllus* (Taf. XVII, Fig. 17 u. 18). Die Betrachtung dieses Auges schalte ich hier ein, obgleich es seiner Lage nach nicht hierher gehört. Es ist vielleicht denkbar, dass es den Stirnagen wirklich homolog ist — das dürfte aber schwer zu beweisen sein. Ich bespreche es hier, weil ich glaube, dass seine lichtrecipirenden Elemente sich am besten verstehen lassen in Anlehnung an die »Stäbchen« des *Helophilus*-Auges.

In der Schilderung der Harttheile des Auges, nämlich der Cornealinse und der Chitinkapsel, kann ich mich ganz den Angaben GRENACHER's (1879) anschließen. Jedoch weicht meine Deutung der Weichtheile von der seinigen ganz ab. Es ist das leicht zu erklären, wenn man die Schwierigkeit bedenkt, durch Rasirmesserschnitte von diesem winzigen Objekt einigermaßen genügende Präparate zu erhalten. GRENACHER unterscheidet zwei Schichten: einen ausgeprägt radiär-gestreiften Glaskörper von ansehnlicher Dicke, und eine verhältnismäßig dünne Retina, die jenen in Gestalt einer Kugelschale umfasst. Nach meinen Ermittlungen jedoch ist der Glaskörper GRENACHER's nichts Anderes als die Stäbchenschicht der Retina (Fig. 17); zu jeder Retinazelle gehört eine der radiären Abtheilungen der distaleren Schicht; dass die beiden Schichten in der Färbung sich scharf von einander abheben, ist nichts Ungewöhnliches. Nur die Kernreihe, welche GRENACHER an einem Präparat in den proximalen Theilen seiner Glaskörperschicht erkannte, vermag ich nicht aufzufinden an meinen mit Hämatoxylin und Eisen-Hämatoxylin gefärbten Schnitten.

Dagegen fehlt ein Glaskörper, oder wie wir es hier nennen, corneogene Zellen dem Auge durchaus nicht. Zwischen den distalen Enden der Stäbchen finde ich Zellen (Fig. 17 *cr*), allerdings nicht in großer Anzahl, mit deutlichem, in der Nähe der Linse gelegenen Kern; sie breiten sich unter der Linse aus, proximad dagegen spitzen sie sich zu. Einmal sah ich auch den Kern einer solchen Zelle in halber Höhe der Stäbchen liegen.

Diejenigen Zellen, welche in der Reihe der Retinazellen am meisten gegen die Linse zu liegen, tragen keine Stäbchen und haben keinen Nervenfortsatz. An sie schließt sich weiter eine Reihe von Zellen an, welche entsprechend der cuticularen Kapsel des Auges umbiegt, und wahrscheinlich aus den Matrixzellen der letzteren besteht; ich sah diese Zellen auf der einen Seite des Auges der Kapsel anliegen (Fig. 17 links), auf der anderen dagegen unter der Retina hinziehen. Ich glaube, dass die Retina, durch die Konservierung etwas geschrumpft, sich von der Kapsel abgehoben hat, deren Binnenraum sie im Leben wohl ganz erfüllt; dabei blieben die Matrixzellen der Kapsel einmal in ihrer ursprünglichen Lage, das andere Mal folgten sie der Retina.

Den feineren Bau der recipirenden Elemente habe ich an Schnitten von 3μ Dicke, die mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt waren, zu ermitteln gesucht. Dabei konnte ich leider nur Längsschnitte erhalten, die Querschnitte durch die Stäbchen missglückten. Ich fand in den Stäbchen eine dunkler färbbare Achse, und die zu Seiten der letzteren gelegenen Theile erschienen quergestreift senkrecht zur Achse (Fig. 18). Ich halte dafür, dass dies Stiftchen, d. h. besonders beschaffene Endverdickungen von Neurofibrillen sind, und dass sich die Achse aus den von ihnen zum Zellkörper verlaufenden Fibrillen zusammensetzt. Wenn ich annehme, dass ein solcher Stiftchensaum jedes Mal die Achse allseitig umgiebt — hier fehlen die Querschnitte, dies sicher zu stellen — so lassen sich diese Stäbchen mit denen von *Helophilus* vergleichen; andererseits aber erinnern sie sehr an die Stiftchensäume der basalen Sehzellen von *Lithobius*, von denen in Fig. 6 b Querschnitte gegeben sind; die Reduktion der protoplasmatischen Achse auf einen dünnen Strang begünstigt eine solche Vergleichung sehr. Jedenfalls erscheint es mir wahrscheinlich, dass auch hier ein Stiftchensaum in einer besonderen Ausbildung vorliegt.

In Betreff des Pigmentmangels in diesem Auge stimme ich GRENACHER'S Ausführungen völlig zu.

5) Stirnauge von *Orchesella rufescens* Tullb. (Taf. XVII, Fig. 19—21). Ganz eigenartig gebaute Stirnangen habe ich bei dem von mir untersuchten Poduren, *Orchesella rufescens* Tullb., gefunden. Auf der Stirn dieses Thieres, genau zwischen dem Ursprung der Fühler, befindet sich regelmäßig ein kleiner unregelmäßig begrenzter Pigmentfleck; an hell gefärbten Individuen, speciell der var. *pallida*, ist dieser Fleck sehr deutlich (Fig. 19). Auch bei anderen Poduren

kommt er vor: so zeichnet ihn WILLEM (1900) bei *Sminthurus aquaticus* Bourl. und bei *Podura aquatica* L.; für letztere Form giebt er an, dass vom Gehirn ein medianer Nerv ausgeht zu einem kleinen Ganglion, das unter diesem Pigmentfleck liegt. Dass WILLEM an eine Deutung dieses Pigmentflecks bezw. des zugehörigen »Ganglions« als Stirnauge gedacht hat, kann man aus den Abkürzungen in den Figuren schließen, wo er den Fleck mit *o'*, die Seitenaugen mit *o* bezeichnet. Im Text jedoch finde ich nirgends eine eingehendere Äußerung über dieses Gebilde oder den Versuch einer Deutung desselben.

Der Pigmentfleck selbst besteht aus einer Anzahl von Zellen, welche distal bis dicht unter die Cuticula reichen und als Hypodermiszellen gedeutet werden müssen (Fig. 20); sie erstrecken sich aber viel weiter in das unterliegende Bindegewebe als die übrigen Hypodermiszellen. Diese Zellen sind ganz mit schwarzen Pigmentkörnern erfüllt, die besonders in den Randtheilen dicht angehäuft sind, während die Mitte des Zellkörpers, wo der Kern liegt, lichter erscheint. Wenn die Hypodermis des Thieres ganz pigmentirt ist, so liegt das Pigment nur in den alleräußersten Theilen der Zellen; die Zellen des Pigmentflecks sind daher auch dann durch ihre Ausdehnung ohne Weiteres zu erkennen.

Rostrad von diesen Pigmentzellen finde ich eine Anzahl großer Zellen, die wohl dem »Ganglion« WILLEMS entsprechen (Fig. 20 *sz*). Zwei davon liegen so, dass sie dorsal vom Pigment ganz bedeckt werden und dass auch caudal ein Pigmentvorhang über sie herabzieht; Flächenschnitte (Fig. 21) zeigen, dass sie auch seitlich von Pigment umgeben sind; zwei andere (von denen auf dem in Fig. 21 abgebildeten Schnitt nur die eine getroffen ist) liegen weiter rostrad, so dass die eine nur zum Theil dorsal von Pigment etwas bedeckt ist, während die andere ganz frei ist; auch seitlich sind sie nicht von Pigmentzellen flankirt.

Die beiden caudaleren und die beiden rostraleren Zellen sind in der Gestalt verschieden: jene sind langgestreckt, schlank und legen sich dicht an einander, so dass ihre Berührungsf lächen sich abplatten; diese dagegen haben einen rundlichen Zellkörper und erscheinen schon deshalb weniger an einander gepresst. Jede der Zellen enthält einen großen Kern und ihr Zellkörper setzt sich in eine Nervenfas er fort, die ich zwar nicht weiter verfolgen konnte, die aber nach WILLEMS Beobachtung an *Podura* wahrscheinlich auch hier zum Gehirn zieht. Jede der Zellen zeigt einen dunkler gefärbten Saum: bei den beiden caudalen Zellen befindet sich derselbe an der Berührungsf läche

der Zellen, deren ganze Breite er einnimmt, bei den rostraleren liegt er auf der dorsad und rostrad gekehrten Zelloberfläche. Die feinere Beschaffenheit dieses Saumes konnte ich besonders an ersteren, und zwar auf einem Querschnittsbilde (Fig. 21) deutlich erkennen. Er ist nicht homogen, sondern erscheint leicht quergestreift, und an seinen Innenrand schließt sich eine helle Schaltzone, welche von zahlreichen feinsten Fibrillen quer durchsetzt ist — kurz er hat Kennzeichen, wie wir sie bei einem Stiftchensaum zu finden gewohnt sind. Allerdings war es mir nicht möglich, die Fibrillen im Zellplasma weiter zu verfolgen.

Die Thatsache, dass die Zellen in eine Nervenfaser auslaufen, beweist uns ihre nervöse Natur; die Lage zum Pigment und jene an einen Stiftchensaum erinnernden Bildungen machen es höchst wahrscheinlich, dass sie Zellen des optischen Sinnes sind, also Sehzellen — die Lage lässt es dann wohl gerechtfertigt erscheinen, hier von einem Stirnauge zu reden.

Die beiden rostralen Sehzellen gleichen ihrer ganzen Gestalt nach außerordentlich den Sehzellen von *Planaria*; die beiden anderen dagegen erinnern sehr an die Sehzellen bei den Arthropoden, besonders an jene Sehzellen in den Stirn Augen bei Insekten, etwa Wespen oder Bienen, welche zu zweien gepaart stehen und an der Berührungsfäche jede ein »Stäbchen«, wie REDIKORZEW es nennt, oder, wie wir später sehen werden, einen Stiftchensaum tragen. Wir haben eine typische Rhabdombildung vor uns, ein Rhabdom, das aus zwei Rhabdomeren zusammengesetzt ist. Es ist von großem Interesse, dass eine Rhabdombildung im gleichen Verbands vorkommt mit jenen zwei Zellen, die so sehr an die Sehzellen bei Plathelminthen erinnern. Es zeigt dieser Umstand, dass wir es hier nicht mit grundsätzlichen Bildungsunterschieden, sondern lediglich mit sekundären Verschiedenheiten in der Anordnung der Stiftchensäume zu thun haben.

Im Gegensatz zu anderen Stirn Augen sind jedoch die Sehzellen hier nicht Zellen der Hypodermis, die im Epithelverband geblieben sind. Es ist zwar möglich und mir sogar wahrscheinlich, dass sie aus der Hypodermis stammen und erst sekundär in die Tiefe verlagert sind — eine solche Verlagerung findet ja auch in anderen Stirn Augen mit den Sehzellen gegenüber den corneagenen Zellen statt, wie REDIKORZEW bei *Apis* direkt beobachtet hat, und wie ich aus der gegenseitigen Lage dieser Zellen bei verschiedenen Formen glaube schließen zu müssen. Im vorliegenden Falle ist ein solcher Nachweis nicht vorhanden. Ein gewisser Anhalt dafür ist allerdings darin

gegeben, dass die zwischen die hypodermalen Pigmentzellen eingekleiteten caudalen Sehzellen sowohl die schlanke Gestalt von Cylinder-epithelzellen, als auch eine entsprechende Zusammenordnung bewahrt haben. Wenn sie, dann müssen auch die anderen beiden Sehzellen aus der Hypodermis stammen; man kann dann bei letzteren wohl die Loslösung von den anderen Hypodermiszellen als Grund für ihre Gestaltveränderung anführen.

Zu den einfallenden Lichtstrahlen zeigen die einzelnen Sehzellen ein recht verschiedenes Verhalten. Die rostralste der Zellen ist dem Licht von fast allen Seiten zugänglich; nur ein kleiner Theil der von der Caudalseite einfallenden Strahlen wird vom Pigmentfleck abgeblendet werden. Weniger exponirt ist schon die zweite der Zellen. Die beiden caudalen, gepaarten Zellen dagegen liegen so von Pigment umgeben, dass nur Lichtstrahlen zu ihnen gelangen können, die von vorn und etwas von unten kommen; nach oben, seitlich und hinten sind diese Zellen, oder ist wenigstens ihr Rhabdom gegen Licht geschützt. Wir haben also in diesem Stirnauge ein vollkommenes Richtungsauge, durch welches ein verschieden starker Reiz aufgenommen wird, je nach der Richtung, aus der die Lichtstrahlen kommen, indem entweder nur eine, oder zwei, oder alle vier Sehzellen von denselben getroffen werden. Eine Bildwahrnehmung vermittelt dieses Auges ist als ausgeschlossen zu betrachten.

Wie weit derartige Stirnagen bei den Podaren verbreitet sind, vermag ich nicht zu sagen. Ich selbst habe ein solches nur noch bei *Orchesella cincta* L. nachgewiesen. Bei *Heteromurus nitidus* Templ., welcher auch der Seitenaugen entbehrt, vermisste ich das Stirnauge; eben so konnte ich bei *Entomobrya* sp. keines finden. Dagegen sind wir nach WILLEM's Angaben wohl berechtigt, bei *Podura aquatica* ein Stirnauge (WILLEM's Ganglion) anzunehmen; ob an dem Pigmentfleck bei *Sminthurus aquaticus* ebenfalls Sehzellen liegen, bedarf noch der Untersuchung. Nähere Nachforschung wird solche Bildungen wahrscheinlich in ziemlicher Verbreitung finden lassen.

6) Stirnagen von *Machilis* (Taf. XVII, Fig. 22—25). Die von OUDEMANS (1887) entdeckten Stirnagen von *Machilis* untersuchte ich an zwei größeren, nicht näher bestimmten Arten dieser Gattung, deren eine hier bei Tübingen gesammelt wurde, während die andere von Rovigno (Istrien) stammt. Was die Form und die Lage dieser Augen am Kopf angeht, so stimmen meine Beobachtungen ganz mit denen des Entdeckers überein: »zwei davon sind asymmetrisch bis-

knitförmig; von ihnen liegt eins unter jedem zusammengesetzten Auge Das dritte... hat eine ovale Form und liegt an der unteren Spitze des Vorderkopfes, genau in der Medianlinie« (Fig. 22). Auch darin stimme ich OUDEMANS bei, dass die Cuticula über den paarigen Stirnagen nur sehr wenig dicker ist als in der Umgebung, über dem unpaarigen etwa die doppelte Dicke hat. Dagegen kann ich nicht zugeben, dass diese Augen »zweischichtig« und »ohne Retinulabildung« seien.

Ein Schnitt senkrecht zur Oberfläche des Auges (Fig. 23) lässt große schlanke Zellen erkennen, deren Kern meist in der Nähe der Cuticula liegt. Die Zellen sind in bestimmter Weise gruppirt: ein Querschnitt durch dieselben — also parallel der Cuticula — zeigt, dass sie zu vieren beisammen stehen und sich mit ihren Wandungen eng berühren (Fig. 25). Die Grenzen dieser vier Zellen gegen einander treten als verhältnismäßig breite, dunkel färbbare Streifen hervor, welche von der Zelle durch einen schmalen, etwas heller gerärbten Streifen getrennt werden. Auch an Schnitten senkrecht zur Cuticula kann man solche Aneinanderlagerung von Zellen leicht erkennen; aber auf solchen Schnitten sieht man natürlich nur zwei der zu einer Gruppe gehörigen Zellen (Fig. 23 u. 24); sie sind durch einen dunklen Streifen der Länge nach getrennt. An einzelnen Präparaten sehe ich an solchen Schnitten in jeder Zelle eine große Anzahl feinsten Fibrillen senkrecht zu dem dunklen Saum an diesen ansetzen, und dann proximad umbiegen (Fig. 24).

Diese Zellen sind die Schzellen der Augen. Die geschilderten dunklen Streifen halte ich für Stiftchensäume; zwar vermag ich an ihnen weder eine Trennung der zu den einzelnen Zellen gehörigen Portionen noch eine Zusammensetzung aus Stiftchen zu erkennen: es sind die Stiftchen und die benachbarten Säume unter einander verschmolzen. Im Hinblick aber auf die Verhältnisse, die wir theils schon kennen lernten, theils bei anderen Formen treffen werden, können wir kaum zweifeln, dass die an den dunkeln Saum ansetzenden Fibrillen Neurofibrillen sind, der Saum daher wohl ein Stiftchensaum. Durch die Verschmelzung der Säume entstehen also hier viertheilige Rhabdome von X-förmigem Querschnitte (Fig. 25), wie sie REDIKORZEW ähnlich aus dem Stirnauge von *Calopteryx* abgebildet hat und wir sie weiterhin noch öfter treffen werden. Es sind also die Schzellen »retinulabildend« im Sinne RAY LANKESTERS; ich finde diesen Gebrauch des Wortes Retinula für einen Theil einer zusammenhängenden Retina nicht angebracht, da ja das Wort von GRENACHER besonders gebildet

ist, um für das Komplexauge die getrennten, zu den Ommen gehörigen Theile einer fälschlich für kontinuierlich gehaltenen Retina prägnant zu bezeichnen; ich werde also sagen, die Sehzellen sind um einzelne Achsen gruppiert, oder einfach gruppiert; ein solches Auge mit Sehzellgruppen in der Retina nenne ich ein polyaxonisches. Im Gegensatz dazu ist die Retinula eines Omma im Komplexauge monaxonisch; ein Auge, in welchem keine bestimmte Orientirung der recipirenden Elemente um bestimmte Achsen vorliegt, wie das Stirnauge von *Helophilus* oder das Auge von *Ceratopsyllus*, ist anaxonisch.

Außer diesen so gruppierten Zellen finden wir in den Stirnagen noch andere, welche dicht unter der Cuticula liegen und derselben mit breiter Fläche ansitzen. Sie haben meist einen etwas kleineren, aber ähnlich beschaffenen Kern wie die Sehzellen (Fig. 23 *ck*, 24 *cz*). Mit ihrem Zellkörper ragen sie zwischen die Gruppen der ersteren mehr oder weniger weit hinein, so dass sie keineswegs eine besondere, durch eine scharfe innere Grenze abgetrennte Lage bilden, wie OUDEMANS es zeichnet; das Auge ist also als einschichtig anzusehen. Diese Zellen bilden offenbar die Matrix der Cuticula und wären als Corneazellen zu bezeichnen. Nicht selten wollte mir es scheinen, als ob hier und da auch die Sehzellen bis an die Cuticula heranreichen und sich mit ihr verbinden; die Arbeitstheilung zwischen Sehzellen und Corneazellen wäre dann nur unvollkommen.

Etwa in der Mitte zwischen der Cuticula und der Basis des Epithels ist das Auge durchsetzt von einem Zug dicht liegender, faseriger Gebilde, die einen bei durchfallendem Licht graugrünligen körnigen Farbstoff enthalten, der bei auffallendem Licht hell leuchtet: es ist ein Tapetum. Einzelne längliche Kerne sind in den Fasern zu erkennen, aber ihre Zahl entspricht bei Weitem nicht derjenigen der Fasern. Das Grundgewebe des Tapetums ist nach meiner Ansicht bindegewebiger Natur; ein Hervorgehen desselben aus Hypodermiszellen ist hier ganz unwahrscheinlich, während bei *Cloëon* eine solche Möglichkeit nicht ganz außer Betracht war. Durch das Tapetum wird es bewirkt, dass die Stirnagen am Totalpräparat nicht so dunkel erscheinen wie die Komplexaugen. Das kommt auch in OUDEMANS' Zeichnung zum Ausdruck, in seinem Text aber finde ich keinen Hinweis darauf. Die Anwesenheit des Tapetums ist OUDEMANS ganz entgangen, wahrscheinlich weil er die Schnitte depigmentirte, wobei durch die Säurewirkung der Farbstoff des Tapetums aufgelöst wird; die gewebliche Grundlage desselben hat er übersehen.

Die Sehzellen verschmälern sich da, wo sie das Tapetum durchsetzen, ganz beträchtlich, um sich proximal von ihm wieder zu verbreitern (Fig. 23); dort sind sie dann angefüllt mit einem körnigen Pigment, das eben so wie in den Komplexaugen von *Machilis* auf meinen Schnitten dunkel rothbraun erscheint. Besondere Pigmentzellen sind nicht vorhanden. Distal von dem Tapetum fehlt jede Spur von Pigment. An der Basalmembran, die das epitheliale Auge von den darunter liegenden Geweben trennt, verdünnen sich die Sehzellen zu Nervenfasern; diese ziehen in medialer Richtung an der Membran hin, um sie dann zu durchbohren und als Sehnerv zum Gehirn zu verlaufen.

Seitlich gehen die Stirnagen in die umgebende Hypodermis über, deren Zellen in ihrer Nähe mit braunem Pigment angefüllt sind; auch die Basalmembran des Auges ist eine unmittelbare Fortsetzung derjenigen der Hypodermis. Die Herkunft dieses Auges von der Hypodermis springt dadurch noch mehr in die Augen, dass die Cuticula über demselben keine besondere Verdickung zeigt. Ähnliche Verhältnisse scheinen nach CARRIÈRE'S (1886) Angaben bei den Larven der Acridier vorzuliegen; er fand bei diesen an der Stelle, wo beim erwachsenen Thiere die Ocellen liegen, Organe ähnlich »den Knospengorganen der Wirbelthiere«, die von einer farblosen, dünnen Chitinlamelle überdeckt sind. Dass die Jugendstadien typisch ausgebildeter Stirnagen und die bleibenden Stirnagen eines so primitiv organisirten Insekts wie *Machilis* einander ähnlich sind, zeigt uns, dass wir hier einen sehr ursprünglichen Aufbau dieser Organe vor uns haben. Aber schon hier treffen wir Rhabdombildungen an, die wir z. B. in den Stirnagen von *Helophilus* vermissten. Trotzdem glaube ich, dass die Beschaffenheit der recipirenden Endorgane bei *Helophilus* primitiver ist als bei *Machilis*: denn endständige Stiftchensäume wie dort treffen wir auch bei den Myriapoden, und finden sie eben so bei vielen anderen Wirbellosen. Dagegen ist die Verlagerung der Stiftchensäume auf die Seitenwandungen der Zellen durchaus charakteristisch für die Sehzellen der Arthropoden, mit Ausnahme der meisten Myriapoden. Der völligen Klarstellung bieten sich hier große Schwierigkeiten; man kann vielleicht für die Stirnagen von *Helophilus* in dieser Beziehung einen Rückschlag auf ursprünglichere Verhältnisse annehmen.

Bei dem Mangel einer Cornealinse und dem Fehlen einer optischen Isolirung der Sehzellgruppen durch Pigment ist ein Bildsehen für diese Augen höchst unwahrscheinlich.

Oder sollte es denkbar sein, dass das Tapetum die in der Achse der betreffenden Sehzellgruppe einfallenden Strahlen wieder in der Einfallsrichtung zurückwirft, die schräg einfallenden Strahlen dagegen nach anderer Richtung; erstere Strahlen würden dann die gleiche Sehzellengruppe zweimal passieren, und so eine stärkere Wirkung in den betreffenden Zellen hervorbringen, und damit wäre eine gewisse optische Isolirung geschaffen? Dann müssten allerdings alle Rhabdome zum Tapetum senkrecht stehen. Die Abweichungen davon in Fig. 23 kann man vielleicht auf Rechnung der Konservirung und Schnittrichtung setzen.

7) Stirnagen von *Agrion* und *Aeschna* (Taf. XVII, Fig. 26 bis 32). Diese Augen untersuchte ich bei *Agrion* sp. genauer und konnte zum Vergleich eine Anzahl Präparate der Stirnagen von *Aeschna juncea* Charp. heranziehen, welche in den Hauptpunkten eine völlige Übereinstimmung mit jenen zeigten. Dagegen weisen meine Befunde mancherlei Abweichungen auf gegenüber den Ergebnissen, die REDIKORZEW (1900) bei *Calopteryx* erhielt.

Die seitlichen Stirnagen, auf welche sich meine Abbildung Fig. 26 bezieht, liegen hier so, dass ihre Längsachse mit der Cuticula der Stirn nur einen geringen Winkel bildet, ihr also nahezu parallel läuft. Die Oberfläche der Cornealinse des Auges ist daher gegen die übrige Stirn sehr stark abgelenkt. Medial von ihr ist die Cuticula mit Ausnahme der innersten Lage braun gefärbt und auf ihrer Oberfläche mit dichtstehenden kleinen rundlichen Erhebungen besetzt; die darunter liegende Hypodermis besteht aus flachen, mit Pigmentkörnchen erfüllten Zellen. Dagegen setzt sich die Linse seitlich in eine glatte unpigmentirte Cuticula fort, und der Lichtschutz des Auges wird hier, abgesehen von der das Auge direkt umgebenden Pigmentlage durch die Hypodermis besorgt, deren Zellen hier viel höher sind und in ihren äußeren Theilen reichliches Pigment enthalten.

Die Gestalt der Linse in den seitlichen Augen ist asymmetrisch, wie auch REDIKORZEW für *Calopteryx* feststellt; man könnte sie am ehesten mit einem von der gewölbten Oberfläche aus einspringenden cylindrischen Zapfen vergleichen, dessen Innenfläche schräg gegen die Cylinderachse abgeschnitten ist. Nur diese Innenfläche wird von der Retina begrenzt; die Seitenflächen des Zapfens sind von einer Hypodermis überzogen, deren hohe Zellen von Pigmentkörnchen dicht erfüllt sind. Nur eine kleine Stelle der Hypodermis am seitlichen Rande der Linse, wo diese in die benachbarte Cuticula übergeht, fand ich pigmentfrei (Fig. 26 *); über dieser Stelle weist die Innenfläche der Cuticula eine Vorwölbung auf; die Hypodermis zeigt hier sonst keine Besonderheiten. Auf der caudalen Seite der

Linse hebt sich die Hypodermis nicht unbeträchtlich von ihr ab, so dass ein Zwischenraum zwischen beiden entsteht, der mit einer weicheren, homogenen, dunkler färbbaren Masse erfüllt ist, die man wohl als Sekret der Hypodermiszellen ansehen muss (Fig. 27 s). Der Körper der Linse hat eine deutliche Schichtung.

Die Retina der Stirnagen erscheint nicht als direkte Fortsetzung der benachbarten Hypodermis, sondern ist gegen diese deutlich abgegrenzt. Das morphologische Verhältnis, in dem beide zu einander stehen, kann ich an meinen Präparaten vom fertigen Thier nicht ergründen; vielleicht dass Larvenaugen darüber besseren Aufschluss geben. Die Retina ist rings umgeben von einer epithelartig angeordneten Zellmasse, welche die Fortsetzung der Hypodermis zu bilden scheint. Diese Zellen sind ganz angefüllt mit Pigment, während die Retina selbst völlig unpigmentirt ist. An der proximalen Seite des Auges setzt sich diese pigmentirte Zellschicht einerseits direkt auf den Sehnerven fort und begleitet ihn eine Strecke weit, andererseits schiebt sich zwischen die von den Sehzellen ausgehenden Nervenfasern eine Reihe von pigmentirten Zellen ein, eine hintere Pigmentwand der Retina bildend. Das gleiche Verhältnis fand REDIKORZEW bei *Calopteryx splendens*, während er bei *C. virgo* in den Sehzellen selbst Pigment sah.

Die Anordnung der Sehzellen bei *Agrion* und *Aeschna* ist eine sehr eigenartige dadurch, dass sie auf zwei Niveaus vertheilt sind: wir unterscheiden distale Sehzellen (sz^I , Fig. 26), welche der Linse anliegen, wie sonst die corneagenen Zellen oder der »Glaskörper«, aber sich durch Ausziehen zu Nervenfasern, durch den Besitz seitlicher Stiftchensäume und durch ihre Gruppierung zweifellos als Sehzellen erweisen, und proximale Sehzellen (sz^{II}), die sich von jenen im ganzen Aussehen des Plasmas und der Lage des Kernes unterscheiden, sonst aber nach dem gleichen Princip gebaut sind.

Die distalen Sehzellen erstrecken sich über die ganze Basalfläche der Cornealinse. Sie haben ein stark granulirtes Protoplasma, und ihre chromatinreichen Kerne liegen ganz distal. Diese Zellen stehen in Gruppen von je drei, die sich dicht an einander anlegen; am besten erkennt man diese Anordnung an Querschnitten durch die Zellen (Fig. 28). Jede Gruppe hat die Gestalt eines Kegels, der seine Basis gegen die Linse, seine dünn in eine Faser ausgezogene Spitze proximad kehrt. Da, wo die drei Zellen an einander grenzen, haben sich ihre Berührungsflächen abgeplattet und ihre Ränder zeigen sich dunkel gesäumt, so dass auf Querschnitten die Gestalt eines Y

erscheint, dessen Schenkel nicht ganz bis an den Rand des kreisförmigen Querschnittes der Zellgruppe reichen. Genauere Untersuchung zeigt, dass jeder Schenkel aus zwei Hälften besteht, und dass jede dieser Hälften deutlich quergestreift, wie aus zarten Stifftchen zusammengesetzt erscheint (Fig. 28); zwischen diesen Rändern und dem granulirten Zellkörper liegt eine schmale helle Zone. Es erklärt sich dies so, dass jede Zelle an ihrer Berührungsfläche mit den anderen einen Stifftchensaum trägt, und diese Säume bilden ein Rhabdom von Y-förmigem Querschnitt; die helle Zone zwischen Rhabdom und Zellkörper ist die schon anderwärts gefundene Schaltzone; die Schaltfibrillen konnte ich an dieser Stelle allerdings nicht erkennen, wohl aber bei *Aeschna* an ähnlichen Bildungen (vgl. unten). Das Rhabdom erstreckt sich nicht ganz bis an die Linse, so dass man an etwas schrägen Schnitten Querschnitte durch die Zellgruppen bekommen kann, auf denen nur die drei Kerne, nicht aber das Rhabdom getroffen ist, neben solchen, wo die Kerne noch gestreift sind und das Rhabdom vorhanden ist (Fig. 28). Solche Schnitte, welche Rhabdom und Kerne zugleich zeigen, sind der deutlichste Beweis, dass das Rhabdom hier wirklich von drei Zellen gebildet wird, und nicht ein einheitliches dreikantiges Stäbchen innerhalb des Plasmas einer Zelle vorliegt, ähnlich wie es GRENACHER bei *Vespa* annimmt. Proximal reicht das Rhabdom nicht ganz bis zur Kegelspitze. — Jede Zelle zieht sich in einen faserigen Fortsatz aus, der, vereinigt mit seinen zwei Partnern, zwischen die Enden der proximalen Sehzellen eintritt. Ich kann diese Fortsätze nicht ganz bis zum Sehnerven verfolgen, zweifle aber nicht daran, dass sie wirklich Nervenfasern sind, da ja auch die übrigen Eigenschaften dieser Zellen ihre nervöse Natur sehr wahrscheinlich machen. Dass diese Zellen daneben noch die Ausscheidung der Cuticula besorgen, steht nicht im Widerspruch zu einem Funktioniren als Sinneszellen; ich erinnere nur an die Zellen, welche die segmentalen »Augen« des Palolowurms (*Eunice viridis* Gr.) zusammensetzen und denen, bei dem völligen Fehlen indifferenten Epithelzellen zwischen ihnen, sicher die Abscheidung der sie nach außen deckenden Cuticula obliegt (vgl. HESSE 1899).

Bei den proximalen Sehzellen ist der Zellkörper weit mehr in die Länge gezogen als bei den distalen. Man kann an jeder dieser Zellen zwei Abschnitte unterscheiden, deren distaler die recipierenden Elemente trägt, während der proximale in seinem basalen Ende den Kern enthält. Die Grenze zwischen den beiden Abschnitten liegt in dem Niveau, das vom Tapetum eingenommen wird. Ihre

Kerne sind größer als bei den distalen Zellen und enthalten stets ein deutliches Kernkörperchen, ihr Plasma ist weniger granuliert.

Auch die proximalen Sehzellen stehen in Gruppen zu dreien; doch ist diese Gruppierung hauptsächlich in ihren distalen Abschnitten erkennbar: diese sind dicht zu dreien zusammengedrückt, wie bei den distalen Sehzellen die ganzen Zellen; dagegen sind die proximalen Abschnitte unabhängiger von einander, nicht selten sogar durch zwischenliegende interstitielle Zellen getrennt. Die distalen Abschnitte tragen an den einander zugekehrten Seiten die recipirenden Elemente, welche auch hier ein Rhabdom von Y-förmigem Querschnitt bilden (Fig. 29). Bei *Agrion* war der feinere Bau dieses Rhabdoms weniger deutlich, dagegen konnte ich an den proximalen Zellen von *Aeschna* es auf dünnen Schnitten genauer untersuchen. Einen Querschnitt zeigt Fig. 30: wir sehen zwar nicht, wie bei den distalen Zellen von *Agrion* die einzelnen Rhabdomeren von einander getrennt, auch ihre Querstreifung ist nicht deutlich; dagegen erscheinen mit hervorragender Deutlichkeit die vom Saum ausgehenden Fibrillen in der hier sehr breiten Schaltzone. An Längsschnitten durch die Rhabdomgruppe (Fig. 31) kann man deutlich verfolgen, wie diese Fasern sich dem proximalen Ende der Zelle zuwenden; in der Figur sind auf der rechten Seite die Granulationen des Zellplasmas fortgelassen, um die Fibrillen deutlicher zu zeigen. Der proximale Abschnitt der Zellen erscheint hier auffallend längsgefaserter (Fig. 32); ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich in diesen Fibrillen die Fortsetzungen der an das Rhabdom ansetzenden erblicke; sie gehen in die Nervenfasern der Zelle ein. Die verschiedenen Rhabdome, die wir hier besprochen, ergänzen sich gegenseitig: bei den distalen Sehzellen von *Agrion* erkennen wir getrennte Rhabdomere und ihre Zusammensetzung aus Stiftchen; bei *Aeschna* erkennt man die an das Rhabdom ansetzenden Neurofibrillen, welche die Zellen durchlaufen und in die Nervenfasern eintreten. Ich glaube, wir können hier getrost kombinieren und sagen, dass wir mit größter Wahrscheinlichkeit die Rhabdome von *Agrion* und *Aeschna* als zusammengesetzt aus echten Stiftchen säumen betrachten dürfen.

REDIKORZEW beobachtete bei *Calopteryx* nur eine Lage von Sehzellen, die in Gruppen zu zwei, drei oder vier stehen. Zu Seiten der Rhabdome findet er bei der gleichen Form eben so wie ich bei *Agrion* und *Aeschna* eine helle Plasmazone von besonderem Bau: eine Schicht besonders großer Waben — wie er überhaupt vielfach Wabenbau in dem Plasma der Sehzellen annimmt. In der Medianlinie der Sehzellen sieht er eine Nervenfasern die Zelle entlang ziehen,

eine Beobachtung, der ich bei den mir vorliegenden Libellen nichts Entsprechendes an die Seite stellen kann.

Das Tapetum (Fig. 26 u. 29 *ta*) scheint auf Medianschnitten durch das Auge die proximalen Sehzellen an der Grenze des rhabdombildenden Abschnittes quer zu durchsetzen. Querschnitte (Fig. 29) zeigen jedoch, dass es die Zellen nur eng umgiebt und sich zwischen ihnen in die Höhe zieht. Proximal steht es mit Zellen in Verbindung, die zwischen den Körpern der proximalen Sehzellen liegen und einen schmalen langgestreckten Kern haben; man kann deutlich verfolgen, wie in diesen Zellen sich distad die feinen, im durchfallenden Licht graugrünlichen Kryställchen mehren, welche die Färbung des Tapetums bedingen. Das letztere ist also aus Zellen aufgebaut, die feine Kryställchen enthalten. Die Zellen bezeichne ich als interstitielle und halte sie, wie diejenigen bei *Machilis* und *Cloëon*, für eingewanderte Bindegewebszellen. Keinenfalls kann ich mich der Ansicht von REDIKORZEW anschließen, der die Zellen des »Zwischengewebe« (die offenbar mit den Zellen des Tapetums, das REDIKORZEW nicht beschreibt, identisch sind) mit den Sekretzellen im Auge von Mollusken und Würmern in Parallele setzt und als umgewandelte Hypodermiszellen ansieht.

Das mittlere Stirnauge hat den gleichen Bau wie die seitlichen, nur dass es symmetrisch ist. Während bei anderen Insekten die Duplicität dieses Auges nur durch den doppelten Sehnerven angedeutet ist, zeigt sich bei *Agrion* eine Zweitheiligkeit auch dadurch, dass sich von der Rostralseite her ein Keil indifferenter Zellen ein Stück weit zwischen die Sehzellen einschiebt.

Die zwei Lagen von Sehzellen, die wir bei *Agrion* und *Aeschna* finden, haben sicher eine physiologische Bedeutung in der Weise, dass die Objekte, von denen sie durch Vermittelung der Cornealinse deutliche Bilder empfangen, in zwei vom Auge verschieden weit abstehenden Gebieten liegen: die distalen Sehzellen werden durch von fernen Objekten ausgehende Strahlen erregt, auf die proximalen Zellen vereinigen sich die Strahlen naher Objekte: wir haben hier gleichsam ein gleichzeitiges Fern- und Nahesehen im selben Auge, ein Sehen mit zwei über einander liegenden Retinae. Ich kenne nirgends eine ähnliche Einrichtung. Es ist bezeichnend, dass sich so verhältnismäßig hoch ausgebildete Augen bei räuberischen und sehr beweglichen Thieren finden, wie die Libellen es sind.

8) StirnAugen von *Vespa crabro* L. (Taf. XVII, Fig. 33—36,

und Taf. XVIII, Fig. 37—38). Die von mir untersuchte Hymenopteren-Form (*Vespa crabro* L.) zeigt im Bau ihrer Stirnagen eine große Übereinstimmung mit den von GRENACHER (*Vespa communis* und *Crabro cribrarius*) und REDIKORZEW (*Apis mellifica*) beschriebenen, so dass man annehmen kann, dass diese Organe wenigstens bei den aculeaten Hymenopteren ziemlich gleichartig gebaut sind.

Die Cornealinse zerfällt deutlich in zwei Abschnitte, einen äußeren härteren von fast sphärischer Gestalt und einen inneren weicheren, welcher sich der Oberfläche der Retina durchaus anpasst (Fig. 33 u. 34). Das Vorhandensein dieser Scheidung wird durch nichts so auffallend, wie dadurch, dass beim Abpräparieren des Weichkörpers der Augen von der Cuticula, was sehr leicht zu machen ist, nicht selten der innere Linsenabschnitt mit der Retina in Verbindung bleibt, die Linse also in zwei Theile gespalten wird. GRENACHER betont schon den wesentlichen Unterschied zwischen den beiden Abschnitten: außer durch größere Weichheit findet er den inneren Abschnitt auch durch Empfindlichkeit gegenüber den Härtungsmitteln ausgezeichnet; es treten in ihm spaltenartige Höhlungen und Lücken auf unter dem Einfluss der Reagentien. Bei Fixirung mit Sublimat-Essigsäure fand ich dergleichen nicht. Mich erinnert dieser Linsenabschnitt an die Sekretmasse auf der caudalen Seite der Cornealinse in den seitlichen Stirnagen von *Agrion* (vgl. p. 381 oben).

Die der Linse benachbarte Cuticula ist in ihrer äußeren Hälfte dunkel pigmentirt; die darunter gelegene Hypodermis besteht aus sehr niedrigen Zellen, denen das Pigment fehlt. Das stimmt völlig mit GRENACHER'S Angaben überein.

Die Innenfläche der Linse wird von verschiedenartig gestalteten Zellen begrenzt. Seitlich am Linsenrand stehen in bestimmter Ausdehnung — nicht überall, vgl. Fig. 33 links — hohe, mit reichlichem Pigment erfüllte Zellen (*w* in Fig. 32 u. 33), die proximal über den Rand der Retina vorspringen und so mit dieser einen Winkel bilden; diese Zellkomplexe stellen gürtelartige Zonen von wechselnder Breite vor, deren Anordnung eben so wie die feinere Beschaffenheit wir weiter unten noch genauer zu betrachten haben. Es sind die Zellen, welche REDIKORZEW als Iris bezeichnet.

Im Übrigen ist die Linse von niedrigen corneagenen Zellen bekleidet, dem Glaskörper bei GRENACHER und REDIKORZEW. Letzterer betont, dass hier wie bei den Musciden der Glaskörper eine gesonderte Schicht über der Retina bildet; das Gleiche scheint GRENACHER anzunehmen; er äußert sich aber nur sehr vorsichtig, da der Erhaltungs-

zustand dieser Zellen in seinen Präparaten ungenügend war. Ich konnte hier wie bei den Wanzen erkennen, dass die Lagerung in zwei Schichten nur eine scheinbare ist, in so fern als die einzelnen corneagenen Zellen dünne kegelförmige Fortsätze zwischen die distalen Enden der Retinazellen senden (Fig. 35 *cz* rechts) und somit bekunden, dass sie mit jenen zu einem einheitlichen Epithelverbande gehören; die Zweischichtigkeit ist also keine primäre wie bei *Helophilus*, sondern eine sekundäre und dazu unvollkommene. Das wird erhärtet durch das Verhalten der corneagenen Zellen in der Entwicklung; REDIKORZEW beobachtete bei *Apis mellifica*, dass die »Glaskörperzellen« ursprünglich in gleicher Reihe mit den Schzellen liegen und eine Verschiebung der beiden gegen einander erst sekundär auftritt. Das ist bei den Stirnangenen anderer Arten ebenfalls der Fall, nur ist die Verschiebung weniger vollkommen durchgeführt als hier.

Die Schzellen sind hohe schlanke Zellen mit einem distalen, wenig oder gar nicht pigmentirten und einem proximalen pigmentirten Ende, welches letzteres den Kern enthält und sich in eine Nervenfasern fortsetzt. Die lichtrezipirenden Theile liegen im distalen Ende. Es sind Plättchen, die zu je zweien zusammenstehen und nach GRENACHER's Auffassung in das Ende je einer Zelle eingebettet sind, nach REDIKORZEW dagegen jedes Mal zwei Schzellen angehören und durch ihre Zusammenlagerung ein Rhabdom bilden. Ich muss mich der letzteren Ansicht anschließen. REDIKORZEW hat an Macerationspräparaten die Duplicität der zu einem Rhabdom gehörigen Zellen erwiesen; ich kann hinzufügen, dass sie auch an Schnittpräparaten von genügender Dünne über allen Zweifel deutlich ist; in Fig. 35 sieht man an den beiden Rhabdomen links die zugehörigen Zellen vom Ende des Rhabdoms an aus einander weichen, und in jedem Theil ist ein Kern zu finden.

Die Rhabdomeren nehmen den distalsten Theil der Seitenwand der Zellen ein und reichen noch nicht halbwegs bis zum Kern. Nie konnte ich sie, auch bei *Apis* nicht, bis an den Kern verfolgen, geschweige denn über denselben hinaus, wie es REDIKORZEW in seiner Fig. 7 von *Apis* darstellt. Die Rhabdomeren sind deutlich von einander getrennt und tragen einige Eigenthümlichkeiten von Stiftchensäumen zur Schau. Zwar konnte ich eine Querstreifung bei ihnen weder an Längs- noch an Querschnitten erkennen, doch sah LEYDIG (1864) an den frischen Gallertkolben der Honigbiene eine feine Querriefelung. Wohl aber finde ich besonders an Querschnitten die Schaltzone deutlich, und sehe darin die Schaltfibrillen (Fig. 36); an Längsschnitten konnte ich diese bisweilen erkennen (Fig. 35 links), nicht aber die

Fortsetzung der Fibrillen im Zellplasma. Dagegen lässt die Anordnung der Pigmentkörnchen in Längsreihen auf eine längsfasrige Struktur des Plasmas schließen. Aus den vorhandenen Andeutungen, wenn sie auch nur unvollständig sind, können wir immerhin schließen, dass auch hier die Rhabdomeren Stiftchensäume sind wie in anderen Stirnauge.

Jene zu den Seiten der Retina im Linsenrande stehenden Zellkomplexe, welche REDIKORZEW als Iris bezeichnet, haben eine besondere Bedeutung. Schon an den nicht von Pigment befreiten Präparaten erkennt man, dass die basalen Enden dieser Zellen nicht einfach glatt abgeschnitten aufhören, sondern sich in Fasern ausziehen, die in der Richtung gegen den Sehnerven verlaufen — an Fig. 37 sind diese Fasern nicht zu erkennen, weil der aus anderen Rücksichten zum Zeichnen ausgewählte Schnitt nicht genau meridional verläuft, wie diese Fasern es thun. Vom Pigment befreite Präparate, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, lassen im Inneren dieser Zellen merkwürdige Fibrillenbildungen erkennen: ein Fibrillenbündel durchzieht die Zelle von der Basis gegen das freie Ende; um den Kern herum splittert es sich in Einzelfibrillen auf, die den Kern von allen Seiten umgeben und deren punktförmige Querschnitte man an entsprechend geführten Schnitten (Fig. 38 links) um den Kern herumlaufen sieht. Jenseits des Kernes vereinigen sich die Fibrillen wieder, um am Ende der Zelle pinselartig, gleichsam zu einem Fibrillenkegel, aus einander zu strahlen. Die Enden der Fibrillen scheinen dabei ein wenig über das Zellplasma hinauszuragen (Fig. 37 *nf*). An Fig. 38, welche einen etwas schrägen Schnitt durch diese Zellen darstellt, sieht man die verschiedenen distad vom Kern auf einander folgenden Querschnittsbilder von links nach rechts neben einander. Mit Hinblick auf den Nervenfortsatz und auf diese Fibrillen kann ein Zweifel an der nervösen Natur dieser Zellen kaum aufsteigen; die Fibrillen sind höchst wahrscheinlich Neurofibrillen, und ich vermute, dass sie sich in die Nervenfasern fortsetzen; direkt beobachten konnte ich es nicht. Unter Annahme dieser Voraussetzungen können wir in ihnen nur Sinneszellen und zwar Sehzellen erblicken. Die Art der Nervenendigung ist für Sehzellen nichts Ungewöhnliches — abgesehen davon, dass auch die Stiftchen der Stiftchensäume nur freie Enden der die Zellen durchziehenden Neurofibrillen sind, finden wir Ähnliches bei den Sehzellen der Seesterne, wo PFEFFER (1901) nachgewiesen hat, dass in die Enden der Sehzellen, die sog. Stäbchen, in ähnlicher Weise die Einzelfibrillen eines Fibrillenbündels kegelförmig ausstrahlen;

ähnliche Verhältnisse wies ich (1899) für *Siphonostoma* nach, und auch die Sehzellen des Palolowurms (*Eunice viridis* Gr.) könnte man zum Vergleiche heranziehen. Da die ganze Zelle von Pigmentkörnchen erfüllt ist, so ist es für die Möglichkeit einer Reizung der Fibrillenenden durch Licht von Bedeutung, dass diese über das Zellplasma etwas hinausragen. Wir hätten dann in diesen Zellzonen eine Nebenretina zu sehen, die offenbar eine Neuerwerbung bei *Vespa crabro* bzw. den Hymenoptern — in welcher Verbreitung sie hier vorkommt, bleibt noch festzustellen — vorstellt.

Bei einer solchen Bedeutung dieser Zellzonen interessirt uns ihre Anordnung; denn, wie schon bemerkt, sind sie nicht gleichmäßig verbreitet. In dem mittleren Stirnauge hat die Nebenretina ihre Hauptentwicklung auf der rostralen Seite, zieht sich dann seitlich um das Auge herum in abnehmender Stärke; caudal fehlt sie (Fig. 33). Bei den seitlichen Stirnagen ist die Nebenretina außen und caudal stark entwickelt; auf der medianen und rostralen Seite ist sie dagegen schwach ausgebildet. Daraus lässt sich das Gesichtsfeld der Nebenretinae bestimmen: die des mittleren Auges bekommt ihre Strahlen von hinten, die der seitlichen Augen von vorn und von der Seite, und zwar die des rechten Auges von links und umgekehrt.

Die Nebenretinae liegen der Linse viel enger an, vor Allem dem dichteren und damit wohl auch stärker lichtbrechenden äußeren Abschnitt derselben; die Hauptretina dagegen ist von diesem — wohl in Ermangelung einer hohen Lage corneagener Zellen — durch den inneren Linsenabschnitt getrennt. Die letztere wird, entsprechend ihrer größeren Entfernung von der Linse, wohl Bilder von näher gelegenen Objekten bekommen, während die ersteren so liegen, dass auf ihnen scharfe Bilder entfernterer Gegenstände von der Linse entworfen werden. Hier ist also dieselbe Arbeitstheilung in eine Retina für Nahe- und eine solche für Fernsehen durchgeführt, wie in den Stirnagen von *Helophilus* und in denen von *Agrion* und *Aeschna*. Aber bei allen diesen ist der Weg zu diesem Ziel jedes Mal ein anderer: ein Beweis, dass diese Differenzirungen unabhängig von einander vor sich gegangen sind.

Das Vorkommen solcher Nebenretinae bei *Vespa* erinnert an einen Zellkomplex im Aleiopidenaug, für den ich, nach seinem Entdecker, den Namen GREEFF'sches Organ gewählt habe. BÉRANECK hat dieses Organ für eine accessorische Retina gehalten, ich (1899) habe dagegen eingewendet, dass der Bau der Zellen zu einer solchen Annahme nicht berechtige — ich erwartete dann ebensolche Stäbchen wie in der Retina der Aleiopiden zu finden. Eine wiederholte Durchsicht meiner Präparate hat mich zwar zu keinem festen Ergebnis geführt,

aber ich möchte doch meinen Widerspruch gegen BÉRANECK's Deutung zurücknehmen im Hinblick darauf, dass ja ganz andersartige Sehzellen als in der Hauptretina hier vorhanden sein könnten. Die Entscheidung muss durch erneute Untersuchung gebracht werden.

9) Die Stirnaugen von *Anabolia* (Taf. XVIII, Fig. 39—42). Die Stirnaugen der Phryganeiden nehmen in mehr als einer Beziehung eine Sonderstellung ein, wenn sie auch nicht so sehr von dem gewöhnlichen Typus abweichen, wie GRENACHER glauben musste, welcher, bei den von ihm angewandten Methoden, die Stäbchen in diesen Augen völlig vermisste. Meine Untersuchungen beziehen sich in der Hauptsache auf eine im Herbst hier an stehenden Gewässern häufige Art der Gattung *Anabolia*, deren Köpfe sorgfältig in Sublimat-Essigsäure konservirt wurden; außerdem untersuchte ich ein Spiritus-Exemplar von *Phryganea grandis* L., dem Objekt GRENACHER's.

Die Schwierigkeit, von den Stirnaugen von *Anabolia* gute Schnitte zu bekommen, beruht darauf, dass dies Organ ganz von einer Chitinkapsel umschlossen ist, ähnlich wie das Auge von *Ceratopsyllus*. Nur ist die Gestalt der Kapsel hier eine ganz andere; die Kapsel hat etwa die Form eines gegen seine Basis mehr und mehr plattgedrückten Cylinders, und liegt der Stirn so auf, dass ihre Achse nahezu senkrecht zur Medianebene steht. Die Gestalt der Kapsel kann man sich durch Vergleichung des Längsschnittbildes (Fig. 39) mit zwei in verschiedenen Gegenden geführten Querschnitten (Fig. 40 a u. b) vergegenwärtigen: in der Gegend der Linse ist sie etwa rund, und wird gegen die Medianebene des Thieres hin zunehmend flacher und breiter. Die gewölbte, in der Mitte nur wenig verdickte, konvex-konkave Corneallinse bildet den Deckel der Kapsel. Die proximale Wand liegt in der Fortsetzung der umgebenden Cuticula der Stirn und ist, wie diese, in ihrer distalen Hälfte dunkel pigmentirt; eben so enthält die übrige Kapselwand eine distale, dunkel pigmentirte Schicht, die jedoch in diesem Falle nicht dem Augennern zugekehrt ist, sondern nach außen sieht (Fig. 39). An der Basis der Kapsel finden wir eine Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven.

Das Innere der Kapsel ist ausgekleidet von einer niedrigen Zellschicht, welche der Cuticula als Matrix dicht anliegt; sie wäre als Hypodermis zu bezeichnen (Fig. 39 u. 40 b, *hy*). Nach innen davon liegt eine zweite Zelllage von ähnlicher Beschaffenheit, deren Zellen noch flacher sind; sie ist besonders an Querschnitten deutlich erkennbar (Fig. 40 b u. 41), auf dem Längsschnittbilde (Fig. 39) habe ich sie nicht gesehen. Das äußere Drittel der Kapsel wird von den Sehzellen

nicht eingenommen; dort hebt sich die innere Zellschicht von der Hypodermis ab und bildet eine kuppelförmige Wölbung über der Vorderfläche der Sehzellenmasse (Fig. 39); der Raum, den sie hier umschließt, ist im Leben anscheinend mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, wie ich aus den darin befindlichen Niederschlägen (Fig. 40a) schließe. Der Gipfel der Kuppel legt sich unter der Mitte der Cornealinse der Hypodermis dicht an. Somit ist eine doppelte Zellhülle um die Retina gebildet; ich möchte sie mit dem doppelwandigen Amnion, das sich über Amnioten-Embryonen hinfaltet, vergleichen (es entspräche dabei die Hypodermis der serösen Hülle, die innere Schicht dem eigentlichen Amnion), und auch ihre Entstehung denke ich mir bedingt durch analoge Faltenbildung der Epidermis im Umkreise der Retina.

Die Retina erfüllt die medianen zwei Drittel der Kapsel. Ihre Zellen sind langgestreckt, distal etwas dicker als proximal. Indifferente Zellen sind nicht zwischen sie eingeschaltet, da ja die Abscheidung der Cuticula von den Zellen des äußeren Hüllblattes übernommen ist. Die ovoiden, chromatinreichen Kerne der Sehzellen liegen distal; in dem proximalen Abschnitte der Kapsel, nahe der Öffnung für den Sehnerven, sieht man langgestreckte schmale Gebilde zwischen den Sehzellen, die sich mit Eisenhämatoxylin tief blauschwarz färben, aber auch bei Hämatoxylinfärbung erkennbar sind: es sind die recipierenden Elemente. Querschnitte (Fig. 42) zeigen, dass wir es mit Rhabdomen zu thun haben, welche zu je vier Zellen gehören und einen etwa rhombischen Querschnitt haben. Auch bei *Phryganca grandis* konnte ich solche Rhabdome nachweisen. Die Lage der Rhabdome proximal von den Kernen der Sehzellen ist zwar nicht die gewöhnliche; ein ähnliches Verhältnis aber haben wir in den distalen Sehzellen der Stirnauge von *Agrion*. Die Spinnenaugen ziehe ich absichtlich nicht zur Vergleichung herbei, weil sie einen sehr abgeleiteten Zustand darstellen. Ihren physiologischen Grund hat die Einrichtung wohl darin, dass die optische Isolirung der recipierenden Elemente im Grunde der Augenkapsel eine viel vollständigere ist als nahe der Linse. In dieser sonderbaren Lage haben wir wohl auch den Grund dafür zu sehen, dass diese Bildungen dem Scharfblick GRENACHER's entgangen sind. Sollten vielleicht die Kerne, welche GRENACHER im Anfang des Sehnerven findet, auf Schrägschnitte durch die Rhabdome zurückzuführen sein; das färberische Verhalten der letzteren würde eine solche Verwechslung sehr begünstigen.

Pigment ist nirgends in den Zellen des Auges vorhanden (GRE-NACHER); die optische Isolirung wird lediglich durch die dunkel gefärbte Augenkapsel besorgt, wie bei *Ceratopsyllus*.

Die Leistungen eines solchen Auges können nur geringe sein. Da die durchsichtige Cornea am äußeren Ende der Augenkapsel zwar nach außen gewölbt, aber nicht zu einer eigentlichen Linse umgebildet ist, werden wohl kaum Bilder auf dem Augenhintergrunde entworfen werden, und die Funktion des Auges dürfte in der Hauptsache die eines Richtungsauges sein.

10) Larvenaugen von Tenthredinidenlarven (Taf. XVIII, Fig. 43 u. 44). Wie durch die Untersuchungen von REDIKORZEW erstmalig festgestellt ist, haben die Augen der Blattwespenlarven eine außerordentliche Übereinstimmung mit den Stirn- und Seitenaugen von Imagines. Sie sollen deshalb an dieser Stelle abgehandelt werden. Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf *Hylotoma rosarum* Fabr. Außerdem stand mir noch eine andere, größere grüne Blattwespenlarve zur Verfügung, die ich nach Art und Gattung nicht bestimmen konnte, ja von der ich nicht einmal die Wohnpflanze angeben kann, da ich sie nicht selbst fand; ihre Augen weichen in manchen Punkten von denen der *Hylotoma*-Larve nicht unbeträchtlich ab, so dass ich wiederholt auf sie Bezug nehmen muss.

Die Gestalt und Schichtung der Cornealinse, ihr Verhältnis zur umgebenden Cuticula und die Pigmentirung der letzteren wird am schnellsten durch einen Blick auf Fig. 43 klar.

Die corneagenen Zellen der Retina verhalten sich bei den beiden untersuchten Formen recht verschieden. Bei der »grünen Larve« schließen sich diese Zellen im distalen Theile der Retina dicht zusammen und bilden scheinbar eine besondere Lage über den Sehzellen, und ihre Kerne ziehen sich in einer fast zusammenhängenden Schicht quer durch die Mitte der Retina (Fig. 44a u. b). Proximal von den Kernen aber hören die Zellen nicht auf, sondern sie verschmälern sich nur, treten zwischen den Sehzellen hindurch und verbreitern sich basalwärts wieder, da wo die Sehzellen sich zu Nervenfasern ausziehen und reicheren Raum zwischen sich lassen; man erkennt ihre basalen Enden an entpigmentirten Präparaten durch die gleiche Färbung, welche gegen die hellere Farbe der Sehzellen deutlich absticht (Fig. 44b cz); besonders deutlich ist der Zusammenhang da, wo die Kerne einzelner corneagener Zellen ausnahmsweise tiefer liegen, zwischen den Sehzellen, von deren Kernen sie sehr leicht zu unter-

scheiden sind; in Fig. 44*b* links ist eine solche Stelle, wo die Verbindung mit den proximalen Enden vollkommen deutlich ist. — Anders ist das Verhalten bei der Larve von *Hylotoma*: hier schließen die corneagenen Zellen ebenfalls unter der Linse dicht zusammen, aber die Sehzellen reichen viel weiter distad, und nach außen von ihnen sind keine Kerne der corneagenen Zellen zu finden; vielmehr liegen die einzigen Kerne, die als solche gedeutet werden können, ganz dicht an der Basalmembran, in der gleichen Lage, wo auch die hohen indifferenten Zellen in den Seitentheilen der Retina ihre Kerne haben (Fig. 43*ck* und *hy*). In beiden Fällen nehmen die Corneagenzellen die ganze Dicke der Retina ein, nur die Sehzellen haben sich in die Tiefe gesenkt — bei anderen Formen, die wir bisher kennen lernten, haben sich die beiden Zellarten gegen einander verschoben —; nur die Lage der Kerne macht den Unterschied aus.

Bei *Hylotoma* finde ich zwischen den distalen Enden der Corneagenzellen nahe der Linse einige wenige Zellen sehr unregelmäßig vertheilt liegen (Fig. 43), die ich bei der »grünen Larve« durchaus vermisste. Ihrer Zugehörigkeit nach vermag ich sie nicht näher zu bestimmen; sicher ist mir nur, dass sie nicht zu den corneagenen Zellen gehören. Sie entsprechen wohl jenen Zellen, die REDIKORZEW als Ersatzzellen bezeichnet und bei der ihm vorliegenden Form in sehr regelmäßiger Anordnung an der gleichen Stelle beobachtet hat. Er hat ihnen desshalb eine besondere Wichtigkeit beigelegt und sie mit den Krystallkörperzellen des Komplexauges für homolog erklären wollen. Das gänzliche Fehlen solcher Zellen bei der einen, ihr spärliches und ungeordnetes Vorkommen bei der anderen der von mir untersuchten Larven zeigt, dass sie keine wesentliche Bedeutung haben können.

Über die Sehzellen vermag ich den Angaben REDIKORZEW's nicht viel zuzufügen. Ich kann nur bestätigen, dass sie in Gruppen stehen und Rhabdomeren tragen, welche ein Rhabdom zusammensetzen; die von den einzelnen Zellgruppen ausgehenden Nervenfasern bilden gesonderte Bündelchen, und diese treten einzeln oder zu einigen vereint durch die Basalmembran und vereinigen sich erst hinter dieser zum Sehnerven, wie es REDIKORZEW zeichnet. Die Sehzellen enthalten in meinen Präparaten bei beiden untersuchten Formen Pigment, wenigstens in ihren proximalen Theilen, wie es Fig. 44*a* von der »grünen Larve« zeigt. Die Pigmentkörnchen sind deutlich in Reihen angeordnet (Fig. 44*c*), wie wir es oben bei *Vespa* sahen; man kann das wohl auf eine fibrilläre Struktur im Zellkörper deuten. Von

besonderen Pigmentzellen, welche REDIKORZEW anführt, konnte ich nichts bemerken, eben so wenig wie ich Kerne solcher Zellen an entpigmentirten Präparaten entdecken konnte trotz specieller Aufmerksamkeit. Auch ein besonderes Zwischengewebe fand ich nicht; die Kerne zwischen den basalen Enden der Sehzellen bei der *Hylotoma*-Larve (Fig. 43), welche der Lage nach denen entsprechen würden, welche REDIKORZEW in seiner Fig. 26 dem Zwischengewebe zuspricht, gehören, wie oben aus einander gesetzt, zu den corneagenen Zellen.

Das Auge ist von einer Basalmembran umgeben, welche wohl als Produkt der corneagenen Zellen anzusehen ist.

An die Retina schließt sich bei *Hylotoma* nach der einen Seite hin die Hypodermis kontinuierlich an, nach der anderen Seite aber ein besonders modificirter Abschnitt der Hypodermis, der eine ziemliche Dicke hat und dessen verhältnismäßig kleine Kerne in vielen Schichten über einander liegen: also eine Stelle, wo eine sehr reichliche Zellvermehrung in der Hypodermis stattgefunden hat, ohne dass ich irgend einen Anhalt dafür wahrnehmen konnte, dass die Einschichtigkeit der Hypodermis damit beeinträchtigt wäre. Dieser Abschnitt ist ein wenig eingesenkt, so dass eine Grube in der Hypodermis entstanden ist, die jedoch durch eine Verdickung der Cuticula über der eingesenkten Stelle ausgefüllt wird; an dem dem Auge entgegengesetzten Rand geht diese Zellplatte ganz plötzlich in die viel dünnere, hier sogar besonders verdünnte Hypodermis über (Fig. 43). Von der basalen Fläche dieser verdickten Stelle gehen zahlreiche Fasern ab, welche sich mit dem Sehnerven des Larvenauges vereinigen. Die ganze Beschaffenheit dieses Zellkomplexes weist darauf hin, dass wir es mit einer Imaginalscheibe zu thun haben; die davon ausgehenden Fasern dürften wohl, da sie sich einem Nerven anschließen, ebenfalls Nervenfasern sein, die Imaginalscheibe würde dann einem Sinnesorgan zugehören. Dies angenommen, spricht die seitliche Lage am Kopf und der enge Anschluss an das Larvenauge in hohem Maße dafür, dass wir hier die Imaginalscheibe des Komplexauges vor uns haben. Dann wäre das Larvenauge nur ein vor der Zeit entwickelter Theil der Anlage des Imago-Auges! Die Beobachtung der weiteren Entwicklung, welche darüber ja unzweideutigen Aufschluss geben würde, fehlt mir allerdings.

Damit würde freilich die von REDIKORZEW zwar nicht mit klaren Worten ausgesprochene, aber doch greifbar angedeutete Vermuthung, dass das Larvenauge direkt in das Komplexauge der Imago sich umwandle, nicht gut zu vereinigen sein. Aber auch ohnedies ist eine solche Vermuthung sehr gewagt, denn

die Thatsachen, auf die sie sich stützt, sind sehr anfechtbar. REDIKORZEW stellt zunächst fest, dass das Larvenauge der Tenthrediniden eine besondere Stellung einnehme, weil 1) es nach dem Typus der Stirnagen der Imagines gebaut sei, 2) besondere Ergänzungszellen zwischen den distalen Enden der »Glaskörperzellen« liegen, 3) die Retinazellen zu vieren gruppiert sind und ihre Rhabdomeren zu Rhabdomen zusammentreten, und 4) das Pigment an echte Pigmentzellen gebunden sei, während es den Schzellen fehlt. Davon sind Punkt 1 und 3 richtig, 2 und 4 treffen für die von mir untersuchten Formen nicht zu, sind also jedenfalls nicht von allgemeiner Gültigkeit für die Tenthredinidenlarven. Gerade mit Bezug auf die letzten beiden Punkte, meint REDIKORZEW (p. 29 der Diss.), »fällt unwillkürlich die große Ähnlichkeit dieses Ocellus mit dem zusammengesetzten Auge auf. Ihre laterale Lage spricht ebenfalls für diese« — vom Verfasser allerdings nicht formulirte — »Annahme. Wir müssen uns nur vorstellen, dass zugleich mit dem Abwerfen der Larvenhaut auch die Linse abgeworfen wird und an ihre Stelle eine ganze Reihe von Corneafacetten tritt, welche wahrscheinlich von den schildförmig verbreiterten Enden der Glaskörperzellen abgesondert werden. Es müssen dabei wohl auch die Krystallkegel der euconen Augen des Imago zur Ausbildung kommen« — nämlich auf Kosten der »Ergänzungszellen« von Punkt 2 —. »auch muss die ganze Retina sich etwas modificiren, aber das wird nach Vergleich des Ocellus der Larve mit dem Auge des Imago nicht so auffallend und unwahrscheinlich erscheinen«. Der ganze Passus macht mir den Eindruck, als ob er nur aus Versehen bei der Korrektur stehen geblieben sei.

Für die merkwürdige Erscheinung, dass diese Larvenaugen so sehr von denen anderer holometaboler Insektenlarven abweichen und sich den Stirnagen der Imagines anschließen, weiß ich eben so wenig eine Erklärung, wie für die den Stirnagen ähnlichen Seitenaugen bei *Ceratopsyllus*.

11) Allgemeines über Stirnagen. Die Mannigfaltigkeit des Baues, die uns in der beschränkten Zahl der hier geschilderten Stirnagen der Insekten entgegentritt, ist staunenswerth. Wir würdigen das mehr, wenn wir dazu die Gleichmäßigkeit im Bau der Komplexaugen der Arthropoden, die doch viel weiter verbreitet sind, in Gegensatz bringen, oder diejenige der Augen der Raubanneliden. Und dabei ist zu bedenken, dass hier nur eine kleine Auswahl geschildert ist, dass bei einer Anzahl von Insektenordnungen, so den Orthoptera genuina, den Neuroptera, den Lepidoptera die Stirnagen überhaupt noch nicht genügend untersucht wurden, dass also noch mancherlei überraschende Befunde möglich sind.

Es ist nicht leicht, die Stirnagen der Insekten zusammenfassend zu charakterisiren. Die Mehrzahl haben eine Cornealinse, eine Form eine celluläre Linse (*Cloëon*), bei anderen fehlen Linsenbildungen gänzlich (*Machilis*, Poduren). Bei vielen wird die Cornealinse abge-

sondert von Zellen, die mindestens ursprünglich zwischen den Sehzellen standen und, wenn sie gegen diese verschoben sind, erst sekundär aus ihrer Reihe herausrückten: sie sind sekundär zweischichtig — bei anderen aber besteht die Retina nur aus Sehzellen, und eine besondere, über jene gelagerte Zellschicht sondert die Cornealinse ab (*Helophilus*, *Anabolia*): sie sind primär zwei- oder mehrschichtig. Bei den einen sind die recipirenden Elemente endständig an den betr. Zellen, und die Zellen nicht zu Gruppen vereinigt; bei anderen sind sie seitenständig, und die Zellen so gruppiert, dass ihre recipirenden Elemente sich zu einem Rhabdom vereinigen; dabei kann die Zahl der Zellen in einer Gruppe zwischen 2, 3 oder 4 betragen. Das Pigment findet sich bald in den Sehzellen, bald in einer besonderen Augenhülle, bald in der Hypodermis, bald nur in der Cuticularkapsel des Auges. An der optischen Isolirung kann ein Tapetum sich betheiligen, das dann stets an eingewanderte Bindegewebszellen gebunden ist, oder ein solches fehlt. Die RAY LANKESTER'sche Eintheilung der Arthropoden- augen, welche die Gesamtheit derselben zunächst in zwei große Unterabtheilungen, einschichtige und zweischichtige, sondert, und dann retinulirte und nicht retinulirte, unicolorneale und multicolorneale, autochromische und exochromische unterscheidet, lässt uns hier völlig im Stich.

Was diesen Augen aber gemeinsam ist, das theilen sie auch mit anderen Augen der Arthropoden, mit den Komplexaugen, den Augen der Spinnen und Myriapoden und den Larvenaugen der Insekten. Einmal ist das ihre direkte Abstammung von der Hypodermis, und dann die Beschaffenheit der recipirenden Elemente: diese sind an Zellen gebunden, von denen eine Nervenfasern abgeht zum Centralorgan; wenn die recipirenden Elemente sich alle auf das Grundschema eines Stiftchensaums zurückführen lassen, so ist auch das eine Eigenschaft, die den übrigen Arthropodenaugen nicht minder zukommt, wie wir noch sehen werden.

Und trotzdem fühlt man, dass hier eine zusammengehörige Gruppe von Augen vorliegt; wenn wir sie aber als solche charakterisiren wollen, so müssen wir die unterscheidenden Merkmale gegenüber anderen Augenformen hervorheben und dabei nicht selten auch zu negativen Kennzeichen greifen. Die Zellen, welche die Stirnaugen zusammensetzen, sind im epithelialen Verbande geblieben; das ist das Charakteristikum gegenüber dem Entomotraken-Auge der Crustaceen — allerdings passt das nicht für das Stirnauge von *Orchesella*. Weiter: dieser Epithelverband kehrt auch dann, wenn er durch Faltenbildungen

von der Cuticula entfernt ist (*Anabolia*, wohl auch *Helophilus*), der letzteren seine ursprüngliche Oberfläche zu; das ist der Unterschied gegen die Medianaugen der Skorpione und die »Hauptaugen« der Spinnen — ein allgemeiner Unterschied gegen die »Nebenaugen« der Spinnen ist nicht mit wenig Worten zu formuliren, eben so wenig wie gegen die Seitenaugen der Skorpione, obgleich im Einzelnen schon Unterschiede vorliegen. Endlich: es fehlen zwischen Cuticula und Sehzellen besonders geformte aus bestimmt angeordneten Zellen bestehende lichtbrechende Gebilde, wie der Krystallkegel in den Larvenaugen und in den Ommen der Komplexaugen bei Insekten und Crustaceen; eine bestimmte Anordnung solcher Zellen musste zum Unterschied von der cellulären Linse von *Cloëon* gefordert werden.

Für die Kennzeichnung der Stirnaugen ist schließlich noch die Anordnung der Sehzellen charakteristisch; diese sind entweder un zahlreiche Achsen angeordnet, oder gar nicht gegen eine Achse orientirt, die Augen also polyaxonisch oder anaxonisch; dadurch sind sie unterschieden von den Augen der Myriapoden, der Insektenlarven und den Ommen der Komplexaugen bei Insekten und Crustaceen, welche alle monaxonisch sind. Damit wäre uns also einer der durchgreifendsten Unterschiede gegeben.

Unsere Charakteristik der Stirnaugen möge also lauten: sie sind anaxonische oder polyaxonische epitheliale Augen ohne Inversion der Retina, ohne Krystallkegel oder solchen äquivalente Zellgebilde. Sie befriedigt nicht vollkommen; einmal ist das Stirnauge von *Orchesella* nicht einbegriffen, dann ist das Seitenaug der Skorpione und das große (eher an- als monaxonische) Auge bei *Lithobius* nicht ausgeschlossen. Einstweilen komme ich aber über diese Fassung nicht hinaus.

Die Verschiedenheit der Formen, die wir bei den Stirnaugen kennen lernten, nöthigt uns ein paar Worte über das gegenseitige Verhältnis dieser verschiedenen Bildungen zu sagen. Die ursprüngliche Form zeigt offenbar *Machilis* in den seitlichen Stirnaugen, welche nicht eingestülpt sind und über denen die Cuticula nur ganz wenig verdickt ist: sie sind gleichsam nur verdickte Stellen der Epidermis. In der Entwicklung der Orthopteren wiederholt sich nach CARRIÈRES Angabe diese einfache Form ohne Cornealinse. Die geringe Verdickung der nicht oder nur wenig gewölbten Cuticula kann keine strahlensammelnde Wirkung haben; sie ist vielleicht nur ein Schutz für die unterliegenden Sinneszellen — eine Erklärung für ihre Entstehung ist aber nicht damit gegeben, dass wir sagen, die

darunter liegenden Zellen bedürfen eines Schutzes. Vielleicht aber könnten wir an eine »mechanische« Erklärung in folgender Weise denken: die zu Sehzellen umgewandelten Epidermiszellen werden in Folge erhöhter Inanspruchnahme einen lebhafteren Stoffwechsel haben, als die Nachbarzellen; es wird damit auch die ersetzende Säftezufuhr zu ihnen eine Steigerung erfahren; die letztere kommt aber auch den zwischen den Sehzellen gelegenen indifferenten Zellen zu Gute, welche daher stärker wachsen und auch eine dickere Cuticula ausscheiden. Eine solche Hypothese ins Einzelne durchzuführen, etwa die Entstehung der bikonvexen Linse mit ihr erklären zu wollen, muss zu vielen Willkürlichkeiten führen; ich verzichte auf den Versuch. Für den Beginn einer Cuticularverdickung über dem Auge ist aber damit vielleicht eine plausible Erklärung gegeben. Als Thatsachenmaterial wäre hierzu vielleicht das Auge des Palolowurms zu vergleichen (s. HESSE 1899).

Über das Verhältnis der verschiedenen Anordnungsweisen der recipirenden Elemente zu einander habe ich oben bei *Helophilus* schon einige Andeutungen gemacht: den Übergang vom endständigen Stiftchensaum zum seitenständigen, welcher die Zelle rings umgiebt, haben wir dort im gleichen Auge vor uns. Solche seitenständige ringförmige Stiftchensäume finden wir dann bei Wanzen und bei *Cloëon*. Von solchen können wir dann wohl die auf eine Seite der Zelle beschränkten Rhabdomeren ableiten; aber Übergänge zwischen beiden finden wir im Bereiche der Stirnagen nicht; bei den Spinnenaugen werden wir ein Übergangsstadium kennen lernen. Ich äußerte oben für den erst genannten Übergang auch noch die Vermuthung, dass hier in physiologischer Hinsicht die mannigfaltigeren Reize durch eine geringere Zahl intensiverer Reize ersetzt wurden. In der gleichen Richtung weiter führt uns der Übergang von den ringförmigen Stiftchensäumen zu dem aus einseitigen Stiftchensäumen bestehenden Rhabdom. Hier werden alle 2—4 Zellen einer Gruppe mit ihren sehr zahlreichen Stiftchen von nahezu dem gleichen Reiz getroffen, die Wirkung muss daher eine viel intensivere sein, aber die Zahl der qualitativ verschiedenen Reizwirkungen ist vermindert.

Ein beträchtlicher Unterschied scheint zunächst zwischen den Stirnagen von *Helophilus* und *Anabolia* einerseits, und denen der übrigen Insekten andererseits zu sein, indem bei jenen die Corneagenzellen eine besondere, von der Retina primär getrennte Schicht bilden, während sie bei diesen entweder ganz in der Reihe der Sehzellen stehen, oder nur scheinbar zu einer besonderen Schicht gegen diese

verschoben sind, nur in einem verschiedenen Niveau gegenüber jenen liegen. Wollten wir mit CARRIÈRE (1885) in einschichtige und zweischichtige, oder sagen wir richtiger mehrschichtige, Augen eintheilen, so müssten wir jene abweichenden Stirnagen mit den Augen der Spinnen und den Medianaugen der Skorpione in Parallele setzen; das wäre sicher verkehrt. Der Unterschied gegen die übrigen Stirnagen erscheint gar nicht so groß, wenn wir annehmen, dass hier lediglich die Anlage der Retina in die Tiefe versenkt und von der dabei ringsum gefalteten umgebenden Hypodermis überdeckt wurde, wie ein Embryo von den Amnionfalten, ein Vorgang, den wir aus dem morphologischen Verhalten des *Anabolia*-Stirnages folgern zu können glaubten. Einen Anhalt dafür, dass der Vorgang wohl so geschehen sein mag, bietet die Angabe von REDIKORZEW, dass die Anlagen der Stirnagen bei der Puppe der Biene in einem bestimmten Stadium in die Tiefe sinken, wobei sie sich in diesem Fall von ihrem Mutterboden lostrennen und ein Loch zurücklassen, in das sie später wieder einrücken; würde die umgebende Hypodermis dem Zug in die Tiefe folgen, so könnte es leicht zu einer Faltenbildung wie der vermutheten kommen. Indem dann die äußere Falte die Abscheidung der Cornealinse übernimmt, werden indifferente Zellen zwischen den Sehzellen in der Retina überflüssig: so erklärt sich auch dieser Unterschied gegenüber den anderen Stirnagen.

IV. Die Larvenaugen der holometabolen Insekten.

Besondere Larvenaugen finden wir nur bei den Insekten mit vollkommener Verwandlung. Hier treffen wir nicht minder verschiedene Bildungen als bei den Stirnagen an. Ich beginne mit den abweichendsten von allen, die wir vielleicht auch als die ursprünglichsten ansehen müssen, mit den Augen der Dipterenlarven.

1) Augen der Larven von *Chironomus* und *Ceratopogon* (Taf. XVIII, Fig. 45—47). Die Augen der *Chironomus*-Larven untersuchte ich mit Erfolg nur am frischen Thier. Die »Augenflecke« stehen zu zweien jederseits am Kopf, in der Anordnung, wie sie Fig. 45 zeigt. Genauere Untersuchung lässt eine überraschende Ähnlichkeit des Gesamtbildes mit den Becheraugen von Plathelminthen erkennen: eine dunkle Pigmentmasse hat auf einer Seite einen geraden Rand, dem einige hell lichtbrechende Körperchen aufliegen (Fig. 46a). Bei den Plathelminthen hatte mir die Untersuchung gezeigt, dass die Pigmentmasse hohl ist, also einen Pigmentbecher vorstellt, und dass

die hellen Körperchen Theile der im Becher steckenden Sehzellen sind. Ich vermuthete, dass hier die gleichen Verhältnisse vorliegen würden. An gepressten frischen Objekten konnte ich schon etwas mehr sehen (Fig. 46b): die hellen Körper sieht man in feine Fasern übergehen, welche die Nervenfasern der Sehzellen sein könnten, und an der konvexen Seite des Pigmentbechers erscheint ein heller, deutlich begrenzter Rand, welcher als nichtpigmentirter Theil der Becherzellen zu deuten wäre. Zu sicherer Deutung jedoch waren Schnittpräparate nothwendig.

Klare Schnittbilder solcher Augen bekommt man nur, wenn man sie parallel der Augenachse schneidet. Die *Chironomus*-Larven aber sind zur Anfertigung solcher Schnitte durch die Augen nicht geeignet, weil die Augenachsen hier schräg zur Medianebene stehen; die Orientirung des Objektes ist damit sehr erschwert. Mehrfache Misserfolge veranlassten mich, die lang-wurmformige Larve von *Ceratopogon* für Schnittpräparate zu wählen. An dem schmalen langen Kopf dieses Thieres sind die Augen seitwärts gerichtet, so dass ihre Achsen senkrecht zur Medianebene stehen. Querschnitte durch den Kopf geben dann die gewünschten Bilder. Man sieht daran, dass die schwarzen Flecken wirklich Pigmentbecher sind, die aus mehreren Zellen sich zusammensetzen; an der konvexen Seite des Bechers ist ein Theil der Zellkörper pigmentlos und dort liegen die Kerne; an Fig. 47 kann man zwei solche Kerne erkennen. Die hellen Körper des Totalbildes sind wirklich Zellen, die in das Innere des Bechers hineinragen und außerhalb desselben einen rundlichen Kern mit Kernkörperchen haben; man sieht, dass sie sich in eine Faser ausziehen, kann dieselbe jedoch im Schnitt nicht weit verfolgen. Die freien Enden der Zellen, welche im Becher stecken, erscheinen mit Hämatoxylin dunkler gefärbt als der übrige Zellkörper; ich halte diese Theile für Stiftchensäume, wie ich sie bei so vielen ähnlich angeordneten Sehzellen gefunden habe, kann jedoch bei der Kleinheit des Objekts keine thatsächlichen Belege für diese Ansicht beibringen.

Diese einfachen Augen mit ihrer geringen Zahl von Sehzellen sind wohl die einfachsten Sehorgane, die wir bei den Arthropoden überhaupt finden; die Medianaugen der Crustaceen sind zwar nach dem gleichen Princip gebaut, enthalten jedoch stets mehr Sehzellen. Auch hier wie bei jenen erhebt sich die Frage: sind diese Organe selbständig entstanden bei den Dipterenlarven oder haben sie eine palingenetische Bedeutung, etwa als Reminiscenz an plathelminthenartige Vorfahren? Es liegt mir fern, das entscheiden zu wollen.

Für die Möglichkeit selbständiger Ausbildung spricht das Vorkommen subepidermaler Sehzellen im Stirnauge von *Orchesella*.

2) Recipirende Elemente in den Augen der *Dyticus*-Larve (Taf. XVIII, Fig. 48—52). Es ist mir nicht möglich, hier eine genaue Morphologie der Larvenaugen von *Dyticus* zu geben; mein Material war zu spärlich, als dass ich dieser schwierigen Aufgabe hätte gerecht werden können, und ich glaubte um so eher darauf verzichten zu können, als ich als nächstes Ziel hier nur die Vergleichung der verschiedenen nervösen Endigungen anstrebe. Ich musste jedoch auf diese Form eingehen, weil sie seit GRENACHER'S klassischen Untersuchungen allgemein als Typus eines einfachen Arthropodenauges bekannt ist. Was ich an morphologischen Verhältnissen ermitteln konnte, stimmt durchaus zu GRENACHER'S Angaben.

Die lichtrecipirenden Zellen liegen in der Tiefe der Augenbecher entsprechend den hierin übereinstimmenden Angaben von GRENACHER und PATTEN (für *Acilius* 1888). In der Schilderung der Endorgane jedoch weiche ich vom einen wie vom anderen ab. In einem Querschnitt durch den basalen Theil eines Auges, wie es in Fig. 48 im schematischen Längsschnitt dargestellt ist, finden wir die recipirenden Elemente so angeordnet, wie es Fig. 49 zeigt; die Zellkörper, welche etwa senkrecht zur Medianebene des Auges, also parallel der Cuticula liegen, tragen gegen die Augenachse zu einen Anhang, das »Stäbchen«. An den Flächen, welche die neben einander stehenden Stäbchen einander zukehren, sind sie mit breiten dunkel färbbaren Säumen besetzt, wie man eine solche an dem schematischen Längsschnitt Fig. 48 im Aufblick sieht. Auf den Querschnitten (Fig. 50) erkennt man an diesen Säumen deutlich eine Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen, die sich auf den Flächenschnitten durch die Säume als dichte Punktirung sehen lässt. Von den Stiftchen gehen gegen die Mitte des Stäbchens feine Fäserchen und vereinigen sich dort, indem sie umbiegen, zu einem Faserzug; der in die Sehzelle eintritt; dort konnte ich seine Fortsetzung nicht weiter verfolgen. In den Fäserchen erblicke ich Neurofibrillen, in den Stiftchen ihre verdickten Enden, die eigentlichen recipirenden Theile. Wir hätten demnach an diesen Sehzellen je zwei von einander getrennte Stiftchensäume.

Dieselbe Erklärung würde sich ungezwungen auf die »Stäbchen« im Auge einer kleinen Dyticidenlarve anwenden lassen, von welchem

ich in Fig. 51 einen Querschnitt durch die Region der Sehzellen, in Fig. 52 einzelne Sehzellen stärker vergrößert abbilde; doch konnte ich hier nicht genügend Einzelheiten erkennen: jedenfalls geht aus der Vergleichung der auf einander folgenden Schnitte mit Sicherheit hervor, dass wir es hier keinesfalls mit röhrenförmigen Hüllen um cylindrische Stäbchen zu thun haben.

Ich bin ungewiss, ob diese in der Tiefe des Augenbeckers gelegenen Zellen die einzigen lichtrezipirenden Zellen in diesen Augen sind; ich glaubte wiederholt auch noch andere für Sehzellen halten zu sollen, kam jedoch noch zu keinem festen Ergebnis.

Für die Stäbchen in den Augen der *Dyticus*-Larven vermag GRENACHER nur die Vermuthung auszusprechen, dass sie cylindrische Röhren vorstellen; er spricht sich auch über die Beschaffenheit der Hülle nicht mit Bestimmtheit aus; für ihn lag eben der Kernpunkt der Untersuchung in der Feststellung, dass das »Stäbchen« das Gebilde einer Zelle ist, welche andererseits in eine Nerven-faser übergeht, und dass ferner diese Stäbchenzellen nichts sind als ungewandelte Hypodermiszellen. In beiden Punkten kann ich mich ihm nur völlig anschließen. PATTEN hat *Acilius*-Larven untersucht und findet dort Mancherlei, was mit meinen Beobachtungen an *Dyticus* gut übereinstimmen würde: an jeder »Retinophora«, in der er mit Virtuosität die für die Theorie nothwendigen zwei Kerne entdeckt, findet er zwei »Stäbchen«, welche nach den Abbildungen sicher den von mir geschilderten zwei Stifchensäumen entsprechen: seine Figuren 57, 59 und 60 beweisen das zur Genüge. Auf die von PATTEN geschilderten Feinheiten mich zu berufen, kann ich mich nicht entschließen, auch da nicht, wo sie mit meinen Befunden übereinstimmen, was sie zum Theil thun. Er sieht die Präparate zu sehr mit anderen Augen an als sonst die Untersucher thun.

3) Augen der *Myrmeleon*-Larve (Taf. XVIII, Fig. 53 u. 54). Zum ersten Male, so viel ich ersehen kann, werden hier die Augen der *Myrmeleon*-Larve einer näheren Untersuchung unterworfen. Die Schwierigkeit der Behandlung dieser kleinen Objekte hat wohl bisher die Untersucher abgeschreckt — aber die Ergebnisse lohnen die aufgewandte Mühe: wir finden hier ein Auge von eigenthümlichem Bau, das vielleicht geeignet ist, Lücken zwischen verschiedenen Formen überbrücken zu helfen.

Die Augen des Ameisenlöwen stehen am Kopfe jederseits der Fühler auf zwei kleinen Höckern, zu je sieben, ziemlich dicht bei einander; sechs davon sind von der Dorsalseite sichtbar, das siebente nur von der ventralen. Äußerlich erkennt man die Cornealinsen als helle Vorwölbungen, welche durch pigmentirte Streifen der Cuticula von einander getrennt sind. Auf Schnitten (Fig. 53) erkennt man die bikonvexe Gestalt der Linsen und ihre deutliche Schichtung; die zwischen den Augen liegende Cuticula ist nur in ihrer äußersten Schicht pigmentirt.

Die Achsen der einzelnen Augen sind verschieden gerichtet; man kann annähernd sagen, dass sie von einem Punkte im Inneren des Augenwulstes divergiren, wie das ja auch bei den drei auf Fig. 53 dargestellten Augen deutlich hervortritt. Die Sehfelder der einzelnen Augen sind also verschieden.

Die Corneazellen, welche die Linse innen bekleiden, sind verschieden gestaltet: in einem äußeren Ring erscheinen die Zellen einfach als eine Fortsetzung der umgebenden Hypodermis, nur dass sie etwas höher sind; wie die Hypodermiszellen sind sie dicht mit Pigment angefüllt. Dann folgt ein Ring aus einer Lage langgestreckter Zellen, die in ihren proximalen Theilen an die Retina angrenzen und dort auch reichlich mit körnigem Pigment erfüllt sind, während ihre distalen Enden sich über das Auge herüberbiegen und pigmentfrei sind. Sie lassen einen innersten runden Raum frei, der von einem scheibenförmigen Komplex von etwa acht niedrigen Zellen ausgefüllt wird (Fig. 53 *cz*), die vollkommen pigmentfrei sind: sie bilden also mit den Enden der Zellen des mittleren Ringes den pelluciden Abschnitt des Corneagens.

Unter diesem »Sehloch« liegt ein linsenförmiger Körper von nahezu ellipsoider Gestalt, dessen Achse viel kürzer ist als der Durchmesser; er ist vorn flacher, hinten gewölbt. Dieses Gebilde, das wir seiner Lage nach als Krystallkörper ansprechen müssen, ist proximal und seitlich von einer kapselartigen Hülle ohne zellige Elemente umgeben, vorn grenzt es an den mittleren unter der Cornealinse gelegenen Zellkomplex; es ist jedoch von diesem sowohl wie von der Hülle durch einen schmalen Spaltraum getrennt, der ein Schrumpfungsprodukt zu sein scheint. Ich finde an dem Krystallkörper die Zusammensetzung aus drei Segmenten angedeutet; daher ist es mir nicht wahrscheinlich, dass er, wie ich Anfangs glaubte, das Produkt der ihm distal anliegenden Zellen ist, sondern ich halte es für wahrscheinlich, dass jedes der drei Segmente einer besonderen Zelle seinen Ursprung verdankt, wie das ähnlich bei den Lepidopteren- und Phryganeidenlarven ist, und dass ich die Kerne dieser Zellen wegen ihrer Kleinheit oder wegen Ungunst der Schnitte nicht beobachten konnte.

Hinter dem Krystallkörper liegt die Retina. Sie ist nur schwach gewölbt und besteht aus langgestreckten Sehzellen mit schlanken Kernen; distal tragen diese den lichtrezipirenden Theil, das »Stäbchen«, während sie proximal allmählich in eine Nervenfasern übergehen. Hinter den »Stäbchen« zieht eine breite Zone dichtgelagerter

Pigmentkörnchen durch die Sehzellen, so dass der Binnenraum des Auges ganz von Pigment umgeben ist bis auf das »Sehloch« unter der Cornealinse. Die Zahl der Sehzellen in einem Auge dürfte etwa 30—40 betragen. Indifferente Zellen sind zwischen den Sehzellen nicht vorhanden.

Die lichtrezipierenden Elemente sitzen der ganzen Breite des Sehzellenendes als cylindrische Gebilde (»Stäbchen«) auf und erweisen sich bei näherer Untersuchung als zusammengesetzt aus feinen Fasern, die der Längsachse der Zelle parallel ziehen: ich kann sie nur für hohe Stiftchensäume halten, obgleich ich keine Fibrillen beobachtet habe, die von ihnen aus in den Zellkörper einstrahlen. Bei den mittleren Sehzellen sind die Stiftchen der Augenachse parallel, bei den seitlichen haben sie, entsprechend der geringen Wölbung der Retina, nur eine schwache Neigung gegen die Achse. Eine axonische Gruppierung ist also nicht vorhanden, die Augen sind anaxonisch.

4) Augen der Larve von *Sialis*. Den Untersuchungen GRENACHER's über diese Gebilde vermag ich nur ganz Weniges hinzuzufügen, möchte aber des Zusammenhanges wegen seine Hauptergebnisse wiederholen: Unter der bikonvexen ziemlich flachen Cornealinse liegt ein aus acht Segmenten bestehender Krystallkörper. Die proximal darauf folgende Retina setzt sich zusammen aus zwei Kränzen von Zellen, einem größeren distaleren und einem kleineren proximaleren; die pyramidenförmigen Zellen sind radiär angeordnet und berühren sich in der Mitte; sie tragen an ihrem der Achse zugekehrten Ende einen »Stäbchensaum«, der, auf Schnitten senkrecht zur Achse, V-förmig gebogen erscheint mit der konvexen Seite gegen die Achse; die Schenkel der benachbarten Stäbchensäume berühren sich nahe, und so entsteht eine Sternfigur sowohl im distaleren wie im proximaleren Zellkranz. Solcher Augen sind jederseits sechs vorhanden.

Die »Stäbchensäume« GRENACHER's habe ich an dünnen von Pigment befreiten Schnitten darauf geprüft, ob man sie als Stiftchensäume in meinem Sinne ansehen könnte, und zwar mit günstigem Ergebnis für diese Auffassung. Man sieht an allen Präparaten ganz dicht am Saum zahlreiche feinste Fibrillen von ihm abgehen, es ist mit anderen Worten eine Schaltzone vorhanden. Der Saum selbst lässt für gewöhnlich keine Querstreifung erkennen; nur an einem Präparat wurde mir seine Natur als zusammengesetzte Bildung deutlich: er war dort an einer beschränkten Stelle in seine Elemente aufgelöst, dickere Stiftchen, deren jedes sich in ein Fäserchen

fortsetzt. Im Plasma ist stets eine deutliche Anordnung der Körnchen zu Reihen in der Richtung auf den Saum sichtbar; daraus kann man auf Fibrillen schließen, die zwischen diesen Körnchenreihen verlaufen und damit diese Anordnung veranlassen. So sind also alle Elemente von Stiftchensäumen, mindestens andeutungsweise, vorhanden, und ich glaube nicht fehl zu gehen mit der Annahme, dass wirklich Stiftchensäume hier vorliegen.

Zwischen die Sehzellen findet man langgestreckte kleine Kerne eingekeilt, mit der langen Achse in der Richtung der Zwischenräume; die Bedeutung der zugehörigen Zellen kann ich nicht angeben.

Die Augen der *Sialis*-Larven zeigen eine ausgesprochene axonische Anordnung der Sehzellen um die Augenachse; sie müssen daher als monaxonisch bezeichnet werden. Wenn man das durch die nahe Berührung der Stiftchensäume eines Zellkranzes entstehende Gebilde als Rhabdom bezeichnet — und dem steht grundsätzlich nichts im Wege, wenn auch die vielstrahlige Gestalt eines solchen Rhabdome etwas vom Gewöhnlichen abweicht — so haben wir hier zwei Rhabdome, ein distaleres und ein proximaleres, die jedoch die gleiche Achse haben.

5) Die Augen der Schmetterlingsraupen und Phryganeenlarven (Taf. XIX, Fig. 55—61). Die Untersuchung über das Raupenauge von PANKRATH (1890), die unter GREXACHER's Leitung gemacht worden ist, hat uns über die Morphologie dieses Organs genügende Aufklärung gebracht. Mir kommt es hier hauptsächlich darauf an, die Verhältnisse der Sehzellen mit besonderer Berücksichtigung der recipirenden Elemente genauer zu erforschen. Ich trennte dazu an gut gehärteten Objekten die Weichtheile durch seitlichen Druck von der Cuticula los, um so möglichst dünne Schnitte anfertigen zu können, und hatte dabei im Allgemeinen guten Erfolg, wenn auch einige Versuche misslangen. Die Untersuchungen am Raupenauge, auf das ich zuerst eingehe, wurden hauptsächlich an Raupen von *Euprepia caja* L. angestellt.

In den Hauptzügen kann ich PANKRATH's Ergebnisse bestätigen. Das Auge besteht aus Cornealinse, Mantel (= Umhüllungskörper PANKRATH's), Krystallkörper und Retina. Über die Cornealinse vermag ich nur anzugeben, dass sie nach innen konvex ist; denn ich fand die anliegenden Weichtheile entsprechend konkav gestaltet (Fig. 55). Der Mantel besteht aus drei riesigen Zellen, welche die Hypodermis der Cornealinse darstellen; sie haben Kerne von ent-

sprechender Größe, deren Inneres von körnigen Chromatinmassen angefüllt ist; ihr Plasma erscheint homogen. Besonders in der Umgebung des Kernes und in dem proximal davon gelegenen Theile enthält es reichliche Pigmentkörnchen; in den distalen Abschnitten ist das Pigment spärlich. Die Mantelzellen liegen den Weichtheilen des Auges nicht unmittelbar an, sondern die Röhre, welche sie bilden, ist innen ausgekleidet von ganz flachen Zellen, auf deren Vorhandensein man erst durch die kleinen schmalen Kerne aufmerksam wird, die den Mantelzellen anliegen; ich glaube, man kann sie nur für eingewanderte Bindegewebszellen halten.

Der linsenförmige oder ellipsoidische Krystallkörper, welcher unmittelbar hinter der Linse liegt, besteht aus drei Segmenten, die in der Augennachse zusammenstoßen, wie schon LEYDIG (1864) nachwies. Jedes dieser Segmente ist aus einer Zelle hervorgegangen, und die Kerne der Zellen findet man in dem Plasmareste, welcher der Linse distal aufliegt, wie PANKRATH fand und ich bestätigen kann. Eine besondere Hülle um den Krystallkörper, wie bei den Phryganidenlarven, kann ich hier nicht wahrnehmen.

Die Retinazellen stehen in zwei Kränzen um die Augennachse, einem distaleren und einem proximaleren. Der distale Kranz besteht aus drei, der proximale aus vier Zellen. Die letzteren bilden zusammen ein dreiseitiges Prisma, dem die distalen Zellen mit ihren Enden distal aufliegen, während ihre Zellkörper sich an den drei Seiten herabziehen. Jede der sieben Zellen zieht sich proximad in eine Nervenfasern aus.

Jede Sehzelle trägt ihre recipirenden Theile an der axialen Seite. Der Bau der letzteren ist verschieden bei den beiden Zellkränzen. In den distalen Zellen (Fig. 55 *sz'*) entdecken wir an entpigmentirten, mit Eisenhämatoxylin gefärbten Medianschnitten einen zusammenhängenden dunkeln Saum am axialen Rande des distalen Zellabschnittes; von diesem gehen gegen den Zellkörper eben so gefärbte Strahlen aus, die sich mehrfach theilen und mit ihren Enden zu feinen Fibrillen aufsplittern; diese Fibrillen setzen sich in das Zellplasma fort. Zwischen jenen Strahlen verlaufen aber noch weitere Fibrillen von dem dunkeln Saum in das Zellplasma: der ganze Zellkörper ist erfüllt von feinen, aber überaus deutlichen parallel verlaufenden Fibrillen, welche von dem Saum und seinen Strahlen ausgehend gegen das zur Nervenfasern ausgezogene proximale Ende der Zelle hin verlaufen und in dieses eintreten. Ein entsprechendes Bild bieten Querschnitte (Fig. 56 *a*): die drei Zellen berühren sich in der Mitte

einer Y-förmigen Linie; auf die halbe Länge der Schenkel des Y erstreckt sich vom Mittelpunkt aus in jeder Zelle der dunkle Saum, mit längeren und kürzeren verästelten Strahlen, die in Fibrillen übergehen. Querschnitte, die weiter proximal geführt sind (Fig. 56 b, 1, 2, 3), zeigen die quergeschnittenen Fibrillen als dichtstehende feine Punkte. Nirgends habe ich die Fibrillen im Zellkörper so klar gesehen wie hier, nirgends sie in ihrem Verlaufe so weit verfolgen können. Es geht aus dem ganzen Verhalten sehr deutlich hervor, dass der dunkle Saum und die von ihm ausgehenden Strahlen nur durch Verschmelzung verdickter Fibrillenden entstanden sein können. Die Anordnung des Pigmentes, welches die ganzen Zellen erfüllt, den Saum aber und seine Strahlen frei lässt, macht es unzweifelhaft, dass diese die lichtrecipirenden Theile sind. Also ist auch hier ein — in bestimmter Weise modificirter — Stiftchensaum das recipirende Element der Sehzellen.

Einen etwas anderen Eindruck machen die recipirenden Elemente bei den Zellen des zweiten Kranzes (Fig. 55 sz^{II}). Hier finden wir auf Medianschnitten nur einen einfachen Saum, der bloß am axialsten Theil jeder der vier Zellen liegt. Bei *Euprepia* verschmelzen die vier Säume fast ganz mit einander, so dass ein Gebilde von fast quadratischem Querschnitt entsteht (Fig. 56 b); bei *Smerinthus ocellata* sah ich einen kreuzförmigen Querschnitt (Fig. 57), wobei jeder Schenkel des Kreuzes zu einer Sehzelle gehört. Was den feineren Bau dieses Saumes angeht, so erscheint er fast homogen, ohne Querstreifung; gegen den Zellkörper zeigt er jedoch keine scharfe Grenze, sondern löst sich in feine Fasern auf; diese gehen in feinste, auch hier sehr deutliche Fibrillen über, welche parallel durch den Zellkörper ziehen und in den Nervenfortsatz eintreten. Also auch hier ein Stiftchensaum, bei dem die Stiftchen allerdings zu einer gleichmäßigen Masse verschmolzen sind. An dem erwähnten Querschnitt durch die proximalen Zellen des *Smerinthus*-Auges fällt die merkwürdige Anordnung des Pigments an diesen Zellen auf, die auf Fig. 57 ersichtlich ist.

Der Komplex der vier Zellen zieht sich distal in eine kegelförmige Spitze aus, die sich zwischen die Enden der drei distalen Zellen ein Stück weiter einschiebt, so dass man auf tieferen Schnitten durch letztere die Enden der proximalen Zellen mit ihrem Saum als schmale Bänder zwischen jenen zu sehen bekommt (Fig. 56 a 4, 5, 6, 7).

PANKRATH betrachtet in den distalen Zellen die einzelnen Strahlen, welche vom Stiftchensaum ausgehen, als Stäbchen und giebt daher an, dass diese zu

mehreren über einander liegen und auf Querschnitten einen Stern bilden. Den Saum der proximalen Zellen schildert er als helle schleifenförmige Gebilde mit blätteriger Struktur, auf dem Querschnitt rosettenförmig gefaltet; es ist wahrscheinlich, dass bei der ihm vorliegenden Art, *Gastropacha rubi*, der Querschnitt von dem bei *Euprepia* abweicht, wie ich ja auch bei *Smerinthus* eine besondere Form des Querschnittes konstatiren konnte. LANDOIS' durchaus irrehende Angaben hier nochmals zum Vergleich heranzuziehen und auszudeuten halte ich für überflüssig.

Das Pigment erfüllt die Sehzellen ganz mit Ausnahme der Kerne und der Stiftchensäume und zieht sich weit in die Nervenfasern hinein.

Die Augen der Phryganeenlarven zeigen eine weitgehende Übereinstimmung mit denen der Raupen, in höherem Maße als PANKRATH es nachweisen konnte, der die Zahl und Anordnung der Zellen in der Retina nicht zu analysiren vermochte. Ich machte meine Untersuchungen an einer im stehenden Wasser zwischen Algen und Pflanzenresten des Grundes ähnlich wie die *Sialis*-Larven lebenden Phryganeenlarve, die, nach dem Bauplan ihres Gehäuses zu urtheilen, der Gattung *Phryganea* angehört. Auch hier sprengte ich durch seitlichen Druck die Augen von der Cuticula ab, um möglichst dünne Schnitte machen zu können.

Über die Cornea kann ich keine näheren Angaben machen. Mantelzellen von der Ausdehnung wie bei den Raupenaugen, welche das ganze Auge umhüllen, sind hier nicht vorhanden. Doch finden sich bei den meisten Augen große Corneazellen, welche auch den Krystallkörper noch theilweise umhüllen (Fig. 58 *mz*), welche ich den Mantelzellen glaube gleichstellen zu dürfen; an einzelnen Augen haben sie nicht eine solch auffallende Größe (Fig. 59). Der Krystallkörper besteht aus drei Segmenten wie bei den Raupen; ich konnte auch die Kerne der Matrixzellen an ihm nachweisen. Außerdem ist er von einer besonderen Scheide umgeben, an der ich eine zellige Zusammensetzung nicht erkennen konnte; sie ist durch einen Spalt von dem Krystallkörper getrennt. Distal und seitlich legt sich diese Scheide den großen Corneazellen, proximal der Retina dicht an.

Die Retina besteht wie bei den Raupenaugen aus zwei Zellkränzen, einem distalen von drei und einem proximalen von vier Zellen. Die proximalen Theile der distalen Zellen liegen auch hier den Zellen des zweiten Kranzes auf. Die Kerne liegen bei allen diesen Zellen ziemlich weit proximal; in Fig. 58 habe ich einen Theil der Zellen mit den Kernen (*szk*) aus den Nachbarschnitten mit punktierten Linien eingezeichnet. Jede der distalen Zellen trägt gegen die Achse zu einen homogenen, stark färbbaren Körper, der auf seiner

abaxialen Seite mannigfach gebuchtet erscheint; die Abbildungen orientiren hier besser als viele Worte: Fig. 58 zeigt die Zellen mit diesen Körpern im Längsschnitt, Fig. 60*a* im Querschnitt. Diese Bildungen sind von den distalen Enden der Zellen durch eine breite Plasmamasse geschieden. Gegen das Zellplasma setzt sich an diese Körper eine Unzahl von Fibrillen an, die sich weit in das Zellplasma verfolgen lassen. Der Ansatz der Fibrillen ist hier viel unmittelbarer, der Rand des Körpers schärfer als bei den entsprechenden Bildungen der Raupen; trotzdem kann kein Zweifel sein, dass dieser Körper dem Saum mit seinen Strahlungen im Raupenauge homolog ist, dass auch hier die Fibrillen als Neurofibrillen zu deuten sind und dass wir in dem homogenen Körper selbst einen durch Verschmelzung und substantielle Veränderung der verdickten Fibrillenenden umgebildeten Stiftchensaum vor uns haben.

Auch die proximalen Zellen verhalten sich ähnlich wie im Raupenauge: jede der vier Zellen trägt einen gleichmäßigen, gegen den Zellkörper nicht gezackten Saum, der in seiner Substanz dem oben beschriebenen der distalen Zellen vollkommen gleicht. Der Saum reicht an jeder Zelle bis in die Mitte der Fläche, mit der sie die Nachbarzelle berührt, und hört dort zugeschärft auf. Die Säume benachbarter Zellen liegen eng an einander, nur in der Mitte bleibt ein kleiner Zwischenraum; so bekommen wir auf Querschnitten etwa die Figur eines schiefen Kreuzes (Fig. 60*b*). Überall setzen an den Saum sehr deutliche Fasern an, die in das Zellplasma übergehen — schon PANKRATH nimmt von diesen Fasern Notiz; auf Medianschnitten kann man sie durch die ganze Zelle in der Richtung gegen die Nervenfasern verfolgen (Fig. 58); also auch hier Neurofibrillen und ein metamorphosirter Stiftchensaum. Wie bei den Raupen ragen die proximalen Zellen mit ihren Enden ein wenig zwischen die distalen hinein und ihre Säume werden auf Querschnitten durch die letzteren sichtbar (Fig. 60*a*). Wir können auch hier die Stiftchensäume als Rhabdomeren, und die in einem Zellkranz vereinigten zusammen als Rhabdom bezeichnen.

Die Schzellen sind bei dieser Phryganeenlarve dicht mit Pigmentkörnchen gefüllt, und zwar ist die Anhäufung derselben am dichtesten in der Nähe der Säume, welche selbst, eben so wie die Kerne, ganz frei bleiben vom Pigment. Außerdem liegt das Pigment besonders dicht um den Kern und an der Oberfläche der Zellen (Fig. 59). Bemerkenswerth ist, dass in den distalen Zellen der Raum zwischen dem Rhabdom und der distalen Oberfläche auch mit Pigment erfüllt

ist; es bleiben nur ein paar Stellen frei, und eine Vergleichung von Fig. 61a u. 60a, die nach benachbarten Schnitten derselben Serie vor und nach der Entfernung des Pigments mit etwas verschiedener Vergrößerung gezeichnet sind, lässt ohne Weiteres erkennen, dass einzelne Theile des Rhabdoms durch das Pigment verdeckt werden. Da diese Larven, wie schon erwähnt, zwischen Algen und Schlamm leben, also in sehr gedämpften Licht, so dürften wir hier wohl eine Abblendung des zu starken Tageslichts, dem ich die Thiere aussetzte, durch Pigmentverschiebung vor uns haben. Ich hielt daher Thiere vor dem Abtöden mehrere Stunden in der Dunkelkammer und konservirte sie auch dort, dabei zeigte sich, dass das Pigment sich jedenfalls mehr von der Stelle vor dem Rhabdom zurückgezogen hatte. Ich weiß nicht, ob bei allen Phryganeenlarven solche Pigmentverschiebungen stattfinden, glaube aber, dass die meisten ihrer nicht bedürfen, da sie Tagthiere sind. Dasselbe Ziel also, das bei den Komplexaugen der Schmetterlinge durch Verschiebung der Pigmentröhre um die Ommen erreicht wird, nämlich Abdämpfung des Lichtes durch Abblendung seitlicher Strahlen, kommt hier gleichsam durch Verengerung eines Sehlochs zu Stande.

Die Augen der Schmetterlings- und Phryganeiden-Larven sind also monaxonische Augen mit zwei Kränzen von Sehzellen und einem Krystallkörper. Darin gleichen sie völlig den Augen der *Sialis*-Larven, mit denen auch PANKRATH sie vergleicht; sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die Zahlenverhältnisse. Die Augen der *Myrmeleon*-Larven schließen sich diesen dreien durch den Besitz eines Krystallkörpers an; aber mit Bezug auf die Beschaffenheit der Retina sind sie auf einem primitiveren Standpunkt stehen geblieben: sie sind anaxonisch, ihre Zellen liegen in einem Niveau und tragen ihre Stiftchensäume auf ihrem Ende, nicht an den Seitenflächen. Es ist gleichsam also bei den erstgenannten Formen ein Einstülpungsvorgang eingetreten, durch den die Sehzellen bei den *Sialis*-Larven, den Lepidopteren- und den Phryganeiden-Larven derart verschoben werden, dass zwei Zellkränze um die Augenachse zu Stande kommen. Die Augen der Dipterenlarven lassen sich mit den übrigen nicht vergleichen.

Die Beziehungen der hier besprochenen Larvenaugen zu den Ommen der Komplexaugen bei den Imagines werden wir unten in einem besonderen Kapitel (VIII) mit zu besprechen haben, nachdem wir vorher die letzteren näher analysirt haben.

V. Die Komplexaugen der Insekten.

Die Augen der Collembolen und Thysanuren wurden früher stets als »Stemmata« in Anspruch genommen, also mit den Stirn- und Seitenaugen der Insekten und den Augen der Spinnen in eine Reihe gestellt; nur bei *Machilis* fand man echte Facettenaugen. Die genauere Untersuchung jener Gebilde auf Schnittpräparaten zeigte jedoch, dass dies ein Irrthum war. CARRIÈRE (1885) war der Erste, der durch nähere Untersuchung der *Lepisma*-Augen erkannte, dass die Einzelaugen hier nach dem gleichen Grundplan gebaut sind wie in den Komplexaugen der höheren Insekten; er theilte diesen Befund im Nachtrag zu seinem »Schorgane der Thiere« mit. FERNALD (1890) bestätigte diese Entdeckung. Später hat WILLEM (1897) für eine große Anzahl von Poduren das Gleiche erkannt. Hier wollen wir den Bau der Augen bei Thysanuren und Collembolen als Einleitung zur Behandlung der Komplexaugen der pterygoten Insekten einer eingehenderen Betrachtung unterziehen.

1) Seitenaugen von *Lepisma saccharinum* L. (Taf. XIX, Fig. 62—64). Die Augen stehen hier jederseits am Kopfe als ein Komplex von 12 Einzelaugen, die nur durch eine geringe Zahl dazwischen liegender, verlängerter und pigmentirter Hypodermiszellen von einander getrennt sind. Die gesammte, sie überdeckende Cuticula ist konvex, und da die Achsen der Einzelaugen senkrecht zur Cuticula stehen, konvergiren sie in Folge dessen nach innen, also ganz wie bei den Komplexaugen.

Jedes Einzelauge hat außen eine bikonvexe Cornealinse (Fig. 62), welche von den benachbarten Linsen meist durch ein schmales Stück planer Cuticula getrennt ist. Die Linse zeigt besonders in ihrer inneren Hälfte, deren Wölbung die stärkere ist, eine sehr deutliche Schichtung. In der Mitte liegen der Linse vier Zellen auf, die sich um die Augenachse gruppieren und dicht zusammenschließen. Dieser Zellverband hat eine feste Form; mit seiner distalen Fläche ist er der inneren Linsenfläche angeschmiegt und daher leicht konkav; seine proximale Fläche ist konvex. Diese vier Zellen haben einen sehr durchsichtigen Zellkörper, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass sie dem Krystallkegel der höheren Insekten homolog sind, oder genauer gesagt den Krystallkegelzellen. Zwar rechnet CARRIÈRE die Augen von *Lepisma* zum euconen Typus GRENACHER's, und nimmt somit an, dass eine echte Krystallkegelbildung als Abscheidung der

Zellen vorliege, und FERNALD scheint sich ihm anzuschließen: er spricht von einer konkavo-konvexen Chitinmasse, welche das ganze Ommatidium in diesem Niveau ausfülle, und welcher abaxial vier kleine Zellen, die »Vitrella«, anliegen; seine Zeichnung, die übrigens sehr schematisch nach dem bösen Beispiel WATASE'S ausgeführt ist, bringt auch die im Texte erwähnten Theile; aber sie lässt die Konkavität des Krystallkegels proximal sehen, während ich sie auf der Distalseite finde! Sicher ist es nicht immer leicht zu unterscheiden, ob man eine durchaus durchsichtige Zelle vor sich hat, oder eine solche, die zum größten Theil ihres Umfangs in einen durchsichtigen Körper umgewandelt ist, dem der Plasmarest außen aufsitzt. Hier befreit aber die wechselnde Lage der Kerne sicher von allen Bedenken. Bei echten Krystallkegeln liegen die Kerne alle dem Kegel distal und etwas seitlich an; hier jedoch finden wir sie bald nahe der Fläche, wo die Krystallzellen sich berühren (Fig. 62), bald abaxial (Fig. 63), bald distal und bald proximal. Wir hätten also hier ein acones Auge nach GRENACHER'S Bezeichnung.

Seitlich von den Krystallzellen, ebenfalls der inneren Linsenoberfläche dicht anliegend, finden wir zwei andere Zellen (Fig. 62 *cz*), mit großen, mehr oval gestreckten, einander entgegengesetzt liegenden Kernen, die reichlich Chromatin und ein deutliches Kernkörperchen enthalten. Sie schieben sich nur ganz wenig zwischen Linse und Krystallzellen ein: die Vergleichung mit Poduren und *Machilis* nöthigt uns, sie als Corneagenzellen anzusehen, die wir eigentlich zwischen Cornealinse und Krystallzellen erwarten sollten. So schildert und zeichnet sie auch FERNALD, doch sicher zu Unrecht. CARRIÈRE hat sie übersehen. Hier haben sich also Corneagenzellen und Krystallzellen in die Absonderung der Cornealinse getheilt.

Proximal von den Krystallzellen liegt die Retina — oder sagen wir Retinula, da wir das Auge ja von vorn herein mit den Komplexaugen der höheren Insekten verglichen haben. Sie soll nach den übereinstimmenden Angaben von CARRIÈRE und FERNALD aus vier Sehzellen bestehen, die im Umkreis um ein axiales Rhabdom liegen. Ich kann die Angabe in dieser Fassung nicht bestätigen: ich finde vielmehr zwei Lagen von Retinulazellen, eine distalere und eine proximalere, welche um die gleiche Achse gruppirt sind. Man erkennt dies an nicht depigmentirten Schnitten besonders dadurch, dass das Pigment auf halber Höhe der Retinula eine Lücke aufweist, oder auch, dass das Pigment der proximaleren Zellen etwas weiter gegen den hellen, vom Rhabdom erfüllten axialen Raum vorspringt, als bei

den distalen (Fig. 62). Die doppelte Lage der Zellen durch Bestimmung von Zahl und Lage der Zellkerne nachweisen zu wollen, begegnet großen Schwierigkeiten, da schon der Nachweis der Zugehörigkeit eines Kernes zu seiner Zelle hier nicht einfach ist, und andererseits sehr wohl die Kerne im gleichen Niveau liegen könnten, während die Zellen sich auf zwei Lagen vertheilen; vielleicht giebt die Lage der beiden Kerne in Fig. 62 rechts immerhin meinen Angaben noch einige Stütze. Bei der großen Bedeutung, welche einmal die größere Zahl der Zellen, andererseits ihre Anordnung zu zwei Lagen für die Vergleichung mit anderen Augen hat, habe ich meine Präparate wiederholt sorgfältig auf diesen Punkt geprüft und bin meiner Sache ganz sicher.

Der distale Zellkranz der Retinula wird von vier Zellen gebildet, deren pigmentirte Zellkörper zwischen sich einen auf dem Querschnitt vierzipfeligen vom Rhabdom erfüllten Raum einschließen (Fig. 64 *a*). Der proximale Zellkranz besteht nur aus drei Zellen, und das von ihren pigmentirten Theilen umschlossene Rhabdom hat einen nahezu dreieckigen Querschnitt (Fig. 64 *b*). Dadurch, dass im zweiten Zellkranz weniger Zellen stehen als im ersten, erklärt sich, dass beide nicht ganz genau auf einander passen, und dass auf Medianschnitten die benachbarten Zellränder gegen einander verschoben sind, wie Fig. 62 es zeigt.

Jede Retinulazelle trägt auf ihrer axialen Seite ein Rhabdomer als ziemlich breiten, dunkel färbbaren Saum. Die Rhabdomere eines Zellkranzes stoßen seitlich zusammen und bilden ein Rhabdom; in der Mitte bleibt jedoch ein axialer Hohlraum (Fig. 64). Die Zellen des distalen Kranzes weichen distal trichterförmig aus einander und mit ihnen die zugehörigen Rhabdomeren, welche auf diese Weise den Krystallzellen proximal anliegen (Fig. 62). Das Rhabdomer zeigt eine deutliche Querstreifung, die sowohl auf Längs- als auf Querschnitten zu sehen ist und die sich leicht durch die Annahme erklärt, dass es aus feinen dicht neben einander stehenden Stiftchen zusammengesetzt ist. Wenn ich nun auch die übrigen Erfordernisse zu einem echten Stiftchensaum, nämlich die Verlängerung der Stiftchen in Neurofibrillen und den Eintritt dieser letzteren in die Nervenfasern der Sehzelle, nicht nachweisen kann, so nehme ich doch an, dass wir es mit einem solchen zu thun haben; denn ich werde wiederholt beim Komplexauge der Insekten den vollständigen Nachweis erbringen können, dass die Rhabdomeren Stiftchensäume sind. In solcher Weise habe ich es denn auch auf Fig. 62 links in der schematischen Darstellung eines von Pigment befreiten Einzelauges gezeichnet.

Ob, wie FERNALD es angeht, eine Basalmembran bei diesen Augen vorhanden ist, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben; jedenfalls konnte ich an meinen Präparaten eine solche nicht erkennen.

Die Augen von *Lepisma* sind deshalb hochwichtig für unsere weiteren Ausführungen, weil sie sich bei einer Thierform finden, die zu der jetzt allgemein als niedrigst organisirt anerkannten Insektenordnung gehört. Von diesem Gesichtspunkt interessirt uns ihre Übereinstimmung mit den Augen der Raupen und Phryganeidenlarven in der Zweischichtigkeit der Retinula, und dann die Zahl der Zellen, welche die Retinula zusammensetzen: sie ist insgesamt so groß wie in den meisten Komplexaugen höherer Insekten, und zugleich wie im Auge der Raupen und Phryganeidenlarven, nur dass bei diesen im distalen Kranz drei, im proximalen vier Zellen stehen, bei *Lepisma* dagegen umgekehrt. Weitere Folgerungen will ich weiter unten im Zusammenhange besprechen.

2) Augen von *Orchesella* (Taf. XIX, Fig. 65 u. 66). WILLEM (1897) hat gegenüber der Auffassung früherer Untersucher (LUBBOCK, CARRIÈRE, FERNALD) zuerst festgestellt, dass die Augen der Poduren keine Stemmata sind, sondern in ihrem Aufbau den Augen von *Lepisma* und *Machilis* fast gleichen; wir haben hier »zusammengesetzte (oder vielmehr gehäufte) Augen, in denen jeder Bestandtheil ein Ommatidium vom euconen Typus ist«. Später giebt WILLEM (1900) noch eine eingehendere Darstellung, die sich auf die Untersuchung vieler Arten gründet, und kann noch eine zweite Augenform von etwas abweichendem Bau bei den Poduren nachweisen.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf die Augen von *Orchesella rufescens* Tullb.; die Ergebnisse derselben stimmen mit den Angaben WILLEM's bis auf einen wichtigen Punkt überein. Die unverdickte Cuticula ist über dem Auge vorgewölbt. Unmittelbar unter ihr liegen zwei sehr flache Zellen mit großen Kernen, welche die corneogene Schicht bilden; ich konnte sie sowohl auf Längs- (Fig. 65) wie auf Querschnitten (Fig. 66) deutlich nachweisen; WILLEM fand sie bei *Podura aquatica* nicht. Der Krystallkegel ist bei *Orchesella* sphärisch; eine Zusammensetzung aus einzelnen Segmenten konnte ich nicht an ihm nachweisen; wohl aber erkannte ich hier und da einen Kern an ihm (Fig. 65 *kk*); glücklicher war WILLEM bei *Podura*: er konnte die vier zum Krystallkegel gehörigen Kerne leicht konstatiren, und zwar etwa in der gleichen Gegend, wo sie bei *Orchesella* liegen. So ergänzen sich also unsere Untersuchungen, und ich glaube annehmen

zu dürfen, dass sowohl bei *Podura* wie bei *Orchesella* zwei corneagene und vier Krystallkegelzellen vorhanden sind. Zu Seiten des Krystallkegels finde ich Pigment in sehr großen Körnern; besondere Zellkörper, die diese Körner umschließen, konnte ich nicht wahrnehmen.

Die Retinula besteht bei *Orchesella* aus zwei Lagen von Zellen, wie bei *Lepisma*, und zwar sind vier distale und drei proximale Zellen vorhanden; die Fig. 65 zeigt diese beiden Lagen auf das deutlichste, und ich konnte an allen genau median geführten Schnitten dieselben nachweisen. Die Zahl der Zellen, welche diese beiden Zellkränze zusammensetzen, lässt sich auf Querschnitten nachweisen. WILLEM ist auf die Zweischichtigkeit der Retinula nicht aufmerksam geworden; er lässt sie aus vier Zellen bestehen, die um eine Achse angeordnet sind. Aber seine Fig. 1, Tab. III, die in wohlthuemendem Gegensatz zu den Abbildungen WATASE'S und FERNALD'S den Eindruck großer Naturtreue macht, bietet einen Anhalt dafür, dass bei *Podura* wohl ähnliche Verhältnisse vorliegen: es springt nämlich in halber Höhe des Rhabdoms das Pigment von beiden Seiten her gegen die Achse etwas vor, ein ähnliches Verhalten, wie wir es bei *Lepisma* kennen lernten: hier dürfte die Grenze zwischen distalem und proximalem Zellkranz zu suchen sein. Die Kerne der Sehzellen waren bei *Orchesella* schwer nachweisbar, so konnten sie wohl auch WILLEM bei *Podura* entgehen, wenn er nicht seine besondere Aufmerksamkeit darauf richtete; die distalen Kerne giebt er in seiner Zeichnung an.

Jede der Sehzellen trägt auf ihrer axialen Seite ein Rhabdomer; da zur Konservierung meines Untersuchungsmaterials lediglich starker Alkohol benutzt war, so ist es wohl dem zuzuschreiben, dass die Rhabdomere ein völlig homogenes Aussehen ohne ein Anzeichen von Querstreifung (Zusammensetzung aus Stifftchen) zeigen. Bei *Orchesella* stoßen die einzelnen Rhabdomere in der Mitte nicht völlig zusammen; auch bei *Podura* scheint, nach WILLEM'S Zeichnung, ein axialer Raum zu bleiben.

Bei manchen Poduren, als deren Repräsentant *Anurida maritima* gelten mag, hat WILLEM abweichend gestaltete Augen gefunden, die er als »Ocellen« bezeichnet; er findet bei ihnen eine bikonkave Cornea, darunter eine lentigene (corneagene) Schicht mit vier Kernen, und dann vier Retinulazellen. Diese Ocellen sind, wie die Ähnlichkeit in Lage und Zahl beweisen, homolog mit den euconen Augen der anderen Poduren, und WILLEM sieht in diesem Verhalten eine Stütze von GRENACHER'S Annahme, dass die Ommen des Komplexauges und die Ocellen zum gleichen morphologischen Typus gehören. — Ich

habe vergeblich versucht, befriedigende Schnitte durch diese Augen zu bekommen, an denen ich die Fragen hätte entscheiden können, die mich hier besonders interessiren: da ja die vier Zellen, welche WILLEM als lentigene Schicht bezeichnet, offenbar den Krystallkegelzellen in den euconen Augen entsprechen, fragt es sich, ob Homologa der zwei corneagenen Zellen vorhanden sind, die ich bei *Orchesella* finde; und zweitens wäre es wichtig zu wissen, ob etwa auch hier zwei Lagen von Sehzellen vorkommen. Dann erst kann man entscheiden, ob wir hier »Ocellen« oder acone Ommen vom Typus derjenigen in den Komplexaugen vor uns haben.

3) Komplexaugen von *Machilis* (Taf. XIX, Fig. 67—71). Meine Untersuchungen hierüber wurden am gleichen Material gemacht wie diejenigen über die Stirnagen von *Machilis*. Dass wir bei diesem Thysanuren typische zusammengesetzte Augen finden, war schon lange bekannt. Eine eingehende Beschreibung derselben findet sich jedoch nur in OUDEMANS' (1887) Monographie von *Mach. maritima*; da aber diese Darstellung unzulänglich und in vielen Punkten verfehlt ist, gebe ich hier eine genaue Schilderung dieser Augen, die in mehrfacher Beziehung interessant sind.

Die beiden Komplexaugen stoßen auf dem Scheitel in einer Linie zusammen (Fig. 22), sind aber deutlich getrennt durch eine Scheidewand langgestreckter pigmentirter Hypodermiszellen mit spindelförmigen Kernen (Fig. 67 *sw*), wie OUDEMANS zutreffend schildert. Die Anordnung der Ommen im Komplexauge zeigt ein Blick auf den Querschnitt Fig. 67. Proximad ist das Auge durch eine Basalmembran abgegrenzt, welche die Fortsetzung der Basalmembran der benachbarten Hypodermis ist.

Zu jedem Einzelauge gehört eine Cornealinse von schwach bikonvexer Gestalt, deren innere Wölbung auf meinen Präparaten weit schwächer ist als die äußere (Fig. 68); OUDEMANS findet sie innen plan, eine nur geringe Abweichung, die sich aber kaum durch verschiedene Häutungsstadien erklären lässt, wenn wirklich beiderseits reife Thiere untersucht wurden. — Proximal von der Linse finden sich jedes Mal zwei Zellen, die corneagenen Zellen. Sie sind von etwa bohnenförmiger Gestalt und kehren sich die konkave Kante zu (Fig. 69 *a*); auf der abaxialen Seite sind sie dicker, gegen die axiale verdünnt; ihr Kern liegt etwas nach außen gerückt, ist länglich oval und enthält ein oder mehrere Kernkörperchen. Die beiden Zellen grenzen in der Mitte nicht immer genau an einander; es bleibt daher

dort eine geringe Strecke, auf welcher die unter ihnen liegenden Krystallkegelzellen direkt an die Linse grenzen; das würde an das Verhalten der Corneazellen bei *Lepisma* erinnern. Die Angabe von OUDEMANS, dass vier corneogene Zellen vorhanden seien, trifft bei den von mir untersuchten Arten sicher nicht zu und erscheint mir überhaupt verdächtig. Das Gleiche gilt für seine Behauptung, dass die corneogenen Zellen eine zusammenhängende Hypodermislage unter der Cuticula bilden; die zu einem Omma gehörigen corneogenen Zellen sind von denen der Nachbarommen stets durch einen Kreis von Pigmentzellen getrennt, die sich zwischen den Krystallkegeln weiter herab erstrecken (Fig. 68 u. 69 a).

Proximal schließt sich an die corneogenen Zellen sehr dicht der Krystallkegel an (Fig. 68 k), seiner Gestalt nach hier eher ein Doppelkegel, der distalwärts sehr stumpf, proximad sehr schlank ist. Er besteht aus vier gleichen Segmenten; die Kerne der vier absondernden Zellen liegen seiner Distalfäche dicht auf und bedecken sie bis auf eine kleine Stelle in der Mitte ganz (Fig. 69 b). Wir haben es hier mit echten Krystallkegeln zu thun, also Augen vom euconen Typus. Besondere Hauptpigmentzellen, wie sie nach OUDEMANS den Kegel in der Zahl von zweien umgeben, konnte ich nicht finden. Das Bündel der pigmentirten schlanken Hypodermiszellen, das sich zwischen die Kegel, sie umhüllend, einschleibt, kann man weder dem einen noch dem andern Omma zurechnen, wie am besten aus Querschnitten (Fig. 69 c) hervorgeht.

An den Krystallkegel schließt sich proximal die Retinula an. Die schlanken Retinulazellen, mit weit distad gelagerten Kernen, sind um die Augennachse angeordnet und tragen jede ein Rhabdomer, das jedoch nicht ganz bis an das distale Ende der Zelle reicht; ihre Zahl ist, wie man an vielen Stellen mit Sicherheit ermitteln kann, sieben — nicht sechs, wie OUDEMANS angiebt. Die Rhabdomere sind zu einem Rhabdom dicht an einander gelagert, jedoch nicht eigentlich mit einander verschmolzen; wenigstens erkennt man an Längsschnitten eine das Rhabdom in der Mitte theilende helle Linie (Fig. 68). Die Zellen sind mit rothbraunen Pigmentkörnchen erfüllt, die gegen das Rhabdom zu besonders dicht liegen. Zwischen dieser Pigmentgrenze und dem dunkel färbaren Rhabdomer bemerkt man eine helle Zone; auf Längsschnitten (Fig. 68 schz) erscheint sie quer von zahlreichen Fibrillen durchsetzt; an Querschnitten, wo sie einen hellen Hof um den Rhabdomerquerschnitt bildet (Fig. 69 d, schz) verlaufen diese Fibrillen radiär. Es ist offenbar eine Schaltzone, wie wir sie schon öfter kennen

lernten. An den Rhabdomeren bemerkt man zuweilen auf Längsschnitten eine feine Querstreifung und erkennt, dass die Schaltfibrillen sich mit dem Rhabdomer fest verbinden. Einen Übergang der Schaltfibrillen in das Zellplasma, d. h. eine Fortsetzung derselben in Neurofibrillen, welche im Zellkörper gegen den Nervenfortsatz verlaufen, erkennt man in vielen Schnitten andeutungsweise; ganz genau konnte ich es an einem Schrägschnitt durch die Retinula verfolgen, der in Fig. 71 abgebildet ist. Aus diesen Befunden ergibt sich mit Gewissheit, dass das Rhabdomer ein Stiftchensaum ist; das Rhabdom setzt sich also aus sieben Stiftchensäumen — entsprechend den sieben Retinulazellen — zusammen.

Jede Sehzelle zieht sich in eine Nervenfasern aus; die sieben Nervenfasern einer Retinula durchbohren zu einem Bündel vereint die Basalmembran und verlaufen zum Ganglion opticum. — Zwischen den einzelnen Retinulae sind keine besonderen Pigmentzellen vorhanden.

Die Augen der Apterygota zeigen in vielen Punkten große Ähnlichkeit unter einander. Zwar scheinen die Augen von *Machilis* auf den ersten Blick recht verschieden von denen bei *Lepisma* und den Poduren; aber dieser Unterschied beruht in der Hauptsache darauf, dass die Ommen dieses Komplexauges so zahlreich sind und daher dicht gedrängt stehen, wodurch ihre schlanke Gestalt bedingt wird. Der Unterschied, dass bei *Lepisma* und den Poduren die Sehzellen in zwei Zellkränzen um die Augenachse geordnet sind, hat kein großes Gewicht, wie wir weiter unten nachweisen werden. Wie man die Augen von *Machilis* bisher mit den Komplexaugen der höheren Insekten homologisirt hat, so muss man das auch mit denen der übrigen Apterygoten thun (von dem *Anurida*-Typus einstweilen noch abgesehen), wie das auch CARRIÈRE, FERNALD und WILLEM ausdrücklich hervorheben.

Alle diese Augen weichen von den Komplexaugen der meisten höheren Insekten in einem Punkte ab: in dem Vorhandensein besonderer corneagener Zellen, die sich stets in der Zweifzahl für jedes Omma finden. Nur bei den Ephemeriden konnte ZIMMER (1897) mit Sicherheit im Frontauge von *Cloëon* ♂ zwei Corneagenzellen nachweisen — ich kann sie bestätigen — und vermuthet solche auch bei den Seitenaugen, und bei *Periplaneta* finde ich Andeutungen von solchen (vgl. unten). Also gerade bei den niedrigst stehenden Gruppen der pterygoten Insekten giebt es noch Reste von Corneagenzellen. Einerseits kann man somit das Vorkommen von Corneagenzellen bei

den Apterygota nicht als trennenden Unterschied gegenüber dem Komplexauge der Pterygota angeben. Andererseits wird dies Verhältnis von Wichtigkeit für den Vergleich mit den Komplexaugen der Crustaceen. Bei diesen sind stets zwei Corneazellen nachgewiesen, und diese Eigenthümlichkeit bildete den Hauptunterschied zwischen den Augen von Insekten und Krebsen. Dass dieser Unterschied als bedeutungslos nachgewiesen wird, ist nicht unwichtig; denn in der schwebenden Frage, ob Crustaceen und Tracheaten gleichen oder getrennten Ursprungs sind, spielt die Ähnlichkeit ihrer Komplexaugen und die Frage, ob eine diphyletische Abstammung derselben denkbar ist, eine große Rolle, und je nach ihrer Stellung zur Hauptfrage könnten die Forscher auch kleinen Verschiedenheiten großen Werth beilegen. Wir werden gleich von dem Verschwinden der Corneazellen in der Reihe der Insekten noch genauer zu sprechen haben.

Der Nachweis, dass die Rhabdomeren bei *Lepisma* nach Art der Stiftchensäume gebaut und dass bei *Machilis* zweifellos echte Stiftchensäume vorhanden sind, wird sich für die Rhabdome der pterygoten Insekten mehrfach wiederholen lassen, so dass wir auch darin eine vollständige Übereinstimmung finden werden.

4) Komplexaugen der pterygoten Insekten (Taf. XX, Fig. 72—87). Die allgemeine Morphologie dieser Augen bedarf keiner weiteren Aufklärung: GREXACHER (1879) hat uns gelehrt, wie das Omma des Komplexauges in seine Elemente zu zerlegen ist; er hat die einzelnen Theile nach ihrer cellulären Herkunft gesondert und somit die Basis geschaffen für alle ferneren Untersuchungen über diesen Gegenstand. Danach sind also für ein Einzelauge folgende Bestandtheile typisch: die Cuticula über dem Omma, welche oft linsenförmig gewölbt eine Cornealinse bildet, wird abgeschieden von vier Zellen, die zugleich auch den Krystallkegel, wo ein solcher vorhanden ist, durch »innere Absonderung« bilden; die Retinula, proximal vom Krystallkegel, besteht (meist) aus sieben um eine Achse gruppirten, je in eine Nervenfasern auslaufenden Zellen, deren jede einen cuticularen Stäbchensaum (Rhabdomer nach RAY LANKESTER's Benennung) abscheidet; diese Säume können zu einem einheitlichen Sehstab, dem Rhabdom, mehr oder weniger eng verschmelzen. Zu jedem Einzelauge gehören ferner zwei Hauptpigmentzellen, die zu Seiten des Krystallkegels liegen. Die Nebepigmentzellen sind in ihrer Zahl wechselnd; ich möchte betonen, dass man sie den einzelnen Ommen nicht zurechnen kann; sie sind indifferente Zellen, welche zwischen

den Ommen stehen, aber nicht etwa so, dass jedes Omma seinen eigenen Kranz von Pigmentzellen hätte.

Betreffs der Forschungen, die GRENACHER's grundlegendem Werk vorausgehen, — es sind vor Allem die Untersuchungen von JOH. MÜLLER, LEYDIG, CLAPARÈDE und M. SCHULTZE — kann ich auf den übersichtlichen Bericht verweisen, der dort gegeben ist. Jedoch muss ich auf einige Untersuchungen näher eingehen, die nach GRENACHER angestellt wurden.

Während die meisten Untersucher, so vor Allem CARRIÈRE und Viele nach ihm, GRENACHER's Angaben vollauf bestätigten, gelangte PATTEN in seiner Arbeit »The Eyes of Molluscs and Arthropods« zu völlig anderen Ergebnissen. Wenn ich (1900) dem Theil von PATTEN's Untersuchungen, der über Molluskenaugen handelt, das Verdienst zubilligen musste, neben vielem kritiklos Hingenommenen auch mancherlei gute Beobachtungen zu bringen, und diese nur durch Verquickung mit einer bodenlosen Theorie falsch gedeutet zu haben, so muss dem Theil, welcher von den Arthropodenaugen handelt, auch dieses Verdienst fast gänzlich abgesprochen werden. Die geschickte Make der Arbeit, welche durch Versenkung in feinste Einzelheiten den Schein größter Sorgfalt erweckt, die glänzende Technik, mit der die Figuren gezeichnet sind, so dass sie auch da, wo der Stift eine Lücke in der Beobachtung überbrückt, wie getreue Kopien der vorbildlichen Präparate aussehen, und schließlich der Anschein der Vorurtheilslosigkeit, welche sich »von der dem Wirbelthierauge entnommenen Schablone« befreit, haben PATTEN's Ansichten mehr Beachtung verschafft, als sie verdienen. Ich glaubte Anfangs, sie hier ganz übergehen zu dürfen, da sie Bestätigungen nur von Seiten eines oder zweier Nachuntersucher, sonst aber stets Widerlegungen erfahren haben — mit dem ewigen Durchziehen durch die Litteratur-Übersichten wird einer solchen Leistung zu viel Ehre angethan. Ich glaubte wie CHUN (1896), dies »Blendfeuerzeug« sei versprüht. Als ich jedoch fand, dass GEGENBAUR in seinem neuen Lehrbuch der vergleichenden Anatomie p. 913 die alte LEYDIG'sche Auffassung, dass die Krystallkegel die percipirenden Theile im Komplexauge seien, offenbar auf Grund der PATTEN'schen Untersuchungen wieder zur Geltung kommen lässt, musste ich mich doch entschließen, PATTEN's Konto hier nachzurechnen und das Soll und Haben gegen einander abzuwägen; wir werden sehen was übrig bleibt!

PATTEN giebt etwa folgende Schilderung vom Aufbau eines Omma des Komplexauges von *Penaeus* — auf diese Form basirt er

seine Ansichten, fünf oder sechs weitere hat er nebenbei noch angesehen: Unter der Cornealinse liegt eine besondere, für alle Ommen zusammenhängende corneogene Hypodermis. Krystallkegel und Rhabdom gehören organisch zusammen, und bilden einen Verband von vier Zellen, den »Retinophoren«; diese sind kranzförmig umgeben zunächst von sieben pigmentirten Retinulazellen, und dann von weiteren vier Pigmentzellen; alle diese Zellen reichen von der corneagenen Hypodermis bis zur Basalmembran, wobei ihre Zellkörper streckenweise sich zu dünnen Fasern ausziehen. Dazu kommen noch eine Anzahl mit gelblicher fettartiger Masse erfüllte Zellen, welche die Basis des Ommas umgeben. Keine von all diesen Zellen geht direkt in eine Nervenfasern über, sondern es treten Nervenfasern an sie, nicht nur an die Retinophoren, sondern auch an die Retinula- und Pigmentzellen, heran, und verlaufen an ihrer Oberfläche oder auch zwischen den einzelnen Zellen, vielfache Ästchen abgebend. In der Achse zwischen den vier Retinophoren verläuft eine axiale, zahlreiche Ästchen abgebende Nervenfasern bis an das distale Ende der Retinophoren. Diese Bauverhältnisse sollen nicht nur für Crustaceen, sondern auch für Insekten gelten.

Betrachten wir jetzt gesondert die einzelnen Punkte der PATTEN'schen Behauptungen.

Ob Krystallkegel und Rhabdom zusammenhängen oder getrennt sind, ist freilich nicht immer leicht zu entscheiden; sonst würden nicht zwei so glänzende Beobachter wie LEYDIG und M. SCHULTZE darüber zu völlig verschiedenen Ansichten gelangt sein. Aber es sind durch GRENACHER Fälle bekannt geworden, die von vorn herein gegen einen solchen Zusammenhang sprechen mussten, nämlich solche, wo die sieben Rhabdomere nicht zu einem Rhabdom verwachsen, sondern getrennt bleiben und jedes der betreffenden Retinulazelle anhaftet, wie bei *Tipula* und *Forficula*; wie vertheilen sich diese sieben Rhabdomere auf PATTEN's vier Retinophoren? PATTEN kannte ja GRENACHER's Werk; er musste ja die Schwierigkeit hier sehen — wenn er GRENACHER's Ansichten widerlegen wollte, wesshalb versuchte er seinen Scharfsinn nicht daran? Oder wie steht es dort, wo die Enden der Rhabdomere den Krystallkegel trichterförmig umgeben wie bei *Periplaneta* — meine Abbildung (Fig. 72) beweist auf das überzeugendste, dass man hier kaum einen organischen Zusammenhang von Krystallkegel und Rhabdom annehmen kann. Eine große Anzahl von Beobachtern haben sich gegen PATTEN's Auffassung ausgesprochen. WATASE (1890) hat an PATTEN's Objekt, *Panaeus*, die Trennung von

Krystallkegel und Rhabdom beobachtet; VIALLANES (1892) und ROSENSTADT (1896) haben bei Crustaceen ihre Aufmerksamkeit gerade auf diesen Punkt gerichtet und sind zu dem Ergebnis gekommen, dass Krystallkegel und Rhabdom differente Bildungen sind und in keinem Zusammenhang stehen. Für Insekten (*Belostoma*, *Vespa*) hat PATTEN (1890) selbst das Gleiche zugegeben. Wenn man vollends auf einfachere Augenformen sein Augenmerk richtet, z. B. *Lepisma* (Fig. 62), *Orchesella* (Fig. 65), *Aega* (Fig. 94), so kann kein Zweifel bestehen, dass an der Grundlage von PATTEN's Anschauung, dem Zusammenhang von Krystallkegel und Rhabdom, durchaus nichts Wahres ist, dass die Retinophoren PATTEN's nicht als Einheiten existiren.

In das Rhabdom soll eine axiale Nervenfasern eintreten, welche zwischen den vier Retinophoren verläuft und zahlreiche Seitenästchen abgibt. Kein Untersucher nach PATTEN hat eine solche Faser gefunden, und die Nervenetze zwischen den Segmenten des Krystallkegels sind außer von der SZCZAWINSKA (1890) von Niemand bestätigt worden. Nirgends müssten solche Bildungen so deutlich hervortreten als zwischen den getrennten Rhabdomeren von *Forficula* und *Tipula*; ich habe Längs- und Querschnitte von den Augen Beider untersucht und keine Andeutung davon finden können.

Dagegen haben sich zahlreiche Untersucher davon überzeugt, dass jede der Retinulazellen mit einer Nervenfasern in organischem Zusammenhange steht, wie es GRENACHER angiebt. PARKER (1891, p. 116) führt nicht weniger als 18 Krebsgattungen aus verschiedenen Abtheilungen auf, an denen er den Übergang der Retinulazellen in eine Nervenfasern beobachten konnte. Das Gleiche berichtet VIALLANES von *Palinurus*, CHUN beobachtete es bei den Tiefseeschizopoden, MILTZ (1899) bei den Polyphemiden, RÁDL (1900) bei *Squilla*; dabei ist wichtig, dass sie sich Alle in bewussten Gegensatz zu PATTEN stellen, dass sie also die Möglichkeit eines gegentheiligen Verhaltens bei ihren Beobachtungen wohl erwogen und sich nicht schlechthin einer landläufigen Ansicht angeschlossen haben. Ich selbst werde unten noch Gelegenheit nehmen, bei einer Anzahl von Insekten (*Dyticus*, *Sphinx*, *Plusia*, *Macroglossa*) den Übergang der Retinulazellen in ihre Nervenfasern genau zu verfolgen.

Dass die Rhabdome mit den Retinulazellen zusammengehören, ist von vielen Beobachtern neuerdings bestätigt worden; besonders einleuchtend ist es bei den Augen mit getrennten Rhabdomeren (*Tipula*, *Forficula*). Die Rhabdome werden durch die Vertheilung des Pigmentes, welches das Licht oft von den übrigen Theilen der Seh-

zellen ausschließt, als die lichtrecipirenden Theile der letzteren gekennzeichnet. Die meisten Autoren sehen in ihnen cuticulare Absonderungen dieser Zellen. Ich kann jedoch den Nachweis innigsten Zusammenhangs zwischen Rhabdomeren und Sehzellen liefern: wie ich oben für *Machilis* zeigte, sind die Rhabdomeren Stiftchensäume der betreffenden Zellen, d. h. sie bestehen aus den verdickten Enden feinsten Fibrillen, welche die Körper der Zellen durchsetzen. Ein Cuticularsaum liegt seiner Zelle nur äußerlich an und ist von ihr durch eine scharfe Grenze getrennt; beim Stiftchensaum jedoch gehen unendlich viele feinste Fäserchen vom Rhabdomer zur Zelle; es ist nicht zu bezweifeln, dass beide eine Einheit bilden.

PATTEN hat im Gegensatz zu GRENACHER eine ausgesprochene Zweischichtigkeit der Komplexaugen behauptet: die äußere Zelllage sollte von der corneagenen Hypodermis, die innere von der übrigen Retina gebildet werden. Dagegen haben die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HERRICK und PARKER für Decapoden übereinstimmend nachgewiesen, dass die gesammte Retina aus einer Epithelschicht hervorgeht, in welcher die Zellen nur in ein verschiedenes Niveau rücken. Die Untersuchungen von REICHENBACH an *Astacus*, welche auch einer zweischichtigen Anlage der Retina das Wort reden, müssen wohl, wie CARRIÈRE (1890) dargelegt hat, umgedeutet werden. KINGSLEY kommt in seiner Untersuchung der Entwicklung des Komplexauges von *Crangon* zu Deutungen, die ganz mit denen PATTEN's übereinstimmen; was kann aber von seinen Angaben in einem so schwierigen Gebiete zu halten sein, wenn er selbst zugeben muss (p. 50), dass die Zellgrenzen in seinen Schnittpräparaten nur selten sichtbar waren und er desshalb fast nur mit Kernen und nicht mit Zellen operiren kann!

Es ließen sich diese Zeugnisse gegen PATTEN wohl leicht noch vermehren; ich habe mich mit den mir gerade bekannten begnügt. Von selbständigen Untersuchern hat sich außer KINGSLEY, dessen Zustimmung oben schon gewürdigt wurde, meines Wissens nur die SZCZAWINSKA an PATTEN's Deutung angeschlossen; es mag mir auch hier einer oder der andere entgangen sein. Gewicht haben diese Stimmen bei solchem Stande der Dinge keines.

Was bleibt nun von PATTEN's Errungenschaften? Nichts als der Befund, dass eine besondere Corneagenlage in den Komplexaugen vorhanden ist. Und auch da ist noch viel einzuwenden. Zunächst einmal hat CLAUS (1879) schon vorher bei *Phronima* zwei besondere Corneagenzellen beschrieben. Weiter glaubte PATTEN solche Zellen

sowohl bei Crustaceen wie bei Insekten annehmen zu können; für Crustaceen hat sich seine Annahme bestätigt: CARRIÈRE, HERRICK, WATASE, PARKER, CHUN, MILTZ und viele Andere haben sie ebenfalls gesehen. Anders bei Insekten: PATTEN will bei *Musca* und *Mantis* Corneazellen gesehen haben. Bei *Musca* habe ich nichts davon finden können; für *Mantis* ist eine Nachuntersuchung wünschenswerth, da das wahrscheinliche Vorkommen solcher Zellen bei *Periplaneta* es als nicht ausgeschlossen erscheinen lässt, dass sie auch sonst bei dem einen oder anderen Orthopteren vorhanden sind. Sonst aber kennt man solche nur bei *Cloëon* und den Apterygota; bei den höheren Insekten wird die Cornea von den Krystallkegelzellen abgeschieden. Endlich bilden die corneagenen Zellen da, wo sie vorkommen, meist keine zusammenhängende Lage; zwischen den zu den einzelnen Ommen gehörigen Zellpaaren reichen die Pigmentzellen bis an die Cornea heran und trennen so die Corneagenkomplexe.

Also auch dieser Befund ist nicht neu, und dazu vom Finder mit Irrthümern verquiekt. Immerhin ist es doch eine Thatsache, die PATTEN, wenigstens für die Decapoden, zuerst erkannte. Erquicklicher freilich wäre es, wenn man dies Goldkorn nicht aus so viel Spreu herausuchen müsste, und wenn der Autor mit weniger Aufwand überlegenen Triumphirens sein bescheidenes Ergebnis in ein bescheidenes Gewand gekleidet hätte. —

Die Komplexaugen der Insekten und die der Crustaceen zeigen eine weitgehende Übereinstimmung, einmal in der Anordnung der einzelnen Theile zu einander; dann aber, was besonders beachtenswerth ist, in den Zahlenverhältnissen: speciell dem Vorhandensein von vier Krystallkegel- und meist sieben Retinulazellen. Es giebt dabei zwar Abweichungen; aber es fragt sich immerhin, ob diese nicht sekundärer Natur sind; jedenfalls hat sich durch neuere Untersuchungen eine Anzahl dieser Differenzen beheben lassen: so fand CHUN (1896) bei den Schizopoden, dass außer den beiden krystallkegelbildenden noch zwei weitere »SEMPER'sche Zellen« vorhanden sind, die sich aber nicht an der Bildung der Krystallkegel betheiligen, so dass hier die typische Vierzahl sichergestellt ist; eben so konnte MILTZ (1899) bei den Polyphemiden außer den fünf mit Rhabdomeren ausgestatteten Sehzellen noch zwei weitere rudimentäre wahrscheinlich machen, so dass hier die typische Zahl sieben erreicht ist. Die Isopoden, bei denen die meisten Abweichungen in der Zahl der Elemente vorkommen, sind eine so eigenartig specialisirte Gruppe, und ihre

Sehorgane auch unter sich mannigfach verschieden, dass die Zahlabweichungen, die wir hier finden, nicht so schwer wiegen. Bei den Insekten kann ich für zwei Formen, bei denen GRENACHER nur vier Sehzellen anzunehmen geneigt war, nämlich *Periplaneta orientalis* und *Dyticus*, das Vorhandensein von sieben solchen nachweisen — und so wird voraussichtlich noch manche bisher angenommene Unregelmäßigkeit sich beheben lassen.

Es bleiben aber noch zwei Unterschiede zwischen den beiderlei Komplexaugen, die wir etwas genauer ins Auge fassen müssen. Einmal sind bei den Crustaceen in jedem Omma zwei Corneazellen vorhanden, die bei den meisten Insekten fehlen. Dann finden wir bei den Insekten mit großer Regelmäßigkeit den Krystallkegelzellen eng anliegend die beiden Hauptpigmentzellen GRENACHER's; diese wiederum fehlen den Crustaceen; nur bei *Hyperia* erwähnt GRENACHER (1879 p. 112) zwei Zellen, die am Vorderende der Retinula liegen, glaubt aber, dass sie abortiv gewordene Sehzellen vorstellen, welche der Retinula zur Ergänzung der typischen Siebenzahl noch fehlen, und eben so schwankt MILTZ (1899), ob er bei den Polyphemiden zwei ähnlich gelegene Zellen als Hauptpigmentzellen oder abortive Retinulazellen auffassen soll, entscheidet sich aber für das Letztere. Die beiden Hauptpigmentzellen der Insekten dagegen findet GRENACHER bei allen Arten mit Ausnahme von *Phryganea*, wo sie ihm entgangen seien; vielleicht sind sie dort so unbedeutend wie bei *Chrysopa perla*, wo ich die beiden zugehörigen kleinen Kerne regelmäßig am Krystallkegel in der Nähe seiner proximalen Spitze finde. Bei *Liparis* und anderen Dämmerungsfaltern erwähnt GRENACHER zwar im Text, dass die Hauptpigmentzellen oft eine sehr geringe Entwicklung haben, zeichnet sie aber nicht; dagegen hat CARRIÈRE (1885) in einer Kopie der Fig. 90 GRENACHER's die Kerne der Hauptpigmentzellen eingezeichnet, und ich habe dieselben bei *Plusia gamma* (Fig. 82) und *Macroglossa stellatarum* (Fig. 79) deutlich gesehen und gezeichnet.

Wenn nun die Crustaceen in jedem Omma distal zwei Zellen haben, die den Insekten fehlen, die Insekten aber zwei Zellen im distalen Abschnitt des Omma, die den Crustaceen fehlen, so liegt der Gedanke nahe, ob nicht beiderlei Zellen gleichen Ursprungs sind, ob nicht die Corneazellen der Crustaceen den Hauptpigmentzellen der Insekten homolog sind. Dann müssen in den Komplexaugen derjenigen Insekten, bei denen wir Corneazellen finden, die Hauptpigmentzellen fehlen. Thatsächlich haben wir in den Augen der Apterygota keine Hauptpigmentzellen gefunden; bei *Machilis* behauptet zwar

OUDEMANS die Anwesenheit zweier solcher Zellen zu Seiten des Krystallkegels; ich konnte aber keine Spur davon erkennen. Nach ZIMMER sollen Corneagenzellen bei den Ephemeriden fast durchgehends vorhanden sein; Kerne derselben konnte er allerdings mit Sicherheit nur im Frontauge von *Cloëon* nachweisen; dort habe auch ich sie gefunden und habe zugleich die Hauptpigmentzellen am Krystallkegel vermisst; dagegen fand ich an dem Seitenauge desselben Thieres deutliche Hauptpigmentzellen, aber keine corneagenen Zellen. Bei *Periplaneta* finde ich Andeutungen von Corneagenzellen: vor dem Krystallkegel zwei helle Bezirke mit darin gelegenen Resten von Kernen (Fig. 72cz), welche sich stark färben; Hauptpigmentzellen konnte ich keine finden — auch GRENACHER bildet keine ab, bemerkt aber dazu, dass diese Zellen in dem zu Grunde gelegten Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können; eine positive Angabe über deren Vorhandensein macht er nicht. — Außerdem möchte ich daran erinnern, dass bei *Lepisma* die Lage der Corneagenzellen derart ist, dass sie nicht zwischen Krystallkegel und Cornealinse, sondern seitlich von dem Krystallkörper liegen (Fig. 62), so dass hier schon eine Betheiligung der Krystallkegelzellen am Aufbau der Cuticula stattfindet. Das wäre also ein Übergang zu dem Zustand bei den höheren Insekten, wo die Krystallkegelzellen allein die Cornea absondern; wir können uns wohl denken, dass bei solcher Anordnung in Folge näheren Zusammenrückens der vermehrten Ommen die Corneagenzellen von der Cornea abgedrängt werden und sich an den Krystallkegel anlagern: sie werden zu Hauptpigmentzellen.

Dass aber der Vorgang wahrscheinlich in ähnlicher Weise stattgefunden hat, und dass die Hauptpigmentzellen wirklich ursprünglich die Lage der Corneagenzellen hatten, lehrt die Entwicklungsgeschichte. JOHANSEN (1893) schildert die Entwicklung der Hauptpigmentzellen bei *Vanessa urticae* wie folgt: In einem gewissen Stadium finden wir in der Augenanlage drei Regionen von Zellkernen, von denen die distale und mittlere durch einen größeren kernleeren Raum getrennt sind. Die Kerne der distalen Region gehören zu denjenigen Zellen, »die sich im Verbande mit den übrigen Zellen der Augenepidermis an der Ausscheidung der die Augen überziehenden Puppenhülle theiligt haben, und deren Funktion im Imagoauge, wie es sich erwarten lässt, wenn man vom Bau des ausgebildeten Auges ausgeht, darin bestehen müsste, die Cornealinse und den Krystallkegel zu bilden. Mit anderen Worten, die Kerne müssten nach CLAPARÈDE als die SEMPER'schen bezeichnet werden. Wie sehr man sich

aber bei einer derartigen, vom Bau des ausgebildeten Organs ausgehenden Beurtheilungsweise irren kann, lehrt das Verhalten der Kerne der distalen Kernzone im Laufe der weiteren Entwicklung. Anstatt nun auch weiter in ihrer Lage an der Oberfläche der Augen zu verharren, treten in deutliche Beziehung zur Oberfläche des Auges Zellen, deren Kerne der mittleren Kernzone angehören, die aber im Laufe der Entwicklung vollständig in die distale Zone übergehen, während andererseits die primär in der distalen Zone befindlichen Kerne hinunterrücken und sich zwischen die eben erwähnten, sekundär distal gelagerten Kerne und die Kerne der mittleren Zone lagern.« Weiter unten wiederholt er: »Später rücken diese Kerne in tiefere Schichten, es findet die erwähnte Verlagerung statt, und die Zellen werden zu den Hauptpigmentzellen oder Pigmentzellen I. Ordnung.«

Fassen wir zusammen: wo bei den Insekten Corneazellen vorhanden sind, fehlen die Hauptpigmentzellen; wo die ersteren fehlen, finden wir stets die letzteren; entwicklungsgeschichtlich liegen die Hauptpigmentzellen (wenigstens bei *Vanessa*) ursprünglich distal von den Krystallkegelzellen und rücken erst sekundär an ihren endgültigen Platz. Danach glaube ich getrost annehmen zu dürfen, dass bei den Insekten Corneazellen und Hauptpigmentzellen homolog sind, und da man die Corneazellen der Insekten mit denen der Crustaceen, bei der sonstigen Übereinstimmung der beiderseitigen Komplexaugen, doch wohl homolog setzen muss, dürfen wir auch die Hauptpigmentzellen der Insekten mit den Corneazellen der Crustaceen homologisiren. Damit ist wieder einer der Unterschiede zwischen den Komplexaugen der Insekten und der Crustaceen aus der Welt geschafft.

Was die Retinulae der Insektenaugen angeht, so möchte ich zunächst diejenige von *Periplaneta orientalis* wegen ihres besonderen Verhaltens etwas eingehender besprechen (Fig. 72). Die Retinulazellen erstrecken sich hier distad etwa bis an die Mitte der Krystallkegel, und tragen bis an ihr Ende das Rhabdomer. Die Rhabdomeren weisen so deutlich, wie ich es bei keinem anderen Insekt gefunden habe, sowohl an Längs- als an Querschnitten (Fig. 73) durch das Omma eine Querstreifung auf, so dass man auf eine Zusammensetzung aus Stiftchen schließen muss; bei Schnitten, an denen das Rhabdom eben oberflächlich angeschnitten ist, erkennt man in ihm viele kleine Pünktchen, die Querschnitte der Stiftchen. An seinem abaxialen Ende hat jedes Stiftchen eine kleine Anschwellung, ein Knöpfchen, und nach

außen von der Grenze, welche diese Knöpfchen bilden, liegt eine helle Zone des Zellplasmas, von den Schaltfibrillen durchzogen. Im übrigen Theil der Zelle allerdings ist das Plasma so dicht granulirt, dass auch auf ganz dünnen Schnitten eine Verfolgung der Fibrillen unmöglich ist. Ich glaube trotz der hierin bestehenden Unvollkommenheit der Beobachtung, dass wir einen echten Stiftchensaum vor uns haben.

Die Retinula dieses Auges ist noch besonders interessant durch die Lage der Kerne. Es sind sieben Kerne von Sehzellen vorhanden, aber nur vier davon liegen am distalen Ende der Retinula, etwa in der Höhe des proximalen Endes des Krystallkegels (Fig. 72 u. 73a), die drei übrigen Kerne finden wir in halber Höhe der Retinula. Dem entsprechend lassen sich auch im distalen Abschnitt nur vier Sehzellen erkennen — bei der Deutlichkeit der Zellgrenzen ist es ausgeschlossen, dass ich hier irre; weiter proximal sieht man dann einige Zellkörper sich einschieben, und in der Höhe der drei proximalen Kerne, welche nicht selten auf dem gleichen Querschnitt (Fig. 73b) getroffen sind, kann man an günstigen Schnitten die Grenzen von sieben Retinulazellen unterscheiden; an solchen Querschnitten erkennt man aber auch, dass hier die drei mit Kernen versehenen Zellen den Hauptantheil an der Bildung des Rhabdoms nehmen, während dieses distal nur von den vier Rhabdomeren der dort liegenden Zellen gebildet wird. Dem entsprechend giebt GRENACHER, dem die Kerne der Retinulazellen nicht erkennbar waren, an, dass das Rhabdom im distalen Theile deutlich die Zusammensetzung aus vier Einzelstäbchen zeigt, »denen wohl sicher eben so viele Zellen zugehören«, während es proximal einen runden Querschnitt hat, an dem allerdings die vier Trennungslinien noch nachweisbar sein sollen.

Es ist also in dem Omma von *Periplaneta* noch eine Andeutung von Zweischichtigkeit der Retinula vorhanden, wie wir sie bei den Poduren und *Lepisma* finden: vier Zellen liegen distaler, drei proximaler, und zwar nicht bloß bei den Kernen, sondern auch bei den Zellkörpern scheint diese Vertheilung auf zwei Schichten zum Ausdruck zu kommen, wenn auch hier die Sonderung nicht so klar durchgeführt ist wie bei jenen Apterygoten, sondern die distalen und proximalen Sehzellen sich mehr zwischen einander geschoben haben. An Längsschnitten kann man daher von solcher Zweischichtigkeit nichts mehr erkennen, vor Allem keine Trennung innerhalb des Rhabdoms; nur hier und da glaubte ich die Andeutung einer Zellgrenze etwas distal von einem der proximalen Kerne zu bemerken, muss aber gestehen, dass keine dieser Beobachtungen einwandsfrei war. —

Die Beschaffenheit der Rhabdomeren konnte ich ferner besonders an den Retinulae der *Aeschna*-Larven mit Erfolg studiren. Auf Median-schnitten lässt sich zwar hier keine Zusammensetzung des Rhabdoms aus Stiftchen erkennen, ja es treten nicht einmal die an einander stoßenden Rhabdomeren getrennt hervor. Wohl aber ist an den axialen Seiten der Retinulazellen die Zone der Schaltfibrillen außerordentlich deutlich (Fig. 74), und man kann auch wiederholt Fibrillen, wenn auch nur andeutungsweise, in das Plasma verfolgen und proximal umbiegen sehen. Eine fibrilläre, der Achse parallele Struktur des Plasmas lässt sich in den abaxialen Theilen der Sehzellen deutlich erkennen. In Ergänzung hierzu zeigen Querschnitte (Fig. 75), dass die Schaltfibrillen ohne Grenze in die Rhabdomeren übergehen, welche ihrerseits nicht durch eine scharfe Linie vom Zellplasma getrennt erscheinen. Wir können also auch hier die Rhabdomere als Stiftchensäume mit verschmolzenen Stiftchen auffassen. —

In merkwürdiger Weise unterscheiden sich die Retinulae bei einer Anzahl von Nachtfaltern, die ich untersuchte (*Sphinx ligustri* L., *Sphinx euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L., *Plusia gamma* L.), von denen anderer Insekten. Während nämlich gewöhnlich die Einheitlichkeit des Epithels, aus dem die Komplexaugen sich entwickelt haben, dadurch angedeutet ist, dass sich zwischen Cuticula und Grenzmembran des Auges keine weitere Scheidewand einschiebt, treffen wir hier, besonders ausgesprochen bei *Macroglossa* (Fig. 79) und *Plusia* (Fig. 82), weniger deutlich, aber doch sichtbar bei *Sphinx* eine Schaltmembran (*sm*), welche sich nahe dem distalen Ende der Rhabdome, parallel der Grenzmembran quer durch das Komplexauge durchzieht, und es so gleichsam in einen distaleren und einen proximaleren Abschnitt theilt. Bei *Macroglossa* kann man auch die Natur dieser Scheidewand klar erkennen: es reichen nämlich die großen Pigmentzellen, die gleichsam das Fachwerk bilden, in dem die Retinulae stecken, nur bis an diese Membran; die Rhabdome, welche in ihrer größeren Ausdehnung proximal von der Schaltmembran liegen, sind durch andere Pigmentzellen von einander getrennt, deren Kerne wir nahe der eigentlichen Grenzmembran finden (in Fig. 79 auf der Höhe des Pfeiles ϵ , vgl. auch Fig. 80 *e, pzk*). Ähnlich scheint es bei *Plusia* zu stehen, bei *Sphinx* konnte ich das genaue Verhalten nicht ergründen. Es ist danach anzunehmen, dass die Schaltmembran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspricht, und dass die Sehzellen mit ihren proximalen Enden über die Erstreckung des ursprünglichen Epithels hinausgewachsen sind, wie v. LENHOSSÉK und

auch ich (1900) das für die Sehzellen der Cephalopoden anzunehmen geneigt sind. Die basale Grenzhaute des ganzen Auges würde bei diesen Schmetterlingen dann nur zum Theil derjenigen bei anderen Insekten entsprechen, die wahre Basalmembran wäre jene, die wir oben als Schaltmembran bezeichnet haben. Die Pigmentzellen, welche in dem Raum zwischen Schaltmembran und Grenzmembran gelegen sind, müssten wir dann entweder für ausgewanderte Epithelzellen halten, oder einen bindegewebigen Ursprung derselben annehmen.

Durch diese Verhältnisse wird ein interessantes Licht geworfen auf die Lage des Tracheentapetums, welches bei den Nachtschmetterlingen von LEYDIG entdeckt wurde. Diese feinen Tracheenästchen in der Umgebung des Rhabdoms liegen alle proximal von der Schaltmembran; wenn wir nun diese als innere Grenze der ursprünglichen epithelialen Augenanlage ansehen, so dringen die Tracheen hier also nicht in ein Epithel ein, sondern verbreiten sich unter demselben. Die Angabe, dass auch bei Tagschmetterlingen und Libellen Tracheenäste in das Komplexauge eindringen, bedarf der Revision; hier würden die Tracheen in das Epithel eintreten — was zwar nicht undenkbar ist (wir brauchen nur an die intraepithelialen Blutgefäße zu denken), aber sicher ungewöhnlich.

Das Rhabdom liegt in seiner größten Erstreckung zwischen Schalt- und Grenzmembran; nur ein kleiner Abschnitt, etwa von Kegelform, der die gleiche Färbung wie das Rhabdom zeigt, sitzt der Schaltmembran distal auf. Distal erstreckt sich von ihm aus die Retinula als ein feiner Faden in der Achse des Ommas bis zu der Spitze des Krystallkegels (Fig. 79, 80 b, 82, r'). In sehr merkwürdiger Weise wechselt die Lage der Sehzellkerne bei den drei Gattungen. Bei *Plusia* (Fig. 82 *szk*) finde ich sie in der gleichen Lage wie GRENACHER bei *Liparis* oder mehr noch bei *Triphaena* angiebt; der von dem distalen Rhabdomende zum Krystallkegel verlaufende Faden stößt distad an einen inneren Anhang des Krystallkegels, welcher, entsprechend seiner Viertheiligkeit, wohl als Abschnitt des letzteren anzusehen ist; etwas proximal davon ist der Faden verdickt und enthält hier die sieben Retinulazellkerne; der Faden muss also als Bündel der sehr verschmälerten Zellkörper der Sehzellen aufgefasst werden; sonst sind bis an die Grenzmembran keine Kerne in der Retinula zu finden. — Bei *Macroglossa* ist die Gestalt der Retinula die gleiche: ein dickes Rhabdom, vorn in einen feinen Faden ausgezogen; die Kerne aber liegen hier in dem Theile, welcher dem Rhabdom distal von der Schaltmembran aufsitzt (Fig. 79 *szk*, Fig. 81); auch hier konnte ich sieben Kerne zählen; es ist mir aber nicht unwahrscheinlich, dass mir einer entgangen ist; denn Querschnitte dicht unterhalb der Kernregion (Fig. 80 c) zeigen acht Abschnitte des

Rhabdome, was auf acht Retinulazellen deutet. Bei *Sphinx* endlich haben wir wieder die gleiche Gestalt der Retinula, die Kerne aber liegen proximal vom Rhabdom, zwischen diesem und der Grenzmembran und theilweise gerade in den Zelltheilen, die durch diese Membran durchtreten, bei *Sphinx euphorbiae* (Fig. 78 a u. b), proximal von der Grenzmembran bei *Sphinx ligustri* (Fig. 77 c).

Die Rhabdome sind bei den drei Gattungen etwas verschieden gestaltet. Bei *Sphinx ligustri* zeigt das Querschnittsbild (Fig. 77 a) mattgefärbte Säume, die einem schmalen Rest des Zellkörpers nach der axialen Seite aufsitzen; der letztere ist dunkel gefärbt und erscheint zusammengesetzt aus einer großen Anzahl von Punkten. Die etwas unregelmäßige, wechselnde Anordnung der Rhabdomere zeigt die Fig. 77 a. An einem Längsschnitt (Fig. 76 a), der etwa in der Richtung des Pfeiles A in Fig. 77 a geführt zu denken ist, sieht man an den Rhabdomeren eine außerordentlich deutliche Querstreifung; da am Querschnitt eine solche kaum sichtbar ist, müssen wir hier an geschichtete Plättchen denken, die wahrscheinlich jedes einzelne durch Verschmelzung einer Anzahl von Stiftchen entstanden sind, wie ich (1900) das für die Plättchensätze der Heteropoden wahrscheinlich gemacht habe. Der Rest des Zellkörpers erscheint an einer Stelle, wo er sich ein wenig abgehoben hat (Fig. 76 b), aus feinen Fibrillen zusammengesetzt, zwischen denen wenige dunkel gefärbte Körnchen liegen; wahrscheinlich stehen die Fibrillen mit den Plättchen des Rhabdomers in Verbindung, so dass wir auch hier einen metamorphosirten Stiftchensaum hätten. In der Nähe der Grenzmembran hat das Rhabdom einen unregelmäßig in kurze Zipfel ausgezogenen, homogenen Querschnitt (Fig. 77 b); in den Zipfeln, deren Zahl 7 oder 8 beträgt, finde ich oft dunkler gefärbte Punkte; jenseits der Grenzmembran geht der Schnitt durch die zu Nervenfasern verschmälerten Enden der Retinulazellen, in denen sich hier auch die Kerne finden: ich zählte acht solche Querschnitte — im Rhabdom ist die Zählung schwierig, weil die Grenze der Rhabdomere nicht immer leicht anzugeben ist: ich zählte zuweilen sieben, zuweilen acht Rhabdomere. Danach glaubte ich acht Sehzellen annehmen zu dürfen, eine Zahl, die GRENACHER auch von den Hymenopteren angiebt.

Bei *Plusia* sind die Rhabdomeren in ihrer Anordnung auf den Querschnitten (Fig. 83 d) ähnlich wie GRENACHER für *Liparis* abbildet; gegen das proximale Ende des Rhabdome ändert sich das Bild etwas (Fig. 83 e); während ich distal nur sechs Rhabdomere zählen konnte, kommt proximal ein siebentes rudimentäres dazu. Bei der Kleinheit

dieser Bildungen konnte ich nicht entscheiden, ob hier ein Stiftchensaum vorliegt.

Am seltsamsten ist das Rhabdom bei *Macroglossa* beschaffen. Querschnitte dicht hinter den Retinulakernen (Fig. 80 *c*), deren ich freilich nur sieben zählen konnte, zeigen ein achttheiliges Rhabdom, dessen Theile dicht gleichmäßig punktirt sind; weiter proximal sind die Grenzen der Rhabdomabschnitte geschwunden, die Querschnitte (Fig. 80 *d*) zeigen neben feinen Punkten eine Anzahl gröbere, dunkel gefärbte, bis endlich ein bedeutend schmalerer Komplex dicker, dunkel gefärbter Fasern vorhanden ist (Fig. 80 *e*), die so dicht liegen, dass man ihre Zahl nicht genau bestimmen kann. Noch weiter proximal (Fig. 80 *f*) sind die acht zu der Retinula gehörigen Nervenfasern um eine mittlere, dicke, neunte Faser gruppiert; die acht Nervenfasern entsprechen den acht Rhabdomtheilen, die mittlere gehört wohl zu derselben Zelle wie der Kern, den man am proximalen Ende des Rhabdoms findet (Fig. 79 bei *); ob auch sie eine Nervenfasern ist, weiß ich nicht; wahrscheinlich gehört zu der gleichen Zelle auch der dunkel färbbare Körper, der proximal von dem erwähnten Kern liegt, und den ich nicht zu deuten vermag. Eine ähnliche Bildung haben wir vielleicht in jenem Zellkern zu sehen, der bei *Plusia* (Fig. 82 bei *) proximal von der Grenzmembran in dem Nervenbündel jedes Ommas wiederkehrt. Ob auch die Kerne proximal von der Basalmembran bei *Dyticus* (Fig. 86 *szh*?) mit jenen zu vergleichen sind, wäre zu erwägen. — In den acht Rhabdomtheilen sieht man keinerlei Differenzirung zwischen Zellkörper und Rhabdomer, auch keinerlei Querstreifung, vielmehr eine deutliche Längsstreifung (Fig. 81 *Rh*), welcher auf den Querschnitten die feinen Punkte entsprechen. Ich kann mir keine andere Erklärung dafür denken als die folgende: die Fibrillen, welche das längsgestreifte Aussehen der Rhabdomtheile bewirken, entsprechen den Fibrillen, die sonst im Zellkörper entlang laufen und in den Stiftchen des Rhabdomers endigen; sie wären also Neurofibrillen. In unserem Falle nun gehen die Fibrillen nicht in Stiftchen über, die einen Stiftchensaum zusammensetzen und das eigentlich lichtrecipirende Ende der Fibrille ausmachen würden; sie sind vielmehr ihrer ganzen Länge nach in ähnlicher Weise umgebildet, wie bei andern Insekten nur ihre Enden, die Stiftchen: sie sind selbst zu recipirenden Elementen geworden und der Stiftchensaum ist damit weggefallen. Das ist freilich nichts als eine Vermuthung. Weiter ausgedehnte Untersuchungen werden vielleicht durch Auffinden von Übergangsformen Licht hierüber schaffen können. —

Zum Schluss will ich noch über die Rhabdome von *Dyticus marginalis* L. berichten. Dies vierkantige Rhabdom gehört nicht zu vier Zellen, wie GRENACHER nach seiner Gestalt vermuthete; ich konnte vielmehr sechs gut ausgebildete und eine siebente rudimentäre, d. h. an das Rhabdom nicht heranreichende Retinulazelle zählen (Fig. 84), deren Vertheilung so ist, dass an zwei gegenüber liegenden Kanten je eine, an den beiden anderen je zwei Zellen liegen; wenn GRENACHER in der kernhaltigen Anschwellung am vorderen Ende der Retinula sechs Kerne zählen konnte, so gehören diese wohl zu den funktionirenden Retinulazellen. Einen weiteren Kern findet man in dem Nervenbündel proximal von der Basalmembran des Auges (Fig. 86 *szk?*); doch kann ich nicht sicher behaupten, dass er zu der rudimentären Zelle gehöre; nur die ausnahmsweise Stellung von Zelle und Kern legt eine solche Vermuthung nahe. An sehr dünnen Längsschnitten durch die Rhabdomere sah ich dieselben quergestreift (Fig. 86 *sti*), eben so erscheinen sie auf besonders dünnen Querschnitten (Fig. 85): also auch hier offenbar eine Zusammensetzung aus Stiftchen. Das Zellplasma, vor Allem die Nervenfasern, in die es übergeht, zeigen deutlichste fibrilläre Streifung, und es steht zu vermuthen, dass auch hier die Rhabdomere echte Stiftchensäume sind.

An der Basis jeder Retinula hört das Rhabdom eine Strecke weit von der Basalmembran auf; die an die Retinazellen ansetzenden Nervenfasern weichen aus einander (Fig. 86), und in dem so geschaffenen Raum liegt axial eine Zelle mit großem Kern, die sich proximad in eine Nervenfasern auszieht, distad aber einen stark färbbaren Aufsatz trägt, der besonders da, wo er der Zelle aufsitzt, eine Längsstreifung erkennen lässt; an Querschnitten (Fig. 87 *a*) erscheint dieser Aufsatz zweitheilig — ich kann aber keine Erklärung für diese Theilung geben. Was mag dies für ein Gebilde sein? Man sieht durch die Basalmembran acht Nervenfasern durchtreten (Fig. 87 *c*): sechs davon gehören zu den funktionirenden Sehzellen, die siebente mag der rudimentären zugehören; die achte Faser aber kann nur von dieser basalen Zelle kommen. Letztere ist also eine Zelle nervöser Natur; da nun ihr Aufsatz der Substanz der Rhabdomeren sehr ähnlich gefärbt ist und beim Übergang in die Zelle eine fibrilläre Auffaserung zeigt, so möchte ich ihn mit einem Rhabdomer gleichstellen und als Stiftchensaum betrachten. Man findet meist sieben, in manchen Augen, z. B. bei den Hymenopteren, acht funktionirende Sehzellen; die Annahme, dass hier eine dieser Zellen rudimentär geworden ist, würde freilich die gewöhnliche Zahl der Sehzellen schon herstellen. Ich

möchte aber außerdem vermuthen, dass hier eine der Sehzellen in die Tiefe gesunken und nun zur basalen Zelle geworden ist — dann wären bei *Dyticus* vielleicht ursprünglich acht Sehzellen, wie bei den Hymenopteren, vorhanden gewesen.

Was für eine Bedeutung mag aber diese basale Sehzelle haben? Ich glaube, dass sich die Erscheinung in folgender Weise befriedigend erklären lässt. Im Auge von *Dyticus* finden nach EXNER's Versuchen unter dem Einflusse des Lichtes Pigmentverschiebungen statt, derart, dass am Tage nur die lichtschwächeren Appositionsbilder, bei Dunkelheit dagegen die lichtstärkeren Superpositionsbilder (wie sie EXNER für *Hydrophilus* direkt nachgewiesen hat) zu Stande kommen. Bei den Appositionsbildern gelangen nur die nahezu senkrecht zur Cornea, d. h. parallel der Achse des Ommas einfallenden Strahlen zum Rhabdom und durchziehen es seiner ganzen Länge nach. Bei den Superpositionsbildern werden auch schräg einfallende Strahlen durch die brechenden Medien so dirigirt, dass sich die Strahlen, die von einem leuchtenden Punkt ausgehen, auch in einem Punkte der jenem »zugeordneten« Retinula sammeln, d. h. derjenigen Retinula, deren Achse bei genügender Verlängerung diesen leuchtenden Punkt trifft. In diesem Fall wird nun der Bildpunkt in der Retinula distaler liegen, wenn der leuchtende Punkt ferner, proximaler, wenn er näher ist; die Bilder naher Gegenstände entstehen tiefer in der Retinula, die der allernächsten am tiefsten, nämlich nicht mehr im Gebiete des Rhabdoms, sondern in den basalen Sehzellen. Von einer gewissen minimalen Entfernung an entwerfen alle entfernteren Lichtpunkte ihr Bild auf dem Rhabdom: es werden immer die gleichen Zellen gereizt und die Bilder fernerer Gegenstände unterscheiden sich von denen näherer nur durch die Größe. Rückt aber ein Lichtpunkt näher an das Auge, als jene Minimalentfernung beträgt, so fällt sein Bild nicht mehr auf das Rhabdom, sondern auf die basale Sehzelle: es wird jetzt eine ganz andere Zelle erregt, und dadurch in dem Thier wahrscheinlich ein anderer Reizzustand erzeugt. Nun haben wir Grund, anzunehmen, dass die Komplexaugen besonders für das Sehen der Bewegungen eingerichtet sind. Es sind aber dem Käfer die allernächsten sich bewegenden Gegenstände am »wichtigsten«, da, wenn sie Beutethiere sind, sie dann am leichtesten zu erfassen sind. Es muss also eine solche Einrichtung für ein vom Raube lebendes Thier von hervorragendem Nutzen sein. Aus der Thatsache, dass der Käfer zu seinen Flügen über Land stets die Dunkelheit wählt, kann man vielleicht schließen, dass er auch sonst in der Dunkelheit am leb-

haftesten ist und am meisten auf Beute ausgeht. Nur im Dunkeln eben entstehen Superpositionsbilder im Auge, nur dann treten die eben geschilderten Verhältnisse ein.

VI. Die Komplexaugen der Crustaceen.

Im Verlauf meiner Untersuchungen bin ich zuweilen stutzig geworden darüber, dass ich immer wieder an den recipirenden Elementen die erwarteten Verhältnisse, nämlich die Kennzeichen eines Stiftchensaumes, fand. Wenn das einerseits nur eine willkommene Bestätigung für mich sein musste, da jedes neue Ergebnis in dieser Richtung die früher gefundenen stützte, so machte es mich auf der anderen Seite misstrauisch, ob ich nicht das, was ich zu finden wünschte, in die Präparate hineinsähe und veranlasste mich zu neuer skeptischer Beobachtung, damit ich mich nicht in vorgefasste Meinungen immer tiefer hineintäuschte — oder ich wurde wenigstens ängstlich, man möchte dergleichen von mir vermuthen, etwa wie PATTEN es fertig gebracht hat, zur Bestätigung seiner Retinophorentheorie in den verschiedensten Sehzellen noch einen zweiten Kern zu finden, der allen Anderen vor und nach ihm entgangen ist, oder wie GRABER es zu einer wahren Virtuosität brachte, Kerne zu sehen, die nicht vorhanden sind. So ist es denn für mich stets eine große Befriedigung, wenn ich das Zeugnis anderer, als gewissenhaft bekannter Untersucher für mich anführen kann. Bei den Myriapoden war es GRENACHER's Autorität, auf die ich mich stützen konnte, für die Crustaceen haben PARKER's (1895) Untersuchungen an *Astacus* zu Ergebnissen geführt, die in allen Theilen zu dem stimmen, was ich sonst gefunden habe.

PARKER's Beschreibung des Rhabdoms bei *Astacus* ist etwa folgende: das abgerundet vierkantige Rhabdom ist von den sieben Retinulazellen so umstellt, dass auf drei Seiten je zwei, auf der vierten nur eine, aber etwas größere Zelle steht. Es zerfällt in etwa 22 über einander geschichtete Platten, deren jede durch eine Ebene, die parallel zu einer Kante des Rhabdoms in dessen Längsrichtung verläuft, in zwei Hälften getheilt wird; die Theilungsebenen zweier auf einander folgender Platten kreuzen sich unter rechtem Winkel. Die Halbplatten gehören jedes Mal zu den beiden (bezw. der einen) Retinulazellen der betreffenden Seiten und stellen deren Rhabdomere vor; das Rhabdomer einer Sehzelle ist hier also nicht ein einzelner zusammenhängender Körper, sondern besteht aus einer Reihe getrennter Stücke (Halb- oder Viertelplatten), welche der Zelle ansitzen

wie die Zähne einer Zahnstange. An Präparaten, die nach GOLGI's Methode mit chromsauren Silber imprägnirt sind, zeigt sich nun an einzelnen von der Imprägnirung betroffenen Retinulazellen, dass die zu ihnen gehörigen Viertelsplatten fast ganz aus feinen Fasern bestehen, welche von der Zelle ausgehen und bis zur Trennungsebene reichen, auf der sie senkrecht stehen. Durch das Vorkommen ähnlicher Fasern in dem einheitlichen Rhabdom von *Porcellio* und *Serolis* ist es ausgeschlossen, dass wir hier Kunstprodukte vor uns haben. An gewöhnlichen Schnitten sieht man nun nicht selten pigmentfreie Streifen, die sich von der Basis der Fasern des Rhabdoms durch die pigmentirte Substanz der Retinulazelle bis zu der fibrillären Achse der letzteren ausdehnen. Das spricht für die Ansicht, dass die Fasern die distalen Enden der Bestandtheile der fibrillären Achse sind. Zu der gleichen Annahme führt die Thatsache, dass diese Fibrillen des Rhabdoms sich unter dem Einfluss von Erhitzung in ähnlicher Weise wie Nervenfasern kontrahiren. »Durch diese verschiedenen Gründe,« schreibt PARKER, »bin ich dazu geführt, die Fasern des Rhabdoms als nervöse Gebilde anzusehen, als distale Enden der Fibrillen der Sehnervenfasern«; und weiter: »mir erscheint das Rhabdom keinesfalls als Abscheidung, sondern eher als Differenzirung eines Theils des Protoplasmas der Retinulazelle, wie die Muskelsubstanz das Produkt der Muskelzelle ist.«

So vertritt PARKER hier eine Anschauung, die ich in der von mir eingeführten Bezeichnungswiese kurz so wiedergeben kann: das Rhabdom von *Astacus* setzt sich aus den sieben modificirten Stiftchensäumen der sieben Retinulazellen zusammen. Es stimmt also in seinem Bau grundsätzlich mit den recipirenden Elementen der anderen bisher betrachteten Arthropoden überein. Diesen Ausführungen PARKER's vermag ich noch einige weitere Stützen zu geben durch meine eigenen Befunde, welche mit Methoden erhalten sind, die einwandsfreier sind als die Chromsilberimprägnirung und keine Trugbilder geben, wie es diese zuweilen thut. Allerdings erstrecken sich meine Untersuchungen bei Crustaceen nur auf wenige Formen: von den Decapoden sind es *Palaemon squilla* Fabr. und *Squilla mantis* Latr., von Isopoden: *Oniscus murarius* Cuv., *Serolis schythei* Ltk. und *Aega* sp. aus dem Mittelmeer.

Am meisten zeigen mir meine Präparate von *Palaemon*. Hier erkennt man zunächst an Längsschnitten (Fig. 88 a und b) durch die Retinula jene merkwürdige Schichtung, die bei den Krebsen schon lange bekannt ist und von MAX SCHULTZE als Plättchenstruktur ge-

deutet wurde. Die Schichten sind jedoch etwas ungleichmäßig: es wechseln dunklere und hellere Lagen, und die dunkleren Scheiben reichen seitlich bis an die Sehzellen und sind dort dicker als in der Mitte, so dass die Ansatzstellen zweier Nachbarscheiben sich berühren: die helleren erscheinen in der Mitte dicker und schärfen sich seitlich zu, wie das Fig. 88 zeigt. Die Dicke der Schichten variiert bei den verschiedenen Ommen (Fig. 88 *a* und *b*). An dünnen Längsschnitten erkennt man den faserigen Bau der dunkeln Schichten; die Fasern stehen im Allgemeinen senkrecht zum Zellrand und reichen bis zur Mitte der Schicht; am Rand selbst hat jede Faser eine kleine Verdickung, ein Knöpfchen, so dass eine aus solchen Knöpfchen zusammengesetzte Linie die Zelle axial zu begrenzen scheint, und dann kommt eine breite Schaltzone, von zahlreichen Fibrillen durchsetzt, deren jede in der Verlängerung einer Rhabdomfaser steht: ein Verhalten, wie wir es schon oft fanden. Die Fortsetzung der Fibrillen im Zellkörper ließ sich nicht verfolgen, doch kann man in diesen Andeutungen längsverlaufender Fibrillen deutlich wahrnehmen. Im Ganzen haben wir das Bild eines Stiftchensaumes, in dem die Stiftchen zu einzelnen Bündeln zusammengefasst sind. Bei den gegenüberliegenden Zellen entsprechen sich diese Stiftchenbündel. — Die helleren Schichten sind nichts Anderes als Querschnitte durch solche Stiftchenbündel; man erkennt daher in ihnen sehr viele eng stehende Punkte, die Querschnittsbilder der Stiftchen. Diese Bündel alternieren mit denen, deren Stiftchen durch den Schnitt längsgetroffen werden. — Querschnitte durch die Retinula (Fig. 89) geben entsprechende Bilder: um das abgerundet vierseitige Rhabdom gruppieren sich die sieben Retinulazellen ohne bestimmte Regelmäßigkeit; von jeder Zelle sieht man Fasern (Stiftchen) ausgehen, die senkrecht zu der betreffenden Rhabdomkante verlaufend etwa bis in die Mitte des Rhabdoms reichen; die Fasern müssen sich dem entsprechend unter rechten Winkeln kreuzen. Da der abgebildete Schnitt auf der Grenze zweier Schichten liegt, sieht man an ihm die Kreuzung und Übereinanderlagerung der Stiftchen. Auch hier erkennt man an jedem Stiftchen das basale Knöpfchen und jenseits desselben die Schaltfibrille.

Im Gegensatz zu dem was PARKER bei *Astacus* beschreibt, trägt hier jede Sehzelle einen zusammenhängenden Stiftchensaum, und die einzelnen, senkrecht zu einander gerichteten Bündel dieser Säume sind in einander verfilzt, wie man es mit ein paar Bürsten nachahmen kann, deren eine man mit ihren Borsten von der Seite her auf die andere aufdrückt. Wenn irgend etwas, so spricht dieses

Verhalten gegen eine ursprünglich cuticulare Natur des Rhabdoms.

Bei *Squilla mantis* erkennt man an Längsschnitten durch die Retinula im Rhabdom ebenfalls hellere und dunklere Scheiben; auf den Querschnitten (Fig. 90) kann ich jedoch in diesen Scheiben keine Faserstruktur entdecken, sondern nur eine homogene Masse, die eine Anzahl Vacuolen enthält. Der Querschnitt des Rhabdoms ist hier fast genau quadratisch, die sieben Zellen sind so vertheilt wie bei *Astacus*. Zwischen dem granulirten Zellkörper und dem Rhabdom liegt ein heller schmaler Raum, von feinsten Fibrillen durchsetzt, offenbar eine Schaltzone und somit eine letzte Andeutung vom ursprünglichen Vorhandensein eines Stiftchensaums; offenbar ist die homogene Rhabdomplatte durch Verschmelzung von Stiftchen entstanden. Die Fortsetzung der Schaltfibrillen in der Zelle zu verfolgen, gelang mir auch hier nicht.

Unter den untersuchten Isopoden zeigt *Serolis* in Bezug auf die recipirenden Elemente die primitivsten Verhältnisse. Sie sind wiederum von PARKER (1891) zuerst erkannt und genau beschrieben worden; ich gebe hier die Übersetzung seiner Schilderung: »Bei *Serolis* zeigt sich ein außerordentlich interessantes Verhalten. Im Niveau der Basalmembran enthält jede Retinulazelle eine dicke fibrilläre Achse. Diese spaltet sich mehrfach im distalen Theil der Zelle und stellt in der Gegend des Kernes ein Bündel kleinerer Achsen dar. In der Höhe der hyalinen Zelle sind diese nicht mehr zu erkennen, aber die Vertheilung des Pigments in dieser Gegend ist wahrscheinlich auf Rechnung der Gegenwart vieler getrennter Fibrillen in der Zellsubstanz zu setzen. In der Gegend des Rhabdoms kann man eine ungeheure Zahl feiner Linien von der Retinulazelle in die Substanz jedes Rhabdomers verlaufen sehen. Sie stellen, glaube ich, die Fibrillen der nervösen Achse dar. Sie sind . . . so leicht sichtbar, dass ihre Anwesenheit nicht fraglich sein kann. Jede Fibrille steht senkrecht zur Längsachse des Ommatidiums und dehnt sich durch das Rhabdomer bis zu seiner axialen Fläche aus. Ehe sie jedoch dieses erreicht, tritt die Fibrille anscheinend durch eine dünne Membran. Bei genauer Prüfung erscheint diese Membran oft als eine Reihe von Pünktchen anstatt als Linie, und verschiedene Male konnte ich überhaupt keine Spur von ihr erkennen. Was ihre Bedeutung ist, weiß ich nicht zu sagen Vom morphologischen Standpunkt wenigstens ist sie, glaube ich, als eine sekundäre und ziemlich unwichtige Modifikation im Rhabdom selbst anzusehen.« —

Daraus geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass das, was PARKER beschreibt, allen Anforderungen entspricht, die wir an einen Stiftchensaum stellen.

Meine eigenen Präparate gestatten mir nicht, so weit in das Einzelne einzudringen, wie PARKER es konnte. Die Rhabdomere zeigten deutlich eine Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen, ich konnte aber die an diese ansetzenden Fasern im Zellplasma nicht weiter verfolgen.

Die anderen Isopoden, die ich untersuchte, bieten abgeleitete Verhältnisse. Bei *Oniscus murarius* finden wir die Retinula zusammengesetzt aus 14 Retinulazellen, während bei *Porcellio* nach den übereinstimmenden Angaben von GRENACHER und PARKER nur sieben solche vorhanden sind. Die lichtrezipirenden Theile der Sehzellen sind jedoch wie dort gebaut: eine dunkel färbbare flache Platte, nennen wir's Rhabdomer, erstreckt sich von der axialen Seite aus in die Zelle hinein, an allen Seiten außer der axialen von Zellplasma umgeben (Fig. 91). An einzelnen Stellen sah ich diese Platte in zwei gespalten, die auf der abaxialen Seite in einander übergangen (Fig. 92a): das Rhabdomer wäre in diesem Falle als ein Saum anzusehen, welcher der, hier eingestülpten, axialen Zellfläche aufsitzt; das würde dem Verhalten der Rhabdomere bei anderen Arthropoden entsprechen. Durch Verschmelzung der einander zugekehrten Seiten dieses Saums wäre dann die in die Zelle einspringende Platte entstanden zu denken. Eine besondere Struktur der Platte war gewöhnlich nicht zu erkennen; einmal sah ich sie am abaxialen Rande aufgefasert (Fig. 92c), was auf eine faserige Zusammensetzung hindeutet. Auf Querschnitten findet man zwischen dem Rhabdomer und dem granulirten Zellplasma eine helle Schaltzone, von zahlreichen Fibrillen durchzogen; auf Längsschnitten durch eine Sehzelle kann man den weiteren Verlauf dieser Schaltfibrillen im Zellplasma mit genügender Sicherheit erkennen: zwischen den reihenförmig zusammengedrängten Granulationen des Plasmas sieht man sie zu dem Nervenfortsatz der Sehzelle verlaufen, in den sie übergehen (Fig. 93 *nfi*). All das zusammen: die saumartige Gestalt des Rhabdomers, sein einmal angelegter Aufbau aus faserigen Bestandtheilen, und der Verlauf der ansetzenden Neurofibrillen zeigt auf das deutlichste, dass wir es mit einem — allerdings stark veränderten — Stiftchensaum zu thun haben.

Schwieriger liegen die Verhältnisse bei *Aega*. Wir können sie uns ähnlich entstanden denken wie bei *Oniscus*, nämlich so, dass ein axialer Stiftchensaum durch Einfaltung in das Innere der Sehzelle

hinein verlegt ist; hier jedoch müsste man eine mehrfache solche Einstülpung annehmen. Es erstrecken sich nämlich von einem axialen Saume aus eine Anzahl (fünf bis sieben) Platten ins Innere der Sehzelle, sich dort z. Th. verästelnd (Fig. 95 *rh*). Jedoch ist es mir nicht gelungen, noch Spuren einer Einstülpung, wie bei *Oniscus*, nachzuweisen. An günstigen, entpigmentirten Medianschnitten (Fig. 96) sieht man dagegen von einer solchen Platte her feinste parallel verlaufende Neurofibrillen ins Zellplasma treten und gegen den Ansatz der Nervenfasern umbiegen, um in diese einzutreten. Die Verbindung dieser Neurofibrillen mit den Rhabdomerenplatten konnte ich nicht direkt nachweisen.

BEDDARD hat die Augen von *Aega* schon im Allgemeinen zutreffend geschildert; allerdings weicht seine Auffassung der Rhabdomeren von der meinigen ab. Was die allgemeine Gestalt des Auges angeht, habe ich seinen Angaben nur wenige Bemerkungen zuzufügen, die ich an meine Fig. 94 anschließe: den Raum zwischen der bikonvexen Linse und dem Krystallkegel füllen zwei große Corneazellen mit seitlich gelegenen Kernen; dem sphärischen Krystallkegel liegen die Kerne seiner Matrixzellen (*kk*) distal auf, doch konnte ich ihre Zahl nicht entscheiden; proximal scheint noch ein unveränderter Plasmarest der Krystallzellen dem Kegel aufzuliegen. Die sieben Retinulazellen reichen distad etwas weiter als bis zum proximalen Rande des Krystallkegels; ihre Kerne liegen in ihrem distalsten Zipfel. Im Anschluss an diese ihre Enden finden wir eine kegelmantelförmige Pigmenthülle (*pz*), welche den Krystallkegel und die Corneazellen umgibt; ihre Kerne sind nur wenig sichtbar. Der Raum zwischen den Retinulazellen und der Basalmembran, wird gänzlich ausgefüllt von der sog. hyalinen Zelle (*hz*) — ich konnte im Gegensatz zu BEDDARD nie zwei solche Zellen oder zwei Kerne in der einen finden. Der Kern liegt nahe der Basalmembran; der Zellkörper sendet einen axialen Fortsatz zwischen die Retinulazellen, und andere (fünf bis sieben) Fortsätze ziehen sich auf der Außenseite der Retinula in den Kanten zwischen je zwei Zellen bis gegen den Krystallkegel hin, wie an dem linken Auge in Fig. 94 (*hz*) und auf dem Querschnitt Fig. 95 (*hz*) zu sehen ist. Eine Deutung der hyalinen Zelle vermag ich weder in morphologischer noch in physiologischer Hinsicht zu geben. — Zwischen je zwei Ommen stehen eine Anzahl Hypodermiszellen, die theils pigmentirt, theils unpigmentirt sind.

So ist also bei den Crustaceen in einigen Fällen (*Astacus* und *Serolis* durch PARKER, *Palaemon*) das Vorhandensein eines Stiftchensaumes bewiesen; bei den anderen untersuchten Formen finden sich wenigstens einzelne Bestandtheile eines solchen Saumes, so dass der Annahme nichts im Wege steht, dass die Rhabdomeren hier durch Umwandlung eines Stiftchensaumes entstanden seien. Am vollständigsten gelang die Untersuchung bei *Oniscus*, wo der gesammte Verlauf der Fibrillen vom Rhabdomer bis zur Nervenfasern deutlich wurde; bei *Squilla* waren nur die Schaltfibrillen, bei *Aega* nur die in den Sehzellen verlaufenden Neurofibrillen sichtbar. — Für mich bin ich frei-

lich nach diesen, wenn auch wenig zahlreichen Proben, überzeugt, dass bei allen Crustaceen sich die recipirenden Elemente als Stiftchensäume, die mehr oder weniger modificirt sind, ausweisen werden. Die große Verbreitung der Schichtung in den Rhabdomen der Crustaceen, für die ja die von PARKER und mir gegebene Erklärung ohne Zweifel befriedigend ist, lässt auch auf eine ebensolche Verbreitung der Stiftchensäume schließen. Doch müssen hier erst fernere Untersuchungen die nöthige Sicherheit bringen.

VII. Von den Augen der Skorpione und Spinnen.

Der morphologische Aufbau des Auges der Skorpione ist durch die Untersuchungen von RAY LANKESTER und BOURNE (1883) und von PARKER (1887) in den großen Zügen klar gestellt, und nur in untergeordneten Punkten kann noch von einer Unsicherheit die Rede sein. Ich gehe daher hier nur auf den feineren Bau der recipirenden Elemente und auf die Gruppierung der Sehzellen ein, und zwar auf Grund von Untersuchungen, die ich an gut (in Sublimat-Essigsäure) konservirtem Material von *Euscorpium europaeus* Latr. vorgenommen habe; dabei konnte ich in Folge des Abtrennens der Weichtheile von der Cuticula Schnitte von $3\ \mu$ Dicke anfertigen, die das Erkennen der feinsten histologischen Einzelheiten gestatten.

Da die Sehzellen in den Median- und Seitenaugen völlig gleich gebaut sind, gilt die folgende Schilderung, die sich auf Präparate von den Medianaugen stützt, für beide in gleicher Weise. In den Medianaugen sind die Sehzellen zu je fünf um eine Achse gruppiert, und tragen auf der axialen Seite ein Rhabdomer; die fünf Rhabdomere bilden zusammen ein Rhabdom, wie es Fig. 98a im Querschnitt zeigt; aber nur im distaleren Theile der Retina stoßen die Rhabdomere in dieser Weise zusammen, proximal weichen sie aus einander (Fig. 98b); der Raum, den sie zwischen sich lassen, ist beim lebenden Thier wahrscheinlich von einer serösen Flüssigkeit erfüllt, deren Niederschläge im Präparat die saumartigen Rhabdomere stellenweise verbinden (Fig. 98b). An diesen Rhabdomeren erkennt man auf Querschnitten eine Querstreifung senkrecht zur Zellwand, und auch Längsschnitte (Fig. 97) zeigen eine ähnliche Streifung, so dass man durch Kombination beider Bilder zu der Vorstellung kommt, dass das Rhabdomer aus feinen dicht gestellten Stiftchen besteht; dies bestätigt sich durch das Aussehen von Flächenschnitten durch die Rhabdomere: solche erscheinen dicht punktirt und jeder Punkt stellt den Querschnitt durch ein Stiftchen vor (Fig. 97 links).

Jedoch sieht man hier keine Fasern von den Stiftchen in das Zellplasma eindringen, wie das bei vielen Insekten der Fall ist. Wenn man jedoch die Fibrillen verfolgt, welche aus dem basalen, deutlich fibrillär gebauten Theil der Zelle in den rhabdomertragenden Zellabschnitt eintreten, so sieht man, wie sie sich der abaxialen Fläche des Rhabdomers dicht anlegen, also gleichsam an der Grenze zwischen Rhabdomer und Zellplasma verlaufen und nicht das letztere ganz erfüllen wie bei den Insekten; sie bilden geradezu eine scharfe, distal sich verschmälernde Grenzlinie zwischen Rhabdomer und Sehzelle (Fig. 97). Auf Querschnitten sieht man dem entsprechend das Rhabdom von zahlreichen dichtgelegenen dunkeln Pünktchen umgeben, welche in den distalen Theilen (Fig. 98*a*) eine schmale, proximal breiter werdende Linie um dasselbe bilden, und am proximalen Ende des Rhabdomers füllen sie den ganzen hier nur schmalen Zellkörper aus (Fig. 98*b*). Damit ist deutlich geworden, dass die Zahl dieser Fibrillen distal abnimmt; nichts ist dann wahrscheinlicher, als dass sie sich mit den Stiftchen des Rhabdomers verbinden, d. h. mit diesen endigen. Wenn wir dies zugeben, so muss das Rhabdomer unzweifelhaft als ein Stiftchensaum angesprochen werden.

Der Stiftchensaum reicht distad nicht ganz bis ans Ende der Sehzelle, wie Fig. 97 deutlich zeigt, proximal erstreckt er sich etwa bis zur halben Höhe derselben. Der Kern liegt sehr weit proximal; in seiner Nähe, meist proximal von ihm, findet sich das nahezu kugelige, stark färbbare Gebilde, welches RAY LANKESTER Phaosphäre benannt hat. Seitdem PURCELL nachweisen konnte, dass Gebilde von der Beschaffenheit der Phaosphären auch in Hypodermis- und Leberzellen der Skorpione vorkommen, sind die Hypothesen, welche in der Phaosphäre ein lichtrezipirendes Gebilde von ähnlicher Beschaffenheit wie das Rhabdomer sehen wollten, erledigt. Dass wir es hier mit kernartigen Gebilden (PATTEN, PARKER) zu thun haben sollten, möchte ich, bei dem durchaus anderen Verhalten der Phaosphären gegenüber Farbstoffen, nicht annehmen. Am meisten leuchtet mir PURCELL's Erklärung ein, dass diese Bildungen Stoffwechselprodukte seien.

RAY LANKESTER und BOURNE erklären das Rhabdomer für eine stäbchenartige cuticulare Verdickung auf der Seite der Zelle, wobei sie annehmen, dass die ganze Zelle von einer wohlabgegrenzten cuticularen Substanz auf ihrer ganzen Oberfläche umhüllt sei; diese stäbchenartige Verdickung »ist sehr wahrscheinlich von chitiniger Beschaffenheit, obgleich wir nicht im Stande sind, irgend einen Beweis Betreffs ihres chemischen Verhaltens zu geben«. Wenn auch das ganze Bild des Rhabdomers auf meinen Schnitten gegen eine Auffassung desselben

als Cuticula oder vollends Chitin spricht, habe ich doch noch den Gegenbeweis gegen eine solche Ansicht bringen wollen durch Behandlung eines Auges mit Kalilauge: es blieb nichts von den Rhabdomeren übrig. Ein Verschmelzen der Rhabdomere unter einander, wie jene Untersucher es angeben, findet wenigstens bei *Euscorpius*, der neben anderen Formen RAY LANKESTER und BOURNE vorlag, nicht statt, wie ich oben aus einander setzte. — PARKER macht über die Beschaffenheit des Rhabdoms keine Angaben.

Die Gruppierung der Sehzellen in den Medianaugen zu je fünf ist ganz regelmäßig; dagegen geben RAY LANKESTER und BOURNE an, dass in den Seitenaugen »die Bildung des Rhabdoms aus Rhabdomeren nur undeutlich und nicht vollständig durchgeführt« ist; die Zeichnung, die sie davon in Fig. 6 von *Euscorpius italicus* geben, stimmt wenig zu den Bildern, welche ich von *Eusc. europaeus* bekommen habe (Fig. 99). Die »Neigung der cuticularen Stäbchen. Rhabdome zu bilden«, fand ich weit ausgesprochener als jene es zeichnen: nur möchte ich es richtiger bezeichnen als »Neigung«, sich um einzelne Achsen zu gruppieren; denn in den Seitenaugen findet, nach meinen Präparaten zu urtheilen, eine so enge Berührung der einzelnen Stiftchensäume, wie im Medianauge, niemals statt; vielmehr bleibt zwischen den axonisch orientirten Rhabdomeren stets ein Lückenraum, es kommt nie zu einer eigentlichen Rhabdombildung. Dazu kommt als weiterer Unterschied gegen die Verhältnisse im Medianauge, dass die Zahl der Zellen, die ihre Stiftchensäume einer gemeinsamen Achse zukehren, eine sehr wechselnde ist, von 2 bis zu 10 und mehr. Wie wir im einschichtigen Seitenauge des Skorpions überhaupt die ursprünglichere Bildung gegenüber dem durch Involution gebildeten Medianauge zu erblicken haben, so halte ich auch diese unregelmäßige Gruppierung für primitiver. Keinesfalls möchte ich aber annehmen, dass sie durch Auflösung der regelmäßigeren Anordnung im Medianauge entstanden sei, wie KORSCHULT und HEIDER meinen — jedenfalls lässt sich aus Zahlenverhältnissen benachbarter Gruppen nirgends schließen, dass sie durch Addition oder durch Theilung von Fünfergruppen gebildet seien.

Von Spinnenaugen untersuchte ich diejenigen von *Steatoda bipunctata* L., *Latrodectes* sp. von Rovigno, *Lycosa* sp. und *Epeira diademata* Cl. Hier empfiehlt sich die Methode, die Weichtheile des Auges von der Cuticula abzusprengen, ganz besonders; man erhält bei einiger Übung vorzügliche Ergebnisse: Glaskörper und Retina sind völlig unverändert und auch in ihren Lagebeziehungen nicht beeinträchtigt. Die Entfernung der Cuticula gestattete mir leicht die

Anfertigung dünnster Schnitte, wie sie zu erfolgreicher Untersuchung der recipirenden Endorgane nothwendig sind.

Obgleich sich über das morphologische Verhalten der Spinnenaugen noch mancherlei Neues beibringen lässt und meine Präparate viele Verhältnisse mit großer Deutlichkeit zeigen, habe ich diese Seite vernachlässigt, um nicht den Abschluss der Untersuchungen zu sehr hinauszuschieben. Ich konnte dies um so eher, als für den Zusammenhang nur eine genaue Kenntniss der Endorgane erforderlich ist. — Im Folgenden bediene ich mich der BERTKAU'schen Ausdrücke »Hauptauge« für die rostralen Medianaugen, »Nebenaug« für alle übrigen Augen.

Dem feineren Bau der »Stäbchen« in den Augen der Spinnen hat zuerst GRENACHER (1879) seine Aufmerksamkeit zugewendet, besonders bei *Epeira*. Nach ihm liegen die Stäbchen im Innern des Zellkörpers eingeschlossen — wenn sie auch nur von einer dünnen Plasmalage umgeben sind; sie zeigen stets eine feine Längslinie, welche als der Ausdruck einer zweihälftigen Zusammensetzung anzusehen ist; im Hauptauge von *Epeira* war an den Rändern des Stäbchens eine höchst feine, nicht bis zur Mitte reichende Querstreifung als Andeutung einer auch hier vorhandenen Plättchenstruktur zu erkennen. — BERTKAU (1886) sieht in den Stäbchen nichts Anderes als das umgewandelte wandständige Plasma des Endtheils der Zelle selbst: dieses ist hier homogen, fester, und stark lichtbrechend geworden; oft tritt diese Umwandlung im ganzen Umkreis der Zelle ein, und dann erscheint das »Stäbchen« als ein Röhrchen, das mit Plasma erfüllt ist; in anderen Fällen sind nur einzelne Portionen des wandständigen Zellinhaltes in der angegebenen Weise umgewandelt. Eine Querstreifung oder einen Zerfall in Scheibchen konnte er an den Stäbchen nicht wahrnehmen. — HENTSCHEL (1899), der diesen Fragen nur wenig Beachtung schenkt, findet bei einem Lycosiden in den Nebenaugen deutlich ein zweitheiliges Stäbchen in Form eines längsgespaltenen, oben und unten meist abgerundeten Cylinders; an Längsschnitten, die etwas macerirt sind, ist häufig auch eine schichtartige Quertheilung der Stäbchen zu erkennen. — Endlich muss ich hier noch einer Vermuthung gedenken, welche HEIDER (in: KORSCHULT und HEIDER, 1893) äußert: in Verbindung mit seiner Auffassung des Skorpions- und überhaupt des Arachnoideen-Auges als zusammengesetzter Augen mit zum Theil verwischter Retinulabildung (vgl. unten) glaubt er auch im Spinnenaug gewisse Anzeichen zu finden, aus denen man schließen könnte, dass die Retinula nicht kontinuierlich aus einzelnen Sehzellen zusammengesetzt sei; GRENACHER's Befund der Zweitheiligkeit (bei *Phalangium* der Dreitheiligkeit) der Stäbchen bringt ihn auf den Gedanken, dass es sich hier vielleicht um Reste der Rhabdom- und Retinulabildung handeln möchte, dass also die zwei Stäbchentheile zu verschiedenen Zellen gehören möchten, wie das inzwischen für *Phalangium* durch PURCELL (1894) nachgewiesen wurde.

Den Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen sollen die Stäbchen im Hauptauge von *Steatoda* bilden. Sie gehören jenem Typus an, den BERTKAU damit gekennzeichnet hat, dass die Umwandlung

des Plasmas im ganzen Umfange der Zelle stattfindet, so dass das Stäbchen als ein von Plasma erfülltes Röhrchen erscheint. Die »Umwandlung des Plasmas«, nach jenem Forscher nur ein Fest- und Homogenwerden, besteht jedoch darin, dass sich am Zellrand ringsum ziemlich starke, eng stehende, senkrecht zur Oberfläche der Zelle gerichtete kurze Striche finden, die nach innen an Dicke abnehmen und im Zellplasma verschwinden; Längs- und Querschnitte zeigen das gleiche Verhalten des seitlichen Zellrandes. Nur kann man an Längsschnitten jene Striche in feinste Fibrillen übergehen sehen, die das Zellplasma durchziehen; besonders deutlich ist das an einem randständigen Stäbchen der Retina, wie es in Fig. 101 rechts gezeichnet ist, bei dem nur die den Nachbarzellen zugekehrte Seite jene Umwandlung erfahren hat. Die Einzelstäbchen sind durch einen Zwischenraum von einander getrennt, und dieser scheint überbrückt von feinen Faserzügen, welche von Zelle zu Zelle laufen; die Fasern scheinen durchaus die Fortsetzung jener Striche zu sein, also mit den im Zellplasma verlaufenden Fibrillen zusammenzuhängen. Die verbindenden Faserzüge lassen hier und da eine feine Grenze in der Mitte erkennen, die den benachbarten Zellrändern parallel läuft (Fig. 100): Wir haben es nicht mit zusammenhängenden Fasern zu thun, sondern jede Zelle trägt einen Besatz von Fäserchen und in der Mitte findet eine enge Berührung der beiderseitigen Säume statt. So sieht man denn auch oft in den Winkeln, welche die zu verschiedenen Nachbarzellen hinstrebenden Fasern einer Zelle bilden, nicht selten Fasern von der halben Länge der Verbindungsbrücken vom Stäbchen entspringen (Fig. 100 bei *); ihnen entspricht eben kein gegenüberliegender Saum. Wo an Längsschnitten ein Stäbchen oberflächlich angeschnitten wird, erscheint diese Fläche dicht punktiert. Wir haben also hier feine, über den Zellkörper hinausragende Fasern mit verdickter Basis (den oben sogenannten »Strichen«), welche sich mit einer feinen Fibrille in den Zellkörper fortsetzen. Zwar konnte ich letztere Fibrillen nicht durch den ganzen Zellkörper in den Nervenfortsatz verfolgen, sie verlaufen aber nach dieser Richtung, und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie als Neurofibrillen, und dem entsprechend die Fasern mit ihrer Basalverdickung, die mit ihnen verbunden sind, als einen Stiftchensaum betrachte. Ich konnte in diesen Stäbchen die Trennungslinie GRENACHER's nicht wahrnehmen. — Merkwürdig ist die Beziehung zwischen den Stiftchensäumen der benachbarten Zellen, eine Verbindung, die mir auf die gleiche Grundlage zurückzugehen scheint wie die Gruppierung mehrerer Zellen

zur Bildung eines Rhabdoms: es ist, wenn man so sagen darf, eine Tendenz zur Vereinigung der recipirenden Elemente vorhanden. Damit lässt sich zusammenhalten, dass das »Stäbchen« (Fig. 101 rechts) am Rande der Retina nach außen, wo ihm kein anderes Stäbchen benachbart ist, auch keinen Stiftchensaum trägt.

Anders gestalten sich die recipirenden Endigungen in den Nebenaugen von *Steatoda*, sowie in den Nebenaugen von *Latrodectes* und *Lycosa*. Bei *Steatoda* (Fig. 102) finde ich eine ganz ähnliche Beschaffenheit des Zellrandes wie in den Hauptaugen; aber es scheint mir — mit völliger Sicherheit vermag ich das, da mir Querschnitte nicht vorlagen, nicht anzugeben — dass die »Umbildung des Plasmas« auf zwei entgegengesetzte Seiten der Zelle beschränkt ist; auch hier haben wir dunklere Striche, die sich nach außen in eine feine Faser, nach innen in eine im Zellplasma verlaufende Fibrille fortsetzen: also zwei Stiftchensäume an entgegengesetzten Seiten der Zelle, dazwischen Zellplasma; die benachbarten Stiftchensäume zweier Zellen treten in engste Verbindung. Sowohl distal als proximal von der umgebildeten Zelle erstreckt sich der Zellkörper weiter, distal zum kernhaltigen Theil der Zelle, der jedoch seitlich abgedrängt liegt, proximal zur Nervenfaser. — Ähnlich ist das Verhalten in den Nebenaugen von *Latrodectes*, von denen in Fig. 103 ein Stück eines Querschnitts abgebildet ist: die Stiftchen selbst sind sehr deutlich, und ihre Beziehungen zu den benachbarten Zellen finden in ihrer Richtung auf jene zu ihren unverkennbaren Ausdruck, ohne dass es hier zu einer so engen Verbindung der benachbarten Stiftchensäume käme wie bei *Steatoda*. Das Zellplasma zwischen den beiden Stiftchensäumen erscheint an meinen Präparaten — wohl in Folge ungenügenden Eindringens des Konservierungsmittels — homogen und stark färbbar, von Vacuolen durchsetzt, so dass man Neurofibrillen in demselben nicht erkennen kann; nur nach Analogie kann ich schließen, dass wir es hier wirklich mit einem echten Stiftchensaum zu thun haben. — Bei *Lycosa* sind in den Nebenaugen die Elemente sehr klein, aber trotzdem lassen sich, besonders an Querschnitten (Fig. 104), die gleichen Grundzüge des Baues erkennen wie bei *Steatoda* und *Latrodectes*; nur ist der Plasmarest zwischen den beiden Stiftchensäumen so reducirt, dass er nur wie eine dicke Scheidelinie aussieht, die das Stäbchen in zwei Theile trennt; so hat anscheinend auch HENTSCHEL dies Verhalten aufgefasst; wir können jedoch eine scharfe Linie nicht erkennen: es ist vielmehr eine granulirte, aus zahlreichen Pünktchen zusammengesetzte Scheidewand vorhanden, eben der Plasmarest der

Zelle in diesem Gebiet. Neurofibrillen konnte ich auch hier nicht im Einzelnen verfolgen.

Ähnlich scheinen auf den ersten Blick die Verhältnisse bei *Epeira*, sowohl in den Haupt- wie in den Nebenaugen zu liegen; jedoch überzeugt eine genaue Untersuchung, dass wir es hier mit etwas Anderem zu thun haben. Betrachten wir ein »Stäbchen« von *Epeira* (Hauptauge) im Querschnitt (Fig. 105), so sehen wir an den längeren Seiten dieses gestreckten Rechtecks, etwas vom Rande entfernt, zwei dunkle Linien verlaufen, die sich durch stärkere Vergrößerung in ein Nebeneinander von kurzen dicken Strichen auflösen lassen — wohl die von GRENACHER beobachtete feine, nicht bis zur Mitte reichende Querstreifung —; auf Längsschnitten erkennt man ähnliche Striche: also keine Plättchenstruktur, sondern einzelne Knöpfchen sind vorhanden. Zwischen den beiden Reihen von Strichen ist der Raum ausgefüllt mit feinsten, gegen einander verlaufenden Fäserchen, welche denjenigen, die wir bei *Steatoda* zwischen den einzelnen Zellen beobachten konnten, im Aussehen und in der matten Färbung völlig gleichen, und scheinbar von einer Punktreihe zur andern gehen; bei genauer Prüfung aber erscheinen sie durch eine feine mittlere Scheidelinie — die ebenfalls GRENACHER schon sah — in zwei Portionen getheilt, die je zu einer Strichreihe gehören. Außen liegt den Strichreihen eine geringe Menge einer Substanz auf, die sich durch ihre schön blaue Färbung und ihre Granulirung verhält wie das Plasma bei den *Steatoda*-Stäbchen. Wir hätten also hier in dem »Stäbchen« nach Analogie zwei Stiftchensäume — je eine Strichreihe mit ihren Fäserchen — anzunehmen, die nicht von einander fort, wie in den bisher betrachteten Fällen, sondern auf einander zu gerichtet sind. Es ist bei den Augen der Spinnen überhaupt, und nicht zum mindesten bei *Epeira*, hervorragend schwierig, die Verbindung der Stäbchen mit den zugehörigen Zellen genau zu verfolgen. Ich konnte daher nicht erkennen, ob dieses Stäbchen im Sinne GRENACHER'S wirklich nur zu einer Zelle gehört — dann hätten wir etwas ganz Ausnahmsweises: im Innern einer Zelle zwei mit den sonst freien Enden einander zugekehrte Stiftchensäume — oder ob wir annehmen dürfen, dass hier, etwa wie im Stirnauge von *Vespa*, jedes Mal zwei Zellen eng verschwistert sind und ihre Stiftchensäume unter Bildung eines Rhabdoms einander zueinander kehren — so wie es HEIDER für Spinnen überhaupt annehmen möchte, wie es aber bei den übrigen, hier untersuchten Formen sicher nicht der Fall ist. Wenn ich dieser letzten Auffassung zuneige, so hat das

seinen Grund in den Beobachtungen, die ich am Nebenaug von *Epeira* machen konnte.

In Fig. 106 habe ich einen Längsschnitt durch die »Stäbchen« aus dem Nebenaug von *Epeira* abgebildet. Sie sind ebenfalls durch eine Längsscheidewand in zwei Theile gesondert, und senkrecht zu dieser Scheidelinie erkennt man zahlreiche parallele Linien, die außen an eine dünne Plasmalage (*pl*) grenzen: wir können also auch hier zwei einander zugekehrte Stiftchensäume annehmen. Von diesem »Stäbchen« aus geht distad ein anscheinend einheitlicher Fortsatz zu dem kernhaltigen Zellende, proximal grenzt das »Stäbchen« an das Tapetum (*ta*) an; dieses zeigt zahlreiche Durchbrechungen, durch welche die von den »Stäbchen« ausgehenden Fortsätze proximal zu den Nervenfasern verlaufen. Von jedem »Stäbchen« gehen aber nach dieser Richtung zwei Fortsätze aus, je einer von dem jederseitigen Plasmabelag der Stiftchensäume, und diese werden durch ein Stück Tapetum von einander getrennt; die proximalen Fortsätze zweier benachbarter »Stäbchen« dagegen gehen durch die gleiche Lücke im Tapetum. Es ist also jedes der »Stäbchen« mit zwei Nervenfasern verbunden. Dass auch die distalen Fortsätze doppelt sind und nur durch ihr Aneinanderliegen einheitlich erscheinen, ist sehr möglich; jedenfalls wird es durch die Beobachtung nicht widerlegt. Das Entscheidende in dieser Frage, nämlich ob auch zwei Zellkerne vorhanden sind, vermag ich nicht zu beantworten. Immerhin glaube ich, dass die wahrscheinlichste Lösung der Schwierigkeiten gegeben ist mit der Annahme, dass hier zwei Zellen vorhanden seien, jede mit einem seitlich angebrachten Stiftchensaume, und dass durch die Vereinigung der beiden letzteren eine Rhabdombildung bewirkt wird.

Die Stiftchensäume sind also an den Sehzellen auf dreierlei verschiedene Weisen angebracht: entweder umgeben sie das Ende der Zelle ringsum an den Seiten, die Endfläche frei lassend, oder sie sitzen der Zelle auf zwei entgegengesetzten Seiten an, oder endlich nur auf einer Seite. Häufig treten die Stiftchensäume benachbarter Zellen zu einander in nahe Beziehung, wenn sie nicht gerade, wie bei *Lycosa* (Fig. 104) durch Pigmentscheidewände von einander getrennt sind. Diese Beziehung führt im dritten Falle zu einer typischen Rhabdombildung; aber man könnte vielleicht auch bei den Anderen in gewissem Sinne von Rhabdombildung sprechen, so dass im Hauptaug von *Steatoda* jede Zelle an der Bildung eben so vieler Rhabdome theilhaftig wäre, als Nachbarzellen an sie anstoßen — ein grundsätzlicher Unterschied ist nicht vorhanden. Hier haben wir

also eine Anzahl von Übergängen von den, die Zelle rings umgebenden Stifchensäumen bis zu echter Rhabdombildung, eine Reihe, wie wir sie in solcher Vollständigkeit bei den Insekten nicht aufstellen konnten.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf Skorpione und Araneiden. Es liegen uns aber über die Augen der Phalangiden die Untersuchungen PURCELL's vor, die hier noch berücksichtigt werden müssen: die von GRENACHER erkannte Dreitheiligkeit des Stäbchens bei den Phalangiden ist nach PURCELL eine echte Rhabdombildung, ein Ergebnis, welches wohl geeignet ist, unsere Annahme eines Vorkommens wahrer Rhabdome bei den Spinnen zu unterstützen. Das Rhabdom soll, wenigstens in seinem proximalen Theile eine wabenartige Struktur besitzen, deren näher geschilderte Einzelheiten uns hier nicht interessiren. Da ich keine eigenen Erfahrungen habe, kann ich über PURCELL's Angaben kein Urtheil fällen.

VIII. Das Verhältniß der verschiedenen Arthropodenaugen zu einander.

Seit JOHANNES MÜLLER zum ersten Male die verschiedenen Augenformen bei den Arthropoden einer gründlicheren anatomischen Untersuchung unterwarf, hat man sich immer wieder die Frage vorgelegt, in welchem Verhältniß diese so mannigfaltigen Bildungen zu einander stehen. Zunächst war die Frage auf das Verhältniß der »einfachen« zu den zusammengesetzten Augen zugespitzt, indem man unter ersterer Rubrik die Larven- und Stirnaugen der Insekten, die Augen der Arachnoideen und oft auch die der Myriapoden als gleichwerthig einbegriff und den Komplexaugen der Insekten und Crustaceen gegenüber stellte; die Medianaugen der Crustaceen wurden dabei meist aus dem Spiel gelassen. Erst ziemlich spät begann man auch die einfachen Augen unter einander zu vergleichen. Mit jedem Fortschritt der anatomischen Kenntnisse änderte sich naturgemäß der Stand dieser Frage und die Antwort, die darauf gegeben wurde. Ehe wir selbst eine Beantwortung versuchen, wollen wir die bisherigen Hypothesen kurz überblicken:

JOHANNES MÜLLER (1823 u. a.) sah in den Aggregaten von einfachen Augen, wie sie sich z. B. bei *Iulus* finden, den Übergang zu den zusammengesetzten Augen, setzt also das Omma eines zusammengesetzten Auges gleich mit einem einfachen Auge. Dieser Ansicht, die sich bei der noch geringen Kenntnis unterscheidender Einzelheiten durch den Vergleich von aggregirten und zusammengesetzten Augen ohne Weiteres als die natürliche aufdrängte, schlossen sich R. WAGNER und ZENKER an.

Zu einer anderen Auffassung kam LEYDIG (1855, 1864) durch seine ausge-

dehnten Untersuchungen am einfachen und zusammengesetzten Auge der Arthropoden. Er fand, dass in den Einzelaugen am Ende des Sehnerven eine gangliöse Verdickung vorhanden sei, mit welcher die nervösen Endgebilde, die gestielten Gallertkörper, zusammenhängen. Im zusammengesetzten Auge sah er den Krystallkegel zusammen mit dem Sehstab (Retinula) als einheitliches Gebilde (Nerventab) an und setzte dies einem Gallertkörper gleich, der nur mannigfaltiger gegliedert sei als im einfachen Auge. So konnte er sagen: »der Hauptunterschied im Bau der einfachen und facettirten Augen beruht auf den Eigenschaften der Cornea«, die dort eine einzige, ungetheilte ist, hier in eben so viele Abtheilungen zerfällt als Nervenstäbe vorhanden sind; der nervöse Apparat von beiderlei Augen jedoch hat unverkennbare Ähnlichkeiten. Desshalb stellt nach seiner Ansicht das einfache Auge nur eine Modifikation des facettirten Auges in seiner Gesamtheit vor.

Damit haben wir die beiden einander entgegenstehenden Grundanschauungen, die später, je nach dem Stande der Kenntnisse oder je nach dem Punkte, dem ein Forscher die größere Wichtigkeit beilegen zu müssen glaubte, immer wieder variirt worden sind.

Sehr vorsichtig drückt sich LEUCKART (1874) aus: »Da die typischen Formen der einfachen und zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden mancherlei Eigenthümlichkeiten mit einander gemein haben, liegt die Annahme nahe, dass beide auf dem Wege einer divergirenden Weiterentwicklung aus einer indifferenten Urform hervorgegangen seien.« Er scheint sich aber der Ansicht von LEYDIG anzuschließen, denn er betont, dass er nicht die gleichen Schlüsse »in Bezug auf den optischen Vorgang des Sehens« aus dieser Annahme zu ziehen vermag wie jener.

Durch die Ergebnisse, die GRENACHER durch seine Untersuchungen zu Tage förderte, wurde eine neue Basis für die Ableitung der Insektenaugen geschaffen. Die Vorstellungen LEYDIG's vom Bau des Komplexauges wurden als nicht zutreffend erkannt. Die Zurückführung des Gesamt-Komplexauges und des Stemma (der Insekten und Spinnen) auf einander oder auf eine gemeinsame Urform begegnet vielen Anstößen: im Komplexauge haben die zelligen Elemente durch Gruppenbildung ein fremdartiges Gewand erhalten, und die Cornea ist in Einzelcorneae zerlegt; im Sinne der Descendenz wäre die Umwandlung des einen Organs in das andere ohne Preisgabe seiner essentiellen Natur als Sehorgan unmöglich. Dagegen finden wir zwischen dem Stemma und einem einzelnen Omma folgende Übereinstimmungen: eine mehr oder weniger gewölbte Cornea; hinter dieser eine durchsichtige Zellschicht, der die Cornea ihre Entstehung verdankt; dahinter eine zellige Retina, deren Zellen vorn ein Stäbchen eingesenkt tragen, hinten mit einer Nervenfasern verbunden sind, und schließlich Pigmentzellen, welche das Ganze an seiner Peripherie ringförmig umgeben und gegen seitlich einfallendes Licht schützen. Die Unterschiede bestehen nur in der Zahl der Augenelemente — die übrigens in beiderlei Augen mehr oder weniger schwankend ist — und in der Gestalt einiger derselben, — so zwischen den konischen Krystallkegelzellen der aconen Augen und den prismatischen Glaskörperzellen der Stemmata. Freilich ist das Stemma nur als Schwester, nicht als Mutter des Omma anzusehen; von einem hypothetischen Urauge hat sich einerseits durch Vermehrung der Einzelelemente das Stemma, andererseits durch Vermehrung und Aggregirung der Einzelaugen das Komplexauge ausgebildet. — Schwierigkeiten macht nur das gleichzeitige Vorkommen von Komplexaugen identischen Baues bei Insekten und Crustaceen; wenn man nicht eine poly-

phyletische Abstammung dieser Augenform annehmen will, so muss man dem gemeinsamen Ahnen schon ein Facettenauge, und zwar mit Krystallkegeln zuschreiben; dann müsste aber bei den Insekten ein so leistungsfähiges Organ wie der Krystallkegel theilweise (acone Augen) zurückgebildet sein, oder aber der Krystallkegel wäre polyphyletisch entstanden. GRENACHER muss den Ausweg aus diesem Dilemma, den er anbietet, selbst für einen Nothbehelf erklären — wir wollen über ihn deshalb nicht weiter berichten.

GRENACHER steht also auf dem Boden der Ansicht JOH. MÜLLER'S. Dem gegenüber kommt RAY LANKESTER wieder zur LEYDIG'schen Auffassung. Durch seine Entdeckung, dass in den Augen der Skorpione die Retinaelemente zu Gruppen angeordnet sind, wurde einer der Unterschiede, welche nach GRENACHER der Gleichstellung des Gesamtkomplexauges mit dem Stemma entgegenstehen, aufgehoben; was den anderen angeht, so schlägt RAY LANKESTER die Schwierigkeit der Umwandlung der einen Cornealinse in viele einzelne (und damit des Auges mit konvergierenden in ein solches mit divergierenden Sehzellen) offenbar nicht so hoch an wie GRENACHER. Nach seiner Ansicht entsteht ein Komplexauge aus einem doppelschichtigen Einzelauge durch eine Gruppierung der Elemente, welche zuerst die Retina und dann den Glaskörper und die Linse betrifft; die durch die Gruppierung entstandenen Retinulae werden durch eindringendes pigmentirtes Bindegewebe getrennt.

CARRIÈRE (1885) glaubt, dass die Gruppierung der Sehzellen in den Mittelaugen der Skorpione der Theorie GRENACHER'S entgegenstehe, kann sich aber auch RAY LANKESTER'S Auffassung nicht anschließen und formulirt seine Ansicht dahin, dass »das Napf- und das Fächerauge der Arthropoden Organe sind, die sich zwar aus gleichen Bestandtheilen in ähnlicher Weise anlegen (durch Spaltung der Hypodermis in zwei Schichten), in ihrer weiteren Entwicklung aber nach zwei entgegengesetzten Richtungen aus einander gehen«.

Ebenfalls im Sinne der LEYDIG'schen Ableitung des gesammten Komplexauges von einem einfachen Auge muss, bei der Ähnlichkeit seiner Auffassung des Komplexauges mit der LEYDIG'schen, PATTEN sich entscheiden. Ich führe am besten seine eigenen Worte aus einem Autoreferat (1887) an: »Meine Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge haben mich zu dem Ergebnis geführt, dass es ein modificirter Ocellus ist. Den primitiven Arthropoden-Ocellus betrachte ich als ein geschlossenes Augenbläschen, in welchem die innere Wand die Retina bildet, wesshalb die Stäbchen aufrecht stehen. Die äußere Wand der Blase ist in den meisten Fällen nicht sichtbar. Die Hypodermis über dem Augenbläschen wird von der Glaskörperschicht, oder, wie ich es nannte, von der cornealen Hypodermis gebildet. Im zusammengesetzten Auge ist dieselbe Schicht vorhanden, die ich ebenfalls corneale Hypodermis genannt habe, als dünne Lage von Zellen über den Krystallkegeln. Die Krystallkegelzellen sind desshalb nicht homolog mit dem Glaskörper der Ocellen, sondern mit den farblosen stäbchentragenden Zellen oder Retinophoren, mit denen sie gleiche Funktion haben.«

Über das Verhältnis des Larvenauges bei Schmetterlingen und Phryganeiden zum Komplexauge spricht sich PANKRATH (1890) auf Grund seiner Untersuchungen dahin aus, dass man durch Zusammenrücken der Raupenaugen sich das Auge der Phryganeidenlarven, durch Vermehrung der Einzelaugen in einem solchen das Komplexauge entstanden denken könne. Darin, dass letzteres nur als ein Komplex vieler einfacher Augen zu betrachten sei, schließt er sich GRENACHER an.

Durch KORSCHULT und HEIDER (1893) wird zum ersten Male mit Ent-

schiedenheit hervorgehoben, dass die Arachnoideenaugen, getrennt von den Ocellen der Insekten, für sich betrachtet werden müssen. Für die Insektenaugen schließen sich diese Autoren der GRENACHER'schen Ableitung des Komplexauges von einem Aggregat einfacher Augen an; das Auge der Dyticuslarven dürfte dem Urbilde des einfachen Auges nahe stehen, jedenfalls aber ein eingestülptes Auge; denn die Gruppierung der Sehzellen und die Rhabdombildung bringen sie nach dem Vorgange WATASE's mit einer Einstülpung in Verbindung. Die Verminderung der Zahl der Zellelemente und die gleichzeitig stattfindende Bildung der Rhabdome ist eine Folge des nunmehrigen Funktionirens des Einzelauges im Komplexauge. — Das Komplexauge der Crustaceen ist dem der Insekten nicht direkt verwandt, sondern selbständig entstanden; doch findet sich in der Reihe der Crustaceen keine Andeutung für das Zustandekommen solcher Augen. — In konsequenter Durchführung der Annahme, dass Gruppierung der Sehzellen und Rhabdombildung auf eine Einstülpung zurückgeht, leiten sie die Augen der Skorpione von zusammengesetzten Augen her, deren getrennte Corneallinsen zu einer einzigen zusammengeflossen seien — also der entgegengesetzte Werdegang, als der, welchen RAY LANKESTER für die Komplexaugen annimmt. Die einschichtigen Seitenaugen des Skorpions sind mit denen von *Limulus* zu vergleichen, und sind entstanden durch Zusammenfließen der Einzelaugen, die dort noch getrennt sind. — So sind also bei den verschiedensten Gruppen der Arthropoden, nämlich den Myriapoden (*Scutigera*), Crustaceen, Arachnoideen (Skorpione) und Insekten selbständig Aggregierungen von Einzelaugen zu Komplexaugen zu Stande gekommen; bei Crustaceen und Insekten hat dieser Vorgang zu völlig entsprechenden Endergebnissen geführt.

Hingewiesen sei hier noch auf die schon erwähnte Weise, wie REDIKORZEW (1900) die Theorie RAY LANKESTER's gleichsam durch direkte Beobachtung erhärten möchte: er deutet an, dass sehr wohl das Larvenauge der Blattwespen, welches ja ganz nach Art der Stirnagen von Imagines gebaut ist, sich direkt in das Komplexauge des fertigen Insekts umwandeln könne.

So stehen sich noch immer die beiden anfänglichen Auffassungen gegenüber, diejenige JOH. MÜLLER's, dass das einzelne Omma des Komplexauges mit dem einfachen Auge zu vergleichen sei, und die LEYDIG's, dass der Vergleich zwischen dem Gesamtkomplexauge und dem einfachen Auge zu ziehen sei. Erstere Auffassung hat besonders durch GRENACHER's Untersuchungen ihre Stütze gefunden und ist von ihm am genauesten erörtert, der letzteren hat RAY LANKESTER die neue Grundlage geschaffen.

Wenn wir jetzt auf Grund der neu gewonnenen Kenntnisse an die Frage nach dem gegenseitigen Verhältnis der verschiedenen Arthropodenaugen herantreten, so müssen wir zunächst einmal die Insektenaugen vornehmen, und mit KORSCHULT und HEIDER die früher stets damit verquickten Arachnoideenaugen ausschließen; denn diese sind nicht mit den einfachen Augen der Insekten gleich zu setzen: sie sind, so weit sie eine Schichtung aufweisen, primär zweischichtig; jede der beiden Schichten, die wir in ihnen finden (die dritte Schicht

kommt für die Vergleichung nicht in Betracht) entspricht einer selbständigen Epithellage. Bei den Stirn- und Seitenaugen der Insekten und den ihnen ähnlich gebauten Larven- und imaginalen Seitenaugen (vgl. oben Abs. III) entsteht jedoch die Zweischichtigkeit erst sekundär: die Zellen einer einzigen ursprünglichen Epithellage verschieben sich so gegen einander, dass bei völliger Durchführung des Processes die einen über den anderen gelagert sind wie eine besondere Epithelschicht, und sich oft nur an kleinen Anzeichen (vgl. *Vespa*) die Zusammengehörigkeit beider Lagen erkennen lässt; das lässt sich einmal durch Vergleichung der auf verschiedenen Stufen dieses Verschiebungsprocesses stehenden Augen (Reihe: *Machilis*, Blattwespenlarve, *Vespa*, vielleicht *Cloëon*) wahrscheinlich machen, andererseits aber direkt beobachten, wie durch REDIKORZEW für die Entwicklung des Bienen- und Wespenauges näher bekannt geworden ist. — Eben so lasse ich zunächst die Augen der Crustaceen außer Betracht. Es kommen also hier zunächst die Insektenaugen (Larven-, Stirn- und Komplexaugen) und die Myriapodenaugen zur Erörterung.

Die neuen Kenntnisse, die uns Aussicht gewähren, mit Hoffnung auf einen Fortschritt diese viel besprochenen Fragen behandeln zu können, sind in der Hauptsache folgende: 1) die Einsicht, dass überall bei den Arthropoden die recipirenden Elemente nach dem Princip des Stiftchensaums gebaut sind; 2) die von REDIKORZEW und mir unabhängig gefundene Thatsache, dass in den Stirn- und Komplexaugen der Insekten (vielfach) eine Gruppierung der Sehzellen eingetreten ist; 3) die von OUDEMANS bei *Machilis*, von CARRIÈRE bei den Orthopterenlarven gefundenen Stirn- und Komplexaugen ohne linsenartige Cuticularverdickung; 4) die Kenntnis der Einzelaugen bei den Apterygoten, vor Allem der Zweischichtigkeit ihrer Retinula.

Versuchen wir's zunächst einmal mit einer Vergleichung nach LEYDIG's Weise! Kann man daran denken, das gesammte Komplexauge mit einem einfachen Auge, und es kann sich hier nur um das Stirnauge eines Insekts handeln, in gleiche Linie zu stellen, also jenes von diesem, oder wenigstens beide von demselben Ausgangspunkte abzuleiten? Da springt denn sofort in die Augen, dass der Stand dieser Frage sich seither gänzlich geändert hat. GRENACHER führt als Hauptunterschiede der beiden verglichenen Gebilde an, dass im Komplexauge die Sehzellen in Gruppen angeordnet sind, und viele Linsen vorhanden sind, dagegen im einfachen Auge keine solche Gruppierung der Sehzellen und nur eine Linse. Wir wissen aber jetzt, dass in sehr vielen Stirn- und Komplexaugen der Insekten eine Gruppierung der

Retinazellen vorhanden ist — wenn auch die Zahl der eine Gruppe bildenden Zellen stets geringer ist als im Komplexauge; ganz wie beim Komplexauge treten die lichtrezipirenden Theile jeder Gruppe zu einem Rhabdom zusammen. Aber wir sind noch weiter gediehen; wir brauchen uns nicht mehr wie RAY LANKESTER über die Schwierigkeit hinwegzusetzen, wie es denn ohne Störung der Leistungsfähigkeit des Auges möglich sei, dass aus der einen Linse des einfachen Auges die zahlreichen Linsen des Komplexauges entstehen, und dass die vorher nach außen konvergirenden Sehzellen divergirend werden. Haben wir doch in den Stirnagen von *Machilis*, und wahrscheinlich auch in denen von Orthopterenlarven nach CARRIÈRE, ein Beispiel eines einfachen Auges, das doch offenbar den Stirnagen anderer Insekten homolog ist und in welchem auch die Gruppierung der Sehzellen vorhanden ist, in dem aber die Cuticula nicht zu einer Linse verdickt ist und die Sehzellen z. Th. parallel verlaufen, z. Th. nach außen divergiren. Allerdings ist dieses Auge noch einschichtig, es ist noch keine Verschiebung der corneagenen Zellen gegen die Sehzellen eingetreten; aber vorhanden sind indifferente (corneagene) Zellen zwischen den Sehzellen; es weist das Auge etwa den gleichen Zustand auf, wie die embryonale Anlage des Komplexauges. Dazu kommt, dass dieses Auge bei einer sehr niedrig stehenden Insektenform vorkommt, so dass wir auch in dieser Hinsicht Grund haben, es für eine primitive Bildung zu halten.

Wir können nun sehr wohl von einem Auge, das dem *Machilis*-Auge ähnlich ist, sowohl die höher entwickelten Stirnagen als auch die Komplexaugen ableiten. Die ersteren würden sich aus jener Grundlage dadurch ausbilden, dass die Cuticula sich zu einer Linse verdickt — ich führte oben (p. 397) schon aus, wie sich das in ungezwungener Weise als Folge der besonderen Funktion der unterliegenden Epidermis denken lässt; damit würde sich zugleich eine Einstülpung des Epithels und eine distad konvergirende Lage der Sehzellen ergeben, Hand in Hand mit fortschreitender Vermehrung des funktionellen Werthes dieses Auges. Die Verschiebung der Sehzellen proximad gegen die unter der Cornealinse verharrenden corneagenen Zellen stände dann ebenfalls in Beziehung zur Funktion; sie ist gleichbedeutend mit einer Einstellung des Auges auf nähere Gegenstände, die überhaupt erst durch Bildung der Cornealinse ermöglicht wird. Dass die Stirnagen von einem solch niederstehenden Auge aus sich entwickelt haben müssen und nicht etwa von einem Becherauge wie dasjenige der Anneliden ist, müssen wir nothwendig fordern, wenn wir das

nach ganz besonderer Richtung ausgebildete Stirnauge von *Cloëon* mit seiner planen Cuticula und cellulären Linse den übrigen Stirn-
augen homologisiren wollen, was mir durchaus geboten erscheint.

Andererseits kann das Komplexauge aus jenem einfachen Auge, von dem wir ausgingen, sich so gebildet haben, dass zur Gruppierung der Schzellen zuerst die Verschiebung derselben gegen die corneagenen Zellen, und dann auch noch eine Gruppierung der corneagenen Zellen, jener der Schzellen entsprechend, hinzukommt. Das Endergebnis dieser Umwandlungen ist ein complicirtes Gebilde; desshalb wäre es nicht zu verwundern, wenn wir hier nicht mit gleicher Genauigkeit wie beim Stirnauge alle Einzelstufen der Umbildung angeben können. Aber auch sonst stehen dieser Ableitung einige Bedenken entgegen: wir kennen kein Stirnauge, bei dem die Schzellen zu sieben gruppiert wären, wie wir es für das Ur-Komplexauge verlangen müssten; die Zahl der Zellen einer Gruppe geht nicht über vier hinaus; wir haben ferner für die Verschiebung der Schzellen gegen die Corneagenzellen keinen Grund wie oben, der sich auf die Funktionsweise des Auges stützen ließe — denn die Verschiebung müsste hier der Bildung der Cornealinsen vorangehen. Im Übrigen wird vielleicht Mancher diese Schwierigkeiten für geringe halten. Da die Zahl der corneagenen Zellen eine wechselnde ist, so lässt sich leicht denken, dass zwischen den Gruppen der Krystallkegelzellen und Schzellen noch indifferente Zellen übrig bleiben, welche zu den die Ommen einscheidenden Pigmentzellen werden. Dass sich solche Zellen mit Pigmentkörnchen anfüllen sollen, unterliegt keiner Schwierigkeit: Pigment kommt ja in den Hypodermiszellen in der Umgebung der Stirn-
augen häufig vor, also in Zellen, die jenen indifferenteren Zellen homolog sind; im Übrigen ist das Pigment keineswegs an gewisse Zellformen gebunden, sondern tritt, gleichsam je nach Bedürfnis, auf in Schzellen, Hypodermiszellen oder Bindegewebszellen. — Damit wäre ein Komplexauge vorhanden; die Divergenz der Schzellgruppen würde sich durch die Anordnung an der gewölbten Oberfläche des Kopfes von selbst ergeben; die Bildung der Einzellinsen ist erst in zweiter Linie erforderlich — sie fehlen ja vielen Crustaceen, ohne die Natur des Auges als Komplexauge zu beeinträchtigen; ihre Entstehung wäre vielleicht damit zu erklären, dass die zwischen den Einzelaugen stehenden Pigmentzellen sich jetzt, nach Änderung ihrer Funktion, weniger an der Abscheidung der Cuticula betheiligen und diese somit in der Umgebung der Ommen dünner bleibt als über ihnen.

So lässt sich der Vorgang schon bis in recht weitgehende Einzelheiten mit leidlicher Wahrscheinlichkeit ausmalen, ohne dass man auf physiologische Unmöglichkeiten stößt, weiter als es früher möglich war. Es wäre mit allen den Umwandlungen ein stetiger Fortschritt in der Leistungsfähigkeit des Auges verbunden. Schließlich könnte man die Entwicklungsgeschichte als Zeugen anrufen und in der einheitlichen epithelialen Anlage des Komplexauges eine palingenetische Wiederholung eines Auges vom Typus des Machilis-Stirnauges sehen. Man könnte das den Stirnaugen ähnliche imaginale Seitenauge des Hundeflohs, dessen Stellung sonst unklar bleibt, zum Beweis für diese Annahme anführen; man könnte vor Allem den engen Zusammenhang, in dem das Larvenauge der *Hylotoma*-Larve, ein Auge vom Typus der Stirnaugen, mit der Imaginalscheibe des Komplexauges steht, dahin deuten, dass ein Theil des Komplexauges hier bei der Larve zu vorzeitiger Entwicklung gekommen sei — wie etwa bei der *Corethra*-Larve das ganze Imago-Auge — und dass es dabei auf die Urform des Komplexauges zurückgeschlagen sei.

Wir sehen also, es fehlt keineswegs an Gründen, die für eine solche Ableitung sprechen, und wir müssen ohne Weiteres zugeben, dass die Begründung jetzt eine viel gewichtigere ist als die, welche RAY LANKESTER geben konnte. Ich würde auch nicht zögern, trotz mancher angedeuteter Schwierigkeiten, sie anzunehmen, wenn nicht eine große Lücke bliebe: wir erhalten einmal keine Erklärung dafür, wie sich die Larvenaugen zu denen der Imagines stellen, mit denen sie doch in einzelnen Fällen große Ähnlichkeit haben, und wir müssten weiter annehmen, dass die Augen der primitivsten organisirten Insekten, der Apterygoten, einen complicirteren Entwicklungsgang durchgemacht hätten als diejenigen der höheren, nämlich dass sie erst durch nachträgliche Auflösung typischer Komplexaugen in einzelne — nicht etwa ursprünglich vorgebildete — Theile entstanden seien. Gerade von dieser Seite her aber bieten sich die bedeutendsten Stützen für die GRENACHER'sche Auffassung.

Über die Auffassung der Larvenaugen holometaboler Insekten etwas Bestimmtes zu sagen, ist sehr schwierig, um so schwieriger, als sie so außerordentlich unter einander verschieden sind. BOAS (1899) meint: »es ist eine kleinere Zahl der zahlreichen kleinen Augen, aus welchen das zusammengesetzte Auge des betreffenden Insektes besteht, welche sich vor den übrigen entwickelt hat. . . . Es hat also bei den holometabolen Insekten eine Theilung des zusammengesetzten Auges stattgefunden: aus seinen Elementen bilden sich einige

zum Larvenauge heran, während der große Rest zum Imago-Auge wird.« Diese Ansicht wird freilich gestützt durch die Thatsache, dass bei *Corethra* das ganze Imago-Auge »zu früh«, schon bei der Larve, auftritt und, wie nachgewiesen, nahezu unverändert in das der Imago übergeht. Diese Erklärung würde auch für die Augen der Phryganeiden und Schmetterlingslarven ganz gut passen, wo wenigstens die Zahlenverhältnisse der Retinula die gleichen sind wie in den Ommen des Komplexauges, und die Zahl der Krystallkegelzellen zusammen mit derjenigen der Corneazellen (wenn die Mantelzellen als solche gelten dürfen) mit der Zahl der Krystallkegelzellen und Hauptpigmentzellen (vgl. oben p. 426) der Komplexaugen übereinstimmt, wenn auch die Einzelzahlen der vergleichbaren Zellen verschieden sind. Dagegen stoßen wir auf große Schwierigkeiten, wenn wir die gleiche Annahme für die Larvenaugen der *Sialis*-Larve machen, wo die Zahlenverhältnisse durchaus verschiedene sind, und noch größer sind diese Schwierigkeiten bei *Myrmeleon* und *Dyticus*, wo in den Augen der Larve auch die Anordnung der nervösen Endorgane eine andere ist, und bei *Dyticus* auch noch der Krystallkörper fehlt.

Für einzelne Eigenschaften der Larven holometaboler Insekten muss man eine große Ursprünglichkeit zugeben, und man kann wohl behaupten, dass sie in solchen Eigenschaften der Ahnform der Insekten näher kommen als die campodeiden Larven hemi- und ametaboler Insekten, die z. B. in den Komplexaugen und den Flügelstummeln Imago-Eigenschaften besitzen, welche sekundär auf frühe Entwicklungsstufen zurückverlegt sind. Solche palingenetische Eigentümlichkeiten sind die homonome Gliederung, die stets beißenden Mundtheile, die Fußstummel an Segmenten, die später Abdominalsegmente werden. Desshalb kann man ohne besondere Schwierigkeit annehmen, dass auch die Larvenaugen palingenetische Charaktere sind, und dass sie den Augen des Insektenahns — in verschiedenem Grade — nahe stehen, näher als die Komplexaugen. Damit wäre auch eine Erklärung gefunden für die Verschiedenheit der besprochenen Larvenaugen. Die Augen der *Dyticus*-Larve würden am weitesten zurückschlagen; sie sind Einstülpungen der einschichtig bleibenden Hypodermis; die benachbarten Hypodermistheile besorgen die Absecheidung der Cornea — Verhältnisse, wie wir sie bei den Scolopendern [GRENACHER (1880), HEYMONS (1901)] zeitlebens finden. Allerdings die Anordnung des Stiftchensaums ist bei ihnen bis zu einem gewissen Grade abgeleitet; ein ursprünglicheres Verhalten hat sich in den Augen der *Myrmeleon*-Larve erhalten, die sonst allerdings

weiter fortgeschritten sind, besonders durch ihre Zweischichtigkeit. Eine solche Zweischichtigkeit finden wir auch schon bei manchen Myriapoden-Augen, z. B. bei *Iulus*; wenn wir sie derart erklären dürfen, dass die unter der Linse gelegenen Zellen aus dem Verbande der die Linse umgebenden Hypodermiszellen ausgewandert oder herausgepresst und nicht durch Faltenbildungen an ihren Ort gekommen sind, so dürften diese Augen ebenfalls den Larvenaugen der Insekten nahe stehen, speciell denen mit mehreren Schichten, d. h. mit entwickeltem Krystallkörper. Wir haben freilich in dieser Hinsicht noch keine befriedigenden Kenntnisse. Bei *Sialis* ist es im Larvenauge zu einem weiteren Fortschritt gekommen, der mit der Einstülpung eng zusammenhängt: die Sehzellen sind um eine Achse angeordnet und zwar in zwei über einander liegenden Kränzen. In den Grundzügen entsprechen den Augen der *Sialis*-Larven völlig diejenigen der Schmetterlingsraupen und Phryganeenlarven: sie haben wie jene zwei Kränze axonisch angeordneter Sehzellen und einen aus Segmenten bestehenden Krystallkegel; der Unterschied gegen jene besteht hauptsächlich in der Zahl der Zellen, aus denen diese Theile sich aufbauen.

So hätten wir hier eine Reihe von Augenformen, die nach ihrem Vorkommen sehr wohl einander homolog sein können. Wenn wir sie wirklich als palingenetische Bildungen, als Wiederholungen verschiedener früherer Entwicklungszustände von Einzelaugen betrachten dürfen — und ich sehe keinen gewichtigen Grund, der dagegen spräche —, so würden uns damit wichtige Fingerzeige gegeben sein. Zunächst ist die nahe Beziehung zwischen den Augen der Raupen und Phryganeenlarven einerseits, und den Augen der Poduren und von *Lepisma* andererseits nicht zu verkennen. Sie wird begründet durch die Zweischichtigkeit der Retina und die gleiche Zahl der Sehzellen in beiden, wenn auch die Vertheilung derselben auf die beiden Schichten eine verschiedene ist, und vielleicht kann man, wie oben geschehen, die gleiche Summe der präretinulären Zellen (Corneagen- und Krystallkegelzellen, 3 + 3 bzw. 2 + 4) anführen. Bei all diesen Larvenformen und bei den angeführten Apterygoten haben wir nur wenige Augen (6—8—12) in geringer Entfernung von einander; das könnte wohl als ursprünglicher Zustand gelten. — Die bisherigen Untersucher der Poduren- und *Lepisma*-Augen haben diese schon, trotzdem sie Gleichheit in der Zahl der Retinazellen nicht erkannt hatten, den Ommen der echten Komplexaugen gleichgesetzt. Ich konnte nachweisen, dass auch bei diesen primitiven Augen sieben

Sehzellen vorkommen wie in den Ommen; und auf der anderen Seite sind auch in den Ommen des Komplexauges von *Periplaneta* die sieben Sehzellen noch andeutungsweise in zwei Kränzen angeordnet, genau wie bei den Apterygoten, vier distale und drei proximale. Nachdem vollends auch für die Corneazellen der Apterygoten-Augen in den Hauptpigmentzellen der Ommen höherer Insekten ein Homologon gefunden ist, kann kein Bedenken mehr gegen eine Homologisierung beider Augenformen bestehen.

Gerade die Zweischichtigkeit der Retinulae dieser niedrigstehenden Augen, bei Apterygoten und *Periplaneta*, musste der Ableitung nach LEYDIG'schem Vorgang große Schwierigkeiten machen, da man sekundäre Umbildungen annehmen müsste an Augen sehr niedrig stehender Thiere, während diejenigen der höheren Insekten ohne solche Modifikationen geblieben wären.

Andererseits bieten uns die Augen der *Dyticus*-Larven einen Anschluss nach unten; ich führte oben schon aus, dass wir ihnen die Augen der Scolopender, vielleicht auch diejenigen von *Lithobius* vergleichen dürfen. Eine interessante Parallele für die vermutheten Umbildungen des *Lithobius*-Auges zum Omma eines Komplexauges finden wir in den Komplexaugen von *Scutigera*. Jedenfalls zeigen sie uns, dass die einfachen Myriapoden-Augen ein geeignetes Material für Umbildungen in der angegebenen Richtung sind. Wenn wir hier auch keine Zwischenform kennen, so ist doch am fertigen *Scutigera*-Omma die Zweischichtigkeit der Retina interessant; sie erinnert direkt an die zweischichtigen Retinae der Insektenlarven und Apterygoten. Den Zahlenverhältnissen von Sehzellen und Krystallkörperzellen nach (wenn wirklich die Krystallkörpersegmente aus Zellen entstehen, wie ADENSAMER nach Präparaten von jungen *Scutigera* nachweisen will) könnte man ein Omma des Komplexauges von *Scutigera* entstanden denken aus einem einfachen Auge vom Typus desjenigen der *Sialis*-Larve. Durch Mehrung solcher einzelner Augen und in Folge dessen nahes Zusammenrücken derselben würde sich die Gestaltveränderung, das Schlankwerden der ganzen Ommen und im Einzelnen der Sehzellen und Krystallkegelzellen aus mechanischen Verhältnissen ohne Weiteres erklären. — Andererseits darf man wohl die Krystallkegelzellen des Ommas von *Scutigera* mit den unter der Linse gelegenen Zellen in den Augen von *Lithobius* homologisiren.

Alle diese Ableitungen sind jedoch nur möglich auf Grund der Einsicht, dass bei allen besprochenen Augenformen die recipirenden Endorgane nach dem gleichen Principe gebaut sind; überall finden

wir weniger oder mehr modificirte Stiftchensäume. Aus derselben Rücksicht müssen wir andererseits die von KENNEL (1889) vorgeschlagene Ableitung des einfachen Auges der Insekten von offenen Augenbechern der Raubanneliden (*Onuphis*, *Diopatra*) verwerfen; denn in diesen Polychätenaugen müssen wir, nach Analogie von Nereis und vielen Anderen, recipirende Endorgane annehmen, bei denen in einer cuticularen Röhre eine Neurofibrille verläuft und am Ende der Röhre endigt. Es ist vielleicht möglich, dass auch diese Endigungen sich in letzter Linie auf Stiftchensäume zurückführen lassen — das kann ich erst später des Genaueren darlegen; jedenfalls aber ist auch dann an eine direkte Ableitung der einfachen Arthropodenaugen von diesen Formen nicht zu denken, sondern höchstens an einen Ursprung aus gemeinsamer Wurzel.

So betrachten wir also das Komplexauge der Insekten mit JOH. MÜLLER und GREINACHER als aus vielen ursprünglich selbstständigen Einzelaugen zusammengesetzt und hätten folgende Ahnenreihe für das Omma, wobei natürlich die hier angeführten Augenformen stets nur den Typus des betreffenden phylogenetischen Entwicklungsstadiums bedeuten sollen: Auge eines Scolopenders und Auge der *Dyticus*-Larve (GREINACHER's Typus); Auge von *Lithobius* (Beginn der Zweischichtigkeit); Auge der *Myrmeleon*-Larve; Auge der *Sialis*-Larve (Zweischichtigkeit); Augen von Phryganeenlarven, Raupen, Poduren, *Lepisma*; Omma von *Periplaneta*; Omma eines anderen höheren Insekts. Wenn wir den Verlauf dieser Entwicklung mit einigen Worten schildern, so könnten wir sagen: bei einem einschichtigen eingestülpten Myriapoden-Auge ist durch Austreten einiger Zellen aus dem Epithelverband in die Einstülpungshöhle Zweischichtigkeit entstanden; diese Zellen werden theils zu Krystallkegelzellen, theils zu Corneazellen (die ursprünglich wohl wie bei *Lepisma* zu Seiten der Krystallkegelzellen lagen, und erst später zwischen diese und die Cornealinse rücken); die Sehzellen in den seitlichen Wandungen der Einstülpung ordnen sich in zwei Niveaus; es tritt dann eine Verminderung der Sehzellen bis auf sieben ein, die zu vier und drei auf die zwei Niveaus vertheilt liegen; endlich rücken, wahrscheinlich in Folge des Schlankerwerdens der Sehzellen (aus Raumrücksichten in Folge engen Zusammenschlusses der Ommen), die sieben Zellen in ein Niveau; damit ist die Umbildung vollendet. Somit sind die Ommen des Komplexauges von ursprünglich eingestülpten Augen abzuleiten, ähnlich wie das WATASE angegeben hat, doch nicht mit dessen Schematismus.

Die Stirnagen spielen bei dieser ganzen Ableitung keine Rolle; es ist wohl anzunehmen, dass sie aus einer besonderen Wurzel her-zuleiten sind. Das Urstirnage hat wahrscheinlich noch keine Gruppierung der Sehzellen gehabt; die recipirenden Endigungen waren wahrscheinlich endständige Stiftchensäume; es war noch keine linsenartige Verdickung der Cuticula vorhanden. Die Gruppierung der Sehzellen und Rhabdombildung sind offenbar erst innerhalb der Reihe der Stirnagen ausgebildet: aus endständigen Stiftchensäumen (vgl. *Helophilus*) wurden solche, die das Zellende ringförmig umgaben (*Helophilus*, *Syromastes*, *Cloëon*), und diese wurden dann auf eine Seitenfläche der Zelle beschränkt, wobei sie mit den seitenständigen Stiftchensäumen der Nachbarzellen in Beziehung traten und ein Rhabdom bildeten. Gruppierung und Rhabdombildung gehen hier also nicht auf Einstülpung zurück. Das Urstirnage wäre vielleicht am ehesten mit dem großen Auge zu vergleichen, das jederseits bei *Lithobius* etwas von den kleinen Augen abgesondert, am Ende des Augenhaufens liegt —, nur müsste die linsenartige Verdickung der Cuticula weggedacht werden. Auch könnten Umwandlungen der Art, wie sie in den basalen Sehzellen von *Lithobius* mit dem Stiftchensaum vor sich gehen, zu einer Verlagerung desselben an die Seitenwände des Zellkörpers führen. — Somit würden sich also die Stirnagen aus ähnlicher Quelle herleiten wie die Larvenaugen und Ommen.

Ein ähnlicher Ursprung ist vielleicht für die Augen der Arachnoideen anzunehmen, nur dass bei den Medianaugen der Skorpione und bei den Spinnenaugen weitere Komplikationen durch Faltenbildungen hinzukommen. Bei den Spinnenaugen erscheinen auch Stiftchensäume, welche das Zellende ringförmig umgeben (*Steatoda*-Hauptauge), der Ausgangspunkt zu sein, von dem aus es weiterhin bis zur Rhabdombildung kommt; wir können hier eine ähnliche Entwicklung der Rhabdombildung annehmen wie bei den Insektenstirnagen. KORSCHOLT und HEIDER allerdings wollen auch diese »retinulirten« Augen als zusammengesetzte auffassen, und sie müssten naturgemäß jetzt das Gleiche für die Stirnagen der Insekten annehmen; aber abgesehen davon, dass sich das Verschmelzen der Einzelcorneae zu einer einzigen Cornealinse schwer denken lässt, kann man doch kaum eine solche Beschaffenheit der recipirenden Elemente wie bei *Helophilus*, *Steatoda* u. A. als Rückbildungen ursprünglicher Rhabdomerer ansehen. Auch habe ich oben schon darauf hingewiesen, dass man die unregelmäßige Gruppierung der Sehzellen in den Seitenaugen des Skorpions kaum als Rückbildung der Fünfer-

gruppierung, die wir in den Medianaugen antreffen, auffassen kann.

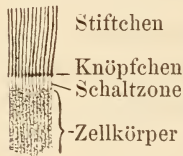
Schon oben habe ich mich über die enge Übereinstimmung der Komplexaugen von Insekten und Crustaceen ausgesprochen, und diese noch im Einzelnen zu bekräftigen gesucht, indem ich die Homologie von Hauptpigmentzellen und Corneazellen nachwies. Danach muss, wie GREXACHER schon folgerte, der gemeinsame Ahn beider Klassen schon ein Komplexauge besessen haben; ich glaube, dass man wohl annehmen darf, dass die Bildung der Krystallkegel bei Crustaceen und Insekten unabhängig erfolgte: diese Bildungen zeigen ja auch recht große Mannigfaltigkeit hier wie dort. Wenn wir nun die Ommen des Komplexauges von myriapodenähnlichen Augen ableiten, so müssten die Myriapoden einerseits, die gemeinsame Stammform der Crustaceen und Insekten andererseits von einem weiter zurückliegenden gemeinschaftlichen Ausgangspunkt herkommen. Das würde vielleicht die Annahme einer selbständigen Entstehung der Tracheen bei Myriapoden und Insekten zur Folgerung haben — Schwierigkeiten, über die ich nicht hinwegkomme. Eine polyphyletische Entstehung jedoch der Komplexaugen von Insekten und Crustaceen anzunehmen, das vermag ich nicht.

Nur wenige Worte möchte ich noch hinzufügen über das Medianauge der Crustaceen. Die Thatsache, dass bei *Orchesella* an der Stelle, wo man ein medianes Stirnauge vermuthen könnte, zweifellose Sehzellen mit Stiftchensaum und Nervenfortsatz vorkommen, die nicht im Verband der Hypodermis, sondern in dem darunter gelegenen Bindegewebe liegen, also offenbar aus der Hypodermis ausgewandert sind, hat mich auf den Gedanken gebracht, ob nicht das dreitheilige Medianauge, dessen einzelne Zellen ja den besprochenen Zellen bei *Orchesella* ähnlich sind, von drei verschiedenen Stellen der Hypodermis sich ebenfalls losgelöst hat und in die Tiefe gesunken ist. Die Inversion der Zellen hängt mit ihrer Orientirung gegen eine Pigmentwand zusammen: die abblendende Wirkung dieser Wand ist am größten, wenn die Zellen ihr den Stiftchensaum zukehren — und damit wird der von der entgegengesetzten Seite entspringende Nerv dem Licht zugewendet: d. h. die Zelle ist invertirt. So wäre es nicht ganz undenkbar, dass die Stirnangen der Insekten und das Medianauge der Crustaceen auf eine gleiche Wurzel zurückgingen — eine Vermuthung, für welche die Gründe freilich nur schwächlich sind. — Einen Vergleich des Medianauges der Crustaceen mit den invertirten Augen bei Arachnoideen, lediglich wegen der Inversion

der Sehzellen, halte ich für verkehrt, weil ich glaube, dass diese Inversion in beiden Fällen verschiedenen Ursprungs ist.

Die vorstehenden Untersuchungen haben ergeben, dass in all den mannigfachen Modifikationen, in denen die Sehorgane bei den Arthropoden auftreten, nicht nur in so fern eine Einheitlichkeit der Elemente besteht, als überall die Sehzellen als Grundbestandtheile wiederkehren, wie das GRENACHER in seinem klassischen Werke über die Arthropodenaugen dargelegt hat. Die Einheitlichkeit geht noch weiter: bei Myriapoden, Insekten, Crustaceen, Arachnoideen finden wir an den Sehzellen die recipirenden Endorgane stets nach demselben Plane gebaut: es sind Stiftchensäume, deren einzelne Stiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Centralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer centralen Zelle verbunden.

Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modificirt. In vollkommenster Ausbildung (Textfig. 1) zeigt jedes Stiftchen an

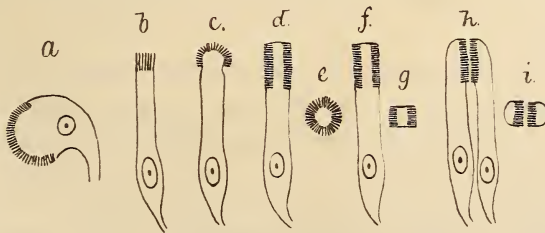


Textfig. 1.

seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulirten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zu Tage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden. Stiftchensäume in dieser Ausbildung begegnen uns in allen Gruppen (z. B. *Lithobius*, *Machilis*, *Steatoda*, *Palaemon*). Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermisst (z. B. *Euscorpis*), die Stiftchen und die Neurofibrillen jedoch sind notwendige Bestandtheile des Stiftchensaums. Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen ganz kurz bleiben und selbst zu plättchenartigen Bildungen (*Helophilus*-Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein — was sich zunächst an ihrer verschiedenen Färbbarkeit kund giebt, ja ich zweifle nicht, dass sie zuweilen eine cuticuläre Beschaffenheit annehmen. Das wird besonders deutlich, wenn sie eng (vielleicht durch eine Kittsubstanz) mit einander verbunden sind — wobei man wenigstens ihre gesonderte Existenz an dünnen Schnitten noch erkennen kann (z. B. *Dyticus*-Komplexauge) —

oder wenn sie ganz zu einer homogenen Masse verschmolzen sind (Rhabdomeren der Phryganeen-Larven). Dass der Stiftchensaum auch ohne solche Umwandlungen der Stiftchen (Verklebung, stärkere Lichtbrechung, Cuticularisierung) funktionsfähig ist, dafür haben wir viele Belege (Myriapoden, *Steatoda*). Es ist deshalb naheliegend zu fragen, ob jene Veränderungen eine besondere Bedeutung haben. Das Einzige, was mir ein Licht auf diese Verhältnisse zu werfen scheint, ist in folgender Äußerung von EXNER (1891 p. 31) enthalten: »Ich muss hier in Bezug auf die Funktionsweise des Rhabdoms an das erinnern, was zuerst E. BRÜCKE für deren Analoga in der Wirbelthiernetzhaut, die Stäbchen, hervorgehoben hat. Wegen des starken Lichtbrechungsvermögens, im Vergleiche zur Umgebung nämlich, ist ein Lichtstrahl, der einmal unter spitzem Winkel in das Rhabdom eingedrungen ist, darin gleichsam gefangen, er wird durch totale Reflexion bis ans Ende geleitet, am Ende kann er wenigstens z. Th. reflektirt und wieder in derselben Weise zurückgeleitet werden.« Die Stiftchensäume werden also dadurch zu »Fangapparten für solche Lichtstrahlen . . ., welche in einer von ihrer Längsachse nicht zu sehr abweichenden Richtung in dieselben gelangen«.

Innerhalb des Kreises der Arthropoden haben nun die Sehzellen mit Stiftchensaum die verschiedensten Formen: meist sind sie im epithelialen Verbande geblieben, bei wenigen aber haben sie sich aus demselben losgelöst und sind in das unterliegende Bindegewebe eingewandert (Medianauge der Crustaceen, Stirnauge von *Orchesella*, Augen der Dipterenlarven); dann nehmen die Zellen bisweilen eine abgerundete Gestalt an und der Stiftchensaum verbreitet sich über



Textfig. 2 a—i.

einen größeren Theil ihrer Oberfläche (Textfig. 2a). Verbleiben aber die Zellen im epithelialen Verbande, so ist es zunächst nur ihr freies (distales) Ende, das für einen Besatz mit Stiftchen geeignet erscheint (z. B. *Iulus*, *Lithobius*, Textfig. 2b); oder aber es wölbt sich dieses Ende kuppelförmig vor, so dass eine größere Zahl von Stiftchen auf

ihm Platz hat und damit die Reizbarkeit der Zelle vermehrt wird (z. B. Stirnagen von *Helophilus*; Textfig. 2c). Es kann dann weiter die ganze Masse der Stiftchen auf die Seitenwände der Zelle verschoben werden, so dass sie einen breiten Ring um das Zellende bilden (Textfig. 2d; Querschnitt 2e); derartige Stiftchensäume, die aus der vorigen Stufe hervorgegangen sein dürften, treffen wir bei *Helophilus* (Stirnauge), *Scolopendra*, *Steatoda* (Hauptauge). Eine weitere Veränderung wäre die, dass die Stiftchensäume sich nicht mehr rings um die Zelle erstrecken, sondern sich auf gewisse Theile der Seitenwand beschränken: auf zwei entgegengesetzte Seiten (Nebenaugen mancher Spinnen; Textfig. 2f u. g, Längs- und Querschnitt) oder nur auf eine Seite: im letzteren Falle treten die Stiftchensäume mit denen der Nachbarzellen in Beziehungen, es kommt zur Gruppierung der Sehzellen und zur Rhabdombildung (Textfig. 2h u. i, Längs- und Querschnitt); hier werden dann die Stiftchensäume als Rhabdomere (RAY LANKESTER) bezeichnet, ein Ausdruck, den man auch für die gesondert bleibenden Stiftchensäume bei axonischer Gruppierung der Sehzellen beibehalten kann. In den letzten beiden Fällen behalten die Stiftchensäume ihre Lage am Ende der Sehzelle nicht immer bei, sondern können am Zellkörper gegen den Nervenfortsatz herabrücken, wie das in den Nebenaugen der von mir untersuchten Spinnen und bei den Stirnagen der Phryganeen geschieht.

In den Augen, wo die monaxonische Gruppierung der Sehzellen auf Einstülpung zurückzuführen ist (Stemmen der Insektenlarven, Ommen der *Apterygota* und wahrscheinlich, wenn auch sekundär verwischt, Ommen der anderen Insekten) steht der Stiftchensaum nur scheinbar an der Seite, in Wahrheit am eingebogenen freien Ende der Sehzellen.

Durch diese Ergebnisse werden aber noch weitere Gesichtspunkte eröffnet. Stiftchensäume von gleicher und ähnlicher Beschaffenheit finden wir auch sonst bei wirbellosen Thieren: bei vielen Plathelminthen, bei manchen Anneliden, bei Mollusken, ja selbst bei *Amphioxus*. Für die Vergleichung der Sehorgane unter einander ist damit eine feste Grundlage ermittelt. Zusammenfassende Folgerungen aus diesen Befunden zu ziehen, behalte ich mir für den Schlusssatz vor.

Tübingen, Ende April 1901.

Verzeichnis der angeführten Werke.

- TH. ADENSAMER, 1893. Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie von *Scutigera coleoptrata*. In: Verhandl. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. XLIII. p. 573—578.
- FRK. E. BEDDARD, 1888. On the Minute Structure of the Eye in certain Cymothoidae. In: Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXIII. p. 443—452.
- PH. BERTKAU, 1886. Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XXVII. p. 589—630.
- J. E. V. BOAS, 1899. Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. In: Zool. Jahrb. (Syst.) Bd. XII. p. 385—402.
- J. CARRIÈRE, 1885. Die Sehorgane der Thiere. München 1885.
- Ders., 1886. Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. In: Zool. Anz. Bd. IX. Nr. 217. Nr. 230.
- Ders., 1890. Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen. In: Biol. Centralbl. Bd. IX. p. 225—234.
- K. CHUN, 1896. Atlantis. In: Zoologica. 19. Heft.
- E. CLAPARÈDE, 1859. Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. In: Diese Zeitschr. Bd. X. p. 191—214.
- C. CLAUS, 1879. Der Organismus der Phronimiden. In: Arbeiten a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. II. p. 1—88.
- Ders., 1891. Das Medianauge der Crustaceen. Ebenda. Bd. IX. p. 225—266.
- S. EXNER, 1891. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig und Wien 1891.
- H. T. FERNALD, 1890. The Relationships of Arthropods. In: Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. IV. p. 431—513.
- C. GEGENBAUR, 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. Leipzig 1898.
- V. GRABER, 1880. Über das unioorneale Tracheaten-Auge. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 58—93.
- H. GRENACHER, 1879. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
- Ders., 1880. Über die Augen einiger Myriapoden. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII. p. 415—467.
- E. HENTSCHEL, 1899. Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XII. p. 509—534.
- F. H. HERRICK, 1889. The Development of the Compound Eye of *Alpheus*. In: Zool. Anz. 12. Jahrg. Nr. 303.
- R. HESSE, Unters. über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 1897. II. Die Augen der Plathelminthen. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII. p. 527—582.
1899. V. Die Augen der polychaeten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. p. 446—516.
1900. VI. Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. p. 379 bis 477.
- Ders., 1901. Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten. (Vorl. Mittheilung.) In: Zool. Anz. Bd. XXIV. Nr. 634.

- R. HEYMONS, 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. In: *Zoologica*. Heft 33. 1901.
- H. JOHANSEN, 1893. Die Entwicklung des Imago-Auges von *Vanessa urticae* L. in: *Zool. Jahrb. (Anat.)* Bd. VI. p. 445—480.
- J. v. KENNEL, 1889. Die Ableitung zunächst der sogenannten einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der »Stemmata« der Insektenlarven, Spinnen, Scorpioniden etc. von Augen der Anneliden. In: *Sitzungsber. d. Naturf. Ges. b. d. Univ. Dorpat*. Bd. VIII. Heft 3. Dorpat.
- Ders., 1891. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. In: *Schriften*, herausgeg. v. d. Naturf. Ges. b. d. Univ. Dorpat. Bd. VI.
- J. S. KINGSLEY, 1887. The Development of the Compound Eyes of Crangon. In: *Journ. of Morphology*. Vol. I. p. 49—66.
- E. KORSCHULT u. K. HEIDER, 1893. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1893.
- R. LEUCKART, 1874. Die Organologie des Auges. In: GRAEFE und SAEMISCH, *Handbuch der gesammten Augenheilkunde*. Bd. II. 1. Abth.
- F. LEYDIG, 1855. Zum feineren Bau der Arthropoden. In: *Archiv f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1855*. p. 376—480.
- Ders., 1864a. Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864.
- Ders., 1864b. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
- O. MILTZ, 1899. Das Auge der Polyphemiden. In: *Zoologica*. XI. Bd.
- J. MÜLLER, 1829. Fortgesetzte Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. In: *Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1829*. p. 38—64.
- J. T. OUDEMANS, 1887. *Bijdrage tot de Kennis der Thysanura en Collembola*. Amsterdam 1887.
- O. PANKRATH, 1890. Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven. In: *Diese Zeitschr.* Bd. XLIX. p. 690—708.
- G. H. PARKER, 1887. The Eyes in Scorpions. In: *Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College*. Vol. XIII. p. 173—208.
- Ders., 1890. The History and Development of the Eye in the Lobster. *Ebenda*. Vol. XX. p. 1—60.
- Ders., 1891. The Compound Eyes in Crustaceans. *Ebenda*. Vol. XXI. p. 45—140.
- Ders., 1895. The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. In: *Mitth. Zool. Stat. Neapel*. Bd. XII. p. 1—73.
- W. PATTEN, 1886. Eyes of Molluscs and Arthropods. *Ebenda*. Bd. VI. p. 542 bis 756.
- Ders., 1887. Eyes of Molluscs and Arthropods. In: *Journ. of Morphology*. Vol. I. p. 67—92.
- Ders., 1888. Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*. *Ebenda*. Vol. II. p. 97—190.
- Ders., 1890. Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense Bud? In: *Anat. Anz.* Bd. V. p. 353—359.
- W. PFEFFER, 1901. Die Sehorgane der Seesterne. In: *Zool. Jahrb. (Anat.)* Bd. XIV. 4. Heft. Auch Diss. Tübingen.
- FR. PURCELL, 1894. Über den Bau der Phalangiden-Augen. In: *Diese Zeitschr.* Bd. LVIII. p. 1—53.
- E. RÁDL, 1900. Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von *Squilla mantis* und von anderen Crustaceen. *Ebenda*. Bd. LXVII. p. 551—598.

- E. RAY LANKESTER u. A. G. BOURNE, 1883. The Minute Structure of the Lateral and Central Eyes of *Limulus* and *Scorpio*. In: Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXIII. p. 177—212.
- WL. REDIKORZEW, 1900. Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. p. 581—625. Auch Diss. Heidelberg.
- B. ROSENSTADT, 1896. Beiträge zur Kenntniss des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XLVII. p. 748—770.
- M. SCHULTZE, 1868. Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
- W. SZCZAWINSKA, 1890. Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés. In: Arch. de Biol. Tome X. p. 523—566.
- H. VIALLANES, 1892. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes. I. La Morphologie de l'oeil de la Langouste. In: Ann. sciences nat. Zoologie. Tome XIII. p. 349—368.
- S. WATASE, 1890. On the Morphology of the Compound Eye of Arthropods. In: Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. IV. p. 287—334.
- V. WILLEM, 1892. Les ocelles de *Lithobius* et de *Polyxenus*. In: Bull. séances Soc. roy. malacolog. de Belgique. Tome XXVII.
- Ders., 1897. Les yeux et les organes post-antennaires des Collemboles. In: Ann. Soc. entomol. de Belgique. Tome XLI. p. 225.
- Ders., 1900. Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. In: Mém. cour. et mém. des sav. étrangers, publiés par l'Acad. roy. des sciences de Belgique 1900.
- C. ZIMMER, 1897. Die Facettenaugen der Ephemeren. In: Diese Zeitschr. Bd. LXIII. p. 236—262.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

D, dorsal; *V*, ventral; *R*, rostral; *C*, caudal.

| | |
|---|---|
| <i>au</i> , Auge; | <i>is</i> , Imaginalscheibe; |
| <i>bg</i> , Bindegewebe; | <i>k</i> , Krystallkegel; |
| <i>bgk</i> , Kern einer Bindegewebszelle; | <i>k'</i> , Krystallkörper; |
| <i>bk</i> , Binnenkörper; | <i>kk</i> , Kern einer Krystallkegelzelle, sog. |
| <i>bm</i> , Basalmembran; | SEMPER'scher Kern; |
| <i>c</i> , Cuticula; | <i>kz</i> , Krystallkegelzelle; |
| <i>ck</i> , Kern einer corneagenen Zelle; | <i>l</i> , Linse; |
| <i>cl</i> , Cornealinse; | <i>mz</i> , Mantelzelle; |
| <i>cl'</i> , proximaler Theil der Cornealinse (bei <i>Vespa</i>); | <i>n</i> , Nerv; |
| <i>cz</i> , corneogene Zelle; | <i>nf</i> , Nervenfasern; |
| <i>gm</i> , Grenzmembran; | <i>nfi</i> , Neurofibrille; |
| <i>gopt</i> , Ganglion opticum; | <i>no</i> , Sehnerv; |
| <i>hy</i> , Hypodermis; | <i>nr</i> , Nebenretina; |
| <i>kz</i> , hyaline Zelle; | <i>ph</i> , Phaosphäre; |
| | <i>pl</i> , Protoplasma der Sehzelle; |

| | |
|--|--|
| <i>pz</i> , Pigmentzelle; | <i>stau</i> , Stirnauge; |
| <i>Pz</i> , Hauptpigmentzelle; | <i>sti</i> , Stiftchensaum; |
| <i>pzk</i> (<i>Pzk</i>), Kern einer Pigmentzelle (Hauptpigmentzelle); | <i>sw</i> , Scheidewand (zwischen den beiden Komplexaugen von <i>Machilis</i>); |
| <i>r'</i> , distaler, fadenförmiger Abschnitt der Retinula (bei Nachtfaltern); | <i>sz</i> , Sehzelle; |
| <i>rh</i> , Rhabdomer; | <i>sz^I</i> , <i>sz^{II}</i> , distale, proximale Sehzelle; |
| <i>Rh</i> , Rhabdom; | <i>szk</i> , Kern einer Sehzelle; |
| <i>s</i> , Sekretmasse; | <i>ta</i> , Tapetum; |
| <i>schz</i> , Schaltzone; | <i>tak</i> , Kern einer Tapetumzelle; |
| <i>sm</i> , Schaltmembran; | <i>trta</i> , Tracheentapetum. |

Tafel XVI.

Fig. 1 *a* u. *b*. *Eucalanus elongatus*, Sehzellen des Medianauges; in *b* ist der Stiftchensaum (*sti*) am Rand der Zelle oberflächlich gestreift, daher sind die einzelnen Stiftchen unterscheidbar. Vergr. 900fach.

Fig. 2. *Branchipus grubii*, Stiftchensaum einer Sehzelle des Medianauges, mit Schaltzone (*schz*). Vergr. 900fach.

Fig. 3. *Iulus sp.*, Medianschnitt durch ein Auge. Vergr. 900fach.

Fig. 4. *Lithobius forficatus*, Medianschnitt durch ein Auge; an einer distalen Sehzelle rechts ist der Nervenfortsatz (*nf*) eine Strecke weit zu verfolgen. Der Abgang des Sehnerven ist in dem Schnitt nicht getroffen. Vergr. 700fach.

Fig. 5. Dessgl., Längsschnitt durch eine distale Sehzelle, nach einem Eosin-Hämatoxylin-Präparat, ohne Entfernung des Pigments. Vergr. 900fach.

Fig. 6 *a* u. *b*. Dessgl., Querschnitte durch die Stiftchensäume der proximalen Sehzellen, die Anordnung der Stiftchen gegen die plasmatische Achse zeigend. Vergr. 900fach.

Fig. 7. Dessgl., Corneae der Augen einer Seite; * großes Auge am caudalen Ende des Augenhaufens. Vergr. 60fach.

Fig. 8 *a—d*. *Scutigera coleoptrata*, Querschnitte durch einzelne Ommen. *a* und *b* durch die distalen, *c* und *d* durch die proximalen Sehzellen. Vergr. 700fach.

Fig. 9. Dessgl., Längsschnitt durch ein Omma an der Grenze der distalen und proximalen Zelle. Vergr. 700fach.

Fig. 10 *a* u. *b*. *Scolopendra morsitans*, »Stäbchen« der distalen Sehzellen, *a* längs-, *b* quergeschnitten. Vergr. 900fach.

Fig. 11. *Helophilus sp.*, Medianschnitt durch das mittlere Stirnauge. Vergr. 315fach.

Fig. 12 *a—d*. Dessgl., recipierende Endorgane der Stirnauge: *a* und *b* aus dem rostralen Theil, *c* und *d* »Stäbchen« aus dem caudalen Theil, *c* längs-, *d* quer. Vergr. 900fach.

Fig. 13. *Syromastes marginatus*, Stirnauge ohne Cornealinse im Medianschnitt. Das Pigment, das nur in den Randtheilen der Zellen liegt (vgl. Fig. 14), scheint wegen der Dicke des Schnittes die ganzen Zellen zu erfüllen. Vergr. 500fach.

Fig. 14. Dessgl., Querschnitt durch die Sehzellen an der distalen Grenze des Pigments; rechts die vom Stiftchensaum umgebenen Vorderenden. Vergr. 800fach.

Fig. 15. *Cloëon sp.*, Medianschnitt durch das Stirnauge. Vergr. 500fach.

Fig. 16. Dessgl., Zusammenhang (?) von Hypodermis und cellulärer Linse. Vergr. 700fach.

Tafel XVII.

- Fig. 17. *Ceratopsyllus canis*, Medianschnitt durch das Auge. Vergr. 750 fach.
- Fig. 18. Dessgl., Stück eines einzelnen Stäbchens im Längsschnitt. Vergr. 900 fach.
- Fig. 19. *Orchesella rufescens*, var. *pallida*, Kopf mit Stirnauge (*stau*) und seitlichen Augen (*au*). Vergr. 60 fach.
- Fig. 20. Dessgl., Medianschnitt durch das Stirnauge. Vergr. 750 fach.
- Fig. 21. Dessgl., Schnitt durch das Stirnauge parallel zur Cuticula. Vergr. 750 fach.
- Fig. 22. *Machilis* sp., Kopf von oben und vorn gesehen, mit Stirnauge (*stau*) und Komplexaugen. Vergr. 30 fach.
- Fig. 23. Dessgl., äußere Ecke eines paarigen Stirnanges, senkrecht zur Cuticula geschnitten. Vergr. 500 fach.
- Fig. 24. Dessgl., Theil eines ähnlichen Schnittes. Vergr. 500 fach.
- Fig. 25. Dessgl., Schnitt parallel zur Cuticula durch ein Stirnauge, die Querschnitte der Rhabdome (*Rh*) zeigend. Vergr. 500 fach.
- Fig. 26. *Agrion* sp., Medianschnitt durch ein seitliches Stirnauge. Vergr. 530 fach.
- Fig. 27. Dessgl., Schnitt, dem vorigen parallel, aber weiter caudal geführt, um die dort der Zelle anliegende Sekretmasse (*s*) zu zeigen. Vergr. 85 fach.
- Fig. 28. Dessgl., Schnitt durch die distalen Sehzellen (*sz^I* der Fig. 26), nahezu parallel der Grundfläche der Linse; die blässeren Kerne sind nur ange-schnitten; der Schnitt ist rechts oben der Linse näher als links unten, wie aus dem Verhalten der Kerne ersichtlich. Vergr. 800 fach.
- Fig. 29. Dessgl., Querschnitt durch die distalen Enden der proximalen Sehzellen (*sz^{II}* der Fig. 26), zeigt die Rhabdome und das Tapetum. Vergr. 800 fach.
- Fig. 30. *Aeschna juncea*, Querschnitt durch die distalen Enden dreier proximalen Sehzellen aus dem mittleren Stirnauge, mit ihrem Rhabdom. Vergr. 800 fach.
- Fig. 31. Dessgl., Längsschnitt durch eine eben solche Zellgruppe; die Granula des Zellplasmas sind auf der rechten Seite weggelassen, um die Neuro-fibrillen deutlicher zu zeigen. Vergr. 800 fach.
- Fig. 32. Dessgl., Längsschnitt durch die proximalen Enden der Sehzellen im mittleren Stirnauge. Vergr. 800 fach.
- Fig. 33. *Vespa crabro*, Längsschnitt durch das mittlere Stirnauge. Vergr. 95 fach.
- Fig. 34. Dessgl., dem vorigen paralleler Schnitt durch ein seitliches Stirn-auge. Vergr. 95 fach.
- Fig. 35. Dessgl., ein Stück der Retina aus einem Längsschnitt durch ein Stirnauge; rechts oben sieht man die corneagenen Zellen sich zwischen die distalen Enden der Sehzellen erstrecken. Vergr. 800 fach.
- Fig. 36. Dessgl., Querschnitt durch fünf Rhabdome; an einzelnen erkennt man die fibrilläre Streifung des an die Rhabdomeren angrenzenden Zellplasmas. Vergr. 800 fach.

Tafel XVIII.

- Fig. 37. *Vespa crabro*, Stück der Nebenretina aus einem Stirnauge, von einem seitlichen Schnitte, weshalb die Nervenfortsätze der Sehzellen nicht sichtbar sind. Vergr. 800 fach.

Fig. 38. Dessgl., Schrägschnitt durch die Nebenretina; geht in verschiedenen Höhen durch die Fibrillenbündel der Sehzellen: links proximaler, rechts distaler. Vergr. 800 fach.

Fig. 39. *Anabolia* sp., Medianschnitt durch das Stirnauge, etwas kombinirt. Vergr. 315 fach.

Fig. 40 a u. b. Dessgl., Querschnitte durch das Stirnauge in der Richtung der Pfeile A und B in Fig. 39; a, 36 μ hinter der äußeren Corneafläche, b, 45 μ hinter a. Vergr. 315 fach.

Fig. 41. Dessgl., Stück eines Schnittes wie Fig. 40 b (etwa der in dieser Figur durch die Klammer XLI bezeichneten Strecke entsprechend; man sieht zwischen Cuticula und Sehzellen zwei Lagen flacher Zellen. Vergr. 800 fach.

Fig. 42. Dessgl., Querschnitt durch ein Rhabdom mit den vier anliegenden Sehzellen. Vergr. 800 fach.

Fig. 43. *Hylotoma rosarum*, Medianschnitt durch das Auge einer Larve, nach Entfernung des Pigments. Vergr. 280 fach.

Fig. 44 a—c. »Grüne« Blattwespenlarve, a und b, Stücke aus Medianschnitten durch die Retina, b, nach Entfernung des Pigments. Vergr. 415 fach; c, Anordnung der Pigmentkörnchen in den Sehzellen. Vergr. 700 fach.

Fig. 45. *Chironomus*-Larve, Kopf von oben.

Fig. 46. Dessgl., a, Augen der rechten Seite; der Pfeil zeigt die Richtung der Medianebene. Vergr. 500 fach; b, ein Auge unter leichtem Druck: es werden die Nervenfortsätze der Sehzellen (sz) und die pigmentfreien Theile der Zellen des Pigmentbeckers sichtbar. Vergr. 600 fach.

Fig. 47. *Ceratopogon*-Larve, Medianschnitt durch ein Auge, kombinirt. Vergr. 700 fach.

Fig. 48. *Dyticus*-Larve, schematischer Längsschnitt durch ein Auge.

Fig. 49. Dessgl., Theil eines Querschnitts durch die Basis eines solchen Auges in der Richtung des Pfeiles II in Fig. 48. Vergr. 350 fach.

Fig. 50. Dessgl., einzelne Sehzelle aus einem Schnitt wie der Fig. 49 dargestellte, in stärkerer (900facher) Vergrößerung.

Fig. 51. Junge *Dyticiden*-Larve, Auge im Querschnitt. Vergr. 350 fach.

Fig. 52. Dessgl., einzelne recipirende Elemente aus vorigem Schnitt. Vergr. 900 fach.

Fig. 53. *Myrmeleon*-Larve, Medianschnitt durch den Augenhöcker, mit drei Augen; das rechte Auge ist nur seitlich getroffen; die linke Hälfte des Schnittes ist ohne Pigment gezeichnet; kombinirt. Vergr. 510 fach.

Fig. 54. Dessgl., Zellen vor dem Krystallkörper, auf einem Schnitt senkrecht zur Augenachse. Vergr. 510 fach.

Tafel XIX.

Fig. 55. *Arctia caja*-Raupen, Medianschnitt durch ein Auge, ohne Cuticula; auf dem nächsten Schnitt der Serie ist der Kern der mittleren proximalen Sehzelle sichtbar; die rechts von dieser liegende ist in ihrem distalen Theil nur eben angeschnitten. Vergr. 510 fach.

Fig. 56 a u. b. Dessgl., Querschnitte durch die Retina eines Auges; a, durch die distalen Sehzellen (1—3), zwischen denen auf dem Schnitt die Enden der proximalen Zellen sichtbar sind; b, durch die proximalen Sehzellen (4—7) und Mantelzellen. Vergr. 510 fach.

Fig. 57. *Smerinthus ocellata*-Raupen, Querschnitt durch die proximalen

Sehzellen eines Auges in der Höhe ihres (kreuzförmigen) Rhabdoms; die Mantelzellen sind nur angedeutet. Vergr. 700 fach.

Fig. 58. *Phryganeen*-Larve, Medianschnitt durch ein Auge, ohne Cuticula, nach Entfernung des Pigments. Vergr. 510 fach.

Fig. 59. Dessgl., ähnlicher Schnitt wie voriger, ohne Cuticula, mit Pigment. Vergr. 400 fach.

Fig. 60 *a* u. *b*. Dessgl., Querschnitte durch die Retina eines Auges, nach Entfernung des Pigments; *a*, durch die distalen Zellen (1—3); in der Mitte treten die rhabdomtragenden Enden der proximalen Zellen durch; *b*, durch die proximalen Sehzellen (4—7) desselben Auges. Vergr. 510 fach.

Fig. 61 *a* u. *b*. Dessgl., zwei den vorigen benachbarte Schnitte, vor Entfernung des Pigments. Vergr. 400 fach.

Fig. 62. *Lepisma saccharinum*, drei Ommen; das linke, ohne Pigment, ist schematisch. Vergr. 750 fach.

Fig. 63. Dessgl., Schnitt durch die Krystallkegelzellen, etwa senkrecht zur Augenachse. Vergr. 750 fach.

Fig. 64 *a* u. *b*. Dessgl., Querschnitte durch zwei Ommen, *a*, durch die vier distalen Sehzellen, *b*, durch die drei proximalen Sehzellen (neben denen die Nervenfortsätze der distalen Zellen im Quer- oder Schrägschnitt sichtbar sind). Vergr. 750 fach.

Fig. 65. *Orchesella rufescens*, Medianschnitt durch ein Omma. Vergr. 750 fach.

Fig. 66. Dessgl., Schnitt senkrecht zur Augenachse durch die Corneazellen. Vergr. 750 fach.

Fig. 67. *Machilis* sp., Medianschnitt durch das linke und drei Ommen des rechten Komplexauges; die letzteren und die Scheidewand zwischen den beiden Augen (*sw*) sind pigmentirt gezeichnet. Vergr. 165 fach.

Fig. 68. Dessgl., Längsschnitt durch zwei Ommen, von denen das linke ohne Pigment dargestellt ist. Vergr. 400 fach.

Fig. 69 *a—e*. Dessgl., Querschnitte durch ein bzw. mehrere Ommen, in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile *A—E* an Fig. 68. *a*, durch die corneagenen Zellen, *b*, durch die Kerne der Krystallkegelzellen, *c*, durch den Krystallkegel und die umgebenden Pigmentzellen, *d* und *e*, durch die Retinula. Vergr. 700 fach.

Fig. 70. Dessgl., Längsschnitt durch eine Retinula. Vergr. 700 fach.

Fig. 71. Dessgl., Schrägschnitt durch eine Retinula, auf dem der Übergang der Schaltfibrillen in Neurofibrillen des Zellkörpers sichtbar ist. Vergr. 700 fach.

Tafel XX.

Fig. 72. *Periplaneta orientalis*, Medianschnitt durch ein Omma, nach Entfernung des Pigments. Vergr. 700 fach.

Fig. 73 *a* u. *b*. Dessgl., Querschnitte durch eine Retinula (ohne Pigment), *a*, durch die Kerne der vier distalen Sehzellen und die Spitze des Krystallkegels; *b*, durch die Kerne der drei proximalen Sehzellen. Vergr. 700 fach.

Fig. 74. *Aeschna*-Larve, Längsschnitt durch ein Stück der Retinula. Vergr. 800 fach.

Fig. 75. Dessgl., zwei Querschnitte durch Retinulae. Vergr. 800 fach.

Fig. 76 *a* u. *b*. *Sphinx ligustri*, *a*, Längsschnitt durch ein Stück der Retinula; *b*, eben solcher durch ein Stück eines Rhabdomers, bei dem das Zellplasma vom Stiftchensaum etwas abgehoben ist, wodurch die Neurofibrillen in ihm zum Vorschein kommen. Vergr. 900 fach.

Fig. 77 *a—c*. Dessgl., drei Querschnitte durch Ommen, *a*, in mittlerer Höhe des Rhabdoms, *b*, nahe über der Grenzmembran, *c*, unter der Grenzmembran, die Kerne der Sehzellen und die Nervenfasern (zusammen jedes Mal 8 im Querschnitt zeigend. Vergr. 900 fach.

Fig. 78 *a u. b*. *Sphinx euphorbiae*, Längsschnitte durch die Ommen im Bereich der Grenzmembran, um die Lage der Kerne der Sehzellen zu zeigen. Vergr. 350 fach.

Fig. 79. *Macroglossa stellatarum*, Medianschnitt durch drei Ommen des Komplexauges, kombinirt; die linke Seite des Schnittes ist ohne Pigment dargestellt, das Tracheentapetum ist nicht eingezeichnet. Vergr. 300 fach.

Fig. 80 *a—f*. Dessgl., Querschnitte durch die Ommen in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile *A—F* in Fig. 79. Vergr. 900 fach.

Fig. 81. Dessgl., Längsschnitt durch den kernhaltenden Theil der Sehzellen und die Schaltmembran. Vergr. 900 fach.

Fig. 82. *Plusia gamma*, Medianschnitt durch drei Ommen des Komplexauges, kombinirt; die linke Seite des Schnittes ist ohne Pigment dargestellt. Vergr. 380 fach.

Fig. 83 *a—e*. Dessgl., Querschnitte durch ein bzw. mehrere Ommen, in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile *A—E* in Fig. 82. Vergr. 750 fach.

Fig. 84. *Dytiscus marginalis*, Querschnitt durch einige Retinulae des Komplexauges, und zwar durch den proximalsten Theil der Rhabdome. Vergr. 820 fach.

Fig. 85. Dessgl., dünnste Querschnitte durch Retinulae, die Zusammensetzung der Rhabdomeren aus Stiftechen zeigend. Vergr. 900 fach.

Fig. 86. Dessgl., Längsschnitt durch den proximalen Theil einer Retinula und deren Nerven, ohne Pigment. Vergr. 800 fach.

Fig. 87 *a—d*. Dessgl., Querschnitte durch den proximalen Theil einer Retinula und deren Nerven, ohne Pigment, in der Höhe der entsprechend bezeichneten Pfeile *A—D* in Fig. 86. Vergr. 800 fach.

Fig. 88 *a u. b*. *Palaemon squilla*, Stücke von Medianschnitten durch die Retinula, ohne Pigment. *a*, von einer seitlicheren Retinula. *b*, aus der Mitte des Auges. Vergr. 900 fach.

Fig. 89. Dessgl., Querschnitt durch die Retinula. Vergr. 900 fach.

Fig. 90. *Squilla mantis*, Querschnitt durch die Retinula. Vergr. 800 fach.

Tafel XXI.

Fig. 91. *Oniscus murarius*, Querschnitt durch die Retinula, ohne Pigment. Vergr. 400 fach.

Fig. 92 *a—c*. Dessgl., Querschnitte durch einzelne Sehzellen, ohne Pigment. Vergr. 900 fach.

Fig. 93. Dessgl., Medianschnitt durch eine Sehzelle. Vergr. 900 fach.

Fig. 94. *Aega* sp., Medianschnitt durch zwei Ommen, etwas schematisch; das rechte ohne Pigment; im linken geht der Schnitt durch die Retinula etwas seitlich. Vergr. 270 fach.

Fig. 95. Dessgl., Querschnitt durch eine Retinula, eine Zelle mit, die andern ohne Pigment. Vergr. 270 fach.

Fig. 96. Dessgl., Medianschnitt durch eine Sehzelle, kombinirt. Vergr. 700 fach.

Fig. 97. *Euscorpis europaeus*, Längsschnitt durch zwei Gruppen von Sehzellen aus dem Medianauge. Vergr. 800 fach.

Unters. über die Organe der Lichtempfind. bei niederen Thieren. VII. 473

Fig. 98 *a* u. *b*. Dessgl. Querschnitte durch eine Sehzellgruppe, *a*, durch den distalen, *b*, durch den proximalen Theil des Rhabdoms. Vergr. 800 fach.

Fig. 99. Dessgl., Schnitt durch ein Seitenauge senkrecht zur Augenachse, um die Gruppierung der Sehzellen zu zeigen. Vergr. 500 fach.

Fig. 100. *Steatoda bipunctata*, Querschnitt durch die »Stäbchen« des Hauptauges. Vergr. 700 fach.

Fig. 101. Dessgl., Längsschnitt durch die »Stäbchen« des Hauptauges. Vergr. 900 fach.

Fig. 102. Dessgl., Längsschnitt durch zwei »Stäbchen« eines Nebenauges; der Zellkörper geht distal (nach oben) zum kernhaltigen Theil der Zelle, proximal (nach unten) zur Nervenfasern. Vergr. 900 fach.

Fig. 103. *Latrodectes* sp., Querschnitt durch die »Stäbchen« eines Nebenauges; das muldenartig gewölbte Tapetum (*ta*) ist zweimal getroffen. Vergr. 700 fach.

Fig. 104. *Lycosa* sp., Querschnitt durch die »Stäbchen« eines Nebenauges. Vergr. 900 fach.

Fig. 105. *Epeira diademata*, Querschnitt durch ein Rhabdom (?) des Hauptauges. Vergr. 900 fach.

Fig. 106. Dessgl., Längsschnitte durch drei Rhabdomgruppen (?) des Nebenauges; die Zellkörper gehen distal zum kernhaltigen Theil der Zelle, proximal zum Nervenfortsatz, durch Lücken des Tapetums (*ta*). Vergr. 900 fach.



Fig. 1.



Fig. 2.

schz

Fig. 3.

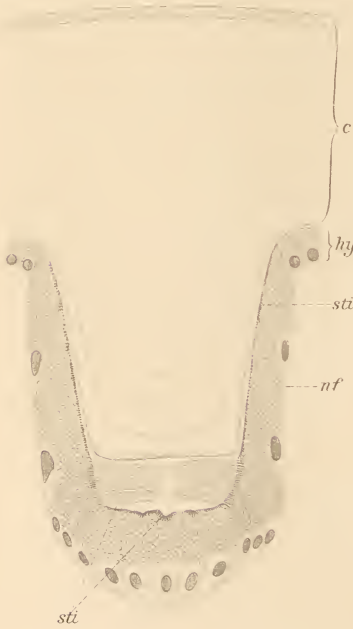


Fig. 7.

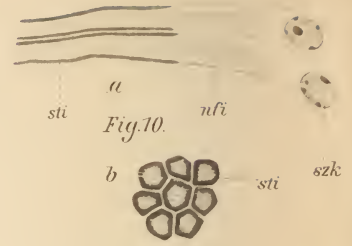
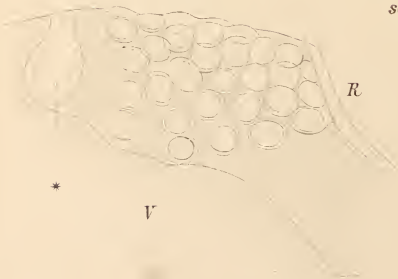


Fig. 4.

Fig. 10.

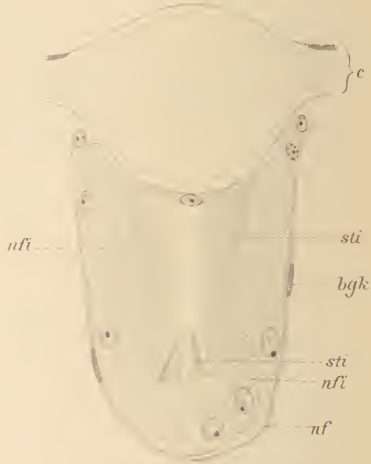


Fig. 6.

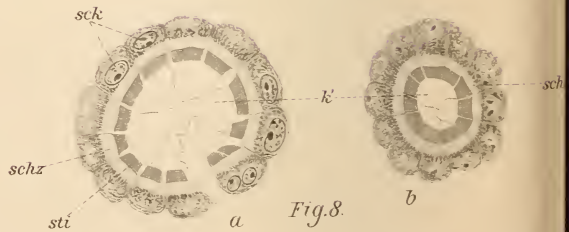
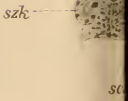
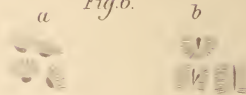


Fig. 8.

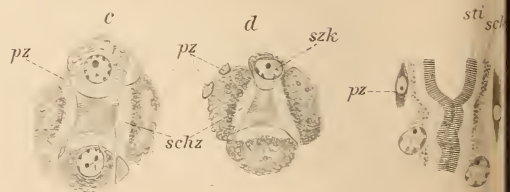




Fig. 13.



Fig. 14.

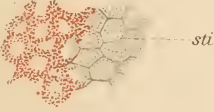


Fig. 16.



Fig. 15.



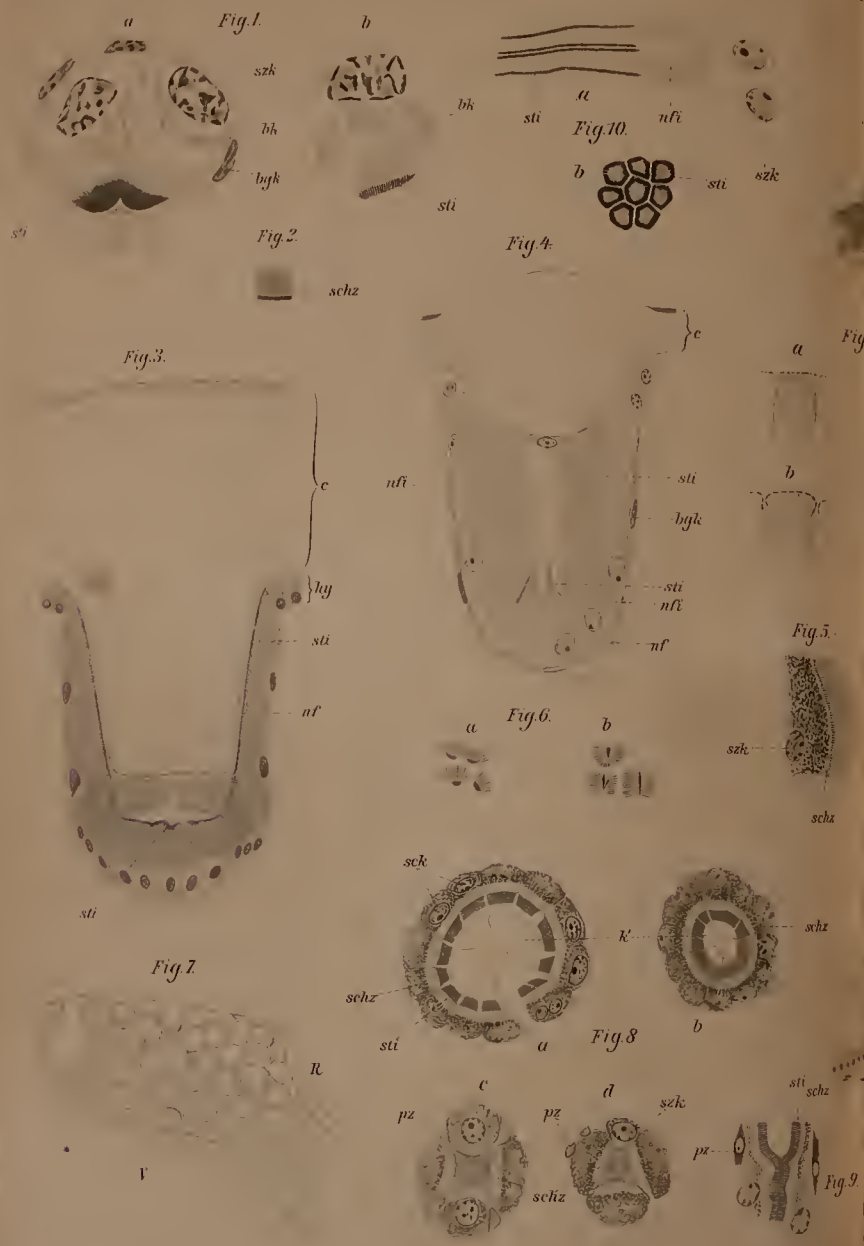


Fig. 17.

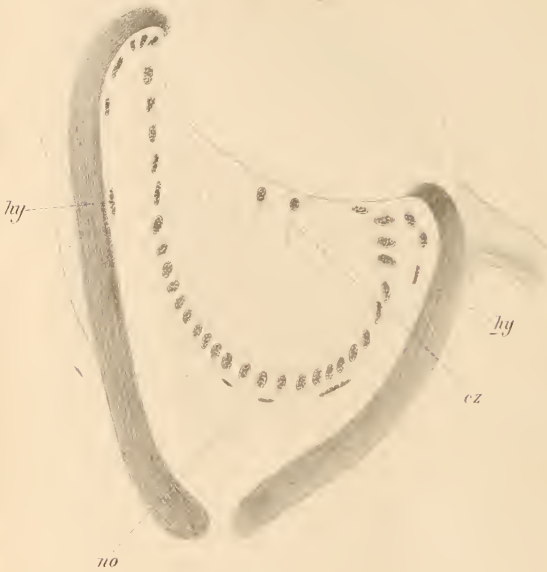


Fig. 18.



Fig. 19.

stau



Fig. 20.

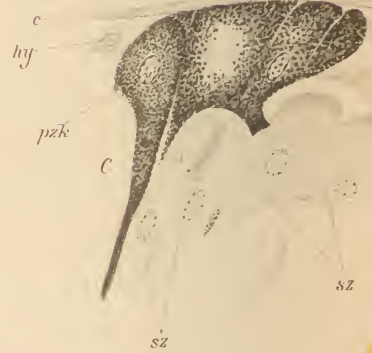


Fig. 22.

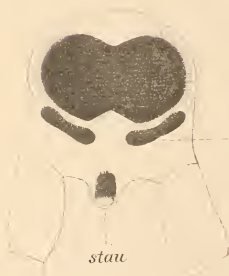


Fig. 24.



Fig. 25.

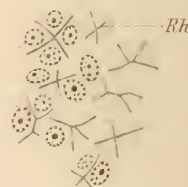


Fig. 29.

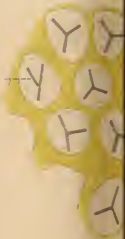


Fig. 23.



Fig. 33.

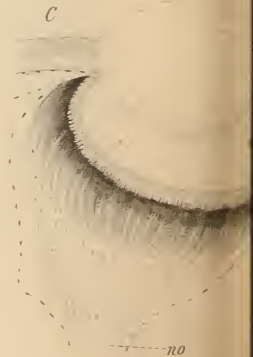


Fig. 26.



Fig. 28.



Fig. 30.



Fig. 32.

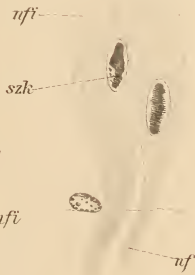


Fig. 27.

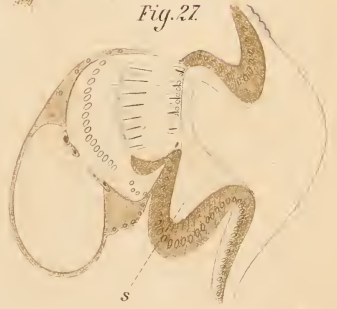


Fig. 31.

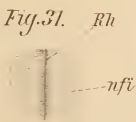


Fig. 34.

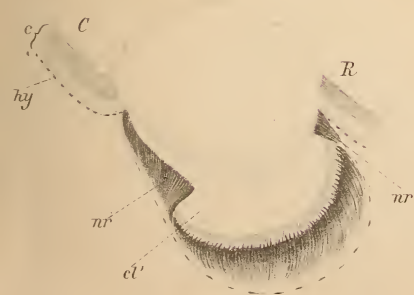


Fig. 36.

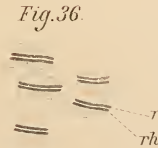


Fig. 35.

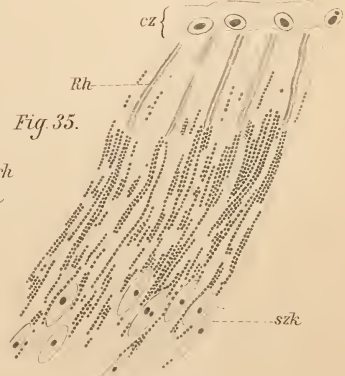


Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 21.



Fig. 20.



Fig. 26.



Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 29.

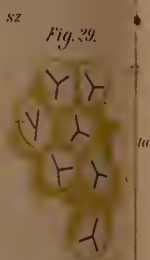


Fig. 28.



Fig. 30.



Fig. 32.



Fig. 27.

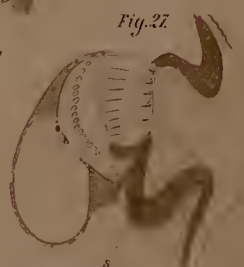


Fig. 23.



Fig. 33.



Fig. 34.

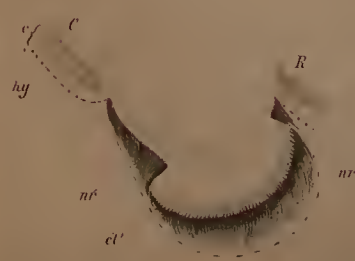


Fig. 36.



Fig. 35.



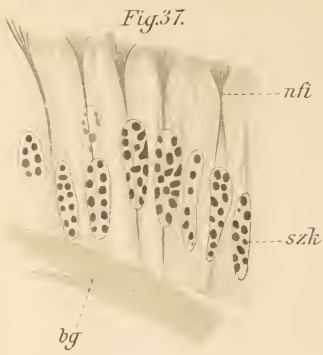


Fig. 37.

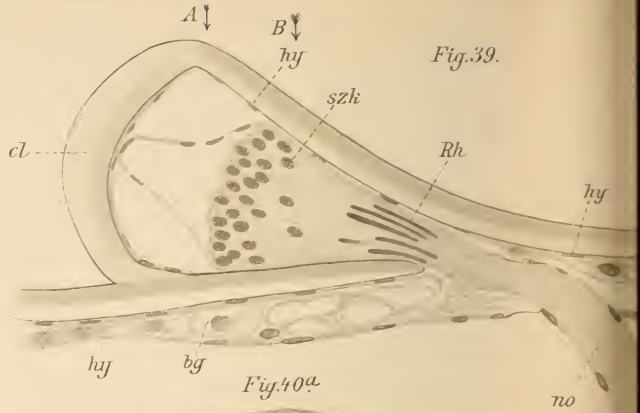


Fig. 39.

Fig. 38.

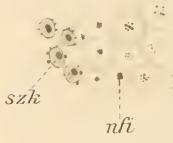


Fig. 41.



Fig. 42.

Fig. 43.

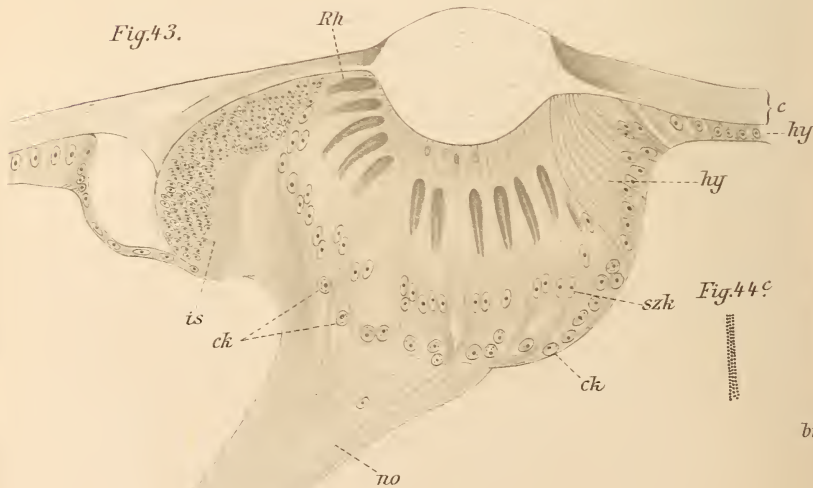


Fig. 40a



Fig. 40b

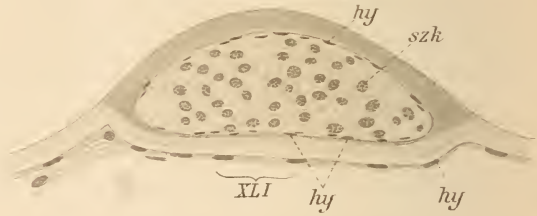


Fig. 44a

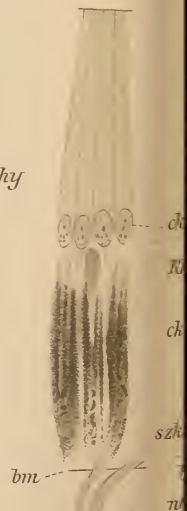


Fig. 44c

Fig.45.

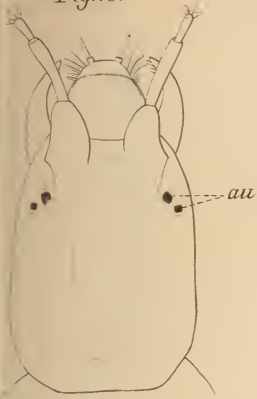


Fig.46^a

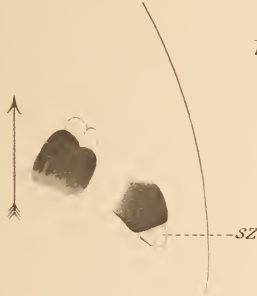


Fig.48.

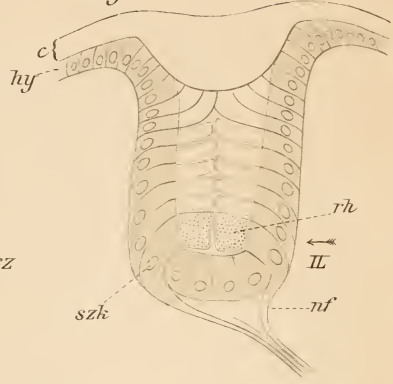


Fig.47.

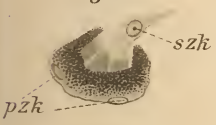


Fig.46^b



Fig.49.

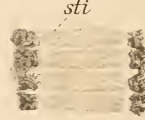


Fig.50.



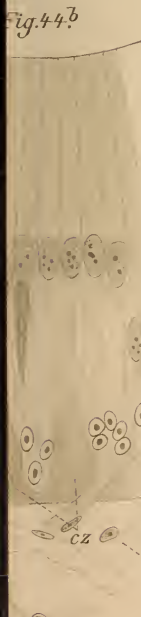
Fig.52.



Fig.54.



Fig.53.



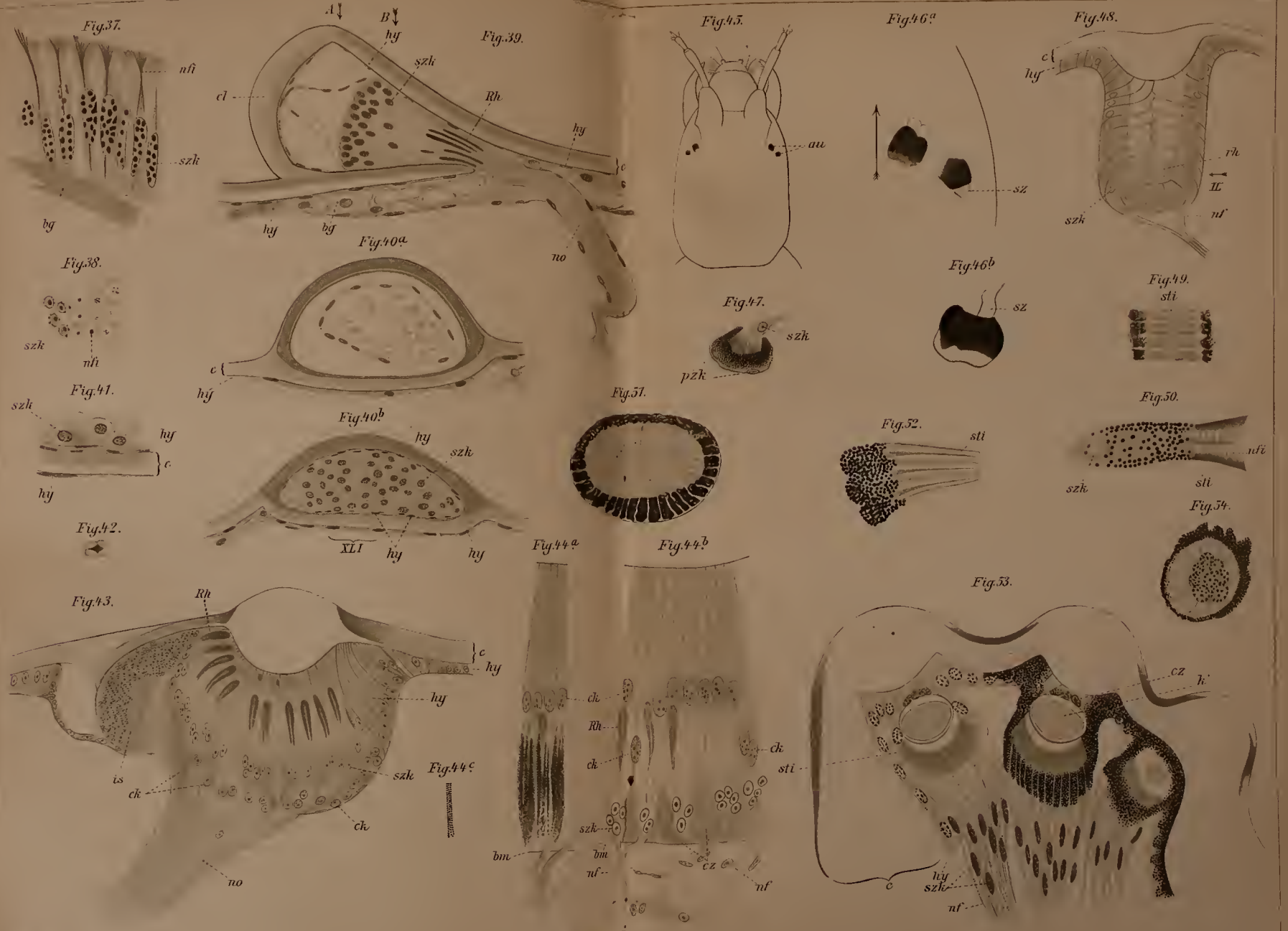


Fig. 55.

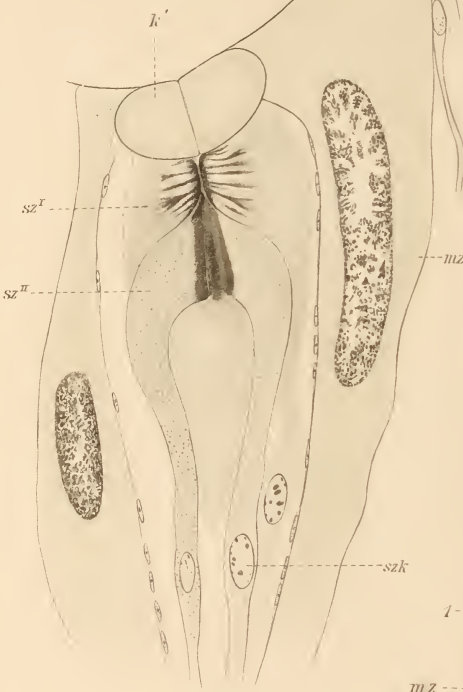


Fig. 58.

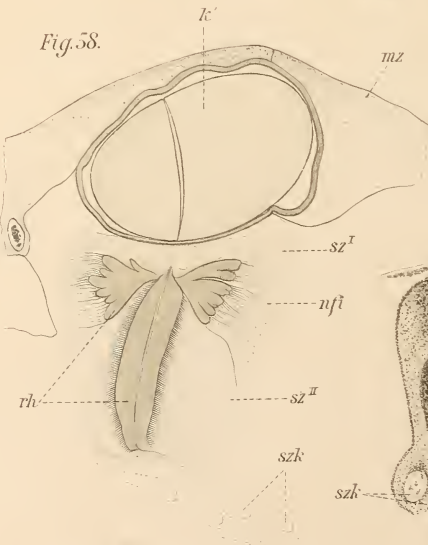


Fig. 56^a

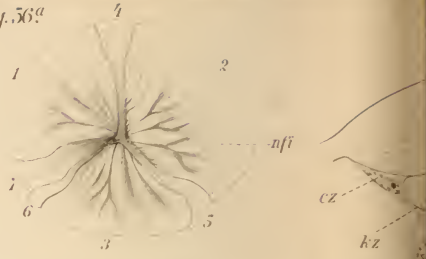


Fig. 56^b

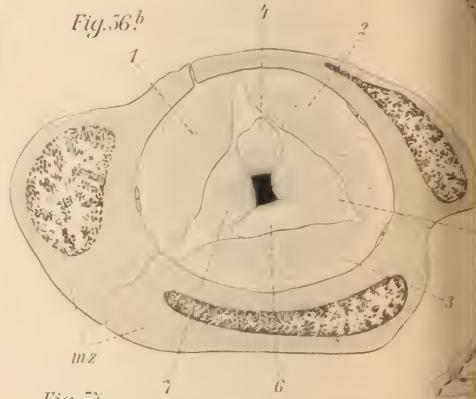


Fig. 57.

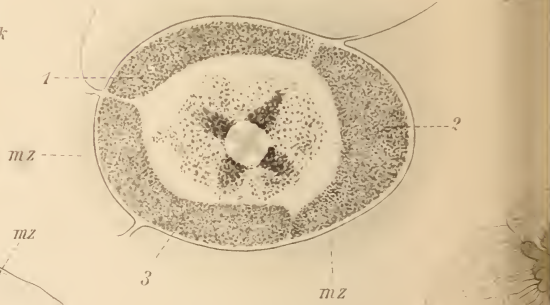


Fig. 59.



Fig. 62.

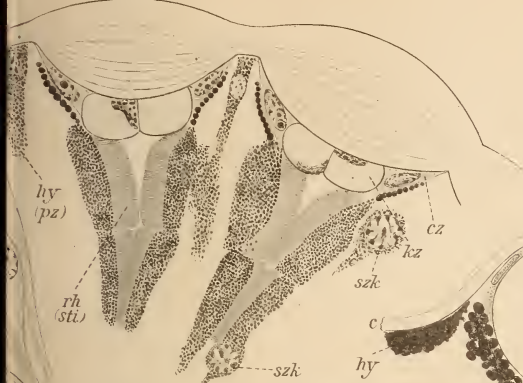


Fig. 63.



Fig. 64^a



Fig. 65.



Fig. 61^b



Fig. 61.

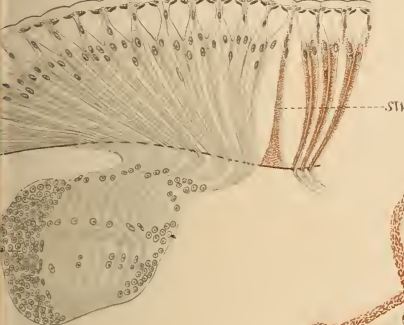


Fig. 66.



Fig. 69^a

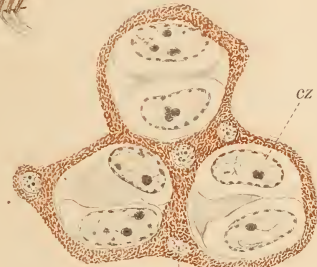


Fig. 68.

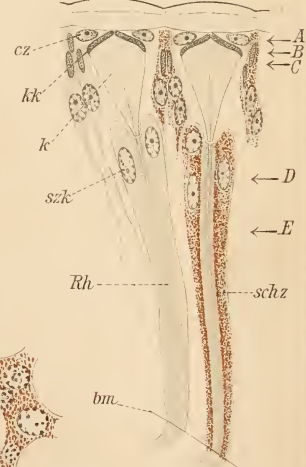


Fig. 71.

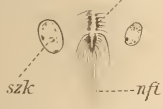


Fig. 69^b

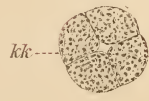


Fig. 61^a



Fig. 70.

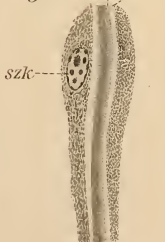


Fig. 69^c

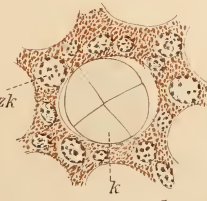


Fig. 69^d



Fig. 69^e



Fig. 61^b



Fig. 72.

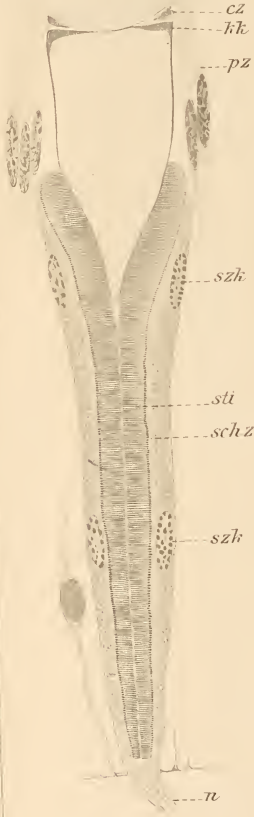


Fig. 76.

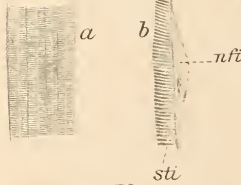


Fig. 78.

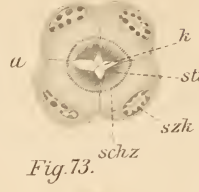
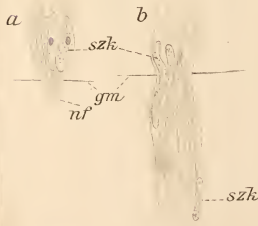


Fig. 74.

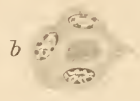


Fig. 75.



Fig. 77a.



Fig. 77b.



Fig. 77c.

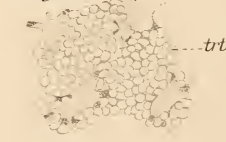


Fig. 77d.



Fig. 79.



Fig. 80a.



Fig. 80b.



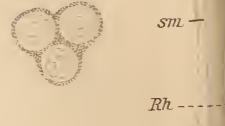
Fig. 80c.



Fig. 80e.



Fig. 80f.



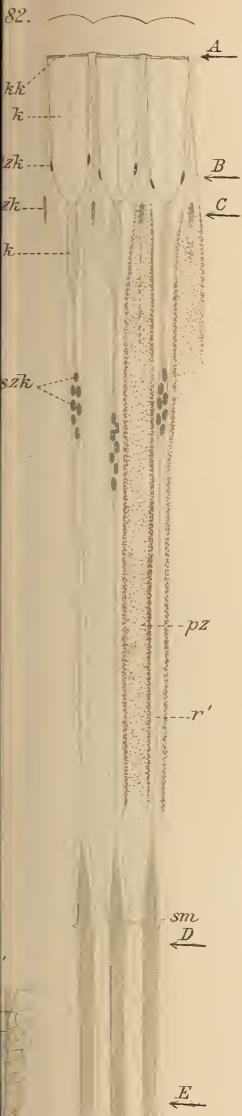


Fig. 83.



Fig. 83c

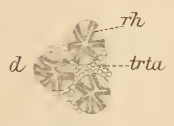
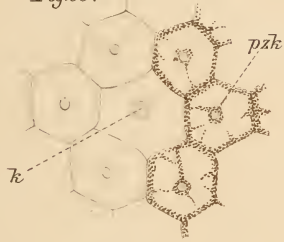


Fig. 83.

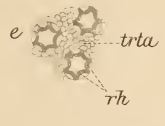


Fig. 87c



Fig. 87.

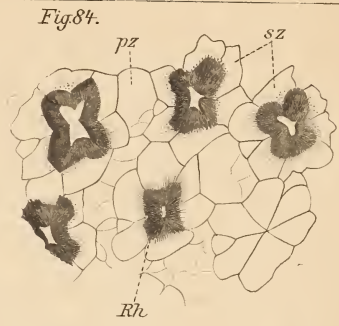
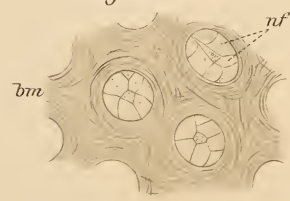
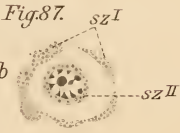


Fig. 84.

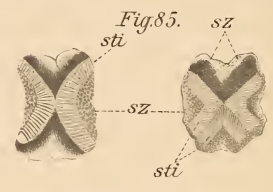


Fig. 85.

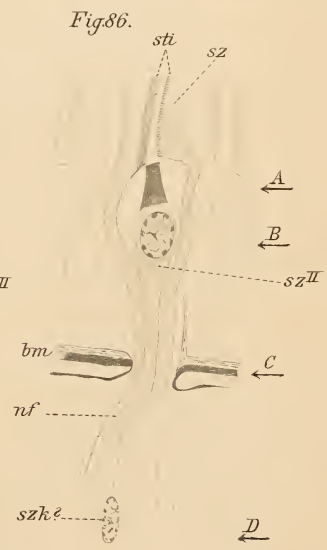


Fig. 86.

Fig. 87d



Fig. 88a

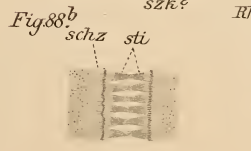


Fig. 88b

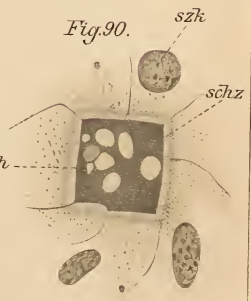


Fig. 90.

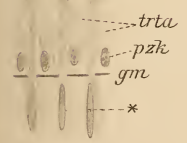


Fig. 89.



Fig. 72.

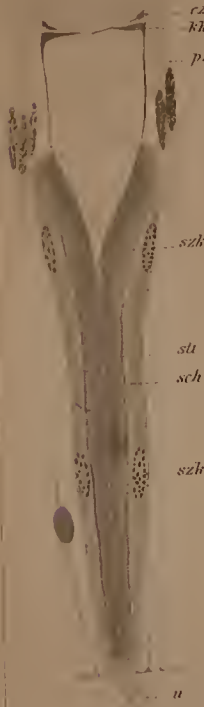


Fig. 79.

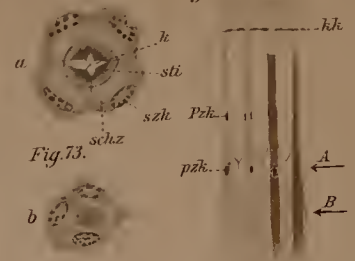


Fig. 74.

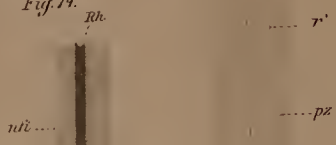


Fig. 75.



Fig. 77a.



Fig. 77b.

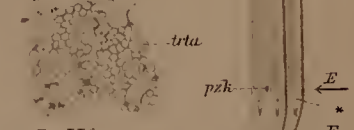


Fig. 77c.



Fig. 80a.

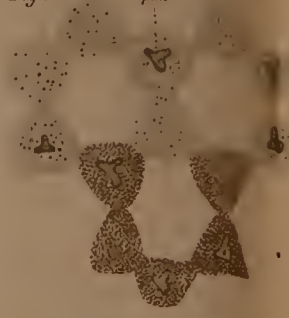


Fig. 80b.



Fig. 80c.



Fig. 80e.

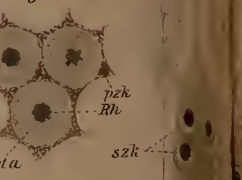


Fig. 80f.

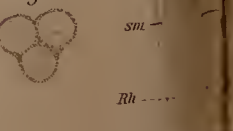


Fig. 82.

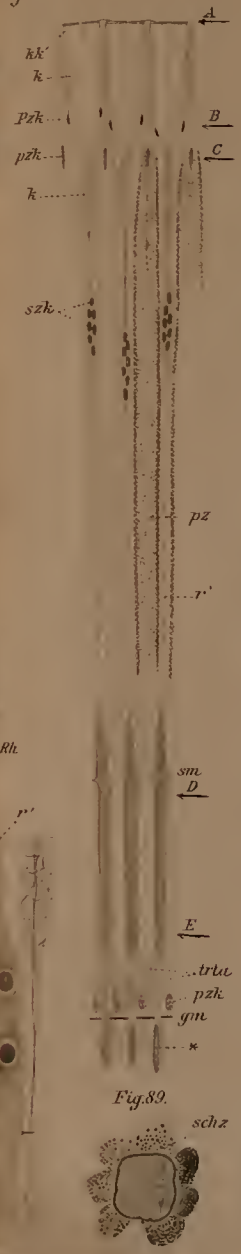


Fig. 83.



Fig. 83c.

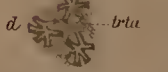


Fig. 83.



Fig. 83.

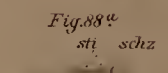
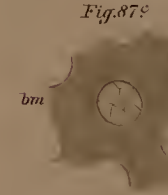


Fig. 84.



Fig. 84.

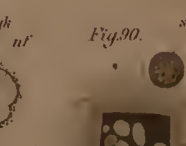
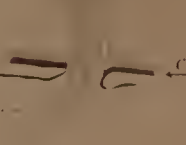
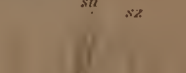


Fig. 91.



Fig. 92^a
schz



pl

Fig. 92.

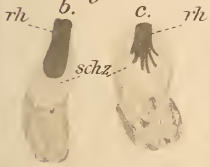


Fig. 97.



Fig. 91.



Fig. 93.



Fig. 94.

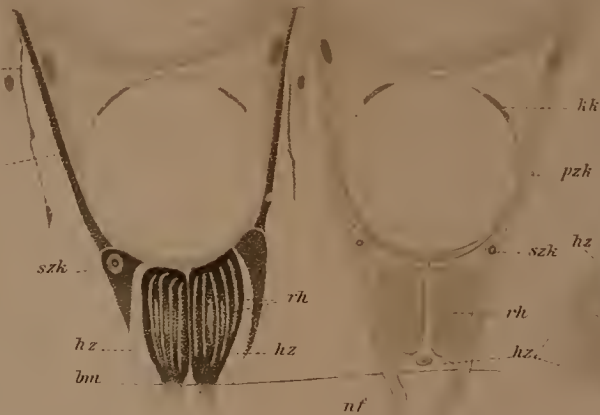


Fig. 92^a

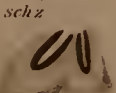


Fig. 92^b

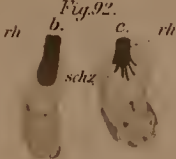


Fig. 97.



Fig. 98.



Fig. 99.

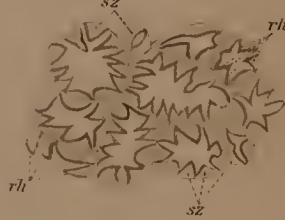


Fig. 96.

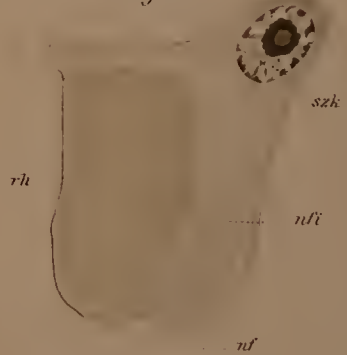


Fig. 100.



Fig. 101.

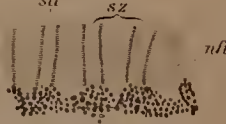


Fig. 102.



Fig. 103.



Fig. 104.

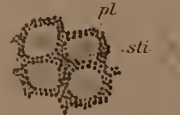


Fig. 106.

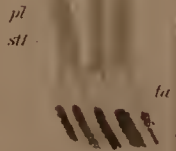


Fig. 105.

