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

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines.

Von

Dr. **Richard Hesse,**

a. o. Professor an der Universität Tübingen.

Mit Tafel XXXV und 7 Figuren im Text.

Hiermit bringe ich die vorliegenden Untersuchungen über die Sehorgane der Wirbellosen[1] zu einem vorläufigen Abschluss. Einen Abschluss nenne ich es, weil ich dem beigebrachten thatsächlichen Material hier eine allgemeine Schlussbetrachtung folgen lasse, in der ich aus dem, was von Anderen und mir selbst ermittelt ist, dasjenige zusammenfasse, was mir allgemeinere Bedeutung zu haben scheint, das hervorhebe, was Gemeinsames bei den Sehorganen verschiedener Thiere gefunden ist, und schließlich eine vergleichende Zusammenstellung, eine »Eintheilung« der Sehorgane liefere, welcher ich einige Folgerungen und Betrachtungen anfüge. Für mich ist dieser Abschluss nur ein vorläufiger; denn es sind mir im Verlauf dieser Untersuchungen so viele Fragen von Interesse aufgestoßen, dass ich es noch nicht vermag, mich von dem Studium der Sehorgane abzuwenden. Für Andre ist überhaupt hiermit kein Abschluss gegeben; ich hoffe sogar, dass ich für den Einen oder Anderen den Anstoß zu einem Anfang gebe, indem er unter den Gesichtspunkten, die in diesen Abhandlungen die leitenden sind, an die Untersuchung anderer Sehorgane herantritt und durch seinen Widerspruch oder seine Zustimmung beiträgt zur Klärung der hier behandelten Fragen. Nur durch das Zusammenarbeiten Vieler kann die Fülle des Materials bewältigt, die Menge der Fragen beantwortet werden, und je mehr

[1] Ich werde auf die früheren Abhandlungen dieser Reihe der Einfachheit wegen stets nur durch die eingeklammerte betreffende Nummer, z. B. (III), Bezug nehmen.

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

Forscher sich in das Studium der Sehorgane vertiefen, um so mehr steigt die Aussicht, dass wir in absehbarer Zeit eine vollkommenere Übersicht über dies Organsystem bekommen — denn jetzt klaffen noch überall Lücken. Besonders freudig wäre es zu begrüßen, wenn auch die Physiologen sich mehr als bisher der Untersuchung dieser Organe bei den wirbellosen Thieren annehmen wollten.

Zunächst gebe ich hier noch einige von einander ganz unabhängige Sonderuntersuchungen über die Sehorgane der Naideen, der Chätognathen und die schon vielfach bearbeiteten, aber bisher nur ungenügend verstandenen Gastropodenaugen. Im zweiten Abschnitt werde ich dann über die recipirenden Endorgane der Sehzellen und über die Rolle des Pigments in den Sehorganen zu sprechen haben und dann eine Eintheilung dieser Organe versuchen. Schließlich folgen noch einige phylogenetische Betrachtungen; ich erwarte nicht, dass diese von allen Lesern gebilligt werden: wenn der Eine sie zu weit gehend findet, wird der Andere vielleicht umgekehrt eine genügende Ausdeutung der Thatsachen vermissen. Ich selbst lege mehr Werth auf die negative als auf die positive Seite dieser Auseinandersetzungen. In vielen Punkten scheitert auch hier der Versuch größerer Exaktheit an der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der Receptionsorgane überhaupt, nicht bloß der Sehorgane.

1. Weitere Thatsachen.

A. Die Sehorgane von Stylaria lacustris L.

Die Organe, welche sich als dunkle Punkte zu beiden Seiten des Vorderendes vieler Naideen abheben, sind schon frühzeitig von den Beobachtern als Augen angesehen worden. Roesel von Rosenhof hält sie für solche; Schäffer findet sie den Augen ähnlich, wagt jedoch nicht, sie geradezu für solche zu erklären. O. F. Müller äußert die Ansicht, dass bei Egeln, Naiden und Plattwürmern die dunklen Punkte im Vordertheile des Körpers dem Sehen dienen, und begründet dies mit ihrer Lage am vorderen Körperende, mit ihrer bei der gleichen Art konstanten Größe und Zahl, mit ihrer genauen Ähnlichkeit mit den Augen vieler Arthropoden, und mit dem Bestreben vieler der genannten Thiere, den Theil ihres Körpers, der diese Punkte trägt, dem Licht auszusetzen. Gruithuisen lässt die Augenpunkte aus einer kleinen Menge schwarzen Pigmentes bestehen, das in das empfindliche Parenchym eingebettet ist. Dagegen will Treviranus sie nicht als Augen anerkennen.

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

Gruithuisen's citirte Angabe über den Bau dieser Organe dürfte der erste Versuch einer anatomischen Analyse sein, freilich kein glücklicher. Mehr neuerdings hat Vejdovský (1884) dieselben, allerdings nicht auf Schnitten, untersucht, und erkennt an ihnen außer dem Pigmentfleck meist einen lichtbrechenden Körper, über dessen wechselnde Beschaffenheit bei den verschiedenen Arten er Angaben macht; er führt ferner aus, dass sie auf den Epiblast beschränkt sind und nur aus einer, höchstens aus zwei Zellen bestehen. Ihre Verbindung mit dem Gehirn ist ungemein schwierig nachzuweisen. Vejdovský's Annahme jedoch, dass sie von den nervösen Elementen der lateralen Ganglienstränge versorgt seien — was er in einem Falle, bei *Slavina appendiculata*, durch Beobachtung bekräftigen zu können glaubt — ist desshalb hinfällig, weil jene »Ganglienstränge« nicht die Rolle spielen, die Vejdovský ihnen zuschrieb, sondern nichts Anderes sind als die neben einander liegenden, den Kern enthaltenden Plasmasäcke der Ringmuskelzellen, wie ich früher (1894) nachgewiesen habe und was seitdem vielfach bestätigt wurde. — Die zutreffendste Beschreibung stammt von Carrière (1885), der die Sehorgane von *Nais* auf Schnitten untersuchte. Er unterscheidet an ihnen zwei Arten von Zellen: 1) eine Anzahl kleiner, kugelförmiger, in der Peripherie blauschwarz pigmentirter Zellen, welche zusammen die Form einer länglich viereckigen, sehr flachen, senkrecht gestellten Schale bilden, so dass man bei der Ansicht von oben nur die Kante, bezw. den optischen Querschnitt derselben sieht: diese hält er für die lichtempfindenden Zellen. Dazu kommen 2) einige wenige große, klare, stark bikonvex gewölbte Zellen mit großem runden Kern, welche vor jenen liegen; sie sollen den dioptrischen Theil des Auges bilden.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Stylaria lacustris* L. (= *Nais proboscidea* Müll.). — Von verschieden konservirten Exemplaren bewährten sich wiederum am besten die mit Sublimat-Eisessig behandelten; die Färbung geschah nach Heidenhain's Eisenhämatoxylinmethode, welche mir ermöglichte Dinge zu erkennen, die mir in den einfach mit Karmin oder Hämatoxylin gefärbten Präparaten verborgen geblieben waren.

Das Sehorgan von *Stylaria* liegt, wie es Vejdovský angiebt, ganz in der Epidermis, ohne dass dieselbe an dieser Stelle eine Verdickung aufwiese; auch die Cuticula zieht unverändert über die Stelle hinweg und zeigt nur eine schwache Einziehung, wie auch auf Carrière's Abbildung zu sehen ist. Ein solches Organ besteht aus

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

fünf bis sechs großen, unpigmentirten Zellen und einer größeren Anzahl von Pigmentzellen. Die ersteren — wir wollen sie gleich, entgegen der Deutung Carrière's, als Sehzellen bezeichnen, wofür die Begründung erst weiter unten gegeben werden kann — stehen über einander in fast senkrechter Richtung, so dass auf Vertikalschnitten durch das Thier, sowohl sagittalen (Fig. 2) wie queren (Fig. 3), alle diese Zellen getroffen werden, auf horizontalen jedoch jedes Mal nur eine (Fig. 1). Die Pigmentzellen bilden um das Packet der Sehzellen auf der caudalen und proximalen Seite eine Hülle, lassen also dem Licht von der rostralen und distalen Seite her Zutritt zu diesen. Sie sind, mit Ausnahme des Kernes, ganz von Pigmentkörnern erfüllt. Die caudaler gelegenen gleichen den benachbarten Epidermiszellen in Gestalt und Größe (Fig. 1) und reichen bis an die Cuticula heran; die weiter rostral stehenden sind kürzer, und stoßen mit ihren distalen Enden an die Sehzellen. Die Kerne der Pigmentzellen liegen theils in der Höhe der Kerne der Epidermis- und Sehzellen (Fig. 2 *pzk*), theils weiter proximal (Fig. 1). Der Grund, wesshalb Carrière diese pigmentirten Zellen für lichtrecipirende Zellen ansah, liegt offenbar hauptsächlich in ihrer flächenhaften Anordnung hinter den großen hellen Zellen; es ist das in Übereinstimmung mit seiner Deutung des Clepsine-Ocells, die schon längst als unhaltbar erkannt ist. Jedoch konnte ich weder Nervenfasern noch stäbchenartige Bildungen oder dergleichen an ihnen erkennen, und außerdem sprechen meine Befunde an den großen hellen Zellen gegen eine solche Auffassung.

Diese letzteren, die Sehzellen, übertreffen die indifferenten Zellen der Epidermis bedeutend an Größe. Die Cuticula berühren sie nur an einer ganz beschränkten Stelle; von vorn und hinten biegen sich dem entsprechend die Epidermis- bezw. Pigmentzellen über sie her (Figg. 1 und 3). Der Kern dieser Zellen liegt etwa in gleicher Höhe wie bei den Epidermiszellen; er ist größer als bei jenen und im Ganzen dick linsenförmig, wie ein Vergleich der drei senkrecht zu einander geführten Durchschnitte Figg. 1—3 *szk* zeigt; wie die Kerne der Epidermiszellen hat er ein deutliches Kernkörperchen. Jede der Zellen zieht sich an ihrer basalen (proximalen) Seite in eine Faser aus (Fig. 1 *nf*), die ich zwar in der Basis der Epidermis nur auf eine kurze Strecke verfolgen kann, die ich aber doch für eine Nervenfaser halte. Das ist ein Grund, diese Zellen im Gegensatz zu Carrière für Sehzellen zu erklären. In der Nähe des Ocells sehe ich jederseits von dem Schlundkonnektive aus ein Nervenbündelchen in die Körperwand eintreten: dieses dürfte der Sehnerv sein.

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

In dem Plasma der Sehzellen bemerken wir noch einige Differenzirungen: caudal und distal vom Kern, also gegen die Pigmentwand und Cuticula, liegt regelmäßig ein länglich ovaler, wohlumgrenzter Körper (Figg. 1 und 2 *ph*) von geringerer Färbbarkeit als das übrige Plasma. Ich kann diese Bildungen nur in Vergleich stellen mit den ähnlich gestalteten Gebilden in den muthmaßlichen Sehzellen der Lumbriciden (*I*), welche ich dort als Binnenkörper bezeichnet habe; ich bringe den neuen Ausdruck Phaosom dafür in Vorschlag, über den ich weiter unten mich noch näher auszusprechen habe. Es ist jedenfalls nicht unwichtig, dass das Phaosom der Pigmentwand nahe anliegt, also ähnlich orientirt ist wie die lichtrecipirenden Endorgane, die Stiftchensäume, in den invertirten Pigmentbecherocellen der Turbellarien. Durch diese Lage wird die optische Isolirung des Gebildes vollkommener.

Auf der anderen (rostralen) Seite des Kernes finden wir eine Anzahl heller Vacuolen, in denen sich kein färbbarer Inhalt erkennen lässt (Figg. 1 und 2 *v*); sie sind von einander und von der Zelloberfläche nur durch dünne Plasmahäutchen getrennt. In ihrer Gestalt wechseln sie mannigfach, und ihre Ausbildung ist bei den verschiedenen Zellen nicht gleich. Es sind dies offenbar die hellen, stark lichtbrechenden Theile der Sehzellen, die man bei Betrachtung des unverletzten Thieres aus der Pigmentschale herausschauen sieht und welche Vejdovský als »Glaskörper« bezeichnet; die wechselnde Ausbildung, die wir bei ihnen treffen, stimmt auch zu dem, was Vejdovský von dem »Glaskörper« angiebt. Ich glaube, dass die Deutung als lichtbrechendes Gebilde wohl richtig ist, und ich würde nicht zögern den Namen »Glaskörper« dafür zu wählen, wenn ich nicht fürchtete, die Verwirrung, die an diese gar zu oft gebrauchte Bezeichnung anknüpft, nur noch zu mehren; bezeichnen wir sie also einfach als accessorische Vacuolen. Es ist allerdings etwas Ungewöhnliches, dass die Sehzellen zugleich die Ausbildung eines lichtbrechenden Körpers übernehmen; aber es ist eine solche Leistung nicht unverträglich mit der übrigen Funktion einer solchen Zelle; gar wohl ließe sich denken, dass bei den Sehzellen der invertirten Pigmentbecherocellen bei Plathelminthen, die ja durch ihre starke Lichtbrechung die Beobachter zur Deutung als Linsen verführten, der aus dem Pigmentbecher hervorragende Theil der Sehzellen eine solche Nebenfunktion hätte. Beer (1901) hat ebenfalls diese Möglichkeit schon in Erwägung gezogen und meint, es »wäre daran zu denken, dass« in den Photirzellen »durch die etwaige accidentelle Kollektiv-

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

wirkung für Strahlen aus einem minder stark brechenden Medium solche auf die zuhinterst liegenden, vielleicht zunächst lichtumsetzenden Theile« der Zelle »koncentrirt werden könnten.«

Damit, dass wir in den Sehzellen dieses Organs, das wegen seiner Lage, seiner Pigmentirung und der Konstanz seines Vorkommens von den meisten Forschern als Sehorgan angesehen wird, Phaosomen auffinden, die an jene in den vermuthlichen Sehzellen der Lumbriciden erinnern, haben wir wiederum eine Stütze gefunden für meine Annahme, dass diese sonderbaren Zellen bei den Regenwürmern lichtrecipirend sind, eine Stütze, die um so werthvoller ist, als bei der Verwandtschaft der Naideen mit den Lumbriciden eine ähnliche Ausbildung der lichtrecipirenden Zellen in beiden Familien ohnedies mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu erwarten war. Das Fehlen der lichtbrechenden Vacuolen in den fraglichen Zellen der Lumbriciden berührt die Vergleichbarkeit eben so wenig wie das Fehlen des Pigments.

Früher (III) habe ich mich bei der Diskussion der Bedeutung jener muthmaßlichen Sehzellen bei den Lumbriciden auf deren Ähnlichkeit mit den Sehzellen der Hirudineen berufen, indem ich das Gebilde, welches ich früher als Binnenkörper bezeichnete und jetzt Phaosom nenne, mit einer ähnlichen Bildung in diesen Sehzellen verglich. Ich möchte jetzt diese Vergleichung nicht mehr ohne Weiteres gelten lassen. Die Untersuchungen Prenant's (1900) legen die Annahme nahe, dass die Radiärzone Apáthy's, welche den Glaskörper oder die Vacuole der Hirudineensehzellen auskleidet, doch vielleicht eine größere Bedeutung hat, als ihr bisher zugewiesen wurde. Schon Apáthy (1897) erwähnt, dass diese Zone aus radiären »Stäbchen« besteht, zwischen denen sich eine feine Körnelung befinde, und dass sie mit der Wand der Vacuole im Zusammenhang bleibe, auch wenn der übrige Inhalt sich durch Schrumpfung von derselben abhebe. Prenant giebt nun an, dass die Zone nach außen von einer Reihe feiner, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbter Körperchen begrenzt wird, deren jedes zu einem »Stäbchen« gehört; er hält daher die »Stäbchen« für Cilien, jene Körperchen für Basalkörperchen und glaubt, dass hier ein intracellulärer, die Vacuole auskleidender Flimmersaum vorhanden sei. Mit Rücksicht auf die Funktion der Retinazellen vermuthet er in den Cilien sensible Organe. Ich möchte hier daran anknüpfen, dass in zahlreichen Stiftchensäumen von Sehzellen (Heteropoden, Arthropoden) sich an der Basis jedes Stiftchens eine basalkörperartige Bildung findet — als Basalknöpfchen habe ich

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

sie bezeichnet (VI, VII) — und dass man desshalb nicht auf bewegliche Cilien mit sensibler Nebenfunktion, sondern direkt auf sensible Organe, auf Stiftchen, schließen könnte, die hier einen intracellulären Stiftchensaum in einer »Stiftchensaumvacuole« bilden, eine Auffassung, die auch Th. Beer brieflich mir gegenüber geäußert hat. Bei einer solchen Deutung würden sich die Sehzellen der Hirudineen ungezwungen denen der Plathelminthen mit ihrem oberflächlichen Stiftchensaum anschließen lassen. Es wären dann auch die seltsamen Formen der gestreckten, verästelten oder durch wandständige Vorsprünge unvollkommen in Abtheilungen gesonderten Vacuolen, wie sie bei *Pontobdella*, *Branchellion* und *Piscicola* vorkommen, unserem Verständnis näher gerückt: der Erfolg aller dieser Gestalten ist eine Oberflächenvergrößerung der Vacuole, und damit eine Vermehrung der Zahl der Stiftchen, die in ihr Platz finden; damit würde vielleicht eine Erhöhung der Reizbarkeit eintreten, wie ja das Gleiche wahrscheinlich durch die oberflächliche Falten- und Fortsatzbildung an den Sehzellen von *Polyophthalmus* und *Armandia* (V, p. 484 f.) bewirkt wird. Von der Verbreitung der Stiftchen bei allen von mir (III) untersuchten Hirudineen habe ich mich durch Revision meiner Präparate überzeugt, und eben so finde ich nach neugefertigten Präparaten von *Hirudo* die Angaben Prenant's sehr wahrscheinlich.

Wenn ich trotzdem diese Auffassung der Radiärzone Apáthy's als Stiftchensaum nicht ohne Vorbehalt gebe, so geschieht das desshalb, weil bisher eine Verbindung der Stiftchen mit Neurofibrillen nicht nachgewiesen ist. Durch Apáthy's glänzende Untersuchungen ist ja bekannt, dass die Vacuole von einem Neurofibrillengitter umgeben ist; aber Apáthy erwähnt und zeichnet kein Bild, welches darauf hindeuten könne, dass hier eine solche Verbindung bestehe. Das ist bei der großen Deutlichkeit der Neurofibrillen in Apáthy's Präparaten allerdings ein schwer wiegender Einwand gegen unsere Deutung; aber auf der anderen Seite haben wir keine sichere Gewähr, dass die Imprägnation der Neurofibrillen dort eine vollständige ist, und wir möchten daher nicht ohne Weiteres auf eine Auffassung verzichten, durch welche so Mancherlei erklärt wird. Unter Vorbehalt also spreche ich die Vermuthung aus, dass in den Sehzellen der Hirudineen innere Stiftchensäume an der Peripherie einer »Stiftchensaumvacuole« vorhanden sind.

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

B. Die Sehorgane von Spadella hexaptera.

Die Anwesenheit von Sehorganen (Augenpunkten) bei den Chätognathen ist zwar schon lange bekannt. Aber nur selten sind dieselben zum Gegenstand genauerer Untersuchungen gemacht worden; wir finden ausführliche Angaben über sie nur in den monographischen Bearbeitungen dieser Thiergruppe durch Oskar Hertwig (1880) und durch Grassi (1883).

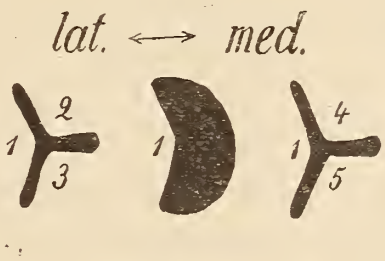
Hertwig giebt von dem Gebilde folgende Beschreibung: »Das zusammengesetzte Auge der Chätognathen stellt eine Kugel dar und besteht aus drei in einen central gelegenen Pigmentkörper eingebetteten bikonvexen Linsen, von denen eine jede an ihrer äußeren freien Fläche von einer epithelartig ausgebreiteten Schicht feiner cylindrischer Sehzellen, einer Retina, bedeckt wird. Das Epithel zerfällt in eine Stäbchen- und eine Körnerschicht, welche gegen einander scharf abgegrenzt sind, und von welchen die Stäbchen mit ihren peripheren Enden an die Linsenoberfläche anstoßen. Wegen der verschiedenen Lage der drei Linsen schauen die Stäbchenenden nach sehr verschiedenen Richtungen, zum Theil sogar nach der unteren Fläche des kugeligen Auges, an welcher der Sehnerv eintritt und sich ausbreitet. Das Auge ist vollständig in die Epidermis eingeschlossen und wird auch nach außen von einer Schicht abgeplatteter Epidermiszellen überzogen.« Nach dieser Schilderung hätte das Sehorgan hier einen Aufbau, wie wir ihn sonst bei solchen Organen nie treffen, und wir könnten uns von seiner Funktionsweise kaum eine Vorstellung machen: ein Sehorgan, bei dem in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls erst die Retina und dann erst die Linse kommt, bei dem die Linse in Pigment eingebettet liegt, die Retina aber den Lichtstrahlen allerseits ausgesetzt ist! — Grassi's Untersuchung bringt zwar einige Fortschritte; aber auch er kommt noch zu keinem klaren Verständnis des Aufbaus. Seine Untersuchungsergebnisse fasst er in folgender Weise zusammen (p. 70): »Das Auge besteht aus drei Retinulae mit nach außen gerichteter Konvexität: sie sind gleichsam drei Segmente einer unregelmäßigen Kugel. Jede Retinula besteht (von außen nach innen) aus einer Lage von (wahrscheinlich Stütz-) Zellen, aus einer zweiten Lage von Sinneszellen, die auf einer Seite mit den Opticusfasern verbunden sind, auf der anderen Seite mit den Stäbchen (»coni-bastoncini«). Diese bilden die dritte Lage der Retinula; auf sie folgt eine vierte, wo die Stäbchen mit einander verschmelzen, endlich eine letzte, die pigmentirt ist. Eine Kapsel umfasst die Retinulae, drei Zwischenwände trennen sie in der Mitte. — Das Auge ist ein zusammengesetztes eigener Art. Das Pigment lässt sich mit der Chorioidea des Vertebratenauges vergleichen, wegen seiner Beziehungen zu den Stäbchen. Das periphere Ende der Stäbchen ist nach innen gekehrt wie bei den Vertebraten; die Retinulae sind jedoch konvex, wie bei den Arthropoden. Die Physiologie des Chätognathenauges muss eine ganz besondere sein, obgleich ich nicht sehe, ob sich J. Müller's Theorie für die zusammengesetzten Augen hier anwenden lässt.« Auch diese Schwierigkeiten in der funktionellen Auffassung des Organs beruhen auf der unrichtigen Deutung der Theile, wie wir sehen werden.

Ich untersuchte das Sehorgan bei *Spadella hexaptera*, dem großen Chätognathen des Mittelmeeres. Das Material, das theils in Sublimat-

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

Eisessig, theils in schwacher FLEMMING'scher Lösung, theils in Formol konservirt war, stammt von Messina; ich verdanke es der Liebenswürdigkeit der Herren Dr. TH. PINTNER und Dr. K. C. SCHNEIDER in Wien, denen ich dafür sehr verbunden bin. Lebendes Material von *Spadella bipunctata* konnte ich in Neapel untersuchen.

Jedes der beiden Sehorgane bildet in seiner Gesammtheit einen Körper von der Gestalt einer dorsoventral zusammengedrückten Kugel; der Sehnerv tritt von der rostralen Seite her an das Gebilde heran. Das Ganze ist von einer dünnen, aus flachgedrückten Zellen gebildeten Kapsel locker umgeben, deren Kerne in Fig. 4 deutlich erkennbar sind. Nach außen wird es nur durch die dünne, einschichtige Epidermis überzogen. In der Mitte dieser Masse liegt eine Pigmentbildung, die man dadurch entstanden denken kann, dass sich fünf Pigmentbecher (nicht drei, wie HERTWIG und GRASSI annehmen) mit ihren konvexen Seiten eng an einander gelegt haben und mit einander verschmolzen sind. Diese Pigmentbecher sind derart angeordnet, dass der größte von ihnen nach der lateralen, die vier kleineren aber nach der medianen Seite ihre Öffnung wenden, so dass also auf einer Querschnittserie durch den Kopf des Thieres die Anordnungen der Pigmentwände so auf einander folgen, wie es in der beigedruckten Textfig. 1 schematisch dargestellt ist. Der laterale Pigmentbecher (*1*) übertrifft also jeden der vier medialen (*2—5*) bedeutend an Größe.



Textfig. 1.

Zu jedem der fünf Pigmentbecher gehört ein Bündel von Sehzellen, welches den Raum zwischen ihm und der Kapsel fast ganz ausfüllt. Das der Pigmentwand abgekehrte Ende dieser Sehzellen verlängert sich offenbar in eine Nervenfaser, die in den Sehnerven eintritt. An Schnittpräparaten konnte ich zwar nie eine solche bis in den Sehnerven verfolgen, wohl aber konnte ich hier beobachten, wie die Zellen sich zu einer Faser verdünnen (Fig. 4 *b* unten). An einer frischen *Spadella bipunctata* aber konnte ich, wenigstens für die dem Sehnerven zunächst gelegenen Zellen dies zweifellos feststellen (Fig. 5).

Der Kern der Sehzelle liegt nahe ihrem äußeren Ende und erschien in meinen Präparaten stets sehr schwach gefärbt; der langgestreckten Gestalt der Zellen entsprechend ist er etwas in die Länge gezogen. Nach innen vom Kern, gegen den Pigmentbecher zu, verschmälern sich die Zellen und neigen sich zusammen bis zu einer Grenzfläche,

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

welche die Öffnung des Pigmentbechers überwölbt, ihre Konvexität nach außen kehrend. Hier geht jede Zelle in ein stäbchenartiges, dunkel färbbares, im lebenden Thiere stark lichtbrechendes Gebilde über, und diese Stäbchen zusammen füllen den Pigmentbecher völlig aus (Fig. 4*a*), ohne aber dabei ihre Individualität zu verlieren und zu verschmelzen, wie Grassi meint. Die Gesammtheit dieser Stäbchen ist das, was Hertwig als Linse anspricht.

Die Sehzelle enthält in ihrem stäbchentragenden Ende im engen Anschluss an das Stäbchen eine eigenartige Bildung, die an manchen Stellen durch eine schmale ungefärbte Zone (vielleicht einen künstlichen Riss?) von dem Stäbchen getrennt erscheint; dies Gebilde hat die Gestalt bald einer langgezogenen Glocke oder eines Spitzgeschosses, bald eines schlanken Kegels, liegt mit ihrer Basis, die genau so groß ist wie die des Stäbchens, diesem an und kehrt ihr spitzes Ende gegen den Zellkern. Gerade dieses zugespitzte Ende ist für Farbstoffe empfänglicher als der übrige Theil dieses Körpers, fast eben so sehr wie das Stäbchen. Ich möchte die Bildung als Knauf des Stäbchens bezeichnen (Fig. 4 *kn*). Im lebenden Thier fällt derselbe durch seine starke Lichtbrechung auf und ist, da er aus dem Pigmentbecher herausragt, auch am unverletzten Objekt deutlich zu sehen (Fig. 5 *kn*). An die Spitze des Knaufs setzt sich eine feine Fibrille an, welche in der Längsrichtung der Zelle sich eine Strecke weit verfolgen lässt, und die in einiger Entfernung von ihrem Ansatz eine knöpfchenartige Verdickung trägt, ein Verhalten, das sehr an die Basalknöpfchen unterhalb der Stiftchen in den Stiftchensäumen (VII, p. 462) erinnert. Wenn eine Zelle quergeschnitten ist, so erscheint die Fibrille als scharfer dunkler Punkt auf dem Querschnitt (z. B. Fig. 4*b* links). Man kann solche Punkte nicht selten an Zellquerschnitten von ganz geringer Fläche sehen, von denen man annehmen muss, dass sie nach außen vom Kern geführt sind (Fig. 4*a* links): es wäre demnach wahrscheinlich auch die Fibrille in der Zelle bis über den Kern hinaus vorhanden.

Meine Deutung dieser Verhältnisse ist nun folgende: die Fibrille halte ich für eine Neurofibrille, welche in der Zelle entlang läuft und sich in die anschließende Nervenfaser fortsetzt. Nahe dem freien Ende der Zelle jedoch verdickt sie sich zu einem Knöpfchen, und erweitert sich nach einer kurzen Strecke zu dem kegel- oder glockenförmigen Stäbchenknauf. Der letztere setzt sich dann über die Zelle hinaus als Stäbchen fort. Das Stäbchen sowohl wie sein Knauf sind nur umgewandelte, gleichsam aufgequollene Theile der Neurofibrille,

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

und dokumentiren ihre Zugehörigkeit zu ihr durch den ununterbrochenen Zusammenhang mit derselben. Wie diese Verdickung zu Stande kommt, ob sie wirklich homogen ist, wie sie in meinen Präparaten erscheint, oder ob die Elementarfibrillen, welche die Neurofibrille zusammensetzen, hier aus einander weichen und die Masse der sie verbindenden Kittsubstanz zunimmt, darüber kann ich keine Auskunft geben. Im Übrigen steht so bedeutende Anschwellung einer Neurofibrille nicht vereinzelt: bei *Eunice viridis*, dem Palolowurm, habe ich (V, p. 459 und Fig. 19) in den Sehzellen der segmentalen Ocellen ähnliche außerordentlich verdickte Neurofibrillen nachgewiesen. In dem Stäbchen selbst muss gegenüber dem Knauf noch eine besondere stoffliche Veränderung stattgefunden haben, wodurch die starke Färbbarkeit begründet ist.

In dem lateralen Pigmentbecher verhalten sich die mittleren Sehzellen des Bündels etwas anders als ihre Nachbarn; es setzt sich nämlich das wenig färbbare Ende des Knaufes stielartig weit in die Tiefe des Pigmentbechers fort und geht erst hier in das dunkler färbbare Stäbchen über; dabei sind diese Stäbchen von dem mittleren Bündel der Stiele seitlich abgebogen, wie die Blumenköpfe bei einem hochgewundenen Strauß; ein Blick auf Fig. 4*b* macht dies Verhalten deutlich.

Es ist also das Sehorgan von *Spadella* eine Vereinigung von fünf invertirten Pigmentbecherocellen. Die in dem Pigmentbecher steckenden Theile der Sehzellen, die ich Stäbchen nannte, halte ich für die eigentlichen lichtrecipirenden Elemente. Dafür spricht außer ihrem Zusammenhang mit einer als Neurofibrille zu deutenden feinen Faser auch der Vergleich mit anderen Becherocellen, wo ebenfalls die lichtrecipirenden Enden der Sehzellen der Wand des Pigmentbechers zugekehrt liegen. Der physiologischen Auffassung bieten sich nun keine Schwierigkeiten mehr; die Funktion ist die gleiche wie bei den Ocellen der Planarien: eine Bildreception findet nicht statt, wohl aber werden außer quantitativen auch Richtungsverschiedenheiten der reizenden Lichtstrahlen signalisirt.

Was die früheren Untersucher betrifft, so hat Hertwig die Gesammtheit der Stäbchen für eine Linse, die übrigen Theile der Sehzellen für die Retina gehalten; die glocken- oder kegelförmigen Knäufe, welche schon beim frischen Auge durch ihre starke Lichtbrechung deutlich sichtbar sind (vgl. Fig. 5), hielt er offenbar für Stäbchen, welche ja an die Linsenoberfläche anstoßen sollen. Grassi dagegen scheint die kernhaltigen Theile der Sehzellen und die

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

Stäbchenknäufe für zwei gesonderte Zelllagen anzusehen, indem er bei den letzteren wohl den dunkler färbbaren äußeren Theil für den Kern, den dem Stäbchen benachbarten helleren Theil für das Stäbchen hielt; schräge Schnitte können eine solche Verwechselung noch befördert haben.

Bei anderen Chätognathen scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Die Präparate, welche ich von *Sagitta bipunctata* besitze, lassen sich durchaus in gleicher Weise deuten; nur konnte ich hier bei der Kleinheit des Objekts die Einzelheiten nicht erkennen.

C. Einiges über Gastropodenaugen.

Außer bei dem Arthropodenauge ist wohl kaum bei einem Sehorgan eine so große Unklarheit und so andauernder Widerstreit der Meinungen über die Bewerthung der einzelnen Bestandtheile der Retina zu finden, wie beim Auge der Gastropoden. Seitdem Leydig (1865) nachgewiesen hat, dass die Retina bei diesen Organen ein einschichtiges Epithel sei, und damit die Annahme mehrerer Schichten, wie äußere und innere Retina und Chorioidea aus der Welt geschafft ist, haben sich zahlreiche Forscher mit der Frage beschäftigt, welchen Zellen der Retina die Funktion der Lichtreception zukomme, und noch ist es keinem gelungen, seiner Ansicht allgemeine Anerkennung zu verschaffen — und wie mir scheint, hat keiner bisher das Rechte getroffen, weil alle von einer ganz unbegründeten Voraussetzung ausgegangen sind. Doch ehe ich auf die Erörterung der Streitfragen eingehe, will ich meine eigenen Ergebnisse darlegen, weil die Kritik der fremden Ansichten damit auf eine wesentlich klarere Grundlage gestellt wird.

Zur Untersuchung kamen die Sehorgane von *Patella* sp., *Haliotis tuberculata* L., *Turbo rugosus* L., *Murex brandaris* L. — *Helix pomatia* L., *Arion empiricorum* Fér. — *Pleurobranchus membranaceus* Mtros. und *Gastropteron meckelii* Kosse. Das marine Material war theils von mir selbst in Neapel in Sublimat-Eisessig konservirt, theils wurde es mir von der dortigen Zoologischen Station in der genannten Weise konservirt und zugesandt. Die Pulmonatenaugen konservirte ich theils eben so, theils in Sublimatalkohol und in Flemming'scher Lösung, welch letztere mir bei diesem schwierigen Material sehr gute Dienste leistete. An einer Anzahl von Präparaten, die ich schon vor einigen Jahren angefertigt hatte, überzeugte ich mich, dass Perenyi'sche Flüssigkeit und Pikrinschwefelsäure keine geeigneten

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

Fixirungsmittel für meine Zwecke seien. — Die Färbung geschah hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Die Augen der beiden untersuchten Opisthobranchier mögen hier zuerst abgehandelt werden, weil in ihnen die recipirenden Elemente eine Beschaffenheit haben, die man wohl als primitive bezeichnen könnte. Ich beginne mit *Pleurobranchus membranaceus*; über die äußere Gestalt des Auges dieser Thiere und seinen Aufbau finden wir zuverlässige Angaben in den Untersuchungen von Willem (1892), der in seiner Fig. 10 auch eine gute Abbildung des Auges giebt. Willem theilt auch schon mit, dass die Zahl der Retinazellen hier nur etwa acht bis zehn betrage, die jede ein breites, flaches Stäbchen tragen. Bei einer Zählung der Zellkerne in einer lückenlosen Schnittreihe des Auges fand ich ebenfalls zehn Zellen; von diesen trägt aber nicht jede ein Stäbchen, sondern nur bei sieben konnte ich ein solches finden, den drei andern fehlte es. Eben so konnte ich bei einem anderen Auge die austretenden Nervenfasern zählen; diese verlaufen nämlich alle innerhalb der Basalmembran des Auges bis an eine Stelle, wo diese Membran durchbrochen ist und die Nervenfasern gemeinsam austreten (Fig. 6): es ergab sich die Zahl sechs oder sieben, was gut zu der vorigen Zählung stimmt, es käme dann eben nur auf die stäbchentragenden Zellen je eine Nervenfaser, auf die andern keine — aber bei der Schwierigkeit, welche die Zählung immerhin hat, kann ich dem Resultat keine unbedingte Beweiskraft zusprechen. Alle diese Zellen enthalten an ihrer dem Augeninnern zugewandten Seite dichtes körniges Pigment, über welches in den stäbchentragenden Zellen die Stäbchen herausragen.

Die Stäbchen sind nun nicht etwa homogene cuticulare Säume, sondern zeigen einen deutlich fibrillären Bau. Die Fibrillen verlaufen parallel und stehen annähernd senkrecht zu der Zellgrenze, bis zu welcher das Pigment reicht, so dass die Gesammtheit der Fibrillen der Zelle aufsitzt wie die Borsten einer Bürste. Dass wir es hier mit einem Stiftchensaum zu thun haben, kann ich nur vermuthen; denn den Zusammenhang dieser Fibrillenenden mit Neurofibrillen, die im Zellplasma verlaufen, konnte ich nicht nachweisen; das Pigment der Zellen ist nämlich so widerstandsfähig, dass es selbst mit der Jander'schen Chromsalpetersäure bei mehrthätiger Einwirkung auf Schnitte von 5 μ Dicke sich nicht zum Verschwinden bringen ließ. Dagegen kann man in den Zellen vielfach zahlreiche feine Fibrillen erkennen, welche zwischen den Granulationen des Zellplasmas deutlich wahrnehmbar sind, und auch die Nervenfasern, welche aus dem

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

Auge austreten (Fig. 6), zeigen sich aus zahlreichen dicht an einander liegenden Neurofibrillen zusammengesetzt.

Auch bei *Gastropteron meckelii*, von dessen Auge ebenfalls Willem eine treffende Beschreibung gegeben hat, auf die ich für die morphologischen Daten verweise, finden wir einzelnen Zellen der Retina ein Stäbchen aufsitzend. Die Stäbchenzellen sind hier pigmentfrei und viel schlanker als bei *Pleurobranchus*; zwischen ihnen stehen, sie trennend, pigmentirte Zellen (Fig. 7). — Willem zeichnet deren zwei zwischen je zwei Stäbchenzellen, ich sah nur eine; doch das sind belanglose Unterschiede. Die Stäbchen haben die Form eines abgestutzten Kegels, der seine Basis dem Augeninnern zukehrt. Sie sind auch hier nicht homogen, sondern enthalten eine Menge von Fasern, die gegen den Ansatz des Stäbchens an der Zelle konvergiren und, wie mir scheint, in die Zelle eintreten. Ich konnte sie darin aber nicht weiter verfolgen: die Kleinheit der Elemente einmal ist dem Erkennen hinderlich; dann aber wird der Erhaltungszustand dadurch beeinträchtigt, dass die über dem tiefliegenden Auge befindliche Gewebsmasse das Eindringen des Konservirungsmittels verzögert. Die Zellen erscheinen in der Nähe des Stäbchens etwas verschmälert, so dass die Pigmentauskleidung des Augenhintergrundes nur von engen Lücken durchbrochen wird.

Dies Stäbchen bei *Gastropteron* möchte ich eben so wie dasjenige von *Pleurobranchus* als Stiftchensaum auffassen. Das Vorkommen von Stiftchensäumen an den Sehzellen ist bei den Gastropoden nicht auf die Gruppe der Opisthobranchier beschränkt; auch bei den Heteropoden finden wir in den Nebensehzellen ganz ausgesprochene Stiftchensäume, und die »Plättchensätze« an den Sehzellen der Retina sind bei diesen Thieren ebenfalls umgewandelte Stiftchensäume (vgl. VI, p. 415 ff.).

Bei den Grubenocellen von *Patella* finden wir in der Retina zweierlei Zellen, welche schon von früheren Untersuchern in ihrer Verschiedenheit erkannnt wurden. Ebenfalls schon früher wurde erkannt, dass wir auch hier eine Stäbchenlage haben — eine solche wird zwar von Carrière (1885) nicht angegeben, der sie aber auch bei anderen Gastropoden vermisst, und eben so wird sie neuerdings von Schreiner (1896) geleugnet. Gute Präparate aber zeigen, dass die Sehgruben von *Patella* ausgekleidet sind von einer dunkel färbbaren Masse (*dm*), welche eine Schichtung parallel zur Oberfläche der Retina zeigt und mit der Cuticula der benachbarten Epidermis kontinuirlich zusammenhängt, sie aber an Dicke nicht unbedeutend übertrifft.

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

Zwischen dieser Deckschicht und der Oberfläche des retinalen Epithels liegt noch eine Schicht, deren Gliederung jedoch senkrecht zur Epitheloberfläche steht (Fig. 8): es sind dünne, pinselförmige Faserbündel, die jedes einer Zelle aufsitzen und sich gegen die erwähnte Deckschicht auffasern; hier und da dringen sie in die letztere eine Strecke weit ein, ohne jedoch sich mit ihr zu verbinden, vielmehr ragen sie in Lücken dieser Schicht hinein. Wir müssen sie für Stäbchen halten, eine Auffassung, die zwar zu den früher verbreiteten Anschauungen von der Natur eines Stäbchens wenig stimmt, die jedoch nach unseren neueren Erfahrungen z. B. an *Siphonostoma* (V, p. 496 f.) nichts Sonderbares mehr hat und die ich sogleich näher begründen werde. Die mit ihnen zusammenhängenden Zellen wären demnach die Sehzellen. Man kann nämlich von jedem solchen Fibrillenbündel in die anstoßende Zelle eine dicke Faser eintreten sehen (Fig. 8), welche durch die ganze Länge der Zelle zu verfolgen ist. Wie nun schon Carrière (1885) dargethan hat, entspringt von der Sehgrube bei *Patella* kein einheitlicher Sehnerv, sondern es treten einzelne dünne Nervenbündel durch die Basalmembran hindurch in das umgebende Gewebe und vereinigen sich erst in einiger Entfernung von der Retina — die gegentheilige Angabe von Hilger (1885) beruht wohl darauf, dass er ein solches Bündel für den gesammten Sehnerv angesehen hat. An Stellen nun, wo ein solches Nervenbündel austritt, sieht man die Fortsätze der als Sehzellen bezeichneten Zellen durch eine Lücke der Basalmembran austreten und kann sie ein Stück weit verfolgen, eben so wie die Fibrille in ihnen. Die Zellen gehen also in Nervenfasern über, die sie durchsetzende Fibrille darf man daher als Neurofibrille auffassen, und der als Stäbchen bezeichnete Fibrillenpinsel wäre nichts als die Auffaserung einer Neurofibrille in die sie zusammensetzenden dünneren Fibrillen, vielleicht in die Elementarfibrillen Apáthy's. Ein Schnitt, ein wenig schräg zur Oberfläche der Retina geführt (Fig. 9; die Schnittrichtung zeigt der Pfeil an Fig. 8) zeigt neben einander (links) die polygonalen Querschnitte durch die Sehzellen mit der einheitlichen dicken Fibrille als Punkt in der Mitte, und (rechts) die Querschnitte durch die Fibrillenpinsel in verschiedenen Höhen als immer lockerer werdende Punkthaufen, bis er schließlich durch die Deckschicht geht.

Die Sehzellen (Fig. 8) sind sehr schlanke Zellen mit länglichem Kern, der ein wenig unter der halben Höhe der Zellen liegt. Sie enthalten in ihren distalen Theilen reichlich körniges Pigment, das in den Querschnitten auf Fig. 9 mit Rücksicht auf die Übersichtlich-

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

keit des Bildes nicht angegeben ist. Dazwischen liegen unpigmentirte Zellen mit stattlicherem Zellleib und basal gelegenem großen Kern; wir können sie als indifferente oder Stützzellen bezeichnen, denen offenbar die Ausscheidung der cuticulaähnlichen Deckschicht zuzuschreiben ist. Gegen die Oberfläche des Epithels verschmälern sie sich sehr, und ihr distales Ende ist desshalb an den Schnitten meist durch die pigmentirten Enden der benachbarten Sehzellen verdeckt: auf diese Weise entstehen nur ganz unbedeutende Lücken in der Pigmentauskleidung der Sehgrube. An manchen Stellen der Retina sind die indifferenten Zellen ziemlich häufig (Fig. 8), an anderen spärlicher; stets aber ist ihre Zahl geringer als die der Sehzellen.

Bei *Haliotis* scheint mir das Verhalten der Retinazellen eben so zu sein wie bei *Patella*; jedoch stehen die Zellen hier sehr dicht gedrängt und sind sehr schlank, so dass ich nicht alle Einzelheiten genau erkennen konnte. Vor Allem aber scheint die Beschaffenheit der Stäbchen ganz derjenigen bei *Patella* zu gleichen.

Außerordentlich deutlich liegen die Verhältnisse bei *Turbo rugosus*. Auch hier finden wir Stäbchenbildungen, welche, wie bei *Patella*, sich als Fibrillenpinsel darstellen, und in der Verlängerung derselben kann man eine dicke Neurofibrille in die Sehzelle hinein verfolgen (Fig. 10). Die Sehzellen aber sind hier pigmentfrei; ihre distalen Enden sind auf ein Drittel der Zelllänge sehr schlank; unterhalb der halben Höhe des Epithels schwellen sie spindelförmig an und enthalten einen großen ovalen Kern; weiter proximal verjüngen sie sich wieder bis zur Dünne einer Faser, und ich vermuthe nach Analogie, dass sie hier in eine Nervenfaser übergehen, doch konnte ich das nicht mit Sicherheit erkennen. Zwischen diesen Sehzellen stehen indifferente Zellen, deren Gestalt die Ergänzung bildet zu derjenigen der vorigen, so dass sie die Lücken zwischen ihnen ganz ausfüllen: sie haben breite, distale Enden, die ganz von Pigment erfüllt sind; zwischen den kernhaltigen, angeschwollenen Mittelthellen der Sehzellen sind sie schmal, um sich basal wieder ein wenig zu verbreitern und dort den schlanken, walzenförmigen Kern zu umfassen, der im Gegensatz zu dem Kern der Sehzellen mit chromatischer Substanz dicht angefüllt ist und sich dunkel färbt. Von dem distalen Ende jeder dieser indifferenten Zellen sieht man einen Strang mäßig gefärbter Substanz ausgehen und sich mit dem Glaskörper des Auges vereinigen: der Strang besteht offenbar aus der gleichen Substanz wie der Glaskörper und ist als Sekretstrang aufzufassen, die Zellen als zugehörige secernirende Zellen. Pigmentirte Sekretzellen, die

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

doch ein farbloses Sekret liefern, sind durchaus nichts Ungewöhnliches; ich erinnere nur an die Limitanszellen im Auge der Heteropoden.

Diese Deutungen werden zur Gewissheit bei Durchmusterung von Flächenschnitten durch die Retina; in Fig. 11 *a—d* sind vier Theile solcher Schnitte abgebildet, die in verschiedener Höhe geführt sind. Der Schnitt *a* geht etwa durch die Mitte der Stäbchen, die Stäbchenquerschnitte selbst sind aus einzelnen Fibrillenquerschnitten zusammengesetzt, und sind umrahmt von den Querschnitten der netzförmig zusammenhängenden Sekretstränge. Das äußerste Ende der Stäbchenzellen ist in *b* getroffen; die Zellen sind hier etwas erweitert, in ihrer Mitte liegt der punktförmige Querschnitt der sie durchziehenden Neurofibrille, die man auch auf den viel kleineren Querschnitten weiter basal (*c*) erkennt. Der Schnitt *d* schließlich geht dicht über der Kernregion der Sehzellen durch die Retina; die Sehzellen haben sich wieder erweitert, in ihnen ist die Neurofibrille sichtbar; rechts unten ist ein Kern getroffen, der weit distal liegt, ein deutlicher Beweis dafür, dass diese großen Kerne in der That zu den Sehzellen gehören.

Ein entsprechendes Bild, wie wir es von *Turbo* kennen lernten, bietet uns die Retina von *Murex brandaris*. Ich begnüge mich, hier einen etwas schrägen Flächenschnitt (Fig. 12) durch die Stäbchen und die Retinazellen zu geben, etwa entsprechend dem Schnitt, der in Fig. 9 von *Patella* dargestellt ist. Ganz rechts sehen wir das Netzwerk der Sekretbalken, in dessen Lücken die Stäbchenquerschnitte sichtbar sind; dann kommen, entsprechend diesen Lücken, helle Flächen in einer dunkel pigmentirten Umgebung: die ersteren sind Querschnitte durch die Enden der Sehzellen, letztere wird von den Enden der indifferenten oder Sekretzellen gebildet. Es geht nun aus der Betrachtung des Schnittes mit Deutlichkeit hervor, dass hier auch in den Sehzellen weiter unten Pigment enthalten ist; nur dadurch, dass die Pigmentvertheilung in ihnen etwas von derjenigen der indifferenten Zellen abweicht, sind sie so deutlich zwischen diesen nachweisbar. Da die Sehzellen hier eben so wie die Sekretzellen pigmentirt sind, also keine hellen Lücken in der Pigmentzone des Auges bilden, so ist im Gegensatz zu *Turbo* hier eine Verschmälerung der Sehzellenden unnöthig. Gerade die Pigmentirung beider Zellarten bewirkt, dass die Querschnittsbilder der Retina weit weniger übersichtlich sind als die Flachschnitte; desshalb verzichte ich auf die Wiedergabe eines solchen.

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

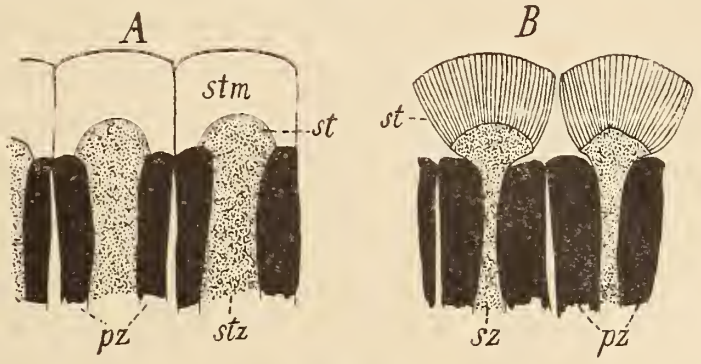
Bei den Augen der Pulmonaten liegen die Verhältnisse weniger klar als bei den Prosobranchiern und Opisthobranchiern; sie aber waren zumeist der Ausgangspunkt für die Untersuchung der Gastropodenaugen, und so ist es begreiflich, wesshalb man so lange irre ging, und schließlich ist die Verwirrung so groß geworden, dass es schwer hielt, unbefangen an diesen Gegenstand heranzugehen. Die Schwierigkeit liegt darin, dass die Stäbchen hier nicht leicht in gutem Zustande sich konserviren lassen, und weiter darin, dass sich nur auf dünnen Schnitten ihre Zugehörigkeit zu den Zellen mit Sicherheit entscheiden lässt. Ich habe viele Serien ohne Erfolg untersucht; erst die Verwendung von Material, das mit Flemming'scher Lösung fixirt war, brachte mir einwandsfreie Bilder, und als ich hier die Zusammenhänge erkannt, konnte ich mich auch an sorgfältig behandelten Sublimatpräparaten zurecht finden. In ersteren sticht bei *Helix* die hellbraun gefärbte Stäbchenschicht gegen die dunkelgrünbraune Linse so scharf ab, dass man nicht, wie Carrière, auf den Gedanken kommen kann, man habe es in ihr mit einem Theil der einheitlichen Füllmasse, des »Gallertkörpers«, zu thun. Flächenschnitte durch die Retina zeigen deutlich, dass diese zwischen Linse und Pigmentgrenze eingeschaltete Schicht nicht zusammenhängend und gleichmäßig ist, sondern dass sie in einzelne Bezirke zerfällt, die sich an Chromosmiumpräparaten durch die Dunkelfärbung ihrer centraleren Theile auf das deutlichste unterscheiden lassen, aber je nach dem Erhaltungszustande des Objektes bald mehr (Fig. 13) bald weniger durch eine hellere, vielfach vacuolisirte Masse verbunden erscheinen; entsprechende Schnitte von Sublimatpräparaten zeigen eine vollkommenere Trennung dieser Bezirke durch leere Zwischenräume. An dem Rande solcher Flächenschnitte, wo wegen der schalenförmigen Wölbung der Retina die Retinazellen getroffen sind, sieht man diese Bezirke mit den unpigmentirten Zellen der Retina zusammenhängen: jeder dieser Bezirke ist der Querschnitt durch ein Stäbchen, und diese Stäbchen gehören zu den unpigmentirten Retinazellen.

Auf Querschnitten durch die Retina sieht man diese Auffassung vollauf bestätigt (Figg. 14 und 15): hier erscheinen die Stäbchen in ähnlicher Weise wie bei *Gastropteron* als abgestutzte Kegel, die ihre Basis der Linse zukehren. Die Sehzellen — denn so müssen wir die unpigmentirten Zellen wegen ihres Zusammenhanges mit den Stäbchen bezeichnen — sind in ihrer distalen Hälfte, wo sie zwischen den pigmentirten Enden der zwischen ihnen stehenden Zellen durchtreten, sehr verschmälert; an ihrem Ende dagegen verbreitern sie

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

sich und erheben sich mehr oder weniger über das Ende der umgebenden pigmentirten Zellen; in den Figg. 14—16 sind die Formen solcher Verbreiterungen zu sehen. Dieses Zellende trägt nun das Stäbchen und zwar sieht man sowohl an Chromosmium- (Figg. 14 und 16 *a*), wie an Sublimatmaterial (Figg. 15 und 16 *b*), dass das Stäbchen aus zahlreichen feinen, vom Ende der Sehzelle aus divergirenden Fibrillen besteht; zwischen diesen ist vielleicht noch eine Kittsubstanz vorhanden, wie ich wegen der schwarzen Körnchen vermuthe, die man nach Osmiumbehandlung dort findet. An den osmirten Präparaten kann man jene Fibrillen zuweilen ein kleines Stück weit in die Zelle verfolgen, dort aber nicht weiter erkennen. Nach Analogie darf ich aber wohl, trotz der Unvollkommenheit der Beobachtung auf einen echten Stiftchensaum schließen und die Fibrillen des Saumes als Neurofibrillenenden auffassen.

Hiernach lässt sich Hilger's Anschauung erklären, der bei *Helix* am Ende der unpigmentirten Zellen ein Stäbchen, und um dieses herum einen von den pigmentirten Zellen abgeschiedenen Stäbchenmantel erkennen will. Wie die Vergleichung der nebenstehenden Textfiguren zeigt, von denen die eine (*A*) nach Hilger kopirt ist, die andere (*B*) meinen Befund darstellt, ist Hilger's Stäbchen das, was ich als Endverbreiterung der Sehzelle erkläre, und sein Stäbchenmantel entspricht meinem Stäbchen. Ich muss nun nach meinen Präparaten ganz entschieden in Abrede stellen, dass dies Stäbchen, Hilger's Stäbchenmantel, irgendwo mit den Pigmentzellen in Verbindung steht; man sieht an Präparaten jeder Konservirung die Enden der Pigmentzellen völlig frei. Wie Hilger's Ergebnisse an Macerationspräparaten zu erklären sind, wo er Theile des Stäbchenmantels mit Pigmentzellen in Verbindung sah (seine Fig. 26), steht dahin. Fig. 27, für die Hilger keine Herkunft angiebt, stammt, nach der schlanken Form des Stäbchens zu urtheilen, wohl von einem Prosobranchier, wo wir ja von den indifferenten Zellen Sekretstränge zum Glaskörper ausgehen sahen (z. B. Fig. 10 von *Turbo*). Die durch die Untersuchung von *Helix* gewonnene Anschauungsweise hat Hilger dann auf die Prosobranchier übertragen.



Textfig. 2.
Die freien Enden der Sehzellen von *Helix*. *A* nach Hilger's, *B* nach meiner Darstellung. *pz*, Pigmentzelle; *st*, Stäbchen; *stm*, Stäbchenmantel; *stz*, Stäbchenzelle; *sz*, Sehzelle.

In ihrem proximalen Theile verbreitern sich die Sehzellen und enthalten etwa in der Mitte ihrer Höhe oder noch weiter basal den großen, runden oder ovalen Kern. An einem mit Flemming'scher

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

Lösung konservirten Präparat konnte ich die Form der Sehzellen sehr deutlich erkennen (Fig. 17), dadurch, dass deren Plasma sich dunkler gefärbt hatte, die dazwischen stehenden indifferenten Zellen aber hell geblieben waren und auch bei der Färbung keinen Farbstoff aufnahmen. Es zeigt sich hier deutlich, dass der dicke Zellkörper sich mehrfach in Fortsätze (*r*) auszieht, die an die Radiculae der Sehzellen bei den Heteropoden (Grenacher 1886) erinnern. An einzelnen Zellen konnte ich einen dieser Fortsätze (*nf*) weiter gegen den Ansatz des Sehnerven verfolgen; das Gleiche konnte ich an der in Fig. 15 abgebildeten Sehzelle aus einem Sublimatpräparat erkennen. Nach alle dem, wegen des Besitzes von Stäbchen und des Zusammenhangs mit einer Nervenfaser, glaube ich diese Zellen mit Recht als Sehzellen bezeichnet zu haben.

Die zwischen den Sehzellen stehenden indifferenten Zellen sind in ihrer distalen Hälfte von Pigmentkörnchen erfüllt; ihr Kern, der viel schlanker ist als derjenige der Sehzellen, liegt meist sehr weit basal. Mit den Stäbchen haben sie keinen Zusammenhang. Ich vermuthe, dass sie, zusammen mit den inneren Corneazellen, das Material abscheiden, aus dem sich die Linse aufbaut. Außerdem finden sich aber innerhalb der Augenblase bei *Helix* auch Spuren eines »Glaskörpers«, die an osmirten Präparaten als flachgedrückte Gerinnsel zwischen der Linse und den Stäbchenenden liegen und vielleicht auch Veranlassung geben zu den brückenförmigen Verbindungen der Stäbchen unter einander (Fig. 13), an Sublimatpräparaten aber, wo die Linse ziemlich stark geschrumpft ist, als ausgedehntere Gerinnselmasse in dem Schrumpfungsraum zwischen Linse und Retina sich finden. Auch dies dürften wohl Absonderungen der erwähnten Zellen sein. Von einem Zusammenhang mit Nervenfasern habe ich bei den indifferenten Zellen nichts bemerken können, und wenn mir ein solcher auch nach den Schnittbildern unwahrscheinlich vorkommt, so kann ich doch nicht bestimmt versichern, dass er fehlt. Wenn ich vermuthe, dass er nicht vorhanden sei, so thue ich dies aus Analogiegründen: es existiren bei sehr vielen epithelialen Sehorganen in der Retina neben den Sehzellen noch indifferente Zellen, von denen jedoch nirgends eine Verbindung mit Nervenfasern bekannt ist; es wäre höchst sonderbar, wenn hier eine solche vorhanden sein sollte. Da es bisher noch nicht gelungen ist, diese Zellen durch Chromsilberimprägnation oder mit Methylenblau gesondert darzustellen, kann man darüber nichts Bestimmtes angeben. Jedenfalls dürften die durch Maceration erhaltenen Einzelzellen Hilger's nicht das beweisen, was er annimmt,

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

nämlich dass die Fasern am proximalen Ende dieser Zellen Nervenfasern sind.

Die Verhältnisse, die wir in den Retinae der verschiedenen Gastropoden, die Heteropoden eingerechnet, finden, lassen sich leicht unter einheitliche Gesichtspunkte bringen: wir haben überall zweierlei Zellen, nämlich erstens solche, welche Stäbchen tragen und in Nervenfasern übergehen, die Sehzellen, und zweitens indifferente Zellen, denen weder Stäbchen noch Nervenfasern zukommen und durch deren Thätigkeit die das Innere der Augenblase erfüllenden Sekretionsprodukte, das Emplem mit Grenacher's Ausdruck, abgeschieden werden (Sekretzellen). Die Stäbchen sind stets freie Enden von Neurofibrillen, welche die Zelle durchziehen und in die Nervenfaser eintreten, und zwar sind diese Fibrillenenden entweder in großer Zahl als Stiftchensäume an verhältnismäßig wenigen, aber entsprechend umfangreichen Sehzellen angebracht, so bei einer Anzahl von Opisthobranchiern, den Heteropoden und *Helix* (vielleicht allen Pulmonaten), oder sie bilden schmächtige Neurofibrillenpinsel, wenn die Sehzellen zahlreich und schlank sind. Es leuchtet ohne Weiteres ein, dass ein durchgreifender Unterschied zwischen den Stiftchensäumen und Neurofibrillenpinseln nicht existirt; sie sind nur graduell verschieden. Ich möchte nun glauben, dass der Zustand, wo die Neurofibrillen auf wenige Sehzellen vertheilt und daher um so reichlicher in ihnen enthalten sind, der primitivere ist; der andere Zustand bedeutet eine größere Arbeitstheilung und ist desshalb wohl als fortgeschrittener zu deuten. Desshalb kann ich Willem nicht beistimmen, welcher wegen der geringen Zahl von Sehzellen die Opisthobranchieraugen als rückgebildet ansieht; denn die eigentlich recipirenden Elemente, die Neurofibrillen, sind in ihnen vielleicht annähernd so reichlich vorhanden wie in viel differenzirteren verwandten Sehorganen. Im Gegentheil möchte ich glauben, dass die Sehzellen des Urgastropoden Stiftchensäume trugen, ein Verhalten, das bei Pulmonaten, Heteropoden und Opisthobranchiern erhalten blieb, bei Prosobranchiern dagegen durch Vertheilung der verfügbaren Nervensubstanz, wenn man so sagen darf, auf eine größere Anzahl Zellen abgeändert wurde und in den jetzigen Zustand überging.

Zum Pigment verhalten sich die Sehzellen und indifferenten (Sekret-) Zellen in den verschiedenen Retinae sehr wechselnd. Es können nur die Sehzellen pigmentirt sein, den Sekretzellen aber das Pigment fehlen: so bei *Patella* und *Haliotis*. Oder nur die indifferenten Zellen sind pigmentirt, die Sehzellen dagegen pigmentfrei: das ist der Fall bei *Gastro-*

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

pteron, *Helix*, *Arion* und *Turbo*, oder aber beide Arten von Zellen enthalten Pigment: so bei *Pleurobranchus* und *Murex*[1]. Für die Pigmentvertheilung kommen eben morphologische Gesichtspunkte nicht in Betracht: maßgebend ist nur die Erreichung eines genügenden Pigmentschutzes: bei der Größe der Retinazellen im Auge von *Pleurobranchus* würde eine erhebliche Störung der optischen Isolirung eintreten, wenn eine der beiden Zellarten pigmentfrei bliebe; bei *Patella* übertrifft die Zahl der pigmentirten Sehzellen die der pigmentfreien Sekretzellen, während bei *Helix* die Sehzellen in der Minderzahl und zugleich pigmentfrei sind, und die zahlreicheren Sekretzellen das Pigment enthalten. Zugleich werden die Lücken, welche durch Einschaltung pigmentloser Zellen zwischen die pigmentirten entstehen, dadurch verkleinert, dass jene in ihrem distalen Abschnitt sehr schmal sind, mögen sie nun Seh- oder Sekretzellen sein.

Der Grundirrtum aller bisherigen Untersucher war, dass die pigmentfreien Zellen in den verschiedenen Augen unter einander homolog seien, und eben so die pigmentirten, und ihr Streit drehte sich darum, ob die einen oder die anderen als Sehzellen aufzufassen seien. Da die Fragestellung von vorn herein falsch war, konnte natürlich eine befriedigende Antwort gar nicht gefunden werden. Für diese Frage wurden nun alle Lösungen gegeben: Carrière (1885) und mit ihm Grenacher (1886) hielten die pigmentirten Zellen für Sehzellen, die hellen für Sekretzellen, und suchten diese Auffassung zu stützen durch den Vergleich mit dem Integument der Schnecken, wo ebenfalls pigmentirte und unpigmentirte Zellen neben einander vorkommen, von denen die letzteren Drüsenzellen sind; dadurch ergiebt sich »ein so einfaches, übersichtliches und nach allen Richtungen befriedigendes Bild von dem Werden eines Sinnesorgans aus seinem Mutterboden, . . . wie wir es sonst in der Thierreihe so bald nicht wiederfinden dürften«. Aber die Grundlage des Vergleiches ist nicht richtig; denn die Sekretzellen der Retina sind keine Drüsenzellen; ihre Ausscheidungsthätigkeit ist im Grunde keine andere als diejenige einer Zelle, die einen Cuticularsaum bildet, wie ja gegebenen Falls (z. B. bei *Patella*, oder bei *Eunice* [V]) das Produkt ihrer

---

[1] Die vierte Möglichkeit, dass weder die Seh- noch die Sekretzellen Pigment enthalten, habe ich neuerdings ebenfalls nachweisen können, und zwar an den Nebenretinae von *Limax maximus* (vgl. Verhandlungen der Deutschen Zool. Ges., Vers. zu Gießen, 1902). Für den Nachweis der Natur des Stäbchens als Stiftchensaum ist *Limax* (konservirt in Sublimat-Alkohol) weit günstiger als *Helix*. Anm. bei der Korrektur.

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

Sekretionsthätigkeit kontinuirlich in die Körpercuticula übergeht. Der Vergleich mit den zweierlei Zellen der Cephalopoden-Retina, den Grenacher weiter anführt, ist hinfällig, weil, wie inzwischen nachgewiesen ist, hier beide Zellarten Pigment enthalten. — Simroth (1876) dagegen hält die unpigmentirten Zellen für Sehzellen, und ihre freien, d. h. noch zwischen den Pigmentzellen gelegenen Enden für Stäbchen; die wirklichen Stäbchen kennt er nicht, er rechnet die betreffende Schicht zur Linse. Hilger und Bütschli halten ebenfalls die hellen Zellen für Sehzellen, aus dem plausiblen Grund, weil sie die Stäbchen tragen, möchten daneben aber auch den pigmentirten Zellen eine Fähigkeit der Lichtreception zuschreiben, weil sie an der Stäbchenbildung als Matrixzellen des Stäbchenmantels Antheil hätten, und weil ihre Enden mit Nervenfasern in Verbindung stünden — den ersten Grund habe ich oben als irrthümlich nachgewiesen, das Letztere halte ich für unbewiesen und zugleich unwahrscheinlich. Die Übertragung dieser Anschauungen von *Helix* auf die anderen Gastropoden ist ungerechtfertigt. Patten unterscheidet genau so wie die bisher Genannten scharf zwischen pigmentirten und nicht pigmentirten Zellen, obgleich er in der Kritik der Hilger'schen Auffassung selbst sagt: »the presence or absence of pigment is a factor altogether too uncertain to be, alone, of any value«; er hält beiderlei Zellen für fähig zur Lichtreception, meint aber, dass in den specialisirteren Augen die Tendenz bestehe, diese Funktion auf die farblosen Zellen zu lokalisiren. Willem wurde eigentlich durch seine Untersuchung der Augen von *Pleurobranchus* und *Gastropteron*, zweier verwandter Formen, von denen bei der einen die Sehzellen pigmentirt, bei der anderen pigmentlos sind, auf die richtige Lösung der Frage hingedrängt, nämlich dass Pigment in den Sehzellen, unbeschadet ihrer Funktion, sowohl vorhanden sein, wie auch fehlen kann; aber er ist so in dem Vorurtheil von der Gleichartigkeit der entsprechend gefärbten Zellen befangen, dass auch er Patten's Ausweg annimmt.

Das Beste, was über die Histologie der Netzhaut der Lungenschnecken geschrieben wurde, ist die Untersuchung Babuchin's, der speciell für *Helix* die Verhältnisse vortrefflich darstellt; er unterscheidet die pigmentfreien Zellen als Centralzellen, die sie umgebenden pigmentirten als Stäbchenzellen; die letzteren sollen axial einen hellen stark lichtbrechenden Faden haben, der vom Kern ausgeht. Das »Kapitäl« der Centralzelle, wie er unser Stäbchen bezeichnet, beschreibt er sehr zutreffend als sehr fein und regelmäßig radiär gestreift und giebt an, dass die zugehörige Zelle sich unmittelbar darunter trichterartig ausbreitet. Von *Limax*, dessen Augen ich leider nicht untersucht habe, schildert er die Stäbchen als dicht neben einander stehende cylindrische Gebilde von federförmigem Aussehen; sie zeigen einen cylindrischen, fein

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

granulirten axialen Körper und einen diesen allseitig umgebenden feingestreiften blassen Saum; Flächenschnitte zeigen polygonale Felder mit runden Centraltheilen und gestreiftem Umkreis: es scheint also auch hier ein Stiftchensaum vorhanden zu sein, der eine zapfenartige Verlängerung der Sehzelle allseitig überzieht[1]. Unsere Fig. 16*b* zeigt, dass bei *Helix* Bildungen vorkommen, die man wohl als Übergang zu den bei *Limax* von Babuchin beschriebenen auffassen kann: von der Sehzelle geht eine verhältnismäßig hohe, kegelförmige Verlängerung aus, welche auf ihrer Oberfläche den Stiftchensaum trägt. Nicht auf der gleichen Höhe steht bei Babuchin die Deutung, wie folgender Satz zeigt: »Es ist nicht unmöglich, dass sie (die Stäbchenzellen) Analoga der Coni der Wirbelthiere darstellen, während andere Zellen als Bacilli aufzufassen sind.« — Von höchstem Interesse sind Hensen's (1866) Befunde an der Retina von *Pteroceras*; er findet, dass die Stäbchen cylindrische Hüllen besitzen und im Innern Fasern enthalten — was an die Cephalopodenretina erinnern würde; nur erscheint es seltsam, dass ein Faserbündel mit mehreren Retinazellen zusammenhängen soll. — Simroth's Darstellung ist dadurch verfehlt, dass er die Stäbchenschicht der Linse zurechnet und desshalb das zwischen den pigmentirten Zellen stehende Ende der Sehzellen als Stäbchen auffasst, an dem er sogar Max Schultze's Plättchenstruktur findet. — Auf die Arbeit von Hilger habe ich oben schon wiederholt eingehen müssen und dabei meine Stellung zu derselben schon hinreichend aus einander gesetzt. Bezüglich der offenen Augen der Cyclobranchier will ich noch erwähnen, dass Hilger einen lichtbrechenden Apparat hier nicht finden konnte, doch nimmt er an, dass eine die Stäbchen deckende Masse bei seinem Material zerstört war. — Patten hat seinen Untersuchungen das Auge von *Haliotis* zu Grunde gelegt, das wegen der Feinheit seiner Elemente wenig geeignet erscheint. Von den pigmentirten Zellen, die hier nach meiner Auffassung Sehzellen sind, giebt er eine Abbildung, die auch den Neurofibrillenpinsel, das Stäbchen, treffend darstellt — dagegen sind die pigmentlosen Zellen, seine Retinophoren, in das Procrustesbett der Retinophoratheorie gezwängt, haben natürlich zwei Kerne, deren einer freilich in vielen Fällen so degenerirt ist, dass er sich der Beobachtung ganz entzieht, und sind von einer erstaunlichen Menge feinster Fibrillen umsponnen und überragt. — Auf Willem's Angaben über den Bau der Retina im Opisthobranchierauge wurde schon wiederholt Bezug genommen. — Schreiner (1896) vermisst bei den Augen von *Patella* »jegliche Andeutung zu Stäbchen«. — Endlich haben die Vettern Sarasin von dem Auge von *Vaginula djiloloensis* Simr. eine Schilderung und Abbildung gegeben, welche mit meiner Darstellung vom Gastropodenauge gut harmonirt: von den zwischen den Pigmentzellen stehenden birnförmigen Sinneszellen erheben sich deutliche Stäbchen, welche, wie Flachschnitte zeigen, durch ein wabenartiges Gerüstwerk von einander getrennt sind. Die beigegebene Figur zeigt, dass dieses Gerüstwerk nicht etwa aus gesonderten Stäbchenmänteln besteht, die je ein Stäbchen umgeben; wir haben darin vielleicht Sekretmassen ähnlich wie bei *Turbo* (meine Figg. 10 und 11) zu sehen.

---

[1] Durch Untersuchung von *Limax*-Augen wurde mir dies inzwischen zur Gewissheit. Vgl. vorige Anmerkung. Anm. bei der Korrektur.

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

2. Allgemeines.

a. Die recipirenden Elemente in den Sehorganen.

Ein Vergleich der verschiedenartigen Sehorgane unter einander zeigt uns eine solche Fülle von Formen, dass es von vorn herein zweifelhaft sein könnte, ob sich denn überhaupt gemeinsame Eigenschaften, die ihnen allen zukommen, nachweisen lassen mit Ausnahme der ektodermalen Abstammung der recipirenden Zellen, die für einen Theil derselben durch Beobachtung sichergestellt, für andere allerdings nur aus theoretischen Gründen angenommen ist, und mit weiterer Ausnahme der Nervenversorgung. Aber beides kommt jedem Sinnesorgan zu, und es wären damit die Sehorgane gegenüber Tast-, Riech- und ähnlichen Organen nicht charakterisirt. Jedenfalls leuchtet beim Überblick über die Augenformen ein, dass eine Gemeinsamkeit keinenfalls in der gegenseitigen Anordnung der Zellelemente und ihrer Lage zum Körper der Thiere gesucht werden kann, sondern nur in der feineren Beschaffenheit der Elemente, in denen die Reception des Lichtes stattfindet.

Die nervösen recipirenden Elemente können morphologisch in drei verschiedenen Formen auftreten: Entweder haben wir Zellen vor uns, die mit der an sie herantretenden Nervenfaser zu einer Einheit, dem gleichen Neuron, gehören, oder mit anderen Worten bei denen die Nervenfaser ein Auswuchs der Zelle selbst ist: das sind primäre Sinneszellen. Oder es ist der reizaufnehmende, periphere Theil, eine freie, unverästelte oder verästelte Endigung einer Nervenfaser, deren zugehörige Nervenzelle weiter proximal liegt: wir nennen es freie Nervenendigung, und sehen darin einen abgeleiteten Zustand gegenüber der primären Sinneszelle, dadurch entstanden, dass der Zellkörper der letzteren in die Tiefe sank und dabei mit der Körperoberfläche in Verbindung blieb durch einen Nervenfortsatz, der gleichsam nur als das verschmälerte und gegebenen Falls verästelte periphere Ende der Zelle zu deuten wäre. Oder endlich können solche freie Nervenendigungen sekundär in Beziehung treten zu Zellen, welche keinen Nervenfortsatz haben, deren Nervenversorgung also zu einer fremden Einheit gehört: das sind sekundäre Sinneszellen.

Es ist nun durchaus nicht nothwendig, dass Receptionsorgane der gleichen Qualität sich auch in der morphologischen Beschaffenheit ihrer recipirenden Elemente gleichen; wir können sehr häufig sogar das Gegentheil nachweisen. Dem chemischen Sinne dienen bei den wirbellosen Thieren und im Geruchsorgan der Wirbelthiere primäre

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

Sinneszellen, im Geschmacksorgan der Wirbelthiere finden wir jedoch sekundäre Sinneszellen. Der Tangoreception dienen alle drei Formen von Endelementen: borstentragende primäre Sinneszellen, z. B. bei den Arthropoden, freie Nervenendigungen in der Epidermis vieler Wirbelloser und Wirbelthiere, und sekundäre Sinneszellen in den verschiedenen Arten von Tastkörperchen der Wirbelthiere. In den statischen Organen sind bei vielen Wirbellosen primäre Sinneszellen nachgewiesen, bei den Wirbelthieren dagegen sekundäre. Ähnlich wird es bei den Hörorganen sein, wenigstens ist anzunehmen, dass in den bisher noch ungenügend analysirten Hörorganen der Locustiden und Acridier primäre Sinneszellen vorhanden sind, während bei höheren Wirbelthieren in der Schnecke sekundäre Sinneszellen sich finden. Von den thermischen Receptoren haben wir keine ausreichende morphologische Kenntnis.

Anders ist es bei den Sehorganen: Was Grenacher (1879) schon vor Jahren aussprach, dass das gemeinsame Element der Sehorgane die »Retinazelle« sei, das besteht auch heute noch zu Recht, nachdem unsere Kenntnisse sowohl über die Nervenendigungen im Allgemeinen als auch über diese besonderen Organe mannigfache Erweiterungen erfahren haben. Wir wollen, dem Stande der histologischen Forschung entsprechend, es präcis dahin formuliren: die recipirenden Elemente der Sehorgane sind stets primäre Sinneszellen. Wir nennen sie nicht Retinazellen, sondern Sehzellen, wie weiter unten zu begründen sein wird. Es ist ja nicht ausgeschlossen, dass wir noch Fälle kennen lernen werden, wo die Lichtreception durch freie Nervenendigungen oder sekundäre Sinneszellen geschieht; es sind uns ja in sehr vielen Fällen, wo wir eine Reizung durch Lichteinwirkung (Belichtung oder Beschattung) sicher nachweisen können, wie bei den Muschelsiphonen oder der Chamäleonhaut, die morphologischen Grundlagen für die Reception noch unbekannt. Aber in allen Fällen, wo wir die recipirenden Elemente kennen, sind es primäre Sinneszellen, und damit wird es bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, wenn auch nicht sicher, dass auch in den noch unbekannten Fällen primäre Sinneszellen lichtrecipirend wirken.

Es nehmen also die Organe der Lichtreception allen anderen Receptionsorganen gegenüber (vielleicht mit Ausnahme der thermischen, die wir ungenügend kennen) eine Sonderstellung ein, eine Thatsache, die vielleicht in der besonderen Natur des photischen Reizes begründet liegt: es »steht der Lichtreiz den anderen Reizqualitäten in gewisser Weise eigenthümlich gegenüber in so fern, als man gefunden hat,

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

dass nicht alle lebendige Substanz auf Lichtreiz reagirt, während chemische, mechanische, thermische und galvanische Reize auf alle lebendigen Substanzen Wirkungen hervorrufen« (Verworn, 1901, p. 415).

Gerade aus diesem Verhalten aber rechtfertigen sich noch weitere Fragen: wenn nicht alle lebendige Substanz auf Lichtreiz reagirt, so können wir in solchen Fällen, wo eine solche Reaktion stattfindet, besondere Vorrichtungen erwarten, welche die Reaktion ermöglichen. Diese könnten verschiedener Natur sein: wir können uns denken, dass die Wirkung des Lichtes eine indirekte ist, dass durch Zersetzung eines lichtunbeständigen Stoffes chemisch reizende Zersetzungsprodukte entstehen, welche auf die Sehzellen einwirken: solche Einwirkung hat man wohl bei dem Sehpurpur des Vertebratenauges vermuthet, der wenigstens in bestimmtem Maße am Zustandekommen der Reaktion auf Lichtreiz betheiligt sein wird — sicher ist er nicht dazu nothwendig — und auch aus der Haut lichtreizbarer Seeigel hat von Uexküll (1901) einen im Lichte zersetzbaren Stoff extrahirt. Auch die Thätigkeit des Chlorophylls, das unter Lichteinwirkung aus der Kohlensäure freien Sauerstoff abspaltet, könnte eine solche indirekte Lichtwirkung vermitteln. Aber gerade bei vielen chlorophyllhaltigen Flagellaten, die sich heliotaktisch nach den belichteten Stellen bewegen, sind bestimmte lichtrecipirende Organula, Ocelloide, vorhanden, welche chlorophyllfrei sind.

Es ist aber auch denkbar, dass der feinere Aufbau der lebendigen Substanz derart variirt sein kann, dass eine direkte Reizbarkeit durch Licht vorhanden wäre. Denn wenn das meiste Protoplasma gleichsam immun gegen das gewöhnliche Licht ist, so wird es doch durch besonders starkes und besonders beschaffenes Licht afficirt, wie die menschliche Haut durch längere Einwirkung starken elektrischen Bogenlichts, oder das Plasma vieler Protozoën durch Röntgenstrahlen. Die Neigung, welche vielfach in der Litteratur hervortritt, die Lichtreaktion der Organismen durch Annahme indirekter Lichtwirkung verständlich zu machen und sie auf chemische oder thermische Nebenwirkungen zurückzuführen, ist ganz unberechtigt. Direkte Lichtwirkung ist nicht unbegreiflicher und nicht begreiflicher wie direkte Wärmeeinwirkung — wir wissen über das Wesen keiner von beiden etwas. — Wie wir uns solche besonderen Strukturverhältnisse des Protoplasmas, welche es photischen Reizen zugänglich machen, denken können, darüber ist theoretisch wenig zu sagen. Wenn es aber gelingt, in allen, oder doch in einem großen Theile der Sehzellen Einrichtungen gleicher Beschaffenheit zu finden, die nach ihrer Anordnung an der Zelle aller

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

Wahrscheinlichkeit nach der Reception des Lichtreizes dienen, so können wir mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass gerade diese die gesuchte Beschaffenheit haben, dass sie also direkt auch durch schwächere Lichtreize afficirt werden können.

Solche Hilfsapparate, »in denen das objektive Licht den Anstoß zu einer Nervenerregung zu geben im Stande ist«, hat man auch immer wieder in den Zellen der Sehorgane gesucht. Die Meinungen darüber, welcher Art eigentlich die lichtrecipirenden Elementartheile seien, haben je nach dem Stande der Kenntnisse gewechselt, und in neuerer Zeit ist auf Grund der Entdeckungen über die feinsten Bestandtheile des Nervensystems, die unter Anwendung komplicirter histologischer Methoden und Dank der Vervollkommnung unserer optischen Instrumente gemacht sind, auch diese Frage in ein neues Stadium getreten.

Die früheste Auffassung war, dass der Sehnerv in dem Auge frei endige. Joh. Müller z. B. fasste das Emplem der Nereis-Augen als papillenförmige Anschwellung des Sehnerven auf; das Wesen der Retina des Wirbelthierauges, die ja naturgemäß am häufigsten und eingehendsten untersucht wurde, sah man in der »Ausbreitung der Fasern des Sehnerven zu einer Fläche«, und die Stäbchen und Zapfen erklärte Henle für freie Enden von Nervenfasern, denen sie im Bau außerordentlich ähnlich seien. Leydig sieht die »Nervenstäbe« der Arthropodenaugen als »besonders geartete Endabschnitte der Nervenfasern« an (Vom Bau des thier. Körpers, p. 98) und überträgt diese Deutung auch auf die Stäbchen der Wirbelthierretina, indem er sie für verwandt mit jenen erklärt. Die Augenflecken mancher Wirbellosen erscheinen nur als Pigmentanhäufungen auf den Nervencentren oder am Ende der Nerven. Auch Max Schultze ist der Ansicht, dass die geschichteten Säume in den Arthropodenaugen die Enden der Sehnerven seien; für die Stäbchen der Wirbelthiere stellt er die Alternative, dass sie entweder ganz aus Nervensubstanz bestehen, oder dass nur feine Nervenfasern im Innern oder auf der Oberfläche der Stäbchen verlaufen. Es ist somit eine weit verbreitete Anschauung, die von den größten Autoritäten gestützt wurde, dass das Licht in den Sehorganen direkt auf die Enden der Nervenfasern einwirkt.

Einen groß angelegten Versuch, unser Verständnis für das Zustandekommen der Nervenerregung durch optische Reize zu vertiefen, die Farbenwahrnehmung zu erklären und eine Gleichartigkeit im Bau für die verschiedenen recipirenden Elementartheile der Sehzellen in der Thierreihe nachzuweisen, hat Max Schultze (1867—69) unter der Mitarbeiterschaft von W. Zenker (1867) unternommen. Er suchte

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

anknüpfend an die lamellöse oder Plättchenstruktur der Stäbchen und Zapfen des Wirbelthierauges, einen ähnlichen Bau auch für andere Stäbchenbildungen nachzuweisen, und es gelang ihm dies mehr oder weniger vollständig und zutreffend für die »Sehstäbe« der Krebse und Insekten, und für die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Nach den theoretischen Erwägungen, die W. Zenker an diesen Befund knüpft, sollen die komplicirten Vorgänge im Innern eines solchen aus vielen Plättchen geschichteten reflektirenden Stabes, welche unter bestimmten Voraussetzungen zur Entstehung stehender Wellen führen, Veranlassung geben zu einer bedeutenden Absorption von Licht in der Stäbchensubstanz selbst, welche Absorption, nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft, doch in letzter Instanz die nothwendige Vorbedingung zur Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenbewegung sei. — Plättchenstrukturen, wie die von Max Schultze gefundenen, sind noch hier und da verzeichnet, z. B. von Simroth für die angeblichen Stäbchen der Pulmonatenretina (vgl. oben); im Allgemeinen aber hat dieser geniale Erklärungsversuch in Folge der Unzulänglichkeit seiner Grundlagen sein Ende gefunden.

Später tritt der ursprünglichen Annahme, dass die Stäbchen aus Nervensubstanz bestehen, eine andere gegenüber, welche die recipirenden Elementartheile bei den verschiedenen Gruppen der Thiere als Cuticularbildungen auffasst. Sie fußt hauptsächlich auf der Untersuchung wirbelloser Thiere. Ihr Hauptbegründer ist Hensen; in seiner hervorragenden Abhandlung über das Auge der Cephalopoden (1865), die weit mehr bringt als ihr Titel verspricht, folgert er aus den Verhältnissen bei *Nautilus* (wo die Stäbchenschicht der Retinazellen allmählich in die Cuticula des benachbarten Epithels übergeht), dass die Stäbchen cuticulare Bildungen sind, und er findet diese Anschauungsweise bei den übrigen Cephalopoden, sowie bei *Pecten* und den Heteropoden, später auch bei anderen Gastropoden (*Pteroceras*) bestätigt; auch bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Säugethierretina ist er »auf keinen Befund gestoßen, der die Möglichkeit, dass auch hier die Stäbchen zum Theil Cuticularbildungen seien, ausschlösse«. Den praktischen Werth dieses Nachweises für die Lehre von der Lichtempfindung sieht Hensen darin, dass man es in einer Cuticularbildung mit einer relativ einfachen Substanz zu thun hat, »in welcher nicht mehr die noch unklaren und komplicirten Lebenserscheinungen der Zellen in Rechnung zu ziehen sind«.

Nachdem auch W. Lange (1876) bei *Asteracanthion rubens* die cuticulare Beschaffenheit der Stäbchen betont hatte, waren es beson-

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

ders die berühmten Untersuchungen Grenacher's über das Sehorgan der Arthropoden und dessen Studien über Cephalopoden- und Heteropodenaugen, welche der Anschauungsweise Hensen's eine kräftige Stütze gaben. Die Stäbchen treten, »so weit man sehen kann, überall als von besonderen Zellen nach Art der Cuticulae abhängige Bildungen« auf, so lehrt Grenacher, und die Kontinuität zwischen dem Stäbchen und der Nervenfaser wird durch den Zellkörper des Retinaelements vermittelt, ist also eine indirekte. Natürlich will er damit die Stäbchen nicht den Cuticularbildungen des Integuments bei Arthropoden und anderen Evertebraten gleichstellen, noch ihre physiologische Bedeutung dadurch herabsetzen. Die Stäbchenmasse erleidet in Folge der Lichteinwirkung eine Zustandsveränderung, die durch die Zellsubstanz auf die Nervenfaser übertragen eine Veränderung des Zustands dieser letzteren in Gestalt eines Lichtreizes auslöst. Gerade bei der Betrachtung der Cephalopodenretina findet Grenacher Gelegenheit, den Gegensatz der von ihm vertretenen Ansicht zu der Annahme direkter Reizung eines nervösen Bestandtheils, einer Nervenfaser, zu erörtern; die Thatsachen aber, so weit sie ihm bekannt waren, nöthigten ihn, die letztere abzulehnen.

So hat sich seitdem die Ansicht von der cuticularen Natur der Stäbchenbildungen mehr und mehr verbreitet und findet sich in vielen Einzelarbeiten, nicht durch besondere Gründe belegt, sondern einfach angenommen. Ja solchen Cuticularbildungen wurde von mancher Seite sogar noch allgemeinere Bedeutung zugewiesen, sie sollten für die Sinneszellen überhaupt charakteristisch sein. So sagt Reichenbach (1879) von den Zellen der Sinnesorgane im Allgemeinen: »An ihrem centralen Pol lässt sich eine Nervenfaser nachweisen, und an ihrem peripheren Ende tragen sie ein Ausscheideprodukt, ein sogenanntes Cuticulargebilde, das bald die Form von Stäbchen, Zäpfchen, Stiftchen besitzt, bald ein oder mehrere Härchen darstellt« — und er fügt hinzu: »offenbar spielen hierbei (bei Übertragung von Bewegungsvorgängen der Außenwelt auf die Nervensubstanz) die cuticularen Endgebilde eine hervorragende Rolle, denn wir finden sie bei den verschiedenen Sinnesorganen ganz verschieden ausgebildet und bei den gleichnamigen Sinnesorganen ganz verschiedener Thiere besitzen sie oft den gleichen Bau«.

In neuerer Zeit haben sich jedoch wiederum Stimmen gegen eine solche Auffassung erhoben, wenn auch bisher nur vereinzelt. Zunächst kommt zweifellos W. Patten (1886) das Verdienst zu, hier mit der Tradition gebrochen zu haben; er entdeckte in den Stäbchen mancher Wirbellosen (z. B. *Pecten*) Faserbildungen, die er als Nerven-

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

fäserchen ansprach und für die Lichtreception verantwortlich machte. Gar Manches, was er in dieser Weise beschrieben und abgebildet hat, konnte nach ihm Niemand wiederfinden, und es sprechen gewichtige Gründe dafür, dass er durch wenig gute Präparate getäuscht wurde; trotz aller scheinbaren Vorurtheilslosigkeit in schnell fertigen Theorien befangen, hat er seine Untersuchungen mehr extensiv als intensiv betrieben, und so ist das, was er richtig gesehen hat, mit vielem Unberechtigten vermischt. Ferner hat v. Kennel (1891) sich gegen die Auffassung ausgesprochen, dass die lichtrecipirenden Elementartheile eine todte Substanz seien, und erklärt die Stäbchen im Arthropoden- wie im Vertebratenauge für protoplasmatische Theile der Zelle, für Sinneshaare wie Tast-, Geruchs- und Hörhaare, welche zu einseitig-physiologischer Funktion metamorphosirtes Plasma seien, gerade wie auch die Muskelsubstanz. Ihm schließt sich sein Schüler Johansen (1893) an — beide haben allerdings kein beweisendes Material für ihren Standpunkt beigebracht. Anders Parker, der bei Crustaceen (*Porcellio* und *Serolis* [1891], *Astacus* [1895]) feine Fibrillen von der Nervenfaser der Sehzelle bis in das Rhabdom hinein verfolgen konnte und daraus folgert, dass die Fäserchen im Rhabdom nervöse Gebilde, und zwar die distalen Enden der Fibrillen von Sehnervenfasern seien. Auch Miltz (1899) schließt sich der gleichenAuffassung an. Ich selbst konnte in fast allen Abhandlungen der Untersuchungsreihe, zu der hiermit ein vorläufiger Abschluss vorliegt, als lichtrecipirende Elementartheile in den Sehzellen bei vielen Thieren ähnliche Fibrillen nachweisen, wie sie Parker bei den Krebsen gefunden hat.

Damit ist also die Rückkehr zu der alten Anschauungsweise vor Hensen vermittelt, dass es nervöse Bestandtheile sind, welche direkt in die stäbchenartigen und verwandte Bildungen eingehen, und dass diese nervösen Bestandtheile die eigentlich lichtrecipirenden Endigungen sind. Es ist nur natürlich, dass damit auch eine Anzahl älterer Beobachtungen, z. B. von Hensen für *Pecten*, von Greeff für die Alciopiden, wieder zu ihrem Recht kommen, und dass andere Verhältnisse, wie die von Grenacher schon beobachtete Fibrille in den Stäbchen der Cephalopoden, ihre richtige Deutung erfahren. Die Grundlage aber für diese Fortschritte bieten uns die bahnbrechenden Untersuchungen Apáthy's (1897), der in seiner glänzenden und durch ihre außerordentliche Sorgfalt überzeugenden Arbeit »Das leitende Element des Nervensystems« überall im Nervensystem, in den Nervenfasern wie den Zellen, fibrilläre Bildungen nachgewiesen und als leitende Bestandtheile gedeutet hat, die Neurofibrillen. Diese Neuro-

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

fibrillen stellen sich dar als Primitivfibrillen, die ihrerseits zusammengesetzt gedacht werden aus feinsten einheitlichen Fäserchen, den Elementarfibrillen; bei Theilung der Primitivfibrillen liegt keine wahre Gabelung, sondern eine Spaltung in dünnere Elementarfibrillenbündel vor. In den Nervenfasern verlaufen die Primitivfibrillen in der Ein- oder Mehrzahl in der Längsrichtung der Fasern, in den Ganglienzellen und Sinneszellen verhalten sie sich wechselnd je nach der Art dieser Zellen: bald durchziehen sie dieselben einfach, bald bilden sie ein Gitterwerk um den Kern, oder mehrere Gitter, die wiederum mit einander in Verbindung stehen können.

Apáthy giebt an, dass er eine Endigung der Neurofibrillen nirgends mit Sicherheit konstatiren konnte, und ist desshalb der Ansicht, dass die leitenden Primitiv- oder Elementarfibrillen sowohl peripherisch als auch central ununterbrochen sind und in sich zurückkehren, etwa in der Weise, wie die im anatomischen Sinne arteriellen Blutbahnen durch Vermittelung des Kapillargefäßnetzes in die venösen Bahnen übergehen. Es scheint mir aber doch, dass in einzelnen Fällen er selbst nur mit künstlichen Annahmen diesen Standpunkt festhalten kann, so bei den Flimmerzellen des *Anodonta*-Darmes, wo nach seiner Zeichnung und Schilderung die Neurofibrillen in ein Endknöpfchen im Cuticularsaum übergehen: er greift hier zu der Auskunft, dass die Endknöpfchen wohl Umbiegungsstellen der zu ihnen führenden Fädchen in ein cuticulares Neurofibrillengitter sein könnten. Auch das Zwischenhärchen bei diesen Zellen scheint mit einer frei endigenden Neurofibrille in Zusammenhang zu stehen. Deutungen, welche das Aufrechterhalten der Theorie gestatten, sind ja stets möglich, und wenn ich im Folgenden viel von freien Neurofibrillenenden spreche, so könnte man stets die Annahme machen, dass dies anscheinend freie Ende nur eine Umbiegungsstelle, und dass die Neurofibrille doppelt sei, indem der rücklaufende Theil sich dem hinlaufenden dicht anlegt. Doch sind einstweilen periphere Zellen noch sehr wenig auf das Verhalten der Neurofibrillen in ihnen untersucht, und ich sehe noch keine Nöthigung ein, solch einen Ausweg einzuschlagen.

Neurofibrillen lassen sich nun auch in vielen Sehzellen nachweisen. Alle jene Bildungen, die man mit dem gemeinsamen Namen »Stäbchen« bezeichnet hat, enthalten solche Neurofibrillen, und zwar endigen diese nach den vorliegenden Beobachtungen frei in den Stäbchen; ihre Enden, an denen häufig, aber durchaus nicht immer eine besondere Umänderung sichtbar ist, müssen dann als lichtrecipirende Theile aufgefasst werden. Die Nothwendigkeit einer solchen Annahme leuchtet vor Allem in jenen Fällen ein, wo von den Sehzellen nichts als diese Neurofibrillenenden dem Licht zugänglich sind, z. B. in den Ommen des Komplexauges von *Periplaneta*, in den Augen von *Pleurobranchus* (vgl. oben) und zahlreichen anderen Fällen; wo aber, wie bei den invertirten Pigmentbecherocellen von *Planaria* u. a. die ganze Sehzelle dem Licht ausgesetzt ist, da ist die Lage jener

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

Endigungen derartig, dass ihre optische Isolirung eine möglichst wirksame ist: sie liegen dem Pigmentbecher dicht an. Ferner spricht sehr zu Gunsten dieser Annahme die Thatsache, dass diese Fibrillenenden in direkter Verbindung mit der leitenden Substanz der Nervenfasern stehen, so dass die in ihnen durch das Licht hervorgerufene Zustandsänderung ohne Zwischenglied auf den Nerven übergeht und zum Centralorgan geleitet wird.

Die besondere Beschaffenheit dieser Neurofibrillenenden macht sich äußerlich oft als besondere Verdickung geltend, in besonders auffälligem Maße bei *Spadella* (vgl. oben) und *Eunice viridis* (V, p. 459 ff.); nicht selten ist auch eine veränderte, meist erhöhte Färbbarkeit vorhanden, in anderen Fällen (Opisthobranchier, Pulmonaten, vgl. oben) kann diese auch fehlen. Aber auch da, wo wir derartige Veränderungen äußerlich nicht wahrnehmen können, müssen wir doch wohl solche annehmen. Denn die gleichen Neurofibrillen wie in den Stäbchen finden wir ja auch in den proximalen Theilen der Sehzellen und den Nervenfasern, und oft können, wie z. B. bei den durchsichtigen Alciopiden und Heteropoden, diese Zellabschnitte und Nervenfasern und die in ihnen enthaltenen leitenden Fibrillen vom Lichte getroffen werden: würde aber durch dieses Licht ein Reiz auf die Fibrillen ausgeübt, so würden damit die ganzen Einrichtungen für die Lichtsonderung im Auge völlig illusorisch gemacht, welche bewirken, dass dasselbe Neuron immer nur von Strahlen einer und derselben Einfallsrichtung gereizt werden kann, — denn die von den Stäbchen aus zu dem Nervencentrum geleiteten und dank jenen Einrichtungen für die einzelnen Neuren verschiedenen Reize würden durch eine solche zweite Reizung verwirrt und verwischt. Diese Gesichtspunkte sind von Hensen (1866, p. 415) schon treffend hervorgehoben, und für die Retina der Wirbelthiere ist es ja oft ausgesprochen, dass eine direkte optische Reizung der ausgebreiteten Sehnervenfasern nicht stattfindet — hier liegen allerdings die Verhältnisse in so fern anders, als ja diese Fasern nicht direkt mit den Stäbchen und Zapfen zusammenhängen; dass die Neurofibrillen in ihnen doch mit denen im Neuroepithel der Retina identisch sind, wäre nach Apáthy's Auffassung zu postuliren, bedarf aber noch des Nachweises. Vielleicht aber ist der Umstand, dass die Neurofibrillen da, wo sie lichtrecipirend sind, frei endigen, nicht ohne Zusammenhang mit dieser ihrer Fähigkeit: es wäre vielleicht nicht undenkbar, dass das freie Ende zugänglich ist für eine Einwirkung, welche die ununterbrochene Fibrille nicht afficiren kann?

Solche freie Endigungen von Neurofibrillen sind aber nicht in allen

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

Zellen vorhanden, die wir als Sehzellen auffassen müssen. Bei einigen wenigen Thierformen geschieht die Lichtreception in anderer Weise. Als Beispiel führe ich die oben beschriebenen Sehorgane von *Stylaria lacustris* an. Hier sind (mit den von mir angewandten Mitteln) keine freien Neurofibrillenenden in den Sehzellen nachweisbar; dagegen ist für diese der Besitz einer besonderen, innerhalb des Zellplasmas gelegenen Bildung charakteristisch, die wohl in nothwendigem Zusammenhange mit der Lichtreception steht; wir nennen das Gebilde Phaosom, und werden uns unten näher damit zu beschäftigen haben.

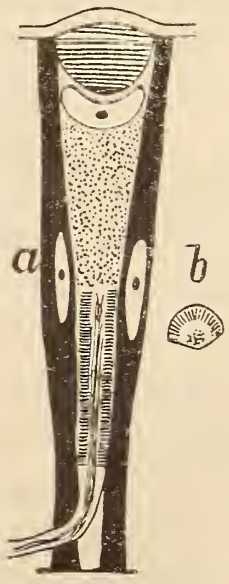
Wir haben also in Bezug auf die Beschaffenheit der lichtrecipirenden Elementartheile zweierlei Sehzellen zu unterscheiden: einmal solche mit freien Neurofibrillenenden — und das ist die bei Weitem überwiegende Mehrzahl — und zweitens solche mit Phaosomen.

Unter den Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden ergeben sich je nach der verschiedenen Anordnung der letzteren bestimmte Unterschiede, und man kann daher diese Anordnung zur Grundlage einer Eintheilung der Sehzellen machen. Entweder nämlich kommen einer Sehzelle eine große Anzahl von Neurofibrillen zu, deren meist verdickte Enden, senkrecht zur Zelloberfläche dicht neben einander stehend, einen Theil der letzteren als zusammenhängende Schicht überziehen; auf medianen Schnitten durch die Zelle erscheint diese Schicht dann als Saum, in welchem die einzelnen Fibrillenenden palissadenartig neben einander stehen; die Komponenten dieses Saumes habe ich (II) Stiftchen, und die gesammte Bildung Stiftchensaum genannt, und ich möchte diesen Namen beibehalten, obgleich ja die Bezeichnung Saum mehr für das Schnittbild als für die körperlich gedachte Zelle zutreffend ist. Ein jedes Stiftchen setzt sich naturgemäß in eine Neurofibrille fort, welche die Zelle durchzieht und in die Nervenfaser eingeht. Ich bin geneigt, diese Neurofibrillen wie sie zu den einzelnen Stiftchen treten, als Elementarfibrillen im Sinne Apáthy's aufzufassen, vor Allem aus dem Grunde, weil solche Endverdickungen wohl eher bei einer einheitlichen Fibrille, als bei einem Fibrillenbündel denkbar sind. Doch muss ich ohne Weiteres zugeben, dass dies lediglich eine subjektive Ansicht ist, und dass sie objektiv sich sehr schwer mit Gründen belegen ließe. — Im direkten Gegensatze dazu finden wir Sehzellen, die nur eine einzige Neurofibrille enthalten, welche dann die Zelle und das etwa zugehörige Stäbchen als »axiale Faser« durchzieht; an dieser Fibrille trifft man gewöhnlich das letzte Ende nicht als Stiftchen abgesetzt, aber auch sie nimmt

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

häufig gegen ihr Ende an Umfang und Färbbarkeit zu. Schließlich kennen wir Übergangsbildungen, welche zwischen diesen beiden Extremen vermitteln.

Stiftchensäume kommen in außerordentlicher Verbreitung vor und zeigen verschiedene Modifikationen. Ihrer Lage nach befinden sie sich sehr häufig an dem Ende der Zelle, welches dem Ansatz der Nervenfaser gegenüber liegt. Nicht selten aber sind sie seitlich an der Zelle angebracht, besonders bei sehr lang gestreckten Sehzellen, und zwar vor Allem bei denen der Arthropoden. Man könnte sich ja vorstellen, dass diese Lage nur eine Modifikation der vorigen wäre, indem sich das freie, den Stiftchensaum tragende Ende der Zelle verschoben, gleichsam übergeneigt hat, wie das z. B. Watase für die Sehzellen in den Ommen des Arthropodenkomplexauges anzunehmen geneigt ist (seine Figuren sind in Korschelt und Heider, Entwicklungsgeschichte, spec. Th. p. 896 zum Theil reproducirt). Dass dies aber nicht überall der Fall ist, zeigen Beispiele, wo die Stiftchensäume an zwei gegenüber liegenden Seiten einer Zelle angebracht sind, wie bei der Spinne *Steatoda* (VII, p. 444). Auch kommt es öfters vor, dass das Ende der Zelle vom Stiftchensaum ringförmig umgeben wird, so wahrscheinlich in den Ocellen von *Scolopendra*, sicher in der Stemmata von *Helophilus* und den Hauptaugen von *Steatoda*. Ja zuweilen finden wir den Stiftchensaum ganz in der Nähe des Nervenansatzes gelegen: der Eindruck, der in diesem Fall entsteht, ist dadurch ein ganz veränderter, dass der Stiftchensaum sich jetzt zwischen den Zellkörper und die Nervenfaser gleichsam einschiebt, also sich nicht einfach anatomisch von der Zelle sondern lässt, wie in den bisherigen Fällen, sondern geradezu im Innern der Zelle liegt, während die Stiftchensäume sonst an der Peripherie derselben liegen; man könnte von einem inneren Stiftchensaume reden. Es reichen aber auch in diesem Falle die Stiftchen bis an die Oberfläche der Zelle; in der ganzen Beschaffenheit dieser Bildung aber ist keine Abweichung vorhanden: die Stiftchen stehen in einem Cylindermantel oder einem Theile eines solchen dichtgedrängt neben einander und die Neurofibrillen, deren verdickte Enden die Stiftchen sind, verlaufen in der Achse des Cylinders gegen die Nervenfaser. Beispiele solcher »innerer Stiftchensäume« bieten uns die Komplexaugen bei *Branchiomma* (Textfig. 3) und *Arca*.



Textfig. 3.

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

Auch die Beschaffenheit der Stiftchensäume selbst wechselt bei den verschiedenen Thieren. Die Höhe der Stiftchen ist sehr ungleich; während sie manchmal wie lange Flimmerhaare sich weit über die Oberfläche der Zelle erheben (*Helix*), sind sie andere Male außerordentlich niedrig und unbedeutend, nur eben knöpfchenartige Verdickungen der Neurofibrillenenden (Stemmata von *Helophilus*, *Scolopendra* [VII]). In manchen Fällen treten außer den Endverdickungen der Neurofibrillen, den eigentlichen Stiftchen, noch knöpfchenartige Verdickungen an deren Basis auf, und zwischen dem Zellkörper und diesen Verdickungen treten die Neurofibrillen besonders deutlich hervor: sie bilden eine Schaltzone, wie ich (VII) es genannt habe. Basalknöpfchen und Schaltzone sind aber nicht nothwendig zusammen vorhanden, die letztere kann auch fehlen. Beide finden sich bei vielen Arthropoden, z. B. *Lithobius* und zahlreichen Komplexaugen der Krebse und Insekten; vielleicht könnte man auch bei *Drepanophorus* die Abschnitte, welche ich (II) früher als innere Stiftchen bezeichnet habe und die von den äußeren Stiftchen jedesmal durch eine knöpfchenartige Anschwellung getrennt sind, als Schaltzone auffassen — wenn sie auch in ihrer Affinität zu Farbstoffen die äußeren Stiftchen übertreffen, ein Verhältnis, das sonst umgekehrt ist. Basalknöpfchen allein finden sich bei den Stiftchensäumen in der Retina der Heteropoden. Zweitheilige Stiftchen, d. h. solche, deren innere und äußere Hälfte verschieden stark färbbar sind, kennen wir von Heteropoden (VI, p. 429), *Armandia polyophthalma* (V, p. 486) und vielleicht *Amphioxus* (IV, p. 366).

Man kann mit den Basalknöpfchen wohl die Basalkörper in Flimmerzellen vergleichen: wir haben es in beiden Fällen mit dünnen, fibrillären Gebilden zu thun, an welchen diese Knöpfchenbildungen ansitzen: aber wir dürfen den oft vernachlässigten Unterschied nicht vergessen, dass die einen nervöse receptorische Fibrillen sind, die anderen aber kontraktile, und dass sie so verschieden sind wie Muskel und Nerv. Sollten also die Basalkörper in den Flimmerzellen mit der speciellen Funktion der Flimmern etwas zu thun haben, wie das neuerdings vielfach behauptet und durch die Ableitung dieser Basalkörper vom Centrosom der Zelle gestützt ist, so kann der Vergleich nur ein äußerlicher sein — doch ist dies jedenfalls nur eine von den möglichen Auffassungen, und es ist die Vergleichbarkeit desshalb nicht von vorn herein ausgeschlossen. Wenn aber eine solche Vergleichbarkeit vorhanden ist, so wären die Basalknöpfchen der Stiftchensäume ein Hinweis darauf, dass die Stiftchen hier nicht im Zellkörper liegen,

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

sondern ihn überragen wie die Flimmer oder Geißel ihre Zelle überragt. Zweifellos thun das nicht alle Stiftchensäume, sicher nicht die sog. inneren, wahrscheinlich aber auch nicht jene bei *Planaria* und anderen Plathelminthen oder bei den Spinnen, wie sich hier aus der nicht vermehrten Breite der stiftchentragenden Strecke des Zellkörpers sicher folgern lässt. Bei anderen aber, wie *Gastropteron* und *Helix*, wo bisher keine Basalknöpfchen gefunden sind, überragt der Stiftchensaum sicher den Zellkörper, wie aus dem Vergleiche mit den benachbarten indifferenten Zellen hervorgeht. Dagegen giebt es Fälle genug, wo man zweifeln kann, ob der Stiftchensaum innerhalb oder außerhalb der Zelle liegt, und ich konnte daher eine Eintheilung von diesem Gesichtspunkte aus, die sicher morphologischen Werth hat, nicht versuchen.

Auch Verwachsungen der Stiftchen unter einander kommen vor, aber sie sind auf wenige Gruppen beschränkt. Einmal sind es die Heteropoden, in deren Retina die Stiftchen reihenweise zu dünnen Plättchen verwachsen, so dass dadurch der Stiftchensaum einer Zelle in einen Satz über einander liegender Plättchen umgewandelt wird (VI, p. 429). In ausgedehnterem Maße verwachsen die Stiftchen in den meisten Komplexaugen der Arthropoden, so dass nicht nur ein einzelner Stiftchensaum zu einem einheitlichen Rhabdomer, sondern sogar alle sieben Stiftchensäume eines Ommas zu einem Rhabdom sich verschmelzen und man die Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen nur noch aus den gesondert bleibenden, an das Rhabdom ansetzenden Neurofibrillen erkennen kann.

Man kennt die Stiftchensäume, trotz ihrer weiten Verbreitung, erst seit Kurzem genauer. Durch meine Untersuchungen zuerst bekannt geworden, sind sie von L. v. Graff (1899) auch in invertirten Pigmentbecherocellen der Landplanarien nachgewiesen; für die Arthropoden wurde ihre Auffindung durch Parker's Untersuchungen vorbereitet.

Keine so große Verbreitung wie die Sehzellen mit Stiftchensäumen haben diejenigen mit einzelnen Neurofibrillen. Wir können hier nicht selten schon durch die bedeutendere Dicke der Neurofibrillen vermuthen, dass wir es mit Primitivfibrillen zu thun haben, welche aus mehreren Elementarfibrillen bestehen — ein Beweis freilich für diese Vermuthung fehlt.

Diese Neurofibrillen bleiben entweder in ihrem ganzen Verlauf in der Zelle: es besteht kein äußerlich gegenüber dem übrigen Zellkörper abgesetzter Theil, den man als Stäbchen bezeichnen könnte — so ist es bei den segmentalen Augen des Palolowurms (V, p. 459 f.).

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

Oder aber die Fibrille tritt in einen stäbchenartigen Abschnitt ein, den sie, bisweilen unter leichten oder bedeutenderen Schlängelungen, bis an sein Ende durchzieht; dieses Stäbchen bildet entweder eine weiche, wahrscheinlich plasmatische Hülle um die Fibrille, wie bei *Pecten* oder bei *Charybdea* (nach E. W. Berger, 1900), oder es kommt dazu noch eine festere Umhüllung, in Gestalt eines cuticularen Hohlcylinders, der einheitlich sein kann (Raubanneliden) oder aus zwei an einander gelegenen Hohlkehlen besteht (Alciopiden, Cephalopoden). Eine besondere Stellung nimmt *Spadella* (s. oben) ein, wo die eine Neurofibrille am freien Ende der Zelle so verdickt ist, dass man sie allein, ohne Hülle, als Stäbchen bezeichnen könnte. — In einzelnen Fällen hat das Ende der Neurofibrille eine besondere Ausbildung: es ist hier nämlich bei Cephalopoden und Alciopiden ein besonderes Köpfchen vorhanden, das eine Modifikation der Neurofibrille vorstellt: doch kann ich in keinem Falle das genaue Verhältnis von Neurofibrille und Köpfchen zu einander feststellen. Im Allgemeinen ist ja wohl anzunehmen, daß die Neurofibrille in ihrem ganzen Verlauf im Inneren des Stäbchens der Einwirkung von Licht zugänglich ist — sonst wäre die oft bedeutende Länge der Stäbchen und der Neurofibrillen in ihnen gar nicht zu verstehen. Diese umgestalteten Enden sind aber vielleicht besonders reizbar, eine Annahme, in der ich bestärkt werde durch den Umstand, dass ja bei beiden Formen, bei Cephalopoden wie Alciopiden, Accommodationseinrichtungen vorhanden sind, durch welche also ein scharfes Bild der Objekte gerade auf diese Endköpfchen entworfen werden kann — bei den Cephalopoden ist durch Beer's (1897) schöne Untersuchungen die Accommodation direkt nachgewiesen, bei den Alciopiden konnte ich (V, p. 475) wenigstens Einrichtungen auffinden, die wahrscheinlich der Einstellung des Auges für die Ferne dienen.

Auf Berger's Befunde und die Folgerungen, die er daraus zieht, muss ich hier kurz eingehen. Er weist in den Sehzellen der Linsenaugen von *Charybdea* je eine Fibrille nach, welche die Zelle der Länge nach durchsetzt und dann das Stäbchen durchläuft. Wenn er angiebt, dass ich die Neurofibrillen bei den Anneliden nicht über das Stäbchen hinaus in die Zelle verfolgt habe, so ist das ein Irrthum, den er durch genaueres Lesen meiner Arbeit (V, p. 497) leicht hätte vermeiden können. Sehr spaßig ist es, wie Berger aus seinem Befund eine Stütze für Patten's Theorie des Farbensehens konstruiren will; diese Theorie verlangt horizontale Neurofibrillen von verschiedener Länge, die jeweils entsprechend ihrer Länge von Licht bestimmter Wellenlänge afficirt werden sollen; es können diese horizontalen Fibrillen wie die Borsten einer Flaschenbürste von einer axialen Faser ausgehen. Nun schreibt Berger: »It is quite evident, that my results for the retinal cells of *Charybdea* are, if any thing, a support

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

to PATTEN's theory.... While I have not been able, to demonstrate the fibrils that are essential to PATTEN's theory, yet I demonstrated the axial fibrils....« [Gesperrt habe ich.]

Zahlreiche Übergänge vermitteln zwischen diesen beiden Extremen in der Anordnung der Neurofibrillen, den Stiftchensäumen einer- und den Einzelfibrillen andererseits. Einmal haben wir in solchen Fällen, wo einem Stäbchen gewöhnlich nur eine Fibrille zukommt, auch vereinzelte Ausnahmen, wo sich deren mehrere nachweisen lassen: von *Pecten tigrinus* und *aratus* (VI, Fig. 15, 21, 23 bei *) habe ich Beispiele dafür abgebildet. Dann aber kommt es sehr häufig vor, dass eine geringe Anzahl von Neurofibrillen in einer Zelle vorhanden ist, die häufig als einheitliche Primitivfibrille die Zelle durchziehen, um dann beim Austritt aus ihr zu einem Fibrillenpinselchen aufzusplittern, das man noch kaum als Stiftchensaum bezeichnen kann. Dass solche Fibrillenpinsel wirklich ein Zwischenglied zwischen jenen Formen vorstellen, leuchtet daraus ein, dass man bei verwandten Thieren alle drei Arten der Fibrillenanordnung neben einander findet. Seitdem GRENACHER (1874) in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Cephalopoden die Vergleichbarkeit des Cephalopodenauges mit dem der Gastropoden festgestellt und FRAISSE uns mit den »Molluskenaugen von embryonalem Typus« bekannt gemacht hat, gilt die Entwicklungsreihe der Molluskenaugen: von den Grubenaugen von *Patella* zu den Blasenaugen der meisten Schnecken und den komplicirten Linsenaugen der Cephalopoden als ein klassisches Beispiel morphologischer Vergleichung. Nun finden wir bei drei Gruppen der Gastropoden, nämlich bei den Pulmonaten, Opisthobranchiern (vgl. oben) und Heteropoden (VI), noch echte Stiftchensäume; bei den Prosobranchiern haben wir, wenigstens in den oben untersuchten Fällen, Fibrillenpinsel gefunden, wie die eben besprochenen und endlich haben wir bei den Cephalopoden stets nur eine Fibrille in den Stäbchen. Wir brauchen dabei keinen Anstoß daran zu nehmen, dass die Stiftchensäume (welche wir doch wohl als das Ursprünglichere ansehen dürfen, schon desshalb, weil sie bei den Plathelminthen eine so allgemeine Verbreitung haben) in diesem Falle bei den von den Prosobranchiern abgezweigten Gruppen vorkommen, aber selbst bei einem so primitiven Prosobranchierauge, wie dem von *Patella*, nicht mehr vorhanden sind; es ist wohl denkbar, dass jene Seitenzweige eine Eigenschaft des Urgastropoden bewahrt haben, die den jetzigen Prosobranchiern nicht mehr zukommt, dass also auch bei den Urgastropoden die Sehzellen mit Stiftchensäumen ausgestattet waren. Ähn-

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

liche Neurofibrillenpinsel finden wir noch mehrfach; Pfeffer (1901) hat dergleichen für die Stäbchen der Asteriden nachgewiesen, ich sah Ähnliches, wenn auch viel längere Fibrillen, in den Ocellen von *Siphonostoma diplochaetos* (V, p. 496 f.), und dahin lassen sich auch die Zellen der Nebenretina in den Stirnaugen von *Vespa crabro* (VII, p. 387) zählen.

Wenn wir die Vertheilung dieser dreierlei Neurofibrillenanordnungen in den verschiedenen Augen vergleichen, so fallen uns eigenartige Verhältnisse auf: eine Fibrille in jeder Zelle finden wir vor Allem in ausgedehnten Retinae mit sehr vielen Sehzellen, jedenfalls nie dort, wo ein Sehorgan nur ganz wenige oder gar nur eine einzige Sehzelle enthält — in diesem Falle sind vielmehr stets Stiftchensäume vorhanden, so bei den Pigmentbecherocellen der Plathelminthen und vieler Anneliden, so auch in den Blasenaugen bei denjenigen Gastropoden, bei welchen relativ oder absolut wenige Sehzellen vorkommen, bei Heteropoden, Pulmonaten und einigen Opisthobranchiern. Bei *Pleurobranchus*, wo nur sieben Sehzellen in einem Auge vorhanden sind, haben die Stiftchensäume eine besonders große Ausdehnung, bei *Gastropteron* mit zahlreicheren Sehzellen sind sie viel schmäler. In den zellenreichen Retinae der Prosobranchier trägt jede Zelle nur noch einen Neurofibrillenpinsel; bei den Cephalopoden aber, wo die Zahl der Sehzellen mit derjenigen in den Augen hochentwickelter Vertebraten wetteifert, kommt einer Zelle stets nur eine Neurofibrille zu. Ähnliches lässt sich bei den Planarien beobachten: die Sehzellen von *Planaria torva*, welche nur zu dreien in einem Pigmentbecher stehen, haben sehr ausgedehnte Stiftchensäume; bei *Euplanaria gonocephala*, wo die Zahl der Sehzellen in einem Ocell um 200 beträgt, ist der Stiftchensaum auf das schmale Ende der kolbenförmigen Zellverlängerungen (»Sehkolben«) beschränkt; bei *Dendrocoelum lacteum* mit nur 32 Sehkolben ziehen sie sich auch an den Seitenwänden dieser Kolben herab, sind also von größerer Ausdehnung, als bei der vorigen, aber immer noch von weit geringerer als bei *Planaria torva* (II, p. 194 ff.). Eine ähnliche Beobachtung machte v. Graff an *Geoplana rufiventris*; dort variirt beim gleichen Individuum die Zahl der Sehzellen in den Ocellen (»Kolbenaugen«) zwischen eins und zwanzig; da, wo nur eine Sehzelle vorhanden ist, schätzte v. Graff an dieser 400 Stiftchen; bei etwa elf Sehzellen hatte jede zwischen 30 und 80 Stiftchen; mit wachsender Zahl der Sehzellen nimmt also auch hier die Zahl der zugehörigen Stiftchen ab. — Wenn ferner wirklich, wie mir das sehr wahrscheinlich ist, der Saum, der die Vacuolen der Sehzellen bei den

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

Hirudineen auskleidet, ein Stiftchensaum ist, so wird die vielfache Kammerung dieser Vacuolen bei *Piscicola* und ihre mannigfach verzweigte Gestalt in den großen Sehzellen von *Pontobdella* und *Branchellion* uns besser verständlich als zuvor: sie bewirken eine Oberflächenvermehrung in der Vacuole, und damit eine Vermehrung der Ausdehnung der Stiftchensäume; bei den genannten Formen mit ausgedehnten intravacuolären Stiftchensäumen ist aber die Zahl der Sehzellen eine geringe, dagegen bei den Gnathobdelliden, wo die Zellen zahlreicher sind, haben die Vacuolen eine relativ geringere Oberfläche und daher weniger ausgedehnte Stiftchensäume. Ob es damit auch im Zusammenhange steht, »dass mit der abnehmenden Zahl der Retinazellen eine Verstärkung der einzelnen Primitivfibrillen, aber gleichzeitig eine geringere Komplicirtheit des Neurofibrillengitters Hand in Hand geht«, wie Apáthy (1897, p. 683) für eine Anzahl Formen konstatirt, das wage ich nicht zu entscheiden.

Es ist nun für die Leistungsfähigkeit des Sehorgans natürlich von Vortheil, wenn recht viele Sehzellen in dessen Zusammensetzung eingehen. Denn »das Licht, welches auf ein einziges empfindendes Element fällt, kann nur eine einzige Lichtempfindung hervorbringen, in welcher nicht mehr unterschieden wird, ob einzelne Theile des Elementes stark, andere schwach beleuchtet sind« (Helmholtz [1856] p. 255) — wobei als Element hier eine Sehzelle zu verstehen ist. In den Sehorganen mit zahlreicheren Sehzellen ist nun aber nach dem eben Erörterten kein entsprechend größerer Aufwand an Neurofibrillen, an Nervensubstanz gemacht; es sind diese Fibrillen nur in anderer Weise vertheilt. Es ist also gleichsam ein Etat, ein fester Betrag von Nervensubstanz vorhanden, der bei verwandten Thieren wahrscheinlich etwa gleich groß ist, der aber in verschiedener Weise verwendet werden kann: Verhältnisse, die unter den Gesichtspunkt von Geoffroy de St. Hilaire's »loi de balancement« fallen. Es ist aber dabei ohne Weiteres klar, dass man solche Kompensationen nicht bis in Einzelheiten verfolgen kann: eine mathematische Genauigkeit wird man stets vermissen, da die Beziehungen im lebenden Organismus viel zu komplicirt sind, als dass sie sich unter die einfache Formel eines Additionsexempels subsummiren ließen. Die Gefahr, in spielendes Suchen nach Gesetzmäßigkeiten hineinzukommen, liegt hier genau so nahe, wie etwa bei den biologischen Fragen über die Schutz- und Schreckfarben, wobei so unendlich viel gesündigt ist.

Der oben angeführte Helmholtz'sche Satz: »das Licht, welches auf ein einzelnes empfindendes Element fällt, kann nur eine einzige Lichtempfindung

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

hervorbringen«, lässt sich ungezwungen auch auf die Neurofibrillenenden als lichtrecipirende Elemente anwenden, wenn wir annehmen dürfen, dass die einzelnen Neurofibrillen in der Nervenfaser isolirt sind. Diese Annahme ist zunächst durchaus willkürlich. Dass aber in einzelnen Fällen eine solche Isolirung vorhanden ist, wird sehr wahrscheinlich durch die Betrachtung des Neurofibrillenverlaufs in unipolaren Ganglienzellen bei Wirbellosen: dort liegen sowohl die zuleitende Fibrille, welche sich in ein Fibrillengitter um den Zellkern auflöst, als auch die ableitende Fibrille in dem gleichen Nervenfortsatz der Zelle; wenn sie nicht gegen einander isolirt wären, so würde die Erregung, die zur Zelle geleitet wird, schon auf die ableitende Fibrille überspringen, ehe sie den Zellkörper erreichte, und das Neurofibrillengitter, dem man doch eine Bedeutung, eine Funktion zuschreiben muss, wäre für die Leitung überflüssig, ja würde von der Erregung gar nicht erreicht werden. Wenn wir eine solche gegenseitige Isolirung auch für die Neurofibrillen in einer Sehzelle etwa von *Planaria torva* annehmen dürften — und das ist durchaus nicht nothwendig, auch wenn in dem angeführten Beispiele die Isolirung vollkommen bewiesen wäre, was sie nicht ist — so wäre vielleicht die Leistung des Ocellus bedeutend höher zu bemessen als ohne diese Annahme, und der Unterschied, der durch die Zahl der Sehzellen in den verschiedenen Ocellen bedingt wird, wäre weniger bedeutend, und jedenfalls nicht, wie bei unserer ersten Auffassung, die Leistung proportional der Zahl der Zellen. Freilich ist nicht zu verkennen, dass auch noch die Zahl der mit dem Sehorgan verbundenen centralen Zellen für die Entscheidung solcher Fragen hervorragend in Betracht kommt.

Hier muss ich noch mit einigen Worten auf den Ausdruck »Stäbchen« eingehen. Ich würde ihn am liebsten ganz ausmerzen, wenn ich mir nicht bewusst wäre, dass es ein vergebliches Bemühen ist, dass er nicht bloß nicht ausgerottet werden kann, sondern dass solch ein kurzer Ausdruck, der gewisse Bildungen ähnlicher Art zusammenfasst, ganz unentbehrlich ist. Wir müssen uns aber über die Werthung des Ausdruckes völlig klar werden. Da möchte ich zunächst darauf hinweisen, dass das, was man bisher mit Stäbchen bezeichnet hat, morphologisch recht verschiedene Dinge sind:

Es sind darunter ganze Stiftchensäume verstanden, so von Claus im Medianauge der Crustaceen, von Grenacher bei den Heteropoden und im Komplexauge der Insekten und Crustaceen, von Ray Lankester im Skorpionsauge; oder aber sind darunter mehrere, zu verschiedenen Zellen gehörige Stiftchensäume begriffen: das gilt von den Stäbchen Leydig's im Komplexauge der Arthropoden, von den Stäbchen Grenacher's im Stemma der Biene und mancher Spinnen, von den Stäbchen Hensen's bei den Heteropoden; oder aber wurde das Wort angewendet auf einen röhrenförmigen Stiftchensaum mitsammt seinem plasmatischen Inhalt: z. B. die Stäbchen bei *Scolopendra* nach Grenacher und Heymons, die Stäbchen Grenacher's im Stemma der Dipteren; das gleiche Wort wird verwendet für ein einzelnes Stiftchen eines Stiftchensaumes (Grenacher bei *Iulus*) oder für kleinere Bündel von Neurofibrillen in der Sehzelle (Pankrath bei Raupen). Stäbchen werden ferner genannt einzelne Fibrillen mit ihrer Hülle bei den Alciopiden und Raubanneliden, oder der basale Abschnitt (Knauf) der Endanschwellung einer Neurofibrille bei den Chätognathen von O. Hertwig und Grassi, oder die Fibrillenpinsel mit ihrer Umgebung bei Asteriden.

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

Eine morphologische Bedeutung kann man dem Worte Stäbchen in der bisherigen Anwendung nicht zuschreiben. Aber etwas Gemeinsames lässt sich sicher unter diesem Ausdruck zusammenfassen, und man kann ihn desshalb etwa so definiren: ein Stäbchen ist ein äußerer, anatomisch einfach abtrennbarer Theil einer Sehzelle, der die recipirenden Endigungen enthält, außer diesen aber häufig noch andere Bestandtheile umfasst, wie lebendes Plasma oder Stützgebilde. Einen Auswuchs der Zelle über ihre ursprünglichen Grenzen stellt das Stäbchen wohl in vielen Fällen dar, so bei Vertebraten, Cephalopoden, Raubanneliden u. A., aber schon von den Stiftchensäumen der Plathelminthen kann man dies nicht immer behaupten. Wenn man also bei der Schilderung eines Sehorgans von den Stäbchen spricht, so ist stets noch eine besondere Beschreibung derselben nothwendig. Unter diese Bezeichnung Stäbchen im weiteren Sinne fallen natürlich auch die Zapfen der Wirbelthierretina.

Es ist aber durchaus nicht nothwendig, dass jede Sehzelle ein Stäbchen hat, d. h. dass die recipirenden Endigungen so an ihr angebracht sind, dass man sie einfach anatomisch von ihr sondern könnte: das ist z. B. unmöglich bei den »inneren Stiftchensäumen«, wie wir sie in den Sehzellen von *Branchiomma*, *Arca* u. a. finden, oder von den wahrscheinlichen Stiftchensaumvacuolen der Egel; es wäre wohl von dem Ausgangspunkte, dem Stäbchen der Wirbelthierretina zu weit abgegangen, wollte man auch solche Bildungen »Stäbchen« nennen — immerhin könnte man ja von »inneren Stäbchen« reden, und es würde sich dieser Gebrauch des Wortes vielleicht einbürgern. Wo aber sollten wir z. B. bei einer Sehzelle von den segmentalen Ocellen des Palolowurms oder bei den Zellen der Nebenretina des *Vespa*-Stemmas die Grenze des Stäbchens ansetzen, da die Andeutung irgend welcher Sonderung an diesen Zellen gar nicht vorhanden ist? Grenacher's Nachweis, dass das Retinaelement, oder sagen wir mit unserer Bezeichnung die Sehzelle, das konstanteste Element in den Sehorganen aller Thiere ist, darf also nicht auch auf das Stäbchen ausgedehnt werden — außer man will der Bezeichnung Stäbchen jeden besonderen Sinn nehmen und es einfach mit »recipirendes Endorgan« gleichsetzen. Dagegen lässt sich, mit einem geringen Vorbehalt, sagen, dass in den Sehzellen die recipirenden Endtheile überall freie Neurofibrillenenden sind.

Dieser Vorbehalt bezieht sich auf die Ocellen der Naideen (vgl. oben) und die vermuthlichen Sehzellen der Lumbriciden (II). Hier sind nämlich bisher keinerlei Einrichtungen wie die eben geschilder-

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

ten bekannt; aber all diesen Sehzellen ist es gemeinsam, dass sie in ihrem Plasma eine Sonderbildung enthalten, einen vacuolenartigen, verschieden gestalteten Körper mit homogenem Inhalt und scharfer Begrenzung. Ähnliche Gebilde hat Göppert (1892) in den Sehzellen des Salpenocells gefunden; doch konnte ich bei den von mir untersuchten Ocellen von *Salpa africana-maxima*, die theils in Sublimat-Eisessig, theils in Formol konservirt waren, nichts Ähnliches finden und halte daher weitere Untersuchungen für nöthig, womöglich unter Verwendung frischen Materials und genauer Prüfung der Konservirungsmethoden.

Schon oben habe ich jene Sonderbildungen in den Sehzellen als Phaosomen bezeichnet und möchte hier auf diese Bezeichnung etwas genauer eingehen. Ray Lankester und Bourne hatten beim Skorpion gewisse glänzend lichtbrechende sphärische Körper in den Sehzellen gefunden und, da deren Substanz ihnen mit der des Rhabdoms ähnlich schien, denselben eine ähnliche Funktion wie dem Rhabdom zugebilligt und sie Phaosphären (*φαός* = *φῶς*) genannt. Purcell wies jedoch nach, dass diese Körper nicht bloß in den Sehzellen, sondern auch in anderen, z. B. den Leberzellen beim Skorpion vorkommen, und ich (VII) habe dargethan, dass das Rhabdom durchaus nicht homogen ist, wie jene Gebilde, sondern aus einzelnen neben einander liegenden Stiftchen besteht; somit ist es sicher, dass die »Phaosphären« des Skorpions nicht die ihnen zugeschriebene Bedeutung haben können. Der Name haftet aber an diesen Bildungen; desshalb würde es nur Verwirrung schaffen, wollte man Gebilde von anderer Funktion mit dem gleichen Namen belegen. Daher habe ich für die intracellulären Körper in den Sehzellen der Naideen und Lumbriciden den Namen Phaosom geschaffen. Die Ausdrücke, welche bisher für diese und ähnliche Gebilde gebraucht sind, wie Vacuolen, Binnenkörper, Glaskörper, sind zu unbestimmt, oder auch für andere, durchaus verschiedene Objekte in Gebrauch, so dass ich sie lieber nicht gewählt habe.

Was für Gründe haben wir nun, den Phaosomen eine wesentliche Rolle in diesen Sehzellen zuzuweisen. Es kann da nur die Konstanz ihres Vorkommens und die Beschränkung auf Zellen, die mit Recht als Sehzellen betrachtet werden, ins Gewicht fallen. Bei den Lumbriciden habe ich die phaosomhaltigen Zellen aus folgenden Gründen als Sehzellen angesprochen: sie sind periphere Sinneszellen, dabei aber den chemischen Einflüssen durch ihre tiefe Lage entzogen, für mechanische Reize wohl kaum zugänglich, da sie zum Theil im Gehirn liegen —

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

wohl aber für Licht stets erreichbar — außerdem stimmt ihre Verbreitung über den Regenwurmkörper mit derjenigen der optischen Reizbarkeit überein, welche ich experimentell feststellen konnte. Wenn ich weiter eine Vergleichbarkeit mit den Sehzellen der Hirudineen für meine Annahme ins Feld führte, so fällt dieser Grund jetzt weg, da ich die intracellulären Bildungen in diesen Zellen jetzt als Stiftchensaumvacuole und nicht als Phaosom zu deuten geneigt bin. Dagegen hat sich gezeigt, dass bei nahen Verwandten der Regenwürmer, den Naideen, in den hier nicht zweifelhaften Sehzellen ebenfalls Phaosomen vorkommen. Dass diese hier der Wand des Pigmentbechers dicht anliegen, also eine möglichst vollkommene optische Isolirung genießen, scheint mir ebenfalls für eine wesentliche Rolle bei der Lichtreception zu sprechen. Über die Art und Weise, wie diese Bildungen der Lichtreception dienen, und über die Vermittlung einer etwa in ihnen durch Lichtreiz hervorgerufenen Zustandsänderung an die Nerven, können wir nichts aussagen. Göppert führt für seine Deutung der entsprechenden Bildungen im Salpenauge keine gewichtigeren Gründe ins Feld: er hält sie lediglich für Analoga der — missdeuteten — Phaosphären der Skorpione.

Jedenfalls ist zu vermuthen, dass auch in den Sehzellen mit Phaosomen, wie in allen Zellen des Nervensystems, Neurofibrillen vorhanden sind. So lange diese in ihrem Verhalten zu den Phaosomen nicht nachgewiesen sind, muss jede Vermuthung, ja sogar die Annahme, dass die Phaosomenzellen von denen mit freien Neurofibrillenenden grundsätzlich verschieden seien, als provisorisch erscheinen.

Da die Erkenntnis der Phaosomen noch durchaus ungenügend ist, lässt sich auch nichts darüber aussagen, wie jene bandartigen und geschlängelten Körper, die man in den Sehzellen mancher Calaniden (VII, p. 350) neben dem Stiftchensaum findet, irgendwie mit ihnen vergleichbar sind. — Ferner wies mich nach dem Erscheinen der ersten Abtheilung dieser Untersuchungen Herr Geheimrath F. v. Leydig darauf hin, dass vielleicht auch die »Körper specifischer Art« in nervösen Zellen der Daphniden (Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers, p. 97, und Naturgeschichte der Daphniden) den Phaosomen der Lumbriciden-Sehzellen nahe stehen möchte. Diese Vergleichbarkeit wird zunächst dadurch beeinträchtigt, dass jene Körper nicht in einer einzelnen Zelle, sondern zwischen zwei benachbarten liegen. Auch hier müssen im Übrigen noch weitere Untersuchungen Licht schaffen; nach meinen bisherigen darauf gerichteten Untersuchungen halte ich es allerdings nicht für ausgeschlossen, dass wir es auch hier mit lichtrecipirenden Zellen zu thun haben.

Die Verbreitung der Sehorgane mit Phaosomen ist also eine sehr geringe, so gering, dass wir sagen können, in

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

fast allen Sehorganen würden die lichtrecipirenden Endeinrichtungen der Sehzellen durch freie Neurofibrillenenden gebildet.

b. Die Rolle des Pigments in den Sehorganen.

Für das Zustandekommen der Lichtreception als solcher ist die Anwesenheit von Pigment nicht nothwendig. Das ist keine neue Wahrheit: schon oft ist mit Nachdruck dieser Satz betont und begründet worden. Aber noch weit öfter findet man Verfehlungen dagegen — und so will ich denn hier mit einigen Worten auf diesen Punkt eingehen, obgleich erst in jüngster Zeit Th. Beer (1901) die Frage von verschiedenen Gesichtspunkten aus gründlich beleuchtet hat.

Die Stimmen, welche auf die nebensächliche Rolle des Pigments hingewiesen haben, sind vielfach ungehört verhallt, trotzdem sie von den größten Autoritäten ausgingen. Joh. Müller wendet sich in seinem Handbuch der Physiologie gegen den Irrthum Gruithuisen's, »dass jede dunkle Stelle der Haut einigermaßen mit der Natur eines Sehorgans in Beziehung stehe, weil sie mehr Licht absorbirt. Dies ist offenbar unrichtig; denn die erste Bedingung zum Sehen ist die specifische Sensibilität des Nerven und dass der zum Sehen dienende Nerv kein Gefühlsnerv sei«. — Helmholtz (1856) sagt in seinem Handbuch der physiologischen Optik: »Doch wissen wir durchaus nicht, ob alle pigmentirten sogenannten Augenpunkte der niederen Thierformen wirklich zur Lichtempfindung dienen. Andererseits müssen wir aus der Empfindlichkeit, welche niedere Thiere ohne Augenpunkte für das Licht zeigen, schließen, dass auch lichtempfindende Nerven in durchsichtigen Thieren ohne Pigment vorkommen, die nur der Beobachter in keiner Weise als solche erkennen kann.« V. Hensen (1866) findet Grund zu der Klage, dass die Bedeutung des Pigments noch nicht überall so klar erfasst sei, wie es doch gestattet wäre; über die Rolle des Pigments sagt er: »Es ist schon nach der einfachen Beobachtung der Albinos sicher, dass das Sehen bei Abwesenheit des Pigments nicht aufhört, sondern nur, namentlich bei grellem Licht, erschwert ist; anderntheils kennen wir keine Beobachtung, die wirklich nachwiese, dass irgendwo das Pigment zum Zustandekommen der Lichtwahrnehmung unumgänglich nothwendig wäre.« Er beschränkt schließlich die Funktion des Pigments auf folgende zwei Wirkungen: 1) Absorption überschüssigen, durch die Retina hindurchgegangenen Lichtes, und 2) Abhalten des äußeren Lichtes — was für das genaue Sehen am wichtigsten ist. — Auch

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

diese Darlegung hatte nicht den Erfolg, den leicht widerlegbaren Irrthum aus der Welt zu schaffen. 17 Jahre später findet es E. Ray Lankester (1883) für geboten aufs Neue gegen denselben anzukämpfen: »Man muss sagen, dass die Beziehung des Pigments zum Sehapparat jetzt noch nicht richtig aufgefasst wird. Es ist völlig sicher, dass bei einigen, und vielleicht bei allen Augen das Pigment keine primäre Rolle in dem physiologischen Process spielt, zu dem das Licht den Anstoß giebt. Licht wirkt ungeschwächt auf durchsichtiges Protoplasma, und es ist kein Pigment nothwendig, um die Lichtenergie in Wärmeenergie zu verwandeln, damit das Zellplasma einen lichtempfindlichen Apparat vorstelle. Die Funktion des Pigments im Auge ist eine sekundäre, wie wir aus dem Sehvermögen der Albinos lernen. Über die genaue Bedeutung des Pigments in Bezug auf die Zellen, in denen der Sehnerv endigt, herrscht bei den Physiologen noch keine Übereinstimmung.«

Aber auch jetzt noch findet man immer wieder das Pigment als nothwendigen Bestandtheil eines Sehorgans aufgeführt, als ein Medium, durch welches die Ätherschwingungen des Lichtes derartig umgewandelt werden, dass sie auf den Sehnerven bezw. dessen periphere Endigungen wirken können. Dies soll entweder so erfolgen, dass durch die chemische Wirkung des Lichtes auf das Pigment freie chemische Substanzen entstehen, die vorher nicht vorhanden waren und die als Plasmareiz wirken (so M. Foster, A textbook of Physiology, 4th Ed. p. 515—516; ähnlich Landois, Lehrb. der Physiologie. 7. Aufl. 1891 p. 939), oder es wird die alte Huxley'sche Auffassung festgehalten, dass durch die Absorption der Lichtstrahlen der Pigmentfleck erwärmt und durch die Wärme der Sehnerv gereizt würde. Dass dabei im ersteren Falle nur die chemisch wirksamen kurzwelligen Strahlen des Spektrums (vor Allem auch die uns z. B. unsichtbaren ultravioletten Strahlen), im letzteren Falle dagegen in der Hauptsache die langwelligen Strahlen von dem rothen Ende des Spektrums in Betracht kommen und dem entsprechend der Effekt wesentlich verschieden beeinflusst wird, das zu erwägen, und die naheliegenden Folgerungen daraus zu ziehen, nehmen die Vertreter solcher Theorien keine Veranlassung.

Es sind im Allgemeinen, besonders bei niederen Thieren, die Sehorgane (»Augenpunkte«) dem Untersucher sichtbar geworden, weil sie pigmentirt waren — was Wunder dann, dass bei allen Sehorganen, die man kannte, Pigment vorhanden war! und wie verkehrt der Schluss, dass es eben wegen dieser allgemeinen Verbreitung offenbar eine wesentliche Rolle spiele! Dem gegenüber muss zunächst

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

darauf hingewiesen werden, dass wir jetzt eine ziemliche Anzahl von Sehorganen kennen, bei denen Pigment gänzlich fehlt. Bei den Salpen liegen, wie Göppert (1892) und Metcalf (1893) nachgewiesen haben, auch außerhalb der hufeisenförmigen Pigmentblendung eine Anzahl von Sehzellen, die denen, welche vom Pigment umschlossen werden, vollkommen gleichen. Dass die Zellen in den Pigmentbechern von *Hirudo* und anderen Egeln lichtrecipirend sind, wird jetzt allgemein anerkannt; mit Nothwendigkeit folgt aber daraus, dass die eben so gebauten, außerhalb der Pigmentbecher gelegenen Zellen ebenfalls durch Licht gereizt werden, und dass ferner die entsprechend gebauten Zellen bei anderen Hirudineen die gleiche Funktion haben; so kommen bei *Pontobdella muricata* Pigmentbecherocellen überhaupt nicht vor, wohl aber zahlreiche Sehzellen, besonders im Vorderende (III, p. 256), die nicht von Pigment begleitet werden. Das Gleiche gilt von den vermuthlichen Sehzellen, die ich (I) bei den Lumbriciden besonders im Kopflappen, aber auch an anderen Stellen nachgewiesen habe und welche mit den Sehzellen der verwandten Naideen durch den Besitz eines Phaosoms große Ähnlichkeit haben, allerdings einstweilen noch mit diesen zusammen außerhalb der Reihe der übrigen Sehorgane stehen. Außerdem aber fand ich (V, p. 487) bei einem Anneliden, bei *Dialychone acustica* in einem breiten Ausläufer des Gehirns, der sich der Epidermis nähert, zahlreiche Zellen von dem gleichen Aussehen, wie die Sehzellen in den Pigmentbecherocellen der verwandten *Leptochone*, die genau an der gleichen Stelle liegen; die deutlichen Stiftchensäume dieser Zellen (V, Fig. 43) entkräften von vorn herein den Einwand, dass hier etwa rudimentär gewordene Augen vorliegen könnten — im Übrigen zeigt die Beobachtung an sicher rudimentären Augen, dass dort nicht das Pigment verschwindet, dass vielmehr die Sehzellen zuerst Reduktionen erleiden [1].

Apáthy (1897) nimmt sonderbarerweise an, dass die außerhalb der Pigmentbecher gelegenen Sehzellen bei den Hirudineen nicht der Lichtreception dienen — einen besonderen Grund bringt er dafür nicht bei. Schon vor mir sind Kowalevsky (1899) und Beer (1901) gegen eine solche Annahme aufgetreten, und auch ich kann derselben keine Berechtigung zuerkennen, sondern finde sie durchaus inkonsequent.

Hierher gehören auch die Scheitelocellen der Phryganeen (*Anabolia*, *Phryganea*) und die Augen von *Ceratopsyllus*, in denen schon Grenacher kein Pigment finden konnte; ich kann seine Angabe

[1] Hier wären auch die pigmentlosen Nebenretinae aufzuführen, die ich seither bei *Limax maximus* gefunden habe (vgl. Verhandl. der Deutschen Zool. Ges., Vers. zu Gießen 1902). Anm. bei der Korrektur.

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

vollauf bestätigen; die optische Isolation wird bei beiden durch eine dunkel gefärbte cuticulare Hülle bewirkt. Es wird Niemand annehmen wollen, dass der Farbstoff in dieser Cuticula durch das Licht chemische Zersetzungen erleide, und so in der vielfach angenommenen Weise in den Dienst der Lichtreception trete; er ist durchaus von der gleichen Natur, wie derjenige, der die benachbarte Körpercuticula überall erfüllt.

Aber auch da, wo die Sehorgane Pigment enthalten, ist dessen Vertheilung eine sehr wechselnde. Wenn überall die Pigmentkörnchen in den Sehzellen selbst lägen, so wäre ja am ehesten an eine wesentliche Bedeutung dieses Stoffes für die Lichtreception zu denken. Aber ihre Lage ist eine durchaus regellose: theils sind die Sehzellen, theils die zwischen ihnen liegenden Stützzellen in den epithelialen Sehorganen pigmentirt, theils sind es besondere Bindegewebszellen, welche einen Pigmentbecher bilden, und bei *Aurelia aurita* wird ein solcher sogar durch pigmentirte Entodermzellen hergestellt. Ja von besonderer Wichtigkeit für die angeregte Frage ist es, dass das Pigment von den Stellen, wo die Lichtreception stattfindet, oft sehr weit entfernt liegt: so wird bei *Pecten* das Pigment von der Stäbchenschicht durch die große, zwischenliegende Tapetumzelle getrennt, welche nur wenig oder kein Licht zum Pigment durchlässt, sondern das meiste reflektirt; eben so schiebt sich in den Stemmen mancher Insekten, z. B. *Cloëon*, *Agrion*, *Machilis*, das Tapetum zwischen die Stiftchensäume und das Pigment ein, welch letzteres durch einen weiten Zwischenraum von den Stiftchen geschieden ist. In den iridopigmentären Komplexaugen der Tiefsee-Schizopoden (Chun, 1896) ist das Pigment auf die Nähe der Krystallkegel beschränkt, fehlt aber gänzlich in der Gegend der lichtrecipirenden Endorgane, der Rhabdome. Dazu könnte man noch anführen, dass normalerweise in der Retina vieler Wirbelthiere, welche ein Tapetum besitzen (z. B. Katze), das Pigment auf weite Strecken fehlt.

Die Unregelmäßigkeit in der Lagerung des Pigmentes ist so groß, dass oft bei verwandten Formen ganz verschiedene Verhältnisse vorliegen. Bei den Augen in der Reihe der Gastropoden, die wir doch sicher als homologe Organe betrachten müssen, sind alle Möglichkeiten der Pigmentvertheilung verwirklicht (vgl. oben): bei *Pleurobranchus* liegt das Pigment in den Sehzellen (und wenn man die wenigen, nicht stiftchentragenden Zellen des Augenhintergrundes als Stützzellen bezeichnen will, auch in diesen); bei *Gastropteron* dagegen finden wir es nur in den Stützzellen, die Sehzellen sind frei davon; bei *Patella* dagegen enthalten gerade die Sehzellen das Pigment, die Stützzellen dagegen sind unpigmentirt, und bei *Murex* wiederum sind beiderlei

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

Zellen pigmentirt. Morphologisch ist also für eine Zelle bedeutungslos, ob sie Pigment enthält oder nicht. Die Anwendung dieses Kriteriums bei Vergleichung von Zellen ist daher ganz unzulässig: über die Kontroverse zwischen Hilger bezw. Bütschli und Grenacher über die Sehzellen im Gastropodenauge habe ich mich oben schon ausgelassen. Eben so ist es unberechtigt, wenn v. Graff »einen diametralen Gegensatz zwischen dem Auge der Anneliden und Mollusken und jenem der Rhynchodemiden« darauf begründet, dass »die Pigmentzellen dort zugleich Sinneszellen, hier aber zugleich Stützzellen repräsentiren«; über die Existenz eines solchen Gegensatzes bin ich allerdings ganz der Ansicht v. Graff's, ja ich halte ihn noch für größer als er es thut — doch davon weiter unten. Die Bedeutung der Pigmentirung ist hier durchaus eine physiologische: das Pigment findet sich überall da, wo es nöthig ist, unabhängig von der morphologischen Natur, der Herkunft und der sonstigen Funktion der betreffenden Gewebselemente. Wenn daher Ray Lankester (1883) solche Augen, bei denen die Sehzellen selbst pigmentirt sind, als autochrome von den exochromen unterscheidet, bei denen das Pigment an indifferente Zellen gebunden ist, so sind zwar wieder ein paar klangvolle gelehrte Namen mehr geschaffen, dem Verständnis aber ist wenig damit gedient.

c. Versuch einer Klassifikation der Sehorgane.

Bei der Vergleichung der Sehorgane unter einander ergeben sich vielfach Ähnlichkeiten, die es ermöglichen, verschiedene Formen unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen, und so eine Anzahl von Gruppen in der ganzen Reihe der Organe zu unterscheiden, welche dann zu einander wiederum in bestimmten Beziehungen stehen. So gelangen wir zu einer Eintheilung, einer Klassifikation der Sehorgane. Eine solche Eintheilung ist keine Spielerei, kein Produkt eines zwecklosen Ordnungssinnes; sie hat ihre großen Vortheile: sie erleichtert vor Allem die Beschreibung der verschiedenen Formen, indem man diese von vorn herein bestimmten Typen zuordnen kann; sie lehrt uns das Gemeinsame und Charakteristische in den wechselnden Erscheinungen zu erfassen, und zeigt uns, indem sie die Übergänge zwischen den verschiedenen Typen aufweist, welcher Art wohl die Entwicklung der komplicirter zusammengesetzten Organe aus einfacheren gewesen sein mag.

Solche Eintheilungen sind schon öfter versucht worden. Wie überhaupt für die genauere Kenntnis der Sehorgane, besonders der

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

niederen Thiere, so müssen wir auch in diesem Punkte auf Joh. Müller zurückgehen. Er theilt die optischen Werkzeuge ein in A) einfachste Augen oder Augenpunkte der Würmer und anderer niederer Thiere; B) musivisch zusammengesetzte Augen der Insekten und Crustaceen, von denen er wieder vier Modifikationen unterscheidet; C) einfache Augen der Insekten, Spinnen, Crustaceen und Mollusken mit kollektiven dioptrischen Medien, und D) Auge des Menschen und der Wirbelthiere. — Über diese Eintheilung hinaus sind seitdem nur wenig Fortschritte gemacht, besonders desshalb nicht, weil die Gruppe A, welche sehr verschiedene Augenbildungen enthält, lange Zeit hindurch nur ganz ungenügend bekannt war. — Andere Eintheilungen späteren Ursprungs stellen häufig sogar einen Rückschritt vor, so z. B. die sehr konfuse Klassifikation der Sehorgane in fünf Haupttypen, welche Milne Edwards (1876) giebt. Er unterscheidet zunächst Linsenaugen (1) mit bikonvexer, von der Retina unabhängiger Linse, wozu er auch die Vertebratenaugen rechnet, von den Retinaaugen, wo die Retina sehr entwickelt ist und mit dem Integument in direkter Berührung steht. Diese theilt er wieder ein in innere (2) und äußere Retinaaugen, bei denen die ersteren vom Integument unabhängig sind und von ihm überdeckt werden, ohne dass dasselbe einen für ihre Funktion wichtigen Theil liefert; die letzteren dagegen in inniger Verbindung mit dem benachbarten Integument, welches ihnen einen der Vertebratencornea analogen uhrglasförmigen Überzug liefert: dieser ist entweder einheitlich: glatte äußere Retinaaugen (3), oder er zerfällt in einzelne Abschnitte (cornéules): reticulirte oder facettirte äußere Retinaaugen (4). Endlich bilden Augenflecke den fünften Typus: sie bestehen aus Theilen des Integuments, die mit dem Nervensystem verbunden sind und reichlich Pigment enthalten, ohne sonst irgend welche Struktureigenthümlichkeiten der Retinaaugen zu besitzen. Beispiele fehlen. Offenbar entspricht der Typus 1 dem D und zum Theil C von Joh. Müller, 2 vermag ich nicht unterzubringen, 3 würde wohl mit einem Theil von C, 4 mit B und 5 mit A zusammenfallen.

Carrière (1885), der sehr fleißig über die Sehorgane der Thiere gearbeitet hat, ohne jedoch besonders viel Aufklärung in die noch dunkeln Gebiete seines Stoffes zu bringen, bleibt bei seiner Eintheilung, die sich auf die »durch die embryonale Anlage des Auges bedingte Anordnung der Sehzellen« stützt, also eine morphologische sein will, auf dem Standpunkte stehen, den schon 50 Jahre früher Joh. Müller skizzirt hatte: er unterscheidet zwei Haupttypen: a) die Camera-

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

obscura-Augen, bei denen die Retina die Wand einer Hohlkugel bildet und unter die Körperoberfläche eingesenkt ist, so dass die Achsen der Sehzellen distad konvergiren; solche findet er bei den Wirbelthieren, den Gastropoden, Heteropoden, Cephalopoden und vereinzelt bei marinen Borstenwürmern; es ist eine Vereinigung der Gruppen C zum Theil und D von Joh. Müller, in so fern nicht glücklich, als die von dem großen Forscher morphologisch mit Recht besonders gestellten Augen der Wirbelthiere hier mit den Cameraaugen der Wirbellosen zusammengeworfen werden. b) die Fächeraugen, bei denen die erste Anlage nicht in einer Einstülpung, sondern in der Verdickung einer Stelle der Epidermis besteht und die Sehzellen distad divergiren: es sind die Komplexaugen der Crustaceen und Insekten, wobei die Augen der Isopoden als eine besondere Modifikation unterschieden werden; das ist also die Gruppe B Joh. Müller's. Dazu unterscheidet er noch einige weitere Abtheilungen; von dem Typus a trennt er nämlich die einlinsigen, zweischichtigen Arthropodenaugen (Stemmata) als besonderen Typus c ab, welche nach dem Bau des fertigen Auges unbedingt zu den Cameraaugen gehören würden, aber wegen der wahrscheinlich ganz anderen Art der Embryonalanlage von jenen zu sondern sind. Dazu kommen aber, keinem dieser Typen einzureihen, die zahlreichen Formen von Sehorganen bei niederen Thieren, die auch unter einander abweichend gebaut sind (also die Gruppe A Joh. Müller's): eine verbreitete, hierher gehörige Form ist der sogenannte x-förmige Pigmentfleck, der durch Zusammenrücken mehrerer sehr einfacher Augen entsteht, und bei Strudelwürmern, Egeln und niederen Crustaceen vorkommt. Schließlich erwähnt Carrière noch weiter »Lichtempfindungsorgane einfachster Art«, — Lichtsinneszellen im Epithel der Körperoberfläche und Sehgruben —, welche weit verbreitet sind, z. B. bei Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cölenteraten, Echinodermen, Würmern und Arthropoden. — Carrière hat also die Formen von Sehorganen, die ihn eigene und fremde Untersuchungen noch kennen lehrten, zu denen, die schon Joh. Müller kannte, nicht in das System eingeordnet oder dasselbe auf Grund der vermehrten Kenntnisse modificirt, sondern er bringt sie einfach als Anhang. Eine Verbesserung der Eintheilung Joh. Müller's kann man das sicher nicht nennen.

Auch weiterhin blieb dann Joh. Müller's Eintheilung, zum Theil in der Umschreibung Carrière's, die maßgebende. So unterscheidet Claus in seinem Lehrbuch der Zoologie zwei Augenformen, das Facettenauge und das Camera-obscura-Auge, »von den einfachsten

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

Augen, wie sie bei Würmern und niederen Krebsen vorkommen, abgesehen«.

Erst HATSCHEK hat in seinem Lehrbuch, wie in so vielem Anderen so auch hier, einen Schritt vorwärts gethan. Vor Allem unterscheidet er von vorn herein zwischen einer physiologischen und einer morphologischen Eintheilung der Augen. Das ist von großer Wichtigkeit. In der CARRIÈRE'schen Eintheilung z. B. ist die Gruppe der Camera-augen eine physiologische und keine morphologische, obwohl sie nach dem Eintheilungsprincip, das ihr zu Grunde gelegt wird, durchaus morphologisch sein sollte — aber die Vereinigung der Wirbelthier-augen mit den Blasenaugen der Anneliden und Mollusken kann sich nur auf ihre Funktionsweise gründen, die Entwicklung dieser Augenformen ist verschieden. Die physiologische Eintheilung HATSCHEK's wollen wir weiter unten besprechen; die morphologische unterscheidet folgende Abtheilungen: 1) Napfaugen, grubenförmige Einsenkungen des Epithels; 2) Blasenaugen, vom Epithel abgeschnürte Einstülpungen (so bei Mollusken, Anneliden, *Peripatus*; auch das Pinnealauge der Wirbelthiere stellt er hierher); 3) inverse Blasenaugen, bei den Wirbelthieren, *Pecten* und *Onchidium* (eine morphologisch recht unglückliche Zusammenstellung) und 4) zusammengesetzte Augen, zu denen außer den Fächeraugen der Arthropoden auch die mittleren Napfaugen des Skorpions gestellt werden — nach seiner Auffassung, dass die ersteren durch Zusammentreten von Einzelaugen, wie sie die Myriapoden haben, entstanden seien, hätte HATSCHEK dieselben als Unterabtheilung zu 1 stellen sollen. Auf die morphologische Vergleichung der Turbellarienaugen muss HATSCHEK wegen der noch ungenügenden Erkenntnis derselben verzichten.

Auf Grund der Kenntnisse, die wir über den Bau zahlreicher Augenformen bei niederen Evertebraten, die meinen Vorgängern nur ungenügend bekannt waren, neuerdings erlangt haben, will ich im Folgenden versuchen, eine neue morphologische Eintheilung der Sehorgane zu geben. Zuvor müssen jedoch die Eintheilungsprincipien einer näheren Erörterung unterzogen werden.

Das allen Sehorganen gemeinsame Element ist, wie wir schon zu Anfang feststellten, die Sehzelle; diese enthält die recipirenden Endeinrichtungen. Wenn wir nun in der Beschaffenheit der recipirenden Endapparate durchgreifenden Verschiedenheiten begegnen, so müssen diese natürlich das Hauptprincip für die Eintheilung der Augen bilden. Nun haben wir schon erörtert, dass in bei Weitem den meisten Sehzellen die Endorgane von einer und derselben Art sind, nämlich freie Neuro-

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

fibrillenenden, dass es daneben aber noch einige wenige Formen giebt, bei denen die Sehzellen gleicherweise einen im Innern des Plasmas gelegenen Körper enthalten, den wir vorläufig Phaosom nannten. Das lässt uns zwei Hauptabtheilungen unter den Sehorganen machen, nämlich A) solche mit Sehzellen, in denen die recipirenden Endorgane freie Neurofibrillenenden sind, und B) solche, deren Sehzellen Phaosomen enthalten. Da es aber keineswegs ausgeschlossen ist, dass der Nachweis der Neurofibrillenanordnung in diesen letzteren Sehzellen noch eine Einordnung dieser Sehorgane in die erste Abtheilung gestattet, so ist die Gruppe B als eine provisorische anzusehen. Im Übrigen wäre es durchaus nicht undenkbar, dass der Vorgang der Lichtreception in zwei morphologisch verschieden ausgestatteten Zellgebilden mit gleichem Erfolge stattfinden könnte — wie ja auch die Chordotonalorgane der Insekten und die Hörorgane der höheren Vertebraten nach ganz verschiedenen Principien gebaut sind.

Unter der höchst wahrscheinlich berechtigten, wenn auch nicht für alle Fälle bewiesenen Annahme, dass alle Sehzellen ektodermaler Abkunft sind, wird weiterhin zu berücksichtigen sein, wie sich dieselben zu ihrem Mutterboden, den ektodermalen Epithelien der Körperoberfläche und des Nervenrohrs (bei Chordaten), verhalten. Entweder bleiben sie in dem Verband des Epithels wie die indifferenten Epithelzellen, d. h. sie reichen mit ihrem distalen Ende ganz bis an die äußere Begrenzung des Epithels — über welche sie in besonderen Fällen sogar noch Fortsätze (Stäbchen) hinaussenden können — dann sind sie selbst Epithelzellen geblieben, wir bezeichnen sie als epitheliale Sehzellen. Auch wenn die Sehzellen mit ihren proximalen Enden nicht so weit reichen, wie die übrigen Epithelzellen, muss man sie doch als solche auffassen, wie man ja auch in den Sinnesepithelien der Coelenteraten die Sinneszellen, deren proximales Ende in eine intraepitheliale Nervenfaser übergeht, den Epithelzellen zuzählt; eben so bleibt ihr Charakter als Epithelzelle unbeeinträchtigt, wenn sie über die basalen Enden der indifferenten Zellen hinausragen, wie das für die Sehzellen in der Cephalopoden-Retina v. Lenhossék und ich festgestellt haben. Es ist ja auch bei vielen Epithelien so, dass nur eine distale, nicht aber auch eine proximale scharfe Grenze vorhanden ist, bis zu welcher die einzelnen Zellen reichen, z. B. bei Hirudineen, Trematoden und Cestoden. — Wenn dagegen eine Sehzelle mit ihrem distalen Ende nicht bis an die distale Grenze des Epithels reicht, übrigens aber zwischen den Epithelzellen liegt, so ist sie keine eigentliche Epithelzelle mehr, sie ist innerhalb des Epithels

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

gleichsam versenkt, proximad verschoben: wir bezeichnen sie als intraepitheliale Sehzelle. Wenn dieser gleiche Vorgang, der eine ursprünglich epitheliale Sehzelle zur intraepithelialen werden lässt, noch weiter fortschreitet, so verlässt die Sehzelle den Bereich des Epithels vollkommen: sie wird zur subepithelialen Sehzelle. Dass die beiden Vorgänge, welche zur Bildung von intra- und subepithelialen Sehzellen führen, wirklich nur verschiedene Stufen der gleichen Reihe sind, geht deutlich daraus hervor, dass wir verschiedentlich bei dem gleichen Thier intraepitheliale und subepitheliale Sehzellen neben einander finden, so bei den Capitelliden (V, p. 478 f.) und bei den Lumbriciden (I).

Somit haben wir als weitere Eintheilungsprincipien: 1) Sehzellen epithelial; 2a) Sehzellen intraepithelial; 2b) Sehzellen subepithelial.

Damit ergeben sich vier bezw. sechs Rubriken, in welche sich alle uns bekannten Sehorgane einordnen lassen. Innerhalb derselben können wir nun wieder Unterabtheilungen machen, die je nach den betreffenden Augenformen bald auf diese, bald auf jene Merkmale sich stützen. Ein Blick auf die Tabelle auf p. 620 zeigt, dass die mit einander verwandten Augenformen bei dieser Art der Eintheilung durchaus bei einander bleiben, ein Beweis, dass die Anordnung keine künstliche ist, sondern den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht.

Die erste Abtheilung (A 1) umfasst die Sehorgane mit epithelialen Sehzellen, in denen freie Neurofibrillenendigungen als recipirende Endorgane vorhanden sind. Hier können wir zwei Unterabtheilungen machen mit Rücksicht auf die Lage dieser Neurofibrillenenden in der Zelle (ich knüpfe dabei an Bemerkungen an, die ich oben p. 607 zur Definition des Ausdrucks »Stäbchen« gemacht habe): es sind entweder α) die Neurofibrillen in der Zelle so angeordnet, dass ihre Enden nicht einfach anatomisch vom Rest des Zellkörpers abgetrennt werden können (wir haben sogenannte »innere Stiftchensäume«), oder aber es sind β) Stäbchen vorhanden.

In der ersten Gruppe haben wir nur eine beschränkte Anzahl von Sehorganen: es sind vor Allem diejenigen einiger limivorer Anneliden, epitheliale Ocellen mit einer Sehzelle und Einzellinse (V, p. 499 ff.). Über ihr Verhältnis zu einander habe ich mich schon a. a. O. genauer ausgesprochen: im einfachsten Falle finden wir verstreute Zellen, jede in ihrer Pigmentröhre (*Dasychone*, *Leptochone*, *Myxicola*), oder die Ocellen stehen zu mehreren bei einander, durch indifferente Epithelzellen mehr oder weniger weit getrennt, und sind

Morphologische Eintheilung der Sehorgane.

	1) mit epithelialen Sehzellen.					mit 2) a. intraepithelialen und b. subepithelialen Sehzellen.	
A. Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden.	α. Sehzellen einzeln; keine vom Zellkörper gesonderte Stäbchen (epitheliale Ocellen mit Einzellinsen) (V, p. 499 ff.)	Ocellen einzeln oder gehäuft	*Dasychone*, *Leptochone*, *Myxicola*, *Hypsicomus*.			α. Sehzellen bilden sekundäre Epithelien: Asteriden (*Charybdea*?)	
		Ocellen zu Komplexaugen vereinigt	*Sabella*, *Branchiomma*; *Arca*, *Pectunculus*.				
	β. Sehzellen mit einem vom Zellkörper anatomisch trennbaren Stäbchen, das meist an dem, dem Nervenfortsatz entgegengesetzten Ende der Zelle steht: Sie kommen vor in folgenden Modifikationen:					β. Sehzellen bilden keine sekundären Epithelien, höchstens Scheinepithelien, meist primär invertirt, zuweilen durch Reversion vertirt.	
	bei	Flachaugen	Grubenaugen	vertirte Blasenaug.	invertirte Blasenaug.		
	Anneliden	Segmentale Ocellen von *Eunice viridis*	Viele sedentare (z. B. *Chaetopterus*) und eine Anzahl Raubanneliden (z. B. *Syllis*)	*Nereis*, *Alciopiden*.	—	*Trochophora*-Larve (*Aurelia aurita*)	Plathelminthen, Nematoden, Chätognathen.
						Capitelliden.	
	Mollusken	—	Kopfocellen der Muscheln, Ocellen am Mantelrand v. *Lima*; *Patella*, *Haliotis* etc., *Nautilus*.	Meiste Gastropoden; dibranchiate Cephalopod.	*Pecten*, *Spondylus*; *Onchidium*.	*Amphioxus*	Viele limivore Anneliden; *Ophryotrocha*. (Hirudineen.) Medianauge d. Crustaceen. Eucephale Dipterenlarven.
	Arthropoden	*Machilis*-Stemmata	Ocellen der Myriapoden u. Insektenlarven, Stemmata d. Insekten, Seitenaugen der Skorpione u. Komplexaugen aller Arthropoden	*Peripatus*; (Stemmata v. *Anabolia*) (Nebenaugen d. Spinnen?)	Mittelaugen d. Skorpione; Hauptaugen d. Spinnen.		
	Hierher gehören wahrscheinlich auch die intracerebralen Sehorgane der Ascidienlarven und Vertebraten.						
B. Sehzellen mit Phaosomen.	Salpen? (nach Göppert)					Naideen; Lumbriciden.	

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

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

so angeordnet, dass ihre Achsen nach außen divergiren (auf den Kiemen von *Vermilia*, *Hypsicomus*, *Protula*), oder es sind ihrer zahlreiche zu einem funktionell einheitlichen Komplexauge vereinigt (Kiemenaugen von *Sabella* und *Branchiomma*). Hierher gehören auch die ganz ähnlich gebauten Komplexaugen am Mantelrand von *Arca* (VI, p. 380) und *Pectunculus*, die freilich einstweilen bei den Mollusken noch völlig isolirt dastehen.

Die Sehorgane mit stäbchentragenden epithelialen Sehzellen (A 1 β) sind diejenigen, denen sich bisher die Aufmerksamkeit der Untersucher am meisten zugewendet hatte; in der morphologischen Eintheilung Hatschek's sind sie allein berücksichtigt, und von Joh. Müller's Abtheilungen gehören die Typen B, C und D ganz daher, während der Typus A in seiner Unbestimmtheit auch noch manche hierher zählende Formen umfasst. Sehzellen dieser Art kommen, so weit wir wissen, nie vereinzelt, sondern stets nur in größeren Verbänden vor, in denen sie allein, oder untermischt mit indifferenten Epithelzellen stehen. Diese recipirenden Epithelien (Retinae) sind nun in verschiedener Weise angeordnet: sie zeigen entweder gar keine Verschiebung im Vergleich zum benachbarten Körperepithel, sondern liegen mit ihm in der gleichen Ebene (z. B. Stemmata von *Machilis*): wir nennen diese Form Flachaugen; oder sie sind grubenförmig mehr oder weniger tief eingesenkt (z. B. Ocellen von *Patella*): Grubenaugen; oder durch fortschreitende Verengerung der Einsenkungsöffnung ist es zu einer Abschnürung des eingesenkten Epithels von der Oberfläche gekommen, so dass wir eine vollkommene Blase mit epithelialer Wandung unter dem glatt darüber hinziehenden Körperepithel haben: Blasenaugen. Solche Blasenaugen können wieder in so fern Verschiedenheiten zeigen, dass entweder die proximale dem Licht abgekehrte, oder die distale Wandung der Blase die lichtrecipirenden Zellen enthält; im ersten Falle haben wir vertirte, im letzteren invertirte Blasenaugen. — Wir können aber die hierher gehörigen Sehorgane nicht mit Rücksicht auf diese Verschiedenheiten anordnen: wir würden sonst verwandte Augenformen, wie die Augen von *Eunice* und *Nereis* bei den Anneliden, oder die von *Haliotis* und *Murex* bei den Gastropoden, von einander trennen und zu gesonderten Abtheilungen stellen. Vielmehr theilen wir am besten nach den Thiergruppen ein, bei denen diese Formen vorkommen: das sind Anneliden, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten. Wir können dann oft mehrere der vier Modifikationen in der gleichen

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

systematischen Abtheilung neben einander finden, unabhängige Entwicklungsreihen in gleicher Richtung.

Es ist fraglich, ob wir die Ocellen von *Eunice viridis*, dem Palolowurm (V, p. 459) hierher stellen dürfen; denn wie schon oben (p. 607) bemerkt, sind bei ihm nicht eigentlich »Stäbchen« vorhanden: die Neurofibrille durchzieht die langgestreckte Sehzelle in ihrer ganzen Ausdehnung und verdickt sich gegen das Ende hin ganz allmählich, ohne dass man sagen könnte, dass von einer bestimmten Stelle an ein Stäbchen beginne. Wollen wir aber unter der Annahme, dass das distale Ende der Sehzellen ohne bestimmte Abgrenzung hier als Stäbchen gelte, diese Form hier einordnen, so können wir sagen, dass dies unter den Anneliden das einzige Sehorgan mit epithelialen, stäbchentragenden Sehzellen ist, welches auf der primitivsten Stufe der Entwicklung, derjenigen der Flachaugen, stehen geblieben ist. — Grubenförmig eingesenkte Sehepithelien finden wir bei vielen Polychäten, besonders bei sedentaren, wo sie am Kopfende zu beiden Seiten des Gehirns stehen und mehr oder weniger tief sich von der Oberfläche entfernt haben; ich konnte sie nachweisen bei den Chätopteriden, bei *Branchiomma* und einigen Verwandten, und bei *Siphonostoma diplochaetos* (V, p. 491 ff.). Nicht völlig geschlossene Gruben bilden auch die Kopfaugen bei einigen Raubanneliden, wie zuerst Graber nachgewiesen hat: bei *Eunice*, *Syllis*, *Hesione*, *Phyllodoce*, *Onuphis* u. A. steht die äußere Cuticula mit der Füllmasse des Auges noch durch einen mehr oder weniger dicken Zapfen in Verbindung, welcher den Rest der Einstülpungsöffnung ausfüllt. Bei *Nereis cultrifera* ist die Blase völlig geschlossen (V, p. 449), aber die Verschlussstelle lässt sich noch deutlich an der Richtung der umgebenden Zellen erkennen, und die Epithelialauskleidung steht noch in ununterbrochenem Zusammenhang mit der äußeren Haut. Bei den Alciopiden schließlich ist die Abschnürung ganz vollendet.

Bei den Mollusken haben wir eine ähnliche Entwicklungsreihe, die schon länger bekannt ist. Auf der Stufe der Flachaugen ist allerdings hier, so weit unsere Kenntnis reicht, keine Form stehen geblieben. Dagegen haben wir zahlreiche Beispiele von Grubenaugen: ich weise zunächst hin auf die von Pelseneer entdeckten Kopfaugen der Lamellibranchiaten, wobei ich es für wahrscheinlich halte, dass der Glaskörper Pelseneer's ganz oder theilweise von den Stäbchen der Sehzellen gebildet wird (ihre Homologie mit den Kopfaugen anderer Mollusken wird allerdings von dem hervorragenden Kenner dieses Thierkreises verneint); ferner gehören daher die Grubenocellen am

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

Mantelrande verschiedener *Lima*-Arten, weiter die bekannten »Molluskenaugen von embryonalem Typus« Fraisse's, wie sie zahlreichen Gastropoden (*Patella*, *Nacella*, *Fissurella*, *Haliotis*, *Margarita*, *Trochus*) zukommen, und schließlich auch das Auge von *Nautilus*. Die Augen der übrigen Gastropoden sind Blasenaugen. Dieser Typus erreicht seine höchste Entwicklung im Auge der dibranchiaten Cephalopoden.

Die Vergleichbarkeit der Augen der Gastropoden unter einander und mit denen der Cephalopoden ist von Grenacher (1874, 1886, p. 53 ff.) auf das Überzeugendste dargelegt worden. Ich schließe mich seiner Auffassung völlig an, möchte aber hier zu diesem Punkte eine Bemerkung über die Linse der Cephalopoden einschieben. Grenacher rechnet dieselbe zum Emplem, und betrachtet als Emplemzellen alle Zellen der Augenblase, welche nicht Sehzellen sind, als Emplembildungen alle Produkte solcher Zellen. Nun hat eine Untersuchung der Cephalopodenlinse, welche in dem hiesigen zoologischen Laboratorium durch Herrn Dr. Chr. Hollerbach ausgeführt wurde, den unzweideutigen Beweis erbracht, dass dies Gebilde nicht, wie bisher angenommen wurde, ein Sekretionsprodukt ist, sondern dass die Fasern, welche es zusammensetzen, umgewandelte Zellen des Corpus epitheliale sind und unter Umständen einen Kern erkennen lassen, also sich ganz ähnlich verhalten wie die Linsenfasern bei den Wirbelthieren (ich theile dies mit Einwilligung des genannten Herrn mit). Während also andere Emplembildungen Sekretionsprodukte der betreffenden Zellen sind, nimmt die Linse der Cephalopoden eine Sonderstellung ein, indem sie ein Umbildungsprodukt von Zellen der Augenblase (und des diese außen überziehenden Körperepithels) ist. Sie lässt sich also mit der Linse der Gastropoden nicht vergleichen, auch wenn man von ihrer Zusammensetzung aus zwei Segmenten absieht.

Zu den Blasenaugen der Mollusken müssen wir wohl auch die Augen von *Pecten* stellen; denn die wahrscheinlichste Erklärung für ihre Entstehung ist die von Bütschli (1886), dass die Retina zusammen mit der hinter dem Tapetum gelegenen Pigmentzellschicht eine durch Einstülpung entstandene Blase bildet, bei der in diesem Falle die distale Wand, nicht wie bei den Gastropoden die proximale, zum lichtrecipirenden Epithel geworden ist. Nach Semper's Abbildung des *Onchidium*-Auges zu urtheilen, würde die gleiche Erklärung auch für dieses passen. Die Inversion der Retina bildet keinen Grund, diese Augenformen mit dem Vertebratenauge zusammenzustellen (Hatschek), bei welchem die gleiche Anordnung der Sehzellen zum Licht ganz anders zu Stande kommt.

Bei den Arthropoden haben wir eine entsprechende Reihe epithelialer Augen, welche alle das Gemeinsame haben, dass die recipirenden Endorgane in den Sehzellen Stiftchensäume sind, welche in verschiedener Weise an der Zelle angebracht entweder allein das Stäbchen bilden, oder doch in dem Stäbchen enthalten sind wie bei

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

Scolopendra oder in den Stemmata von *Helophilus*. Einzelne Neurofibrillen kommen hier nirgends im Stäbchen vor, Gebilde wie die Neurofibrillenpinsel nur in den Sehzellen der Nebenretina des *Vespa*-Stemmas. Nicht in diese Abtheilung zu rechnen sind die Medianaugen der Crustaceen und die Larvenocellen der eucephalen Fliegenlarven.

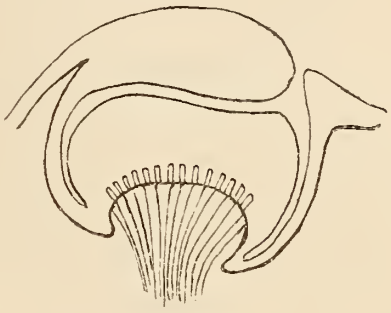
Auf der Stufe der Flachaugen stehen nur die Stirnaugen (Stemmata) von *Machilis*, wie sie von Oudemans entdeckt und von mir genauer beschrieben sind (VII, p. 376). Die allermeisten Arthropodenaugen sind Grubenaugen. Hierher gehören also alle Ocellen der Myriopoden, auch wenn sie »zweischichtig« sind wie bei *Lithobius* — letztere freilich nur dann, wenn meine Vermuthung richtig ist, dass die unter der Cornealinse vor der Grubenöffnung gelegenen Zellen durch Auswanderung aus dem benachbarten Epithel und nicht durch Faltenbildung dahin gelangt seien, was noch entwicklungsgeschichtlich zu beweisen wäre. Es sind ferner hierher zu stellen die Ocellen der Insektenlarven, die Stemmata der Insekten mit ihrer sekundären Zweischichtigkeit, die Seitenaugen der Skorpione und die Ocellen (Ommata) der Apterygoten. Aber auch die Komplexaugen der Insekten müssen wir hier unterbringen, obwohl bei ihrer Embryonalanlage keine Spur von grubenförmigen Einsenkungen zu sehen ist: morphologische Gründe nöthigen uns, jedes Omma eines solchen Komplexauges einem solchen der Apterygoten und schließlich dem Grubenocell eines Myriopoden zu homologisiren; die Einstülpung, von der noch Spuren in der gegenseitigen Lage der Sehzellen bei Periplaneta übrig sind, ist in der Entwicklung gänzlich unterdrückt (VII, p. 448). Es ist von Hatschek, der ja ähnlichen Anschauungen huldigt, eine Inkonsequenz, wenn er in der morphologischen Eintheilung der Sehorgane für die Komplexaugen der Arthropoden einen besonderen Typus schafft, während sie doch seinem Typus 1 zuzuweisen wären.

Blasenaugen von der Entwicklung, wie wir sie bei den Anneliden und Mollusken kennen lernten, giebt es bei den Arthropoden nicht, außer bei *Peripatus*. Vielleicht wären solche Augen, bei denen sich eine ringförmige Epidermisfalte über die Retina hinwegwölbt, wie im Stemma von *Anabolia* (VII, p. 389), hierher zu rechnen. Als Blasenaugen aber, welche analog gebildet sind wie diejenigen von *Pecten*, bei denen also von einer Epidermiseinstülpung, die nicht senkrecht zur Epidermis sondern schräg zu ihr eingesenkt ist, die distale Epithellamelle zum lichtrecipirenden Epithel wird, müssen wir

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

die Mittelaugen der Skorpione und die Hauptaugen der Spinnen auffassen. Das Lumen der Blase ist allerdings verschwunden, und die distale Wand derselben hat sich dicht unter die ihr zunächst gelegene Epidermisstrecke gelegt, und damit ist das Aussehen eines Blasenauges äußerlich verwischt; aber die Entwicklungsgeschichte zeigt auf das deutlichste, dass diese Augen so aufzufassen sind, wie es hier geschehen ist.

Nach den Untersuchungen von Hentschel (vgl. nebenstehende Textfig. 4) müssten die Nebenaugen der Spinnen als vertirte Blasenaugen angesehen werden, also mit den Stemmata von *Anabolia* in die gleiche Abtheilung gestellt werden. Hentschel's Darlegungen und Abbildungen haben viel Überzeugendes; Zweierlei aber bleibt mir unaufgeklärt: einmal ist der Glaskörper, die corneagene Schicht, im fertigen Auge ganz eben so gebaut wie in den Hauptaugen, soll aber aus einer doppelten Zelllamelle hervorgehen, und dann ist es mir nicht einleuchtend, dass bei der Retina, deren freie Zellenden nach Hentschel distad schauen, die Stäbchen an dem basalen, die Nervenfasern an dem freien Zellende ansetzen sollen. Für die Retina der Hauptaugen giebt ja Hentschel den Ansatz der Nervenfasern bei der Augenanlage am basalen, hier distalen Zellende an, und wenn sie beim fertigen Auge proximal ansetzen, so hat das wahrscheinlich seinen Grund in einer Umorientirung der Sehzellen, wie sie ja auch für das Skorpionsauge angenommen werden muss. Als Zeichen, dass eine solche Umorientirung in der That stattgefunden hat, führe ich eine Beobachtung an, die ich im Hauptauge von *Epeira* machen konnte: im rostralen Theile desselben setzt sich der Körper einiger Sehzellen an das distale Ende des zugehörigen Stäbchens an, so dass das Stäbchen gegen seine Sehzelle abgebogen erscheint wie ein Schneeglöckchen gegen seinen Stiel: eine solche Zelle kann man als noch nicht vollkommen umorientirt auffassen. Ähnliche Umordnungen, wodurch vorher invertirte Zellen so gerichtet werden, dass sie ihre Stäbchen dem einfallenden Lichte zukehren, also nach Beer's Ausdruck vertirt sind, werden wir von Turbellarien und Hirudineen unten noch zu besprechen haben; ich bezeichne sie als Reversion. Wenn also bei den Skorpionen und den Hauptaugen der Spinnen eine Reversion stattgefunden hat, so ist es immerhin fraglich, ob auch Fälle vorkommen, wo ursprünglich vertirte Sehzellen zu invertirten werden, wie das ja bei den Nebenaugen der Spinnen anzunehmen ist, wenn man Hentschel's Darstellung der Entwicklung zustimmt.



Textfig. 4.

Ob wir in diese Abtheilung, zu den Sehorganen mit epithelialen stäbchentragenden Sehzellen (A 1 β) auch das Auge der Wirbelthiere stellen dürfen, hängt davon ab, ob in den Stäbchen hier wirklich freie Neurofibrillenenden vorhanden sind. Bisher liegen darüber bestimmte Ergebnisse nicht vor, und meine eigenen Untersuchungen haben mich noch zu keinem sicheren Resultat geführt, obgleich ich eine Anzahl meiner Beobachtungen dahin zu deuten geneigt bin.

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

In so fern also können wir die Wirbelthieraugen hier nur vorläufig unterbringen. Sollten sich die gesuchten Strukturverhältnisse dort nachweisen lassen, so gehört dieses Auge zweifellos hierher. Aber wir können es nicht ohne Weiteres als Blasenauge auffassen und mit den entsprechenden Augen der Mollusken und Anneliden auf die gleiche Stufe stellen, wie Carrière und eben so wenig mit Hatschek sie als inverse Blasenaugen mit den Augen von *Pecten* und *Onchidium* für morphologisch gleichwerthig erklären. Zwar bildet das Auge der Wirbelthiere zeitweilig eine Blase, die primäre Augenblase, aber das ist ein vorübergehender Zustand, der durch Einstülpung des distalen Theiles der Blase in den proximalen hinein, eben so verdrängt wird, wie bei den Blasenaugen der Zustand eines Grubenauges, den sie durchlaufen. Ob aber die primäre Augenblase wirklich eine palingenetische Bedeutung hat, derart, dass sie als Wiederholung eines Blasenauges aufzufassen wäre, welches vor der Einsenkung des Gehirntheiles bei einem alten Vertebratenahn eine ähnliche Bildung und Stellung hatte, wie die Kopfaugen bei den Raubanneliden, das ist wohl kaum zu entscheiden. v. Kennel (1891) hat ja eine solche Auffassung zu vertheidigen gesucht, der geringe Beifall aber, den seine Darlegung gefunden hat, überhebt mich einer eingehenden Besprechung der Gegengründe; die größte Schwierigkeit — und ich halte sie für unüberwindlich — ist die, dass bei so hoher Ausbildung der ursprünglich äußeren Augen, wie v. Kennel sie annimmt, nach der Einbeziehung derselben in den eingestülpten Gehirnbezirk, das Licht die Retina von der bisher proximalen Seite treffen musste und daher durch das Pigment in derselben verhindert war, zu den Stäbchen zu gelangen. An v. Kennel's Darlegungen ist aber sicher das Eine annehmbar, was schon lange vorher Grenacher (1874) und Gebrüder Hertwig (1878) ausgeführt haben, dass die Sehorgane beim Vertebratenahn schon vor der Einstülpung des Gehirnbezirkes zum Nervenrohr auf diesem Bezirk gelegen waren und nun sekundär ins Innere des Körpers verlagert wurden, wodurch bei kleinen und durchsichtigen Thieren eine Beeinträchtigung ihrer Funktion nicht bewirkt wurde. Haben wir ja doch auch bei anderen Chordaten, bei *Amphioxus* (IV) und den Ascidienlarven, Sehorgane, die dauernd in den Wänden des Nervenrohres liegen. Erst als der Körperumfang der Thiere zunahm und das Gehirn mit einer Schutzhülle umgeben wurde, wodurch der Lichtzutritt zu einem intracerebralen Sehorgan mehr und mehr erschwert werden musste, konnte ein solches Organ nur funktionsfähig bleiben, wenn es wiederum in die Nähe der Körperoberfläche

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

gelangte, und dies konnte durch Wiederausstülpung des betreffenden Theiles der Gehirnwandung geschehen. Wenn man diese Auffassung annimmt, so ist zur Erklärung der Vorgänge bei der Entwicklung, speciell der Entstehung der primären Augenblase, nicht nöthig, dass schon von vorn herein ein Grubenauge oder gar ein Blasenauge vorhanden sei. Ich halte das Letztere aus dem oben angeführten Grunde sogar für ausgeschlossen; auch bei einem Flachauge wäre das Pigment den von der gleichen Seite, also bei dem linken Auge von links, bei dem rechten von rechts eindringenden Lichtstrahlen hinderlich gewesen, wenn die Retina desselben Pigment enthielt. Schon früher (V, p. 495) habe ich darauf hingewiesen, dass wir bei *Branchiomma* ein Sehorgan finden, welches den Anforderungen genügt, die an das Sehorgan des Wirbelthierahns zu stellen wären: ein sackförmig eingestülptes Grubenauge, dessen eine Fläche pigmentirt ist, während die gegenüber liegende, aus Sehzellen bestehende, von Pigment frei ist (V, Fig. 53—55); eine pigmentfreie Retina aber ist ja die Grundbedingung für das Eintreten der Inversion ohne funktionelle Störung. Doch ist eine auch nur einigermaßen wahrscheinliche Vermuthung durch den Mangel aller Anhaltspunkte ausgeschlossen. Um Missverständnissen vorzubeugen will ich jedoch noch hinzufügen, dass ich weit entfernt bin von der Behauptung, es sei nun gerade *Branchiomma* oder eine ähnliche Form als specieller Vertebratenahn anzusehen; wenn man die »Annelidenhypothese« für die Abstammung der Vertebraten annimmt, so sind immerhin sowohl die Raubanneliden wie die Röhrenanneliden viel zu sehr specialisirt, als dass man sie als Vertebratenahnen bezeichnen könnte. Eine »indifferentere« Annelidenform aber gehört vielleicht in diese Vorfahrenreihe, und im Zusammenhang damit ist es nicht unwichtig, dass wir jenes Sehorgan gerade bei einem Anneliden finden.

Bei der morphologischen Vergleichung der Wirbelthierretina mit derjenigen der Wirbellosen dieser Abtheilung dürfen wir nicht bloß das Neuroepithel der ersteren in Betracht ziehen. Die Wirbelthierretina geht aus einem einschichtigen Epithel hervor und bleibt auch später ein solches, indem die Müller'schen Zellen noch als in ihren Lagebeziehungen unveränderte Epithelzellen von der Oberfläche (M. limitans externa) bis zur Basalmembran (M. limitans interna) reichen; dass zwischen den basalen Enden dieser Zellen intraepitheliale Zellen und Nervenfasern eingeschaltet sind, kann den morphologischen Charakter der Retina als einschichtiges Epithel eben so wenig beeinträchtigen wie das gleiche Verhalten in den Sinnesepithelien der

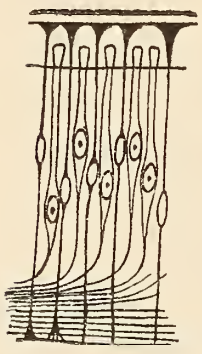
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cölenteraten und Echinodermen. Physiologisch dagegen ist natürlich ein beträchtlicher Unterschied vorhanden.

Die epithelialen, im Innern des Nervenrohres gelegenen Sehorgane der Ascidienlarven gehören vielleicht ebenfalls hierher; doch bedarf auch bei ihnen die Beschaffenheit der Sehzellen noch der Aufklärung.

Bei den epithelialen Sehorganen begegnen wir in den meisten Fällen einer Verlagerung der Sehepithelien in die Tiefe, durch Gruben, oder Blasenbildung, und da, wo die Zellen oberflächlich liegen bleiben, wie bei der Abtheilung A 1 *a*, sind wenigstens die recipirenden Elemente der Oberfläche entrückt und gegen die Basis der Zelle verschoben. In anderer Weise wird das gleiche Ziel erreicht bei den intraepithelialen und subepithelialen Sehzellen (A 2 a und b): sie lösen sich aus dem Epithelverbande, speciell von der cuticularen Deckschicht los und entfernen sich von der Oberfläche.

Den epithelialen Sehorganen am ähnlichsten sind diejenigen Fälle (A 2 a *a*), wo viele benachbarte Sehzellen in gleicher Weise innerhalb des Epithels in die Tiefe sinken, während zwischen ihnen indifferente Epithelzellen stehen bleiben (vgl. nebenstehende Skizze, Textfig. 5), wie es für die Asteriden durch Pfeffer nachgewiesen wurde; sie behalten dabei ihre langgestreckte Gestalt ähnlich den benachbarten epithelialen Zellen bei, und indem ihre distalen Enden an der Basis der Stäbchen durch eine Membrana limitans verbunden bleiben, bilden sie gleichsam einen zweiten Epithelverband im Epithel: man könnte von einem sekundären Epithel sprechen. Ja es verhält sich dieses sekundäre Epithel auch in so fern wie ein selbständiger Epithelverband, als es seinerseits im Innern des primären Epithels selbständige, grubenförmige Einstülpungen bildet, ohne dass jenes dabei afficirt wird: es stehen dann auf einem kleinen Bezirke eine Gruppe von Sehzellen ohne eingestreute indifferente Zellen bei einander, und nur auf sie erstreckt sich die Einstülpung; die umstehenden indifferenten Zellen beugen sich mit ihren distalen Enden über diese Gruppe herüber, so dass die Cuticula unverändert über die Stelle hinzieht; auf diese Weise entstehen die sog. »Augengruben« auf den »Augenpolstern.« Solche finden sich bei den meisten Formen; die gleichmäßige Vertheilung der Sehzellen über das ganze »Augenpolster« findet Pfeffer nur bei *Astropecten pentacanthus* und *mülleri*.



Textfig. 5.

Mit Sicherheit können wir einstweilen nur die Asteriden hierher rechnen. Doch ist mir bei der Darstellung, welche E. W. Berger (1900) von der Retina

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

des distalen Linsenauges bei *Charybdea* liefert, der Gedanke gekommen, es könne sich hier um ähnliche Verhältnisse handeln. BERGER giebt an, dass die langen Pigmentzellen der Retina mit ihren Zellkörpern bis zwischen die Stäbchen reichen und von da mit einem langen, faserartigen Fortsatz den »Glaskörper« durchsetzen und sich bis zur Basalmembran der Linse erstrecken. Von dem proximalen Fortsatz dieser Zellen vermuthet SCHEWIAKOFF (1889) (der sie Stützzellen nennt), dass er bis zur Basalmembran des Sehepithels reiche, was allerdings BERGER bestreitet, aber ohne diesen proximalen Theil der Zellen genau bis an sein Ende verfolgen zu können. Die Vermuthung BERGER's über die Rolle dieser Zellen ist eine so sonderbare, dass sie kaum Beifall finden wird: weil die Fasern der langen Pigmentzellen bis zur Linse reichen, nimmt er an, dass die Linse accommodationsfähig sei, dass jene Zellen Ganglienzellen (allerdings sind dicht schwarz pigmentirte Ganglienzellen wohl kaum unmöglich, aber bisher noch nicht bekannt), ihre distalen Fortsätze Nervenfasern seien; die ganze Einrichtung soll einen Reflexmechanismus für die Linsenaccommodation vorstellen. All das zur Erklärung jener distalen Fortsätze der langen Pigmentzellen! Wäre da nicht die Annahme einfacher, dass die Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung indifferente pigmenthaltige Epithelzellen sind, die von der äußeren Oberfläche bis zur Basalmembran des Epithels reichen: dann läge die Oberfläche des Epithels der Linse direkt an; die Sehzellen wären, ähnlich wie bei den Echinodermen, innerhalb des Epithels verschoben, ihre Stäbchen lägen zwischen den distalen Enden der indifferenten Zellen. Was BERGER als distale Grenze des Sehepithels angiebt, wäre dann eine Membrana limitans. Dass auch in Bezug auf die Anordnung der Nervenzüge die Echinodermen sich ähnlich verhalten wie die Cölenteraten, d. h. dass bei beiden die Nervenfasern zwischen den basalen Enden der Epithelzellen innerhalb des Epithels verlaufen, bestärkt mich in der Vermuthung, dass auch in anderer Beziehung die recipirenden Epithelien bei beiden Stämmen Ähnlichkeiten haben. Leider konnte ich, Mangels passenden Materials, meine Vermuthungen nicht am Objekt kontrolliren. Wenn sie sich bewahrheiteten, so hätten wir auch bei diesen sekundären Sehepithelien analoge Modifikationen wie bei den primären (A 1 β), nämlich Flachaugen (*Astropecten pentacanthus* und *mülleri*), Grubenaugen (die anderen Asteriden) und Blasenaugen (*Charybdea*).

Eine sehr große Gruppe bilden diejenigen Sehorgane mit intraepithelialen und subepithelialen Sehzellen, welche sich zumeist als invertirte Pigmentbecherocellen darstellen, und als deren Typus ich die Ocellen von *Planaria torva* festhalten möchte (A 2 β). Im Gegensatz zu der vorigen Gruppe bleiben die Sehzellen, auch wenn sie intraepithelial liegen, nicht in epithelähnlicher Anordnung und behalten die langgestreckte Gestalt nicht, in den meisten Fällen aber finden wir sie überhaupt nicht mehr im Epithel, sie liegen subepithelial; auch wenn sie dort sich zu epithelähnlichen Gruppen zusammenfinden, kann über ihre Zugehörigkeit zu dieser Abtheilung kein Zweifel sein, da es in der vorigen keine subepithelialen Modifikationen giebt, wie sich das nach der Charakterisirung jener Sehorgane als »Epithel im Epithel« von selbst versteht.

Meist stecken hier die Sehzellen in geringerer oder größerer

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

Zahl mit ihren, die lichtrecipirenden Endapparate tragenden Enden in einem aus besonderen Zellen bestehenden Pigmentbecher. Die Nervenfaser entspringt bei diesen Sehzellen von dem aus dem Becher hervorschauenden Ende: sie liegt also dem einfallenden Lichte näher als die recipirenden Endigungen, d. h. die Zellen sind invertirt; das ganze Organ hat Beer (1901) als invertirten Pigmentbecherocell bezeichnet. Doch ist weder das Vorhandensein des Pigmentbechers noch die Inversion ein nothwendiges Charakteristikum der hierher gehörigen Sehorgane: wir finden auch solche ganz ohne Pigment (z. B. die einzelnen Sehzellen bei vielen Hirudineen, oder die Sehorgane von *Dialychone acustica* [V, p. 487]), oder solche mit vertirten Sehzellen im Pigmentbecher, wovon weiter unten. Doch das sind Ausnahmen.

Die invertirten Pigmentbecherocellen haben eine sehr weite Verbreitung. Alle Sehorgane, die wir bei den Plathelminthen kennen, sind hierher zu zählen: also die Ocellen der Turbellarien, die x-förmigen Augenflecke der Trematodenlarven und die Ocellen der ausgebildeten ektoparasitischen Trematoden, die Ocellen der Nemertinen und wahrscheinlich auch diejenigen der Rotatorien. Ferner gehören hierher mit großer Wahrscheinlichkeit die Ocellen der Trochophoralarven und ähnlicher Larvenformen, sicher die Ocellen des Nauplius und die mit ihnen identischen Medianaugen vieler ausgebildeter Crustaceen; auch die Sehorgane der Chätognathen (vgl. oben) sind mit Sicherheit hierher zu stellen, vielleicht auch diejenigen der freilebenden Nematoden. Wenn wir ferner die »Radiärzone« Apáthy's in den Vacuolen der Sehzellen bei den Hirudineen als Stiftchensäume richtig gedeutet haben, so gehören hierher auch die Hirudineenocellen. Bei den Anneliden finden wir unter den Limivoren zahlreiche Formen, welche solche Sehorgane, zuweilen in sonderbar variirter Ausbildung, besitzen: so die Capitelliden, viele Terebelliden, Ampharetiden, Serpuliden, Spioniden, Ariciiden und Opheliaceen (V, p. 478ff.); ferner sind sie bei *Ophryotrocha puerilis*, vielleicht auch bei *Tomopteris* vorhanden. Nach dem gleichen Plan sind die Ocellen der eucephalen Fliegenlarven gebaut. Schließlich sind die Ocellen im Rückenmark von *Amphioxus* ebenfalls hierher zu stellen.

Von diesen Sehorganen haben aber nur wenige eine intraepitheliale Lage: so die Pigmentbecherocellen in den Scheitelplatten der Trochophora und anderer Annelidenlarven (vgl. z. B. Häcker, 1896, p. 140). Auch die Ocellen im Rückenmark von *Amphioxus* müssen wir als intraepithelial betrachten; denn das Rückenmark geht hervor aus einem Rohr, dessen Wandung durch ein einschichtiges Epithel

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

gebildet wird, und der Charakter der Einschichtigkeit wird ihm zeitlebens dadurch bewahrt, dass die Ependymzellen vom Centralkanal bis zur Oberfläche reichen und gleichsam indifferent gebliebene Epithelzellen darstellen, während die übrigen nach verschiedenen Richtungen differenzirt sind: die Verhältnisse liegen darin nicht viel anders als bei den nervösen Epithelien der Cölenteraten und Echinodermen, wo ebenfalls Nervenfasern, Ganglienzellen und recipirende Zellen innerhalb des einschichtigen Epithels zwischen den indifferenten Zellen liegen. Bei den Capitelliden sind ebenfalls zahlreiche intraepitheliale Pigmentbecherocellen vorhanden; an den Stellen jedoch, wo das Gehirn mit der Epidermis zusammenhängt, sind sie in das letztere eingewandert und somit subepithelial geworden.

Vielleicht haben wir noch einen Fall von intraepithelialen Sehzellen dieses Typus (A 2 a β) in den »Becheraugen« auf dem Randkörper von *Aurelia aurita*, welche von Eimer entdeckt und von Schewiakoff genauer beschrieben sind. Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die Sehzellen zweifellos intraepithelial sind; doch ist über die Beschaffenheit der recipirenden Endorgane keine Angabe gemacht, wesshalb die Einordnung an dieser Stelle noch als provisorische erscheinen muss.

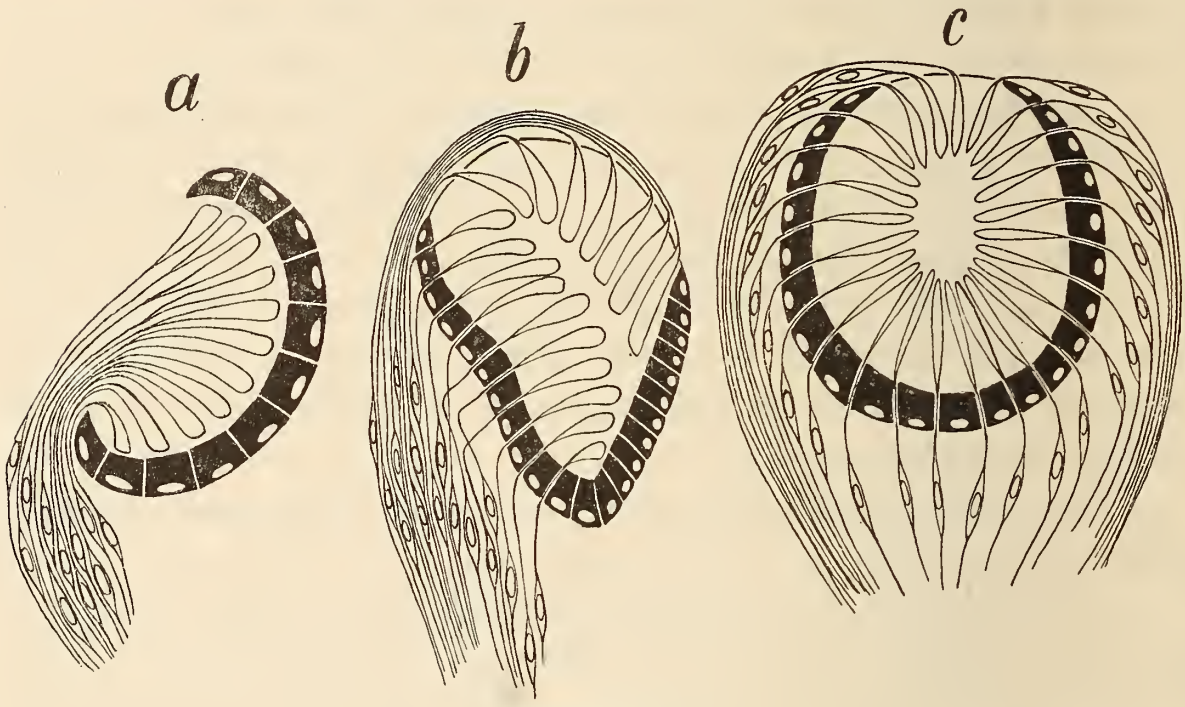
Alle übrigen Sehorgane, welche zu dieser Abtheilung gehören, liegen subepithelial.

Wenn ich oben die Sehorgane der Turbellarien in ihrer Gesammtheit ohne Weiteres hierher gestellt habe, so bedarf das noch einiger Worte der Erläuterung. Durch v. Graff's werthvolle Untersuchungen an den Landtricladen sind bei diesen Thieren Ocellen bekannt geworden, die dieser Forscher als zwei verschiedene Typen unterscheidet und als Kolbenaugen und Retinaaugen bezeichnet. Die Kolbenaugen stimmen völlig mit den Ocellen der Süßwassertricladen, wie ich sie beschrieben habe, überein: die Sehzellen besitzen einen deutlichen Stiftchensaum, bei dem jedes Stiftchen die Fortsetzung einer Neurofibrille der Zelle darstellt, und stecken so in einem Pigmentbecher, dass der Stiftchensaum sich der Becherwand zuwendet; die Modifikation, welche der Stiftchensaum bei *Placocephalus kewensis* dadurch erleidet, dass die Neurofibrille jedes Stiftchens eine kleine Strecke vor ihrem Übergang in dasselbe sich zu einer stark färbbaren Verdickung (»Stäbchen«) erweitert, bedingt keinen tiefgehenden Unterschied. Alle diese Ocellen sind invertirt. Dagegen sind in v. Graff's Retinaaugen die Sehzellen nicht invertirt, oder sagen wir kurz, nach Beer's (1901) Vorschlage, vertirt; v. Graff vergleicht daher diese

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

Organe mit den Blasenaugen von *Nereis*, *Fissurella* und *Helix*, glaubt dass sie wie diese durch eine Einstülpung der Epidermis entstehen, und hält sie für eine Neubildung gegenüber den Kolbenaugen, zu denen sie keinerlei phylogenetische Beziehungen haben. Solche Retinaaugen findet er bei den Cotyloplaniden und der Mehrzahl der Rhynchodemiden. Bei den Ocellen von *Rhynchodemus terrestris* ist er zweifelhaft, ob sie echte Kolbenaugen oder Retinaaugen seien.

Ich habe nun daraufhin meine Präparate von *Rhynchodemus terrestris* einer erneuten Durchsicht unterworfen und bin, vor Allem auf Grund der Prüfung horizontaler Längsschnitte (Fig. 18 und Textfig. 6 *b*),



Textfig. 6 *a*—*c*.

die ich früher nicht genügend beachtet hatte, zu dem Ergebnis gekommen, dass sie einen deutlichen Übergang bilden von den invertirten Pigmentbecherocellen (Textfig. 6 *a*) zu den Retinaaugen v. Graff's (Textfig. 6 *c*). Die Sehkolben oder sagen wir Stäbchen, welche im Pigmentbecher und in dem vor ihm gelegenen, durch eine vorgewölbte Membran abgeschlossenen Bezirke liegen, setzen sich jeder in eine dünne Faser fort, welche je nach der Lage des Stäbchens verschieden verläuft (vgl. Textfig. 6 *b* und Fig. 18); bei den Stäbchen, die vor der Pigmentbecheröffnung liegen, durchbohren jene Fasern die Membran und ziehen dicht an der Außenseite derselben hin zu den Zellkörpern, die auf der lateralen Seite des Pigmentbechers, etwas ventrad verschoben, liegen; von den Zellen geht dann eine Faser, die man als Nervenfaser ansehen darf, caudalwärts, wahrscheinlich zum Nervencentrum. Die Stäbchen, welche im Pigmentbecher selbst liegen, sind vorwiegend

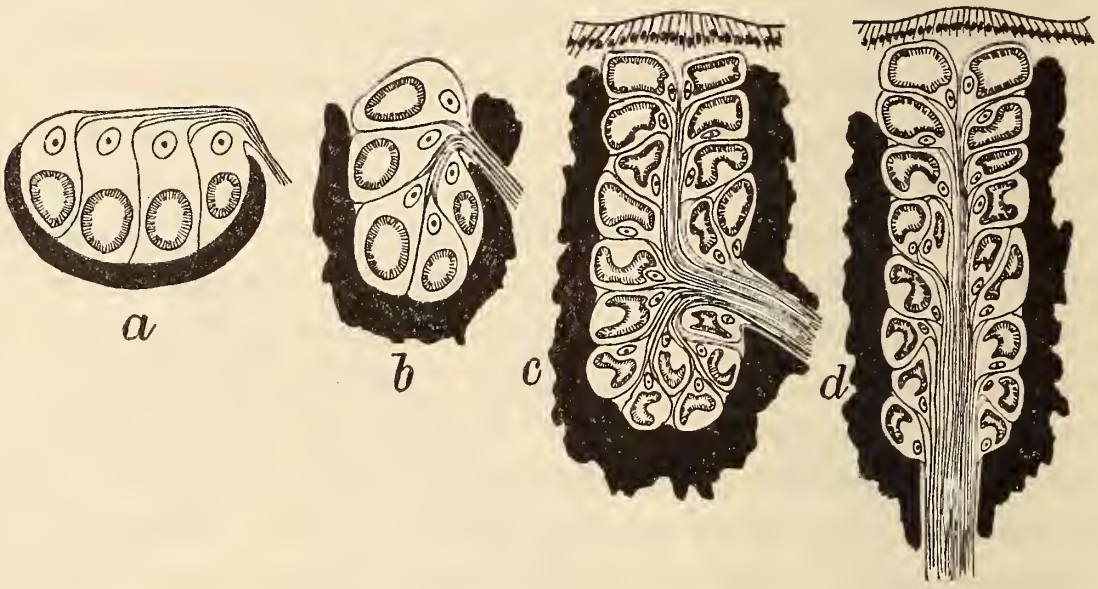
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lateral gerichtet, also senkrecht zur Augenachse, und die von ihnen ausgehenden Fasern durchbohren die laterale Wand des Pigmentbechers, d. h. sie gehen durch die Lücken, welche zwischen den epithelartig angeordneten Pigmentzellen vorhanden sind — genau wie v. Graff das für die »Sekretprismen« der Retinaaugen schildert — und gelangen so an die gleiche Stelle wie die Fortsätze der distalen Stäbchen, um sich dort mit den Zellkörpern zu verbinden, welche auf der anderen Seite in eine caudad verlaufende Nervenfaser übergehen. Es liegen also hier die Körper der Sehzellen caudal von der Pigmentbecheröffnung, wie bei *Dendrocoelum lacteum* (II, Fig. 11; Textfig. 6 *a*). Wir können uns den Übergang von einem Ocell, wie bei den Planarien — ähnlich dem von *Dendrocoelum* aber mit vielzelligem Pigmentbecher — zu einem solchen von *Rhynchodemus terrestris* etwa so vorstellen, dass die Körper der Sehzellen sich etwas mediad verschoben und ihre Verbindungen mit den am tiefsten im Pigmentbecher gelegenen Stäbchen den kürzesten Weg, durch die Wand des Bechers genommen haben. Eine Verschiebung in der gleichen Richtung weiter musste dann zu einer Augenform wie Textfig. 6 *c* führen, wie sie bei *Platydemus grandis* vorkommt; schließlich könnten auch die wenigen Stäbchen, welche noch durch die »Corneamembran« in das Innere des Ocells treten, derart verschoben werden, dass ihre Fasern die Pigmentwand durchbohren: so scheint es nach v. Graff's Abbildung bei dem Ocell von *Rhynchodemus putzei* der Fall zu sein.

Die Umwandlungen, wie ich sie hier hypothetisch für die Ocelle der Landtricladen geschildert habe, erinnern mich an ähnliche Verhältnisse, die eine Vergleichung der verschiedenen Hirudineenocellen erschließen lässt: bei den niederen Hirudineen, den Rhynchobdelliden, sind invertirte Pigmentbecherocellen (Textfig. 7 *a*) vorhanden; die Ocellen der Gnathobdelliden dagegen sind meist vertirt. Bei *Nephelis* (Textfig. 7 *b*) lässt sich dann und wann ein Durchtreten des Sehnerven durch die Wand des Pigmentbechers nahe dem Rande desselben bemerken, so dass die Sehzellen an der Becheröffnung vertirt sind; bei *Hirudo* ist in den weiter caudal gelegenen Ocellen (Textfig. 7 *c*) ein Durchtreten des Nerven durch die Seitenwand des sehr tiefen Pigmentbechers fast in der Mitte seiner Höhe zu bemerken; alle Zellen nach außen von diesem Nervenaustritt sind vertirt, die nach innen davon invertirt; bei dem ersten Ocellenpaar von *Hirudo* (Textfig. 7 *d*) dagegen tritt der Sehnerv im Grunde des Bechers aus, so dass sämmtliche Sehzellen vertirt sind. Wir haben also hier allmähliche Über-

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

gänge von einem invertirten zu einem völlig vertirten Auge: den Vorgang, der zu dieser Umwandlung führt, habe ich schon oben als Reversion bezeichnet. Eine solche Reversion hat nun auch, so vermuthe ich, bei den Ocellen der Landtricladen stattgefunden. Ich nehme daher nicht, wie v. Graff, einen principiellen Unterschied zwischen den invertirten und den vertirten Ocellen an, sondern glaube, dass dieselben gleichen Ursprungs sind, dass die letzteren sich aus den ersteren entwickelt haben.



Textfig. 7 *a—d.*

v. Graff sieht den Unterschied zwischen den beiderlei Augen darin, dass den einen eine epitheliale Retina zukomme; aber dieses Epithel wäre von besonderer Art, denn die Zellkörper der Retinazellen liegen in eine Bindegewebsmasse, ein zartes, gleichmaschiges Grundsubstanzgerüst eingebettet, und zwischen ihnen rundliche Kerne und kleine Ganglienzellen; man müsste also schon die Annahme machen, dass, wie bei den Cephalopoden, die Sehzellen sich basal über die indifferenten Epithelzellen — wie dort über die Limitanszellen so hier über die Zellen des Pigmentbechers — herausgeschoben hätten. Aber die Zellen des Pigmentbechers sind auch bei Ocellen, für die man einen epithelialen Ursprung nicht behaupten kann, wie diejenigen von *Euplanaria gonocephala*, wie Epithelien angeordnet; ja in anderen invertirten Pigmentbecherocellen, z. B. bei *Leptoplana tremellaris* sind sogar die Sehzellen vor der Pigmentbecheröffnung ganz nach Art eines Epithels angeordnet (II, Fig. 26 und 27); ich glaube aber, dass der Vergleich mit den Ocellen der Tricladen uns zu der Annahme nöthigt, dass diese Anordnung sekundär ist: ich möchte von einem

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

Pseudoepithel und einer Pseudoretina sprechen. Es bedingt also eine solche Zellanordnung noch keine Sonderstellung. — Auch im Bau der recipirenden Endorgane sieht v. Graff einen wesentlichen Unterschied: er findet im Innern der Pigmentblendung »Sekretprismen«, die er nicht für lichtrecipirende Stäbchen, sondern für lichtbrechende, oder sagen wir deutlicher lichtsondernde Organe hält, welche das Licht, das zunächst auf sie fällt, zu den mit ihnen zusammenhängenden fadenförmigen Fortsetzungen der Sehzellen führen, welche zwischen den Pigmentzellen durchtreten. Diese Deutung, so sonderbar sie ist, könnte wohl für die im Grunde des Pigmentbechers liegenden »Sekretprismen« gelten, nicht aber für die, welche distal unter der abschließenden Membran liegen; denn hier trifft das Licht die an sie ansetzenden recipirenden Abschnitte früher als die »Sekretprismen« — es erinnert das an O. Hertwig's (1880) hinter den Stäbchen liegende Linse bei *Sagitta*. Aber ähnliche Gebilde, wie diese »Sekretprismen«, an denen es noch nicht gelungen ist einen Stiftchensaum oder doch Neurofibrillen nachzuweisen, finden wir auch bei den Polycladen, wo wir sie nach Analogie mit den Planarien als »Sehkolben« (Stäbchen) deuten müssen. Hier müssen spätere Untersuchungen über den feineren Bau Aufschluss bringen. Meine Ansicht ist, dass wir die »Sekretprismen« am besten als Stäbchen auffassen.

Und was gewinnen wir bei dieser Umdeutung? Die Annahme, dass bei den Turbellarien epitheliale, eingestülpte Blasenaugen ganz unvermittelt auftreten, ist meines Erachtens nur ein Nothbehelf, falls keine andere Deutung einschlägt. Bei den Anneliden sowohl wie bei den Mollusken, wo solche Formen von Sehorganen vorkommen, finden wir in homologer Anordnung vielfach die niedrigere Entwicklungsform, den Grubenocell, und daneben Übergänge von diesem zum Blasenauge (*Eunice*, *Haliotis*); bei den Turbellarien würden solche vermittelnde Formen ganz fehlen. Das spricht zu Gunsten meiner Deutung des Befundes bei *Rhynchodemus terrestris* und der Annahme einer Reversion, womit der dritte von v. Graff angenommene Unterschied zwischen den beiderlei Augentypen, die verschiedene Stellung der lichtrecipirenden Endigungen zum Lichteinfall erklärt und seiner principiellen Gegensätzlichkeit entkleidet wird. Es wären also auch v. Graff's Retinaaugen von invertirten Pigmentbecherocellen phylogenetisch abzuleiten, und wir hätten im Thierkreis der Plathelminthen somit nur einen Typus von Sehorganen vertreten.

Die Sehorgane der Hirudineen bestehen stets aus subepithelialen Sehzellen, die entweder verstreut frei im Parenchym oder zu Gruppen

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

vereinigt in Pigmentbechern liegen; Übergänge zwischen diesen beiden Arten der Anordnung habe ich bei *Branchellion torpedinis* (II, p. 254) beschrieben, wo die Sehzellen im Parenchym sich gegen eine senkrecht zur Oberfläche stehende Pigmentwand so orientiren, dass sie derselben das Ende zukehren, welches die vermuthliche Stiftchensaumvacuole (den Binnenkörper) enthält. Die Reversion der Sehzellen in der Reihe der Hirudineen habe ich oben schon geschildert.

In der zweiten Abtheilung (B), den Sehorganen mit Phaosomen, begegnen wir nur sehr wenigen Formen, besonders wenn die Sehorgane der Hirudineen wirklich mit Recht, wie ich vermuthe, in die vorige Abtheilung zu stellen sind und wir bei ihnen keine Phaosomen, sondern Stiftchensaumvacuolen annehmen dürfen. Schon oben habe ich angedeutet, dass ich diese Abtheilung nur für eine provisorische halte, deren Berechtigung sich erst beurtheilen lässt, wenn das Verhalten der Neurofibrillen in den hierher gestellten Sehzellen genauer bekannt ist.

Zunächst hätten wir nun zu suchen, ob bei den Sehorganen mit Phaosomen überhaupt epithelial angeordnete Sehzellen vorkommen. Nach der Darstellung von Göppert (1892) und Metcalf (1893) ist das in der That bei den Salpen der Fall, in deren Sehzellen Göppert ja auch Phaosomen (»Phäosphären«) findet. Wie schon erwähnt, konnte ich dergleichen Gebilde hier nicht finden. Ich bringe aber diese Augenformen vorläufig in der Abtheilung B1 unter, bis spätere Untersuchungen Aufklärung bringen.

Intraepitheliale Sehzellen mit Phaosomen finden wir in den Ocellen von *Stylaria lacustris* (Naideen), und ähnliche Zellen, theils in intra-, theils in subepithelialer Lagerung, habe ich bei den Lumbriciden als Sehzellen in Anspruch genommen. Nach unseren jetzigen Kenntnissen sind dies die einzigen Formen, die in der Abtheilung B2 Platz zu finden hätten.

Da wir, auf verschiedene Gruppen der morphologischen Eintheilung vertheilt, Sehorgane treffen, die ganz analog gebaut und zu gleichartiger Funktion befähigt sind, so leuchtet es ein, dass eine Anordnung nach der Funktionsweise morphologisch getrennte Gebilde zusammenstellen wird, dass also eine physiologische Eintheilung die Sehorgane in ganz anderer Weise gruppiren muss. Die Nothwendigkeit einer solchen Eintheilung neben der morphologischen hat zuerst Hatschek eingesehen, und von ihm stammt die erste physiologische Eintheilung.

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

Hatschek unterscheidet je nach der Funktion Richtungsaugen (euthyskopische Augen) und Bildaugen (eidoskopische Augen). Daraus, dass Thiere, welche keine Augen besitzen, doch zwischen hell und dunkel unterscheiden können, folgert er, dass die einfachsten Augen schon mehr leisten müssten als diese Unterscheidung, dass sie also die Richtung, in der die Lichtstrahlen ins Auge fallen, wahrnehmen können. Er findet solche Richtungsaugen einmal in den Ocellen der Cnidarier, und dann bei den Scoleciden. Übergänge zu bildsehenden Augen kommen vor. Die Bildaugen theilt er in Cameraaugen und in musivische Augen, wobei er wieder konvexe und konkave musivische Augen unterscheidet. Zu konvexen musivischen Augen zählen natürlich die Komplexaugen der Arthropoden, die konkaven dagegen sind ein von ihm völlig neu erfundener Typus: in den Wänden einer epithelialen Grube wären bei ihnen die von einer Pigmentröhre umgebenen Sehzellen so angeordnet, dass ihre Achsen nach einem Punkte vor der Grube konvergiren; es müssten dann, wie bei den konvexen musivischen Augen aufrechte, so hier umgekehrte Bilder von Gegenständen durch musivisches Sehen zu Stande kommen. Es lässt sich nicht leugnen, dass in der von Hatschek angegebenen Weise eine Bildreception möglich wäre. Aber in den Beispielen, die er für diesen Typus anführt, nämlich den Grubenocellen von *Patella* und den Blasenaugen anderer Gastropoden, z. B. *Helix*, ist die morphologische Grundlage eine andere als er annimmt: wir finden hier überall Stäbchen, die in die Grube bezw. Blase hineinragen und gegen einander nicht durch zwischenliegendes Pigment isolirt sind, während die von Hatschek angegebene Funktionsweise voraussetzt, dass die recipirenden Endigungen im Innern der Pigmentröhre liegen. Unter den bis jetzt bekannten Sehorganen kann ich keines finden, welches man als konkav musivisches Auge bezeichnen könnte; ja es ist sogar keine große Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass noch solche entdeckt werden. »Immer würde es eine sehr feine Leistung bleiben, die das tiefste Eindringen in die Bedingungen des Sinnes verräth, eine Art angegeben zu haben, wie die bildende Natur, wenn es ihr anders beliebt hätte, auch wohl noch hätte ein deutlich sehendes Auge erschaffen können«, so können wir, wie einst Du Bois-Reymond von Johannes Müller's Theorie des musivischen Sehens, hier von Hatschek's Annahme sagen. Mindestens ist damit die Ansicht widerlegt, dass im Bau der Augen jede physikalische Möglichkeit des Sehens zur Wirklichkeit geworden sei (Ruete).

Mit der Hatschek'schen Eintheilung deckt sich fast genau die-

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

jenige von Th. Beer (1901), die jedoch in der Eintheilung der niederen Sehorgane entsprechend den jetzigen Kenntnissen weiter geht als jene. Dieser Forscher unterscheidet als Photirorgane solche Sehorgane, welche geeignet sind, bloß quantitative Verschiedenheiten der Belichtung oder Beschattung zu signalisiren, also nicht bloß den Wechsel von hell und dunkel, sondern auch die Richtung der einfallenden Strahlen, eventuell auch Bewegungen belichtender oder beschattender Objekte, sowie Bewegungsrichtungen; ihnen stellt er die Idirorgane, die bildrecipirenden Augen gegenüber. Im Bereich der Photirorgane unterscheidet er wieder 1) pigmentlose einzelne Photirzellen, 2) pigmentirte oder mit pigmentirten Zellen alternirende Photirzellgruppen, und 3) pigmentumgebene Photirzellen oder Photirzellgruppen. Die Idirorgane sondert er wie Hatschek in Cameraaugen und (zusammengesetzte, facettirte) Komplexaugen. An dieser Eintheilung habe ich nur das Eine auszusetzen, dass die Unterscheidung der Gruppen 2 und 3 bei den Photiraugen eine morphologische, keine physiologische ist, und dass sie demnach für die physiologische Eintheilung zusammenfallen.

Vorbehaltlich die schon erörterten Ausstellungen im Einzelnen, schließe ich mich im Allgemeinen diesen beiden Eintheilungen an und unterscheide also:

I. Sehorgane ohne Bildreception = Photirorgane Beer (weiter als euthyskopische Augen Hatschek). Ein präciser Name für diese Gruppe von Sehorganen ist sehr erwünscht. Sie einfach Lichtorgane zu nennen, erscheint mir zu unbestimmt, und dem Sinne des Wortes nach wäre eine Verwechslung mit »Leuchtorgane« nicht ausgeschlossen. Ich nehme daher den Beer'schen Ausdruck Photirorgane an, der kurz und praktisch ist und die Vortheile einer künstlichen Neubildung hat, nämlich dass nach einmaliger genauer Umgrenzung die Gefahr der Erweiterung oder Verengerung des Begriffs eine viel geringere ist, als bei Umprägung eines alten Ausdrucks, der aber auch den Nachtheil solcher Neubildungen hat, dass seine Einbürgerung eine erschwerte ist und philologisch feinfühlige Gemüther an ihm stets Anstoß nehmen werden. Als Unterabtheilung hätten wir im Anschluss an Beer:

1) Photirorgane ohne Pigmentschutz, oder besser ohne Lichtsonderung; wir kennen solche bei Lumbriciden, Hirudineen und *Dialychone acustica*. Es ist kein Zweifel, dass ihre Zahl durch weitere Untersuchungen noch sehr zunehmen wird.

2) Photirorgane mit Pigmentschutz, oder besser mit Lichtsonderung. Je nach der Wirksamkeit der Lichtsonderung könnten

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

wir weiter eintheilen in a) solche, wo der Pigmentschutz durch eine gerade oder gar konvexe Pigmentwand erfolgt, also nur einseitig ist: hierher gehört das schon öfter erwähnte Sehorgan von *Branchellion torpedinis* (III, p. 254) und die einfachsten Sehorgane bei den Asteriden (*Astropecten pentacanthus* und *mülleri*), wo die Vertheilung der Sehzellen über das »Augenpolster« eine diffuse ist (Pfeffer, 1901); vielleicht muss man hierher auch das Stemma von *Machilis* stellen, falls nicht durch das Tapetum hier eine wirksamere Lichtsonderung zu Stande kommt (vgl. VII, p. 380). — Dagegen ist b) die Lichtsonderung wirksamer, wenn der Pigmentschutz durch einen Pigmentbecher oder eine Pigmentröhre übernommen wird, der die Sehzellen nach mehreren Seiten gegen Licht schützt und nur von einer Seite her den Strahlen Zutritt gestattet. Die Scheidung gegen die vorige Untergruppe (*a*) ist keine strenge. Je nachdem der Pigmentbecher tiefer, die Pigmentröhre enger und länger ist, wird die Lichtsonderung eine wirksamere, und die einzelne Sehzelle wird mehr und mehr für Lichtstrahlen aus ganz beschränkter Richtung specialisirt — dadurch wird der Übergang zur folgenden Hauptabtheilung angebahnt. Solche Übergänge sind zahlreich; eine scharfe Grenze lässt sich um so weniger angeben, als wir für viele Sehorgane, z. B. die Stemmata der Insekten und die Ocellen der Tausendfüße den physiologischen Werth gar nicht mit genügender Sicherheit beurtheilen können. Im Übrigen muss man auch bedenken, dass schon Vieles als Bildreception zu bezeichnen ist, was nicht annähernd der Schärfe des menschlichen Sehens nahe kommt.

Morphologisch kommt natürlich der Pigmentschutz ganz verschieden zu Stande: der invertirte Pigmentbecherocell einer polycladen Turbellarie und das Grubenauge von *Patella* gehören physiologisch in die gleiche Abtheilung.

II. Sehorgane mit Bildreception, Augen (Bildaugen) = Idirorgane Beer. Der Name Idirorgane wird sich noch weniger leicht einbürgern lassen, da wir mit dem Worte »Augen« diese Organe ja treffend bezeichnen können; trotzdem wäre ein solcher Name nur dann überflüssig, wenn Aussicht wäre, dass in Zukunft die Bezeichnung Auge nur für bildrecipirende Sehorgane, und nicht für jedes Sehorgan überhaupt, gebraucht würde — und diese Aussicht ist leider nur sehr gering!

Bei den Bildaugen sind stets zahlreiche Sehzellen in einem Organ vorhanden, und die Lichtsonderung ist eine solche, dass jede Sehzelle stets nur von Strahlen der gleichen Richtung getroffen werden

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

kann. Das wird entweder dadurch erreicht, dass an der Sonderung des Lichtes eine Linse betheiligt ist, welche ein umgekehrtes Bild der Gegenstände auf dem lichtrecipirenden Hintergrunde des Auges entwirft, welcher gegen andere, die Linse nicht passirende Strahlen durch Pigment isolirt ist (Cameraaugen), oder es liegen eine Anzahl Sehzellen oder Sehzellgruppen neben einander, deren jede durch eine Pigmenthülle für alle Strahlen mit Ausnahme des in ihrer Achsenrichtung einfallenden Strahlenbündels unzugänglich gemacht ist (musivische Augen). Die Eintheilung in Cameraaugen und musivische Augen, welche in dieser Prägnanz von Hatschek stammt, ist noch nicht völlig erschöpfend. Eine besondere Art des Zustandekommens von Bildern haben wir nämlich bei den Superpositionsaugen Exner's, bei denen die optische Isolation der einzelnen Sehzellgruppen nicht durch Pigmentröhren bedingt ist, auch nicht durch eine Linse ein umgekehrtes, sondern durch das Zusammenwirken vieler Linsen unter Mitwirkung von Pigmentblendungen ein aufrechtes Bild entworfen wird.

Bei den Cameraaugen könnte man nach der physiologischen Leistungsfähigkeit am ehesten noch zwischen nicht accommodirbaren und accommodationsfähigen unterscheiden. Zu letzteren wären sicher zu zählen die Augen der Cephalopoden und der Wirbelthiere, und mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, da sich ein wahrscheinlich der Accommodation dienender Mechanismus bei ihnen nachweisen lässt, diejenigen der Alciopiden und die von *Pecten*.

Musivische Augen finden wir bei sehr verschiedenen Thiergruppen und mit recht verschiedenem morphologischen Werth. Als Anfänge solcher Augen kann man die Ansammlung invertirter Pigmentbecherocellen mit divergirenden Sehachsen am Vorderende mancher Würmer (Polycladen, Capitelliden) auffassen. Ausgesprochen musivische Augen sind die Komplexaugen mancher Röhrenwürmer (*Branchiomma*, *Sabella*) und Muscheln (*Arca*, *Pectunculus*); musivische Augen sind ferner die Komplexaugen bei Myriapoden (*Scutigera*) und vor Allem diejenigen der Crustaceen und Insekten.

Als »Superpositionsaugen« können nur die Komplexaugen mancher Crustaceen und Insekten fungiren; die Voraussetzung für solches Verhalten ist, dass die Pigmentröhre nicht das Omma in seiner ganzen Ausdehnung umschließt, sondern (mindestens zeitweilig) derart verschoben ist, dass auf die von dem lichtbrechenden Apparat abliegende Retinula nicht nur durch das ihr zugehörige optische System, sondern auch durch diejenigen der benachbarten Ommen die Strahlen gelangen, die von einem dem Omma zugeordneten Punkte ausgehen, d. h. von

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

einem Punkte, der (ganz oder nahezu) in der Verlängerung der Achse des Ommas gelegen ist. Indem nun durch Pigmentverschiebung die für Superpositionssehen nöthigen Bedingungen geschaffen und wieder verwischt werden können, vermag das gleiche Auge bald (bei geringer Lichtstärke) als Superpositionsauge, und bald (bei hellem Lichte) als einfach musivisches zu fungiren. Die Divergenz der physiologischen und morphologischen Eintheilung könnte kaum deutlicher illustrirt werden.

Eine Accommodation ist bei den musivischen und den Superpositionsaugen nicht möglich, da weder die Fähigkeit besteht, den Abstand zwischen dem lichtbrechenden Apparat und den recipirenden Elementen zu verringern, noch die Möglichkeit einer Vergrößerung oder Verringerung der Brennweite des lichtbrechenden Apparates vorhanden ist. Dagegen ist ein gewisser Ersatz für diesen Mangel wenigstens bei manchen Insekten und Crustaceen geschaffen. Einmal können Theile des Komplexauges als Fernaugen eingerichtet sein, was in der geringeren Divergenz ihrer Ommen seinen Ausdruck findet: so vor Allem die Frontaugen in den Doppelaugen bei manchen Insekten (manche Ephemeriden und Dipteren) und Crustaceen (Polyphemiden, Tiefseeschizopoden, Sergestiden), weniger ausgesprochen die dorsalen Theile der *Aeschna*-Komplexaugen. Dann aber findet das Komplexauge, welches bei stark divergirenden Ommen aus der Ferne nur sehr undeutliche Bilder empfangen kann, da der Gesichtswinkel ferner Gegenstände nur wenige Ommen umfasst, bei den meisten fliegenden Insekten eine Ergänzung durch die Stirnaugen (Stemmata). Bei manchen Insekten, speciell bei geschickten Fliegern (*Helophilus*, *Agrion* und *Aeschna*, *Vespa crabro*, VII, p. 366, 384, 388), sind auch die Retinae der Stemmata wieder derartig zu der Linse gelagert, dass der eine Theil der Sehzellen scharfe Bilder von nahen, der andere von fernen Gegenständen erhält. Bei den Spinnen scheinen in ähnlicher Weise die Hauptaugen, wo die recipirenden Enden der Sehzellen dem »Glaskörper« dicht anliegen, für das Fernsehen bestimmt zu sein, die Nebenaugen aber, in denen der Zwischenraum zwischen Linse und recipirenden Endigungen viel größer ist, dem Nahesehen zu dienen. Interessant ist, dass bei *Epeira* in den hinteren Medianaugen ein Theil der Retina anders gestaltet ist, als der Rest: es liegen nämlich im äußeren Retinawinkel die Stäbchen der Sehzellen dem hier nicht besonders dicken Glaskörper dicht an, wie im Hauptauge, während die übrigen, wie in den anderen Nebenaugen, weiter von der Linse entfernt sind; es ist also hier die Retina getheilt, wie zuerst Graber

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

gesehen und Grenacher (1880) bestätigt hat; so haben wir das gleiche Verhalten wie etwa bei *Helophilus* oder *Vespa*, dass ein Abschnitt der Retina für das Fernsehen, ein anderer für das Nahesehen eingerichtet ist.

Im Anschluss an die Beschränkung für die Anwendung des Ausdruckes »Auge«, die wir mit Beer (1901) oben vorgeschlagen haben, möge hier noch eine nomenklatorische Bemerkung Platz finden, nämlich über die Verwendung des Wortes Retina. Zu einer Zeit, wo die meisten bekannten Sehorgane mit dem menschlichen Auge vergleichbar, d. h. wie dieses Cameraaugen waren, da konnte Hensen (1866) sagen, »Retina« sei ein Kernbegriff, für den Form, Lage, Entwicklung Nebensache sind. Jetzt aber erscheint es wünschenswerth, dass die Verwendung dieses Wortes in bestimmter Weise beschränkt werde, dass der Ausdruck nicht einfach bedeute: Komplex der in einem Sehorgan vorhandenen Sehzellen, oder gar die eine Sehzelle des Sehorgans. Zu welchen Widersprüchen das führen kann, zeigt der Gebrauch, den Apáthy von dem Wort Retinazelle bei den Hirudineen macht: wo die Sehzellen zu einem komplicirteren Organ in einem Pigmentbecher vereinigt sind, nennt er sie Retinazellen, billigt ihnen aber diesen Namen nicht zu, wenn sie einzeln, ohne Pigmentbecher, im Gewebe liegen. Auch bei den Komplexaugen der Arthropoden wird der Begriff Retina durchaus nicht eindeutig gebraucht: Manche nennen die Gesammtheit der Sehzellen des Komplexauges so, Andere aber verwenden diesen Ausdruck, oder vielmehr das Grenacher'sche Retinula, für den Sehzellkomplex eines Omma. Es ist aber sicher, dass der Werth des Begriffes für die Beschreibung dadurch gewinnt, dass man ihn nur für bestimmt angeordnete Komplexe von Sehzellen benutzt.

So schlage ich denn vor — und um einen Vorschlag kann es sich ja nur handeln — unter Retina eine epitheliale Ausbreitung von Sehzellen zu verstehen, ein einheitliches Epithel, das entweder ganz aus Sehzellen besteht oder in dem diese doch gleichmäßig zwischen indifferenten (Sekret-, Stütz- oder Pigment-) Zellen vertheilt sind. Daraus ergiebt sich, dass Retinae nur bei Sehorganen der Rubrik 1 unserer morphologischen Eintheilung vorkommen können, dass sie sich aber dort überall finden, wo in ein einzelnes Sehorgan mehrere Sehzellen eingehen. So können wir bei den epithelialen Ocellen mit Einzellinse (A 1 α), wie sie manchen Röhrenwürmern zukommen, nicht von einer Retina sprechen, und eben so wenig bei den Komplexaugen von *Branchiomma*, die zu dieser Gruppe gehören, weil sie ja aus

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

Ommen mit je nur einer Sehzelle zusammengesetzt sind. Im Komplexauge der Arthropoden ist danach jede Retinula im Sinne Grenacher's eine Retina, weil sie der Retina eines Myriapodenocells homolog ist, dagegen kann man die Gesammtheit der Sehzellen unmöglich als Retina im morphologischen Sinne bezeichnen, da sie ja zu zahlreichen Einzelocellen gehören.

Wo sekundäre Epithelien vorhanden sind, wie bei den Asteriden, könnte man füglich von einer sekundären Retina sprechen, und wo sich Scheinepithelien (Pseudoepithelien) finden, wie bei manchen Turbellarien, eben so von einer Scheinretina (Pseudoretina).

d. Phylogenetisches über Sehorgane.

Bei der systematischen Eintheilung der Thiere und Pflanzen nach Maßgabe ihres anatomischen Baues ist man zu einem System gelangt, das man als natürliches bezeichnet, in welchem die in einer Abtheilung vereinigten Formen durch verwandtschaftliche Bande verknüpft sind, so dass diese systematische Anordnung eine sichere Grundlage für phylogenetische Spekulationen bietet. Wenn man nun einzelne Organe von Thieren nach morphologischen Gesichtspunkten eintheilt, so ist immerhin die Frage berechtigt, ob man dabei für die phyletische Geschichte dieser Organe Anhaltspunkte bekommt, und ob somit auch auf den Zusammenhang der Thiere, deren Organe einen ähnlichen Bau haben, ein gewisses Licht fällt.

Carrière (1885) wirft am Schlusse seines Buches über »die Sehorgane der Thiere« die Frage auf, ob es gestattet sei, aus dem Bau der Augen auf die systematische Stellung und Verwandtschaft der Thiere zu schließen, und kommt zu einer verneinenden Antwort: »bei der Mannigfaltigkeit der Sehorgane in einzelnen Gruppen, bei der Ähnlichkeit derselben in einander fernstehenden Ordnungen und dem Vorkommen ganz verschiedener Typen bei nahe verwandten Thieren oder in der Entwicklungsreihe einer einzigen Form, bei der Leichtigkeit, mit welcher während der Lebensdauer eines Thieres in demselben Augen auftreten und wieder verschwinden, scheint es unthunlich, aus dem ähnlichen Bau der Augen auf eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Besitzern zu schließen.« — »Alle bekannten Thatsachen sprechen auch gegen das Vererben von Sehorganen von einer Gruppe zur anderen und für das spontane Auftreten derselben.«

Wir können diesen Äußerungen nach dem Vorhergehenden unmöglich beistimmen. Unsere Tabelle p. 620 zeigt, wie bei verwandten Thieren auch ähnlich gebaute Augen vorkommen. Vor Allem fällt es auf,

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

dass die Verbreitung der invertirten Pigmentbecherocellen (A 2 β) ein weites Gebiet verwandter Thierformen umfasst: zunächst sind bei allen Plathelminthen (oder mit Hinzuziehung der Nematoden könnten wir mit Hatschek sagen Scoleciden) die Sehorgane nach diesem Typus gebaut oder doch durch Reversion von ihm abgeleitet; in die Verwandtschaft der Plathelminthen gehört zweifellos die Trochophoralarve, der wir wohl die Naupliuslarve zugesellen dürfen. Von diesen Larven ist vielleicht diese Form der Sehorgane auf die fertigen Thiere übergegangen: so finden wir sie bei niederen Anneliden, und zwar meist dem Gehirn anliegend, wie sie bei der Larve in der Scheitelplatte liegen und bei den Medianaugen der Crustaceen ist es ja sicher, dass sie die persistirenden Naupliusaugen sind. — Wenn die Sehorgane der Hirudineen, wie es mir wahrscheinlich ist, hierher gehören, d. h. wenn ihre Sehzellen Stiftchensaum-Vacuolen und nicht Phaosomen enthalten, so stimmt auch das gut zu der vielfach angenommenen Plathelminthen-Verwandtschaft dieser Würmer. Was die Chätognathen angeht, so ist ihre systematische Stellung ja unsicher; wenn sie wirklich Verwandtschaftsbeziehungen zu Nematoden haben, wie manchmal angenommen, so reihen sie sich den Scoleciden an. Selbständige Bildungen dieser Art sind wohl nur die Pigmentbecherocellen von *Aurelia*, diejenigen von *Amphioxus* und die der eucephalen Dipterenlarven.

Gleichsam abgelöst wird dieser Augentypus in der aufsteigenden phylogenetischen Reihe der Thiere durch einen anderen, der ebenfalls eine außerordentlich weite Verbreitung hat: durch die epithelialen Augen mit gesonderten Stäbchen (A 1 β). Diesen begegnen wir zunächst bei den Anneliden und Mollusken, welche durch die gemeinsame Trochophoralarve verwandtschaftlich eng verknüpft sind, weiter bei den mit den Anneliden sicher nahe verwandten Arthropoden und schließlich bei den Vertebraten, welche ebenfalls mit Wahrscheinlichkeit von annelidenartigen Vorfahren abzuleiten sind. Bei den zwei erst genannten Stämmen geht die Entwicklung der epithelialen Augen vom Flachauge durch das Grubenauge zum Blasenauge unabhängig neben einander her: die Blasenaugen der Anneliden und Mollusken sind Konvergenzbildungen; aber es sind ja relativ einfache Vorgänge, welche diese konvergente Weiterbildung veranlassen. Wir dürfen uns vielleicht vorstellen, dass es die Vermehrung der Sehzellen im Flachauge war, welche zu der Einstülpung führte, und die Vertiefung einer vorhandenen Einsenkung lässt sich wohl auf das Fortdauern derselben Ursache zurückführen. Die Bildung einer Linse dürfte

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

wohl die Folge sein von der Ausfüllung der Augengrube mit einer stark lichtbrechenden Sekretmasse. — Bei den Arthropodenaugen ist in den meisten Fällen diese Entwicklung nur bis zur Einstülpung gediehen; der Fortgang bis zur Blasenbildung wurde hintangehalten durch die Entwicklung der cuticularen Linse, welche dieselben Vortheile bot wie die in eine tiefe Grube abgesonderte Sekretmasse. *Peripatus*, bei dem wir ein völlig entwickeltes Blasenauge finden, steht den Anneliden wohl näher als den Arthropoden (Boas, 1898). Dass die Komplexaugen der Arthropoden keinen besonderen morphologischen Typus bilden, sondern nur zahlreiche zu einem Gesammtorgan vereinigte Grubenaugen sind, wurde schon oben wiederholt hervorgehoben; wenn in der Entwicklung die Einstülpungen nicht wiederholt werden, so haben wir darin eine cänogenetische Vereinfachung zu sehen. — Die ursprüngliche Gestalt der Chordatenaugen (Salpen (?), Ascidienlarven, Vertebraten) ist durch die Einbeziehung derselben in den eingestülpten Gehirnbezirk verwischt, so dass weitere Spekulationen vergeblich sind.

Die weniger verbreiteten Typen von Sehorganen sind ebenfalls auf bestimmte Thiergruppen beschränkt: die sekundären intraepithelialen Retinae (A 2 a α) auf die Echinodermen (bei denen sie vielleicht eine größere Verbreitung haben dürften, wenn sie schon bisher nur von den Asteriden bekannt sind), die einzelligen, epithelialen Ocellen mit Einzellinse (A 1 α) auf wenige Familien der limivoren Anneliden; allerdings steht das Vorkommen der letzteren am Mantelrande einiger Muscheln bisher noch völlig isolirt. Die intra- und subepithelialen Sehzellen mit Phaosomen kommen nur den Oligochäten zu.

Für Sehorgane, deren Lagerung am Thierkörper von derjenigen abweicht, die wir bei den Verwandten treffen, müssen wir allerdings eine selbständige Entstehung ohne Weiteres einräumen, so für die Sehorgane am Mantelrand von Muscheln, bei denen auch die drei verschiedenen Ausbildungsformen (*Arca* und *Pectunculus*; *Lima*; *Pecten* und *Spondylus*) auf gesonderten Ursprung hinweisen, oder die Rückenaugen von *Onchidium*, oder die segmentalen Ocellen von *Eunice viridis*. Immerhin bleiben sie hier überall innerhalb desselben großen Typus: es sind überall epitheliale Sehorgane, wie sie bei Anneliden und Mollusken verbreitet sind; aber sie stimmen in keinem Fall mit den Augenformen genau überein, die bei demselben Thier (*Onchidium*, *Eunice*) oder bei verwandten Formen (Kopfaugen der Muscheln, Pelseneer, 1899) am Kopfe vorkommen.

Die Entscheidung, ob verschiedene Thierformen verwandt sind,

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

kann man natürlich nicht auf ein einzelnes Organ, ja nicht einmal auf ein Organsystem gründen; dafür kann allein die Gesammtorganisation in Betracht kommen. Ob dabei die Untersuchung der Sehorgane für den Systematiker häufig von praktischem Nutzen sein wird, lässt sich noch nicht entscheiden; jedoch glaube ich, dass dies z. B. bei den Süßwassertricladen der Fall sein dürfte (II, p. 212). Dass aber gegenüber anderen Organen die Sehorgane eine Ausnahmestellung einnähmen, derart, dass sie weniger von einer Gruppe zur anderen vererbt würden (Carrière), muss auf Grund der Thatsachen durchaus bestritten werden.

Das Auftreten mehrerer Augenformen bei einem Thier wurde früher für etwas sehr Ungewöhnliches gehalten. Grenacher (1878, p. 135) führt außer den Verhältnissen bei den Insekten, wo bei vielen Imagines am Kopfe die einfachen und zusammengesetzten Augen gleichzeitig und in nächster Nähe vorhanden sind, nur noch das Beispiel von *Onchidium* an, wo neben den Kopfaugen noch mehr oder weniger zahlreiche Rückenaugen vorkommen; die bauchständigen Augen bei *Euphausia*, die er ferner erwähnt, haben sich ja inzwischen als Leuchtorgane erwiesen. Die Beispiele für dieses gleichzeitige Auftreten von zweierlei Augenformen haben sich inzwischen ziemlich vermehrt. An den Randkörpern von *Charybdea* finden wir neben den Linsenaugen einfache Grubenaugen, eben so kommt bei *Aurelia* neben dem invertirten Pigmentbecherocell an der ventralen auch noch ein anscheinend epithelialer Ocell an der dorsalen Seite des Randkörpers vor. Unter den Anneliden haben *Branchiomma* und einige Verwandte außer den dem Gehirn benachbarten epithelialen Grubenaugen noch einzellige epitheliale Ocellen mit Einzellinsen an den Kiemen, und bei *Eunice viridis*, dem Palolowurm, kommen außer den Kopfaugen noch an den Genitalsegmenten besonders gestaltete epitheliale Ocellen vor. Viele niedere Crustaceen haben außer den Komplexaugen noch besondere Medianaugen; bei *Limulus* und bei den Skorpionen kommen neben den hoch entwickelten Mittelaugen noch einfachere seitliche Augen vor. Schließlich wäre auch das Pinealauge der Vertebraten in diesem Zusammenhange zu erwähnen. — Über das Verhältnis dieser Augen zu einander lässt sich in vielen dieser Fälle nichts aussagen; aber gerade für die verbreitetsten ist eine Erklärung möglich. Für die Stirnaugen und Komplexaugen der Insekten verdanken wir Grenacher die Erkenntnis, dass sie Modifikationen einer und derselben Grundform sind, aus der durch die Vermehrung der Sehzellen das Stemma, durch Vermehrung der Einzel-

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

augen das Komplexauge hervorgegangen zu denken ist; von der gleichen Grundform stammen, wie wir hinzufügen möchten, offenbar auch die Larvenaugen der Insekten, und sie ist sehr wahrscheinlich nahe verwandt mit den Ocellen der Myriapoden. — Bei den Crustaceen sind die Medianaugen nichts Anderes als die übrig gebliebenen Naupliusaugen, die eine Erbschaft von wahrscheinlich plathelminthenartigen Vorfahren darstellen. Bei *Limulus* fehlt uns eine genauere Kenntnis der Seitenaugen; bei den Skorpionen aber sind sie den Mittelaugen ähnlich, nur fehlt ihnen die Inversion, und damit die sog. Glaskörperschicht, welche sich dort zwischen Retina und Linse einschiebt; sie sind aber offenbar gleichen Ursprungs wie jene. Bei *Charybdea* sind die Linsenaugen wahrscheinlich nur vervollkommnete Grubenaugen; bei *Aurelia* dagegen scheint zwischen den beiderlei Ocellen ein wesentlicher Unterschied zu sein; doch fehlen noch eingehendere Untersuchungen, besonders auch über das Verhalten der recipirenden Endapparate in denselben. Neubildungen sind offenbar die Rückenaugen von *Onchidium* und die segmentalen Ocellen von *Eunice viridis*, bei der letzteren Form wohl im Zusammenhang mit der selbständigen Bewegung der abgetrennten Geschlechtssegmente.

Da ich nun einmal so weit von der fetten, grünen Weide der Thatsachen abgegangen bin und mich auf der dürren Heide der Spekulation mit den üblichen mageren »Wahrscheinlich«, »Vielleicht« und »Offenbar« herumtummle, so sei es mir vollends gestattet, auch noch auf die erste Entstehung der Sehorgane ein wenig einzugehen — vor Allem, um im Gegensatz zu den unhaltbaren Hypothesen, die darüber einmal geschrieben und dann immer wieder abgeschrieben sind und in populären Vorträgen und Aufsätzen über die Entwicklung der Sinnesorgane überall zu finden sind, hinzuweisen auf eine Auffassung, die sich mit den Thatsachen besser in Einklang bringen lässt.

Jener früher allgemeinen Annahme, dass eine pigmentirte Stelle der Haut, die mit Nerven versorgt ist, das ursprünglichste Sehorgan vorstelle, steht die Thatsache gegenüber, dass überall, wo wir sichere Sehorgane finden, die recipirenden Elemente derselben primäre Sinneszellen sind (das Retinaelement Grenacher's) und ferner die schon oben genugsam betonte Erkenntnis, dass zum Zustandekommen der einfachen Lichtreception Pigment ganz unwesentlich ist. Wir müssen vielmehr ausgehen von der Auffassung, zu welcher Gebrüder Hertwig (1878) durch das Studium der Sinnesorgane der Medusen geführt wurden, dass die specifischen Sinnesorgane aus indifferenten Sinneszellen entstehen. Neuerdings hat Gegenbaur (1898) diese Auffassung

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

wieder mit aller wünschenswerthen Klarheit hervorgehoben: »Welcher Art immerhin die Wahrnehmungen sein mögen, welche durch solch höhere Organe vermittelt werden, so können sie doch nur auf dem Boden einer indifferenten Empfindung entstanden sein.« Aber er fährt fort »unter successive erfolgter Änderung der Qualität ihres Empfindungsvermögens.« »Wenn sie (die Sinneszelle) vorher noch verschiedene Reize empfing, so wirken jetzt nur gewisse derselben, das betreffende Organ bietet eine specifische Energie.«

Die Art wie Gegenbaur hier von der specifischen Energie eines Sinnesorgans spricht, ruft gewisse Bedenken wach. Sie soll entstehen »unter successive erfolgter Änderung der Qualität des Empfindungsvermögens«. Aber können wir uns denn denken, dass ein indifferentes Sinnesorgan keine specifische Energie habe, dass es den einen Reiz so, den andern anders beantworte? Dann hätten wir ja ein Wechselsinnesorgan im Sinne Nagel's (1894); ein solches kann man zwar nicht schlechthin als unmöglich bezeichnen, wohl aber als unvereinbar mit den derzeitigen physiologischen Grundanschauungen. Seitdem Hering (1884) und Verworn (1901) Joh. Müller's Lehre von den specifischen Energien der Sinnesorgane erläutert und vertieft haben, nehmen wir an, dass alle lebendige Substanz ihre specifische Energie hat, die sich zwar vielleicht modificiren kann im Laufe der Entwicklung, die aber nicht erst erworben werden muss. »Es ist das angeborene Vermögen, die specifische Energie der lebendigen Substanz der Leber, Galle zu bereiten, wie es die specifische Energie der Substanz des Haarkeims ist, den hornigen Stoff des Haares zu bilden« (Hering p. 119). »Alle lebendige Substanz besitzt eine specifische Energie im Sinne Johannes Müller's, denn innerhalb gewisser Grenzen rufen ganz verschiedenartige Reize an der gleichen Form der lebendigen Substanz die gleichen Erscheinungen hervor, während umgekehrt der gleiche Reiz an verschiedenen Formen der lebendigen Substanz eine ganz verschiedene und für jede Form charakteristische Wirkung erzielt« (Verworn p. 497). Die Erregung, die in dem Nerven eines indifferenten Receptionsorgans geleitet wird, ist stets von der gleichen Art, welcher Art auch der Reiz sein mag, der sie hervorruft; nur haben wir für diese Qualität der Erregung keinen Namen, da uns Menschen solche indifferenten Sinnesorgane im engeren Sinne abgehen, d. h. solche, die normaler Weise verschiedenen Reizen zugänglich sind.

Wir dürfen also nicht von specifischen Sinnesorganen im Gegensatz zu indifferenten reden, wie O. und R. Hertwig (1878), und

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

eben so ist der Ausdruck »specifischer Reiz«, den z. B. Gegenbaur und Rosenthal gebrauchen, durchaus missverständlich. Eine passende Bezeichnung für die Receptionsorgane höherer Thiere mit ihrer Beschränkung auf die Reception einer einzigen Reizqualität ist die von Beer, Bethe und v. Uexküll vorgeschlagene Benennung »elektive« Receptoren; man könnte auch »specialisirte« Receptoren sagen. Der Bezeichnung »specifische Sinnesorgane« aber liegt eine Verschiebung des Begriffs der specifischen Energie zu Grunde. Nicht so sehr die Thatsache, dass unser Sehorgan durch Ätherschwingungen bestimmter Wellenlänge derart afficirt wird, dass eine Lichtempfindung zu Stande kommt, lässt uns von einer specifischen Energie desselben sprechen, sondern dass auch der Erfolg vieler anderer Reize der gleiche ist. Es ist durchaus nicht nothwendig, dass die Natur der Nervenerregung in dem Nerven eines Sehorgans eine andere sei als in dem eines Chemoreceptoren; diese Annahme ist durchaus nicht wahrscheinlicher und nicht unwahrscheinlicher als diejenige, dass in den Sehorganen verschiedener Thiere die Art der Nervenerregung verschieden sei. Denn die Elektion beruht nicht darauf, dass die durch den betreffenden adäquaten Reiz hervorgerufene Erregung von bestimmter, von anderen abweichender Natur ist, sondern darauf, dass das Endorgan für gewöhnlich (»normaler Weise«) nur von Reizen einer bestimmten Qualität, nämlich von den adäquaten Reizen getroffen wird. Unsere menschlichen Sinnesorgane, über die allein wir in dieser Beziehung ein sicheres Urtheil haben, tragen ja den Stempel ihrer Herkunft von indifferenten Receptionsorganen noch in der Eigenschaft an sich, dass sie eben auch durch andere Reize, welche »unnormaler Weise« zu ihnen gelangen, afficirt werden: das Sehorgan z. B. außer durch optische auch durch mechanische Reize. Gerade diese ihre Eigenschaft berechtigt uns, sie von indifferenten oder — mit dem Ausdruck des genannten Physiologen-Kleeblatts — anelektiven Receptionsorganen abzuleiten.

Die Specialisirung oder Elektion betrifft aber nicht das Endorgan allein. Auch die mit ihm verbundenen centralen Zellen haben, wie alle lebende Substanz, ihre specifische Energie. Johannes Müller verwahrt sich ausdrücklich gegen die Annahme, dass eine solche Energie etwa nur dem receptorischen Nerven zukomme: »Ob die Ursachen der verschiedenen Energien der Sinnesnerven in ihnen selbst liegen, oder in Hirn- und Rückenmarktheilen, zu welchen sie hingehen, ist unbekannt, aber es ist gewiss, dass die Centraltheile der Sinnesnerven im Gehirn, unabhängig von den Nervenleitern, der bestimmten

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

Sinnesempfindungen fähig sind.« Wenn von zwei Receptionsorganen das eine seinen Bauverhältnissen nach ein Sehorgan, das andere ein Chemoreceptor wäre, und ihre Nerven gingen zu einer und derselben Ganglienzelle oder zum gleichen abgeschlossenen Ganglienzellkomplex, so würden in dieser Zelle bezw. dem Zellkomplexe durch die von den beiden verschiedenen Nerven dorthin gelangende Erregung nicht verschiedene, sondern wesentlich gleiche Erregungszustände hervorgerufen werden; denn auch die centralen Zellen besitzen die gemeinsame Eigenschaft aller lebenden Substanz, auf äußere Reize verschiedener Art stets nur auf eine Weise zu reagiren. Es würden also die beiden differenten Reize, obgleich sie von verschiedenen Organen recipirt wurden, doch den gleichen Effekt, der Qualität nach, zur Folge haben. Einen verschiedenen Endeffekt der Reize werden wir nur dann erwarten können, wenn nicht nur die peripheren, sondern auch die centralen Wege der gesammten Reizleitung in beiden Fällen verschiedene sind. Erst die Trennung des Weges von der Reizstelle bis zum Muskel bewirkt, dass verschiedene Reize verschieden beantwortet werden. Damit allein lässt sich natürlich nicht die hochausgebildete Verschiedenheit der Sinnes-Empfindungen des Menschen, die bei Reizung verschiedener Organe eintreten, erklären. Es kommen dazu offenbar weitgehende Verschiedenheiten der centralen Zellen. Aber eine Bedingung für die primitive Verschiedenheit der Reaktion können die Verschiedenheiten der centralen Zellen nicht sein — eine solche Bedingung sind nur: gesonderte Leitungswege.

Nur dann, wenn ein Receptionsorgan in der Lage ist, stets nur von Reizen gleicher Qualität getroffen zu werden, und wenn zugleich die Erregungsbahnen bis zur endlichen Reaktion gesonderte sind, sind die Bedingungen gegeben, dass sich dieser bestimmte Reiz mit einem bestimmten, ihm eigenthümlichen Effekt verbindet. Der Vorgang der Elektion oder Specialisirung wird demnach stets in dem Ausschluss anderer Reize als des adaptiven bestehen, wie es Beer, Bethe und v. Uexküll annehmen: »dadurch, dass das Receptionsorgan, durch die Eigenart seiner Lage im Körper physiologischer Weise überhaupt nur von einer Art von Reizen getroffen werden kann.« Der zweite Weg der Specialisirung, den jene angeben: »dadurch, dass an sich für die Nerven unwirksame Reize, z. B. Licht, Anziehungskraft der Erde, chemische Stoffe in starker Verdünnung, in wirksame verwandelt werden,« genügt für sich allein nicht. Man kann sich sehr wohl ein durch Licht reizbares Receptionsorgan vorstellen, das doch kein specialisirtes Sehorgan, sondern ein anelektives

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

Receptionsorgan wäre. Unsere Retina ist nur durch ihre gegen mechanische Einflüsse gesicherte Lage für Licht specialisirt; könnte sie auch normaler Weise durch Druck getroffen werden, so wäre sie anelektiv: sie würde optische und mechanische Reize in gleicher Weise beantworten.

Auf der anderen Seite ist es aber auch wahrscheinlich, dass nicht alle anelektiven Receptionsorgane auch durch Licht oder stark verdünnte chemische Stoffe gereizt werden können: es kann also die Entstehung von elektiven Photoreceptoren und von empfindlichen Chemoreceptoren nicht von jedem anelektiven Receptionsorgan ihren Ausgang nehmen. Wenn ein solches feineres anelektives Receptionsorgan, das photische Reizbarkeit besitzt, dann den anderen Reizen entzogen wird und nur für Lichtreize zugänglich bleibt, dann kann vielleicht das eintreten, was Gegenbaur annimmt, »dass die Sinneszelle einen Theil ihres Empfindungsvermögens aufgiebt, indem ein anderer Theil davon sich weiter entwickelt,« — nicht ganz aufgiebt, möchte ich hinzufügen; denn die Sehzellen unseres Auges z. B. sind ja auch für mechanische Reize empfindlich geblieben. — Erst unter solchen anatomischen und physiologischen Bedingungen wird dann auch eine psychologische Unterscheidbarkeit der verschiedenen Reize möglich sein.

Die durch Licht reizbaren recipirenden Zellen werden nun dadurch für Lichtreize specialisirt, dass sie den mechanischen und chemischen Reizen entzogen werden (wie es mit den thermischen Reizen steht, dafür fehlen uns leider alle Anhaltspunkte). Ein Organ, das chemischen Reizen zugänglich sein soll, muss erstens an der Oberfläche des Körpers liegen, und ferner mittels lebenden Protoplasmas den Zusammenhang mit der Außenwelt wahren; denn wenn eine Leitung chemischer Stoffe nach dem Innern nothwendig wäre, so könnte schon durch schädliche Substanzen, deren Anwesenheit dieses Organ ja gerade signalisiren soll, eine Schädigung des Körpers eingetreten sein, ehe das Receptionsorgan von ihnen erreicht wäre. Mechanischen Einwirkungen jedoch werden sie entzogen durch Verlagerung in Einstülpungen oder Cavitäten, vor Allem auch bei den Land- oder besser Trockenluft-Thieren der Schädigung durch Austrocknen. Receptionsorgane, welche mechanischen Reizen zugänglich sein sollen, können unbeschadet ihrer Wirkung von der Oberfläche des Körpers etwas abliegen oder durch todte Substanzen von der Außenwelt getrennt sein, wenn nur Vorrichtungen vorhanden sind, welche den mechanischen Reiz auf sie übertragen: wenn also die über ihnen liegende

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

Hautschicht nur dünn ist, oder wenn die starke Cuticula, die sie deckt, von einer mit ihnen verbundenen starren, aber beweglich eingelenkten Borste durchsetzt wird, wie bei den Arthropoden, oder wenn, wie beim Säugethierohr, durch leitende Apparate (Hörmembranen, Hörknöchelchen und Labyrinthwasser) ihnen Erschütterungen zugetragen werden. — Die recipirenden Zellen der Sehorgane sind nun allgemein sowohl den chemischen wie den mechanischen Einwirkungen entzogen, indem sie entweder von der Oberfläche ganz entfernt sind, oder wenn sie an der Oberfläche liegen, durch dicke Schichten von Sekretsubstanzen oder cuticuläre Massen (*Patella*, *Eunice viridis*, *Branchiomma*-Komplexauge) sowohl chemischen Stoffen wie Druckwirkungen unzugänglich sind. Das Licht dagegen wird durch diese Schutzmittel nicht gehindert, wenn sie nicht mit dunkeln Farbstoffen imprägnirt sind.

Die »Tendenz« der Sehzellen also, sich von der Oberfläche des Thierkörpers zu entfernen, die uns so vielfach entgegentritt (Übergang zu intra- und subepithelialer Lage, Einstülpungen) steht im engsten Zusammenhang mit der Specialisirung dieser Organe für die Lichtreception, indem sie den Ausschluss chemischer und mechanischer Einwirkungen auf dieselben zur Folge hat und so aus ursprünglich indifferenten Receptionsorganen elektive werden lässt.

Tübingen, Ende Februar 1902.

Verzeichnis der angeführten Werke.

St. Apáthy, 1897, Das leitende Element des Nervensystems. In: Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. XII. Bd. p. 496—748.

A. Babuchin, 1866, Über den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. In: Sitz.-Ber. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1. Abth. p. 16—26.

Th. Beer, 1897, Die Accommodation des Kephalopodenauges. In: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LXVII. p. 541—586.

Ders., 1901, Über primitive Sehorgane. In: Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1901, Nr. 11, 12 und 13.

Th. Beer, A. Bethe u. J. v. Uexküll, 1899, Vorschläge zu einer objektivirenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. In: Zool. Anz. XXII. Bd. Nr. 590. p. 275—280.

E. W. Berger, 1900, Physiology and Histology of the Cubomedusae. In: Mem. from the Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. IV, 4.

J. E. V. Boas, 1898, Om Peripatus' Stilling i Dyreriget. In: Oversigt over det Kgl. Danske Vedenskabernes Selskabs Forhandlinger 1898. No. 6. p. 345—365.

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

O. Bütschli, 1885, Nachschrift zu der Arbeit von Hilger. In: Morphol. Jahrbuch. X. Bd. p. 372—375.

Ders., 1886, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. In: Festschr. des naturhist.-medicin. Vereins zu Heidelberg. p. 175—180.

J. Carrière, 1885, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.

C. Chun, 1896, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. In: Bibliotheca zoologica. 19. Heft.

C. J. Eberth, 1863, Untersuchungen über Nematoden. Leipzig 1863.

S. Exner, 1891, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.

P. Fraisse, 1881, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. In: Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. p. 461—477.

C. Gegenbaur, 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. Bd.

V. Graber, 1880, Über das unicorneale Tracheatenauge. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 58—93.

L. v. Graff, 1899, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.

B. Grassi, 1883, I Chetognathi. In: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. V. Monogr.

H. Grenacher, 1874, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XXIV. p. 419—498.

Ders., 1879, Untersuchungen über das Sehorgane der Arthropoden. Göttingen 1879.

Ders., 1880, Über die Augen einiger Myriapoden. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. XVIII. p. 415—467.

Ders., 1886, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden, geschildert an Pterotrachea coronata Forsk. In: Abh. Naturf. Ges. Halle. XVII. Bd.

E. Göppert, 1892, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. In: Morph. Jahrbuch. XIX. Bd. p. 250—294.

E. Haeckel, 1878, Ursprung und Entwicklung der Sinneswerkzeuge. In: Kosmos. Bd. IV. p. 19—32, 99—114.

V. Häcker, 1896, Pelagische Polychätenlarven. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII. p. 74—168.

B. Hatschek, 1888, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888 ff.

H. Helmholtz, 1856—1866, Handbuch der physiologischen Optik. — 2. Aufl. 1896.

J. Henle, 1839, Anmerkung zu einem Aufsatz von Remak in Müller's Arch. 1839. p. 170—175.

V. Hensen, 1865, Über das Auge einiger Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XV. p. 155—243.

Ders., 1866, Über den Bau des Schneckenauges und über die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe. In: Arch. f. mikr. Anat. II. Bd. p. 399—429.

E. Hentschel, 1899, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. In: Zool. Jahrb. (Anat.) XII. Bd. p. 509—534.

E. Hering, 1884, Über die specifischen Energien des Nervensystems. In: Lotos. Neue F. Bd. V. p. 113—126.

O. Hertwig, 1880, Die Chätognathen. In: Jen. Zeitschr. Bd. XIV. p. 196—311.

O. u. R. Hertwig, 1878, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

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

R. Hesse, 1894, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. In: Diese Zeitschrift. Bd. LVIII. p. 394—439.

Ders., 1896 ff., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

I, 1896, Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXI. p. 393—419.

II, 1897, Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. p. 527—582.

III, 1897, Die Sehorgane der Hirudineen. Ebenda. Bd. LXII. p. 671—707.

IV, 1898, Die Sehorgane des Amphioxus. Ebenda. Bd. LXIII. p. 456—464.

V, 1899, Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. p. 446—516.

VI, 1900, Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. p. 379—477.

VII, 1901, Von den Arthropodenaugen. Ebenda. Bd. LXX. p. 347—473

C. Hilger, 1885, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. In: Morphol. Jahrb. Bd. X. p. 351—371.

G. Jäger, 1877, Die Organanfänge. In: Kosmos. Bd. I. p. 94—99.

H. Johansen, 1893, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. VI. p. 445—480.

J. v. Kennel, 1891, Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.

A. Kowalevsky, 1900, Étude Biologique de l'Haementeria costata Müller. In: Mém. Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg. VIIIe série. Vol. XI. No. 1. p. 1—77.

W. Lange, 1876, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Asterien und Ophiuren. In: Morph. Jahrb. Bd. II. p. 241—286.

F. Leydig, 1864, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864.

Ders., 1865, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. In: Arch. f. mikr. Anat. I. Bd. p. 43—67.

M. Metcalf, 1893, The Eyes and Subneural Gland of Salpa. In: Mem. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. II.

H. Milne-Edwards, 1876, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Tome XII. Paris 1876/1877.

O. Miltz, 1899, Das Auge der Polyphemiden. In: Zoologica. Heft 28.

Heinr. Müller, 1856, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbelthiere. In: Diese Zeitschr. Bd. VIII. p. 1—122; auch Ges. Werke p. 52 ff.

Joh. Müller, 1840, Handbuch der Physiologie des Menschen. 4. Aufl. II. Bd.

W. A. Nagel, 1894, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Stuttgart 1894. (Bibliotheca zoologica, Heft 18.)

G. H. Parker, 1891, The Compound Eyes in Crustaceans. In: Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXI. p. 45—140.

Ders., 1895, The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. In: Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XII. p. 1—73.

W. Patten, 1887, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. p. 542—756.

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

P. Pelseneer, 1899, Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches. In: Arch. de biol. Tome XVI. p. 99—103.

W. Pfeffer, 1901, Die Sehorgane der Seesterne. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XIV. 4. Heft; auch Diss. Tübingen.

A. Prenant, 1900, Notes cytologiques. V. Contribution á l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. 1°. Cellules visuelles des Hirudinées. Cils intracellulaires. In: Arch. anat. micr. Tome III. p. 102—121.

Fr. Purcell, 1894, Über den Bau der Phalangidenaugen. In: Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 1—53.

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.

H. Reichenbach, 1879, Allgemeines über Sinnesorgane. In: Bericht über die Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt 1878—1879. p. 127—156.

C. G. T. Ruete, 1861, Über die Einheit des Princips im Bau der Augen bei den verschiedenen Thierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Gratulationsschrift der med. Fak. zu Leipzig zu C. G. Carus 50jähr. Doktorjubiläum.

P. u. F. Sarasin, 1899, Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. II. Bd.: Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899. p. 88.

W. Schewiakoff, 1889, Beiträge zur Kenntnis des Acalephenauges. In: Morph. Jahrb. XV. Bd. p. 21—60.

K. E. Schreiner, 1896, Die Augen von Pecten und Lima. In: Bergens Museums Aarbog 1896. Nr. 1.

M. Schultze, 1867, Über Stäbchen und Zapfen der Retina. In: Arch. für mikr. Anat. Bd. III. p. 215—247.

Ders., 1868, Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

Ders., 1869, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. p. 1—24.

C. Semper, 1877, Über Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. XIV. p. 117—124.

H. Simroth, 1876, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. In: Diese Zeitschr. Bd. XXVI. p. 227—349.

J. v. Uexküll, 1901, Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. In: Zeitschr. f. Biologie. Bd. XL. p. 447—476.

M. Verworn, 1901, Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena 1901.

F. Vejdovský, 1884, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

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, Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches. In: Arch. de Biologie. Tome XII. p. 123—149.

W. Zenker, 1867, Versuch einer Theorie der Farbenperception. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. III. p. 248—261.

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

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstaben:

amb, »Corneamembran«; *dm*, Deckmasse; *ep*, Epidermis; *hm*, Hüllmembran; *iz*, indifferente Zelle; *izk*, Kern einer indifferenten Zelle; *kn*, Knauf eines Stäbchens in den Ocellen der Chätognathen; *lat*, lateral; *nf*, Nervenfasern; *nfi*, Neurofibrille; *ph*, Phaosom; *pzk*, Kern einer Pigmentzelle; *r*, Radicula; *rostr*, rostral; *sk*, Sehkolben; *sm*, Sekretmasse; *sn*, Sehnerv; *st*, Stäbchen; *sz*, Sehzelle; *szk*, Kern einer Sehzelle; *v*, accessorische Vacuole.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Ocell von *Stylaria lacustris* auf einem horizontalen Längsschnitt (Frontalschnitt) durch das Vorderende. Vergr. 900fach.

Fig. 2. Das Gleiche, auf dorsoventralen Längsschnitten (Sagittalschnitten) durch das Vorderende. *a*, mehr distal, *b*, mehr proximal. Vergr. 900fach.

Fig. 3. Das Gleiche, auf einem Querschnitt durch das Vorderende. Vergr. 900fach.

Fig. 4. Ocell von *Spadella hexaptera* auf einem Querschnitt durch das Vorderende. *a*, etwas vor der Mitte, *b*, lateraler Pigmentbecher in der Mitte des Ocells. Vergr. 900fach.

Fig. 5. Rechter Ocell von *Spadella bipunctata*, Skizze nach dem lebenden Thier. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Schnitt durch die Basis des Auges von *Pleurobranchus membranaceus*, mit Sehnervenaustritt. Vergr. 570fach.

Fig. 7. Querschnitt durch die Retina von *Gastropteron meckelii*. Vergr. 550fach.

Fig. 8. Querschnitt durch die Retina von *Patella* sp. Vergr. 550fach. Der Pfeil zeigt die Richtung des in Fig. 9 abgebildeten Schnittes.

Fig. 9. Flächenschnitt durch die Retina von *Patella* sp., etwa in der Richtung des Pfeiles in Fig. 8. Links Querschnitte durch die Enden der Sehzellen (in denen das Pigment der Deutlichkeit wegen nicht gezeichnet ist), in der Mitte durch die Stäbchen; rechts ist die Deckmasse getroffen. Vergr. 550fach.

Fig. 10. Querschnitt durch die Retina von *Turbo rugosus*. Die Pfeile zeigen die Höhe der entsprechend bezeichneten Schnitte in Fig. 11. Vergr. 900fach.

Fig. 11. Flächenschnitte durch die Retina von *Turbo rugosus*, in verschiedener Höhe (entsprechend den Pfeilen in Fig. 10). Vergr. 900fach.

Fig. 12. Schräger Flächenschnitt durch die Retina von *Murex brandaris* (Richtung ähnlich wie der Schnitt Fig. 9). Vergr. 550fach.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Stäbchenregion der Retina von *Helix pomatia* (nach einem mit Flemming'scher Lösung vorbehandelten Präparat). Vergr. 550fach.

Fig. 14. Querschnitt durch die Retina von *Helix pomatia* (nach einem mit Flemming'scher Lösung vorbehandelten Präparat); die Stelle stammt aus der Tiefe der Augenblase, daher Stäbchen und Zellen sehr schlank. Vergr. 550fach.

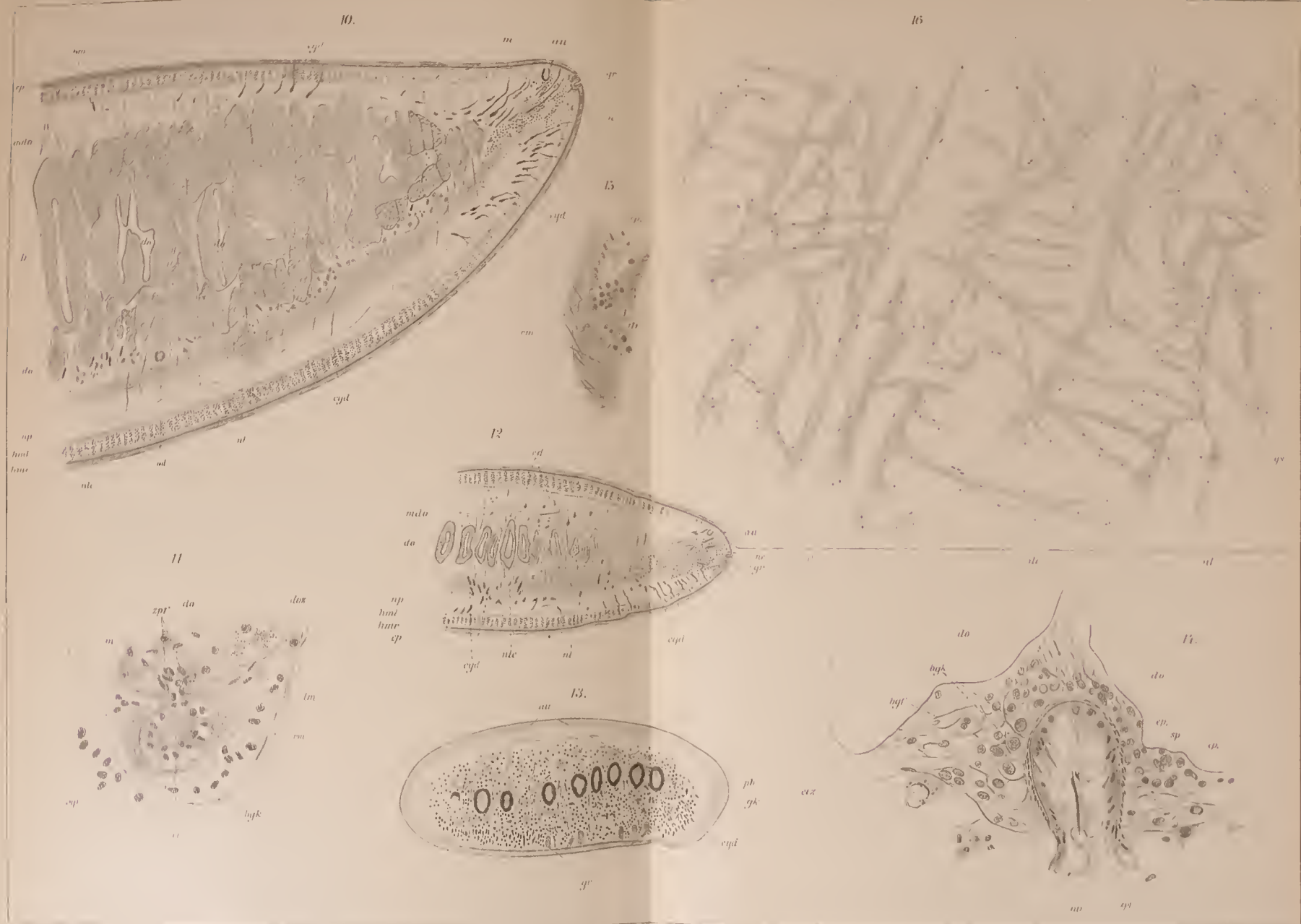
Fig. 15. Ein gleicher, von den seitlichen Theilen der Retina (nach einem mit Sublimat-Eisessig vorbehandelten Präparat). Vergr. 700fach.

Fig. 16. Stäbchen aus der Retina von *Helix pomatia*. Vergr. 700fach. *a*, aus einem mit Flemming'scher Lösung vorbehandelten Präparat. *b*, aus einem mit Sublimat-Eisessig vorbehandelten Präparat.

Fig. 17. Querschnitt durch die Retina von *Helix pomatia*, um die Gestalt der Sehzellen zu zeigen (nach einem mit Flemming'scher Lösung vorbehandelten Präparat); die distalen Theile der Retina sind schematisch gezeichnet. Vergr. ca. 400fach.

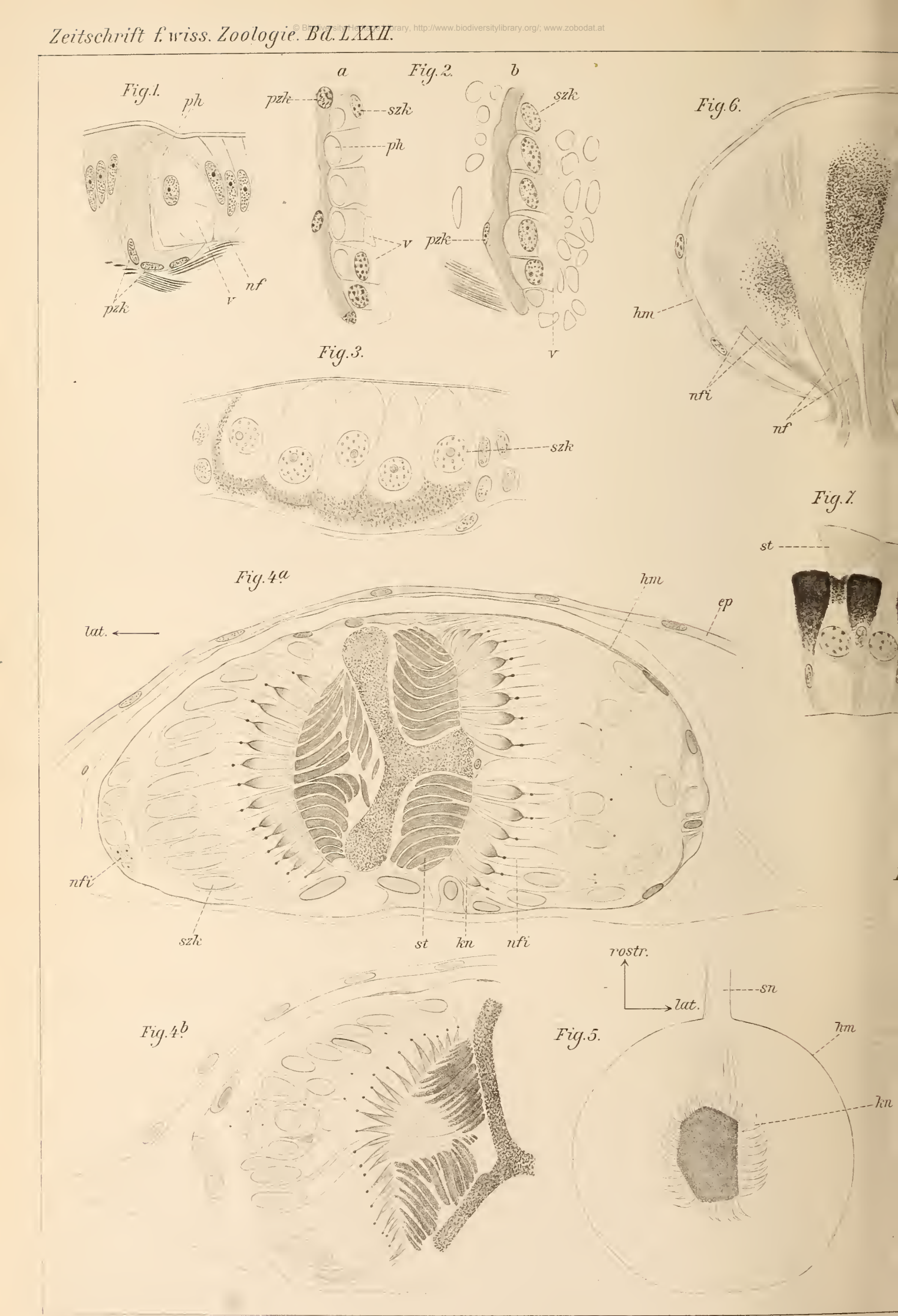
Fig. 18. Ocell von *Rhynchodemus terrestris*, auf einem horizontalen Längsschnitt durch das Thier. Vergr. 550fach.

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



Wilhelm Engelmann

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



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

Fig. 8.

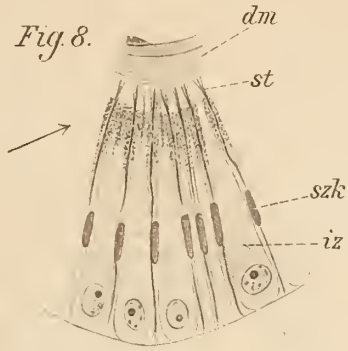


Fig. 9.

Fig. 10.

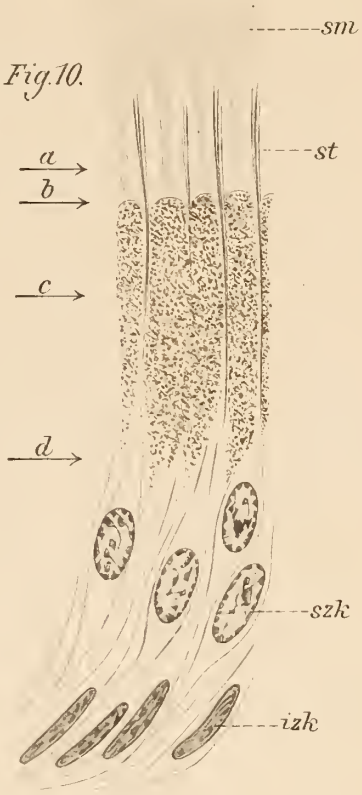


Fig. 11.

Fig. 12.

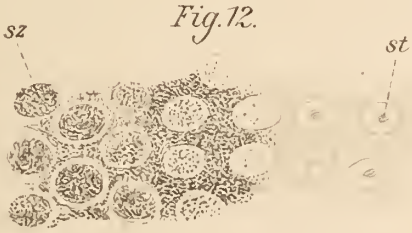


Fig. 13.

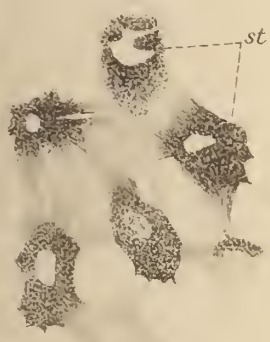


Fig. 16.

Fig. 17.

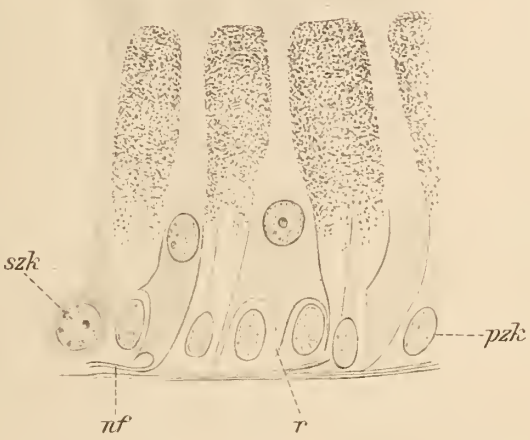


Fig. 18.

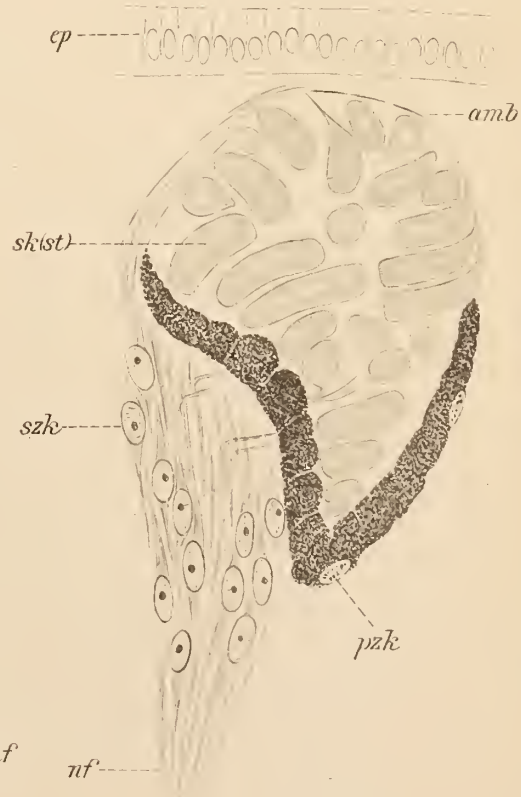
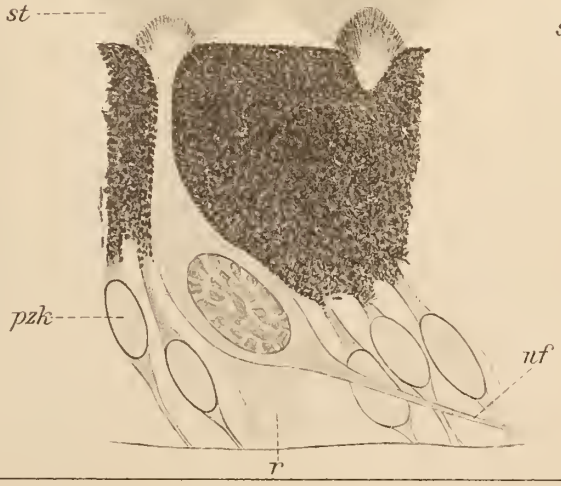
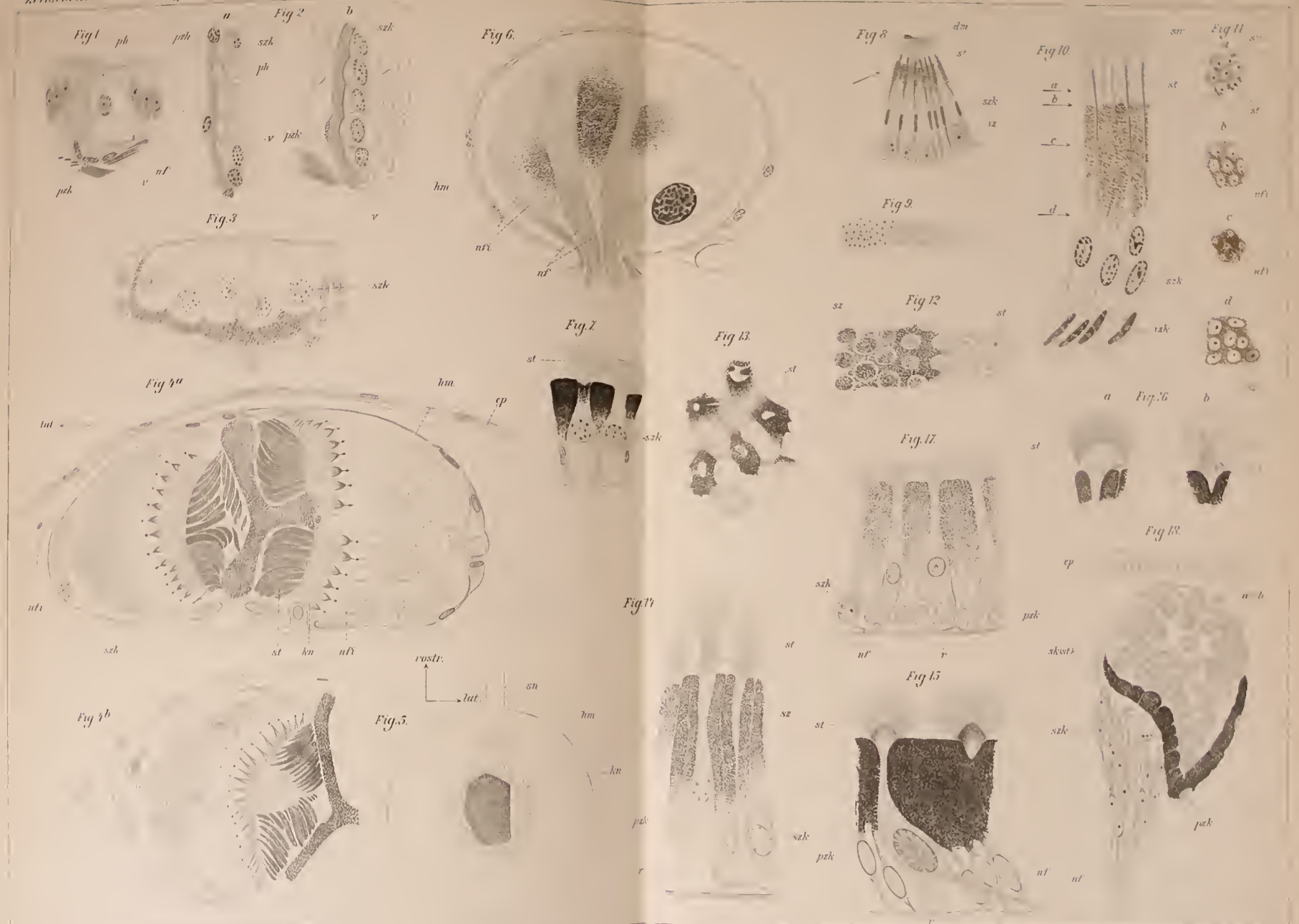


Fig. 15.



nn in Leipzig.

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



Verlag v. Wilhelm Engelmann

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