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

Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden.

Von

Michael Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXII, XXIII und 9 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 432
Technisches 433
I. Lage der Augen und der Frontalorgane 434
1. Branchipus 434
2. Limnadia 437
3. Limnetis 440
4. Apus 443
II. Histologie 445
1. Zusammengesetzte Augen 445
a. Integument 445
b. Kristallkegel 446
c. Retina und Nerven 448
d. Basalmembran 452
2. Einfaches Auge 453
a. Retina 454
b. Pigmentlage 457
3. Frontalorgane 458
a. Dorsales Frontalorgan 458
b. Ventrales Frontalorgan 459
Literatur 461
Erklärung der Abbildungen 462

Die Augen der Arthropoden wurden von zahlreichen Forschern untersucht. Die umfangreichen Arbeiten von Leydig (64), Grenacher (79), Carrière (85), Parker (91), Exner (91), Hesse (01), sowie eine sehr große Anzahl kleinerer Abhandlungen sind Beweise des lebhaften Interesses, welches die verwickelt gebauten Komplexaugen der Crustaceen und Insekten seit längerer Zeit erregten. Der Bau der minder auffälligen einfachen Augen der niederen Crustaceen wurde von früheren Autoren wenig studiert; erst im Jahre 1891 hat Claus seine grundlegende Beschreibung des Medianauges der Entomostraken veröffentlicht.

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

Die Abteilung der Branchiopoden, deren Vertreter sowohl zusammengesetzte als einfache Augen besitzen, wurde von den oben genannten Autoren verhältnismäßig spärlich berücksichtigt. Der Grund dafür ist wohl vor allem die Seltenheit dieser Formen. Die 1904 erschienene Arbeit von Zograf erhielt ich erst als meine Untersuchungen ihrem Abschluß nahe waren.

Das eingehendere Studium der Organisation von *Limnadia lenticularis* L. veranlaßte mich, den Bau der Augen und der Frontalorgane dieses besonders seltenen Branchiopoden im Vergleich mit demjenigen der andern verwandten Gattungen zu erforschen.

Für die Untersuchung der *Limnadia*-Augen habe ich dasselbe, in der Umgebung von Heidelberg gesammelte Material verwendet, wie für meine frühere Abhandlung über *Limnadia* (04). Zum Studium der Augen und Frontalorgane von *Branchipus grubei* Dyb., *Apus productus* L. und *Limnetis brachyura* Müll. wurde mir das Material aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts überlassen. Ferner verdanke ich eine große Menge von *Branchipus stagnalis* L. Herrn Cand. Spitz, der sie in der Nähe von Karlsruhe gesammelt hat.

Auf diese Weise bin ich imstande, über die Seh- und Frontalorgane der wichtigsten Vertreter der Unterordnung der Branchiopoden zu berichten. Leider war für das Studium der feineren histologischen Verhältnisse nicht alles Material geeignet, weshalb ich gezwungen bin, diese Verhältnisse nur bei *Limnadia* und *Branchipus stagnalis* darzustellen, dagegen die Augen und Frontalorgane von *Apus* und *Limnetis* nur morphologisch zu betrachten.

Ich teile daher diese Arbeit in zwei Kapitel, von welchen das erste eine kurze Beschreibung der Lage und der gröberen Bauverhältnisse der Augen und Frontalorgane sämtlicher erwähnten Branchiopoden, das zweite eine Darstellung der feineren Histologie derselben Organe, aber nur von einigen Branchiopoden enthält.

Die Arbeit wurde in dem Zoologischen Institut zu Heidelberg unter der Leitung des Herrn Geheimrat Prof. O. Bütschli ausgeführt, dem ich meinen verbindlichsten Dank ausspreche, ebenso wie Herrn Prof. A. Schuberg für seine liebenswürdige Unterstützung.

Technisches.

Als das beste der von mir erprobten Konservierungsmittel betrachte ich die Gilsonsche Flüssigkeit. Außerdem erzielte ich gute Resultate mit Sublimatessigsäure oder 96% Alkohol.

Für die dickeren Schnitte, welche zum Studium der topographischen Verhältnisse dienten, habe ich zur Färbung 1) Boraxkarmin und ½%iges Bleu de Lyon, 2) Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holzessig nach Schuberg, oder 3) Delafields Hämatoxylin-Pikrinsäurefuchsin nach van Gieson verwendet. Die letztere Färbung ist auch für feinere Schnitte intensiv genug. Ich finde aber für letztere, und zwar zum Studium der Plasmastrukturen, Eisenhämatoxylin nach Bütschli oder M. Heidenhain, auch Hämatoxylin-Kaliumchromat nach R. Heidenhain besonders geeignet. Hinsichtlich der Boraxkarminfärbung möge bemerkt werden, daß die Kerne der Branchiopoden sehr wenig färbbare Substanz besitzen, weshalb ich die Objekte sehr lange (etwa 48 Stunden) bei 35—40° C. in Boraxkarmin färbte.

Zum Entpigmentieren der Augen gebrauchte ich freies Chlor nach der etwas modifizierten P. Mayerschen Methode. Ich fülle ein Probierröhrchen mit

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

96% Alkohol, setze einige Tropfen Salpetersäure dazu und lege in das Gemisch ein paar Kristalle von Kaliumchlorat; dann führe ich in die untere Hälfte des Röhrchens eine dünne Schicht Watte ein und lege darauf den Kopf des Tieres, welcher vorher in 70% Alkohol aufbewahrt war. Das Objekt kommt so nicht mit Kaliumchlorat in Berührung; außerdem sammeln sich die Gasbläschen in der Watte, bleiben also längere Zeit in der Nähe des Objektes, wodurch die intensivere Entpigmentierung bewirkt sein wird. In 12—24 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wird das Pigment vollständig entfernt, wobei die Gewebe keine merkliche Veränderung erfahren.

Ich habe die Objekte gewöhnlich in Paraffin eingebettet und Schnitte von 15 μ bis 2 μ dick angefertigt.

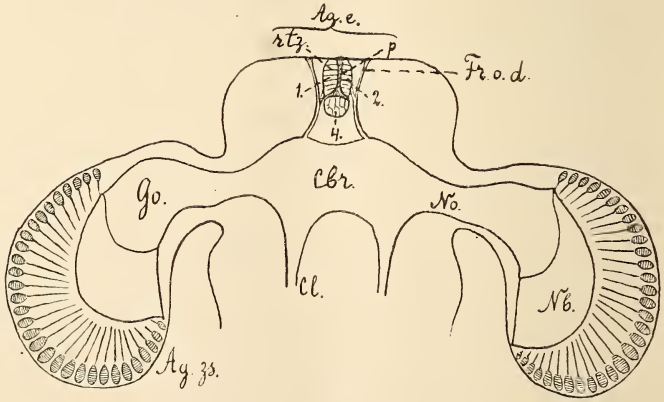
Für die Untersuchungen habe ich ein Mikroskop von Zeiss und zum Entwerfen der Konturen sowohl für die Tafel- als auch für die Textfiguren einen Abbeschen Zeichenapparat benutzt.

I. Lage der Augen und der Frontalorgane.

Obgleich auf den ersten Blick die Seh- und Frontalorgane der verschiedenen Branchiopoden ziemlich verschiedene Lage und Form zu haben scheinen, ergibt das genauere Studium doch eine typische Übereinstimmung. Alle besitzen paarige Komplexaugen, ein unpaares, aus vier Teilen bestehendes Medianauge, paarige, dorsale Frontalorgane und ein ventrales Frontalorgan, das gewöhnlich median liegt.

1. Branchipus.

Die Organe von *Branchipus* möchte ich als die primitivsten betrachten.



Textfig. 1.

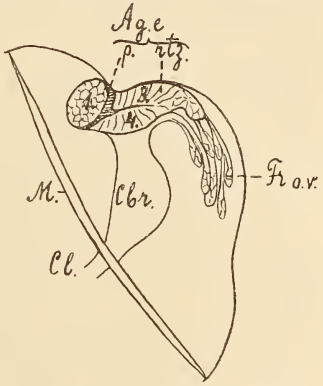
Querschnitt durch den Kopf von *Branchipus grubei*. Vergr. 41. *Cbr*, Cerebralganglion; *Ag.zs*, Komplexaugen; *Ag.e*, einfaches Auge; *p*, Pigmentlage; *rtz*, Retinazellen; *Fr.o.d*, dorsales Frontalorgan; *No*, Nervus opticus; *Go*, Ganglion opticum; *Nb*, Nervenbündelschicht; *Cl*, Längskommissur des Schlundringes; *1*, *2*, laterale, *3*, *4*, mediane Becher des einfachen Auges.

Die gestielten Komplexaugen (Textfig. 1 *Ag.zs*) sitzen beiderseits des Kopfes als birnförmige Anhänge und sind verhältnismäßig

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

sehr groß. Im Gegensatz zu den ungestielten Komplexaugen andrer Branchiopoden besitzen sie keine Augenkammer. Sie sind bei *Branchipus stagnalis* und *Branchipus grubei* ganz ähnlich gebaut. Der periphere Teil des Auges wird aus zahlreichen Ommatidien gebildet, deren genaue Zahl schwer festzustellen ist, die aber in jedem Auge annähernd etwas mehr als 1000 beträgt, welche Zahl auch mit der Angabe von Claus (86, S. 53) übereinstimmt. Proximalwärts gehen die Ommatidien in die sogenannte Nervenbündelschicht (Textfig. 1 *Nb*) über und tiefer im Augenstiel befindet sich das Ganglion opticum (*Go*).

Die Lage des einfachen Auges ist bei den genannten *Branchipus*-Arten verschieden. (Von beiden Arten habe ich nur geschlechtsreife Weibchen gehabt.) *Branchipus stagnalis* erweist sich als die primitivere Form. Bei ihr liegt das einfache Auge (Fig. 10, 11, Textfig. 2 *Ag.e*) unmittelbar dem Gehirn (*Cbr*) auf und wird von den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen umgeben, welch letztere als Augennerven in die Retinazellen übergehen. Das einfache Auge von *Branchipus grubei* ist dagegen von dem Cerebralganglion entfernt und bleibt mit ihm nur durch zwei Nervenstränge in Verbindung.



Textfig. 2.
Sagittalschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Branchipus stagnalis*. Vergr. 44. *Fr.o.v*, ventrales Frontalorgan; *M*, Muskel, Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 1.

In bezug auf den Bau des einfachen Auges konnte ich keinen Unterschied zwischen *Branchipus stagnalis* und *Branchipus grubei* bemerken. Entsprechend den von mir schon früher (04) bei *Limnadia* beschriebenen vier Augenbechern finde ich, daß das Auge von *Branchipus* ebenfalls aus vier Teilen besteht, obgleich diese Teile im *Branchipus*-Auge nicht so deutlich voneinander abgesondert sind. Bei der Betrachtung von Querschnitten (Textfig. 1, Fig. 10, 12 *Ag.e*) bemerkt man drei Pigmentbecher, von welchen zwei paarige (*1*, *2*) dorsalwärts gerichtet sind; der dritte ventrale (4) dagegen dem Gehirn (*Cbr*) zugewendet ist. Auf Sagittalschnitten (Textfig. 2, Fig. 11 *Ag.e*) beobachtet man aber, daß dieser dritte Teil seinerseits aus zwei Lagen von Retinazellen besteht, wobei die Zellen der einen Lage (*3*) mit ihren distalen Enden nach außen gegen die Kopfoberfläche, die der andern (*4*) nach innen gegen das Gehirn gewendet sind. Diesen

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

beiden Zelllagen entsprechen, wie wir später sehen werden, die vollständig durch Pigment getrennten Teile des einfachen Auges der *Limnadia*. Auch bei *Branchipus* gelang es mir Spuren von Pigment zwischen diesen beiden Zelllagen nachzuweisen, welcher Umstand trotz des schlecht konservierten Materials die Vierteiligkeit des einfachen Auges auch hier nachzuweisen erlaubt. Mit dieser Vierteiligkeit stimmen aber die Angaben der früheren Autoren über die Art der Innervierung des Auges schlecht überein. Es wird von Claus und von andern gewöhnlich angegeben, daß zu dem Entomostrakenauge drei Nervenstränge ziehen. Mir scheint diese Angabe auf ungenauer Beobachtung zu beruhen. Ich finde auf meinen Präparaten (Fig. 12 *Br. grub.*) gewöhnlich nur zwei zu dem Medianauge ziehende und seine Oberfläche umhüllenden Nervenstränge. Es existiert aber wirklich noch ein dritter Nervenstrang oder vielmehr eine Anzahl von kleinen Strängen, welche median von dem Gehirn entspringen und in der Richtung gegen das einfache Auge laufen; sie treten jedoch nicht zu letzterem, sondern biegen in seiner Nähe ventralwärts um und gehen zu den Sinneszellen des ventralen Frontalorgans oder nach Claus des Organs »der gehäuften Kolbenzellen« (Textfig. 2 *Fr.o.v*).

Noch weniger als das Medianauge ist bei *Branchipus stagnalis* das dorsale Frontalorgan von dem Cerebralganglion abgesondert.

Bevor ich jedoch zur Beschreibung dieses Organs übergehe, möchte ich einiges über die Terminologie der Frontalorgane bemerken. Wie bekannt, hat Claus (86, S. 38, 39) bei *Branchipus* zwei derartige Organe beschrieben, von welchen er das erste »Frontalorgan« und das zweite »Organ der gehäuften Kolbenzellen« nannte. Diese beiderlei Organe existieren auch bei den übrigen Gattungen. Da aber die Kolbenzellen für das zweite Organ nicht überall charakteristisch sind, so möchte ich die beiderlei Organe nach ihrer Lage — »Frontalorgane« nennen, und zwar das ersterwähnte dorsales Frontalorgan, das Organ der gehäuften Kolbenzellen dagegen ventrales Frontalorgan.

Das dorsale Frontalorgan (Fig. 10 *Fr.o.d* von *Branchipus stagnalis*) wird von Claus »als Ausläufer der Ganglienrinde« bezeichnet, welcher »unmittelbar zur Seite des Entomostrakenauges am Scheitel des Kopfes seine Lage hat« (86, S. 38). Meine Fig. 10 bestätigt für *Branchipus stagnalis* die Claussche Auffassung des dorsalen Frontalorgans als eines »am Integument haftenden im Ectoderm verbliebenen« Teils der Gehirnanlage.

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

Anders verhält sich aber dasselbe Organ bei *Branchipus grubei* (Textfig. 1, Fig. 12). Hier finden wir zwei Nervenstränge (*N*), welche von dem Gehirn entspringen und sich in zwei Äste spalten; der eine Ast zieht zum einfachen Auge (*Ag.e*), der zweite geht in das Frontalorgan (*Fr.o.d*) über, das aus einigen Sinneszellen besteht.

Der Vergleich beider Species ergibt, daß die Absonderung des Medianauges und des dorsalen Frontalorgans von dem Cerebralganglion bei *Branchipus grubei* dadurch zustande kommt, daß das Gehirn sich im Laufe der Entwicklung von dem Integument proximalwärts entfernt, während das Auge, sowie das dorsale Frontalorgan am Integument bleiben, oder, wie es Claus ausdrückt: »Mit dem weiteren Wachstume rückt das Gehirn tiefer herab und die Augennerven ziehen sich strangförmig aus« (91, S. 14).

Die Lage des ventralen Frontalorgans von *Branchipus stagnalis* ist am bequemsten auf Sagittalschnitten (Fig. 11 *Fr.o.v*) zu beobachten. Man sieht, daß die zu dem Organ gehörenden Nervenfasern teils in der Nähe des Medianauges, teils entfernter von ihm aus dem Cerebralganglion entspringen und als zerstreutes Nervenbündel weiterziehen bis zu ihrer Endigung in den Sinneszellen, welche gruppenweise unterhalb des Integuments oder tiefer im Inneren des Kopfes liegen. Bei der Schilderung der histologischen Verhältnisse werden wir sehen, daß diese Sinneszellen sowohl bei *Branchipus* als auch bei *Limnadia* den Retinazellen des einfachen Auges ähnlich gebaut sind.

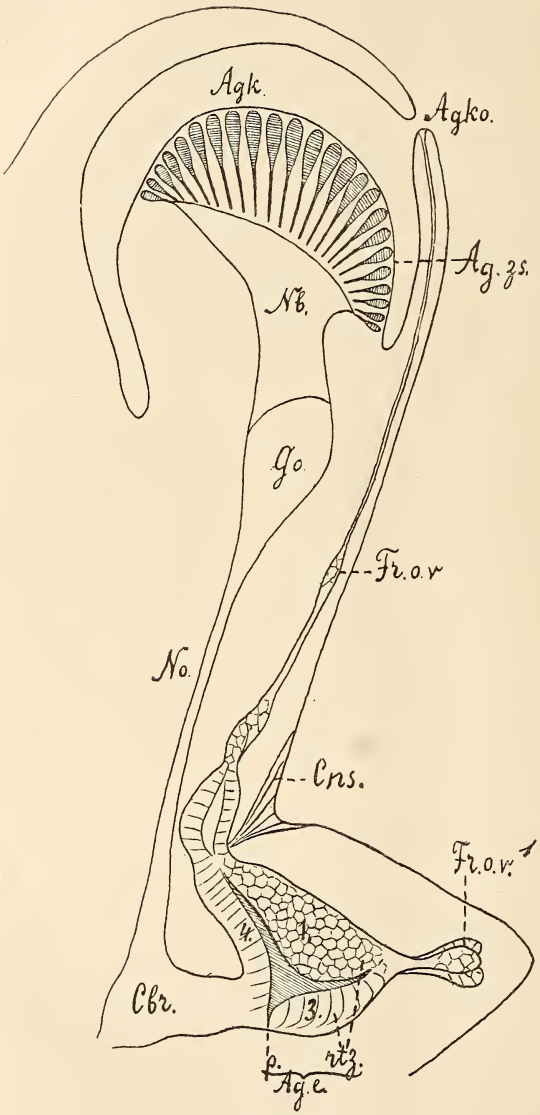
2. Limnadia.

Die zusammengesetzten Augen von *Limnadia lenticularis* (Textfig. 3 *Ag.zs*) sind nicht gestielt und sitzen nebeneinander in einer für beide gemeinsamen Augenkammer (*Agk*), welche durch eine Öffnung (*Agko*) mit der Außenwelt in Verbindung steht. Im Gegensatz zu *Limnetis* und *Apus*, deren Komplexaugen sich nicht über die Oberfläche des Kopfes erheben, springen sie bei *Limnadia* als ein halbkugelförmiges Gebilde vor. Die Zahl der Ommatidien in jedem Auge ist etwas kleiner als bei *Branchipus*; ich habe sie annähernd zu 500—600 festgestellt.

Der Nervus opticus der *Limnadia* (Textfig. 3 *No*) ist stark in die Länge gezogen und dementsprechend sind auch die Nerven des dorsalen Frontalorgans sehr lang.

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

Das einfache Auge ist ganz deutlich aus vier Teilen zusammengesetzt (Textfig. 3 und 4 *Ag.e 1—4*).



Textfig. 3.
Sagittalschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Limnadia lenticularis*. Vergr. 44. *Agk*, Augenkammer; *Agko*, Öffnung derselben; *Cns*, Connectivstränge zum Festhalten des einfachen Auges. Übrige Bezeichnungen wie bei den früheren Figuren.

Jeder Teil besteht aus einer Lage von Retinazellen (*rtz*) und liegt in einer pigmentierten, schwach konkaven Schale oder dem Augenbecher (*p*). Zwischen diesen Pigmentschalen sieht man in der Mitte des Auges auf Schnitten oft einen spaltförmigen Hohlraum.

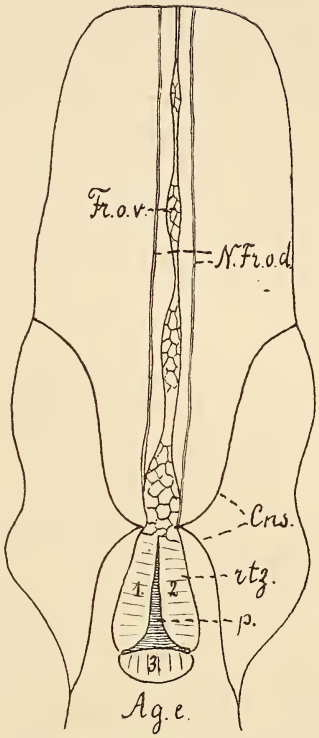
Sämtliche Nerven, welche für das Medianauge und die beiden Frontalorgane bestimmt sind, begeben sich zuerst zu dem Medianauge, umhüllen es und erst von diesem laufen die Nervenstränge weiter zu den Frontalorganen, so daß letztere als Anhänge des einfachen Auges erscheinen.

Das von mir früher (04) als Augenkammerorgan bezeichnete Gebilde besitzt keinen einheitlichen Charakter. Es besteht aus drei Nervensträngen mit ihren Endzellen (Textfig. 4). Diese Stränge hat schon Claus (91, S. 15) als Verlängerung des einfachen Auges, welche »bis

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

zur Einstülpungsöffnung der dorsalen Augenkapsel sich fortsetzt«, beschrieben; er hat sie aber als »sehnige Fäden«, unter welchen vielleicht auch Muskelelemente vorhanden sind, aufgefaßt.

Die beiden seitlichen Sinnesendzellen, oder vielleicht Zellgruppen, des Augenkammerorgans endigen in zipfelartigen Vorsprüngen der Cuticula (Fig. 16 *Fr.o.d.z*) am Rande der Augenkammeröffnung. Zu diesen Endorganen begeben sich einfache, keine Zelleinlagerungen umfassende Nervenstränge (Textfig. 4 *N.Fr.o.d*). Nur diese seitlichen Gebilde entsprechen dem dorsalen Frontalorgan von *Branchipus*.



Textfig. 4.
Querschnitt durch den vorderen Kopfteil von *Limnadia lenticularis*. Vergrößerung 44. *N.Fr.o.d*, Nerv für das dorsale Frontalorgan. Übrige Bezeichnungen wie bei den früheren Textfiguren.

Andrer Natur ist die mittlere große Endzelle des Augenkammerorgans mit ihrem Nervenstrange (Textfig. 4 *Fr.o.v*). In diesem Strange finden sich Gruppen von Zellen, von welchen die, in der Nähe des einfachen Auges liegenden, vollständig den charakteristischen Bau der Retinazellen haben (Fig. 8 *rtz*, Fig. 8 *a*). In der Mitte der auf das Medianauge folgenden ersten Zellgruppe (Fig. 8 *I*) finden sich sogar Zellen (*pz*), welche der Größe ihrer Kerne nach den Pigmentzellen des einfachen Auges entsprechen, jedoch kein Pigment enthalten. Die weiter von dem einfachen Auge entfernten Zellgruppen (Fig. 8 *II*) entbehren zunächst der Pigmentzellen und die entfernter liegenden verlieren allmählich die charakteristische längsgezogene Gestalt ihrer Zellen. Diese Zellgruppen sind also abgespaltene, mehr oder weniger reduzierte Partien des Medianauges. Der Vergleich der Fig. 8, 9 und 11 genügt, um die Identität dieses Stranges und seiner Zellgruppen (Fig. 8) mit dem ventralen Frontalorgan von *Limnadia* (Fig. 9) und ebenso dem von *Branchipus* (Fig. 11 *Fr.o.v*) festzustellen. Nur die große Endzelle dieses Stranges (Fig. 14, 15 *siz*) ist ein besonderes Gebilde, welches dem ventralen Frontalorgan von *Branchipus* fehlt, dagegen bei *Limnetis* und *Apus* wieder vorkommt

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

(Textfig. 5, 8 *Fr.o.v*). In bezug auf die Hauptpartie des ventralen Frontalorgans von *Limnadia* (Textfig. 3 *Fr.o.v*[1], Fig. 9), welche ihre Lage am distalen Ende des das Medianauge tragenden Kopfvorsprungs hat, bemerke ich, daß im Gegensatz zu *Branchipus* (Fig. 11 *Fr.o.v*), wo dieses Organ aus mehreren kleinen, in dem frontalen Kopfteile zerstreuten, kolbenförmigen Zellgruppen besteht, die ihre Nerven direkt vom Gehirn bekommen, bei *Limnadia* nur drei große kolbenförmige Zellgruppen sich finden (Fig. 9), zu welchen drei Nervenstränge von dem einfachen Auge ziehen.

Der Umstand, daß von dem sogenannten Augenkammerorgan nur die beiden seitlichen Gebilde dem dorsalen Frontalorgan entsprechen, ist insofern von Wichtigkeit, als, wie wir weiter finden werden, die Paarigkeit des dorsalen Frontalorgans für alle Branchiopoden typisch ist.

3. Limnetis.

Limnetis brachyura besitzt ebenfalls alle vier Arten der beschriebenen Organe: Komplexaugen, einfaches Auge und zweierlei Frontalorgane.

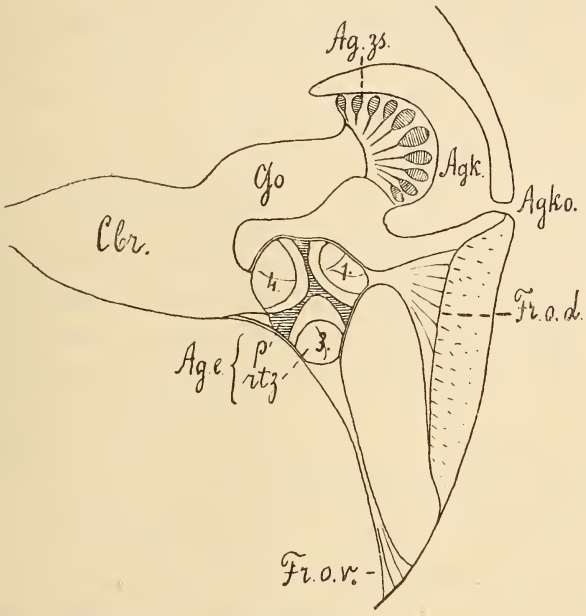
Die Komplexaugen (Textfig. 5 *Ag.zs*) sind ganz nahe aneinander gerückt, sogar teilweise miteinander verwachsen und besitzen viel weniger Ommatidien (im ganzen etwa 100) als die früher beschriebenen Augen.

Eine interessante Umbildung erfährt die Hautfalte über der Augenkammer der älteren Individuen von *Limnetis* und *Apus*. In dieser Falte von *Limnadia* lassen sich, wie ich früher (04) angegeben habe: »zwei Hypodermisschichten mit den zwischen ihnen ausgespannten charakteristischen Connectivfasern unterscheiden; zwischen diesen Fasern zirkuliert das Blut«. Denselben Bau der Hautfalte finden wir bei jugendlichen *Limnetis* und *Apus*. Bei den älteren Individuen dagegen (Fig. 17) verschwinden die beiden Hypodermisschichten mit ihren Connectivfasern, ebenso wie die Bluträume. Dann unterscheidet man in der Hautfalte nur eine äußere und eine innere Lage der Cuticula (*cu*) und eine glasartige, schwach färbbare Masse, welche den ganzen Raum zwischen diesen beiden Lagen erfüllt (*Agf*).

Das Medianauge von *Limnetis* (Textfig. 5 und 6 *Ag.e*) liegt ganz nahe vor den Komplexaugen und besteht aus vier deutlich voneinander abgesonderten Teilen (*1—4*). Die Vierteiligkeit des Auges hat schon G. O. Sars in folgenden Worten angedeutet. Das Auge,

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

sagt er (96, S. 121): »Presents, on a closer examination, just as in *Limnadia*, 4 surfaces encircled by a dark pigment«. Die übrigen Autoren dagegen fanden gewöhnlich nur drei Augenbecher. Ebenso spricht Zograf in seiner vor kurzem erschienenen Arbeit über die Augen der Branchiopoden (04, S. 18) nur von zwei lateralen und einem medianen Teile des einfachen Auges. Wenn man aber seine Fig. 8 (Längsschnitt durch das Medianauge von *Limnetis brachyura*) und seine Fig. 11 (Ansicht auf dasselbe Auge von vorn) vergleicht,



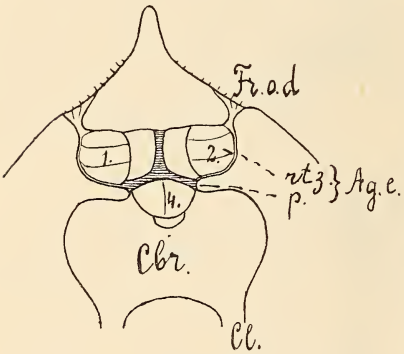
Textfig. 5.
Sagittalschnitt durch die Cerebralregion des Kopfes von *Limnetis brachyura*. Vergr. 100. Bezeichnungen wie bei Textfig. 1—3.

welche Abbildungen auch mit meinen Textfiguren 5 und 6 übereinstimmen, so kommt man zum Schlusse, daß auf den Figuren Zografs vier Augenbecher dargestellt sind. Auf seinem Längsschnitte (Fig. 8) nämlich sieht man die Retinazellen eines dorsalen medianen Bechers und eines ventralen medianen Bechers (s. Textfig. 5 *3* und *4*), welcher in unmittelbarer Verbindung mit dem Gehirn sich befindet. Den letzteren bezeichnet Zograf unrichtig als einen der zwei lateralen Becher. Die Retinazellen der lateralen Becher sind jedoch auf seinem, genau median getroffenen, Längsschnitte nicht zu sehen; man bemerkt hier nur die aus einer Pigmentmasse bestehende

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

Scheidewand zwischen den beiden lateralen Bechern (siehe Textfig. 6 *1* und *2*).

Von dem einfachen Auge, oder richtiger gesagt, von den, dasselbe umhüllenden Nerven gehen drei Fortsätze aus: zwei seitliche dorsalwärts (Textfig. 6) und ein medianer nach vorn (Textfig. 5 *Fr.o.v*). Jeder von den seitlichen Fortsätzen (Textfig. 5, 6 *Fr.o.d*) verzweigt sich und endet mit einer Anzahl Zellen, die am Grunde einer ovalen, mit feinen Cuticularhärchen besetzten Einsenkung liegen (Textfig. 5 *Fr.o.d*). Der mediane Fortsatz (Textfig. 5 *Fr.o.v*), welcher viel länger als die andern ist, endet ebenfalls mit einigen Zellen, die sehr große Kerne enthalten und sich am Integument anheften.



Textfig. 6.
Querschnitt durch das Gehirn und das einfache Auge von *Limnetis brachyura*. Vergr. 100. Bezeichnungen wie in Textfig. 1—3.

Über die Bedeutung dieser Fortsätze wurden verschiedene Meinungen in der Literatur ausgesprochen. G. O. Sars betrachtet die paarigen Einsenkungen, als »a kind of sensory apparatus« (96, S. 121); den unpaaren Fortsatz bezeichnet er dagegen als »fine ligament running to the integument of the head«; er diene nur zum Festhalten des Auges (96, S. 121). Nach Zografs Beobachtungen besteht jedoch der letztere Fortsatz aus zwei Nervensträngen, welche zu einer Gruppe von Sinneszellen treten; diese Zellgruppe deutet Zograf als Frontalorgan.

Durch den Vergleich mit *Branchipus* und *Limnadia* habe ich die Überzeugung gewonnen, daß alle drei oben beschriebenen Gebilde von *Limnetis* Frontalorgane sind, und zwar entsprechen die beiden paarigen dem dorsalen, das unpaare dem ventralen Frontalorgan der übrigen Branchiopoden.

Das dorsale Frontalorgan von *Limnetis* (Textfig. 5, 6 *Fr.o.d*) befindet sich, ähnlich wie bei *Limnadia*, in der Nähe der Augenkammeröffnung. Die Zipfel der *Limnadia* sind bei *Limnetis* durch behaarte Einsenkungen ersetzt. Wie bei *Branchipus* und *Limnadia* endet auch hier jeder Nervenstrang unter der Cuticula mit einer Anzahl von Sinneszellen.

An dieser Stelle möchte ich bemerken, daß der Name »Nacken-

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

organ«, welchen Zograf dem dorsalen Frontalorgane gibt, insofern unzutreffend ist, als die früheren Autoren (z. B. Grobben 79, G. O. Sars 96) bei *Limnetis* mit diesem Namen ein andres ovales Gebilde bezeichneten, welches dorsalwärts von den Komplexaugen in der Nähe der Grenznaht des ersten Kopfsegments liegt, und das nach Sars eine kleine grubenförmige Einsenkung des Integuments darstellt.

Auch das zweite oder das ventrale Frontalorgan von *Limnetis* (Textfig. 5 *Fr.o.v*) entspricht seiner Lage nach dem gleichen Organe der früher besprochenen Branchiopoden. In seinem Bau unterscheidet es sich aber dadurch, daß die Endzellen, welche bei *Branchipus* und *Limnadia* vom Integument in das Innere des Körpers gerückt sind, hier in der Reihe der Hypodermiszellen, also dicht unter der Cuticula liegen. Außerdem besitzen diese Sinneszellen von *Limnetis* keine Ähnlichkeit mit den Retinazellen des einfachen Auges, wie wir es bei *Branchipus* und *Limnadia* fanden. Diese Unterschiede werden aber einigermaßen dadurch verwischt, daß wir bei *Limnadia* einen zwischen den beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans liegenden Teil des ventralen Frontalorgans fanden, welcher mit einer großen, den Charakter der Retinazellen entbehrenden Zelle unmittelbar unter der Cuticula endet.

4. Apus.

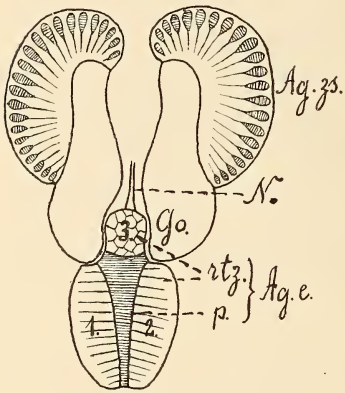
Die zusammengesetzten Augen und das Medianauge sind bei *Branchipus* und *Limnadia* weit voneinander entfernt, bei *Limnetis* stehen sie dagegen nahe beieinander. Sehr nahe beieinander liegen sie aber bei *Apus productus* (Textfig. 7, 8), wo das einfache Auge (*Ag.e*) sogar teilweise in die Mitte zwischen beide Komplexaugen (*Ag.xs*) eingeschoben ist, so daß die Augenkammer (*Agk* Textfig. 8) nicht nur über die Komplexaugen, sondern auch über die hintere Hälfte des einfachen Auges sich erstreckt, und ihre Öffnung (*Agko*) etwa über der Mitte des einfachen Auges sich befindet.

Die nach vorn verlängerten Komplexaugen (Textfig. 7 *Ag.xs*) sind etwas voneinander entfernt. Die Zahl der gekrümmten Kristallkegel ist schwer festzustellen; doch finde ich sie etwas kleiner als bei *Branchipus* und größer als bei *Limnadia*, in jedem Auge ungefähr 800.

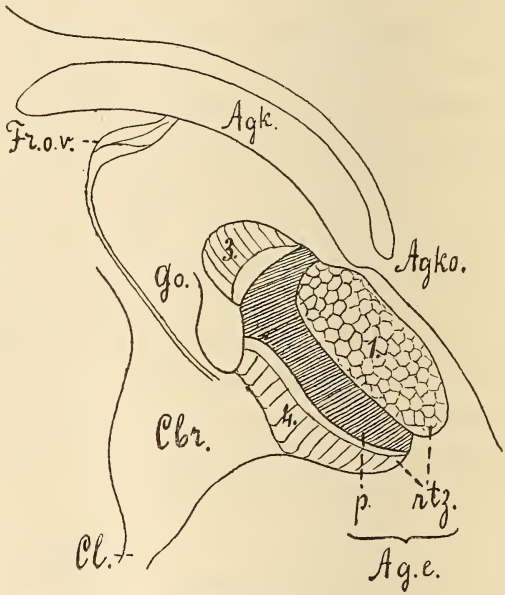
Das einfache Auge von *Apus* (Textfig. 7, 8 *Ag.e*) ist vollkommen typisch gebaut, d. h. aus vier (*1—4*) Teilen zusammengesetzt: zwei paarigen, lateralen (*1—2*), und zwei unpaaren, von welchen der

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

ventrale (*4*) am nächsten mit dem Gehirn verbunden, der dorsale (*3*) zwischen die Komplexaugen eingeschoben ist. Das Auge liegt nahe unter dem Integument und seine Retinazellen sind viel zahlreicher als bei den erstbeschriebenen Gattungen. Die beiden letzteren Umstände bedingen es vielleicht bei dem erwachsenen *Apus*, daß wir keine ansehnliche Entwicklung der Frontalorgane finden. Es existiert hier nur ein einziges Frontalorgan (Textfig. 8 *Fr.o.v*), welches mitten zwischen den beiden Komplexaugen liegt. Es



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 7. Flächenschnitt durch die zusammengesetzten und das einfache Auge von *Apus productus*. Vergr. 44. *N*, Nerv für das ventrale Frontalorgan. — Textfig. 8. Frontalschnitt durch die Cerebralregion des Kopfes von *Apus productus*. Vergr. 44. Übrige Bezeichnungen beider Figuren wie bei den Textfig. 1—3.

wird von einem Nerv versorgt, der aus der Gehirnpartie entspringt, die das einfache Auge innerviert. Doch ist dieser Nerv hier völlig von denen des einfachen Auges abgesondert. Das Frontalorgan besteht (Fig. 13) aus drei, dicht aneinander gedrängten großen Zellen (*six*), in welche der Nerv (*N*) allmählich übergeht. Proximal- wie distalwärts verschmälern sich diese Zellen, so daß die ganze Gruppe eine spindelförmige Gestalt hat. Die strangartig verengte äußere Partie der Sinneszellen endet nach kurzem Verlauf am Integument der inneren Augenkammerwand; doch konnte ich nicht feststellen, ob die Sinneszellen nur die Hypodermis erreichen oder sie durchbrechen und mit der Cuticula in Berührung treten. Nach der Analogie mit dem ventralen Frontalorgan von *Limnetis*, dem das beschriebene

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

Organ von *Apus* seinem Bau nach sehr gleicht, glaube ich, daß die Sinneszellen auch hier die Cuticula erreichen.

Claus hat festgestellt, daß die Larven von *Apus cancriformis* noch ein paariges Frontalorgan besitzen. Oberhalb des einfachen Auges »erheben sich auf zwei schwach gewölbten Hervorragungen zwei kleine griffelförmige Fäden mit zartem, fibrillärem Inhalt und glänzenden Terminalkörperchen« (Claus 73, S. 28). Diese Beschreibung erinnert an die früher erwähnten Zipfel der dorsalen Frontalorgane von *Limnadia*. Demnach finden sich auch bei *Apus* zwei Arten von Frontalorganen, von denen jedoch das paarige dorsale im erwachsenen Zustande vollständig rückgebildet zu werden scheint.

Ein weiteres Organ von *Apus* möchte ich, wegen seiner Nachbarschaft mit den Komplexaugen, an dieser Stelle kurz besprechen. Unmittelbar hinter der Augenkammer findet sich ein scharf konturiertes ovales Feld, das etwas dunkler als das umgebende Chitin gefärbt ist. Claus nennt es »Nackenorgan« (73, S. 28) und G. O. Sars »post-ocular tubercle« (96, S. 71). In diesem Gebilde konnte ich keine nervösen Elemente beobachten und möchte es, sowohl nach seiner Lage, als seiner äußeren Form mit dem früher erwähnten Nackenorgane von *Limnetis* homologisieren.

II. Histologie.

1. Komplexaugen.

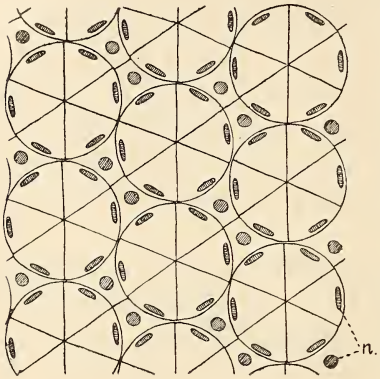
Die zusammengesetzten Augen der Branchiopoden bestehen, wie die der Arthropoden überhaupt, aus zwei Hauptpartien: einer distalen lichtbrechenden und einer proximalen lichtperzipierenden oder Retina. Nach außen wird das Auge vom Integument, nach innen von einer Basalmembran begrenzt.

a. Integument.

Das äußere Integument besteht aus der Cuticula und der Hypodermis. Bei den Branchiopoden mit ungestielten Augen, über deren Komplexaugen eine Hautfalte sich bildet, entsteht eine Augenkammer. In diesem Falle existieren über den Komplexaugen drei Integumentschichten; alle drei sind sehr dünn und ihre Cuticula zeigt keine Facettierung. Diese fehlt auch der Cuticula der gestielten *Branchipus*-Augen. Als eine gewisse Andeutung der Facetten kann man vielleicht die regelmäßige Anordnung der Hypodermiszellen über

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

den Komplexaugen von *Branchipus* betrachten. Diese Regelmäßigkeit beobachtet man auf oberflächlichsten Querschnitten durch das Auge (Fig. 1 *a*, *epd*). Der Übersichtlichkeit wegen habe ich ein schematisches Bild beigegeben (Textfig. 9), welches die Verteilung der Hypodermiszellen besser zeigt. Über jedem Kristallkegel liegen (nicht unmittelbar, sondern von ihm durch die vier Kristallkegelzellen [*kgz*] getrennt) sechs Hypodermiszellen, welche proximalwärts verlängert sind und in dieser Weise kappenartig den oberen Teil der Gruppe von Kristallkegelzellen umgeben (Fig. 1 *epd*). Die Kerne dieser Zellen sind abgeplattet und liegen nicht über den Kristallkegeln, sondern mehr seitlich von ihnen. Die Räume zwischen diesen die Kristallkegel überdeckenden Zellgruppen werden von je zwei Hypodermiszellen mit runden Kernen ausgefüllt. Diese Zellen sind so angeordnet, daß in der Umgebung jedes Kristallkegels sechs solcher Hypodermiszellen sich befinden (Fig. 1 *a* und Textfig. 9).



Textfig. 9.
Schema der Verteilung von Hypodermiszellen über den Komplexaugen von *Branchipus stagnalis*. Vergr. 500. *n*, Zellkerne.

Die Hypodermis über den Komplexaugen der *Limnadia* zeigte mir keine solche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen.

b. Kristallkegel.

Die Gruppe der zu einem Kegel gehörigen vier oder fünf Kristallkegelzellen (*kgz*) hat sowohl bei *Branchipus* (Fig. 1) als auch bei *Limnadia* (Fig. 5) dieselbe birnförmige Gestalt; nur ist sie bei *Branchipus* mehr in die Länge gezogen. Die Kristallkegel der beiden Gattungen sehen dagegen verschieden aus. Der von *Branchipus* (Fig. 1 *kg*) ist oval, und seine Masse im Vergleich zu der der Kegelzellen ziemlich klein. Der Kegel von *Limnadia* (Fig. 5 *kg*) ist birnförmig und so groß, daß die Kristallkegelzellen ihn nur als eine dünne Plasmaschicht umhüllen.

In Übereinstimmung mit den Angaben Grenachers (79) und Parkers (91) habe ich in jedem Kristallkegel von *Branchipus stagnalis* und *grubei*, ebenso wie bei *Apus* und *Limnetis* vier, in dem von *Limnadia* fünf radiale Teilstücke beobachtet. Jedem Stück

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

entspricht eine Kristallkegelzelle, so daß die Zahl der letzteren bei *Branchipus*, *Apus* und *Limnetis* vier, bei *Limnadia* hingegen fünf beträgt.

Das Plasma dieser Zellen ist gewöhnlich stärker tingierbar, als das der Hypodermis- und Retinazellen. Bei *Branchipus* konnte ich an der Grenze der Zellen gegen die Kristallkegel, ebenso auch um die Zellkerne, einen deutlichen Alveolarsaum nachweisen (Fig. 1, 1*b*, 1*c*, *alv*).

Die Kerne der Kristallkegelzellen, welche Claus (86, S. 55) bei der *Branchipus*-Larve nur undeutlich gesehen und bei dem erwachsenen *Branchipus* vergebens gesucht hat, sind auf meinen Präparaten, sowohl bei *Branchipus* (Fig. 1, 1*c*) als auch bei *Limnadia* (Fig. 5, 5*a*), recht gut zu sehen. Bei *Branchipus* liegen sie dicht hinter den Kristallkegeln, in den proximalen, von den Kegeln freien Partien der Kristallkegelzellen und sind kugelförmig. Auch bei *Limnadia* liegen sie etwa in der Mitte der Kristallkegelzellen, sind jedoch wegen der ansehnlichen Entwicklung der Kristallkegel stark abgeplattet (Fig. 5, 5*a*).

Die Substanz der Kristallkegel zeigt keine deutliche Struktur. In den Abbildungen von Claus (86) bemerken wir, daß die Teilstücke der Kristallkegel von *Branchipus* nicht ganz dicht aneinanderliegen, sondern nur in einigen Punkten verbunden, dazwischen aber durch ovale Hohlräumchen voneinander getrennt sind. Solche Hohlräume, welche ein perlschnurförmiges Aussehen haben, finde auch ich auf den Längs- und Querschnitten durch die Kristallkegel von *Limnadia* (Fig. 5, 5*a*, 5*b*). Doch bin ich im Zweifel, ob dies Bild nicht infolge von Schrumpfung bei der Konservierung entsteht. Auf meinen Präparaten von *Branchipus stagnalis* nämlich, für welche ich sehr gut konserviertes Material benutzte, fehlen diese Hohlräume völlig (Fig. 1, 1*b*, 1*c*).

Zwischen den Kristallkegeln von *Branchipus* finden sich freie Räume, deren distale und proximale Region sich entsprechend der Verengerung der Kegel erweitern. In diesen Räumen zirkuliert Blut, wie man aus dem Vorkommen von Blutkörperchen in ihnen schließen muß (Fig. 1, 1*b*, *bx*). Ebenso verhält sich *Limnadia*, nur fehlen dort die proximalen Erweiterungen der Räume; sie sind von den später zu besprechenden Stützzellen erfüllt (Fig. 5, 5*a*, 5*b*, *stz*).

Ehe ich zur Beschreibung der Retina übergehe, will ich die bekannte Pattensche Ansicht (86) kurz besprechen, nach welcher der

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

Kristallkegel mit dem Rhabdom in Kontinuität stehen soll. Obgleich diese Ansicht schon oft in trefflicher Weise (von Carrière 90, Watase 90, Parker 91, Viallanes 92, Chun 96 u. a.) widerlegt und sogar von Patten (90) selbst als unhaltbar anerkannt wurde, möchte ich doch hervorheben, daß man bei der Betrachtung vieler und guter Präparate der Branchiopodenaugen den Eindruck bekommt, als ob der Kristallkegel oder die Kristallkegelzellen mit dem Rhabdom in Verbindung stünden. Erst das genaue Studium mit intensiven Färbungen (z. B. Eisenhämatoxylin) und mit starken Vergrößerungen beweist das Nichtbestehen eines solchen Zusammenhanges. Bei *Limnadia* erkennt man auf dünnen Längsschnitten durch das Auge (Fig. 5) deutlich die distale Grenze des Rhabdoms (*ra*), welches keine weitere Fortsetzung zur Peripherie schickt. Bei *Branchipus* dagegen, wo das Rhabdom an seinem distalen Ende sich spaltet, kann man sich bei Betrachtung der Längsschnitte (Fig. 1) schwer von dem Gedanken trennen, daß die einzelnen Rhabdomeren Fortsetzungen der Kristallkegelzellen seien. Dennoch erweist sich diese Ansicht als unhaltbar, wenn man die Querschnitte in Betracht zieht. Auf diesen sieht man, daß die vier Kristallkegelzellen (Fig. 1*b*, 1*c*, 1*d*) jedenfalls keine Kontinuität mit den fünf Rhabdomen (Fig. 1*e*) haben können, daß dagegen die letzteren zu den fünf Zellen der Retinula gehören.

c. Retina und Nerven.

Die Retinaschicht von *Branchipus* besteht ausschließlich aus Sehzellen (Fig. 1 *rtz*), welche ohne Zwischenräume dicht aneinander gedrängt sind. Den »Mangel von Pigmentzellen zwischen den Nervenstäben und Kristallkegeln« hat schon Claus (86, S. 52) beobachtet. Jede Retinula besteht aus fünf Zellen, was man auf Querschnitten durch die Stäbchenregion (Fig. 1*e*, 1*f*) deutlich feststellen kann. Die distalen Enden der Sehzellen laufen bis in den Raum zwischen den Gruppen der Kristallkegelzellen (Fig. 1) und dort verlieren sie mehr oder weniger ihre fünfstrahlige Anordnung, was dadurch entsteht, daß die Zelle einer Retinula zwischen die der benachbarten Retinula sich hineinschiebt; in diesem Falle erscheint eine Gruppe der Kristallkegelzellen oft nicht von fünf, sondern von sechs oder mehr Retinazellen umgeben (Fig. 1*d*), wobei eine und dieselbe Retinazelle (*rtz*) am Aufbau zweier benachbarter Gruppen teilnimmt.

Das Plasma der langen Retinazellen (Fig. 1 *rtz*) zeigt längsfibrilläre Struktur, welche basalwärts immer deutlicher wird und

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

endlich in die fibrilläre Struktur der Nervenfasern (*N*) übergeht. In dem distalen Endteile der Sehzelle ist das Plasma gewöhnlich dichter und deswegen stärker färbbar. Die Zellkerne liegen auch ganz distal und sind, entsprechend der stark verlängerten Gestalt der Sehzellen, ebenfalls in die Länge gezogen.

Auf dem Querschnitt der Retinula findet man die zentrale Region der strahligen Zellgrenzen durch Entwicklung cuticula-ähnlicher Zwischenwände ausgezeichnet, die ich Grenzmembranen nennen möchte. Die axialen Enden der Retinulazellen zwischen diesen stark färbbaren strahligen Grenzmembranen sind durch fünf, ebenso dunkel färbbare, Rhabdomere besetzt, welche zusammen ein fünfeckiges Rhabdom (*ra*) bilden. Die Angabe von Claus, daß das Rhabdom »auf dem Querschnitt nicht regelmäßig pentagonal, sondern mehr rundlich vierseitig« aussieht (86, S. 53), ist unrichtig und beruht darauf, daß vollständig genaue Querschnitte sehr schwer zu bekommen sind, auf den Schnitten aber, die etwas schief verlaufen, erscheint natürlich der Durchschnitt des Stäbchens als ein abgerundetes, mehr oder weniger verlängertes Viereck. Im Zentrum zwischen den Rhabdomeren befindet sich oft ein feiner Kanal (Fig. 1, 1*f*, *rk*). Die Rhabdome erstrecken sich von der Basalmembran (Fig. 1*bm*) bis an die proximalen Enden der Kristallkegelzellen (*kgz*). Kurz vor dieser Stelle gehen die Retinazellen mit ihren Rhabdomeren divergierend auseinander (Fig. 1, 1*e*). Auf diese Weise entsteht eine kelchartige Erweiterung, in welche die proximale Partie einer Kristallkegelzellengruppe eingeschoben wird. Die Rhabdomere, welche auf Querschnitten eine etwa dreieckige Gestalt zeigen, sind an dieser Erweiterungsstelle mehr abgeplattet und begleiten den axialen Rand der Sehzellen als ein dünner, allmählich verschwindender, stark färbbarer Saum.

Ich habe die Rhabdome auf sehr dünnen, intensiv gefärbten Schnitten mit stärksten Vergrößerungen (Zeiss, Obj. 2 mm, Oc. 12, 18) untersucht und konnte in ihnen keine deutliche Struktur nachweisen. Ich kann daher auch nicht die Angabe Hesses (01) bestätigen: daß die Rhabdome der Arthropoden aus Stiftchensäumen bestehen. Ich konnte jedoch auf der Grenze der Rhabdome und des zugehörigen Plasmas der Retinulazelle eine Erscheinung beobachten, welche Hesse in folgenden Worten beschreibt: »Besonders in einer Zone, die an den Saum direkt anstößt, und kaum breiter ist als dieser selbst, treten die Fibrillen (d. h. Nervenfibrillen) deutlich hervor, weil zwischen ihnen hier keine Granulationen des Zell-

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

plasmas liegen, die weiter im Innern der Zelle die Fibrillen teilweise oder ganz verdecken. Diese Zone kehrt sehr häufig in der Nachbarschaft der Stiftchensäume wieder; wir wollen deshalb zur Erleichterung der Beschreibung einen besonderen Namen für sie einführen: sie heiße Schaltzone« (01, S. 351). Diese Zone, welche ich nicht nur längs der Rhabdome, sondern auch, wie ich bereits oben erwähnte, in den Kristallkegelzellen um die Kristallkegel und um einige Kerne (Fig. 1, 1*b*, 1*c*, 1*e*, 1*f*, *alv*) beobachtet habe, ist meiner Ansicht nach nur ein Alveolarsaum, welcher nach Bütschli an der Oberfläche des alveolären Plasmas oder bei der Berührung des letzteren mit festen Gegenständen dadurch entsteht, daß »die Waben der äußersten Schicht stets senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind« (92, S. 152).

Gegen die Angabe von Hesse, daß »einzelne Stiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Zentralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht« (01, S. 462), möchte ich einwenden, daß es mir gar nicht gelang, irgend welche von dem übrigen Plasma differente Neurofibrillen in den Sehzellen und in den Nervenfasern zu finden. Ich habe oft Bildungen beobachtet, die auf den ersten Blick eine auffallende Ähnlichkeit mit Neurofibrillen hatten, nach dem genaueren Studium aber sich nicht als solche erwiesen haben. Eines dieser Beispiele ist auf den Fig. 4 und 4*a* dargestellt. Auf Längsschnitten durch die Retinulazellen (Fig. 4) sehen wir häufig dunkle wellenförmige Fäden (*gm*), welche an den Rhabdomen verlaufen und leicht für Neurofibrillen gehalten werden könnten. Der Vergleich mit den Querschnitten (Fig. 4*a*) zeigt aber sofort, daß diese fadenförmigen Gebilde nichts andres sind, als die früher von mir erwähnten Grenzmembranen (*gm*).

Die Frage nach den lichtempfindlichen Endorganen der Branchiopodenaugen veranlaßte mich, die Beziehung zwischen den Sehzellen und ihren Nerven, ebenso wie die Struktur der Nervenfasern des Auges genauer zu beachten.

Auf Längsschnitten durch das Komplexauge (Fig. 1) erkennt man deutlich, daß die Retinulazellen (*itz*) in der Nähe der Basalmembran (*bm*) schmäler werden, durch die Löcher der letzteren hindurchgehen, und sich proximalwärts von ihr als Nervenfasern (*N*) fortsetzen. Die Richtigkeit dieses Bildes kann man auch auf Querschnitten (Fig. 1*d*—1*h*) sicher nachweisen.

Die feinere Struktur der Nervenfasern untersuchte ich mit der

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

Hoffnung, auch bei den Branchiopoden die Neurofibrillen zu finden, welche so oft bei andern Tiergruppen beschrieben wurden. Auf den Fig. 2 und 3 sind Querschnitte durch je einen der Nervenstränge dargestellt, aus welchen die, zwischen der Basalmembran und dem Ganglion opticum sich erstreckende, sog. Nervenbündelschicht besteht. Jeder Nervenstrang besteht aus einigen Nervenfasern, welche von ziemlich dicken, dunkel färbbaren Wänden begrenzt sind. In der Mitte jeder Nervenfaser sieht man einen dunklen Punkt (*knp*), der leicht für den Querschnitt durch eine Neurofibrille gehalten werden kann. Doch wenn wir dünne (2 μ), entpigmentierte, und stark gefärbte, im Wasser eingeschlossene Quer- und Längsschnitte (Fig. 3 und 3*a*) miteinander vergleichen, so finden wir, daß die Nervenfasern eine wabige Struktur haben, wobei die Alveolen in der Längsrichtung der Fasern verlängert sind, und auf dem Querschnitt in einfacher Schicht strahlig angeordnet sind. An den Stellen, wo die zentralen Wabenkanten sich miteinander vereinigen, bildet sich auf diese Weise eine scheinbare Fibrille mit streckenweise verdickten Knotenpunkten (*knp*), welche namentlich auf Querschnitten an eine Neurofibrille erinnert. Mit den angewendeten Färbungen verhielt sie sich jedoch nicht anders als das übrige Plasmagerüst der Nervenfaser.

Man findet außerdem sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten dunkelgefärbte fibrillenartige Gebilde (Fig. 1*h*, 2, 3, 3*a*, *Nv*), welche aber zwischen den Nervenfasern als Verdickungen ihrer Wände verlaufen, und deswegen nicht als Neurofibrillen gedeutet werden können, sondern den strahlenartigen Grenzmembranen der Retinulazellen wohl entsprechen, obgleich ich einen direkten Übergang zwischen diesen beiden Gebilden nicht verfolgen konnte. Die Bedeutung dieser Verdickungen kann vielleicht darin liegen, daß sie die Festigkeit der Retinulae und der Nervenfasern erhöhen.

Die braunschwarzen Pigmentkörnchen (Fig. 1, 1*h*, 2 *p*) sind nicht nur in den Retinulazellen verteilt, sondern gehen auch in die distalen Partien der Nervenfasern über, wo sie gewöhnlich am Rande der Fasern in regelmäßigen Reihen liegen (Fig. 1 *f*—*h*).

Die Retinaschicht von *Limnadia* (Fig. 5) zeigt eine Differenzierung in Seh- (*rtz*) und Stützzellen (*stz*). Jede Retinula (Fig. 5 *c*—*f*) besteht aus fünf Zellen (*rtz*) und enthält in ihrer Achse ein fünfteiliges Rhabdom (*ra*). Die Kerne der Sehzellen sind kugelförmig und liegen in dem proximalen Teil der Zellen in der Nähe der Basalmembran (Fig. 5 *bm*), alle in gleicher Entfernung von dieser. Das Plasma

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

zeigt längsfibrillären Bau (Fig. 5), und an der Berührungsstelle mit den Rhabdomeren bildet es einen Alveolarsaum (*alv*).

Ebenso wie bei *Branchipus* ist auch hier das Plasma in den distalen Endteilen der Sehzellen dichter. Im Gegensatz zu *Branchipus* aber, wo das dichtere Plasma gleichmäßig am Ende der Zellen verteilt ist, bildet es bei *Limnadia* eine Art von Einschlußkörpern (Fig. 5 *rtze*), welche mehr oder weniger kugelige Gestalt haben und oft sehr deutliche Netzstruktur zeigen. Außer diesen Gebilden, welche vielleicht den von Hesse in den Sehzellen von *Eucalanus elongatus* beschriebenen (01, S. 350), homogenen Binnenkörpern entsprechen, finden wir in den distalen Partien der Retinazellen von *Limnadia* noch sehr viele stark färbbare Körnchen eingeschlossen.

Die Fünfteiligkeit des Rhabdoms von *Limnadia* ist schwieriger nachzuweisen, als dies bei *Branchipus* der Fall war. Kein mittlerer Kanal des Rhabdoms und keine strahlenförmigen Grenzmembranen der Retinulazellen existieren hier (Fig. 5 *e*). Das distale Ende des Rhabdoms (Fig. 5 *ra*) liegt unmittelbar unter dem Kristallkegel (*kg*) und ist abgerundet. Das proximale Ende befindet sich etwa auf der Höhe der Sehzellenkerne. Das Rhabdom ist also viel kürzer als die Sehzellen.

Das Pigment (Fig. 5, 5*a*—*h*, *p*) ist nicht nur in den Sehzellen (*rtz*) und den distalen Partien der von ihnen ausgehenden Nervenfasern (*N*), sondern auch in den proximalen Teilen der Kristallkegelzellen (*kgz*) und in den Stützzellen (*stz*) verteilt.

Die letzteren werden oft Pigmentzellen genannt; diesen Namen verdienen sie aber wohl nicht, weil die Menge des in ihnen enthaltenen Pigments kleiner ist als die in den Sehzellen. Die Stützzellen erfüllen den Raum zwischen den Kristallkegeln, den Retinulae und setzen sich auch noch unter die Basalmembran zwischen die Fasern der distalen Partie der Nervenbündelschicht (Fig. 5 *stz*) fort. Von den Sehzellen unterscheiden sie sich durch die ovale Form und die Lage ihrer Kerne, welche unregelmäßig (nicht in einer Reihe, wie die der Sehzellen) verteilt sind.

d. Basalmembran.

Die Basalmembran von *Branchipus* ist eine, etwa 1,5 μ dicke, dunkel färbbare Lamelle (Fig. 1 *bm*), welche die Retinaregion von der Nervenbündelschicht trennt. Man beobachtet sie am bequemsten auf Querschnitten durch das Auge (Fig. 1*g*), wo diese Membran in Flächenansicht erscheint. Kleine, abgeplattete Kerne (*n*), deren

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

Größe und Beschaffenheit an die Zellkerne der Hypodermis erinnern, liegen in der Basalmembran verteilt, was ihre zellige Natur beweist, obwohl es mir nicht gelang, die Zellkonturen zu unterscheiden. Die Membran besitzt zahlreiche Löcher, welche in parallelen Reihen angeordnet sind und zum Durchtritt der Nervenfasern dienen. Die Rhabdome stützen sich mit ihren proximalen, etwas erweiterten Enden auf die Eckpunkte zwischen je vier der Löcher, so daß die Nervenfortsätze der fünf, zu einer Retinula gehörigen, Zellen durch diese vier benachbarten Löcher durchgehen müssen. In jedem Loch sieht man also Querschnitte von fünf Retinulazellen: je einer Zelle von drei verschiedenen Retinulae und zwei Zellen von der vierten Retinula.

Die Basalmembran von *Limnadia* (Fig. 5 *bm*) ist noch dünner; ihre Dicke beträgt weniger als 1 μ. In der Membran selbst konnte ich keine Zellkerne nachweisen, dagegen existieren hier besondere zellige Auswüchse der Membran (Fig. 5, 5*f*, *bma*), welche gewöhnlich unter den Rhabdomen, d. h. zwischen den proximalen Partien der Sehzellen jeder Retinula, sich befinden. Diese Auswüchse, von welchen ich in meiner früheren Abhandlung über *Limnadia* (04) geschrieben habe, indem ich sie »kolbenförmige Gruppen von ganz kleinen Zellen« nannte, ohne ihre morphologische Bedeutung genauer anzugeben, bestehen jeder aus einigen (meistens drei bis vier) verlängerten Zellen. Ihr Plasma besitzt fibrillären Bau und ist stärker tingierbar als das der umgebenden Seh- und Stützzellen. Die Kerne sind sehr klein, sie besitzen etwa die Größe der Kerne der Blutkörperchen (Fig. 5 *bx*). Dieser Umstand, ebenso wie das Vorkommen der Blutkörperchen zwischen den Zellen der Retinulaschicht, legten mir den Gedanken nahe, daß die betreffenden Gruppen aus Blutzellen beständen. Die Beschaffenheit des Plasmas und der allmähliche Übergang in die Basalmembran beweisen jedoch, daß die Zellgruppen zu dieser Membran als Auswüchse gehören.

Es war mir leider nicht möglich, die interessante Frage über die Entstehung dieser zelligen Basalmembran im Laufe der Entwicklung der Branchiopodenaugen zu erforschen. Die Ähnlichkeit der Membran mit der Hypodermis läßt mich jedoch vermuten, daß sie als ein Produkt der Einstülpung der Hypodermis zu betrachten ist.

2. Einfaches Auge.

Die Histologie der einfachen Augen hat Claus (86 und 91) zuerst festgestellt. Später (01) untersuchte Hesse den Bau der Retinazellen

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

in dem Medianauge von *Branchipus*, und in letzterer Zeit erschien eine monographische Beschreibung der einfachen Augen einiger Branchiopoden von Zograf (04). In diesen Arbeiten finden wir keine Angaben über das einfache Auge von *Limnadia*. Indessen sind gerade hier die histologischen Elemente sehr deutlich ausgeprägt, und ich möchte das Organ von *Limnadia* als typisches betrachten.

Im Gegensatz zu den Komplexaugen besitzt das Medianauge (Fig. 6) keinen lichtbrechenden Apparat. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß in den Retinulazellen der Komplexaugen Pigment vorkommt, welches nach den Untersuchungen von Szczawinska (90) und Exner (91) Verschiebungen erfährt, und damit die Beleuchtung der Sehzellen reguliert. Diese letztere Fähigkeit fehlt der Retina des einfachen Auges vollständig. In ihren Sehzellen finden wir kein Pigment; es ist in besonderen Pigmentzellen enthalten, welche die früher beschriebenen Pigmentbecher bilden.

a. Retina.

Die Sehzellen des Medianauges von *Limnadia* (Fig. 6, 6 *a—c*, *rtz*) sind in allen vier Bechern gleich gebaut. Sie sind längsgezogene, zylinderförmige Körper, welche dicht aneinander gedrängt sind. Ihre proximalen Teile haben auf Querschnitten mäandrische Konturen, wie es Fig. 6*c* darstellt. Die mittleren Partien der Zellen (Fig. 6*b*) besitzen mehr rundliche Querschnitte, so daß hier intercelluläre Räume vorhanden sind. Die distalen Zellenden (Fig. 6*a*), welche die Kerne enthalten, sind auf Querschnitten hexagonal, werden in der Richtung zu der Oberfläche schmäler und gehen endlich in die Nervenfasern (Fig. 6 *N*) über.

Die Zellkerne sind kuglige oder etwas ovale Körper mit einem großen Nucleolus und einem deutlichen breitmaschigen Netzgerüst. Sie entsprechen ihrer Größe und ihrem Bau nach den Kernen der Seh-, Stütz- und Kristallkegelzellen in den Komplexaugen von *Limnadia*.

Die Struktur des Plasmas der Retinazellen hat schon Claus (91) als feinfaserig bezeichnet. Zograf findet bei *Apus*, daß »diese Fäserchen aus linienförmig gesammelten, feinsten Körnchen bestehen« (04, S. 28). Auf meinen Präparaten (Fig. 6, 7) sieht man bei genauerem Studium, daß in der Retina des einfachen Auges von *Limnadia*, ebenso wie in den Sehzellen der vorher besprochenen Komplexaugen (Fig. 4), zwischen den plasmatischen Längslinien

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

Querverbindungen existieren. Dieser Umstand, sowie die Ausbildung von typischen Alveolarsäumen (Fig. 6, 6*a*, 6*c*, 7 *alv*), wobei zwischen den letzteren und dem übrigen Zellplasma allmähliche Übergänge zu finden sind, lehren uns, daß wir es hier mit einer Wabenstruktur zu tun haben. Die äußersten Alveolen der Plasmamasse der Retinazellen des Medianauges stehen rechtwinklig zur Oberfläche, und die im Innern der Zelle sich befindenden ziehen in längsfaserigen Reihen (Säulchen) (Fig. 7) parallel zur Längsachse. Ich bin der Meinung, daß Hesse die Längswände dieser Alveolenreihen als Fibrillen beschrieben hat, welche im Zellinnern verlaufen sollen (01, p. 351).

In der Umgebung des Zellkernes finden wir Anhäufungen von dichterem Plasma (Fig. 6, 6*a*, 7 *rtxe*). Sie sind ähnlich den Einschlußkörpern, welche ich bei der Beschreibung der Komplexaugen von *Limnadia* erwähnte, unterscheiden sich aber von ihnen durch die Mannigfaltigkeit ihrer Form. Es gibt unter ihnen kugelige, ovale, strang- und leistenförmige Körper; auf Querschnitten erscheinen sie außerdem oft als hohle Zylinder oder halbmondförmige Leisten, welche letztere die Zellkerne und die andern Einschlußkörper umgreifen. Ebenso wie in den Komplexaugen zeigen diese Einschlüsse des einfachen Auges sehr deutliche Netzstruktur (Fig. 7 *rtxe*), welche von der des übrigen Zellplasmas sich dadurch unterscheidet, daß das Gerüstwerk des Netzes dicker ist, was ein dunkleres Aussehen der Einschlußkörper hervorruft.

Die Tatsache, daß diese Anhäufungen dichteren Plasmas sowohl in den zusammengesetzten als auch in den einfachen Augen die äußerste Region der Sehzellen einnimmt, das heißt die Region, welche der Lichtwirkung zunächst ausgesetzt ist, läßt daran denken, daß sie eine gewisse Rolle bei der Lichtwahrnehmung spielt.

Außer diesen dunkleren Plasmapartien finden sich im Plasma der Sehzelle eine Menge kleiner kugeliger Körnchen.

Irgend welche differenten Neurofibrillen konnte ich weder in den Sehzellen selbst, noch in den Nervenfasern des einfachen Auges bemerken. Die feinere Struktur der Nervenfasern ist ähnlich der, auf den Fig. 3 und 3*a* abgebildeten der Nervenfasern des Komplexauges.

Claus fand in den Medianaugen sämtlicher Branchiopoden mit Ausnahme von *Limnetis* »stiftförmige Cuticularstäbchen« (91). Zograf bestätigt diese Beobachtung und findet dieselben Gebilde, welchen er konische oder zylindrische Form zuschreibt (04, S. 21), auch bei

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

Limnetis. Eine ganz andre Auffassung dieser Gebilde entwickelt dagegen Hesse für *Branchipus*. Nach ihm sind die sog. Stäbchen »ganz schmale Säume von der Ausdehnung des sie tragenden Zellrandes« (01, S. 351).

Meine Querschnitte durch das einfache Auge von *Limnadia* (Fig. 6 *c*, *r*) bestätigen diese letztere Meinung. Man sieht dort, daß beinahe sämtliche mäandrischen Konturen der inneren Partien der Sehzellen aus einem dunkel färbbaren Saume (*r*) bestehen, welcher nur auf Längsschnitten stiftchenartig erscheinen kann (Fig. 6). Auf Längsschnitten jedoch, welche die oberflächliche Partie einer Zelle getroffen haben (Fig. 7 *r*), sieht man gleichfalls deutlich, daß die proximale Partie der Retinazelle von einer homogenen Hülle umfaßt wird. Denselben Charakter der sog. Stäbchen konnte ich auch im Medianauge von *Branchipus* beobachten. Ich bin aber nicht mit Hesse einverstanden, welcher diese Zellsäume für Stiftchensäume hält und ihnen die Rolle der percipierenden Endorgane zuschreibt. Es ist mir nicht gelungen in diesen Säumen eine deutliche Struktur nachzuweisen; doch sehe ich in ihnen häufig Linien, welche in der Querrichtung verlaufen und ein, dem benachbarten Alveolarsaume ähnliches Bild hervorrufen. Die Vermutung von Bütschli, Carnoy und Frommann, daß »Zellmembran und Cuticulae durch Erhärtung der äußersten Plasmalage, d. h. der Alveolarschicht entstehen können« (Bütschli, 92, S. 156), macht für uns den alveolären Bau der dunklen Zellsäume sehr wahrscheinlich.

Mit meiner Annahme, daß diese Gebilde keine nervösen Endorgane sind, sondern irgend welche andre Funktion, vielleicht die der Lichtreflexion oder nur der Festigkeit, worauf ihre mäandrische Konturen deuten, erfüllen, stimmt das Fehlen der Neurofibrillen in den Retinazellen überein[1]. Die hellen Alveolarsäume (Fig. 6, 6 *a*, 6 *c*, 7 *alv*), welche Hesse als »Schaltzone« in der Nachbarschaft der Stiftchensäume beschreibt, finde ich auf meinen Präparaten nicht nur an den dunklen Säumen, sondern häufig an den Zellgrenzen, wo kein Saum vorhanden ist, ebenso um die Zellkerne. Diese Tatsache, welche ich schon bei der Beschreibung der Komplexaugen erwähnte, zeigt die

[1] Bei Durchsicht vorliegender Arbeit meines geschätzten Schülers erlaube ich mir die Bemerkung zuzufügen, daß ich mich seiner obigen Meinung hinsichtlich der Bedeutung dieser Säume nicht anschließen kann, sondern sie für den Rhabdomen der Komplexaugen analoge Einrichtungen erachte. Ich muß sie daher auch so lange für perzipierende Teile erachten, als diese Ansicht für die Rhabdombildungen des Komplexauges als gültig erachtet wird. O. Bütschli.

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

Unwahrscheinlichkeit der Hesseschen Annahme, daß die in der »Schaltzone« verlaufenden Linien Neurofibrillen sind, welche mit den Stiftchen des dunklen Saumes, als ihren Endorganen, in Verbindung stehen sollen.

b. Pigmentlage.

Was die eigentliche Wand der vier Augenbecher betrifft, so unterscheiden die Autoren in ihr gewöhnlich: eine proximale Pigmentschicht und eine distale, unmittelbar die Retinazellen berührende Tapetumschicht. Dasselbe Bild fand auch ich bei einigen Exemplaren von *Limnadia*. Bei andern dagegen ist, wie ich es in meiner früheren Arbeit (04, Fig. 41 *III*, *IV*) abgebildet habe, der ganze Raum zwischen den Retinae der vier Augenteile mit pechschwarzem Pigment gefüllt; hier fehlt also anscheinend die Tapetumschicht. Leider hatte ich kein lebendiges Material zu meiner Verfügung gehabt, um eventuell Experimente zur Erklärung dieser Erscheinung anzustellen. Doch vermute ich, daß wir es hier mit einer sog. »photomechanischen Wirkung« zu tun haben, welche Exner in folgenden Worten beschreibt. Die meisten Decapoden, sagt er: »besitzen in ihrer Netzhaut ein körniges Tapetum, das die hinteren Enden der Sehstäbe umhüllt und als Reflexionsapparat wirkt. Bei Belichtung des Auges schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Tieren schwarzes Pigment von hinten nach vorn und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die größte Masse des Pigments an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese umhüllend, und von ihnen das Licht abblendend« (91, S. 111).

Die Einrichtung der Pigmentzellen in dem einfachen Auge von *Limnadia* stimmt mit dem ersten der von Exner beschriebenen Vorgänge. Auf entpigmentierten Schnitten durch das Auge (Fig. 6, 6 *d*) finden wir, daß die Augenbecherwand wirklich zwei Schichten zeigt, von welchen die proximale aus Pigmentzellen (*pz*), die distale aus eigentümlichen Verästelungen dieser Zellen (*pzf*) besteht. Jede Pigmentzelle schickt nämlich mehrere Fortsätze aus, welche distalwärts ziehen und zwischen der Retina- und der Pigmentzellenlage ein kompliziertes Geflecht bilden. Das Plasma der Pigmentzellen selbst ist nur wenig, das der Fortsätze dagegen viel dunkler tingierbar und zeigt sogar nach der Entpigmentierung körnigen Bau. Die Kerne, welche in der Mitte der Pigmentzellen liegen, sind oval und viel kleiner als die der Retinazellen.

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

Auf Grund der Untersuchungen Exners möchte ich also die Verästelungen der Pigmentzellen als eine Tapetumschicht auffassen, welche als Reflexionsapparat bei schwacher Belichtung des Auges dient. Bei starker Belichtung wandern dagegen die Pigmentkörnchen in die Zellfortsätze, und so entsteht anstatt des lichtreflektierenden ein lichtabsorbierender Apparat. Auf den meisten meiner Präparate finde ich den letzteren Zustand, was ich damit in Zusammenhang bringe, daß die Mehrzahl meiner Limnadien auf der Fundstätte bei vollem Sonnenlicht konserviert wurden.

3. Frontalorgane.

a. Dorsales Frontalorgan.

Claus unterscheidet in dem dorsalen Frontalorgan von *Branchipus* zwei Arten von Zellen: »eine kolossal vergrößerte Hypodermiszelle« und »in deren Peripherie unterhalb der kleinzelligen oberflächlichen Hypodermisschicht ein Kranz von Ganglienzellen« (86, S. 38). Bei *Artemia* verhält sich die Sache nach Spencer (02, S. 520) etwas anders: »Zwischen den großen, wohl der Hypodermis zugehörigen, bzw. durch deren Umwandlung entstandenen Zellen befinden sich Fortsätze der langen spindelförmigen Zellen« (Ganglienzellen). Zograf findet bei *Streptocephalus auritus* keine vergrößerten Hypodermiszellen, und »die terminalen Zellen« des Frontalorgans, sagt er: »besitzen dieselbe Form, welche Spencer für *Artemia* beschrieben hat«.

Auf meinen Schnitten durch den Kopf von *Branchipus stagnalis* finde ich ein Bild, welches der oben angeführten Beschreibung von Claus entspricht. Ich finde (Fig. 10 *Fr.o.d*) beiderseits des einfachen Auges je eine sehr große Zelle, deren Kern durch mehrere Kernkörperchen ausgezeichnet ist. In ihrer Umgebung liegen noch andre solche, mehr oder weniger vergrößerte Zellen; eine ähnliche Kernstruktur besitzen außerdem einige Zellen im Cerebralganglion (Fig. 10 *G.Ag.e*). Die bipolaren Ganglienzellen (*siz*), welche hier als Sinneszellen funktionieren, liegen nicht nur in der Umgebung der Riesenzelle, wie das Claus beschreibt, sondern schieben sich mit ihren distalen verengten Teilen zwischen die Riesenzelle und die Cuticula herein. Aus dieser Beschreibung folgt, daß die Riesenzellen keine direkte Bedeutung für die Sinneswahrnehmung haben. Diese Auffassung wird durch den Vergleich mit dem dorsalen Frontalorgan andrer Branchiopoden bestätigt, wo die Riesenzellen vollständig fehlen. Dies ist, wie erwähnt bei *Streptocephalus auritus* der Fall. Ich habe das gleiche bei *Branchipus grubei* beobachtet (Fig. 12 *Fr.o.d*), wo das dorsale Frontal-

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

organ aus zwei, beiderseits des Medianauges liegenden, bis an die Cuticula reichenden Gruppen von Sinneszellen (*siz*) besteht. Die Sinneszellen besitzen nicht die charakteristische Form der bipolaren Ganglienzellen, sie haben eine verlängerte Gestalt, dementsprechend einen ovalen Kern und längsfaserige Plasmastruktur. Die bei *Branchipus stagnalis* geschilderten, mit vergrößertem Kerne und mehreren Kernkörperchen versehenen Zellen finde ich auch bei *Branchipus grubei*, aber nur in dem Cerebralganglion (Fig. 12 *G.Ag.e*).

Bei *Limnadia* sind die Endzellen des dorsalen Frontalorgans sehr schwer zu beobachten, da sie in der Hautfalte des Auges liegen, deren Dicke 40 μ nicht übertrifft, und welche deswegen beim Schneiden häufig beschädigt wird. Man sieht hier, daß die beiden Nervenstränge des Frontalorgans (Fig. 16 *N*) in der Nähe der Augenkammeröffnung sich in die Sinneszellen (*siz*) erweitern. Weder die Zellgrenzen, noch die Zahl der Kerne konnte ich jedoch feststellen. Das Plasma der Sinneszellen ist deutlich längsfibrillär; nur in der Umgebung des Kernes zeigt es einen netzförmigen Bau. Die distalen Partien dieser Zellen endigen in den zwei, schon früher beschriebenen cuticularen Zipfeln (Fig. 14, 16 *Fr.o.d.z*).

Die stäbchenartigen Gebilde, welche Spencer (02, S. 520) in den Sinneszellen des dorsalen Frontalorgans von *Artemia* (jedoch nur bei einigen Individuen) findet, konnte ich weder bei *Branchipus* noch bei *Limnadia* nachweisen.

b. Ventrales Frontalorgan.

Die Kolbenzellen des ventralen Frontalorgans von *Branchipus* sind nach Claus »durch eigentümliche scharf konturierte und stark glänzende Einlagerungen ausgezeichnet, welche . . . . . in Form drei- und mehrzinkiger Nadeln an gewisse Kieselspicula der Silicospongien erinnern« (86, S. 39). Spencer korrigiert diese Beschreibung, indem er sagt, daß die »mehrstrahligen Gebilde« nicht in den Zellen, sondern »inmitten von Zellgruppen« liegen (02, S. 520).

Diese letztere Auffassung kann ich für das ventrale Frontalorgan von *Branchipus* und von *Limnadia* bestätigen. Ich habe schon früher die Ähnlichkeit dieses Organs mit dem einfachen Auge gezeigt. Jetzt möchte ich hinzufügen, daß die »mehrstrahligen Gebilde« nichts andres als die sog. »Stäbchen« oder die dunklen Grenzsäume sind (Fig. 8, 8 *a*, 9, 9 *a*, 11 *r*), welche wir an den Retinazellen des Medianauges beobachtet haben. Bei *Limnadia* finde ich ganz deutliche Alveolarsäume (Fig. 8 *a*, 9 *a*, *alr*) neben diesen Gebilden in den

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

Sinneszellen des ventralen Frontalorgans. Eine noch größere Ähnlichkeit mit den Retinazellen des Medianauges verleihen diesen Sinneszellen Einlagerungen von dichterem Plasma, welche den Zellkern umgeben (Fig. 8 *a*, *rtze*).

Das entsprechende Organ von *Branchipus* besteht ausschließlich aus den eben geschilderten Zellgruppen. Bei *Limnadia* finden wir außerdem noch eine große Sinneszelle, welche dem, zwischen den beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans verlaufenden, Strang des ventralen Frontalorgans als Endzelle dient. Diese Zelle (Fig. 14, 15 *siz*) besitzt einen Kern, dessen Größe dem der Retinazellen des einfachen Auges gleicht. In dem Plasma, welches schwächer als das der umgebenden Hypodermiszellen färbbar ist, befinden sich eine große oder mehrere kleine Vacuolen. Am distalen Ende der Zelle zeigt das Plasma fibrillären Bau. Dieses Ende grenzt direkt an die Cuticula (*cu*) zwischen den Hypodermiszellen. Das proximale Ende der Zelle geht in die Nervenfaser (*N*) über. Die umgebenden Hypodermiszellen (*epd*) schicken ebenfalls proximale Fortsätze (*epdf*) aus, die den Nervenstrang eine Strecke weit begleiten.

In demselben Organ von *Apus* (Fig. 13) finde ich, wie schon früher erwähnt wurde, keine den Retinazellen des Medianauges ähnlichen Gebilde, sondern nur drei Sinneszellen (*siz*), welche wahrscheinlich bis zur Cuticula (*cu*) reichen, und zwischen welchen keine dunkle Grenzsäume nachzuweisen sind. Die Zellen enthalten je einen großen oft länglichen Kern. Diese Zellen entsprechen also der großen Endzelle von *Limnadia*, doch fehlen ihnen die Vacuolen, und ihr Plasma ist ziemlich dunkel färbbar. In dem distalen verengten Teile der Zellen zeigt das Plasma längsfibrilläre Struktur.

Wenn wir die Angaben über die Frontalorgane der Branchiopoden kurz zusammenfassen, so unterscheiden wir bei ihnen zwei Haupttypen.

Erstens können die Endzellen des Organs bis zur Cuticula reichen, was ihre Funktion als Tastorgane wahrscheinlich macht. Zu diesem Typus gehören: die dorsalen Frontalorgane von *Branchipus*, *Limnadia*, *Limnetis* und das ventrale Frontalorgan von *Limnetis*, wahrscheinlich auch das von *Apus*, zum Teil auch das von *Limnadia*.

Zweitens können die Endzellen von dem Integument mehr oder weniger entfernt liegen, wie es z. B. in den ventralen Frontalorganen

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

von *Branchipus* und zum Teil auch von *Limnadia* der Fall ist. Über die Bedeutung dieser Organe ist es schwer etwas Bestimmtes zu sagen. Doch macht ihre innige Verbindung mit den einfachen Augen, sowie die Ähnlichkeit ihres histologischen Baues mit dem Medianauge es wahrscheinlich, daß diese, vom Integument abgesonderten Sinneszellgruppen nichts andres als reduzierte Partien des einfachen Auges sind.

Heidelberg, im Oktober 1904.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

92. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

85. J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.

90. —— Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen. Biol. Centralbl. Bd. IX.

96. C. Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zoologica. Bd. VII. Heft 19.

63. C. Claus, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abhandl. der Kgl. Ges. der Wiss. zu Göttingen. Bd. XVIII. (Sonderdruck).

86. —— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, nebst vergleichenden Bemerkungen über andre Phyllopoden. Arb. zoolog. Inst. Wien. Bd. VI.

91. —— Das Medianauge der Crustaceen. Ibid. Bd. IX.

91. S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

79. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.

79. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arb. zoolog. Inst. Wien. Bd. II.

01. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschrift. Bd. LXX.

64. F. Leydig, Das Auge der Gliedertiere. Tübingen.

04. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.

91. G. H. Parker, The Compound Eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXI.

86. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VI, oder Journ. of Morphology. Vol. I (1887).

90. —— Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense-Bud? Anat. Anz. Jahrg. 5,

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

96. G. O. Sars, Fauna Norvegiae. Bd. I. Christiania.

02. K. W. Spencer, Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI.

90. W. Szczawinska, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés. Arch. de Biologie. T. X.

92. H. Viallanes, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropods. I. La Morphologie de l'œil de la Langouste. Ann. sciences nat. Zool. Ser. VII. Tom. XIII.

90. S. Watase, On the Morphology of the Compound Eye of Arthropods. Studies Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. IV.

04. N. v. Zograf, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Ag.e, einfaches Auge (Medianauge);
Agk, Augenkammer;
alv, Alveolarsaum;
bm, Basalmembran;
bma, Auswüchse der Basalmembran;
bz, Blutkörperchen;
Cbr, Cerebralganglion;
ck, Zentralkörper d. Cerebralganglions;
cu, Cuticula;
epd, Hypodermis;
epdf, Fortsätze der Hypodermiszellen:
Fr.o.d, dorsales Frontalorgan;
Fr.o.d.z, Zipfel des dorsalen Frontalorgans;
Fr.o.v, ventrales Frontalorgan;
G.Ag.e, Ganglion des einf. Auges;
gm, Grenzmembran der Retinazellen;
gz, Ganglienzellen;
kg, Kristallkegel:
kgz, Kristallkegelzelle;
N, Nerv;
n, Nucleus;
Psb, Neuropil;
p, Pigmentkörnchen;
pz, Pigmentzelle;
pzf, Fortsätze der Pigmentzellen;
r, dunkler Grenzsaum:
ra, Stäbchen (Rhabdom);
rk, mittlerer Kanal des Rhabdoms;
rtz, Retinazelle;
rtze, Einschlüsse dichteren Plasmas in den Retinazellen;
siz, Sinneszelle;
stz, Stützzelle.

Tafel XXII.

Fig. 1. *Branchipus stagnalis.* Längsschnitt durch zwei Ommatidien des Komplexauges. Am linken Ommatidium das Pigment entfernt. Bedeutung der Buchstaben *a—h* siehe Fig. 1 *a—h*. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 1 *a—h*. *Branchipus stagnalis.* Querschnitte durch einige Ommatidien des Komplexauges. Eine Hälfte jedes Querschnitts ist ohne Pigment abgebildet. (Die den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf Fig. 1 durch die Striche *a—h* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 2. *Branchipus stagnalis.* Querschnitt durch ein Faserbündel aus der Nervenbündelschicht in der Nähe des Ganglion opticum. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

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

Fig. 3 wie Fig. 2. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin, Wasser. *knp* Querschnitt der axialen fibrillenartigen Alveolenkante. Obj. 2 mm, Oc. 18. Vergr. 2250.

Fig. 3*a*. *Branchipus stagnalis*. Längsschnitt durch ein Nervenfaserbündel aus der Nervenbündelschicht in der Nähe des Ganglion opticum. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin, Wasser. *knp* wie Fig. 3. Obj. 2 mm, Oc. 18. Vergr. 2250.

Fig. 4. *Branchipus stagnalis*. Längsschnitt durch einen Teil einer Retinula. Schnittdicke 2 μ. Entpigmentiert. Hämatoxylin, Kaliumchromat, Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 4*a*. *Branchipus stagnalis*. Querschnitt durch die axiale Region einer Retinula. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 4.

Fig. 5. *Limnadia lenticularis*. Längsschnitt durch drei Ommatidien des Komplexauges. Linke Hälfte ohne Pigment. Bedeutung der Buchstaben *a—h* siehe Fig. 5 *a—h*. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 5 *a—h*. *Limnadia lenticularis*. Querschnitte durch einige Ommatidien des Komplexauges. Die linke Hälfte jedes Querschnittes ist ohne Pigment abgebildet. (Die, den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf Fig. 5 durch die Striche *a—h* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 6. *Limnadia lenticularis*. Längsschnitt durch zwei Retinazellen und die Pigmentschicht des Medianauges. Entpigmentiert. Bedeutung der Buchstaben *a—d* siehe Fig. 6 *a—d*. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 6 *a—d*. *Limnadia lenticularis*. Querschnitte durch die Retina und Pigmentschicht des Medianauges. Entpigmentiert. (Die, den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf der Fig. 6 durch die Striche *a—d* angegeben.) Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 7. *Limnadia lenticularis*. Längsschnitt durch die randliche Partie einer Retinazelle des Medianauges. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 8. *Limnadia lenticularis*. Die beiden Nerven des dorsalen Frontalorgans mit der dazwischen liegenden Partie des ventralen Frontalorgans. *I* die erste, *II* die zweite Zellgruppe der mittleren Partie des ventralen Frontalorgans. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 8*a*. Eine Zelle aus der Zellgruppe der vorigen Figur. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 9. *Limnadia lenticularis*. Eine Zellgruppe aus der Hauptpartie des ventralen Frontalorgans. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 9*a*. Eine Zelle der Gruppe Fig. 9 stärker vergrößert. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Tafel XXIII.

Fig. 10. *Branchipus stagnalis*. Querschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge und dem dorsalen Frontalorgan. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

Fig. 11. *Branchipus stagnalis*. Sagittalschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge, dem ventralen Frontalorgan und dem Cerebralganglion. Obj. DD, Ob. 1. Vergr. 175.

Fig. 12. *Branchipus Grubii*. Querschnitt durch einen Teil des Kopfes mit dem Medianauge und dem dorsalen Frontalorgan. Obj. DD, Oc. 1. Vergr. 175.

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

Fig. 13. *Apus productus.* Endzellen des ventralen Frontalorgans. Obj. DD. Oc. 1. Vergr. 175.

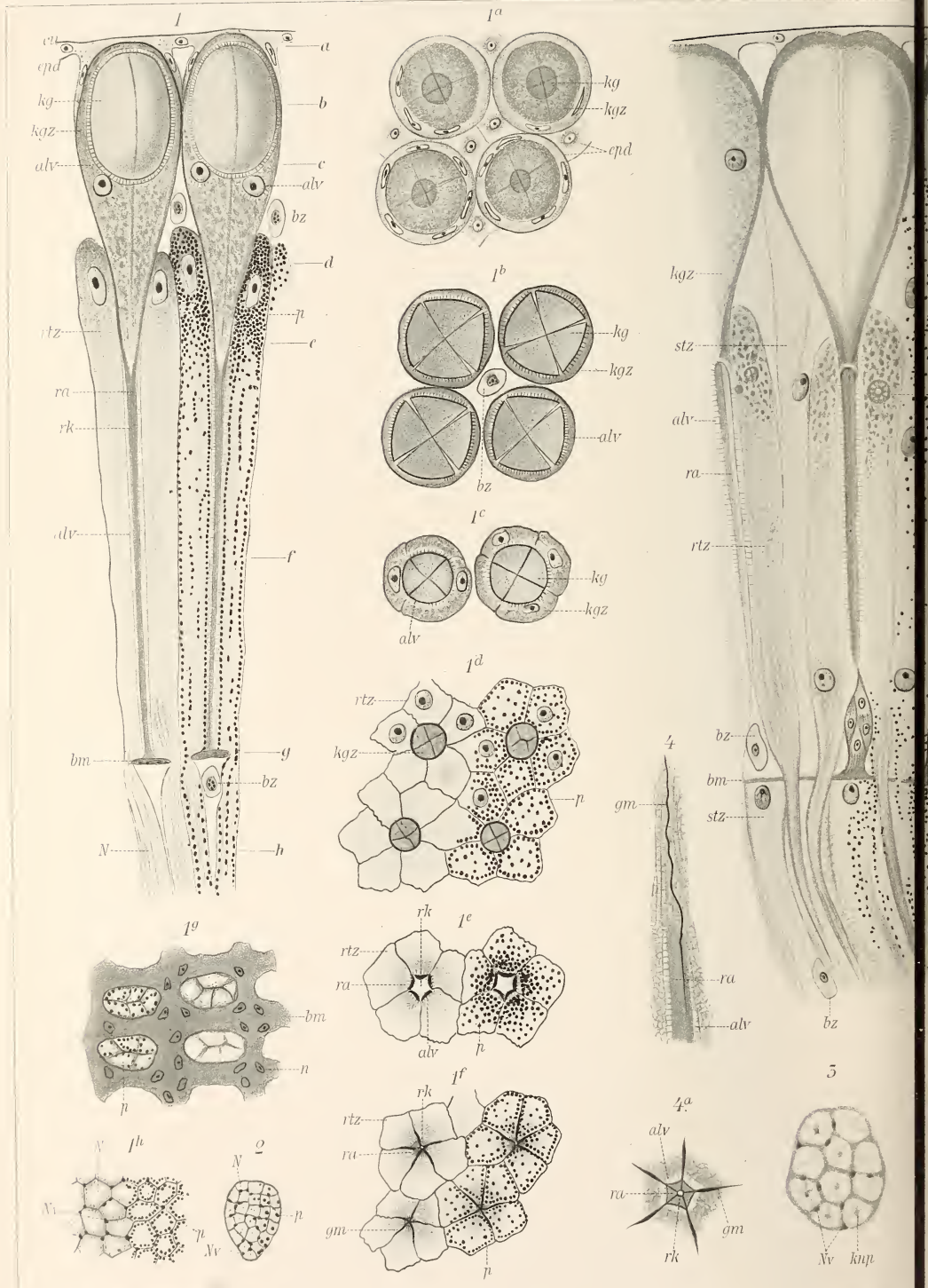
Fig. 14. *Limnadia lenticularis.* Sagittalschnitt durch die Endzelle des ventralen Frontalorgans. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 15. *Limnadia lenticularis.* Flächenschnitt durch die Endzelle des ventralen Frontalorgans. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

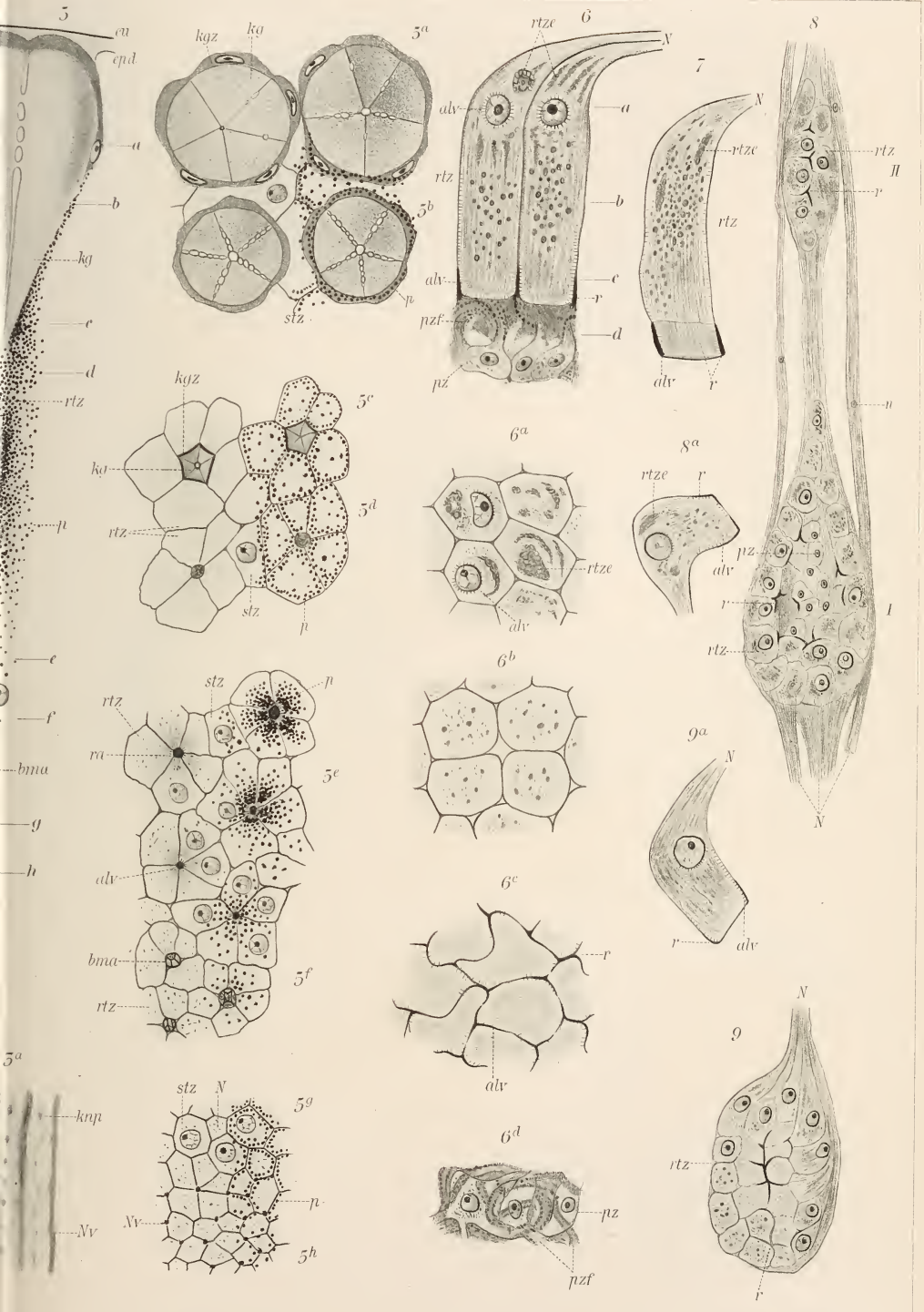
Fig. 16. *Limnadia lenticularis.* Flächenschnitt durch das dorsale Frontalorgan. Obj. 2 mm, Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 17. *Limnetis brachyura.* Sagittalschnitt durch die Augenkammer. *Agf* die glasartig umgebildete Hautfalte. Obj. A, Oc. 3. Vergr. 78.

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

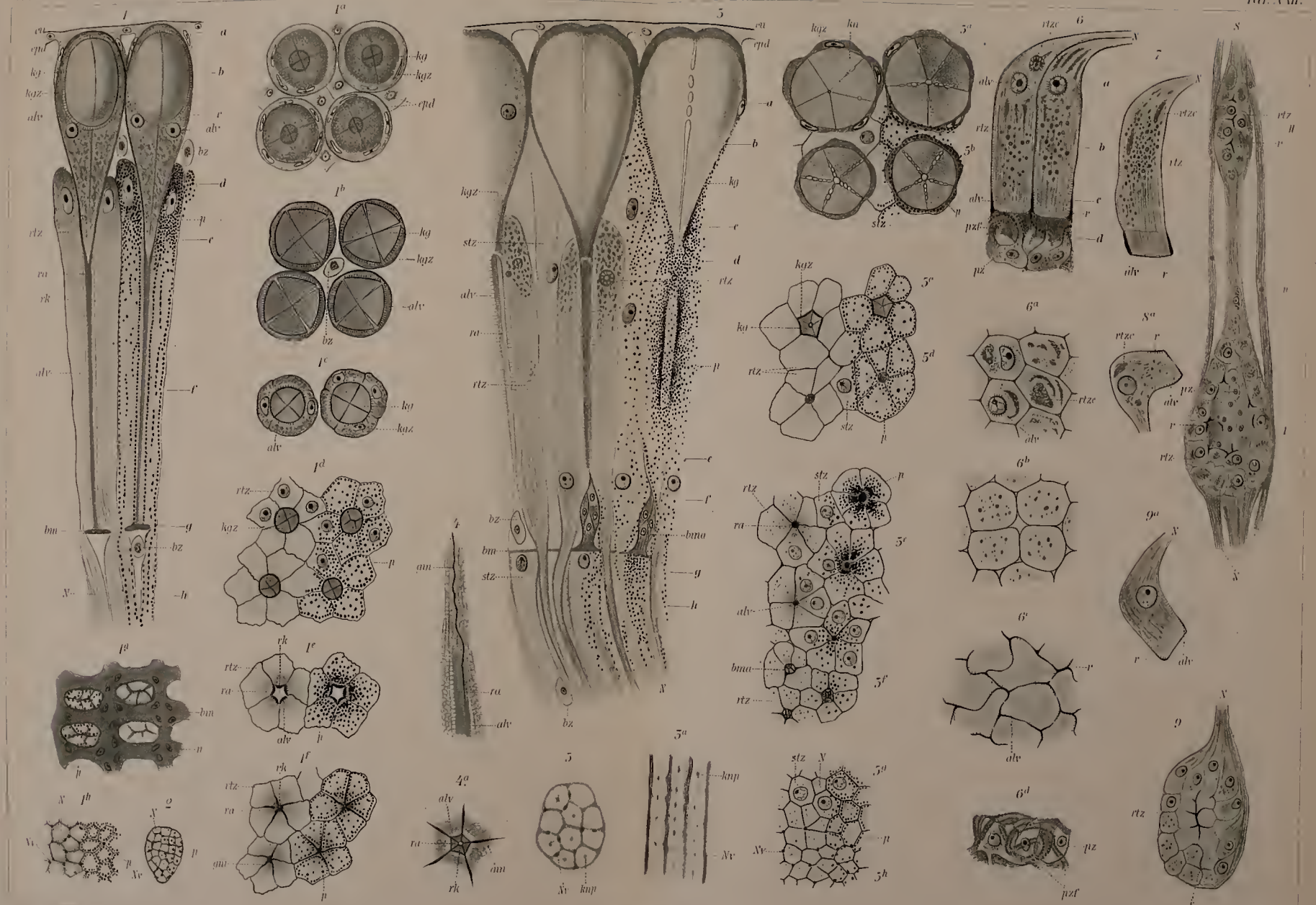


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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

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



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Nowikoff Michael

Artikel/Article: Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden 432-464