

from the same group. But six species have been recorded from North American Diplopods and of these but two are species of *Stenophora*. On the other hand four genera, *Gregarina*, *Stenophora*, *Cnemidospora* and *Amphoroides* are represented. It is entirely probable that the known gregarines of North American Diplopods are but a small part of the total number parasitic in these forms.

Gregarinidae.

1) *Gregarina calverti* Crawley.

Crawley, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. LV, Pt. I, p. 49, pl. II, fig. 19—21, 1903, (Wyncote, Penn., from *Lysiopetalum lactarium*); l. c., Vol. LV, Pt. III, p. 638, pl. XXX, fig. 15. 1903.

2) *Gregarina polydesmi virginiensis* Leidy.

Leidy, Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. X, N.S., p. 238, pl. 10, fig. 23—29, 1853, (Pennsylvania, from *Polydesmus virginiensis*).

Crawley, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. LV, Pt. I, p. 45—46, pl. II, fig. 35. 1903, (Wyncote, Penn., and Raleigh, N.C., from *Polydesmus virginiensis*).

3) *Cnemidospora spiroboli* (Crawley).

Stenophora spiroboli Crawley, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. LV, Pt. I, p. 51—52, pl. II, fig. 22, 1903, (Raleigh, N.C., from *Spirobolus* sp.).

Cnemidospora spiroboli Crawley, l. c., Vol. LV, Pt. III, p. 638—639, pl. XXX, fig. 7—9, 1903.

Stenophoridae.

4) *Stenophora larvata* (Leidy).

Gregarina larvata Leidy, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. IV, p. 232, 1848, (Pennsylvania, from *Iulus marginatus*).

Gregarina julimarginatae Leidy, Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. X, N.S., p. 237, pl. 10, fig. 1—20, 1853.

Gregarina julipusilli Leidy, Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. X, N.S., p. 238, pl. 10, fig. 21—22, 1853, (Pennsylvania, from *Iulus pusillus* Say.).

Stenophora juli Crawley, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. LV, Pt. I, p. 51, 1903, (from *Iulus* sp. and *Paraiulus* sp.).

Stenophora julipusilli Crawley, l. c., Vol. LV, Pt. III, p. 634, pl. XXX, fig. 16—17, 1903, (Eastern U.S., from *Iulus*, *Paraiulus* and *Lysiopetalum lactarium* Say.; Hall, Studies Zool. Lab. Uni. Nebraska, No. 77, p. 149, 1907, (Lincoln, Nebraska).

5) *Stenophora robusta* sp. nov.

Boulder, Colorado, from *Orthomorpha gracilis* and *Paraiulus venustus*.

Actinocephalidae.

6) *Amphoroides fontariae* Crawley.

Crawley, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Vol. LV, Pt. I, p. 53, pl. I, fig. 12—14, 1903, (Wyncote, Penn., and Raleigh, N.C., from *Polydesmus* sp. and *Fontaria* sp.).

3. Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei Crustaceen.

Von Dr. Theodor Moroff.

Mitteilung aus dem Bakteriologischen Institut in Sofia (Bulgarien).

(Mit 9 Figuren.)

eingeg. 9. Mai 1912.

Bei einem großen Teil der Crustaceen existiert zeitlebens in der Medianebene des vorderen Kopftheiles ein unpaariges Organ, das infolge

der reichlichen Pigmentbildung, sowie des übrigen histologischen Baues als lichtempfangendes Organ angesehen und als Medianauge bezeichnet wird. Da es auch bei den übrigen Crustaceen (z. B. Decapoden), bei denen es im erwachsenen Zustande der Tiere nicht zu konstatieren ist, während der Embryonalentwicklung mehr oder minder deutlich angelegt wird, so ist anzunehmen, daß wir es in dem Medianauge der Crustaceen mit einem Organ zu tun haben, das einst eine allgemeine Verbreitung bei dieser Arthropodengruppe besessen hat und von einer größeren physiologischen Bedeutung für diese Gruppe gewesen sein wird.

Da dieses Auge nach den übereinstimmenden Forschungen mehrerer Autoren so abweichende histologische Verhältnisse von den Ocellen (einfachen Augen) der übrigen Arthropoden aufweist, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß diese zweierlei Augen in Hinsicht auf ihren Ursprung ebenfalls nichts Gemeinsames gehabt haben werden, und daß jedes für sich die eigne Phylogenie haben wird.

Unter dem Einfluß der Descendenztheorie war man jedoch bestrebt, eine Homologisierung mehr oder minder gleich bzw. ähnlich aussehender Organe durchzuführen, und so hat man dem Medianauge der Crustaceen ebenfalls eine homologe Bildung in den Scheitelaugen der *Trochophora*-Larve, sowie der Rotatorien und der übrigen niedrig stehenden Tiere gefunden. Man denkt sich dieses Medianauge in der Weise entstanden, daß das rechte und das linke Scheitelauge in die Medianebene rücken, wo sie in eine engere Berührung miteinander kommen, um zu einem einheitlichen Auge zu verschmelzen. In dieser Annahme sah man sich durch die X-förmige Gestalt des Auges bestärkt, welche eben darauf hindeuten soll, daß dieser Verschmelzungsprozeß noch nicht seinen endgültigen Abschluß gefunden hat.

Auf eine ähnliche Weise hat man auf Grund der mehr oder minder großen Ähnlichkeit, welche manche Organe in den verschiedenen Tiergruppen aufweisen, auch ihre Homologisierung durchgeführt. Diese Handlungsweise hat insofern große Vorzüge, als man sich dadurch der Verpflichtung enthoben fühlt, die Entwicklungsgeschichte jedes Organs in ihren letzten Details zu verfolgen, da man auf Grund dieser Homologisierung annahm, daß die Entwicklung des betreffenden Organs im Prinzip auf dieselbe Weise vor sich gehen wird, wie das homologe Organ einer andern Tiergruppe, dessen Entwicklungsgeschichte bereits früher verfolgt worden ist.

Die sorgfältig durchgeführten neueren entwicklungsgeschichtlichen Studien haben uns aber anders belehren müssen. Sie haben gezeigt, daß oft gleich aussehende Organe, sogar verhältnismäßig näher verwandter Tiergruppen, nicht unbedingt auf eine Homologie derselben schließen läßt, sondern daß diese weitgehende Ähnlichkeit in der

Struktur dieser Organe oft auch auf eine Konvergenzzüchtung zurückgeführt werden muß.

Gerade für das zusammengesetzte Auge der Crustaceen habe ich in einer soeben erschienenen Arbeit (1912) auf Grund der Entwicklungsgeschichte annehmen müssen, daß es in bezug auf seine Phylogenie nichts mit dem zusammengesetzten Auge der Insekten zu tun hat, und daß die weitgehende Ähnlichkeit dieses Auges, welche in den beiden Gruppen der Arthropoden zutage tritt, eben auf eine Konvergenzzüchtung zurückzuführen ist.

Gelegentlich des Studiums der Entwicklungsgeschichte des zusammengesetzten Auges bei *Artemia salina* habe ich Beobachtungen auch über die Entwicklung des Medianauges gemacht, die sich mit der herrschenden Auffassung über die Phylogenie dieses Organs nicht vereinigen lassen. Es hat sich mir daher der Wunsch aufgedrängt, die Entwicklung auch dieses Auges einem sorgfältigen Studium zu unterziehen. In nachfolgenden Zeilen werde ich auf die von mir erzielten Resultate ausführlicher eingehen. Am Schluß meiner Ausführung werde ich mit einigen Worten auf die phylogenetische Bedeutung dieses Organs eingehen.

Zuerst will ich aber mit einigen Worten auf den

Bau des erwachsenen Medianauges bei *Artemia* eingehen.

Das Medianauge der Crustaceen besteht aus einem Pigmentteil und aus einem nach der übrigen Terminologie lichtempfangenden Teil, den Retinazellen. Ein lichtbrechender Teil (Linse) soll bei den meisten Formen ebenfalls vorkommen; bei *Artemia* ist jedoch keine Linse festzustellen. Nur bei der pamirischen Form hat Nowikoff (1906) große durchsichtige Zellen beobachtet, die er als Linsen deutet.

Der Pigmentteil dieses Auges besteht bei *Artemia* aus zwei großen Zellen, welche seine centrale Partie einnehmen. Die Zahl der Pigmentzellen wurde zuerst von Nowikoff (1908) für die Ostracoden richtig erkannt. Für die Phyllopoden, deren Medianauge er früher studiert hat (1904, 1905, 1906), macht er hingegen keine Angaben über die Zahl ihrer Pigmentzellen. Offenbar hat er ihre Zweizahl nicht erkennen können.

Der proximale Teil der Pigmentzellen ist stark verdickt und bildet eine birnförmige Anschwellung; in diesem verdickten Teil befinden sich die beiden Zellkerne, die sich durch ihre bedeutende Größe auszeichnen. Nach vorn erfährt das Plasma dieser Pigmentzellen eine langsame Verjüngung, wodurch diese beiden Pigmentzellen zusammen die Gestalt einer Birne annehmen. Das verjüngte Ende dieser Birne stößt an die

Oberfläche des Kopfes an, das verdickte Ende befindet sich hingegen in der Nähe des Gehirns oder in Berührung mit ihm. In den jugendlicheren Stadien steckt sogar das verdickte Ende des Medianauges ziemlich tief im Gehirn.

Die birnförmige Gestalt des Pigmentteils des Auges wird jedoch dadurch verdeckt, daß bei *Artemia* von der centralen Pigmentmasse drei wandförmige Plasmaauswüchse ausgehen, welche kulissenartig gegen die Augenoberfläche vorspringen.

Der Querschnitt dieser drei Wände, der aus Fig. 1 leicht zu ersehen ist, stellt drei Linien dar, welche unter einem Winkel von ungefähr 120° in einem gemeinsamen Punkt zusammenlaufen. Gegen das distale Ende der Pigmentzellen sind die vorspringenden Wände sehr

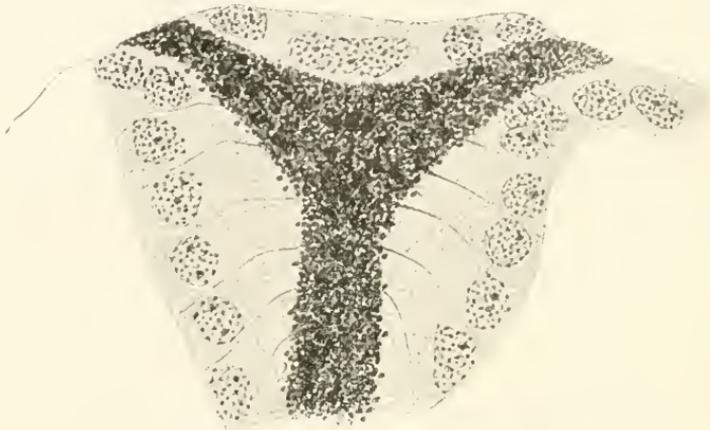


Fig. 1. *Artemia salina*. Querschnitt durch das Medianauge. Der Schnitt trifft gerade das Vorderende des Auges. Vergr. 1000:1.

breit; langsam nehmen sie gegen die birnförmige Anschwellung an Breite ab, bis sie schließlich unmerklich in sie eingehen.

Eine dieser vorspringenden Wände befindet sich in der Medianebene des Tieres; die übrigen zwei rufen bei der Betrachtung des Tieres von oben (vom Rücken) den Eindruck hervor, als ob sie in der frontalen Längsebene liegen.

Bei den übrigen Branchiopoden entspringen von der centralen Partie des Pigments offenbar vier solche Wände. Durch diese Wände wird die Teilung des Auges bei *Artemia* in drei, bei den übrigen Phyllopoden in vier Partien hervorgerufen.

Von den früheren Autoren (Zograff 1904, Nowikoff 1906) wird das Frontalauge der Phyllopoden als aus vier Partien zusammengesetzt beschrieben; eine Beschreibung, welche nach den äußeren morphologischen Verhältnissen zutreffend erscheint. In Wirklichkeit dürfte es

sich jedoch mehr um eine Teilung nur der Retinazellen handeln, welche durch die Bildung der vorspringenden Wände von den Pigmentzellen hervorgerufen wird. Daß es sich jedoch um keine wirkliche Zusammensetzung des Auges aus drei Teilen handelt, geht daraus hervor, daß die Pigmentzellen nur zwei an der Zahl sind.

Durch die drei von den Pigmentzellen vorspringenden Wände werden bei *Artemia* drei rinnenförmige Vertiefungen (Becher) gebildet, in welchen die sogenannten Retinazellen verteilt sind. Diese Retinazellen umhüllen nur den verjüngten Teil der Pigmentzellen; die birnförmige Anschwellung der letzteren liegt außerhalb der Retinazellen,

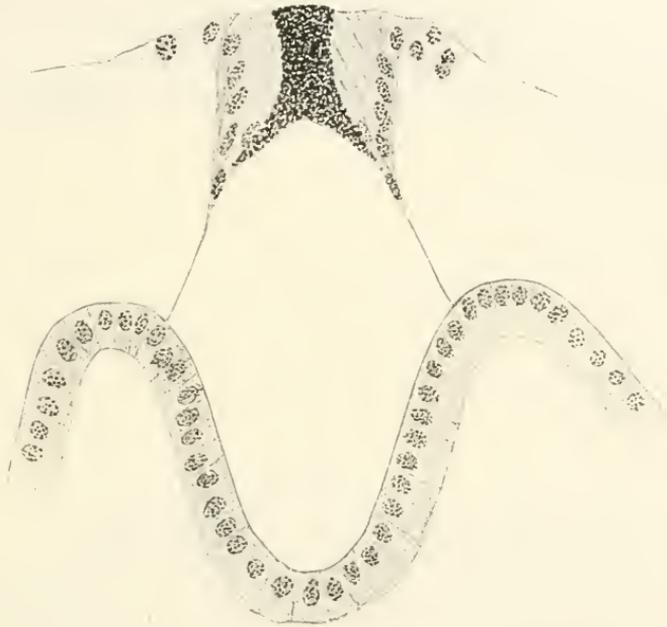


Fig. 2. *Artemia salina*. Frontaler Längsschnitt durch das Vorderende des Tieres. Gezeichnet wurde das Medianauge und die beiden Ausbuchtungen des Darmes (Leberlappen). Das Auge steht mit den Leberlappen durch zwei dünne Stränge in Verbindung, die bei einer flüchtigen Betrachtung zwei Nervi optici vortäuschen. 250 : 1.

daher wird sie nicht von ihnen eingehüllt. Bei den jüngeren Tieren steht sie in unmittelbarer Berührung mit den Zellen des Gehirns.

Mit der Struktur und der Anordnung dieser Zellen hat sich in der letzten Zeit Nowikoff befaßt, dessen Darstellung ich nur bestätigen kann; daher werde ich nicht länger dabei verweilen. Ich möchte jedoch hier auf folgende Umstände aufmerksam machen. Erstens sind in der Augenrinne, die der Bauchseite zugekehrt ist, keine Retinazellen zu sehen, wenigstens weisen die in dieser Rinne eingeschlossenen Zellen mit kleinen Ausnahmen, keine für die Retinazellen charakteristische

Struktur auf. Zweitens stehen von allen Retinazellen, die sich in den beiden übrigen dem Rücken zugekehrten Rinnen befinden, nur einige in unmittelbarer Berührung mit der Oberfläche des Tieres und können daher unmittelbar die Lichtstrahlen empfangen. Alle übrigen Zellen liegen hingegen in den tieferen Schichten. Daher werden sie kaum eine mit dem Sehen verbundene Funktion verrichten können. Auch die übrige Struktur des Medianauges spricht nicht besonders zugunsten der Annahme, daß wir es hier mit einem lichtempfangenden Organ zu tun haben, das sich noch in Funktion befindet. Bei den erwachsenen Tieren habe ich mit Sicherheit keinen Nervus opticus feststellen können. Auf frontalen Längsschnitten sind zwar zwei Stränge zu sehen, die rechts und links von den Retinazellen ausgehen und an Nervi optici erinnern. Die sorgfältigeren Beobachtungen belehren uns jedoch, daß es sich hier um die Querschnitte von Scheidewänden handelt, die zwischen den Retinazellen des Auges und den Leberlappen des Darmes ausgespannt sind. In der Tat gehen die vermeintlichen Nervi optici nicht zum Gehirn, sondern zu den Leberlappen hin, mit deren Oberfläche sie in einer innigen Berührung stehen (Fig. 2).

Daß es sich ferner um keine Stränge, sondern um Querschnitte von Wänden handelt, geht noch daraus hervor, daß wir auf den Präparaten diese »Stränge« in vielen Schnitten sehen können, sogar in solchen Schnitten, die das Auge nicht mehr treffen. In solchen Fällen gehen die Stränge von der inneren Fläche des Epithels aus. Diese Scheidewände stehen offenbar nur in Berührung mit der Oberfläche des Medianauges, setzen sich jedoch nach oben und unten über das Auge fort.

Das Medianauge bei *Artemia* befindet sich offenbar in Rückbildung. Dadurch läßt sich vielleicht der Umstand erklären, daß der größte Teil der Retinazellen nicht die Oberfläche des Kopfes erreichen. Zugunsten dieser Annahme ließe sich auch der Umstand heranziehen, daß das Medianauge der alten Tiere merklich kleiner ist als bei jungen Tieren. In alten Tieren befindet sich das Medianauge beträchtlich weit vom Gehirn und steht mit ihm in keiner Verbindung.

Bei den Ostracoden scheint das Medianauge noch in Funktion zu sein, da es bei diesen Tieren bedeutend stärker entwickelt ist. Das Licht wird den Retinazellen durch die Vermittlung von Linsen zugeleitet. Außerdem steht dieses Auge nach Nowikoff (1908) mit dem Gehirn durch zwei starke Stränge (Nervi optici) in Verbindung.

Entwicklung des Medianauges bei *Artemia*.

Die Anlage dieses Auges erfolgt verhältnismäßig äußerst frühzeitig, etwa um die Zeit, in welcher auch die Bildung des Gehirns beginnt, — unmittelbar nach der Bildung des Urdarmes. Die ganze Larve,

die noch nicht aus dem Ei ausgeschlüpft ist, weist um diese Zeit eine birnförmige Gestalt auf. Sie ist außerdem schwach dorsoventral abgeplattet. Das äußere Epithel ist einschichtig; seine Zellen werden nur durch die Kerne markiert, die unregelmäßig verteilt sind. Zellgrenzen

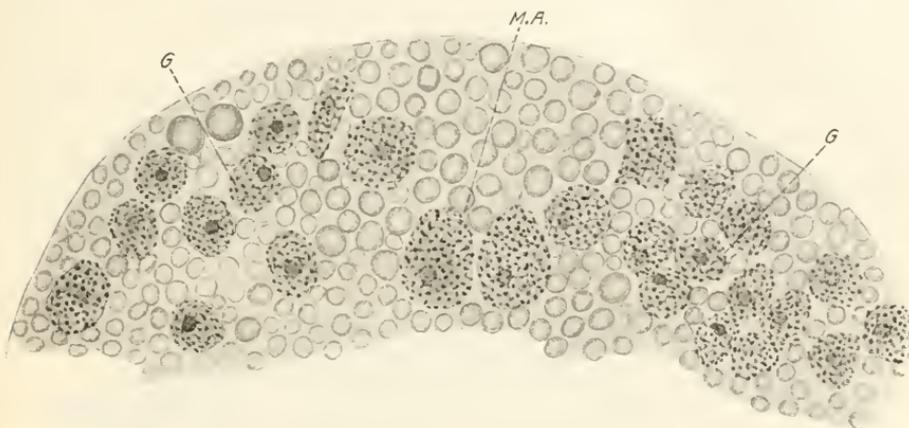


Fig. 3. *Artemia salina*. Frontaler Längsschnitt durch das Vorderende eines jungen Embryos. Das Medianauge ist bereits durch eine schwache Einsenkung der Zellkerne angelegt (M.A.). Das Gehirn ist ebenfalls als zwei stärkere Anhäufungen der Epithelkerne angelegt (G). 1000 : 1.

sind in den meisten Fällen noch nicht gebildet. Die vorderen Extremitäten sind in Form kleiner Epithelfalten bereits angelegt. Der ganze Embryo ist von größeren und kleineren Dotterkugeln erfüllt, die gleich-

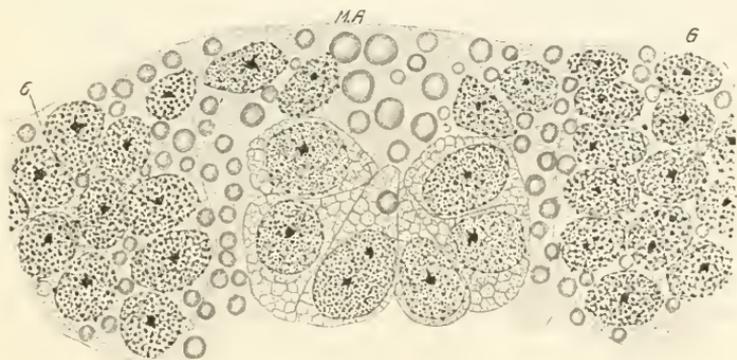


Fig. 4. *Artemia salina*. Frontaler Längsschnitt durch das Vorderende eines jungen Embryos. Die Entwicklung des Medianauges, sowie des Gehirnes ist weiter vorgeschritten. Das Medianauge ist in Form einer verhältnismäßig starken Einbuchtung des Epithels zu sehen (M.A.). Das Gehirn tritt uns als zwei starke Kernanhäufungen entgegen. 800 : 1.

mäßig um die Zellkerne verteilt sind, oder besser, letztere zwischen den Dotterkugeln zerstreut sind. Auf frontalen Längsschnitten sieht man, daß die Kerne des Epithels auch am vorderen Kopfende einschichtig (in einer Reihe) angeordnet sind.

Bald darauf beginnt eine Einsenkung der Epithelzellkerne an dem vorderen Kopfe, indem sie sich von der Oberfläche des Embryos zurückziehen und etwas in die Tiefe rücken. Dadurch erfolgt die erste Anlage des Medianauges. Gleichzeitig hiermit beginnt in der Nähe der Augenanlage, rechts und links von ihr, eine lebhaft Vermehrung der Epithelkerne, wodurch zwei kleine Kernhaufen zustande kommen, welche die erste Anlage des Gehirns darstellen. In Fig. 3 ist das Vorderende eines jungen Embryos gezeichnet. Die Anlage des Medianauges ist durch die Zurückziehung der Epithelkerne von der Oberfläche des Embryos gekennzeichnet; die inneren zwei Kerne zeichnen sich durch ihre bedeutendere Größe aus. Da sie später zu den Kernen der Pigmentzellen werden, werde ich sie im Laufe meiner weiteren Darstellung

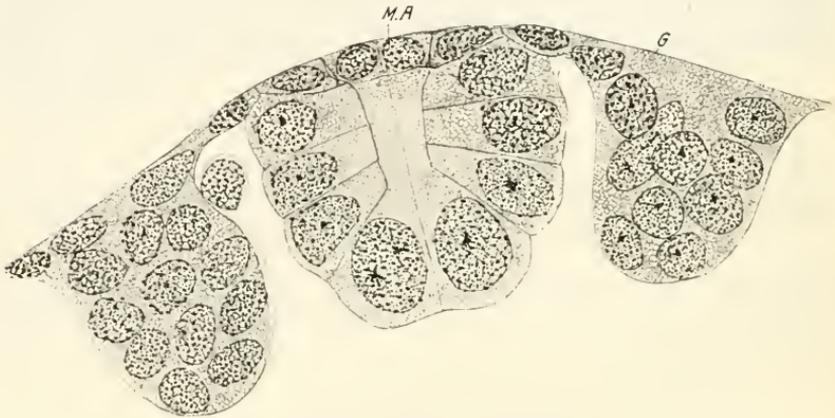


Fig. 5. *Artemia salina*. Wie in der vorhergehenden Figur. Die Entwicklung des Auges ist nur etwas weiter vorgeschritten. 800:1.

als Pigmentzellkerne bezeichnen. Auch die Anlage des Gehirns in Form zweier Kernanhäufungen auf den beiden Seiten der Augenanlage ist auf der Zeichnung zu sehen. Das Plasma selbst ist von vielen Dotterkugeln erfüllt. Die Zellkerne sind von einer ovalen oder runden Gestalt; nicht selten sind darunter auch gelappte Kerne zu sehen. Das Chromatin ist in Form kleinerer Körnchen gleichmäßig im Kern auf einem achromatischen Liningerüst verteilt.

In einem nächstfolgenden Stadium haben die Kerne der Augenanlage eine stärkere Einsenkung erfahren, wobei sie auch an Zahl zugenommen haben. Gleichzeitig hiermit erfolgt auch die Differenzierung der Epithelzellen um die inneren Kerne der Augenanlage, was durch das Auftreten von Zellgrenzen zwischen den Kernen hervorgerufen wird. Die äußeren Epithelkerne, sowie die Kerne der Gehirnanlage liegen jedoch noch immer in einem gleichmäßig strukturierten Plasma (Fig. 4). Die Pigmentzellen zeichnen sich dadurch aus, daß ihre

Plasmapartie nach außen stärker ausgezogen ist, so daß sie fast in gleicher Höhe liegen, wie die äußeren (übrigen) Zellen.

Die Schließung dieser grubchenförmigen Augenanlage erfolgt jedoch nicht durch eine Annäherung seiner Ränder, sondern durch Einschleichen von Zellkernen des benachbarten Epithels, welche nach außen von der Augenanlage eine ununterbrochene Epithelschicht zustande bringen, welche letztere die Augeneinsenkung überzieht. Es erfolgt also keine Abschnürung der Augenanlage vom Epithel, daher wird auch keine geschlossene Blase gebildet. Durch diese eigentümliche Lösung der Augenanlage von der Epithelschicht bewahrt sie auch weiter



Fig. 6. *Artemia salina*. Wie in der vorhergehenden Figur. Die Anlage des Medianauges ist nach außen von einer Kernschicht abgeschlossen. Die Bildung des Pigments hat bereits begonnen. (M.A.), Medianauge; (G), Gehirn; (D), Darm. 1000 : 1.

ihre becherförmige Gestalt auf (Fig. 5.) Die über sie ziehenden Zellkerne bilden entweder eine regelmäßige Schicht, oder es verlängern sich einige von ihnen und dringen ziemlich tief in die Augenanlage ein (Fig. 6).

Gleichzeitig mit der Überdeckung der Augenanlage durch die äußere Epithelschicht, oder etwas später beginnt die Bildung der Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen. Sie erfolgt auf dieselbe Weise, wie dies für Mollusken von Diestaso (1908) für das Auge der Decapoden und Phyllopoden von Moroff (1912) und für das Auge der Wirbeltiere von Scily (1911) angegeben wurde, d. h. durch Umwandlung von aus dem Kerne ausgetretenen Chromidien; daher werde ich keine Worte

mehr darüber verlieren. Die Pigmentkörnchen erfahren eine stärkere Anhäufung in demjenigen Teil des Plasmas der Pigmentzellen, das sich nach vorn zwischen die Zellen der Retinazellen einschiebt (Fig. 6, 7).

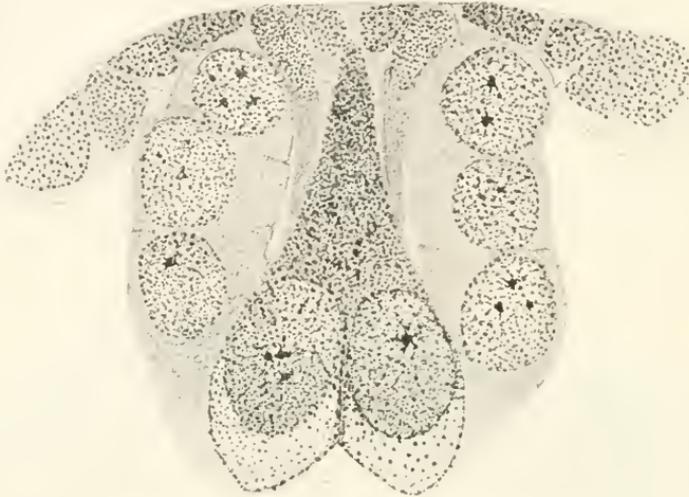


Fig. 7. *Artemia salina*. Frontaler Längsschnitt durch das Medianauge eines jungen Tieres. Die Pigmentbildung ist weiter vorgeschritten. Die übrigen Zellen haben noch immer ihren epithelialen Charakter bewahrt. 1200:1.

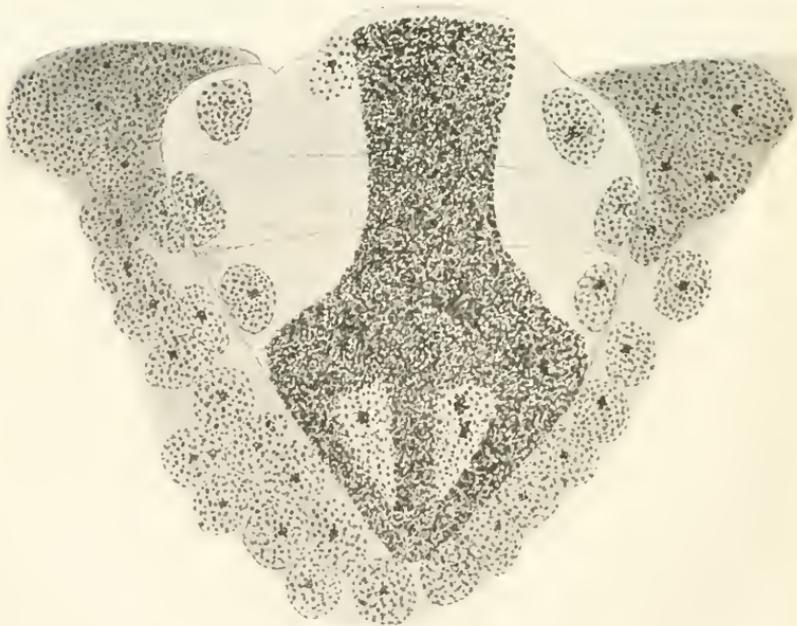


Fig. 8. *Artemia salina*. Frontaler Längsschnitt durch das Medianauge eines älteren Tieres. Die Differenzierung der einzelnen Bestandteile des Auges ist weit vorgeschritten. Der Schnitt geht durch die beiden Kerne der Pigmentzellen. 1000:1.

Bald erreichen die Pigmentkörnchen die Oberfläche des Kopfes (Figur 1—2, 8—9). Gleichzeitig hiermit nimmt das ganze Auge sehr beträchtlich an Größe zu. Besonders schwillt der verdickte Teil der Pigmentzellen sehr stark an und tritt aus der Reihe der Retinazellen heraus. In den älteren Stadien umhüllen letztere nur den verjüngten Halsteil der Pigmentzellen. Der kolbenförmig angeschwollene Teil steckt hingegen im Gehirn und befindet sich in einer unmittelbaren Berührung mit seinen Zellkernen.

Nach vorn dehnen sich die Pigmentkörnchen bis zur Oberfläche des Tieres aus und kommen in eine direkte Berührung mit ihr, wodurch

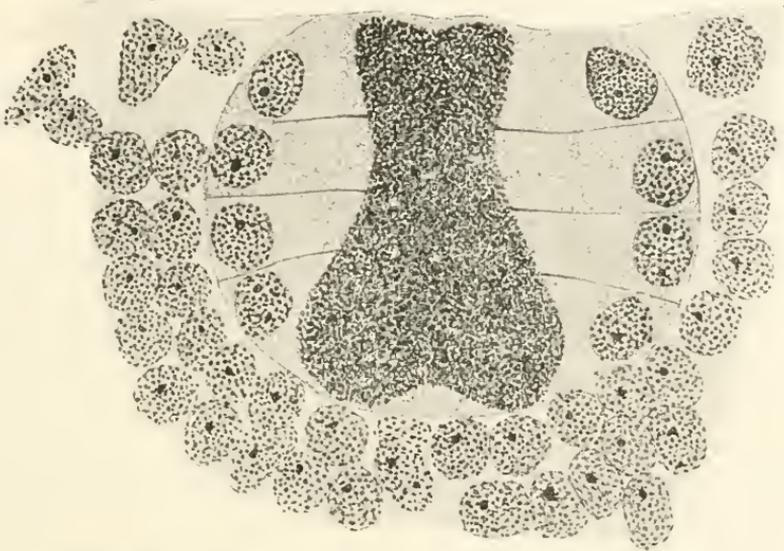


Fig. 9. *Artemia salina*. Wie in der vorhergehenden Figur, nur daß der Schnitt oberflächlicher, dem Rücken zu, das Auge trifft. 1000:1.

das Auge bei der Beobachtung des jungen Tieres sogar mit einer schwachen Lupe leicht am Kopfe wahrgenommen werden kann. Es erfolgt also eine starke Vergrößerung der Pigmentzellen, indem sie allmählich das Innere der Augenanlage ausfüllen und das Auseinanderdrängen der Retinazellen veranlassen. Da gleichzeitig damit auch eine lebhafte Bildung von Pigmentkörnchen stattfindet, so wird das Heranwachsen der Pigmentzellen selbst dadurch ziemlich stark verhüllt, und es kommt mehr erstere Erscheinung zur Geltung.

Fig. 8 stellt einen frontalen Längsschnitt durch das Medianauge eines jungen Tieres dar. Der Schnitt geht genau durch die Mitte der Pigmentzellen und trifft genau ihre Kerne, welche allseitig vom Pigment umhüllt sind. Auf dem Schnitt weist die Pigmentmasse die Form einer Flasche auf. Fig. 9 stellt ebenfalls einen Frontallängsschnitt durch das

Medianauge dar, der aber mehr oberflächlich, gegen den Rücken hin, das Auge trifft. Aus diesen Figuren kann man die Lage der Retina- und Pigmentzellen zueinander, sowie zu dem übrigen Gehirn ersehen. Um diese Zeit oder etwas später erfolgt auch die Bildung der drei vorspringenden Wände der Pigmentzellen, welche sich zwischen die Retinazellen einschieben und ihre Teilung in drei Partien herbeiführen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung erfolgt die Differenzierung der definitiven Retinazellen, worüber ich mich jedoch nicht länger aufhalten werde, da sie von keiner Bedeutung für die in diesem Aufsatz aufgeworfene Frage über die

Phylogenetische Bedeutung des Frontal Auges bei Crustaceen

ist. Wie bereits in der Einleitung dieses Aufsatzes hervorgehoben wurde, wird das Medianauge dieser Arthropodengruppe von einem paarigen Scheitelauge abgeleitet. Solche Scheiteläugen sind bei den recenten Crustaceen nicht bekannt. Eine allgemeinere Verbreitung finden sie bei den meisten Rotarien. Außerdem begegnet man ihnen bei vielen niederen Würmern und vor allem bei den Larven derselben (*Trochophora*-Larve). Da man annimmt, daß die Crustaceen von wurmähnlichen Vorfahren abstammen, wovon neben den vielen übereinstimmenden anatomischen Verhältnissen bei den erwachsenen Tieren noch die große Ähnlichkeit in den ersten Entwicklungsstadien der Crustaceen und der *Trochophora*-Larve zeugen sollen, so hat man auch das Medianauge der heutigen Crustaceen von solchen Scheiteläugen abgeleitet. Da die Anatomie und die Histologie dieses Auges, soweit mir die Literatur bekannt ist, nicht studiert worden ist, sind auch keine anatomischen und histologischen Daten zur Unterstützung dieser Ansicht herangezogen worden. Als einziger Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme wird, wie bereits weiter oben erwähnt, nur die äußere x-förmige Gestalt des Medianauges angegeben. Diese Gestalt soll darauf hindeuten, daß der Verschmelzungsprozeß noch nicht seinen Abschluß gefunden hat.

Wenn also beim erwachsenen Tiere Anzeichen am Medianauge existieren, welche auf die Art und Weise seiner Entstehung (Phylogenie) hindeuten, so ist um so mehr die Erwartung berechtigt, daß diese Anzeichen während der Embryonalentwicklung dieses Organs noch deutlicher zutage treten werden. Diese Anzeichen werden sich etwa in der Weise äußern, daß zuerst zwei selbständige Augen angelegt werden, welche im Laufe der weiteren Entwicklung sich dicht aneinander nähern und eventuell miteinander verschmelzen werden.

Wie aus der im vorstehenden dargestellten Entwicklung dieses Auges hervorgeht, gibt uns die Embryologie keine Anhaltspunkte für

die Richtigkeit dieser Annahme. Wir haben gesehen, daß dieses Organ gleich von Anfang an der Spitze des Kopfes in Form einer Epithel-einsenkung als einheitliches Gebilde angelegt wird. Aus der Entwicklungsgeschichte sehen wir ferner, daß die die Einsenkung zusammensetzenden Zellen ziemlich gleichartig aussehen. Nur die zwei sich an seinem Grunde befindenden Kerne (Zellen) zeichnen sich durch ihre etwas beträchtlichere Größe aus.

Wenn wir also auf dem Standpunkt stehen, daß die Embryonalentwicklung eines Organismus bzw. Organs eine kurze Wiederholung seiner Stammesgeschichte ist, so müssen wir auch für das Medianauge der Crustaceen annehmen, daß es bei den Vorfahren der jetzigen Crustaceen als ein grübchen- bzw. bläschenförmiges Organ funktioniert haben wird, welches zwar als Sinnesorgan, aber nicht speziell als Licht perzipierendes Organ zu deuten wäre.

Bei manchen niederen Tieren, bzw. bei deren Larven, existiert ebenfalls ein Organ von einer grübchenförmigen Gestalt, das als Statoblast funktioniert. Es wäre nun wohl möglich, daß auch das Medianauge bei den Vorfahren der jetzigen Crustaceen ebenfalls als Statoblast funktioniert haben könnte, worauf eben seine Anlage in Form eines Bläschens hindeutet. Die einfachen Augen (Ocellen) bei den Insekten werden ebenfalls als grubenförmige Vertiefungen des Epithels angelegt. Ihre weitere Entwicklung spielt sich jedoch so verschieden von der Entwicklung des Medianauges der Crustaceen ab, daß man auch von diesem Standpunkt aus keine Homologie derselben verteidigen kann.

In dem Medianauge der Crustaceen haben wir mit einem sehr primitiven Organ zu tun, worauf seine äußerst frühzeitige Anlage hindeutet. Wie wir aus der vorhergehenden Darstellung ersehen können, erfolgt seine Anlage gleichzeitig mit der Anlage des Gehirns. Da dieses Auge während der Embryonalentwicklung viel früher als das Facettenauge angelegt wird, so können wir auch mit vollem Recht annehmen, daß es auch stammesgeschichtlich älter als jenes ist. Wir können ihm daher eine größere Bedeutung bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Crustaceen und den übrigen Gruppen der Arthropoden einräumen.

Im Gegensatz zu den übrigen Forschern, welche auf Grund des Tracheensystems eine nähere Verwandtschaft zwischen Insekten und Arachnoideen annehmen, verteidigt Hesse die Idee, daß eine nähere Verwandtschaft zwischen Crustaceen und Insekten, als zwischen letzt-erwähnter Gruppe und Arachnoideen existiert. Zu dieser Ansicht sieht er sich durch die große Ähnlichkeit, welche im Bau des Facettenauges in der Insekten- und Crustaceengruppe existiert, veranlaßt. Für das Tracheensystem der Insekten und Arachnoideen nimmt er hingegen eine

selbständige Bildung an, die in den beiden Gruppen unabhängig voneinander vor sich gegangen ist.

Auf Grund meiner Resultate über die Entwicklung des Facettenauges bei Crustaceen, die ich in meinen soeben erschienenen cyto-histogenetischen Studien dargelegt habe, habe ich mich veranlaßt gesehen, für das Facettenauge der Crustaceen einerseits und für die Insekten andererseits eine selbständige Bildung anzunehmen. Die weitgehende Ähnlichkeit, welche im Bau dieses Organs bei den beiden Arthropodengruppen existiert, habe ich auf eine Konvergenzzüchtung zurückgeführt. Damit habe ich der Hauptstütze, worauf Hesse seine Annahme baut, daß die Insekten mehr verwandtschaftliche Beziehungen zu den Crustaceen als zu den Arachnoideen aufweisen, den Boden entzogen.

Wir kennen ferner keine Insektenabteilung, in welcher ein Medianauge vorkommt. Allerdings sind auch viele Repräsentanten der Crustaceen vorhanden, bei denen das Medianauge ebenfalls fehlt. Wir müssen jedoch gleich hervorheben, daß dieses Auge auch bei diesen Crustaceen embryonal angelegt wird, um nachher bei der weiteren Embryonalentwicklung rückgebildet zu werden. Da es sich um ein sehr altes Organ handelt, wäre es von Interesse, festzustellen, ob es nicht auch bei den Insekten embryonal angelegt wird.

Ich bin der Ansicht, daß sich die Crustaceen und die Insekten viel früher von ihrer gemeinsamen Stammform abgezweigt haben, als dies bei den Insekten und den Arachnoideen der Fall gewesen ist. Die Vorfahren der Insekten werden möglicherweise kein dem Medianauge der Crustaceen homologes Organ besessen haben; daher wird auch seine embryonale Anlage ausbleiben. Die Entwicklungsgeschichte könnte uns hier Aufschlüsse geben.

Vorliegende Untersuchungen habe ich im Bakteriologischen Institut in Sofia ausgeführt. Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle dem Leiter des Instituts, Dr. M. Iwanoff, für die Unterstützung, die er mir während meiner Untersuchung in jeder Hinsicht zuteil werden ließ, auch hier bestens zu danken.

Sofia, März 1912.

Literaturverzeichnis.

- Claus, C. (1863), Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus coneriformis*. Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Bd. 18. Sonderdruck.
- (1886). Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. Arb. aus d. Zool. Institut Wien. Bd. 6. S. 276—370 mit 12 Taf.
- Grenacher, H. (1879). Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
- Grobben, K. 1879, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris* zugleich

- ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arbeit d. Zool. Institut Wien. Bd. 2. S. 203—268. T. 11—17.
- Hatscheck, B. (1888), Lehrbuch der Zoologie. Erste Lieferung. Jena 1888.
- Hentschel, E. (1899), Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen Zool. Jahrb. Abt. für Anatomie Bd. 12. S. 509—534. T. 26—27.
- Hesse, R. (1899), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindungen bei niederen Tieren. V die Augen der polychaeten Annaliden. Z. f. Wiss. Zool. Bd. 65. S. 446—516. T. 22—26.
- (1901), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren VII. Von den Arthropodenaugen. Z. f. W. Z. Bd. 70 S. 347—473. T. 16—21.
- Moroff, Th. (1911), Über die Entwicklung des Facettenauges bei Crustaceen. Biol. Zentralblatt Bd. 31. S. 144—150.
- (1912), Cyto-Histogenetische Studien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 34. S. 473—620, T. 29—41.
- Nowikoff, M. (1905a), Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis*, Z. f. Wiss. Zool. Bd. 77. S. 551—619. T. 19—22.
- (1905b), Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Ebendort Bd. 79. S. 432—464. Taf. 22—23.
- (1906), Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane bei *Artemia salina*. Ebendort Bd. 81. S. 691—698. T. 30.
- (1908), Über den Bau des Medianauges bei Ostracoden. Z. f. W. Zool. Bd. 91. S. 81—92. T. 4.
- Redikorzew, W. (1900), Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Ebendort Bd. 68. S. 581—624. T. 39—40.
- Scily, A. von (1911), Über die Entstehung des melanotischen Pigments im Auge der Wirbeltierembryonen und in Chorioidealsarkomen. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 77 I. Abt. S. 87—153. Taf. 3—7.
- Zograf, N. v. (1904), Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.

4. Über chromatophile Körperchen (Parachromosomen) in den Kernen der Eimutterzellen von *Ascaris megalocéphala*.

Von Prof. Dr. Otto Zacharias, Plön.

(Mit 1 Figur.)

eingeg. 20. Mai 1912.

Die noch unreifen Eier (von Keulenform), welche sich im untersten Abschnitte des Eileiters — in dessen sogenannter Wachstumszone — beim Pferdespulwurm vorfinden, sind entwicklungsgeschichtlich den Samenmutterzellen vergleichbar und können daher (nach dem Vorgehen von O. Hertwig) als Eimutterzellen (Ovocyten: Boveri) bezeichnet werden. Ein derartiges Gebilde ist in beistehender Figur (bei *a*) veranschaulicht. Das dünnere Ende ist der Rhachis zugekehrt, das dickere schmiegt sich dem Epithel des Eileiters an. Der Kern ist von ovaler Gestalt und befindet sich stets in der distalen Partie des Eikörpers. Das Ovoplasma enthält die Gouttelettes homogènes (van Benedens) in großer Anzahl und dazwischen die bekannten stark lichtbrechenden Stäbchen, Brocken und Körnchen, die an in Balsam montierten Präparaten nicht mehr deutlich zu sehen sind; an frischen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Moroff Theodor

Artikel/Article: [Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei Crustaceen. 11-25](#)