

Über einige neuere Fortschritte in der Anatomie und Physiologie der Arthropodenaugen.

Von

Dr. SIGMUND FUCHS,

Assistenten am physiologischen Institute der Universität Wien.

Das Sehorgan der Arthropoden hat seit den Untersuchungen JOHANNES MÜLLERS, die in dessen tiefsinnigem Buche „*Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes*“¹ niedergelegt sind, immer eine große Anziehung auf die Forscher im weiten Gebiete der vergleichenden Anatomie und Physiologie ausgeübt. Und in der That war auch der Umstand, daß an ein und demselben Individuum zweierlei Organe nebeneinander bestehen, die zweifellos derselben Funktion dienen, im anatomischen Baue aber eine so fundamentale Verschiedenheit zeigen, wie die am Kopfe einer ganzen Reihe von Arthropoden gleichzeitig und in nächster Nähe voneinander vorhandenen einfachen und zusammengesetzten Augen, wohl danach angethan, das Nachdenken der Beobachter anzuregen. MÜLLER selbst hatte die morphologischen Beziehungen der beiden Augentypen zu einander nur sehr kurz behandelt. Er sagt darüber: „Der Übergang der einfachen Augen in zusammengesetzte ist in den zu einem scheinbar zusammengesetzten Auge gehäuften einzelnen körnigen Augen der Asseln und Polypoden nicht zu verkennen.“ Der Schwerpunkt der von ihm aus der Fülle seiner anatomischen Befunde gezogenen Deduktionen lag vielmehr auf physiologischem Gebiete, in der von ihm aufgestellten „Theorie des musivischen Sehens“ mittelst der zu-

¹ Leipzig 1826.

sammengesetzten Augen und der Lehre von dem durch dieselben entworfenen aufrechten Netzhautbilde. Die Schicksale dieser Theorie waren, wie GRENACHER in seinem großen Werke¹ mit unübertrefflicher Genauigkeit geschildert hat, sehr wechselvolle. Anfangs allgemein anerkannt, fand sie bald von den verschiedensten Seiten her Widerspruch, und es hatte schliesslich den Anschein, als ob ihr Urheber selbst sie endgültig verlassen hätte. Von morphologischer Seite her wurde in der Folge erst durch GRENACHER ein großer Fortschritt angebahnt. Er konnte auf Grund seiner ausgedehnten und erfolgreichen Untersuchungen über die einfachen und zusammengesetzten Augen der Arthropoden zeigen, daß das Stemma der Insekten-imagines einer Einzelfazette des zusammengesetzten Auges homolog ist, oder daß, phylogenetisch ausgedrückt, Vermehrung der Zahl der Einzelaugen, nähere Aggregierung derselben unter leichter Umformung der Elemente zum Fazettenauge hinüberleite. Aber auch die physiologischen Konsequenzen seiner anatomischen Untersuchungen hat GRENACHER in eingehender Weise gezogen. Aus denselben hatte sich als eines der wichtigsten Resultate ergeben, daß das konstanteste Element des eigentlich nervösen, lichtperzipierenden Apparates in den verschiedenen Formen des Arthropodenauges durch die Stäbchenbildungen repräsentiert werde. Mit Rücksicht auf die Lage der letzteren war er dann zu der Überzeugung gelangt, daß die von GOTTSCHKE zuerst aufgestellte Theorie von den durch das Fazettenauge entworfenen zahlreichen umgekehrten Einzelbildchen unhaltbar sei, und daß die anatomischen Verhältnisse durchaus für die MÜLLERSche Theorie sprächen. Fast gleichzeitig mit ihm war SIGM. EXNER² auf Grund einer eingehenden optischen Untersuchung des Hydrophilusauges ebenfalls zur MÜLLERSchen Theorie zurückgekehrt. Aber noch immer war die Funktionsweise des dioptrischen Apparates dieser fazettierten Augen nicht völlig klar. Da wurde vor mehreren Jahren

¹ GRENACHER, *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Krustaceen*, Göttingen 1879; dieser ausführlichen Publikation waren in den Jahren 1874 und 1877 zwei kürzere Mitteilungen vorausgegangen.

² S. EXNER, *Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges*. *Sitzungsber. d. Wien. Akad.* LXXII., 3. Abtl. 1875.

wieder EXNER¹ zuerst auf die Thatsache geführt, daß ein Zylinder, dessen Brechungsindex von der Axe nach der Peripherie hin zu- oder abnimmt, trotz seiner ebenen Endflächen für ein der Axe paralleles Strahlenbündel wie eine Linse wirkt. Er hat solche Gebilde deshalb auch als „Linsenzyylinder“ bezeichnet. In seiner grundlegenden Abhandlung „Das Netzhautbild des Insektenauges“² konnte er dann zeigen, daß solche Linsenzyylinder, und zwar jene, bei welchen der Brechungsindex mit zunehmender Entfernung von der Axe kontinuierlich abnimmt, im Fazettenauge eine große Rolle spielen und gewisse optische Effekte bedingen, welche durch Linsen nicht zu erzielen wären. Auf Grund dieser Ergebnisse gelang es ihm jetzt, die Dioptrik des Auges von *Lampyrus splendidula* völlig einwurfsfrei zu begründen. Im darauf folgenden Jahre hat er dann seine Untersuchungen auf eine große Reihe anderer Insekten und Krebse ausgedehnt und die Ergebnisse derselben, die in einer reichen Fülle neuer Thatsachen bestanden, in einer Monographie³ niedergelegt, mit deren Inhalte wir uns zunächst beschäftigen wollen.

Die zusammengesetzten Augen lassen sich nach E.s Erfahrungen bezüglich ihrer optischen Wirkung in drei Typen teilen; alle entwerfen ein aufrechtes Netzhautbild, aber in verschiedener Weise; zwei dieser Typen wirken dioptrisch, eine hauptsächlich katoptrisch. Die Netzhautbilder der beiden ersten Typen, von denen zunächst die Rede sein soll, werden ihrer Entstehungsweise nach als Appositionsbild und als Superpositionsbild unterschieden. Zum Studium des ersten dioptrischen Typus wählte Verfasser das Auge eines Krebses, des Schwertschwanzes (*Limulus*). Der lichtbrechende Apparat besteht hier aus wenig gewölbten Kornealfazetten, von welchen nach rückwärts zahlreiche mit diesen innig verwachsene Zapfen aus Chitinsubstanz in die Tiefe ragen; diese letzteren entsprechen jedenfalls funktionell, wenn auch nicht morphologisch, den Krystallkegeln vieler anderer Arthropodenaugen. Kornea und Krystallkegel werden von E. als Fazettenglied bezeichnet.

¹ S. EXNER, Über Zylinder, welche optische Bilder entwerfen. *Pflügers Arch.* XXXVIII., S. 274 und Nachtrag XXXIX., S. 244.

² S. EXNER, *Sitzungsber. d. Wien. Akad.* XCVIII., 3. Abtl. 1889.

³ S. EXNER, *Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten.* Leipzig und Wien. Franz Deuticke. 1891.

Jeder solche Kegel ist rückwärts abgestutzt, manchmal sogar mit einer leicht konkaven Endfläche versehen. Das Ganze besteht, wie schon GRENACHER abbildet, aus Lamellen, welche sich aufsen der äufseren Oberfläche, in der Tiefe aber mehr und mehr der inneren, zapfenbildenden Oberfläche anschließen. Dabei heben sich gewisse Schichten durch ihr optisches Verhalten von ihrer Umgebung ab, eine oberflächliche, welche aber schon deutliche Zapfen zeigt, und eine wahrscheinlich in jedem Kegel enthaltene, aber nicht überall gleich distinkte, mit den Chitinlamellen nicht parallele Schichte, welche einen Kegelmantel von dem Kegellinnern trennt. Die Axen der Kegel stehen nur in der Gegend des vorderen Augenpoles senkrecht zur Hornhautoberfläche; peripheriewärts gewinnen sie eine immer stärkere Neigung, so dafs der Winkel zwischen Kegelaxe und Hornhaut von einem Rechten bis um 40° und noch mehr abweichen kann. Der Kegel ist, abgesehen von seiner Spitzenfläche, völlig in schwarzes Pigment gehüllt; der letzteren gegenüber befindet sich in einer Entfernung von etwa 0,04 mm das Netzhautelement, die Retinula, mit dem am Querschnitte sternförmigen Rhabdom. Auch die Retinula ist noch von Pigment umgeben, welches fast kontinuierlich in jenes der Kegel übergeht. Die dioptrische Wirkung dieses Apparates ergab sich nun in folgender Weise. Wurde die vordere Fläche desselben mit Luft in Berührung gelassen, während die Mantelfläche der Kegel und deren Spitzenfläche in Glycerin vom Brechungsindex des Käferblutes ($n = 1,346$) lag, so ergab sich bei mikroskopischer Betrachtung, dafs das Bild äufserer Objekte, deren Strahlen parallel waren, in der Spitzenfläche der Kegel oder etwas hinter derselben lag; natürlich gilt dies nur für jene Kegel, deren Axen nahezu parallel der Mikroskopaxe waren; an den Mantelflächen dieser Kegel trat nirgends Licht aus. Anders verhielt es sich mit jenen Kegeln, welche schief standen; an diesen sah man eine in der Mantelfläche oder in deren Nähe gelegene Brennlinie. Aus alledem ergibt sich, dafs ein Kegel des Limulusauges, von der Kornealoberfläche bis an die Spitzenfläche gerechnet, ein dioptrischer Apparat ist, der hauptsächlich als Linsenzylinder von der Länge seiner Brennweite wirkt. Das von ihm entworfene Bild eines 150 cm vom Auge entfernten, 22 cm messenden Objektes ist 0,043 mm grofs. Von Bedeutung ist noch, dafs die von zwei diskreten

Lichtpunkten herkommenden Strahlenkegel nach der Brechung meist konvergent waren, manchmal parallel zu sein schienen, nie aber divergierten. Weiter ergab sich, daß von den aus verschiedenen Richtungen auf die Kornealfläche eines Kegels auffallenden Lichtstrahlen nur jener Teil die Spitzenfläche passierte, welcher vor dem Eintritte in das Auge einen Lichtkegel gebildet hatte, dessen in der Eintrittsstelle gelegener Spitzenwinkel näherungsweise 8 Winkelgrade hatte; ferner zeigte sich unter Berücksichtigung der Größe des Krümmungsradius der vorderen Hornhautfläche ($= 7,4 \text{ mm}$) und der Entfernung der Kegelbasen voneinander ($= 0,28 \text{ mm}$), daß ein Punkt des Gegenstandes sein Licht zugleich in mehrere Kegel so entsendet, daß es optisch verwertet werden kann. Damit stimmte auch die direkte Beobachtung überein.

Die Schiefstellung der Kegel hat eine wesentliche Erweiterung des Sehfeldes zur Folge, welche nicht unbeträchtlich über das Maß hinausgeht, welches zu erzielen wäre, wenn die Kegel alle ihre Richtung beibehielten und die Kornealoberfläche infolge stärkerer Krümmung überall auf den Kegelaxen senkrecht stünde. Diese Erweiterung beträgt nach rechts und links, sowie nach unten etwa 80 Grade; — nach oben steht eine Lamelle des Körperschildes vor. — Da eine stärkere Wölbung der Hornhautoberfläche bei der Lebensweise der Tiere — sie graben sich nämlich in Sand ein, wobei das gewölbte Körperschild, in welches die gänzlich unbeweglichen Augen eingesetzt sind, die steinigen Massen bei Seite schieben muß — nur eine leichtere Verletzbarkeit des Auges zur Folge hätte, so ergibt sich, wie glücklich die Natur das Problem gelöst hat, ein durch seine Form vor Insulten möglichst geschütztes Auge mit großem Sehfelde herzustellen.

Durch die oben geschilderte optische Trennung des Kegelkerns vom Kegelmantel wird erstens einmal vermieden, daß fremdes, von entlegenen Stellen kommendes Licht das Bild stört, dann aber auch, daß zwischen Strahlen, welche vermöge ihrer Einfallsrichtung die stark brechende Mantelschicht nicht erreichen, sondern durch die Spitzenfläche austreten, und jenen, welche die Mantelschicht durchsetzt haben, keine Mittelstufen vorhanden sind. Die ersteren werden in ihrem ganzen Verlaufe der Kegelaxe zugelenkt, die letzteren schlagen früher oder später, aber niemals erst in der Nähe der Spitzenfläche,

eine ganz andere Richtung ein. Es treten also unter den entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen überall an der Mantelfläche des Kegels die schädlichen Strahlen aus, nur nicht in nächster Nähe der Spitzenfläche. — Nach diesen Auseinandersetzungen über die optische Wirkung der einzelnen Krystallkegel ist es nun auch möglich, die Art ihres Zusammenwirkens, d. h. das durch sie entworfene Netzhautbild zu bestimmen. Nimmt man an, daß die Lichtempfindung erst da stattfindet, wo die Stäbchenbildungen beginnen, welche nach den Ergebnissen GRENACHERS das konstanteste Element im Auge sämtlicher Tiere sind, so ergibt sich, daß infolge der Konvergenz der Hauptstrahlen hinter der Spitzenfläche alle diese und damit auch zum großen Teile die Strahlen der zugehörigen Zerstreuungskreise dem Rhabdom zugeleitet werden. Ist die empfindliche Schicht nicht unendlich dünn und gerade da gelegen, wo sich die Zerstreuungskreise aller Punkte des Elementarsehfeldes decken, oder liegt nicht bei dickerer empfindlicher Schichte die Ebene dieses Zusammenfallens gerade in der Mitte der Dicke, so wird der Axenpunkt jedesmal das Maximum der Erregung erleiden. Das Netzhautbild des Limulus-eyes ist sonach aufrecht und dadurch entstanden, daß die je einem Fazettengliede angehörigen Lichtmassen neben einander die Ebene der Netzhaut treffen (Appositionsbild); die untere Grenze seiner Schärfe ist dadurch gegeben, daß ein Gitter, dessen Stäbe 13 cm dick und ebenso weit voneinander entfernt sind, in einer Entfernung von 1 m noch als Gitter erkannt wird, wobei aber die Grenzen der Stäbe nicht mehr scharf erscheinen. Nun zu den Augen mit Superpositionsbildern, als deren Typus das Auge von *Lampyrus splendula* gelten kann. Die konvexe vordere Korneafläche trägt entsprechend je einem Krystallkegel, welche gleichfalls sämtlich mit der Hornhaut verwachsen sind, eine gekrümmte Fazette, deren Krümmungshalbmesser zwischen 0,09 bis 0,02 mm schwankt. Die Krystallkegel sind auch hier dicht von Pigment umhüllt, mit Ausnahme ihres hinteren Endes, das frei in die sich ihnen anschließende Zellenmasse hineinragt. Die Retina liegt nicht unmittelbar hinter den Spitzenflächen, sondern in beträchtlicherem Abstände von denselben, der etwa das Drei- bis Vierfache der Länge eines Krystallkegels beträgt. Werden als abzubildender Gegenstand zwei Lichtpunkte gewählt und

das Auge in korrekter Montierung (s. o.) unter das Mikroskop gebracht, so sieht man bei Einstellung auf die Ebene des Netzhautbildes natürlich zwei Lichtpunkte. Nähert man jetzt die Fokalebene des Mikroskopes der Kornea, so zeigen sich die optischen Querschnitte der Strahlenbündel, welche bei ihrer Vereinigung die beiden Bildpunkte gaben; und zwar gehört jedem Punkte eine Schar von Strahlen an; jeder dieser Strahlen kommt aus einem Krystallkegel. Bei passender Entfernung der beiden Lichtpunkte sieht man, daß aus der Mehrzahl der beleuchteten Krystallkegel je zwei Strahlen hervorgehen, deren einer dem einen Bildpunkte, der andere dem anderen Bildpunkte zustrebt. Und zwar wird ein vom rechten Objektpunkte in den Krystallkegel eindringender Strahl dem rechten Bildpunkte, ein vom linken Objektpunkte eindringender Strahl in demselben Krystallkegel dem linken Bildpunkte zugelenkt. Diese eigentümliche dioptrische Wirkung des Krystallkegels beruht nun nicht etwa auf Reflexion, sondern auf seiner Linsenzylinderwirkung, welche im großen und ganzen der eines astronomischen Fernrohres entspricht, dessen beide Linsen um die Summe ihrer Brennweiten voneinander abstehen. Weiter ergibt sich, daß der Bildpunkt nicht bloß von dem einen (zentrierten) Krystallkegel entworfen wird, sondern daß etwa 30 benachbarte genau an derselben Stelle ein Bild des leuchtenden Punktes entwerfen. So entsteht jenes Bild, welches E. Superpositionsbild genannt hat; es ist lichtstärker und schärfer als das Appositionsbild. Nach dem Typus des ersteren entstehen die Netzhautbilder zahlreicher Käfer, Krebse und Schmetterlinge; wenigstens bei den letzteren handelt es sich ausschließlich um Nachttiere; Netzhautbilder nach dem Typus des Appositionsbildes, wie wir es bei *Limulus* kennen gelernt haben, entstehen in den Augen anderer Krebse und vieler Insekten, z. B. der Hummeln, Fliegen und Libellen, welche sämtlich Tagtiere sind.

Jedes dioptrisch wirkende Fazettenauge zeigt zwei wohlcharakterisierte Lagen von Pigment; die vordere derselben liegt innerhalb oder in der Nähe des dioptrischen Apparates und wird von E. als Irispigment bezeichnet, während die hintere Lage an oder zwischen den Elementen der Netzhaut, wohl auch hinter derselben liegt und als Retinapigment bezeichnet

wird. Das Irispigment, welches uns zunächst beschäftigen soll, zeigt nun eine verschiedene Lage im Auge eines Tieres, welches nach längerem Verweilen im Dunkeln getötet worden ist, und im Auge eines anderen, welches an der Sonne gesessen hat und da getötet worden ist. Im Lichtauge des Leuchtkäferchens liegt das Irispigment der Hauptmasse nach hinter einer Ebene, welche die Spitzen der Krystallkegel berührt; zwischen den Kegeln sind nur spärliche Reste desselben zurückgeblieben; im Dunkelauge dagegen erfüllt das Irispigment den Zwischenraum zwischen den einzelnen Krystallkegeln. Durch das in Lichtstellung befindliche Pigment wird ein großer Teil der Strahlen, welche im Dunkelauge den Bildpunkt erzeugen, abgeblendet und so die Helligkeit des Netzhautbildes verkleinert, in eben derselben Weise, wie es die Iris des Wirbeltierauges bei fortschreitender Verengerung thut. Nur scheint in dieser Beziehung das Fazettenauge dem Wirbeltierauge noch überlegen zu sein, da es wahrscheinlich ist, daß im ersteren der einfallende Lichtkegel durch das Irispigment vielleicht bis auf den Strahl eines einzigen Fazettengliedes reduziert werden kann. Dieser Effekt des Irispigmentes ist natürlich nur möglich bei Augen mit Superpositionsbild, in welchen zwischen dem lichtbrechenden Apparate und der lichtempfindlichen Schicht ein namhafter Zwischenraum sich erstreckt. Denn bei einem Auge, welches, wie jenes von *Limulus*, kein Superpositionsbild hat, wäre eine derartige Pigmentverschiebung sinnlos. Interessant ist die Thatsache, daß diese photomechanische Reaktion des Irispigmentes mit nicht einer unzweifelhaften Ausnahme nur bei Nachttieren zu beobachten ist, d. h. bei solchen, die ihre Augen sowohl bei Tage als auch bei Nacht zu benutzen haben.

Aus einer Anzahl von Thatsachen ergab sich, daß es Augen geben müsse, welche eine doppelte Funktionsweise haben, d. h. welche im Dunkeln mit einem Superpositionsbilde, am Tage dagegen mit einem Appositionsbilde sehen. Es ist ja eigentlich schon das Bild im Lampyrisauge bei hellem Sonnenschein ein Appositionsbild, wenn wir nur annehmen, daß die Pigmentscheide, die sich vom Krystallkegel gegen die Retina gezogen hat, enge genug ist, um das durch sie hindurchgehende Licht nur auf ein Netzhautelement gelangen zu lassen. Nun hat *Lampyris* (und auch *Hydrophilus*) Seh-

stäbe, die in einer bedeutenden Entfernung hinter dem dioptrischen Apparate liegen; die reinen Tagtiere dagegen, z. B. die Fliegen, haben fast ausschließlich Sehstäbe, welche sich unmittelbar an den dioptrischen Apparat anschliessen. Es giebt aber, wie längst bekannt, eine große Anzahl von Fazettenaugen, welche gleichsam eine Vermittelung dieser beiden Typen repräsentieren, in denen namentlich der Sehstab in zwei Abteilungen zerfällt, eine dicke, wohl ausgebildete, welche in Vereinigung mit ihren Nachbarn der Retina von *Lampyrus* oder *Hydrophilus* äquivalent ist, und eine schmale vordere, welche als gewissermaßen rudimentäres Organ jene spindelförmige Anschwellung zu dem langen Sehstab der Fliege ergänzt. Dieser vordere Abschnitt variiert nun in sehr beträchtlichem Grade an Mächtigkeit und Ausbildung, und es ist sehr gut möglich, daß er bei einem gewissen Grade seiner Entwicklung noch funktionsfähig ist. Berücksichtigt man weiter, daß diese Differenzierung des Sehstabes in zwei Abteilungen nur in solchen Augen sich findet, welche eine photo-mechanische Wirkung des Iripigmentes zeigen, so gewinnt diese Auffassung eine neue Stütze. Ist das Iripigment in Lichtstellung, so entsteht ein Appositionsbild, welches von dem vordersten Ende des Sehstabes perzipiert wird; in der Dunkelstellung dagegen entsteht ein Superpositionsbild, das in der Ebene der Anschwellung der Sehstäbe liegt. Tiere, deren Auge diese doppelte Funktionsweise besitzt, sind in erster Linie die Nacht- und Dämmerungsfalter und ein großer Teil der kurzschwänzigen Krebse.

Im zusammengesetzten Auge findet sich ebenso wie im Wirbeltierauge oft ein Tapetum; dasselbe kommt in zweierlei Formen vor; das eine Mal ist es aus zahlreichen Tracheen gebildet (Insekten), das andere Mal besteht es aus einer körnigen, das Licht stark reflektierenden Masse, die wahrscheinlich in Zellen eingelagert ist (Krebse). Außer dieser Tapetumschicht am hinteren Ende der Sehstäbe und jenen bei manchen Krebsen und Insekten vorkommenden, stark das Licht reflektierenden körnigen Massen, welche der vorderen Schicht des Iripigmentes aufgelagert sind, die Verschiebungen desselben bei Belichtung mitmachen und von E. als Iristapetum bezeichnet werden, findet sich bei vielen Krebsen (z. B. *Palaemon*) noch eine zweite Tapetumlage, welche schon außerhalb des eigentlichen

Auges, im Ganglion opticum, zu liegen pflegt; doch sind diese beiden Schichten nicht strenge gesondert, sondern häufig durch unregelmäßige Verbindungszüge miteinander verknüpft. Endlich giebt es, wie bei Wirbeltieren, eine Reihe von Augen, welche kein Tapetum besitzen. Das Fazettenauge enthält aber noch eine Pigmentlage, welche als hintere Pigmentanhäufung lange bekannt ist und von E. als Retinapigment bezeichnet wird. Bei allen Augen, die als typische Tagaugen aufzufassen sind, d. h. bei jenen mit Appositionsbild, ist eine scharfe Grenze zwischen Irispigment und Retinapigment nicht vorhanden, bei den Augen mit Superpositionsbild dagegen, den typischen Nachtaugen, sind die beiden Pigmentlagen völlig voneinander getrennt. Dieses Retinapigment zeigt nun bei Krebsen — bei Insekten gelang es nicht, eine mechanische Wirkung des Lichtes auf dasselbe nachzuweisen — eine sehr deutliche Ortsveränderung bei Belichtung.

Der Vorgang gestaltet sich bei jenen Krebsen, welche diese Pigmentverschiebung am exquisitesten zeigen (z. B. *Palaemon*) folgendermaßen: Im Dunkelauge gewahrt man die zwei beschriebenen Schichten des Tapetum, und in ihrer Mitte, also gleich hinter der *Membrana fenestrata*, das Lager schwarzen Retinalpigmentes. Im Lichtauge dagegen sieht man die Sehstäbe in ihrer ganzen Länge reichlich von Pigment umhüllt, während die Zone hinter der *Membrana fenestrata*, welche ursprünglich das Pigment enthielt, nur mehr spärliche Reste desselben beherbergt; dafür sieht man jetzt in ihr reichlichere Massen von Tapetum, die mit der dahinterliegenden Tapetumschichte verschmelzen, so daß diese letztere nach vorne allmählich auszuklingen scheint. Durch diese Verschiebung des Retinapigmentes vor die Tapetumlage, die ja mit der bereits geschilderten Wanderung des Irispigmentes nach rückwärts gleichzeitig stattfindet, wird bewirkt, daß, während im Dunkelauge das durch den Sehstab nach hinten gelangte Licht auf das Tapetum stieß, also reflektiert wurde und so die Netzhauterregung vergrößerte, nach Belichtung eine derartige Reflexion verhindert wird. Aber auch wo dies nicht geschieht, lagert sich die größte Masse des Pigmentes an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese einhüllend und von ihnen das Licht abblendend. In der Regel kommt dieses Pigment aus den vordersten Lagen des Ganglion opticum.

Die bisherigen Mitteilungen bezogen sich fast ausschließlich auf die Augen der Insekten und Dekapoden. Von den Augen der übrigen Krustaceen verdienen nun noch die von *Squilla*, *Phronima* und *Copilia* besonderer Erwähnung. *Squilla mantis* steht, was den Bau der einzelnen Fazettenglieder betrifft, den halb- und kurzschwänzigen Krebsen sehr nahe; der Strahlenverlauf ist durchaus analog dem im *Limulus*auge; das Tier sieht mit einem Appositionsbilde. Absonderlich ist die Gestalt des Auges, welches einer an beiden Enden abgerundeten Walze gleicht, die in ihrer Mitte eine ringförmige Einschnürung hat. Fassen wir zunächst die eine Hälfte des Organes ins Auge, also eine Hälfte der Walze, welche vom Ende bis zur Einschnürung reicht. Steht die Walze horizontal, so ist der Krümmungsradius in der Horizontalen weit gröfser als in der Vertikalen. Das Netzhautbild eines mit einer Seite horizontal stehenden Quadrates mufs also die Gestalt eines langgestreckten Rechteckes haben, dessen horizontal stehende Seite die lange ist. Es würde also das Netzhautbild einer *Squilla* z. B. ein System paralleler Linien noch als solches erkennen lassen, wenn die Linien vertikal sind, und würde die Linien nicht mehr auflösen können, wenn sie horizontal stehen. Die eigentümliche Form des Auges wäre also unter der Voraussetzung zu erklären, dafs es für das Tier wichtig ist, Details, die in einer gewissen Richtung angeordnet sind, genau zu unterscheiden. Die ringförmige Furche mufs zur Folge haben, dafs ein Objekt, welches näherungsweise in der Ebene dieser Furche liegt, zwei Netzhautbilder in demselben Auge entwirft. *Squilla* sieht also mit einem Auge binokulär und vermag so mit einem Auge Entfernungen sicher zu schätzen. Allerdings wäre einer horizontalen Linie gegenüber die Einschnürung des *Squillaauges* bedeutungslos, geradeso wie unser binokuläres Sehen uns horizontalen Linien gegenüber im Stiche läfst; dagegen mufs es in der Senkrechten Entfernungen am besten schätzen. Es ist also diejenige Richtung, welche ein Liniensystem haben mufs, um im *Squillaauge* das deutlichste Netzhautbild zu entwerfen, dieselbe, welche es haben mufs, damit seine Entfernung am deutlichsten erkannt werde. Ein Zusammentreffen, welches wohl kaum als ein zufälliges aufgefaßt werden kann.

Die *Phronimiden*, eine andere Krebsart, haben Augen,

deren jedes in zwei Teile zerfällt; so entstehen zwei Seitenaugen, deren Sehfeld die gewöhnliche Lage und Ausdehnung hat, und zwei Scheitelaugen, deren Sehfeld ausschließlich nach oben liegt, wenn man sich das Tier mit seiner Körpermitte horizontal sitzend denkt; dementsprechend sind auch vier Retinae vorhanden. Schwierigkeiten für das Verständnis des dioptrischen Vorganges erwachsen nun aus dem Umstande, daß am Seitenauge die Krystallkegel so in die Netzhaut hineinragen, daß ihre sehr kleine, aber ebene Endfläche hart an das vordere Ende des Rhabdomes stößt. Um ein Superpositionsbild kann es sich also nicht handeln, aber auch ein Appositionsbild nach dem bisher beschriebenen Typus erscheint ausgeschlossen; denn dazu ist nötig, daß in der Nähe der Spitze jedes Krystallkegels ein wenn auch unvollkommenes dioptrisches Bild der äußeren Objekte entworfen werde. Dazu ist aber der Bau der Kegel ein viel zu unregelmäßiger, und beim Scheitelauge schließt schon die ungeheure Länge und Dünnhcit der Krystallkegel, welche im allgemeinen die Form einer Stecknadel haben, den Gedanken an ein gewöhnliches dioptrisches Bild völlig aus. Für *Phronima* gilt nun noch immer die erste von EXNER (1875) über die Funktionsweise des zusammengesetzten Auges aufgestellte Theorie, nach welcher jedes Fazettenglied des zusammengesetzten Auges Lichtstrahlen, die näherungsweise in der Richtung seiner Axe auffallen, teils durch Brechung, teils durch totale Reflexion an die Spitze des Krystallkegels leitet. Allerdings kommt dazu noch die seither erkannte Linsenzylindereffekt, vermöge welcher das ganze von einem Lichtpunkte kommende Lichtbündel, dessen Breite der Breite des Kegelendes entspricht, den fadenförmigen Teil des Krystallkegels erreicht. *Phronima* sieht also gleichfalls mit einem aufrechten Netzhautbilde, welches dem Appositionsbilde verwandt ist.

Copilia endlich, ein wenige Millimeter großer Kopepode, besitzt Augen, deren dioptrischer Apparat nur aus einer auffallend schönen Linse besteht, deren vordere konvexe Fläche an Wasser grenzt, deren hintere dem Inneren des fast ganz durchsichtigen Körpers zugewendet ist. Das von dieser Linse entworfene umgekehrte Bild liegt nach E.'s Messungen etwa 1 mm hinter der Linse. Etwa in der halben Länge des Körpers befindet sich hinter der Linse ein stark lichtbrechender krystall-

kegelartiger Körper, welcher auf einem knieförmig umgebogenen gelben Stabe aufsitzt; der letztere enthält in seinem Inneren die Analoga der Retinulazellen und der Rhabdome und steht mit dem Sehnerven in Verbindung; außerdem setzt sich ein quergestreifter Muskel an ihn an. Nach E.'s Ermittlungen ist dieser gelbe Sehstab beweglich und hält bei den (am lebenden Tiere beobachteten) Bewegungen stets den gleichen Abstand von der Linse ein; er tastet also gewissermaßen das dioptrische Bild eines äußeren Gegenstandes ab. Der psychische Prozeß, vermöge dessen die Bilder verwertet werden, ist wesentlich jener, der uns zum Erkennen von Formen führt, wenn wir, mit einem Finger tastend, den Kanten und Flächen des Objektes entlang fahren und uns so aus dem Nacheinander der Empfindungen die Gestalt konstruieren; dieses Sehen hat eine gewisse Analogie mit unserem Sehen bei bewegtem Blicke.

Am Fazettenauge ist weiterhin noch eine Reihe gesetzmäßig auftretender optischer Phänomene zu beobachten, die sich nicht auf seine Funktion als Sehorgan beziehen. Hierher gehört das Augenleuchten und das Phänomen der Pseudopupillen. Wird ein Fazettenauge mit dem Augenspiegel untersucht, so zeigt fast jedes die Fähigkeit, zu leuchten, d. h. das eingedrungene Licht nach bestimmten Gesetzen zurückzuwerfen und aus dem Auge wieder austreten zu lassen. Dieses Augenleuchten steht in weitgehender Analogie mit dem der Wirbeltiere. Wie bei diesen die Pupille aufleuchtet, so beschränkt sich auch bei den Fazettenaugen das Leuchten auf ein kreisförmiges Stück derselben, welches ganz oder nahezu identisch ist mit dem Sitz jener optischen Erscheinung, die wir noch als Pseudopupille kennen lernen werden. Ein wesentlicher Unterschied aber zwischen dem Leuchten der beiden Augenarten zeigt sich sofort, wenn man das Fazettenauge dreht, während die Richtung des Beobachters und die Stellung seines Auges dieselbe bleibt. Auch dann nämlich behält die leuchtende Stelle des Auges dem Beobachter gegenüber dieselbe Lage, d. h. während der Drehung des zusammengesetzten Auges wechselt die leuchtend erscheinende Gruppe von Fazetten. Ist die Beleuchtung des Auges eine möglichst vollkommene, so erscheint dem Beobachter jene Fazette leuchtend, deren optische Axe in der Richtung seiner eigenen Augenaxe liegt,

und deren kreisförmig begrenzte Umgebung. Die Größe dieses leuchtenden Kreises hängt vom feineren Baue des Auges, sowie von der Stellung der beiden Pigmentlagen ab; er kann, wie dies bei Nachschmetterlingen und Dunkelstellung des Pigmentes der Fall ist, mehrere Millimeter messen, er kann aber auch, und so verhält es sich normalerweise bei Tagschmetterlingen, so klein sein, daß er nur unter besonders günstigen Verhältnissen überhaupt, und da fast nur bei Lupenvergrößerung, wahrgenommen wird. Die Erklärung des Augenleuchtens ist vollständig dieselbe, wie am Wirbeltierauge.

Das Verschwinden des Augenleuchtens infolge von Lichtwirkung ist bei Nachttieren eine ganz allgemeine Erscheinung; bedingt ist dieses Verschwinden durch die bereits beschriebene Pigmentverschiebung infolge der Belichtung. Geht das Pigment aus der Dunkel- in die Lichtstellung über, so verliert zunächst einmal das Netzhautbild beträchtlich an Helligkeit; infolgedessen wird auch das vom Augenhintergrunde zurückkehrende Licht vermindert; ebenso muß aber auch der Durchmesser der leuchtenden Kreisscheibe mit zunehmender Lichtstellung fortwährend abnehmen und endlich Null werden. Das Leuchten ist jetzt verschwunden. Man kann sich sonach jederzeit mit dem Augenspiegel von dem Zustande des Irispigmentes am lebenden Tiere überzeugen.

Die Lichtwirkung auf das Irispigment ist weiter — und darin liegt gleichfalls ein Unterschied gegenüber dem Wirbeltierauge — eine lokale; während die Pupille des letzteren bei Belichtung sich im ganzen kontrahiert, kann die leuchtende Pseudopupille verschiedene Gestalten annehmen, indem auf einen Teil des Auges Licht eingewirkt hat, auf einen anderen keines, oder doch weniger.

Die Beobachtung mit dem Augenspiegel giebt uns eine volle Bestätigung der durch dioptrische Untersuchung gewonnenen Resultate; sie zeigt, daß aus jedem Fazettengliede nur in einer sehr bestimmt eingehaltenen Richtung Licht zurückkehrt, welches jedoch sehr intensiv ist; wesentlich dieselben Verhältnisse müssen demnach auch für das eindringende Licht obwalten. Die Kleinheit des leuchtenden Anteiles in der Pseudopupille giebt ein Maß für die Schärfe des Netzhautbildes, ja man kann den Lichtpunkt geradezu als das von außen gesehene Netzhautbild der Sonne auffassen.

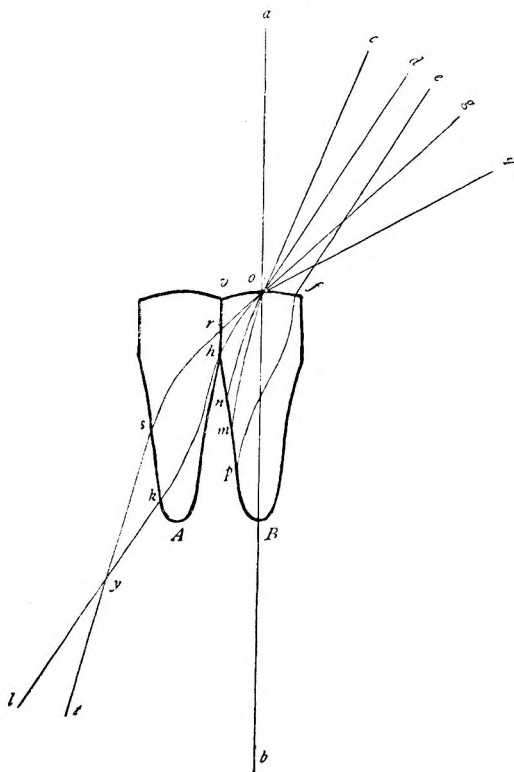
Das Augenleuchten ist eine unter den Insekten weit verbreitete Erscheinung, nur den Käfern fehlt sie. Bemerkenswert sind die Verhältnisse im Libellenaugen; bei manchen Gattungen der Libellulinen (z. B. *Cordulegaster*, *Libellula depressa*) sieht man schon beim Anblicke des lebenden Tieres, daß sich der nach oben gewendete Anteil des Auges anders verhält, als der seitliche und untere. Krümmungsradius, Farbe und Zeichnung sind in beiden Abteilungen wesentlich verschieden; dem oberen Teile fehlt die Pseudopupille. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigt sich, daß jedes Fazettenglied im unteren Abschnitte des Auges in allen Anteilen kleiner ist, als im oberen, daß es relativ länger ist, und daß seine hinteren Anteile, sowie die ganzen Sehstäbe schwarz pigmentiert sind, während im oberen Anteile nur farbiges Pigment vorkommt. Bei der Beobachtung mit dem Augenspiegel ergibt sich nun, daß bei Drehungen des Tieres die leuchtende Pseudopupille in der oberen Augenhälfte weit rascher wandert, als in der unteren. Wenn man nun berücksichtigt, daß die untere Kornealhälfte vermöge ihrer feineren Fazettierung auch schärfere Netzhautbilder zu entwerfen vermag, so wird die Annahme kaum von der Hand zu weisen sein, daß der obere Teil des Libellenauges wesentlich dem Sehen von Bewegungen, der untere dem Erkennen von Formen dient.

Der Übergang des Pigmentes von der Dunkel- zur Lichtstellung geschieht immer viel schneller, als der entgegengesetzte. Eine Reihe von Versuchen spricht dafür, daß es sich bei dieser Pigmentverschiebung nicht um direkte Lichtwirkung, sondern um reflektorisch ausgelöste Pigmentbewegungen handle.

Im vorstehenden wurde bereits der Pseudopupille Erwähnung gethan; für das Auftreten dieses Phänomens läßt sich als Regel aufstellen, daß alle jene zusammengesetzten Augen, die zwischen den vorderen Anteilen der Krystallkegel eine Lichtreflektierende Substanz (Iris-tapetum) haben, eine Pseudopupille zeigen. Dieselbe hat die Eigenschaft, mit dem Beschauer den Ort zu ändern, indem sie im allgemeinen da erscheint, wo das Fazettenauge von der Gesichtslinie des Beobachters senkrecht getroffen wird; sie ist durchaus nicht immer kreisrund, sondern entsprechend der Form der Kornealoberfläche, resp. der Fazetten, bald oval, bald unregelmäßig polygonal. Außer dieser Haupt-

pseudopupille, die bisher als unter gewissen Umständen leuchtend beschrieben worden ist, sieht man aber bei sehr vielen Tieren noch andere schwarze Flecke am Auge, welche zwar weniger dunkel und weniger scharf begrenzt sind, als jene, aber sich vor allem auch verschieben, wenn sich die Stellung des Beobachters ändert. Bei Tieren mit sechseckigen Fazetten liegt um die Hauptpseudopupille, durch einen hellen Ring von ihr getrennt, ein Kranz von sechs dunklen Flecken (Nebenpupillen erster Ordnung) und weiter nach außen ein Kranz noch weniger scharf begrenzter Flecke, deren zwölf zu sein scheinen (Nebenpupillen zweiter Ordnung). Oft findet sich noch ein weiterer Kranz solcher Flecke (Nebenpupillen dritter Ordnung). Ein auffallender Unterschied zwischen der Hauptpupille und den Nebenpupillen erster Ordnung einerseits, den Nebenpupillen zweiter und dritter Ordnung andererseits besteht darin, daß die Lage der ersteren nur von der Stellung des beobachtenden Auges, die Lage der letzteren aber außerdem noch von der Richtung der Beleuchtung abhängig ist. Die Erklärung dieses Phänomens ist vom Verfasser für die Hauptpseudopupille und für die Nebenpupillen erster Ordnung vollständig gegeben worden. Wir wollen, um diese Erklärung zu skizzieren, mit E. ein vollkommen regelmäßig gebautes (z. B. kugelig gekrümmtes, mit senkrecht aufsitzenden Krystallkegeln versehenes etc.) Insektenauge voraussetzen. Das Phänomen hat ein Zentrum, um das es angeordnet ist, die Mitte der Hauptpupille, welche, wie schon erwähnt ist, dadurch charakterisiert wird, daß in ihr die Gesichtslinie des Beschauers das Fazettenauge senkrecht trifft; diese Linie werde die Axe des Phänomens genannt, welches unter den eben genannten Voraussetzungen dann aus der die Axe umgebenden Hauptpupille und sechs von der Axe gleichweit entfernten, im Sechseck gestellten Nebenpupillen besteht. Es seien *A* und *B* in der nebenstehenden Figur zwei Fazettenglieder, und es befände sich das Auge des Beobachters, welches wir uns als leuchtenden Punkt vorstellen wollen, in der Verlängerung von *ba*, also in der Axe des Phänomens, dann dringt Licht durch das Fazettenglied *B* und beleuchtet eine in der Axe gelegene Stelle der Retina. Vermag diese Stelle eine genügende Menge Licht zurückzuwerfen, so dringt dieses in der Richtung *ba* in das Auge des Beobachters, welches also, wie dies für Tagsschmetter-

linge, Libellen und manche Krebse gilt, das Zentrum der Hauptpupille leuchtend sieht. Fehlt eine solche reflektierende Schicht, so erscheint — bei Käfern, Krebsen, deren Augen sich in Lichtstellung befinden, etc. — das Zentrum der Hauptpupille schwarz. Fällt aber aus dem Auge des Beobachters ein Strahl unter einer gewissen Neigung, z. B. in der Richtung co , auf eine Fazette — dieselbe stünde dann in einiger Entfernung von der Axe des Phänomens — so gelangt er vermöge der Linsenzylinderwirkung des Fazettengliedes irgendwo an die Mantelfläche desselben, etwa nach m , und wird, wenn sich daselbst schwarzes Pigment befindet, absorbiert. Es gelangt somit kein Strahl in das Auge des Beobachters; er sieht das schwarze Pigment, welches die Krystallkegel umhüllt, in Form eines schwarzen



Ringes um die leuchtende Hauptpupille, oder wenn an der Retina kein Licht reflektiert wird, als äußerste Zone des schwarzen Fleckes, welcher in diesem Falle das Zentrum der Hauptpupille ist. Ist die Neigung eines Strahles noch größer, z. B. $d o$, so gelangt dieser nach einem Punkte, der weiter nach vorne an der Mantelfläche des Fazettengliedes liegt, etwa nach n . In vielen Augen befindet sich aber vor dem Irispigment ein lichter, häufig schön gefärbtes Pigment, das Iristapetum. Dieses reflektiert Licht von seiner eigenen Farbe, wodurch die äußere Grenze der Haupt-

pupille und zugleich die Ursache des hellen Hofes um dieselbe gegeben ist.

Wie entstehen nun die Nebenpupillen erster Ordnung? Wird das Lampyrisauge abgepinselt und in korrekter Montierung unter das Mikroskop gebracht, so gewahrt man unter günstigen Verhältnissen rings um das normale Netzhautbild herum sechs weitere aufrechte Bildchen, welche dem Hauptbilde in allen wesentlichen Eigentümlichkeiten gleichen und nur von merklich geringerer Schärfe sind. Diese Nebenbilder zeigen dieselbe Anordnung, wie an anderen Augen die Pseudopupillen erster Ordnung; ihre Lage ist definiert durch die sechs Linien, die, vom Zentrum des Hauptbildes ausgehend gedacht, die Seiten der sechseckigen Fazetten senkrecht schneiden. „Hat man bei Lampyris ein Nebenbild unter dem Mikroskope eingestellt und als Objekt einen Lichtpunkt verwendet, so gewahrt man bei Annäherung des Tubus an das Objekt, ganz ähnlich wie beim Hauptbilde, daß die Strahlenbündel — die freilich lange nicht so scharf begrenzt, sondern stark verzerrt sind — auseinanderweichen und jedes derselben in das Bild eines schief gesehenen Krystallkegels übergeht, wenn man den Focus des Mikroskopes bis an den dioptrischen Apparat herangeschoben hat. Es erscheint eine rundlich begrenzte Gruppe von Kegeln, ungefähr von derselben Anzahl, wie jene in der Verkürzung gesehenen des Hauptbildes, hell erleuchtet. Hier überzeugt man sich nun, daß alles Licht, das das Nebenbild zusammensetzt, aus der Mantelfläche der Kegel austritt. Diese Mantelfläche ist aber im Leben von Irispigment überkleidet, absorbiert also das ganze Nebenbild. Deshalb ist dieses für das Sehen des Tieres bedeutungslos.“ Wird nun wieder das Auge des Beobachters als leuchtender Punkt vorgestellt, so ergibt sich, daß die von ihm ausgehenden Strahlen an jenen sechs Gruppen von Krystallkegeln, und zwar an der der Axe des Pupillenphänomens abgewendeten Seite derselben, durch das Irispigment absorbiert werden müssen, während vorläufig keinerlei Grund zu der Annahme besteht, daß eine ähnliche Absorption für die Zwischenräume zwischen jenen sechs Gruppen stattfindet. Es erscheinen somit außer der Hauptpupille auch jene sechs Stellen am Auge schwarz: die sechs Nebenpupillen erster Ordnung. Die Existenz der Nebenpupillen steht sonach mit der der Nebenbilder in innigstem Konnex,

und die physikalische Erklärung beider Phänomene ist die gleiche. Im Detail wäre noch kurz folgendes zu erwähnen: Ist der einfallende Strahl (siehe Figur auf S. 367) noch stärker geneigt, etwa wie $g o$, so dringt er auch nicht mehr in das lichte Pigment des Auges, sondern passiert die Trennungslinie zweier Korneafazetten, bei h , und gelangt so in den benachbarten Krystallkegel, in welchem er vermöge dessen Linsenzylinderwirkung die Richtung $k l$ einschlägt. Da aber bei k Irispigment liegt, so ist klar, daß die Fazetten der betreffenden Anteile des Auges dem Beobachter schwarz erscheinen werden. „Man könnte also einen schwarzen Ring erwarten, da eine ringförmige Zone Fazettenglieder die supponierte Neigung gegen die Axe des Phänomens hat.“ Gewisse Tiere (Epinephela z. B.) zeigen auch unzweifelhafte Andeutungen dieses Ringes. In der Regel aber zerfällt derselbe in sechs Stücke, die Pseudopupillen, resp. Nebenbilder, und zwar augenscheinlich infolge der Wirkung der Korneafazetten. Die periphere Grenze des Phänomens ergibt sich leicht aus folgendem. Fällt ein noch stärker geneigter Strahl, etwa in der Richtung $q o$, aufs Auge, so wird es innerhalb desselben den Weg $o r s t$ zurücklegen; bei s liegt aber wieder helles Pigment, so daß von hier aus wieder Licht in das Auge des Beobachters gelangen kann.

Was die Schärfe des dioptrischen Netzhautbildes betrifft, so hat EXNER eine sichere Angabe derselben nur für Lampyrus geben können; aus der Photographie des Titelbildes zeigt sich, daß dieses Tier, sofern es sich nur um das Netzhautbild handelte, wohl im stande wäre, Schilderschrift in der Entfernung von einigen Metern zu lesen. [In dem konventionellen SNELLENSchen Maße ausgedrückt, wäre seine Sehschärfe $\frac{6}{400} - \frac{6}{300}$]. Ein Gitter, dessen Stäbe 4,9 cm breit wären, würde es noch in einer Entfernung von 225 cm als Gitter erkennen, d. h., in der Entfernung von 1 cm unterscheidet es noch die Stäbe eines Gitters, wenn diese nur 0,22 mm breit sind. Diese Leistung des dioptrischen Apparates ist gewiß sehr bemerkenswert, und doch ist kaum zu bezweifeln, daß andere Insekten und Krebse mit Superpositionsbild noch viel schärfere Netzhautbilder haben.

Eine besondere Beachtung verdient der Umstand, daß das Netzhautbild des Fazettenauges häufig, vielleicht in der Mehrzahl der Fälle, der Projektion des Objektes nicht geometrisch

ähnlich ist; allerdings hat sich gezeigt, daß diese Verzerrungen der Netzhautbilder mit Erweiterungen des Sehfeldes einhergehen. Daß diese geometrische Unähnlichkeit des Netzhautbildes mit dem Sehfelde eine schwere Schädigung des Sehens bedinge, ist aber vom physiologischen Standpunkte kaum zu erwarten. Denn der Wert aller Sinnesorgane bei der Wahrnehmung der Außenwelt beruht ja darauf, daß unter gleichen äußeren Bedingungen gleiche Nervenregungen dem Zentralorgane zugeleitet werden. Aus der Verschiedenheit der Nachrichten, die dahin gelangen, wird *ceteris paribus* eine Verschiedenheit in den Verhältnissen der Außenwelt erkannt. Diese eben diskutierte Schärfe des Netzhautbildes ist aber keineswegs ein Maß für die Schärfe des Sehens überhaupt. Für das letztere kommt es sehr wesentlich auf die Leistungsfähigkeit der Netzhaut an, sowie auf die ganze Art ihrer Funktion. Nun ist aber die Netzhaut des Fazettenauges im Vergleich zu der des Wirbeltierauges enorm dick, und das Bild könnte nur dann in seiner vollen Schärfe perzipiert werden, wenn wir annehmen wollten, daß nur eine dünne Schicht dieser Netzhaut lichtempfindlich wäre. Eine solche ist aber durch die anatomische Untersuchung nirgends nachzuweisen; zudem ist die Schicht der Sehstäbe, eben diese Netzhaut, bei vielen Augen beständig, bei anderen wenigstens in der Dunkelstellung des Pigments, noch bei anderen allerdings wohl gar nicht oder nur in geringem Maße für solches Licht durchgängig, welches nicht genau in der Axe des Fazettengliedes eindringt. Damit ist aber auch sofort die Möglichkeit gegeben, daß das von einem hellen Punkte ausgehende Licht nicht nur einen Sehstab, sondern, wenn auch in geringerem Grade, die benachbarten reizt. Deshalb wird ein heller Punkt, auch wenn sein Netzhautbild scharf wäre, in der Empfindung immer noch von einem Hofe umgeben erscheinen, der an Intensität nach seiner Peripherie hin rasch abnimmt. Denken wir uns jetzt den hellen Punkt nur um so wenig verschoben, daß sein Bild auf der Netzhaut um den Durchmesser eines Sehstabes wandert, dann muß sich auch der Erregungsgrad aller dem Zerstreuungskreise angehörigen Sehstäbe geändert haben. Es ist klar, daß diese Erregungsänderung in einer großen Anzahl von Nervenendigungen in hohem Grade geeignet ist, aufzufallen, d. h. ein Bemerken der stattgehabten Bewegung, sowie ihrer Richtung

zu veranlassen, ebenso daß jede Veränderung, z. B. das plötzliche Auftreten eines bisher unsichtbar gewesenen Objektes (es ist ein solches ohne sehr merkliche Bewegung möglich) eine ähnlich starke Sinnesreizung veranlassen muß. Der Zerstreuungskreis eines korrekt gebauten Wirbeltierauges würde nicht in gleicher Weise wirken, weil er durchaus von derselben Helligkeit ist. Es treten im selben Falle dann Veränderungen im Erregungszustande nur in der relativ geringen Anzahl von Netzhautelementen ein, welche die Peripherie des Zerstreuungskreises bilden. Die beiden Typen der Zerstreuungskreise verhalten sich also recht verschieden, und die physiologische Wirkung gleicher Verschiebungen gleich großer Zerstreuungskreise dürfte sich verhalten wie die Peripherie zum Flächeninhalt. Aus dieser Differenz läßt sich aber ein sehr bemerkenswerter Unterschied in der Funktionsweise der beiden Augentypen erschließen: des Wirbeltierauges mit seinem Linsensystem und dem verkehrten Bilde und des Fazettenauges mit Hunderten solcher Systeme und dem aufrechten Bilde. Nach EXNERS Anschauung, die er schon im Beginne seiner physiologisch-optischen Arbeiten ausgesprochen hat, ist das Wirbeltierauge in vollkommenerer Weise dazu geeignet, das Erkennen der Formen äußerer Objekte, das Fazettenauge in vollkommenerer Weise, das Erkennen von Veränderungen an den Objekten zu vermitteln. Diese Wahrnehmung von Veränderungen, insbesondere von Bewegungen äußerer Objekte, spielt aber im Leben der Tiere eine große Rolle. Es steht das im Zusammenhange mit den lebendigen Feinden, vor denen sie sich zu hüten, oder mit der lebendigen Beute, die sie zu erjagen haben. In dieser Beziehung funktioniert das Fazettenauge ähnlich wie die Netzhautperipherie des Menschen, für welche nach E.'s früheren Untersuchungen eine relative Überempfindlichkeit für Bewegungen bei Unterempfindlichkeit für räumliche Auffassung besteht. — Ein Accommodationsapparat fehlt dem Fazettenauge; er wird wohl durch die große Dicke der Netzhaut ersetzt, welche es möglich macht, daß das Bild, auch wenn es etwas nach vorne oder nach rückwärts rückt, immer noch im Inneren der lichtempfindlichen Schicht bleibt; außerdem kommt aber noch ein Umstand in Betracht, der übrigens auch das Wirbeltierauge betrifft. Je kleiner nämlich die Dimensionen eines Auges werden, desto entbehrlicher wird die

Accommodation unter der im grofsen und ganzen zutreffenden Voraussetzung, dafs die empfindliche Schicht der Netzhaut eine absolut gleichbleibende Dicke hat. Denn die Gröfse der Verschiebung des Netzhautbildes ist, gleichen Bau der Augen vorausgesetzt, proportional den linearen Dimensionen des Auges, für welche die hintere Brennweite ein Mafs abgiebt. In dieser Beziehung verhalten sich Insekten und Krebse mit Superpositions-bild ebenso, wie kleine Säuger.

In den letzten Jahren hat C. CLAUS in einer Reihe bedeutender Arbeiten¹ das dem Typus der einfachen Augen zugehörnde dreiteilige Medianauge der Krustaceen, dessen Kenntnis bis dahin noch recht unsicher war, einer eingehenden Untersuchung unterworfen. Schon 1890 war er gelegentlich des Studiums des Stirnauges von Cypris auf die überraschende Thatsache gestofsen, dafs der Nerv von der Außenseite zu den Sehzellen herantritt und die Enden derselben dem Pigmentkörper zugewendet sind, dafs also das Cyprisaug ein inverses Becherauge ist. Es lag die Vermutung nahe, dafs dieses Verhalten ein allgemeingültiges sei und sich am Medianauge aller Entomotraken wiederholen möchte, eine Vermutung, die, wie die folgenden Darlegungen ergeben werden, sich auch völlig bestätigte.

Das Medianauge der Ostrakoden ist, wie CLAUS schon früher erkannt hatte, dreiteilig und besteht aus einem ventralen vorderen und zwei mehr dorsalen seitlichen untereinander und mit jenem gleichwertigen Abschnitten; jeder der drei median zusammenstofsenden Pigmentbecher baut sich bei Cypris und Verwandten aus dicht zusammengelagerten rotbraunen bis gelblichen Pigmentkörnchen auf, deren Gröfse innerhalb gewisser Grenzen variiert. Nach innen zu folgt eine metallisch glänzende Schicht von ansehnlicher Dicke, die den Pigmentbecher von innen auskleidet. Dieselbe erscheint aus kleinen glänzenden Flittern zusammengesetzt, welche in ihrer Aneinanderfügung den Anschein einer welligen Längsfaserschicht erzeugen und die Bedeutung eines das Licht reflektierenden

¹ CLAUS, Das Medianauge der Krustaceen. *Arb. aus dem Zoolog. Inst. der Univ. Wien.* Bd. IX., 1891, S. 225.

Derselbe, Über die Gattung *Miracia* Dana mit besonderer Berücksichtigung ihres Augen-Baues. *Ibidem*, S. 267.

Derselbe, *Über den feineren Bau der Pontellidenaugen.* Wien 1891.

Tapetums haben. Die helle lichtbrechende Füllungsmasse jedes Augenbeckers wird von einer Lage hoher Sehzellen und der diesen aufliegenden Linse gebildet. Auf Schnitten überzeugt man sich alsbald, daß der Nerv von der äußeren, dem Pigmente abgewendeten Seite unter der Linse in das Auge eintritt, und daß demgemäß seine Fasern in die Distalenden der scharf abgegrenzten zylindrischen Zellen der Retina übergehen. Der entgegengesetzte, dem Tapetum zugekehrte Abschnitt der Sinneszelle enthält die für die Lichtperzeption so wichtige Stäbchenausscheidung, welche morphologisch und physiologisch als Kriterium der Sehzelle gelten muß. Die Zahl der stäbchenhaltigen Sehzellen beträgt zwischen 24 und 30 in jedem Auge, so daß die Gesamtzahl der perzipierenden Elemente in dem dreiteiligen Medianauge auf 70 bis 90 geschätzt werden kann. Als äußerer aus dem Pigmentbecher hervorragender Teil des lichtbrechenden Körpers präsentiert sich eine scharf begrenzte, vorne kugelig vorgewölbte, nach der Retina zu etwas abgeflachte Linse von ziemlich flüssiger Substanz und verhältnismäßig schwacher Lichtbrechung. „Die Art der Einlagerung gestattet sehr wohl den Vergleich der Öffnung eines Pigmentkörpers mit einer Pupille, und schon W. ZENKER bemerkt ganz richtig, daß die Weite derselben nicht überall dieselbe und besonders eng bei *Cypris monacha* sei.“ Bei *Notodromas* sind die einander zugewendeten Partien der Pigmentbecher durch lange Stiele miteinander verbunden, ihre distalen Abschnitte dagegen liegen als erweiterte, die Retinazellen und die Linse umschließende Becher in weitem Abstände voneinander entfernt. Das Medianauge der Cypridiniden, dessen drei Pigmentbecher wieder mit ihren konvexen Seiten dicht zusammengedrängt sind, zeigt dieselbe Form und Struktur, nur fehlt trotz des viel bedeutenderen Umfanges und der beträchtlich vermehrten Zahl von Retinazellen eine Linse. Die flach vorgewölbten lichtbrechenden Körper entsprechen lediglich dem Stratum der hohen Retinazellen, in deren peripheren verbreitesten, den Kern enthaltenden Teil die Nervenfasern eintritt, während der entgegengesetzte verjüngte Abschnitt das stark lichtbrechende glänzende Stäbchen trägt. Von besonders mächtiger Ausbildung ist das am Grunde des Pigmentbeckers gelegene, fast schalenförmig differenzierte Tapetum; am Querschnitte von faseriger Struktur zeigt es sich an Flächenschnitten

aus ganz ansehnlichen messinggelb glänzenden Schüppchen zusammengesetzt. Die dem Tapetum aufliegende schwarze Pigmentschichte besteht aus kleineren und gröfseren, dicht zusammengedrängten rotbraunen Pigmentkügelchen. Eine auferordentliche Gröfse erreicht das Medianauge in der Gattung *Eumonopia*; sein Volum übertrifft das des Medianauges der *Cypridina mediterranea* um mehr als das Zwanzigfache, während der dreiteilige Bau und die Struktur im wesentlichen übereinstimmen.

Aus der Ordnung der Branchiopoden hat CLAUS schon vor Jahren¹ bei *Branchipus* eine Darstellung des Augenbaues gegeben. Durch seine neueren Untersuchungen wurde festgestellt, dafs auch hier die Nervenfasern der seitlichen Augenhälften von der Peripherie aus in die Sehzellen eintreten, deren Kerne ebenfalls peripher liegen, während sie ihre freien Enden dem Pigmente zukehren, an dessen Innenseite sich jedoch keine besonders differenzierte Tapetumlage vorfindet. Dem Auge von *Branchipus* schliesst sich das von *Apus* (*A. cancriformis*) bezüglich seines feineren Baues in allen wesentlichen Punkten an. Von auferordentlicher Gröfse ist das Medianauge der beschalteten Branchiopoden, von denen *Estheria Siciniensis* und *Limnetis brachyura* untersucht wurden. Bei *Estheria* erscheint das Medianauge bei seitlicher Betrachtung des Tieres als grofser dreiseitiger Pigmentfleck, dessen nach hinten gerichtete Spitze durch eine fadenförmige, mit Pigmentkörnchen erfüllte Verlängerung bis zur Einstülpungsöffnung der dorsalen Augenkapsel sich fortsetzt und hier durch mehrere Ausläufer am Integumente fixiert wird; die letzteren erweisen sich als sehnige Fäden, denen vielleicht auch muskulöse Elemente eingelagert sind, durch welche das Auge in der Medianebene um eine Queraxe etwas gedreht werden könnte. Die Zahl der Sehzellen dürfte sich in jedem Augenabschnitte auf etwa 70 belaufen; der Eintritt der Nervenfasern in die periphere Schicht der letzteren, sowie die längsstreifige Struktur des Protoplasmas derselben ist mit grofser Deutlichkeit zu beobachten. An Quer- und Frontalschnitten zeigt sich weiter, dafs die seitlichen Augenhälften, deren Sehzellenstratum

¹ C. CLAUS, *Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis*. Göttingen 1873.

in Form eines Kugelsegmentes aus der Pigmentschale hervortritt, starke seitliche Vorwölbungen der Stirnplatten veranlassen, sowie dafs das ganze Medianauge in einem Blutsinus suspendiert ist. Das verhältnismäfsig noch viel gröfsere Medianauge von *Limnetis* ist durch eine beträchtliche Reduktion der Zahl der Retinazellen ausgezeichnet. Die vordere Hälfte jedes Seitenabschnittes, welche einen verhältnismäfsig grofsen Becher formiert, enthält die bei weitem grösste Anzahl der Sehzellen, etwa 16 bis 20; in dem nach vorne gerichteten ventralen Becher fanden sich nur zwei Paare derselben, von denen das vordere einen aufserordentlichen Umfang erreicht; und auch die hinteren Sehzellen des Seitenauges, von denen nur zwei Paare dem flachen hinteren Teil der Pigmentschale angehören, treten wie die des ventralen Auges durch ihren Umfang hervor.

Das grofse Medianauge von *Argulus foliaceus* aus der Ordnung der Arguliden schliesst sich in Gestalt und feinerem Bau ganz dem der Branchiopoden an. Jeder Pigmentbecher besteht, wie CLAUS schon vor Jahren gezeigt hat, aus zwei Seitenhälften, deren innerstes als Tapetum differenziertes Pigmentstratum bei auffallendem Lichte einen goldglänzenden Reflex erzeugt.

Die drei Augen von *Sapphirina*, *Corycaeus* und *Copilia* aus der Ordnung der Kopepoden sind dem Medianauge homolog. Das Dorsalauge der Pontelliden ist, wie CLAUS in einer besonderen Publikation ausgeführt hat, mit dem zusammengesetzten Fazettenauge der Arthropoden zu homologisieren.

Die Augen der Cirripedenlarven zeigen eine völlige Übereinstimmung mit dem des Naupliusauges der Kopepoden und der übrigen Entomostraken. Auch das Medianauge des Cirripeden-nauplius ist dreiteilig, wenn auch der ventrale unpaare Abschnitt weniger deutlich hervortritt. Mit der weiteren Entwicklung der Larve tritt dann die Anlage des zusammengesetzten Augenpaares auf, und im Metanaupliusstadium übertreffen die mit Pigment erfüllten Seitenaugen mit ihren nach ausen gewendeten Krystallkegeln das kleinere Medianauge an Umfang schon sehr beträchtlich. Im Cyprisstadium ist das grofse kegelförmige, mit einer geringen Zahl (10—12) verschieden grofser Krystallkegel ausgestattete Seiten-

auge in voller Funktion und beständiger vibrierender Bewegung; aber auch das Medianauge hat sich erhalten und zu ansehnlicher Gröfse, jedoch im Vergleiche zur Naupliuslarve etwas veränderter Form entwickelt. Beim Übergange in das festsitzende Cirriped werden, wie dies zuerst LEIDY für *Balanus* und DARWIN für *Lepas* gezeigt haben, die grofsen zusammengesetzten Seitenaugen abgeworfen, während das Medianauge in dem noch zu bedeutender Gröfse heranwachsenden Geschlechtstiere persistiert. Diese Thatsache hat zu der Frage Veranlassung gegeben, ob im erwachsenen Tiere das Auge seiner Form und Struktur nach unverändert geblieben ist und noch als lichtempfindliches Organ fungiert, oder blofs ein funktionsloses Rudiment darstellt. Darüber konnte nur die Untersuchung der Nerven und Retinazellen Aufschluss geben. Nach den Angaben DARWINS, sowie P. P. C. HOEKS und M. NUSSBAUMS schien die erste Alternative zutreffend, doch hat sich CLAUS bei erneuter Untersuchung überzeugt, dafs, abgesehen von dem vollständigen Fehlen eines ventralen Augenabschnittes, die beiden Medialnerven zum Auge in gar keiner Beziehung stehen, sondern unter Ramifikationen über dasselbe hinaus verlaufen. „Aber auch die lateralen stärkeren Nervenstämmen geben von den mehrere Ganglienzellen umschliessenden Anschwellungen aus einen Seitenzweig ab, welcher sich über das Auge hinaus erstreckt. Der stärkere Stamm tritt dann, bogenförmig umbiegend, in die Retina des Pigmentkörpers ein. An den letzteren nimmt man an jüngeren Exemplaren aufser zahlreichen kleinen, dem Anscheine nach in Rückbildung begriffenen Zellen, welche den Retinazellen des Puppenauges entsprechen, eine gröfsere, einen oder mehrere Nukleolen enthaltende Kernblase war, die sich auch an adulten Exemplaren erhält.“ Nach alledem erscheint es wahrscheinlich, dafs mit dem Übergange der Larve in die Cirripedenform das Auge noch funktionsfähig ist, mit fortschreitendem Wachstum des Tieres jedoch immer mehr und mehr rückgebildet wird.

Von besonderem Interesse ist noch das Auge von *Miracia Dana*, einer der Gattung *Setella* verwandten Harpacticide. Unmittelbar hinter zwei mächtigen, median verbundenen Frontallinsen, welche als stark lichtbrechende Cuticularegebilde mit stark konvexen Flächen nach vorn und hinten vorragen, liegt die grofse Augenkugel, welche das Medianauge reprä-

sentiert. Schon bei seitlicher Betrachtung des Tieres zeigen sich im Inneren derselben drei glänzende prismatische Körper und bei tiefer Einstellung noch eine zweite Gruppe derselben, welche der abgewendeten Hälfte angehört. Bei Untersuchung an Schnittserien ergibt sich zur Evidenz, daß die beiden Seitenhälften der Augenkugel mit den drei glänzenden Stäbchen im Innern jeder den beiden Seitenbechern entsprechen, während der zwischen jenen eingeschaltete ventrale Abschnitt, wie auch vielleicht eine mehr seitlich folgende Partie, in welcher zwei kleinere glänzende Gebilde eingelagert sind, auf den ventralen Augenbecher zu beziehen ist. Es ist also die große Augenkugel von *Miracia* trotz ihrer dorsalen Lage ein Medianauge.

Nach den im vorstehenden gegebenen Schilderungen besteht zwischen den Formen des Medianauges, welche in den zahlreichen Krustaceentypen auftreten und insbesondere bei den Kopepoden bis zu den merkwürdigen Extremen des Sapphirinen- und Pontellidenauges eine reiche Mannigfaltigkeit von Variationen bieten, jedenfalls ein gesetzmäßiger Zusammenhang.

Die funktionelle Bedeutung des Medianauges dürfte wohl nicht allzu hoch zu veranschlagen sein. In seiner ursprünglichen und einfachsten Form ist dasselbe wohl lediglich imstande, diffuses Licht zu perzipieren, welches den Organismus über die Richtung der Lichtquelle orientiert, und dieser gemäß reflektorisch zu bestimmt gerichteten Bewegungen veranlaßt. Für diese Auffassung sprechen auch die Versuche, welche LOEB und GROOM über den Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* veröffentlicht haben.

Durch diese Versuche wurde der Beweis geführt, daß die Nauplien, ähnlich wie die Stahlnadel vom Magneten, von dem Lichtstrahl angezogen oder abgestoßen werden, in der Weise, daß sie ihre Medianebene in die Richtung der Lichtstrahlen stellen und in dieser ihnen durch das Licht aufgezwungenen Richtung sich bewegen müssen, und zwar entweder geradlinig der Lichtquelle mit dem Vorderende des Körpers zugewendet (positiver Heliotropismus) oder umgekehrt, wie vom Lichte abgestoßen von derselben angewendet (negativer Heliotropismus). Es ist aber weiterhin von hohem Interesse, daß beide einander entgegengesetzte Bewegungen in regelmäßigem Wechsel mit einander alternieren, indem die positiv heliotropen Nauplien,

wenn das Licht einige Zeit auf sie eingewirkt hat, negativ heliotrop werden und dem Dunklen zustreben, in welchem sie wieder nach einiger Zeit positiv heliotrop werden. Es steht wohl zu erwarten und wird von späteren Untersuchungen festzustellen sein, daß auch die Nauplien vieler Kopepoden ein ähnliches Verhältnis zeigen, wenn auch voraussichtlich unter mannigfachen Modifikationen, besonders wohl mit Bezug auf die Zeit und Intensität der Lichteinwirkung. Vielleicht schreitet für viele und auch für die Medianaugen ausgebildeter Entomotraken der Wechsel von Tag- und Nachtzeit jenem Wechsel ziemlich parallel, so daß die Abwesenheit des Sonnenlichtes ausreicht, den zur Ruhe gelangten positiven Heliotropismus wiederherzustellen. Auch dürften die Lichtintensitäten verschiedener Tiefen als Regulatoren in Betracht kommen. Es fragt sich aber, ob nicht aus dieser einfachsten Form des Medianauges bei fortschreitender Größenzunahme und Komplikation seines Baues ein zu dem Gebrauche als Bildauge befähigter Apparat sich entwickelt, ob das ursprünglich ausschließliche Richtungsauge nicht auch zur schwachen Bildperzeption tauglich werden kann. Bei den höchst differenzierten Formen von Medianaugen, welche vor der Retina, wie die von Cypris, den Pontelliden und Corycaeidern, einen besonderen lichtbrechenden Apparat besitzen, welcher sogar aus mehrfachen hintereinander folgenden Linsen von bedeutender Größe (Copilia) zusammengesetzt sein kann, erscheint die Fähigkeit einer beschränkten Bildperzeption von vorneherein überaus wahrscheinlich.“

Für Copilia hat ja auch schon S. EXNER (s. o. S. 362) die Möglichkeit einer solchen eingehend begründet. Selbst die durch Muskeln beweglichen Medianaugen vieler Kalaniden dürften zu einer der Bildperzeption analogen Wahrnehmung befähigt sein; für sie hat wohl die linsenförmig vorgewölbte Retina die Bedeutung einer dioptrischen Vorrichtung, welche die Einwirkung des Lichtes auf die Stäbchen in den Enden der Sinneszellen verstärkt.

Genetisch ist das Medianauge, ebenso wie das Stemma der Insekten eine ectodermale Bildung; das Gleiche gilt vom paarigen Dorsalauge, dessen Entwicklungsweise von CLAUS bei Branchipus näher studiert worden ist.