

R. Demoll
—
**Sinnesorgane
der Arthropoden**



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

Die
Sinnesorgane der *Arthropoden*
ihr Bau und ihre Funktion

Die Sinnesorgane der Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion

Von

Dr. Reinhard Demoll

o. Professor für Zoologie an der Technischen Hochschule in Karlsruhe



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH
1917

Alle Rechte vorbehalten.

ISBN 978-3-663-19885-7
DOI 10.1007/978-3-663-20225-7

ISBN 978-3-663-20225-7 (eBook)

© Springer Fachmedien Wiesbaden 1917
Ursprünglich erschienen bei Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, Germany 1917
Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1917

Vorwort.

Die Aufgabe, eine systematische Darstellung der Sinnesorgane der Arthropoden zu geben, war für mich dankbar und undankbar zugleich.

Insofern, als es sich darum handelte, ein Gebiet zu bearbeiten, das mich in einzelnen Teilen schon seit Jahren immer wieder beschäftigte, begrüßte ich die Gelegenheit, durch eine umfassende Darstellung gezwungen zu sein, meine Interessen sämtlichen Teil- und Spezialproblemen, die dieses Gebiet umschließt, zuwenden zu müssen, und andererseits auch wieder Ideen, die das Studium im einzelnen ergab, auf ihren Wert für die Gesamtheit prüfen zu können.

Undankbar nenne ich die Aufgabe da, wo die niederen Sinnesorgane zu behandeln waren. Hier sind unsere Kenntnisse noch so sporadisch, daß es nicht gelingt, unter den verschiedenen möglichen Einteilungsprinzipien auch nur eines in einwandfreier Weise durchzuführen. Legt man den Bau der Sinnesorgane zugrunde, so wird physiologisch Gleichartiges getrennt, Ungleichartiges vereinigt, und man gelangt so zu einer durchaus unbefriedigenden Darstellung. Andererseits lassen sich auch die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Reizarten nicht nach dieser Richtung verwerten, da für sehr viele Organe die zugeordnete Reizform noch nicht ermittelt werden konnte. So ist man ständig auf Kompromisse angewiesen, die überdies häufig genug durch theoretische Erwägungen und Vermutungen gestützt werden müssen.

Dazu kommt, daß die geringe Kenntnis der den verschiedenen Sinnesorganen zugeordneten (adäquaten) Reize die Auswahl der zu näherer Besprechung herangezogenen Typen oft recht willkürlich erscheinen lassen muß, und man sieht stets die Gefahr vor Augen, physiologisch wohl charakterisierte Organe vollständig übergangen zu haben, weil sie morphologisch keine erheblichen Eigenarten aufweisen.

So wird man es nicht zu sehr tadeln dürfen, wenn das Kapitel, das die niederen Sinnesorgane behandelt, allzu deutlich den Charakter des unsicheren Tastens trägt.

In neuerer Zeit wurde der Versuch gemacht, die außerordentlich vielgestaltigen niederen Sinnesorgane einigen wenigen, willkürlich aufgestellten Grundtypen zu subsumieren, für welche besondere Namen geschaffen wurden. Ein solches Unternehmen ist bei dem Stande unserer Kenntnisse verfrüht und muß zu einer widernatürlichen Sortierung der Mannigfaltigkeit dieser Gebilde führen. Diese Typen und ihre Benennungen sind daher in diesem Buche nicht zu finden.

Man wird wohl bemerken, daß dann und wann einer Frage vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt und ihr intensiver nachgegangen wurde. Derartige Exkurse müssen in einem Lehrbuche unmotiviert erscheinen und daher einen Vorwurf einschließen. In Darstellungen jedoch, die immer wieder über den gesicherten Bestand unseres Wissens hinausgreifen müssen und in dem Maße, als sie dies zu tun gezwungen sind, die Individualität des Schreibenden deutlicher erkennen lassen, in solchen Büchern finde ich Abschweifungen in Gebiete, die den Verfasser besonders beschäftigen, nur begrüßenswert. Ich glaubte daher, mir eine volle Zurückhaltung nach dieser Richtung hin nicht auferlegen zu müssen.

Mit Ausnahme des Schlußkapitels wurden im Text die Autoren in weitgehendem Maße erwähnt. Auffassungen und Beobachtungen, die sich als irrig erwiesen haben, sind vollständig beiseite gelassen, sofern es sich nicht um Hypothesen handelt, die heute noch in ernst zu nehmender Weise vertreten werden.

Bei den Krebsen und insbesondere bei den Insekten finden sich, oft auf Familien oder selbst Gattungen beschränkt, nervöse Organe verschiedenen Baues, über deren Funktion bisher nichts Sicheres ermittelt werden konnte. Sie sind in diesem Buche nicht näher beschrieben, einmal, um den allgemein verbreiteten Sinnesorganen mehr Raum zugestehen zu können; dann aber auch, und zwar nicht zum wenigsten, um nicht die Kapitel zu vermehren, in denen die physiologischen Fragen nur durch Vermutungen unbefriedigende Antworten erfahren konnten.

Im besonderen muß in dieser Hinsicht der leierförmigen Organe der Spinnen gedacht werden. Hier habe ich auf ein näheres Eingehen verzichtet, weil es mir scheint, daß die histologischen Feststellungen noch mancherlei zu wünschen übrig lassen. Aus der Kenntnis des feineren Baues ließen sich jedenfalls Anhaltspunkte gewinnen, um die Funktion sicherer beurteilen zu können. Meine Vermutung, daß die Bedeutung dieser Sinnesorgane eine ähnliche ist, wie die der kuppelförmigen Organe, kann ohne eingehende Untersuchung und experimentelle Prüfung nur in zu vager Form ausgesprochen werden, als daß es sich jetzt schon verlohnte, nach näheren, schwachen Begründungen dieser Hypothese zu suchen.

Das Manuskript war zum größeren Teil bereits fertig, als der Krieg ausbrach. Als ich aus dem Felde zurückkam und vom Herbst 1915 ab im Garnisondienst Verwendung fand, bot sich mir Gelegenheit, die Arbeit langsam und mit Unterbrechungen fortzusetzen, so daß ich 1916 das Manuskript abschließen konnte.

Durch das liebenswürdige, sehr dankenswerte Entgegenkommen der Herren Verleger wurde ein sehr angenehmes Zusammenarbeiten geschaffen und das Buch wesentlich gefördert.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	III
Inhalt	V
Einleitung	1
Die niederen Sinne	11
Die Haupttypen der niederen Sinnesorgane	15
Tastsinn	19
Drucksinn	22
Thermischer Sinn	25
Geruch- und Geschmacksinn	26
Schmerzsinn	38
Die chordotonalen Organe	40
Die Sinnesorgane der Halteren	40
Die echten Chordotonalorgane	45
Die Johnstonschen Organe	49
Tympañale Chordotonalorgane	53
Statische und dynamische Sinnesorgane.	68
Die statischen Organe der Nepiden	75
Die statisch-dynamischen Organe der höheren Krebse	81
Die Augen der Gliederfüßler	91
Allgemeines	91
Die Augen der Myriapoden	96
Die Augen der Arachnoideen und Xiphosuren	101
Zur Physiologie der Spinnenaugen	135
Die Augen der Pantopoden	139
Die Stemmata der Insektenlarven	139
Die Ocellen der Insektenimagines	145
Das Medianauge der Krebse	148
Die Augen von Copilia, Corycaeus und Sapphirina	150
Das Facettenauge der Insekten und Krebse	152
Dioptrik des Facettenauges	157
Theorien über das Sehen	163
Appositionsauge	165
Superpositionsauge	171
Unregelmäßig gebaute Augen	187

	Seite
Sehschärfe und Bewegungssehen	196
Binokulares Sehen	200
Entfernungslokalisation	201
Adaptation und Unterschiedsempfindlichkeit	205
Farbsehen	206
Einwirkung ultravioletten Lichtes	211
Lichtempfindlichkeit ohne Augen	212
Die Ganglien des Nervus opticus	212
Zur Funktion des Arthropodengehirns	213
Literatur	229
Autorenverzeichnis	240
Sachverzeichnis	241

Einleitung.

Den Arthropoden wurde von jeher vom Wissenschaftler wie auch vom Laien ein besonderes Interesse entgegengebracht. Dies liegt nicht allein daran, daß unter ihnen eine große Zahl dem Menschen Nutzen oder Schaden bringen. Auch ist der ausschlaggebende Faktor nicht der Umstand, daß diese Formen mit ihrem starren Außenskelett dem Spezialisten ein angenehmes, ebenso vielgestaltiges, wie infolge der Hartteile leicht zu bestimmendes Sammlungsobjekt darstellen. Diese beiden Momente werden zwar immer bewirken, daß den Gliederfüßlern ein besonderes Augenmerk geschenkt wird. Das was aber diese Tiere dem Menschen näher bringt als die meisten anderen Wirbellosen, ist ihre außerordentlich mannigfaltige Anpassung an die verschiedensten, zum Teil recht komplizierten Lebensbedingungen und — im Zusammenhang damit stehend — ihre Beweglichkeit, die wieder gut entwickelte Sinnesorgane zur Voraussetzung hat und mit einer höheren Entwicklung eines zentralen Nervensystems verknüpft ist. Je komplizierter die Reaktionen sind mit denen die Reize der Außenwelt beantwortet werden sollen, je mehr sie sich durch eine Freiheit in der Zusammenfügung ihrer Komponenten und durch Verwertung von Erfahrungselementen den handlungsmäßigen Reaktionen nähern, eine um so höhere und individualistischere Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane wird gefordert.

Es ist leicht festzustellen, durch welche Organisationszüge des Arthropodenkörpers die Fähigkeit begünstigt wurde, kompliziertere Reaktionen und mithin vielgestaltige, oft schnelle und stets geordnete Bewegungen auszuführen. Es war dies einerseits das Vorhandensein eines Skeletts und andererseits die geringen Dimensionen, die diese Tiere durchweg zeigen. In welcher Beziehung diese beiden Faktoren unter sich stehen, in welcher Weise ferner das Außenskelett die Organisation der Sinnesorgane beeinflußt und ihnen ein ganz charakteristisches Gepräge verleiht, sollen die nächsten Zeilen ausführen. Es ist nicht überflüssig, wenn wir hierbei etwas weiter ausholen und wenn wir besonders der Art der Gelenkbildung beim Außenskelett einige Aufmerksamkeit schenken. Denn in den Gelenken haben wir die Gebilde vor uns, die bei dem Außenskelett prinzipiell anders gebaut sein müssen als bei dem Innenskelett; mit dem verschiedenen Bau geht auch eine verschiedene

Funktion Hand in Hand, und diese wieder ist es, die die Größe, die Beweglichkeit und zum Teil auch die Sinnesorgane dieser Tiere in hohem Maße beeinflusst.

Ich habe hier von Außen- und Innenskelett gesprochen. Es sollen diese Worte sich nur auf die Funktion, nicht aber auf die Genese der Stützsubstanzen beziehen. Das Innenskelett ist demnach ein Skelett, das dem Körper oder dessen einzelnen Organen lediglich als Stütze dient. Dem ist dann das Außenskelett gegenüber zu stellen als ein Skelett, das dem Körper nicht nur Stütze, sondern auch wirksamen Schutz gegen äußere Verletzungen gewährt. Ein äußeres Schutzskelett wird bei kleineren Formen nur dann überflüssig sein, wenn es sich um pelagische oder im Schlamm lebende Organismen handelt. Auch können niederstehende Tiere einen äußeren Schutz dann entbehren, wenn sie infolge ihrer geringeren Differenzierung ein beinahe unbegrenztes Regenerationsvermögen besitzen (Turbellarien). In ihnen haben wir träge Wassertiere vor uns mit einfachen Bewegungen ohne Extremitäten. Die Entstehung von Extremitäten ist aber besonders für Landtiere und auch für nicht frei schwimmende Wassertiere der erste Schritt, der eine reichere Bewegungsmöglichkeit verbürgt. Sie fordern aber ihrerseits eine Stützsubstanz, ein Skelett, ohne das sie nur plumpe Ausstülpungen des Körpers ohne eigentliche Gliederung bleiben müßten. Wird aber ein Skelett gefordert, so wird dies bei kleinen Formen, die weder pelagisch noch im Schlamm leben, stets zur Bildung eines Schutzskeletts, also eines äußeren Panzers führen.

Dem großen Vorteil, den ein Außenskelett als Schutz bietet, stehen auch große Nachteile gegenüber. Das Außenskelett gestattet nur geringe Dimensionen, wenn die Beweglichkeit der Tiere nicht stark herabgesetzt werden soll. Es ist kein Zufall, daß gerade die kleinsten Formen unter den Tieren mit Außenskelett, also unter den Insekten und Spinnen, auch die beweglichsten sind, und es ist weiter kein Zufall, daß die Tiere, die hinsichtlich ihres Intellekts an erster Stelle stehen, die Wirbeltiere, auch die einzigen sind, die ein gegliedertes Innenskelett aufweisen. Dies soll aus der nachfolgenden Betrachtung deutlich werden.

Es ist hier das Wort „gegliedert“ besonders zu betonen, denn solange kein Bedürfnis vorhanden ist nach einer Gliederung des Körpers, solange das Tier entweder am Boden festgewachsen sein Leben wie eine Pflanze verbringt, oder als ein in seinen einzelnen Teilen unbeweglicher Körper im Wasser flottiert, solange machen sich auch weder bei Endo- noch bei Exoskelette Begleiterscheinungen von größerer Bedeutung geltend. Erst bei eintretender Gliederung und im speziellen durch die Forderung gelenkiger Verbindungen gewinnt das Innenskelett wesentliche Vorteile gegenüber einem äußeren Skelettsystem. Es wird daher die nächste Frage sein: Welche prinzipiellen Unterschiede bestehen zwischen den Gelenken eines Exo- und denen eines Endoskeletts, und wodurch werden sie bedingt?

Eine gelenkige Verbindung eines Endoskeletts kommt dadurch zustande, daß die zwei Skeletteile mit zwei korrespondierenden Flächen

einander direkt auflagern, indem dem Gelenkkopf des einen die Gelenkpfanne des anderen entspricht. Auf diese Weise besteht ein direkter Kontakt der einzelnen Teile, der auch bei Bewegungen nicht aufgehoben wird. Hieraus ergibt sich, daß bei dieser Skelettform der Idealtypus des Gelenkes verwirklicht werden kann. Dieser besteht in einer Verbindung der Teile, die jede mögliche Bewegung zuläßt, sowohl Bewegungen um die Längsachse, sowie um jede beliebige, auf der Längsachse des feststehenden Teiles senkrecht stehende Querachse, und schließlich Bewegungen, die eine Kombination dieser beiden darstellen.

Nun müssen freilich die Skeletteile durch Bänder zusammengehalten werden, wobei sie nach dem Grade ihrer Spannung und entsprechend der Verlaufsrichtung nur eine begrenzte Bewegung erlauben. Wohl wird dadurch das Idealgelenk zu einem solchen mit einer beschränkten Anzahl von Drehungsachsen herabgedrückt. Aber das, worauf es hier ankommt, ist, daß ausgehend von dem Idealtypus jeweils den Bedingungen entsprechend eine andere Gelenkform entstehen kann. Stets bleibt in vollem Umfang die Bewegungsfreiheit erhalten, die von den gegebenen Bedingungen gefordert wird. Und da die Bedingungen sehr verschieden sind, so findet man auch die verschiedensten Modifikationen oder Einschränkungen des Idealgelenks: So das Kugelgelenk, das diesem am nächsten kommt, dann das Drehgelenk, das eine Bewegung um die Längsachse erlaubt, das Scharnier- oder Ginglymusgelenk, das Sattel- und das Schraubengelenk und schließlich die verschiedensten Kombinationen dieser Typen. Dieser Mannigfaltigkeit von verschiedenen Gelenkformen des Innenskeletts steht bei dem Exoskelett eine Monotonie und Formenarmut entgegen, die in dem Wesen eines Schutzskeletts direkt begründet ist.

Die Extremität eines Käfers oder Krebses setzt sich hinsichtlich ihrer Hartgebilde aus einzelnen Chitinröhren zusammen. Eine direkte Auflagerung der Ränder der einen Röhre auf die der anderen, also ein direkter Kontakt, wäre hier sehr ungünstig, da in diesem Falle bei Bewegung die Ränder auf der einen Seite weit auseinanderklaffen müßten. Die Skeletteile könnten sich nur noch an einem einzigen Punkte direkt berühren und der Halt, der gerade bei Bewegungen in erhöhtem Maße gefordert wird, würde sehr vermindert oder überhaupt ganz in Frage gestellt werden. In der Tat findet man auch bei den Arthropoden meist eine Modifikation dieser Anordnung, die darin besteht, daß die beiden Röhren sich an zwei diametral einander gegenüberliegenden Stellen je zwei Fortsätze entgegensehenden, die dann durch Bänder miteinander in Verbindung treten. Oder aber die gelenkige Verbindung wird dadurch hergestellt, daß der eine Teil mit seinem verjüngten Ende sich etwas in den anderen hineinschiebt. Die Hartgebilde liegen sich also dann nicht direkt auf, wie es bei den Wirbeltieren der Fall ist, sondern es wird hier die Verbindung lediglich oder mindestens in der Hauptsache durch Bandmassen hergestellt.

Das teleskopartige Ineinanderschieben zieht auch andere nachteilige Konsequenzen nach sich. Zunächst kann die Exkursionsweite

einer solchen Gelenkverbindung keine sehr beträchtliche sein. Denn entweder würden bei geringer Ineinanderstülpung dieselben Nachteile erwachsen, wie bei direktem Aufeinandersetzen; oder aber die Teile schieben sich weit ineinander hinein. Und dann wird eben hierdurch wieder eine ausgiebige Bewegung unmöglich gemacht. So finden wir denn diese Anordnung nur da, wo keine große Exkursionsweite gefordert wird. In allen anderen Fällen trifft man die erstgenannte Modifikation an, oder bisweilen eine zweite, die darin besteht, daß der eine Skeletteil zwar tief in die andere Skelettröhre hineinführt, jedoch nur auf einer Seite, während auf der anderen Seite die entsprechende Partie fehlt; oder, mit anderen Worten, das in dem Inneren der anderen Röhre liegende Endstück ist schräg abgestutzt. Dadurch wird die Exkursionsgrenze für eine bestimmte Bewegung etwas nach oben verschoben, ohne daß dieser Vorteil durch einen Mangel an Führung wieder illusorisch würde. Auch wird dadurch wenigstens an einem Punkte ein dauernder Kontakt der beiden Hartgebilde ermöglicht. Die Bewegungen, die durch diese zwei Modifikationen begünstigt werden, sind eine einfache Scharnierbewegung. Denn in demselben Maße, in dem die Bewegung um eine Achse günstig beeinflußt wird, werden alle übrigen Bewegungsmöglichkeiten ausgeschlossen. Und so finden wir denn in der Tat bei den Tieren mit gegliedertem Außenskelett immer nur die eine Gelenkform, das Scharnier- oder Ginglymusgelenk. Auf die verschiedenen feineren Modifikationen, die innerhalb dieses Gelenktypus noch möglich und auch verwirklicht sind, brauche ich hier nicht einzugehen, da ihnen die prinzipiellen Nachteile gemein sind. Zwar kommen auch reine Drehbewegungen bei dem Außenskelett vor. So besitzen unter anderem manche Fliegen die Fähigkeit, den Kopf in so hohem Maße um die Körperlängsachse zu drehen, daß der Rüssel, der normal nach abwärts sieht, für Augenblicke senkrecht nach oben zeigt. Solche Bewegungen, besonders wenn es sich nicht um reine Drehungen handelt, werden jedoch meist dadurch ermöglicht, daß einzelne Skeletteile nur mittels der dünnen Körperhaut miteinander in Verbindung stehen. Es handelt sich in solchen Fällen dann überhaupt nicht um Gelenke. Voraussetzung für eine derartige Verbindung ist natürlich ein geringes Gewicht des einen Teiles. Daher können sie auch nicht bei den Extremitäten, die die ganze Körperlast zu tragen haben, und deren Betrachtung uns hier am wichtigsten ist, in Frage kommen. Nun finden sich freilich dann und wann bei Insekten und Krebsen auch Kugelgelenke. Ist aber ein Gelenkkopf und eine Gelenkpfanne ausgebildet, die beide eine zentrale Durchbohrung zum Durchtritt der Muskeln und Nerven besitzen müssen, so ist ohne weiteres klar, daß hierdurch die Bewegungsfreiheit sehr beeinträchtigt wird, da bei größeren Exkursionen die Weichteile geklemmt würden. Andererseits liegt im Sinne einer rationellen Muskelwirkung eine möglichste Einschränkung der zentralen Öffnung. So widerstreiten sich hier zwei Faktoren, die das Zustandekommen eines günstigen Gelenkes unmöglich machen.

Hieraus folgt, daß einerseits die Zahl der verschiedenen Gelenkformen bei dem Exoskelett sehr beschränkt sein muß, und andererseits, daß selbst das sehr spezialisierte Scharniergelenk, sowie auch das Kugelgelenk im Verhältnis zu dem des Innenskeletts eine nur geringe Exkursionsweite besitzen kann. Diese Nachteile werden teilweise kompensiert durch eine Häufung der Gelenke; so an den Fühlern, die oft über 20 Glieder aufweisen, dann an den Extremitäten, und hier besonders wieder an dem basalen Teil, wo drei und selbst vier Gelenke dicht aufeinander folgen, die sich zwischen die Körperwand und das erste längere Extremitätenglied schieben.

Der Umstand, daß das Scharniergelenk am rationellsten von allen Gelenken des Exoskeletts arbeitet, und daß daher an den Extremitäten oft ausschließlich dieser Typus vertreten ist, zieht eine Eigenheit in der Anordnung der Gelenkachsen nach sich. Würden alle Drehachsen der Gelenke einer Extremität einander parallel verlaufen, so könnten die Gliedmaßen nur Bewegungen in ein und derselben Ebene ausführen. Nun sind aber die Drehachsen durchweg in einem bestimmten Winkel gegeneinander gestellt (List). Dadurch wird ermöglicht, daß das Endglied nicht nur einen Kreisbogen beschreiben, sondern wie bei einem Kugelgelenk beliebige Punkte eines Sphäroids erreichen kann. Während aber dies beim Endoskelett durch ein einziges Gelenk ermöglicht wird, sind beim Außenskelett hierzu eine ganze Anzahl nötig, wobei noch nicht gesagt ist, daß von diesen der Aktionsradius des Kugelgelenkes auch wirklich erreicht wird.

Sind also durch die angeführten Faktoren die Bedingungen für eine große Beweglichkeit für das Außenskelett schon sehr ungünstig, so treten noch andere nachteilige Begleiterscheinungen zutage, wenn wir die Frage behandeln, wie in beiden Fällen die Last des Körpers getragen wird. Bei den Wirbeltieren ergibt sich hierfür keine weitere Schwierigkeit, indem an den Gelenken der eine Knochen direkt auf dem anderen aufsteht. Die Maximalbelastung wird hier durch die Druckfestigkeit der Hartgebilde bestimmt. Anders liegt es bei dem Außenskelett. Da dort die Skeletteile teleskopartig ineinander geschoben und nur mit Bändern miteinander verbunden sind, so wird die ganze Körperlast von den Chitinröhren auf die Bänder und von diesen wieder auf Chitinröhren übertragen. Somit wird hier die Maximalbelastung nicht durch die Druckfestigkeit der Hartgebilde, sondern durch die viel geringere Zugfestigkeit der Bänder bestimmt. Eine solche Verbindung ist bei größeren Lasten auch hinsichtlich der sicheren Führung weniger leistungsfähig. Nun verlangt aber ein Außenskelett eine noch viel höhere Leistungsfähigkeit in dieser Hinsicht als ein Innenskelett, besonders wenn es sich um größere Tierformen handelt, denn jenes wird bei gleich großen Tieren unverhältnismäßig viel schwerer sein müssen als dieses. Ich erinnere nur an die mit funktionellem Exoskelett versehene Schildkröte. Ein Außenskelett stellt somit Forderungen, die nur bis zu einer gewissen Grenze erfüllt werden können, d. h. nur so lange, als die Tiere sehr klein bleiben — die Schildkröten bilden inso-

fern keine Ausnahme, als ihre Extremitäten ein Innenskelett besitzen — oder aber solange die Last des Körpers nicht ausschließlich von den Extremitäten getragen werden muß. Daher finden wir unter den Tieren mit gegliedertem Außenskelett lediglich kleine Formen (Insekten, Spinnen), solange es sich um Landtiere handelt, oder aber die Tiere leben im Wasser und können dort infolge der Verminderung der Last, die von den Extremitäten getragen werden muß, größere Körperformen erreichen. Wenn aber auch die größten unter diesen, wie die Hummern und die Langusten, gegenüber den Insekten schon riesenhafte Proportionen aufweisen, so sind es doch noch kleine Tiere im Vergleich zu den Riesen unter den Wirbeltieren.

In dem Sinne einer Einschränkung der Körpergröße wirkt ferner auch das Außenskelett, wenn wir die Art des Wachstums berücksichtigen. Das Skelett, das unfähig ist sich zu dehnen und zu wachsen, muß von Zeit zu Zeit abgestreift und durch ein neues ersetzt werden. Nur in dem Moment der Häutung bis zur Erhärtung des Chitins ist eine Größenzunahme des Körpers möglich. Daß dies aber eine wesentliche Einschränkung der Körpergröße bedeutet, wird klar, wenn man berücksichtigt, ein wie großer Prozentsatz der Tiere bei diesem Prozeß zugrunde geht. Kurz zusammengefaßt kann man also sagen: Die Insekten, die Spinnen und alle die mit äußerem gegliederten Skelett versehenen Tiere haben nicht deshalb ein Exoskelett, weil sie klein sind, sondern weil ihre Lebensbedingungen ein Außenskelett forderten, deshalb mußten sie klein bleiben. Nicht die Größe bedingt den Skelettypus, sondern dieser bedingt die Größe.

Auch hinsichtlich der Beanspruchung der Gelenke auf Zug machen sich wichtige Unterschiede bei beiden Skelettypen bemerkbar. Schneidet man an der Leiche eines Säugetieres an der hinteren Extremität die Oberschenkelmuskulatur und ebenso die Bänder in der Höhe des Hüftgelenkes durch, so fällt damit der Gelenkkopf nicht aus der Pfanne heraus, obwohl das Gewicht der ganzen Extremität als Zug wirkt. Denn die beiden Skelettstücke werden durch den atmosphärischen Druck aneinander gepreßt, da in der Hüftgelenkhöhle ein stark verminderter Luftdruck herrscht.

Es entfernen sich bei dem Endoskelett, also bei Zug, die beiden Skeletteile auch dann nicht voneinander, wenn die Muskeln nicht in Aktion treten. Dies bedeutet aber eine wesentliche Erleichterung für die Muskulatur. (Beim Menschen vermag der atmosphärische Druck den Oberschenkelknochen gegen die Gelenkpfanne zu drücken bei einer Belastung von etwa 20 kg. Erst wenn der Zug diese Grenze übersteigt, müssen notwendig Muskel in Aktion treten, um auch weiterhin ein Heraustreten des Gelenkkopfes zu verhindern.) Ein weiterer Vorteil besteht darin, daß hier auch bei Zug die Gelenkflächen in Kontakt miteinander bleiben und hierdurch die sichere Führung der Extremitäten gewahrt bleibt. Beim Außenskelett dagegen läßt die Sicherheit der Führung, die an sich schon nicht mit der Innengelenke zu vergleichen ist, bei Zug noch mehr zu wünschen übrig.

Beachtet man all die bisher angeführten ungünstigen Begleiterscheinungen des Außenskeletts, so ergibt sich, daß diese Gelenke um so mehr Nachteile zeigen, je größere Dimensionen die einzelnen Teile annehmen. Es sind demnach kleine Formen mit Außenskelett besser gestellt als große. Für jene kommt auch noch weiter günstig hinzu, daß infolge des geringen Gewichts der einzelnen Körperteile bisweilen auch nur häutige Verbindungen derselben nötig sind, die dann natürlich ausgiebige Bewegungen ermöglichen. Nun hängt aber von der Beweglichkeit des Körpers die ganze Entwicklungshöhe des Tieres ab. Eine hohe Ausbildung der Sinnesorgane und der Intelligenz kann nur erfolgen, wenn infolge hoher Beweglichkeit auch feine Sinne erforderlich werden. Wir finden denn auch in der Tat als die geistig hochstehendsten Tiere der Wirbellosen sehr kleine Tierformen, die Ameisen, bei denen die Bewegungsfähigkeit der Extremitäten noch dadurch unterstützt wird, daß der Körper sehr tiefe Einschnitte besitzt, so daß die einzelnen Körperabschnitte einer ausgiebigen Bewegung gegeneinander fähig sind. Dadurch aber wird der Aktionsradius der Extremitäten sehr wesentlich erweitert. Die Folgen hiervon sehen wir in der Befähigung der Ameisen, Werkzeuge zu handhaben, der einzige Fall, wo dies für Wirbellose bis jetzt nachgewiesen ist.

Während also bei Tieren mit Exoskelett die Größe der Individuen einen Nachteil einschließt, fällt dies bei den Tieren mit Endoskelett weg. Eine Beziehung zwischen Körpergröße und Tüchtigkeit der Gelenke besteht hier nicht. Infolgedessen sind auch der Entwicklung höherer geistiger Fähigkeiten durch die Größe der Tierformen keine Schranken gesetzt. Begünstigt wird diese Entwicklung noch besonders durch die Möglichkeit einer weitgehenden Kontrolle der Bewegungen durch die Augen. Und diese wieder setzt einen biegsamen Hals voraus, wie wir ihn bei den Vögeln und Säugetieren fast durchweg finden. Bei den Insekten dagegen ist dies infolge der geringeren Beweglichkeit des Kopfes am Rumpfe ausgeschlossen. Die Möglichkeit einer Kontrolle der Extremitätenbewegungen ist aber die Grundbedingung einer hohen Beweglichkeit und vielseitigen Tätigkeit der Gliedmaßen und mußte zugleich zu einer immer weiterführenden Zentrierung der Sinneseindrücke Veranlassung geben.

Eine vielseitige Tätigkeit der Extremitäten wird bei dem Innenskelett noch durch einen anderen Faktor günstig beeinflusst, der ebenfalls in direkter Abhängigkeit von den Gelenken steht. Es ist dies die Bildungsmöglichkeit eines in seinen einzelnen Teilen beweglichen Bogens und Gewölbes. Das Prinzip beruht hierbei auf einer festen Aneinanderlagerung der einzelnen Hartgebilde in dem Sinne, daß die Last die einzelnen Teile des Bogens oder Gewölbes in erster Linie auf Druck beansprucht, ein Prinzip, das in der Technik vielfach Anwendung findet. Der Vorteil beruht hauptsächlich auf dem Umstand, daß die meisten Materialien eine höhere Druck- als Zugfestigkeit besitzen.

Bei einem Exoskelett sind solche Konstruktionen so gut wie ausgeschlossen, da hier die Skeletteile nicht direkt einander anlagern,

sondern ineinander hineingeschoben und durch Bandmassen miteinander verbunden sind. Hier würde also trotz Gewölbebaues die Last eine Zugwirkung auf Bänder ausüben und der Vorteil, der in dem Gewölbebau liegt, würde dadurch wegfallen.

Andererseits ist die Verwendung des Gewölbebaues bei dem Innenskelett eine sehr weitgehende. In erster Linie ist hier die Rumpfwirbelsäule zu erwähnen, die sich wie ein flach gewölbter Bogen von der vorderen nach der hinteren Extremität hinüberspannt. Auf diese Weise wird durch relativ geringe Skelettmassen das Tragen von ungeheuren Lasten ermöglicht. Es sei nur an das Gewicht des Rumpfes eines Elefanten oder Nilpferdes erinnert, das von einer horizontal verlaufenden oder nach unten durchgebogenen gegliederten Wirbelsäule von nur denselben Dimensionen und demselben Bänderapparat wohl nie getragen werden könnte. Auch das Pferd ist nur infolge dieser Formation der Wirbelsäule imstande, stundenlang den Reiter auf dem Rücken zu tragen, ohne eine Schädigung der inneren Teile zu erleiden. Andere Tiere, wie z. B. die Eidechsen, zeigen diese Krümmung nicht, da sie in der Ruhe den langen Rumpf auf dem Boden auflegen. Auch die Säugetiere lassen, solange sie jung sind, nur wenig oder nichts von einer derartigen Krümmung erkennen. Junge Hunde, junge Katzen und ebenso wilde Tiere, wie junge Löwen usw., laufen mit eingesenktem Rücken. Erst wenn die Tiere sich auswachsen, wird die Krümmung deutlich. „Bei Pferden kann man eine vermehrte Rückenwölbung in dem Augenblick wahrnehmen, in welchem der Reiter aufsteigt, und bei vielen Tieren gehört der stärker gekrümmte Rücken zur Charakteristik ihres Sprunglaufes.“ (G. H. Meyer, 1873.) Es sei hier ferner noch an die Sprunghaltung der Maus erinnert. Auch die Kampfstellung macht sich bei Hunden und besonders bei den Katzen in einer Verstärkung der Rückenkrümmung bemerkbar. Wenn dies auch bei der Katze zum Teil wohl als Abschreckungsmittel aufzufassen ist, so hat es sich doch allmählich aus einer Verstärkung der Krümmung beim Kampfe entwickelt, die zunächst nur den Vorteil hatte, daß hierdurch die Muskeln mit geringerer Kraftentfaltung den Rumpf zu tragen vermochten und dieser zugleich dadurch zu einem geschlosseneren Ganzen wurde, das eine einheitlichere Führung ermöglichte. Sollte dieselbe Festigkeit, die das Innenskelett auf diese Weise dem Körper zu geben vermag, durch ein Exoskelett erreicht werden, so würden hierzu Skelettmassen nötig sein, die um ein Vielfaches die eines Innenskeletts übertreffen müßten. Eine weitere Verstärkung dieses Skeletts würde dann wieder durch sein eigenes Gewicht gefordert werden. Und schließlich würde noch ein anderer Nachteil hieraus erwachsen; es würde die Beweglichkeit des Rumpfes sehr wesentlich beeinträchtigt.

Eine weitere Verwendung des beweglichen Gewölbes finden wir speziell beim Menschen an dem Fuß. Die ganze Last des Körpers wird durch dieses Fußgewölbe getragen, das durch seine Gliederung und relative Beweglichkeit ein Balancieren auf einer kleinen Unterstützungsfläche ermöglicht. Bei einem mit starrem Schutzskelett umgebenen

Körper ist dies undenkbar. Dahl hat mit Recht darauf hingewiesen, daß mit der Chitinpanzerung der Arthropoden die hohe Anzahl ihrer Gangbeine in engstem Zusammenhang steht. Der unbewegliche Rumpf fordert dort stets eine Unterstützung an drei Punkten, da er unfähig ist, auf nur zweien zu balancieren. Es sind also zum Gehen stets drei Beine nötig, um das Gleichgewicht zu wahren, während die anderen drei die Lokomotion besorgen. Daher finden sich bei Arthropoden als Mindestzahl immer drei Beinpaare.

Schließlich sei noch auf die hohe Ausbildung eines Greifapparates bei einem Teil der Säugetiere hingewiesen, wie sie prinzipiell bei den Arthropoden unmöglich ist. Wenn wir uns umsehen nach den Greifapparaten, die den Insekten, Krebsen und Spinnen zum Ergreifen der Beute und zur Verteidigung zur Verfügung stehen, so sind es nur eine ganz geringe Anzahl von Konstellationen, die diesem Zwecke dienen. Es sind entweder einfache Zacken oder Klauen an dem Ende einer gegliederten Extremität, oder es können zwei Glieder messerartig aufeinander geklappt werden (*Manthis*, *Squilla*), oder schließlich es finden sich Scheren, wie bei den Krebsen, die aus zwei Skeletteilen bestehen, von denen der eine wie ein Schierenteil gegen den anderen bewegt werden kann. Dieser Greifapparat ist als der höchstentwickelte zu bezeichnen, der bei den Arthropoden vorkommt; und doch, ein wie rohes, unhandliches Werkzeug stellt er der Greifhand der Affen und des Menschen gegenüber dar.

Die Monotonie der Greifapparate der Arthropoden beruht also in letzter Instanz ebenfalls wieder auf den ungünstigen Gelenkverhältnissen und man geht wohl nicht zu weit, wenn man überhaupt die Monotonie im Bauplane innerhalb der an Individuen- und Artzahl so überaus reichen Gruppe der Insekten und dann auch der Krebse auf die Monotonie der Gelenkverbindungen zurückführt. Andererseits dürfen wir die günstigen Gelenkverhältnisse des Innenskeletts als die Grundbedingung der Mannigfaltigkeit der verschiedenen Wirbeltier- und insbesondere der Säugetiergruppe ansehen. Aber nicht nur die Möglichkeit einer hohen Formverschiedenheit wird durch sie gewährleistet, sondern auch wie bereits ausgeführt, stellen sie äußerst günstige Bedingungen für eine hohe Beweglichkeit, für eine Zentrierung der Nervenbahnen, für eine hohe Ausbildung der Sinnesorgane und mithin für eine Entwicklung der intellektuellen Fähigkeiten, wie sie uns in anderen Tierklassen nur als seltene Ausnahmen in vergleichbarer Höhe entgegen treten. Man kann wohl allgemein sagen, daß der Faktor, der den Menschen auf seine heutige Höhe geführt hat, die glückliche Gestaltung seiner Hand ist. Diese ist aber wieder in erster Linie gegeben durch die glückliche Gestaltung der Gelenkverhältnisse. Es kommt hinzu, daß bei dem Endoskelett eine überall sensible, weiche und nachgiebige Haut die direkte Berührung mit den Objekten vermittelt. Hierdurch wird im Verein mit der Möglichkeit, die Objekte zu umfassen, eine Feinheit des Tastens erreicht, die keinen Vergleich mit dem Tasten der Arthropoden zuläßt, soweit es sich um das Betasten der Form eines Gegen-

standes handelt. Bei diesen werden immer nur einige wenige Punkte gleichzeitig in Berührung mit dem Objekt kommen, während wir mit der Hand ein Objekt zu gleicher Zeit an ungezählten Punkten betasten können. Dies ermöglicht weiter den unbeschränkten Gebrauch von Werkzeugen und damit die Entwicklung einer Kultur.

Wir haben im vorausgehenden die Bedeutung des Außenskeletts für die gesamte Organisation der Tiere zu würdigen versucht. Dabei haben sich Beziehungen zur Bewegungsfähigkeit und mittelbar zur Höhe der Ausbildung der Sinnesorgane ergeben. Aber nicht allein der Grad der Entwicklung dieser Organe, sondern auch ihr ganzer Habitus und ihr innerer Bau erhält durch das Außenskelett ein spezifisches Gepräge. Ich erinnere nur an die für die Arthropoden so typische Chitinborste, die mit ihren verschiedenen Modifikationen zum wichtigsten Hilfsmittel für die Allgemeinsinne wurde.

Die geringere Beweglichkeit des Kopfes gegen den Thorax, der Mangel eines Halses und der dadurch bedingte Mangel einer Bewegung des Kopfes nach der Seite und nach hinten — ein Mangel, der durch die bei den Insekten möglichen Drehbewegungen (um die Körperachse) nicht kompensiert wird —, ließ das Bedürfnis nach Augen mit möglichst umfassendem Sehfeld entstehen. Zwei Lösungen waren hier möglich und beide finden wir bei den Arthropoden realisiert. Die Spinnen besitzen eine größere Anzahl von Augen, deren Sehfelder sich zu einem einzigen ergänzen (mit Ausnahme der Hauptaugen). Diese Häufung von Augen führt schon innerhalb der Gruppe der Spinnen zum zweiten Typus, zu dem einheitlichen, aber von einer großen Zahl Einzelaugen zusammengesetzten Facettenauge (*Limulus*), das bei den Krebsen und Insekten das dominierende wird, und als ein spezifisches Auge für Tiere mit Außenskelett angesehen werden darf. Denn — um nochmals kurz zusammen zu fassen — das Außenskelett bedingt eine beschränkte Beweglichkeit. Dieser Mangel muß — was die Augen angeht — durch ein großes Sehfeld ersetzt werden. Es liegt aber in der Natur des Linsenauges, daß sein Sehfeld beschränkt ist. Es mußte also eine Häufung von Linsenaugen stattfinden, die schließlich zur Bildung eines Facettenauges führte. Diese Überlegung läßt es uns nicht mehr so befremdend erscheinen, daß innerhalb der Gruppe der Gliederfüßer mehrere Male unabhängig voneinander ein Facettenauge entstand.

Das Sehfeld des Facettenauges kann beliebig weit ausgedehnt werden. Durchsichtige Tiere, wie *Leptodora*, sehen mit ihrem einen Auge nach allen Richtungen, ohne den Kopf bewegen zu müssen. Bei Libellen fehlt nur ein kleiner Bezirk, um das Sehfeld zu einem allseitig ausgedehnten zu machen. Damit soll nicht gesagt sein, daß Fixierbewegungen bei dem Facettenauge überflüssig würden. Wir werden sehen, daß dies nicht der Fall ist, und werden auch die Erklärung dafür finden.

Die niederen Sinne.

Der Ausdruck „niedere Sinne“ bezieht sich auf den anatomischen Bau der Sinnesorgane. Es sollen damit alle diejenigen zusammengefaßt werden, die weder infolge einer geordneten Aneinanderreihung einer größeren Anzahl von Sinneszellen, noch durch das Auftreten komplizierterer Hilfsapparate zu einem komplexen Organ ausgestattet sind. Der Sammelbegriff „niedere Sinne“ bietet für die Arthropoden insofern Vorteile, als es damit möglich wird, eine Reihe von Sinnesapparaten einfachster Form, deren Funktion bisher nur zum Teil ermittelt werden konnte, mit einem anatomischen Begriff zu umschließen.

Die Unzulänglichkeit unserer physiologischen Kenntnisse läßt es geboten erscheinen, auch als engeres Einteilungsprinzip nicht die Art des Reizes oder die zu postulierende Differenz der Erregungsqualitäten, sondern die Gestalt des Sinnesorgans zu wählen, wobei jedoch gesagt werden muß, daß bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Formen eine gewisse Willkür darin liegt, z. B. eine Einteilung in Haare, Kegel, Kuppeln usw. zu treffen. Wollte man mehr Gewicht darauf legen, ob das Plasma der Sinneszellen direkt mit der Außenwelt in Berührung kommen kann oder nicht, so wäre damit ein physiologisches Moment herein gebracht, über dessen Wert sich jedoch vorderhand wenig aussagen läßt, da es nicht ausgeschlossen ist und durch manche Befunde sogar wahrscheinlich wird, daß eine Trennung der Nervenendigung von der Außenwelt durch eine dünne Chitinlamelle nicht notwendig eine Ausschaltung derjenigen Reize zur Folge hat, die ohne diese trennende Schicht den adäquaten Reiz darstellten. Wir werden uns bei unserer Betrachtung hinsichtlich der Anordnung des Materials in der Hauptsache von dem Gedanken leiten lassen, daß all die verschiedenartigsten Sinnesapparate der Arthropoden mit Einschluß der sogenannten Gehörorgane auf die einfachen Tasthaare zurückgeführt werden können.

Der Besprechung der Physiologie der niederen Sinne kann unseren Kenntnissen entsprechend nur ein geringer Raum zugestanden werden. Wer sich mit dem feineren Bau der Gliedertiere vertraut gemacht hat, wird sich leicht Rechenschaft geben können über die großen Schwierigkeiten, die sich der Erforschung der Funktion dieser Sinne entgegenstellen. Vor allem wird das Experiment oft unmöglich gemacht durch den Umstand, daß die verschiedenartigsten Sinnesapparate in engster räumlicher Vereinigung über den ganzen Körper angeordnet sind. In den wenigen Fällen, wo eine Häufung ein und desselben Sinnesorgans an einem Platze stattgefunden hat, wie z. B. auf den ersten Antennen der Brachyuren, kann an eine experimentelle Ausschaltung der ganzen Gruppe gedacht werden. Doch auch dann noch wird meist eine gewisse Unsicherheit in die Beurteilung des Experiments gebracht durch die gleichzeitig erfolgte Eliminierung einer Reihe anderer Sinnesorgane, die — wenn auch in geringer Zahl — sich

zwischen diesen zerstreut finden. Andererseits sind die für die ersten Antennen besonders charakteristischen Organe — um bei unserem Beispiel zu bleiben — durchaus nicht in ihrem Vorkommen auf diese allein beschränkt.

Des weiteren muß darauf hingewiesen werden, daß es durchaus nicht angeht, für alle gleichartig gebaute Sinnesorgane in der Reihe der Arthropoden dieselbe Funktion anzunehmen. Ist es uns gelungen festzustellen, daß z. B. ein Sinneskegel eines Schmetterlings als Riechorgan aufzufassen ist, so wäre es verfrüht, wollte man nun allen gleichen und sehr ähnlichen Kegeln dieselbe Funktion zuschreiben. Dieser Schluß darf nicht einmal durchgeführt werden für die übrigen Sinneskegel desselben Schmetterlings. Zunächst müssen uns die ganz allmählichen Übergänge dieses Gebildes in verschiedene andere zur Vorsicht mahnen. Besonders beachtenswert sind in dieser Hinsicht die Fälle, in denen sich für nahezu gleich gestaltete Sinnesapparate mit großer Wahrscheinlichkeit eine verschiedene Funktion erschließen läßt. Dies gilt z. B. für Sinnesborsten von Sirex, Schmetterlingen und Dipteren, Borsten einfachster Art mit einer Nervenendigung versehen, die man wohl unbedenklich als Tastorgane ansprechen wird, solange man sie der Oberfläche des Körpers aufsitzend findet. Andere dagegen, die in eine tiefe und wenig geöffnete Grube des Zungentasters bzw. der Antenne versenkt sind (Fig. 14), können wohl nur als Riechorgane, jedenfalls aber nicht als Tastborsten in Betracht kommen. Ähnliches gilt für die in komplizierter Weise differenzierten Zellen der sogenannten Hörorgane. Die Voraussetzung, daß diese bestimmt charakterisierten Zellen nur ein und derselben Reizart zugänglich sind, kann nur hemmend auf ein weiteres Eindringen wirken. Mancherlei spricht hier dafür, daß es ganz allgemein Erschütterungen sind, die den adäquaten Reiz für diese Sinneszellen darstellen, die im einen Fall durch Luftwellen, im anderen Fall durch Erschütterungen der Aufhängepunkte den Sinneszellen mitgeteilt werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß vorderhand keine Möglichkeit besteht, für die niederen Sinnesorgane ein allgemein befriedigendes Einteilungsprinzip aufzustellen. Denn nicht nur ist unsere Kenntnis über die Physiologie dieser Organe sehr lückenhaft; auch in dem Bau selbst liegt eine Schwierigkeit begründet, insofern als wir immerhin schon für manche Fälle feststellen können, daß gleichartiger Bau oder wenigstens nahezu gleichartiger Bau mit verschiedenartiger Funktion verbunden ist. Die geringen Differenzen, die sich eventuell in der Form finden lassen, vermögen uns jedoch nicht aus der Verlegenheit zu retten, da ein Beachten so geringer Formunterschiede zur Aufstellung von ungezählten Sinnesorgantypen bei ein und demselben Tier führen müßte.

Dieser Umstand, die außerordentliche Mannigfaltigkeit der niederen Sinnesorgane der Arthropoden hat schon zu eingehenden Erörterungen über den Gültigkeitsbereich des Müllerschen Gesetzes von den spezifischen Energien in dieser Tiergruppe Veranlassung gegeben

Der Reiz und die durch ihn hervorgerufene Erregung sind nicht wesensgleich oder wesensverwandt. Die Lichtwellen von $580\mu\mu$ und die durch sie hervorgerufenen der Gelbempfindung zugrunde liegenden Nervenregungen haben weiter nichts miteinander gemein, als daß diese jeweils entstehen, wenn die Zapfen unserer Retina von jenen Lichtern getroffen werden. Irgend eine Qualitätsverwandtschaft zwischen Reiz und Erregung besteht nicht. Wenn aber in dem aufnehmenden Apparat, dem Rezeptor, durch den Reiz nur eine „Auslösung“ der Erregung stattfindet, so lag es nahe, zwischen den beiden Phänomenen eine Qualitätswirkung überhaupt zu leugnen und sich vorzustellen, daß in einer Nervenfasern die auslösbare Erregung immer die gleiche sein wird, welchem Reiz es auch gelingen mag, die Auslösung herbeizuführen. Es ist demnach jedem Nerven eine „spezifische Energie“ inhärent. Ein konstanter Kausalkonnex zwischen der Erregung und einer bestimmten Reizqualität wird nur dadurch geschaffen, daß die zugehörige Sinneszelle nur dieser Reizart gegenüber empfindlich gemacht ist, während durch alle anderen Reizkategorien eine Auslösung dieser Erregungen gar nicht oder nur in geringem Umfange stattfinden kann. Man unterscheidet dementsprechend adäquate Reize als diejenigen, auf welche der Rezeptor abgestimmt ist, und stellt diesen die inadäquaten Reize gegenüber, die zwar auch eine Erregung hervorzurufen vermögen, die aber normalerweise nicht als Reize in Betracht kommen können. So stellt z. B. das Licht für die Retina den adäquaten Reiz dar, ein starker Druck auf den Augenhilf, der bekanntlich auch eine momentane Lichtempfindung auslösen kann, einen inadäquaten.

Von der Formulierung, die Müller damals (1840) in seiner zweiten Arbeit diesem fundamentalen Gesetz von den spezifischen Sinnesenergien gegeben hat, führen wir hier den wichtigsten Satz an. Er lautet: „Die Sinnesempfindung ist nicht die Leitung einer Qualität oder eines Zustandes der äußeren Körper zum Bewußtsein, sondern die Leitung einer Qualität, eines Zustandes eines Sinnesnerven zum Bewußtsein, veranlaßt durch eine äußere Ursache, und diese Qualitäten sind in den verschiedenen Sinnesnerven verschieden, die Sinnesenergien.“ An anderer Stelle läßt Müller die Frage offen, ob diese spezifischen Qualitäten in den Nerven oder erst in dem zentralen Endorgan derselben zu suchen sind. Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse wird man wohl eher zur letzten Ansicht neigen.

In konsequenter Durchführung des Gesetzes von den spezifischen Energien und unter Zugrundelegung der Young-Helmholtzschen Dreifarben Theorie mußte für das Farbsehen die Existenz von drei verschiedenen, durch ihre Erregungsqualitäten voneinander geschiedenen Zapfen und ebenso von drei voneinander verschiedenen Nervenfasern angenommen werden. Irgend welche Stütze für diese „Dreifasertheorie“ konnte aber bis heute nicht gewonnen werden, so daß man ihr zurzeit recht skeptisch gegenübersteht. Ja man darf wohl sagen, daß man innerhalb der Annahme einer allgemein für den Optikus spezifischen

Erregung auf eine weitere Durchführung des Müllerschen Gesetzes verzichtend, jeder Faser mehr als eine Erregungsqualität zuschreibt, und zwar nach der einen Theorie zwei, nach der anderen drei.

Nachdem damit im Gebiete der Physiologie des Auges an der Allgemeingültigkeit des Müllerschen Gesetzes gerüttelt war, wurde auch auf anderen Teilgebieten Mißtrauen wach. Nagel fand es wahrscheinlich, daß die primitiven Sinnesorgane ihre niedere Stufe unter anderem dadurch dokumentieren, daß sie sich nicht einer einzigen Reizart angepaßt haben. Den verschiedenen Reizen, die alle noch als adäquat bezeichnet werden dürfen, entspricht aber — und dies ist der springende Punkt — eine verschiedene Reizqualität. Solche Organe bezeichnet er als „Wechselsinnesorgane“. Die niederen Sinne der Arthropoden stellt er in diese Kategorie.

Es läßt sich heute noch kein abschließendes Urteil über den Geltungsbereich des Müllerschen Gesetzes fällen. Doch läßt sich dies eine schon mit Sicherheit sagen, daß es in einer zu starren Form keine Gültigkeit haben kann. Es scheint wohl möglich, daß den Nervenfasern eine größere Mannigfaltigkeit von Energien nicht zur Verfügung steht. Doch wird man annehmen müssen, daß ihre spezifische Energie verschiedener Modifikationen fähig ist. Man wird ihnen mehrere Erregungsqualitäten nur insofern zusprechen, als sie Veränderungen eines Zustandes nach einer Richtung hin bedeuten. Mithin werden auch die hiermit verknüpften Empfindungen eine gewisse Verwandtschaft unter sich aufweisen.

Es hat jedoch nicht an Stimmen gefehlt, die dem Müllerschen Gesetz eine Geltung überhaupt nicht, auch nicht in eingeschränkter Form zuerkennen, und die in den Sinnesorganen die Spezifitätenbildner sahen, deren Produkte eine Abhängigkeit von der Qualität des Reizes aufweisen. Die Annahme einer solchen Qualitätsbestimmung der Erregung verstößt durchaus nicht gegen das Wesen eines Auslösungsprozesses.

Die verschiedenen in den Sinnesorganen entstandenen Spezifitäten werden nach der Ansicht dieser Autoren von der Nervenfaser aufgenommen und unter Wahrung ihrer Qualitäten zentralwärts weiter geleitet. Eine Beschränkung der Leitungsmöglichkeiten besteht nicht. Nur durch Gewöhnung, also durch regelmäßiges Einwirken gleichartiger Reize sollen in der Nervenfaser Zustände geschaffen werden, die das Vorhandensein einer angeborenen spezifischen Energie vorzutauschen imstande sind.

Es ist wohl kaum zu leugnen, daß einer derartig prinzipiellen Zurückweisung des Müllerschen Gesetzes schwere Bedenken gegenüberstehen. Aber auch wenn man durch diese nicht abgehalten wird, dieser Auffassung zuzustimmen, so wird man deshalb noch keineswegs die von Nagel über die Funktion der niederen Sinne der Insekten als Wechselsinnesorgane aufgestellte Hypothese teilen wollen. Spricht man auch der Nervenfaser eines Haares die potentielle Fähigkeit zu, alle möglichen von dem Rezeptor ihr zugeschickten Erregungsqualitäten

weiter zu leiten, so hat man damit noch nicht entschieden, ob man auch eine Ausnutzung dieser Fähigkeiten im einzelnen Fall für gegeben hält. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung der Hilfsapparate bei den Insekten (Haare und ihre Modifikationen und Umwandlungen) verraten deutlich die Tendenz, sich bestimmten Reizen anzupassen und andere im selben Maße auszuschließen. Dies bedeutet aber nichts anderes, als daß — im Sinne dieser von uns nicht geteilten Ansicht über die spezifischen Energien gesprochen — die potentielle Fähigkeit als Wechselsinnesorgan zu funktionieren unterdrückt wird, um einer Spezifizierung der Reize und damit auch einer Spezifizierung der Energien durch Gewöhnung Platz zu machen. Also auch auf diesem Boden stehend müßten wir die Existenz von Wechselsinnesorganen bei den Arthropoden ablehnen.

Es mußte oben schon darauf hingewiesen werden, daß unsere Kenntnisse über die Funktion der verschiedenen Sinnesorgane der Arthropoden noch außerordentlich lückenhaft ist. Wenn wir uns nun überlegen, welcherlei Sinne wir bei diesen Tieren wohl erwarten dürfen anzutreffen, so werden wir uns begreiflicherweise zunächst vom anthropozentrischen Standpunkt leiten lassen, und nach all den Sinnesorganen suchen, die wir bei uns selbst finden und deren Funktion uns durch die Empfindungen, die sie uns vermitteln, begreifbarer zu sein scheint. Aus diesem Grunde werden wir viel weniger an ein Organ denken, das z. B. über die in der Luft herrschenden elektrischen Spannungen orientiert. Die Willkür, die hereingetragen wird, wenn man den anthropozentrischen Standpunkt hier etwas durchschimmern läßt, wird jedoch durch den Umstand wesentlich abgeschwächt, daß bei uns unsere Sinnesorgane im großen und ganzen den verschiedenen in der Natur vorkommenden (von uns, d. h. allerdings wieder mit Hilfe eben dieser Sinnesorgane, aufgestellten) Energieformen (mit Ausnahme der elektrischen Energieform) entsprechen.;

Die Haupttypen der niederen Sinnesorgane.

Sehen wir zunächst von den bei den Arthropoden nur eine untergeordnete Rolle spielenden freien Nervenendigungen ab, und versuchen wir in der unübersehbaren Mannigfaltigkeit der verschiedenen mit Hilfsapparaten ausgestatteten niederen Sinne dieser Tiere eine Richtschnur zu gewinnen, die es uns ermöglicht in irgend einer Form eine gewisse Gesetzmäßigkeit in das Chaos hineinzubringen, so wird uns dies einigermaßen gelingen, wenn wir uns die Frage vorlegen: Wie mag wohl das ursprünglichste Sinnesorgan der mit einem Chitinpanzer umgebenen Tiere ausgesehen haben?, und wenn wir dann weiter uns ein Bild zu machen versuchen von den Umwandlungen desselben und den funktionellen Änderungen, denen diese Umwandlungen entsprechen.

Als das einfachste und ursprünglichste Sinnesorgan der Arthropoden bzw. ihrer Vorfahren dürfen wir das **Chitinhaar** ansehen, das dem wenig veränderten Chitinpanzer aufsitzt. In sein mehr oder weniger

ausgedehntes Lumen dringt die unter ihm liegende Sinneszelle mit einem Fortsatz ein.

Eine Verfeinerung dieses Sinnesapparates wird zunächst dadurch erreicht, daß das Haar leichter beweglich wird, und so auch geringste Anstöße mit einer Durchbiegung beantworten kann. Wir sehen daher die Stelle, an der es dem Panzer aufsitzt, verdünnt und in verschiedenem Maße zu einem Gelenk umgebildet (Fig. 1). Dadurch wird noch ein weiterer Vorteil geschaffen. Die ganze Bewegung des Haares (in Fig. 1 handelt es sich um eine Borste) konzentriert sich jetzt auf diese eine Stelle. Und es ist durchaus wahrscheinlich, daß eine Alteration der

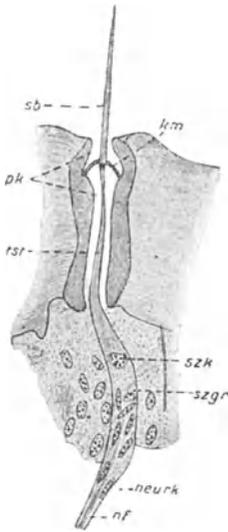


Fig. 1. Längsschnitt durch eine Sinnesborste der Gaumenplatte von *Dytiscus marg.*

sb Sinnesborste; pk Porenkanal; km kuppelförmige Membran; tst Terminalstrang; szk Sinneszellenkern; szgr Sinneszellengruppe; neurk Neurilemmkern; nf Nervenfasern.
(Hochreuther, 1912.)

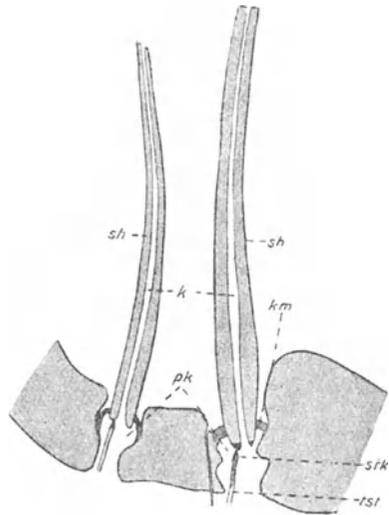


Fig. 2. Längsschnitt durch die Basis eines Sinneshaares von der Unterlippe von *Dytiscus marg.*

tst Terminalstrang; stk stiftförmiger Körper; pk Porenkanal; km kuppelförmige Membran; sh Sinneshaar; k Kanal in demselben.
(Hochreuther, 1912.)

nervösen Substanz wirksamer wird, wenn sie in konzentrierter Form an einer Stelle appliziert wird, als wenn sie sich auf eine größere Strecke verteilt.

In dieser Richtung bedeutet es wieder einen Fortschritt, wenn die Biegefestigkeit des Haares gesteigert wird, so daß es schließlich einen starren Hebel darstellt, der nur an der einen Stelle, wo er dem Panzer gelenkig aufsitzt, drehbar ist. So sehen wir das Sinneshaar in die **Sinnesborste** übergehen.

Diese Konzentration der Bewegung beantwortet der nervöse Apparat ebenfalls mit einer Konzentrierung des Rezeptors im engeren Sinne

(des eigentlichen reizaufnehmenden Teiles) (Fig. 2). Die beigegebene Figur (ein Sinneshaar) zeigt, wie hier der Rezeptor *i*, *e*, *S*, in welchen der Terminalstrang der Nervenzelle (*tst*) ausläuft, und der hier stiftchenförmig differenziert ist (*stk*), nur gerade die Basalkuppe des Haares berührt. Damit nun die leiseste Bewegung des Haares bereits einen Ausschlag gibt, ist dieses über den Drehpunkt hinaus nach innen zu noch etwas verlängert, so daß die Berührungsstelle mit dem Nerven größere Exkursionen ausführt, als dies ohne diese Verlängerung der Fall wäre.

An der Innervierung eines Sinneshaares oder einer Sinnesborste sind meist mehrere Sinneszellen, sehr häufig zwei beteiligt (Fig. 1).

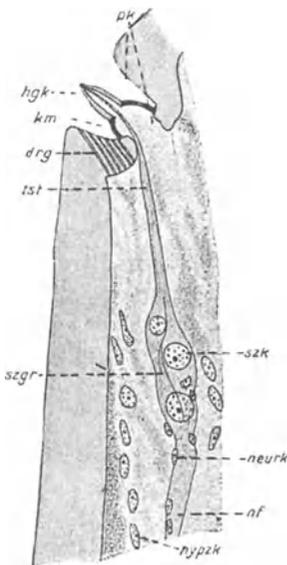


Fig. 3. Längsschnitt durch einen hohlen Grubenkegel (*hgk*) der Antenne von *Dytiscus marg.*

drg Drüsenausführungsgänge; *hypzk* Kerne der Epidermiszellen. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1. (Hochreuther, 1912.)

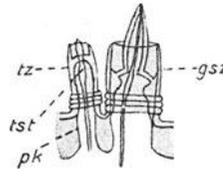


Fig. 4. Längsschnitt durch ein Tast- (*tz*) u. ein Geschmackszäpfchen (*gsz*) (?) v. *Palpus maxillaris* v. *Dytiscus marg.*

tst Terminalstrang; *pk* Porenkanal. (Hochreuther, 1912.)

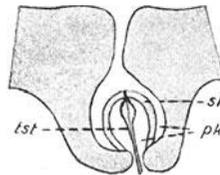


Fig. 5. Längsschnitt durch ein kleines kuppelförmiges Organ vom Femur von *Dytiscus marg.*

tst Terminalstrang; *sk* Sinneskuppel; *pk* Porenkanal. (Hochreuther, 1912.)

Stets handelt es sich um schlanke Zellen, die sich proximal in eine Nervenfasern ausziehen. Der distale Fortsatz verjüngt sich allmählich (Terminalstrang) (*tst* Fig. 1) und tritt häufig mit einem spezifisch differenzierten Endstück — stiftchenförmiger Körper genannt (Fig. 2, *stk*) — an das Haar oder die Borste heran. In dem Terminalstrang verläuft ein feiner axialer Strang, den man als aus Neurofibrillen bestehend ansprechen darf (Fig. 5). Die Sinneszellen treten meist schon ziemlich deutlich aus dem Verband der Epidermiszellen heraus. Sie sind

umhüllt von einer aus Zellen gebildeten Scheide (Fig. 1, *neurk* = Kerne dieser Zellen).

Es scheint mir bedeutungsvoll, daß die Autoren, die sich in neuerer Zeit sehr eingehend mit diesen Gebilden befaßt haben, zu dem Ergebnis kamen, daß der stiftchenförmige Körper eine chitinige Umwandlung des Terminalstranges darzustellen scheint. Ich neige dazu anzunehmen, daß hier gleiche Verhältnisse vorliegen, wie bei den Rhabdomen der Augen, insofern als auch hier die eigentlichen rezipierenden Teile der Sinneszellen in eine kutikulare Masse eingebettet sind. Inwieweit mir diese Einbettungsmasse bei der Funktion wesentlich zu sein scheint, werde ich bei der Besprechung der Rhabdome ausführen.

Wenn wir nun die weiteren Umbildungen der Sinnesorgane verfolgen, so können wir ihre Funktion nicht ganz außer acht lassen, müssen also dann und wann in dieser Hinsicht etwas vorgreifen.

Ein Sinneshaar, das als Geruchsorgan funktionieren soll, scheint immer nur an der Spitze zu einem solchen Organ umgebildet zu werden. — Ob hier eine Öffnung im Chitin dem Terminalstrang einen direkten Kontakt mit der Außenwelt gestattet, ist eine Frage, die uns hier noch

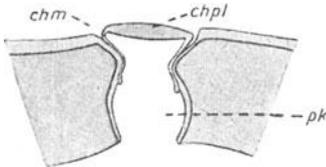


Fig. 6. Längsschnitt durch ein kelchförmiges Organ der Antenne eines jungen *Dytiscus marg.*

pk Porenkanal; *chpl* verschließende Chitinplatte;
chm Chitinmembran.
 (Hochreuther, 1912.)

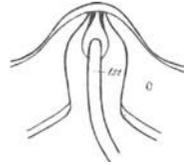


Fig. 7. Schnitt durch Sinneskuppel und Terminalstrang eines Chordotonalorgan-Elementes am Grunde der Halteren.

tst Terminalstrang; *C* Cuticula.
 (Pflugstädt, 1912.)

nicht zu beschäftigen braucht. — Die Tatsache aber, daß nur die äußerste Spitze des Haares den aufnehmenden Teil des Sinnesorganes darstellt, muß uns den ganzen übrigen Teil des Haares überflüssig erscheinen lassen, und macht uns die Reduktion dieses Gebildes auf ein Minimum (Fig. 3, *hgk*) verständlich. Die kuppelförmig gewölbte Chitinmembran der Fig. 1 und 2, die die Bewegungsfreiheit ermöglicht, finden wir auch hier bei diesen Grubenkegeln wieder (*km*), obwohl sie hier als Gelenkhaut keine nennenswerte Bedeutung mehr haben mag. Ein Herausheben dieses ganzen Organes führt uns zu Typen, wie sie in Fig. 4 wiedergegeben sind.

Kehren wir nochmals zu unserer Fig. 3 zurück und stellen uns nun vor, daß die Rückbildung des Haares noch weitere Fortschritte macht, bis dieses schließlich nur noch als kleine Kappe das Ende des Terminalstranges, also den stiftchenförmigen Körper umschließt und mit diesem mehr oder weniger zu einer Einheit verschmilzt, und lassen wir weiter

mit dieser Reduktion auch eine geringe Verlagerung in die Tiefe einhergehen, so kommen wir zu einem Typus von Sinnesapparaten, den man als **kuppelförmige Organe** bezeichnet hat (Fig. 5). Die Sinneskuppel (*sk*) ist die nahezu geschlossene Chitinmembran (*km*) der vorhergehenden Figuren. Über die Funktion der kuppelförmigen Organe siehe später.

Als eine eigenartige Abart dieser Sinnesapparate sind die sogenannten **kelchförmigen Organe** zu erwähnen, bei denen die Sinneskuppel Hand in Hand mit einer Verlagerung an die Oberfläche eine Abflachung erfahren hat (Fig. 6). Der Terminalstrang tritt auch hier in der Mitte an die Sinneskuppel heran.

Bei den kuppelförmigen wie bei den kelchförmigen Organen steht bereits das zu einer Stiftchenkappe reduzierte Chitinhaar nur noch in lockerem Kontakt mit der Sinneskuppel. In den Chordotonalorganen finden wir diese Loslösung noch weiter getrieben. Neben Sinneszellen, die sich noch kaum von den Sinneskuppeln unterscheiden (Chordotonalorgane der Dipteren-Halteren) (Fig. 7 und 19) finden wir diese Organe in der Regel losgelöst von der Cuticula und in die Tiefe versenkt (vgl. Fig. 20).

Wir haben in dieser Übersicht nicht etwa schon alle bei den Arthropoden vorkommenden Typen von niederen Sinnesorganen kennen gelernt. Eine ganze Reihe nicht uninteressanter Modifikationen sind bisher nicht berücksichtigt. Sie werden zum Teil in den folgenden Abschnitten noch Erwähnung finden. Hier kam es zunächst nur darauf an, die markantesten Etappen in der Entwicklung und Umbildung festzulegen, wobei im Auge behalten wurde, daß auch die verschiedenen physiologischen Kategorien durch die hier ausgewählten Typen repräsentiert werden.

Tastsinn.

Wenn wir an einen Käfer denken, der in seinem Chitinskelett wie ein gepanzerter Ritter in seiner Rüstung steckt, so werden wir uns nicht wundern dürfen, daß dieses Tier auf leise Berührungen nur dann reagiert, wenn es dadurch in seiner Lage beeinflußt wird, d. h. wenn dadurch seine Gelenke in irgend einer Weise passiv bewegt werden. Daß durch den toten Panzer hindurch feinste Reize nicht wirken können, ist ohne weiteres zu erwarten. Wir werden daher auch vergebens hier nach freien Nervenendigungen suchen. Das dicke Chitinkleid bedingt besondere reizaufnehmende Organe auch für den Tastsinn. Anders liegen die Verhältnisse bei vielen Larven. So hat z. B. die Maikäferlarve zwar auch einen ziemlich dicken Chitinmantel, aber dieses Chitin ist weich und geschmeidig. Dasselbe gilt auch für das der Schmetterlingsraupen. Hier hat denn auch Zawarzin freie Nervenendigungen in großer Zahl unter der Cuticula gefunden. Aber auch bei Tieren mit festerem Skelett kommen sie an bestimmten Stellen, nämlich an Gelenkhäuten in regelmäßiger Anordnung und Zahl vor (Fig. 8).

Überall aber wo das Chitin auf Druck nicht nachgiebig ist, fällt auch die Möglichkeit einer Sensibilisierung ohne besondere Apparate weg, und wir finden dann das Skelett je nach Bedürfnis mehr oder weniger übersät mit Tasthaaren, Borsten oder den teils soliden, teils hohlen kurzen Tastkegeln. Man kann diese Art der Sensibilisierung der Cuticula nicht als einen Notbehelf gegenüber der anderen mit freien Nervenendigungen bezeichnen. Sie leistet unter allen Umständen mehr als die letzterwähnte. Wir brauchen nur an unsere Tastempfindlichkeit zu denken. Eine Fliege wird auf unserer Hand nie durch den Druck,

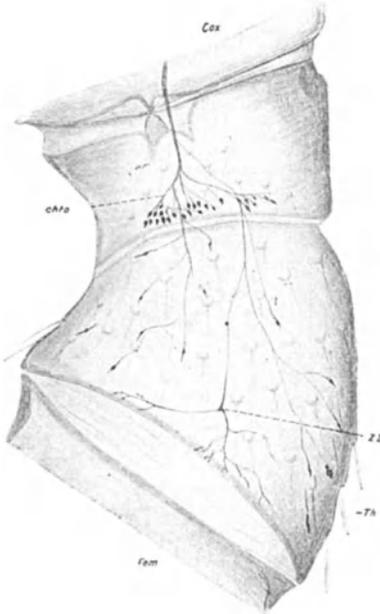


Fig. 8. Das Trochantergelenk der dritten Extremität einer Äschnalarve.

Cox Coxa; *Fem* Femur; *chto* chordotonale Organe; *ZII* Zellen mit freien Nervenendigungen; *Th* Tasthärchen. (Zawarzin, 1912.)

den sie ausübt, bemerkt, auch nicht wenn sie läuft. Selbst die so empfindliche Fingerspitze vermag den geringen Reiz nicht aufzunehmen. Kommt das Tierchen aber auf seiner Wanderung auf den Handrücken und berührt hier nur die kleinsten Härchen, so wird der ziemlich deutliche Reiz sofort als lästig empfunden. Dies belehrt uns schon, daß das Haar und seine Modifikationen das ideale Tastorgan darstellen.

Die Verteilung dieser Organe auf dem Körper ist natürlich keine gleichmäßige. Besonders bedacht sind damit die Anhänge des Kopfes und die Extremitäten sowie auch einzelne Teile der äußeren Geschlechtsorgane (Fig. 9). Die Elytren sind ziemlich arm an Tastorganen. Dagegen werden sie auf den häutigen Flügeln in größerer Zahl gefunden. Näher untersucht sind daraufhin die Schmetterlinge (Freiling, Vogel). Daß die Dämmerungs- und die Nachtfalter reicher mit Tastorganen auf den Flügeln versehen sind, mag daran liegen,

daß sie fast durchweg bessere Flieger als die Tagsschmetterlinge. Für den Tastsinn darf man wohl die Sinnesschuppen und die Sinnesstacheln in Anspruch nehmen. Damit ist die Auswahl der auf den Flügeln vorkommenden Sinnesapparate jedoch nicht erschöpft. Wir werden bei Besprechung anderer Sinne noch davon hören.

Die Sinnesschuppen der Schmetterlinge sind durch ihren starken Chitinmantel, die schmale, lanzettförmige Gestalt und die scharf auslaufende Spitze gekennzeichnet. Sie stecken in einer Alveole, die ihnen einige Bewegungsfreiheit gestattet. Die Sinneszelle reicht mit einem

Terminalfaden an das basale Ende der Schuppe heran. Man findet sie meist auf den Adern und besonders auf den Randadern. Auch in dem Vorderwinkel des Vorderflügels und an der Basis der Flügel, d. h. da, wo Unter- und Oberseite des Flügels nicht miteinander verwachsen sind und so die Ausbreitung von Nerven gestatten, sind die Sinnesschuppen nicht selten (Vogel). Seltsamerweise liegen sie meist ganz unter den Deckschuppen versteckt (Freiling).

Durch diese Sinnesschuppen wird der Flügel gewöhnlichen Tastreizen zugänglich, wie es für Nachtschmetterlinge, besonders für Spanner, beim Auflegen der Flügel auf die Unterlage erforderlich erscheint. Für eine Registrierung des Luftwiderstandes (woran die neueren Untersuchungen an Fledermäusen schon denken ließen), hätten diese Sinnesschuppen die denkbar ungünstigste Form, und was auch für anders geartete Sinnesorgane gelten würde, die denkbar schlechteste Lage.

Die Sinnesstacheln sind außerordentlich klein, stehen bei allen Schmetterlingen am Flügelrande an der Unterseite der Randadern (Fig. 10) und sind häufig sichelförmig nach unten gekrümmt. Sie werden jeweils von mehreren (vier) Zellen innerviert, deren Terminalschlauch in die hohle Borste eindringt. Ob ihre Funktion mit einer Sensibilisierung des Flügelrandes für Tastreize erschöpft ist, läßt sich nicht ermitteln.

In der Gruppe der Pterophoridae hat Freiling eine Innervation von Duftschuppen festgestellt, die dem in Fig. 2 wiedergegebenen Typus entspricht.

Bei den Krebsen wie bei den Insekten enthalten die Antennen die wichtigsten Tastorgane. Doch findet man auch alle übrigen dem Chitinpanzer aufsitzenden Haare und Borsten innerviert (vom Rath, 1896). Weniger gut sind in dieser Richtung die Spinnen untersucht. Doch müssen wir ihnen nach dem Urteil von Forel ein sehr fein ausgeprägtes Tastvermögen zuschreiben.

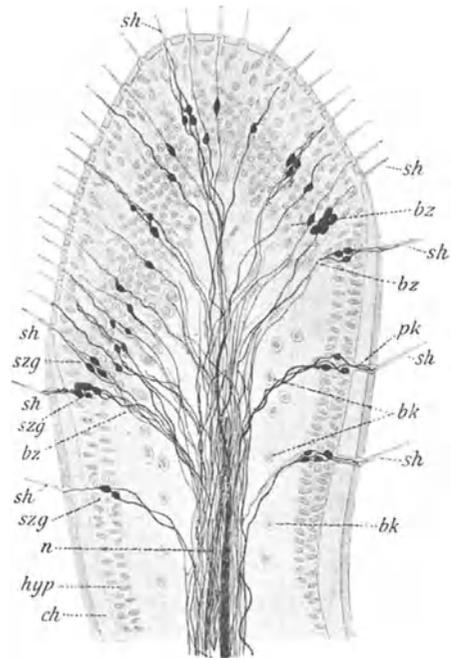


Fig. 9. Längsschnitt durch die Spitze eines Palpus Maxillaris von *Locusta viridissima*.

sh Sinneshaare; bz Blutkörperchen; pk Porenkanal; hyp Epidermis; szg Sinneszellengruppe; ch Chitin. Chromsilberimprägnation nach Golgi.

(vom Rath, 1896.)

An den Extremitäten finden sich bei den Arthropoden Tasthaare, deren Aufgabe es ist, das Tier über die gegenseitige Lage der einzelnen Extremitätenglieder zu unterrichten. Diese Haare sind so angeordnet, daß sie mit dem Chitinpanzer oder mit einer Haargruppe des Nachbarliedes in Berührung kommen, sobald dieses gegen das erste winkelig abgeknickt wird. Die Stärke des Reizes kann das Tier über die Größe des Winkels orientieren, den die beiden Teile einschließen. Doflein (1910), der diese Funktionsweise aufgedeckt hat, nennt die in Frage kommenden Haare „Stellungshaare“.

Drucksinn.

Es wäre voreilig, wollte man den Drucksinn ohne weiteres mit dem Tastsinn identifizieren. Wohl ist es richtig, daß jeder Tastreiz zugleich auch einen Druckreiz darstellt. Dennoch ist die Möglichkeit zuzugeben,

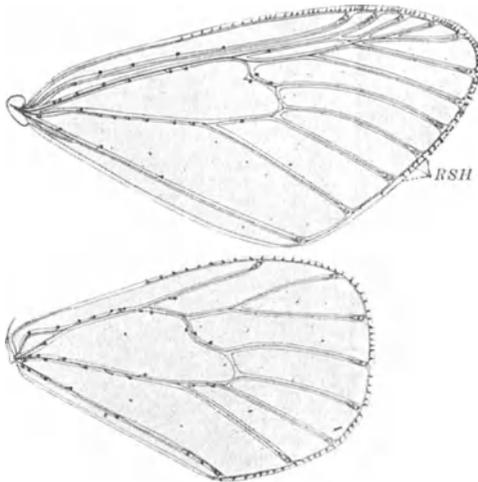


Fig. 10. Vorder- und Hinterflügel von *Cheimatobia brumata*

mit den Nerven innerhalb der Adern (die Nerven im „Flügel-feld“ sind nicht berücksichtigt), den Randadersinneshärcchen = Sinnesstachel (*RS*) und den Sinneskuppeln, von denen die der Oberseite als Punkte, die der Unterseite als Kreise dargestellt sind. Die Sinneskuppelgruppen der Flügelbasis sind nicht eingezeichnet. (Vogel, 1911.)

daß die Tastorgane, wie wir sie auf den Antennen finden, mit denen die Objekte abgetastet werden, andere sind als die, die bei Wassertieren vielleicht vorhanden sind, um den Wasserdruck zu registrieren. Ferner hoffe ich wahrscheinlich machen zu können, daß die Bedeutung der kuppelförmigen Organe (Fig. 5) darin liegt, über Durchbiegung des Chitinskeletts zu orientieren. Diese Durchbiegung, beispielsweise des Femurs durch die Belastung, ist von Druckwirkung nicht zu trennen, hat aber nichts mit dem Tasten gemein.

Die Fig. 5 (vgl. S. 17) läßt erkennen, daß eine Durchbiegung des Chitins dazu führen muß, daß die

schmale Öffnung, durch die der Terminalstrang in die Kuppel eintritt, erweitert wird, und zwar um so mehr, je tiefer diese Öffnung liegt; und diese Erweiterung muß zu einer Abflachung der Sinneskuppel und damit zu einer Herabdrückung ihrer mittleren Partie führen. Andererseits wird eine Ausbiegung des Skeletts von der Sinneskuppel mit einer stärkeren Hervorwölbung beantwortet. Auf diese Weise kommt ein Hochziehen und Niederdrücken des Terminal-

stranges zustande, ein Reiz, der diese Sinnesorgane schon in die Nähe der chordotonalen Organe stellt.

Wenn mich schon der Bau dieser Sinnesapparate eine derartige Funktion vermuten ließ, so wurde ich in meiner Ansicht noch bestärkt durch die charakteristische, von Hochreuther bei *Dytiscus* festgestellte Verteilung dieser Organe. Man findet sie vornehmlich an basalen Gliedern der Extremitäten und der Kopfanhänge. So am Scapus und Pedicellus der Antennen, an Coxa, Trochanter, Femur und Tibia des ersten, an Coxa, Trochanter und Femur des zweiten und am Trochanter des dritten Beinpaars; ferner sind damit bedacht die Oberseite der Oberlippe und der Mandibeln sowie die Taster. Schließlich sitzen einige wenige auch auf dem Epikranium am Augenrand. Ihre Anzahl ist stets beschränkt.

Besonders beachtenswert scheint mir, daß sie auf den Flügeln, besonders auf denen der Schmetterlinge (Vogel), in bestimmter Anordnung und Zahl gefunden werden, und daß sie in einem etwas abgeänderten Typus in großer Zahl die Basis der Halteren der Dipteren umlagern. Die Verteilung auf dem Schmetterlingsflügel ergibt sich aus der Fig. 10. Eine größere Ansammlung dieser Sinnesorgane an der Flügelbasis ist auf der Figur nicht eingezeichnet. Diese läßt am Vorder- wie am Hinterflügel wieder zwei Gruppen unterscheiden, von denen die eine auf der Ober-, die andere auf der Unterseite sitzt. Die der Oberseite hat man proximal der Basis der Subcostalader zu suchen, die der Unterseite proximal der Basis der Costalader. Jene Gruppe zählt auf dem Vorderflügel 60 bis 100 Sinnesorgane, diese 50 bis über 200. Auf dem Hinterflügel ist die Costalgruppe meist recht schwach entwickelt (10 bis 18), während die Subcostalgruppe bei Heterocera bis zu 250 Sinnesorgane vereinigt.

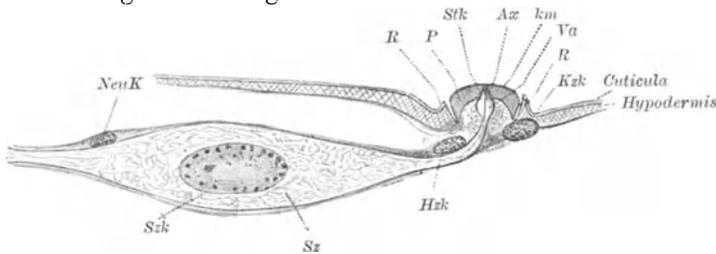


Fig. 11. Schnitt durch die Achse einer Randkuppel von *Larentia bil.* in der Richtung der Ader.

Az Achsensfaden; *Stk* stifftchenförmiges Körperchen; *km* Kuppelmembran; *Va* Vakuole; *R* Chitinringwall; *Sz* Sinneszelle; *Szk* deren Kern; *Kzk* Kern der die Kuppel bildenden Epidermiszelle; *Hzk* Kern einer Hüllzelle (epidermoidaler Abkunft); *NeuK* Neurilemmkern. (Vogel, 1911.)

Alle kuppelförmigen Organe, die in einer stark entwickelten Cuticula liegen, das sind also die basalen Gruppen, unterscheiden sich in ihrem Bau nur wenig von den oben abgebildeten. Die Kuppelmembran findet ihren Ansatz an das Körperchitin nicht in der Tiefe, sondern spannt sich mehr an der Oberfläche aus. Bei den am Rande der Flügel stehenden

Kuppeln dagegen ist durch das nur sehr dünne Chitin ein etwas modifizierter Bau bedingt, wie er durch die Fig. 11 dargestellt wird. Auf dieser Abbildung ist nicht erkennbar, daß von dem Ringwall aus mehrere Chitinleisten strahlenartig ausgehen, so daß auf diese Weise die Sinneskuppeln von einer Durchbiegung des Flügelrandes auch genügend betroffen werden.

Die Flügel anderer Insekten entbehren diese Sinnesorgane keineswegs, doch sind sie bei den Schmetterlingen am eingehendsten untersucht. Aus diesem Grunde haben wir auch hier etwas länger verweilt.

Hier könnte die Besprechung der Sinneskuppeln angeschlossen werden, die an der Basis der Halteren zu größeren Gruppen vereinigt vorkommen. Doch werden wir ihre Betrachtung dem Kapitel „Chordotonale Sinnesorgane“ einreihen und hoffen, daß dies durch ihren Bau und ihre mutmaßliche Funktion gerechtfertigt erscheinen wird.

Wir haben nun dreierlei Sinnesorgane kennen gelernt, die bei der aktiven Bewegung des Tieres eine Rolle spielen. Die einfachsten, die freien Nervenendigungen, die die Gelenkhaut sensibel machen, und dabei vielleicht auch Aufschluß geben über den Grad der Spannung oder Entspannung, in dem sie sich befindet. Dann finden wir in den Stellungshaaren Vorrichtungen, um die winkelige Abknickung zweier Skeletteile gegeneinander abzumessen. Und schließlich geben die kuppelförmigen Organe dem Tier die Möglichkeit, die Belastung des Chitins zu berücksichtigen (womit kein bewußtes Berücksichtigen gefordert sein soll). Daß dies nicht überflüssig ist, und daß die Muskelkraft auch bei den Arthropoden direkt zu einer Schädigung des Skeletts führen kann, das müssen wir schon annehmen, wenn wir uns vorstellen wollen, daß die bei diesen Tieren so weit verbreitete Fähigkeit der Autotomie allmählich aus schon vorhandenen Fähigkeiten entstanden ist; d. h. es muß wohl schon vorher dann und wann vorgekommen sein, daß ein Tier durch zu heftige Muskelanstrengung eine Extremität gebrochen hat. Und zeigen uns nicht die in freier Natur häufig vorkommenden abgeflatterten Schmetterlinge, daß ihre zahlreichen Sinneskuppeln auf den Flügeln nur einen relativen Schutz gegen zu kräftiges Aufschlagen des Flügels auf ein Hindernis darstellen¹⁾?

Vermutlich kommen den Arthropoden außer den besprochenen Sinnesorganen noch feinste Druckmeßapparate zu, die bei fliegenden Formen auf den Fühlern sitzen und von einfachen Sinneshaaren gebildet werden (s. auch S. 52 das über Culiciden Gesagte) und den Zweck haben, den Luftdruck, der bei dem Fliegen überwunden wird, zu messen. Solche Sinnesorgane könnten uns erklären, warum Wespen nie gegen Glasscheiben anfliegen, sondern stets das Hindernis rechtzeitig be-

¹⁾ Organe, die besonders auf Zug und Druck beansprucht werden, wie die dritten Beinpaare der Heuschrecken und der pollensammelnden Bienen — hier wäre auf Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen zu achten —, ferner Hartgebilde, wie der Stachel der Bienen und die verschiedenen Legeröhren, dann die Scheren der Krebse usw. müßten auf das Vorhandensein von kuppelförmigen Organen untersucht werden.

merken. In diese Kategorie wären ferner auch die von Doflein beschriebenen Sinnesborsten am Schwanzfächer der Dekapoden zu stellen. Sie messen beim Steuern mit dem Schwanzfächer die Druckstärke.

Thermischer Sinn.

Man kann wohl kaum daran zweifeln, daß die Arthropoden auf Temperaturänderungen reagieren, wenn auch nicht viele exakte Versuche in dieser Hinsicht vorliegen. In erster Linie wird man an die Ameisen denken, von denen es bekannt ist, daß für sie bei der Wahl des Platzes für die Puppen in hohem Maße die Temperatur des betreffenden Raumes ausschlaggebend ist. Im Frühjahr bringen sie sie, sobald die Sonne scheint, möglichst nahe unter die Oberfläche des Nestes und schleppen sie abends wieder in die Tiefe. Im Hochsommer dagegen suchen sie für ihre Schützlinge in den untersten Schichten des Nestes ein kühles Plätzchen.

Doflein (1916) findet bei der Larve des Ameisenlöwen einen Wärme-, aber keinen Kältesinn.

Beim Flußkrebis scheinen hohe Temperaturen von den Antennen nicht lebhaft wahrgenommen zu werden. Wird das Tier außer Wasser gebracht, so kann man einen glühenden Draht bis auf 4 mm Entfernung an die Antennen herbringen, ohne daß eine Reaktion erfolgt. Aber auch an anderen Stellen des Körpers findet man, daß eine Annäherung eines glühenden Körpers auf Distanzen, bei denen wir schon ein starkes Brennen fühlen, bei dem Krebs kaum eine Reaktion auszulösen vermag.

Im Wasser scheint die Empfindlichkeit auch nicht wesentlich höher zu sein. Füllt man eine voluminöse Pipette, die selbst vorher angewärmt wurde, mit heißem Wasser und läßt nun aus dieser in nächster Nähe der Antennen Wasser ausströmen, so erfolgt eine Reaktion nur dann, wenn die Antennen von Wasser von etwa über 40° getroffen werden. Die geringe Ausbildung des Temperatursinnes der Krebse ist etwas befremdend, wenn man die hohe Empfindlichkeit des Gesundheitszustandes dieser Tiere gegenüber der Wassertemperatur in Rücksicht zieht.

Besondere Sinnesorgane, die zur Perzeption von Temperaturschwankungen dienen sollen, wurden bisher nirgends erwähnt. Vielleicht darf man hier an die sogenannten kelchförmigen Organe denken. Ihr Bau ist aus Fig. 12 ohne weiteres zu ersehen. Die Chitinmembran (*chm*), in die die Chitinplatte an ihrem Rande übergeht, ist mit dem Körperchitin meist nicht verwachsen, sondern einfach in den Poren-

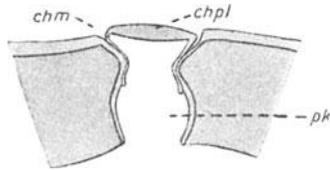


Fig. 12. Längsschnitt durch die Chitinteile eines kelchförmigen Organs von der Antenne eines Dytiscus.

chm Chitinmembran; *chpl* verschießende Chitinplatte; *pk* Porenkanal.
(Hochreuther, 1912.)

kanal (*pk*) eingeklemmt. Stellt man sich nun vor, daß die Chitinplatte auf der Außenseite einer geringeren Temperatur ausgesetzt wird, so muß sich die äußere Lage zusammenziehen und so zu einer Abflachung der nach außen gekehrten Wölbung führen. Bei Temperaturerhöhung wird das Gegenteil stattfinden. Dies wird nicht ohne Zug und Druck

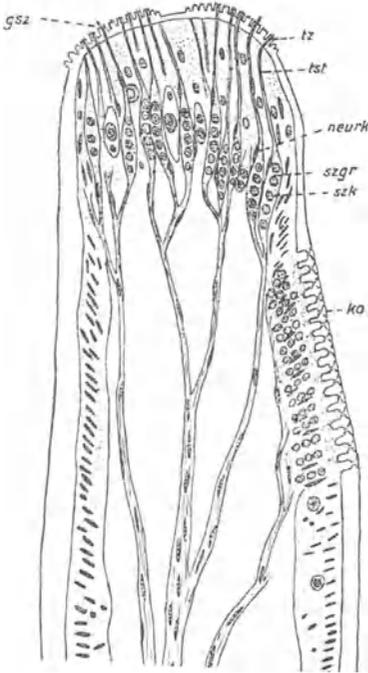


Fig. 13. Längsschnitt durch die distale Hälfte des Endgliedes des Palpus maxillaris v. *Dytiscus marg.*

An der Streckseite ein Feld kelchförmiger Organe *ko*; an der Spitze in zwei Feldern Tastzäpfchen *tz*; und Geschmackszäpfchen *gsz*.
(Hochreuther, 1912.)

damit ausgestattet (Fig. 13). Hier ist auf dem Funiculus je ein Feld auf der Beugeseite zu finden von einer Stärke, die insgesamt 2200 bis 2500 Sinnesorgane ergibt. (Ihre strenge Lokalisation läßt ein experimentelles Ausschalten dieser Gebilde aussichtsvoll erscheinen.) Die kelchförmigen Organe wurden bisher meist als Riechorgane oder auch als Hörorgane (v. Buttler-Reepen) aufgefaßt.

Geruch- und Geschmacksinn.

Wir behandeln diese beiden Sinne in einem Kapitel, einmal weil ihre Rezeptoren in beiden Fällen durch chemische Reize in Erregung versetzt werden (wie denn auch bei uns ihre zugehörigen Empfindungs-

auf die Chitinmembran vor sich gehen können, und es mag dies zur Loslösung von dem Körperchitin in vielen Fällen geführt haben. Die Innervation ähnelt der der kuppelförmigen Organe. Ein Terminalstrang tritt in der Mitte an die Chitinplatte heran.

Es ist nun klar, daß dieselbe Wirkung, wie sie hier der Temperatur zugeschrieben wurde, auch von einem verschiedenen Feuchtigkeitsgehalt hervorgebracht werden kann. Doch wäre, wenn es sich hier um einen Feuchtigkeitssinn handelte, zu erwarten, daß eine Isolierung einer äußeren von einer inneren Chitinplatte zu erkennen wäre, um eine Einwirkung der dauernd von dem anliegenden Protoplasma feucht gehaltenen inneren Platte auf die äußere zu vermeiden.

Die Verbreitung der kelchförmigen Organe — sie wurde von Hochreuther bei *Dytiscus* festgestellt — ist eine sehr beschränkte. Sie kommen nur an zwei Stellen vor, an diesen aber in großer Zahl. Einmal findet man sie an dem letzten Gliede des Palpus maxillaris. Besonders reich sind die Antennen

qualitäten eine gewisse Verwandtschaft aufweisen); und dann wird eine gemeinsame Behandlung dieser Chemorezeptoren durch den Umstand gefordert, daß wir nicht in der Lage sind, für alle Gruppen zu ermitteln, ob ihnen Geruch- und Geschmacksinn oder nur der eine von beiden zukommt. Es tritt noch hinzu, daß die lückenhaften Kenntnisse über die Art der Einwirkung dieser Reize es uns nicht ermöglichen, durch Definition Geruch- und Geschmackreiz voneinander zu trennen. Auf das den Reizstoff vermittelnde Medium (Luft oder Wasser) dürfen wir bei einer Definition keinen Wert legen, solange die Möglichkeit in Rechnung gezogen werden muß, daß die Art der Reizeinwirkung bei Geruch- und Geschmacksinn verschieden ist, und daß somit hier die Definition einzusetzen hat. Ist bei Wassertieren nur eine Art von Sinnesorganen vorhanden, so bleibt es unserer Willkür überlassen, ob wir hier von Geruch- oder Geschmackorganen sprechen wollen oder einem darüber nicht entscheidenden Chemorezeptor den Vorzug geben.

Wir werden gut tun, davon auszugehen, ob für die Tiere ein Objekt eine oder zwei Möglichkeiten besitzt, einen chemischen Reiz auszuüben. Dies ist bei Wasser- und bei Lufttieren verschieden. Bei Lufttieren kann das Transportmittel die Luft sein, welche die feinsten Partikelchen des Körpers oder die betreffende Substanz in Gasform dem Sinnesorgane entgegenbringt. Außerdem kann das Objekt in Lösung als Reiz wirken, sei es daß es bereits als solche von dem Tier angetroffen wird, sei es daß es durch Berührung mit den Mundteilen oder nur mit der Feuchtigkeitsmenge, die das Sinnesorgan überzieht, in minimalen Spuren in Lösung geht. Hier liegen also zwei verschiedene Einwirkungsmöglichkeiten vor, und diesem Umstand entsprechend dürfen wir auch zwei verschiedene Sinnesorgane erwarten. Der Nutzen, den sie dem Tiere bringen, liegt auf der Hand. Würden die Chemorezeptoren einer Ameise nur auf gelöste Stoffe reagieren können, so würden sie ihnen auch dann noch nichts nützen, wenn das Objekt nur den Bruchteil eines Millimeters von ihr entfernt liegt. Wir dürfen uns allerdings nicht verschweigen, daß es sich möglicherweise hier nur um verschieden weitgehende Verfeinerung ein und desselben Sinnes handelt. Denn da auch bei dem Geruchsinn jedenfalls eine Lösung der in Spuren das Sinnesorgan treffenden Substanz in dem Feuchtigkeitsüberzug desselben stattfindet, so ist eine qualitative Gleichheit der beiden auf Fern- und auf Kontaktwirkung reagierenden Organe nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Immerhin muß in diesem Falle die Herabsetzung des Schwellenwertes bei dem einen Sinnesorgan eine so hochgradige Verfeinerung dem anderen gegenüber bedeuten, daß man doch wohl berechtigt ist, zwei verschiedene Sinnesorgane darin zu erblicken. Aus diesem Grunde werden wir auch unbedenklich bei Insekten und Spinnen von Geruch- und Geschmacksinn sprechen.

Sehr viel zweifelhafter wird das Vorhandensein zweier Sinne bei den Wassertieren. Zunächst hat man sich darüber klar zu sein, daß es bis jetzt durch Versuche am Menschen nicht erwiesen ist, daß zwei verschiedene Objekte, die den gleichen Geschmack besitzen, durch

Reizung der Geruchsnerve als Lösung zwei verschiedene Geruchsempfindungen hervorzurufen imstande sind. Wäre dies der Fall, dann würde ein Geruchssinn den Wassertieren den Vorteil gewähren, die Analyse eines Objektes weiter zu treiben als es eventuell der Geschmackssinn allein gestattet. Würden aber für einen Krebs zwei verschiedene Körper, falls sie gleich schmecken, auch immer gleich riechen und umgekehrt, so wäre von dieser Seite kein Vorteil im Vorhandensein eines zweiten chemischen Sinnesorgans zu sehen. Es bliebe dann nur noch zu fragen, ob ein solcher erwächst durch verschiedene Einwirkungsmöglichkeiten, ähnlich den bei Lufttieren besprochenen. Aber auch von dieser Seite muß ein zweites Sinnesorgan als überflüssig erscheinen. Denn für beide wäre das Transportmittel das Wasser. Es könnte sich nur darum handeln, daß auch hier eine Verfeinerung, d. h. eine Steigerung der Empfindlichkeit bestimmter Sinnesorgane, eingetreten ist, so daß diese (auf der inneren Antenne gelegenen) bereits auf dünnere Lösungen reagieren als die anderen. Diesen graduellen Unterschied dürfen wir aber bei weitem nicht so hoch bemessen wie den bei den Lufttieren postulierten. Dies fordern nicht nur Erwägungen allgemeiner Art, sondern auch die biologischen Tatsachen, von denen wir die markantesten noch besprechen werden. In Rücksicht darauf aber scheint es uns bei dem Stande unserer heutigen Kenntnisse zweckmäßiger zu sein, bei Wassertieren nur von Geschmackssinn zu sprechen.

Im Anschluß an diese Erörterung sei eine Beobachtung von Doflein des näheren besprochen, die zunächst das Vorhandensein zweier verschiedener Sinnesorgane zu beweisen scheint. Bringt man in ein Aquarium, in dem sich Garneelen befinden, ein Stück mit Indigkarmin blau gefärbtes Fleisch, so nähern sich die Tiere zunächst dem Bissen; sobald sie ihn mit der Antenne betastet haben, stehen sie aber ab, ihn zu verzehren, besonders wenn sie nicht sehr hungrig sind, oder wenn sie früher schon mal derartiges vorgesetzt erhielten. Hier könnte man nun versucht sein, zu schließen, daß die sich entgegenlaufenden Reaktionen, die durch Fern- und dann durch Kontaktwirkung ausgelöst werden, zwei verschiedene Sinnesorgane voraussetzen, daß das eine (Geruch) den Bissen dem Tier erstrebenswert erscheinen läßt, daß aber das andere (Geschmack) erst dessen Unbrauchbarkeit erkennen läßt.

Ein solcher Schluß wäre durchaus verfrüht. Besteht doch die Möglichkeit, daß der das Tier abstoßende Stoff sich nur minimal im Wasser löst und daher erst bei Berührung einen Reiz auszuüben imstande ist. Oder aber — und auch daran müssen wir denken — das Tier schmeckt beide Stoffe, hat aber zunächst keine Veranlassung, die beiden aus derselben Richtung kommenden Reize ein und demselben Objekt zuzuschreiben, und wird erst bei Berührung darüber belehrt. (Dies ließe sich durch Dressurversuche entscheiden.)

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Entscheidung, ob den Wassertieren zweierlei chemische Sinnesorgane zukommen, vorderhand nicht möglich ist, und daß es auch sehr schwer sein wird, sie herbeizuführen. Wir werden daher gut tun, uns zunächst von dem Gedanken

leiten zu lassen, daß der Vorteil, den ein zweites derartiges Sinnesorgan bringen soll, nicht ohne weiteres einzusehen ist, und daß wir dementsprechend seine Existenz für sehr fraglich halten dürfen.

Die Geruchsorgane der Insekten.

Wir haben bereits bei der allgemeinen Übersicht, die wir vorausschickten, Formen von Sinnesorganen kennengelernt (Fig. 4), die wir als Geschmackszäpfchen angesprochen haben. Wenn es sich nun darum handelt, daß das Organ nicht durch Kontakt gereizt wird, sondern durch die Luft und die in ihr enthaltenen Stoffe, so kann es nicht schaden, wenn das ganze Sinnesorgan vor schädigenden Berührungen geschützt wird. Statt daß es wie die Geschmackszäpfchen über das Niveau der Cuticula herausgehoben wird, finden wir es daher in die Tiefe versenkt. Dabei ist dem Umstand Rechnung getragen, daß die Luft in der Grube in genügender Weise zirkulieren muß. Da nun in dieser Hinsicht die Bedingungen während des Fluges viel günstiger sind als in Ruhe, so finden wir beinahe durchweg bei den Insekten zweierlei Riechorgane auf den Antennen, nämlich mehr oder weniger freistehende, die keine aktive Bewegung verlangen, und dann die in Gruben versenkten

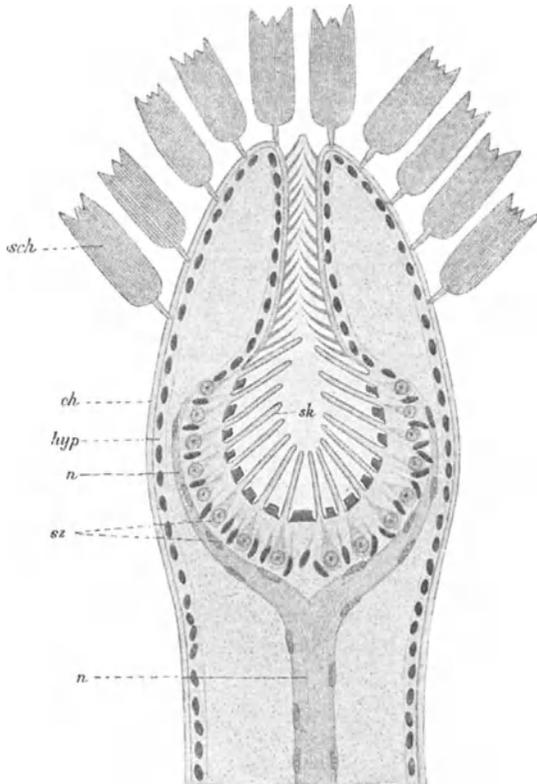


Fig. 14. Längsschnitt durch die Spitze des Labialpalpus des Kohlweißlings.

n Nerv; *sz* Sinneszellen; *hyp* Epidermis; *ch* Cuticula; *sch* Schuppen; *sk* Sinnesborste. (v. Rath, 1888.)

Riechorgane für den Flug. Dieses Zurückziehen der Rezeptoren von der Oberfläche vollzog sich bald einzeln, wie bei Heuschrecken und Wespen, wo der Fühler mit einer großen Anzahl kleiner Gruben übersät ist — sie wurden von Forel als Champagnerpropforgane bezeichnet — oder es kamen größere Höhlen meist in dem Fühlerendglied (in dem dritten

Antennenglied bei Musciden), oder auch in dem Endglied des stark entwickelten Palpus maxillaris, wie z. B. bei *Sirex*, oder in dem Endglied des Palpus labialis (Schmetterlinge) zustande, die dann eine ganze Reihe Einzelorgane beherbergen (vgl. Fig. 14). Seltsamerweise findet man gerade in solchen Sammelgruben stets die primitivste Form, die Borste als Riechorgan vertreten. Da hier an eine andere Funktion als an eine Rezeption chemischer Reize kaum gedacht werden kann, so gewinnt der Umstand, daß eine Öffnung dieser Borsten bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnte, besonderes Interesse. Die Lage dieser Riechgruben ist, soweit mir bekannt, immer so, daß sie beim Flug nicht direkt nach vorn sehen, sondern mehr nach der Seite,

so daß, ähnlich wie bei einer Schriillpfeife, die darüber hinwegstreichende Luft zum Teil eindringt und in der Höhle in lebhaftige Zirkulation versetzt wird. Dies erklärt, weshalb die Öffnung der Gruben ohne Nachteil oft recht eng werden kann.

Bei den Schmetterlingen ist die Versenkung der Riechkegel der Antennen nur angedeutet. Hier wird ihnen der Hauptschutz durch ringsum aufgestellte radiär sich gegen die Mitte neigende und so gleichsam ein Dach mit zentraler Öffnung bildende starre Borsten zuteil (Fig. 15). Diese Organe sind bei denjenigen männlichen Schmetterlingen, die sich beim Aufsuchen des Weibchens durch den Geruch leiten lassen, in großer Zahl über die Antenne (besonders auf deren ventraler Seite) verteilt. Bei den Weibchen findet man diese Sinnesorgane in sehr viel ge-



Fig. 15. Endglieder d. männl. Antenne v. *Fidonia piniaria* (Kiefernspanner), von der ventralen Seite gesehen.

k Riechgruben; *r* Borsten, die ein Dach über der Grube bilden; *s st* und *tr* Tastorgane. (Schenk, 1903.)

ringerer Anzahl, wie denn auch der ganze Fühler eine geringere Entfaltung erfahren hat (sehr extrem z. B. bei *Aglia tau*). Schenk konnte bei dem Bürstenspinner (*Orgyia antiqua*) von diesen mit Borsten überdachten Organen 600 auf der Antenne des Männchens und höchstens 75 auf der des Weibchens zählen. Auf den Fühlern der weiblichen Maikäfer zählt man etwa 8000 Gruben, auf denen der Männchen etwa 50000 (Hesse).

Es sind von vielen Autoren (Kräpelin, Schiemenz, Forel, Schenk u. a.) auch die kelchförmigen und ähnlich gebauten (meist als Porenplatten oder *Sensilla placodea* bezeichneten) Sinnesorgane für

Riechorgane angesprochen worden, ohne daß jedoch bisher beachtenswerte Momente für diese Ansicht vorgebracht werden konnten.

Ob das Riechvermögen (abgesehen von *Sirex* und Schmetterlingen) vollständig auf die Antennen konzentriert ist, konnte mit Sicherheit noch nicht ermittelt werden, wenn auch die Experimente von Forel an Hymenopteren, Dipteren und Aaskäfern die Reaktionslosigkeit dieser Tiere gegenüber Gerüchen nach Entfernung beider Antennen deutlich zeigen. Das Vorkommen der erwähnten Riechgruben auf den Lippen-tastern macht dies auch für die übrigen Insekten sehr unwahrscheinlich. (Die bei den Hymenopteren gefundenen, der Basis der Tibia aufsitzenden Sinnesorgane werden meist als Geruchsorgane gedeutet, obwohl experimentell bisher keine Stütze für diese Auffassung gewonnen werden konnte.) Ebenso wenig können wir ohne weiteres in Abrede stellen, daß außer dem Geruchsinne kein anderer chemischer Sinn auf den Antennen lokalisiert ist. Wenn auch der Geschmacksinn in der Hauptsache an die Mundteile gebunden ist, so muß doch die Möglichkeit erwogen werden, daß die große Beweglichkeit, die den Antennen mancher Insektengruppe zukommt, nicht nur dem Abtasten der Objekte dient. Andererseits werden diejenigen Fühler, die steif getragen werden (Dipteren), fast ausschließlich mit Geruchsorganen besetzt sein, wenn wir hier von den im Inneren gelegenen Chordotonalorganen absehen wollen.

Während man die Spinnen nach den bisher vorliegenden Beobachtungen für schlechte Riecher halten darf, werden die Insekten im allgemeinen als mit gutem Geruchsinne ausgestattet bezeichnet. Tiere mit hervorragend guten Augen, wie die Libellen, werden wohl nicht besonders gut riechen. Andererseits setzen uns manche Schmetterlinge durch ein solches Maß von Geruchsvermögen in Erstaunen, daß man versucht wird zu fragen, ob die Reizung wirklich durch eine von dem betreffenden Körper ausgehende Substanz erfolgt oder ob hier nicht irgend eine unerkannte Energieform dieser Fernwirkung zugrunde liegt.

„Wenn ich zeigen kann, daß eine männliche *Saturnia* (Nacht-pfauenaug), die in den Wäldern oder doch auf dem Lande lebt, sich aufmacht, um ein Weibchen, das in meinem eigenen Zimmer mitten in der Stadt aus der Puppe ausgeschlüpft ist, zu suchen, daß das Männchen — buchstäblich — an mein geschlossenes Fenster pocht und versucht, in mein Zimmer einzudringen; wenn ich zeige, daß dies nicht nur ein Männchen tut, sondern daß ein ganzer Schwarm von *Saturnia carpini* in dieser Weise auf mein Zimmer Sturm läßt, so habe ich wohl das Recht, bei diesem Schmetterling die Anwesenheit eines Sinnes vorauszusetzen, der unserem Geruchsinne entspricht.“

In dem Forel mit diesen Worten die Gleichheit dieses Sinnes der Schmetterling mit dem unseren betont, läßt er doch gerade dadurch, daß er auf einen so fein ausgebildeten Riechkünstler wie die *Saturnia* hinweist, unser schlechtes Riechvermögen als in einer ganz anderen Rangordnung stehend erscheinen. Wenn man auch diesen Tieren vielleicht nur eine auf wenige Reizqualitäten beschränkte Reaktionsfähigkeit zugestehen, und sie insofern als „Spezialisten“ ansprechen

darf (Hesse), so rücken damit derartige Fähigkeiten unserem Verständnis doch nicht näher.

Zu derartigen Spezialisten sind auch jene Schlupfwespen zu zählen, die uns durch die Fähigkeit in Staunen setzen, durch dickes Holz hindurch die Anwesenheit einer Holzwespenlarve zu riechen. Die Fühler dieser Tiere sind wie die der meisten Hymenopteren über und über mit eigentümlichen Sinnesorganen bedeckt (Fig. 16 und 17), die sich äußerlich als länglichovale helle Chitinpartien zu erkennen geben Bugnion (1910), der sie näher untersuchte, findet das Chitin im Bereich dieser Sinnesorgane verdickt und von Poren durchsetzt, und die Epidermis aus stark verlängerten Zellen gebildet.

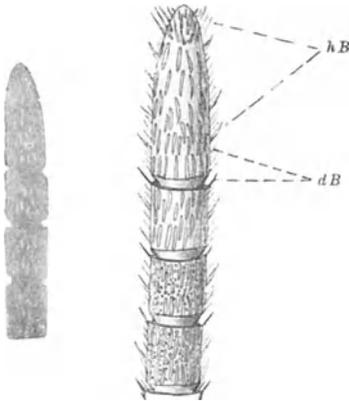


Fig. 16 u. 17. Die Endglieder der Antenne von Ephialtes.

Fig. 16 in durchfallendem Licht photographiert. Die längsovalen Riechorgane sind von lichtdurchlässigem Chitin bedeckt. Fig. 17 ergänzende Zeichnung, bei der nur die Randborsten eingezeichnet sind und bei den zwei unteren Gliedern auch die Insertionspunkte der übrigen Borsten. *hB* helle, durchsichtige und *dB* dunkle, stark chitinisierte Borsten.

Einen Kontakt mit dem Nerven nachzuweisen, scheint ihm mit Hilfe der wenigen Schnitte, die ihm zur Verfügung standen, nicht gelungen zu sein. Eine Nachuntersuchung ist hier dringend erwünscht, um so mehr als man hier bestimmt erwarten darf, ein Sinnesorgan vor sich zu haben, das beim Aufsuchen der Holzwespenlarven die Hauptrolle spielt. Scheint doch die ganze lange Antenne nur diesen Organen zuliebe da zu sein. Hat die Schlupfwespe sich auf einem Baumstumpf niedergelassen, so wird die Fläche intensiv mit den ständig zitternden Antennen abgetastet. Ist eine Beute im Inneren des Stammes festgestellt, so wird die Scheide des Legebohrers genau an die betreffende Stelle gebracht. Nachdem sie hier noch etwas orientierend in engstem

Raume hin und her geführt wurde, wird der Legebohrer eingesetzt.

Das ständig zitternde Hin- und Herwischen der Antennen läßt nicht daran denken, daß die Tiere ihre Beute hören. Dann müßte man erwarten, daß wenigstens kleine Ruhepausen des Lauschens eintreten. Daß die Schlupfwespe durch Tasten die Anwesenheit von Holzwespenlarven feststellt, ist ebenfalls sehr unwahrscheinlich, zumal da wir an den Spitzen der Legescheide, die, wie erwähnt, tastende Bewegungen ausführt, die üblichen Tastborsten finden, während die oben beschriebenen Organe hier vermißt werden. Diese kommen nur den Antennen zu; und ihre Funktionsweise wird wohl die eines Riechorganes sein.

Erstaunlich muß für uns sein die außerordentlich mannigfaltigen Gestaltungen, in denen uns nun schon Riechorgane begegnet sind, und ich gestehe, daß ich dadurch immer wieder veranlaßt wurde, mir die

Frage vorzulegen, ob dieser Umstand, sowie die wunderbaren Fähigkeiten dieser Organe vielleicht doch seine Erklärung darin finden wird, daß es sich hier um ein unserem Sinnesleben vollkommen fremdes Element handelt. Eine Antwort vermochte ich aber nicht zu geben.

Sehr interessant und lehrreich sind die Beobachtungen und Experimente hinsichtlich des Geruchsinnes, die Forel bei den Ameisen angestellt hat. Sie zeigen, wie wichtig es ist, die Lebensgewohnheiten eines Tieres zu kennen und all sein Tun und Lassen zu verstehen, wenn man sicher sein will, den Ausfall der Experimente richtig einzuschätzen. (Forels Arbeiten lehren auch eindringlich genug, daß ein liebevolles und sorgfältiges Beobachten der Tiere bei ihrem normalen Treiben oft einwandfreiere Resultate zu liefern vermag, als das noch so klug ausgenommene Experiment.)

Wir lassen hier Forel über einige Experimente selbst berichten (Forel, 1910, S. 94): „Ich vereinigte in einer Schüssel Ameisen von gänzlich verschiedenen Arten, ja selbst Familien (*Camponotus ligniperdus*, *Tapinoma erraticum*, verschiedene Arten *Lasius* und *Formica*), nachdem ich bei sämtlichen Tieren beide Antennen entfernt hatte. Sie vermischten sich gründlich und ohne Unterschiede zu machen; ich sah wie die *Lasius* einige *Formica* und *Camponotus* beleckten, ja ich beobachtete, wie sich ein Arbeiter von *Lasius fuliginosus* und ein Arbeiter von *Camponotus ligniperdus* gegenseitig von Mund zu Mund fütterten. . . Diesen Ameisen merkte man deutlich an, daß ihre Intelligenz gar nicht gelitten hatte. . . Wenn sie sich begegneten, betasteten sie sich mit ihren Tastern und Vorderfüßen und endeten oft, wie wir schon sahen, damit, sich für Freunde zu halten, obwohl sie vor der Operation grimmige Feinde waren. Allerdings sah ich auch bei mehreren Gelegenheiten gewisse ausgesprochene Zeichen des Mißtrauens, z. B. ein plötzliches Zurückweichen unter Drohen mit den Kiefern, aber etwas Ernstes wurde nie daraus.“ Auf S. 10 werden weitere Experimente in dieser Richtung erwähnt. „Meine Ameisen achteten nicht im geringsten auf ihre Larven oder Puppen, ja sie nahmen sie nicht einmal an sich, wenn ich sie mit einer Pinzette einige Zeit dicht vor ihre Mundöffnung hielt. Sie erkannten somit dieselben nicht mehr.

„Ich entfernte sodann die Antennen einer großen Anzahl von *Myrmica ruginodis* von einer und derselben Ameisenkolonie und vermengte diese Tiere mit den anderen Ameisen. Diesmal war der Erfolg ein diametral verschiedener. Die *Myrmica* griffen alle Ameisen, die ihnen begegneten an und bisen sie, und das sowohl *Camponotus* wie *Formica* und *Lasius*; sie bäumten ihr Abdomen und kämpften mit voller Wut. Äußerst überrascht durch diesen unerwarteten Anblick war ich dies nicht minder, als ich gleich darauf bemerkte, daß die *Myrmica ruginodis*, die ich doch soeben erst ihrem Nest entnommen, wo sie in süßester Harmonie gelebt hatten, plötzlich begannen, sich gegenseitig zu beißen, übereinander herzufallen und ebenso wütend wie mit den anderen unter sich zu kämpfen. Ich nahm sie nun alle aus dem gemeinsamen Kasten heraus und tat sie zusammen in einen Kasten für sich. Hier setzte

nun ein regelrechtes Gemetzel ein, es bildeten sich Gruppen von drei oder vier Ameisen, die sich untereinander befehdeten, usw.“

Da das Abschneiden nur einer Antenne keine ähnliche Wirkung hervorruft, so darf die Amputation an sich nicht als die Ursache dieses Wutzustandes angesehen werden. Es kann nicht als gewagt gelten, wenn man die Entfernung eines Sinnesorganes, das auf den Antennen liegt, für den Ausfall dieser Experimente verantwortlich macht. Und es ist durchaus wahrscheinlich, daß es sich hier um ein Geruchsorgan handelt.

Forel hat nun weiter gezeigt, daß nicht nur innerhalb des Nestes der Geruchssinn der alle anderen Sinne beherrschende ist, sondern daß dies auch außerhalb des Nestes gilt. Den Weg zum Nest zurück läßt die Tiere in erster Linie ihr Geruchssinn finden. Wohl sind die Augen auch dabei beteiligt. Bei den besser sehenden Formen mögen sie sogar schon mit dem Geruchssinn konkurrieren, bei den meisten aber unterstützen sie jenen nur. Forel faßt seine Ergebnisse auf diesem Gebiete wie folgt zusammen (S. 147): „Ohne Antennen sind die Ameisen ganz verloren; ohne Augen finden sie noch so ziemlich ihren Weg, vorausgesetzt, daß die ihnen gestellte Aufgabe keine zu schwierige ist.“ Dies Urteil gilt speziell für *Formica*.

Wenn wir durch die Untersuchungen von Forel belehrt werden, daß die Ameisen ihren Weg zum Nest zurück in erster Linie mit Hilfe ihres Geruchssinnes finden, so erheben sich damit neue Fragen. Wie gelingt es dem Tiere, sich durch eine Reihe von Einzelgerüchen, die es bei dem Gange vom Nest weg aufgenommen hat, wieder zurückzufinden, wobei es gar nicht unbedingt den genau gleichen Weg rückwärts einschlägt, ja sogar oft erheblich davon abweicht, ohne dadurch die Orientierung zu verlieren, obwohl doch unter solchen Umständen die Einzelerindrücke nur zum Teil dem Erinnerungskomplex entsprechen können. Wir würden also diese Frage noch keineswegs lösen, wenn wir den Tierchen die Fähigkeit zuerkennen, eine Summe von aufeinanderfolgenden Geruchsempfindungen zu einer „Geruchsmelodie“ vereinigt im Gedächtnis aufzunehmen, und wenn man weiter voraussetzt, daß diese Geruchsmelodie auch durch einen zeitlich umgekehrten Ablauf der Originalreizfolge wieder ausgelöst werden und zu einer Wiedererkennung führen kann.

Wohl bietet die räumliche Trennung der einzelnen Geruchsorgane und ihre freie Lage auf den Antennen die Möglichkeit, sowohl zeitlich schnell aufeinanderfolgende, als auch gleichzeitig auftretende Reize gesondert aufzunehmen, sofern es sich um Kontakttriechen (topochemischer Geruchssinn) handelt. Es scheint mir aber fraglich, ob die Orientierung der Ameisen beim Aufsuchen des Nestes eine derartige hohe Gedächtnisleistung notwendig voraussetzt. Die Ameisen haben, wenn sie aus dem Nest kommen, den Nestgeruch in potenziertem Maße an sich. Haben sie sich länger außerhalb des Nestes herumgetrieben, so verliert sich jedenfalls etwas von diesem Geruch. Wenn wir uns nun vorstellen, daß der Weg, der von den Tieren begangen wird, etwas von dem Geruch annimmt, so wird dies sicher am meisten der Fall sein in der Nähe des Nestes, wo er von den eben aus dem Nest kommenden Tieren be-

schritten wird. Je weiter sich der Weg von dem Nest entfernt, von um so weniger Tieren wird er benutzt werden, und um so weniger werden die ihn benutzenden Tiere noch Nestgeruch abgeben. Man kann so zur Vorstellung kommen, daß die Ameisen in sehr einfacher Weise darüber orientiert werden, in welcher Richtung ein Weg nach dem Neste führt, indem sie die Richtung wählen, in der die Intensität des Nestgeruches, die dem Weg anhaftet, wächst. Jedenfalls werden aber auch die anderen Sinne nach Möglichkeit in Tätigkeit treten, und man wird wohl kaum fehl gehen, wenn man den verschiedenen Reizen eine um so höhere Bedeutung für die Orientierung beimißt, je konstanter sie sich bei fortschreitender Bewegung des Tieres erweisen¹⁾.

Die Ansicht Forels, daß die Bienen schlecht riechen, die Wespen aber gut, wird von v. Buttel-Reepen nicht geteilt. Er macht wahrscheinlich, daß der Geruchsin der Bienen dem der Wespen kaum nachsteht. Daß jene auf Entfernungen von weniger als einem Zentimeter noch nicht durch den Geruch von Honig angezogen werden, während diese durch das Fenster in das Innere eines Zimmers eindringen, wenn auf dem Tisch etwas für sie Verlockendes duftet, führt v. Buttel auf die verschiedenen Lebensgewohnheiten zurück. Die Bienen haben den Drang Honig herbeizuschaffen und werden dadurch viel beständiger im Besuch eines einmal gefundenen Erntefeldes. Die Wespen dagegen vagabundieren überall herum, um zu naschen, wo ihnen der Zufall etwas bietet.

Daß sich die Bienen den Gerüchen gegenüber durchaus nicht gleichgültig verhalten, ergibt sich aus den Versuchen von v. Frisch. Er gewöhnte die Bienen daran, Honigschalen zu besuchen, die sich unter farbigen Kartonkästchen befanden, an denen eine 1½ cm hohe Öffnung den Bienen das Einschlüpfen gestattete. Alle Kästchen enthielten außer dem Honig noch etwas Parfüm. Nach einiger Zeit wurden die

¹⁾ Nachdem das Buch bereits in Druck war, wurde ich auf die eingehende Untersuchung von Brun über „Die Raumorientierung der Ameisen“ (Jena 1914) aufmerksam, durch die diese Frage eine entscheidende Förderung erfahren hat. Brun konnte feststellen, daß in der Tat das Riechstoffgefälle vom Nest aus für die Orientierung der Ameisen mit Hilfe des Geruchsorgans die bedeutsamste Rolle spielt. Im übrigen kommen auch die anderen Sinnesorgane in verschiedenstem Maße zur Geltung. Nicht nur die verschiedenen Arten zeigen in dieser Hinsicht Unterschiede; auch die verschiedenen Tätigkeiten und vor allem die verschiedenen räumlichen Bedingungen bringen es mit sich, daß ein Sinnesorgan im einen Fall die Führung übernimmt, um bald darauf wieder völlig zurückzutreten. Die Orientierung auf Larvenspuren, auf Ameisenstraßen, auf Durchgangsstrecken und bei Einzelwanderungen geschieht in zum Teil verschiedener Weise.

Die Konstanz des Reizes während der Fortbewegung des Tieres — das geht auch aus den Versuchen von Brun hervor — ist wohl das Entscheidende für seine Bedeutung als Orientierungsreiz. Scheint die Sonne, so dient diese als „Lichtkompaß“; auf steilen Böschungen orientiert die Schwerkraft; dann kann wieder eine scharfe Rinnsteinkante dem Tier den Weg zeigen usf. Hierbei offenbaren die Ameisen ein beachtenswert gutes Gedächtnis für die Sukzession topographischer Eindrücke, deren Reproduktion in umgekehrter Reihenfolge geschehen kann.

Kästchen durch leere ersetzt, von denen nur eines mit Parfüm versehen war. Dieses allein (mit geringen Ausnahmen) wurde von den Bienen weiter besucht. Die Tiere hatten also den Duft wohl beachtet. Ja es hat sich eine assoziative Verknüpfung zwischen dieser Geruchsempfindung und der Befriedigung des Sammeltriebes eingestellt.

Um festzustellen, ob den Tieren eine Unterscheidung verschiedener Gerüche gelingt, wurden die Bienen längere Zeit unter Kästchen gefüttert, die mit Akazienduft versehen waren. Dann wurden ihnen vier neue Kästchen dargeboten, von denen nur eines Akazienduft enthielt. Das eine wurde mit Rosenduft, das andere mit Lavendelduft versehen und ein viertes blieb frei von Geruch. Die Bienen besuchten vorzugsweise das Kästchen mit dem Akazienduft. Einige wenige begaben sich nach dem geruchlos.

Werden die Tiere auf ein blaues Kästchen mit Parfüm dressiert und man bietet ihnen dann ein blaues ohne und ein gelbes mit Parfüm dar, so wurden beide Kästchen besucht. Eine ausgesprochene Dominanz der einen Reizwirkung über die andere ist hier demnach nicht vorhanden und sie ist auch gar nicht zu erwarten, da die Wirkung der optischen und der Geruchsreize zeitlich hintereinander fällt. Die Bienen folgen in der Ferne den optischen Impulsen, fliegen also auf das blaue Kästchen zu. Erst in der Nähe tritt mehr und mehr das Geruchsorgan in den Vordergrund. Nachdem die Tiere den Mangel des gewohnten Duftes bemerkt haben, zögern sie und wenden sich häufig nun dem gelben Kästchen zu.

Insekten, die ihre Eier in Aas legen, werden durch den Geruchsinn zu diesem geführt. Räuberischen Insekten mit guten Augen wird man einen feinen Geruchsinn kaum zusprechen dürfen. Sie haben auch nur kurze Antennen (Libellen). Ob das absprechende Urteil, das Forel über den Geruchsinn der Spinnen fällt, auf alle Ordnungen ausgedehnt werden darf, ist sehr unwahrscheinlich. Hier wie auch bei den Insekten, sind unsere Kenntnisse noch sehr sporadisch. Inwieweit bei den Ektoparasiten die verschiedenen Sinne eine Rolle spielen, ist eine Frage, auf die die Kleiderläuse während des Krieges wohl auch manchen Nichtzoologen gebracht haben, deren Beantwortung aber dem Zoologen nicht leichter wurde als dem Laien.

Geschmacksinn.

Wir haben schon auf S. 17 Abbildungen von Geschmackszäpfchen der Insekten gegeben. Allerdings können wir auch hier wieder nicht den sicheren Beweis für ihre Funktion als solche erbringen; ebenso wenig, wie es gelungen ist zu ermitteln, ob nicht auch einfache Borsten und Haare der Mundgliedmaßen im Dienste des Geschmacksinnes stehen. Daß man auch daran denken muß, lehren uns die höheren Krebse. Bei den Brachyuren tritt uns die „Riechgeißel“ der inneren Antenne als ein kammartiges Gebilde entgegen, das aus langen Geschmacksfäden zusammengesetzt wird und in häufigen zuckenden Bewegungen das Wasser durchkämmt. Ob hier nur die Spitze der Fäden

oder das Haar in seiner ganzen Länge dem chemischen Reiz zugänglich ist, läßt sich um so weniger sagen, als die Spitze keine Öffnung zeigt. Wohl aber ließe sich dies durch das Experiment gerade bei Brachyuren leicht entscheiden. Bei den Makruren findet man die Geschmacksfäden nicht in so konzentrierter Anordnung. Doch ist es auch hier der kurze Ast der inneren Antenne, dem nahezu ausschließlich Geschmacksfunktion zukommt. Diese Erkenntnis vermitteln uns die Versuche von Nagel und Bethe und die in neuerer Zeit von Doflein angestellten Experimente. Der Ausfall der Versuche deutet jedoch auch hier an, daß die Verhältnisse nicht so ganz einfach liegen. Nachdem Doflein (1910) gezeigt hat, wie sehr die inneren Antennen und speziell ihr kleiner Faden an dem Aufsuchen der Nahrung beteiligt sind, muß er doch in Zweifel ziehen, ob hier allein eine Chemorezeption stattfindet. „Einige der Versuche scheinen darauf hinzudeuten, daß der Geißelfaden der äußeren Antenne chemorezeptorische Funktion besitzt. Tiere mit diesen Antennenfäden fanden die Nahrung immer viel leichter als solche, die derselben beraubt waren“ (S. 63). In dieser Ansicht wird er bestärkt durch die Beobachtung, daß auch die Tiere, die der kurzen Geißel der inneren Antenne beraubt waren, sich nicht entschließen konnten, mit Indigkarmin gefärbtes Fleisch anzunehmen. Dieses Fleisch wurde zunächst sowohl von Operierten, wie auch von Nichtoperierten verzehrt; „nach einiger Zeit fraßen sie aber solches Fleisch nicht mehr, selbst wenn sie hungrig waren. Und zwar war dies nicht nur bei solchen Exemplaren der Fall, welche vollkommen intakt waren, sondern auch bei den verschiedenen operierten Tieren. Exemplare, welche Stücke gewöhnlichen Fleisches nach Berührung mit den äußeren Antennen oder mit den Beinen ohne weiteres nahmen, ließen die gefärbten Fleischstücke nach solchen Berührungen liegen. Es ist also höchst unwahrscheinlich, daß es nur die Konsistenz der Nahrung ist, welche durch Tastorgane wahrgenommen wird, sondern es erscheint eine Chemorezeption wahrscheinlich. An den Beinen und ebenso an den Mundteilen habe nun auch ich bisher vergeblich nach Endorganen gesucht, welche für die Chemorezeption verantwortlich gemacht werden könnten. Etwas anders steht es mit den Geißeln der äußeren Antennen. Sie unterscheiden sich in der Struktur sehr von den anderen Antennengeißeln. Außer Chitinbildungen, welche ich als Versteifungsvorrichtung betrachte, lassen sich bei ihnen eigenartige Kanäle und Poren nachweisen, von denen man wohl vermuten darf, daß sie mit der Funktion der Antennen in nähere Beziehung stehen“ (S. 63 und 64).

Einen noch breiteren Raum müssen wir den Vermutungen einräumen, wenn wir die niederen Krebse vornehmen. Hier findet man an den Antennen eigentümliche „Sinnesschläuche“, in denen man von jeher Chemorezeptoren gesehen hat. Die erste Antenne der Cladoceren scheint nur ein einziges (komplexes) derartiges Organ darzustellen. Über den feineren histologischen Bau dieser Sinnesorgane sind neuere Untersuchungen erwünscht.

Hier möge noch zweier Gebilde gedacht werden, die reich mit Sinnesorganen besetzt sind und in ihrer Gesamtheit als ein Sinnesapparat aufgefaßt werden dürfen. Ich meine die Käme der Skorpione und die Fächerorgane der Solifugen. Diese weisen nur eine Art von Nervenendigungen auf; bei jenen zählt man drei verschiedene Sinnesorgane. Doch nur die sogenannten Sinneszapfen (Schröder, 1908) kommen hier in Frage, da sie allein als Chemorezeptoren angesprochen werden könnten. Aber weder über die Funktion der Käme der Skorpione noch die der Fächerorgane der Solifugen (Rühlemann, 1908), konnten mehr als Vermutungen ausgesprochen werden. Daß es sich bei den letztgenannten Formen um Wollustorgane handelt, wird von Heymons als sehr wahrscheinlich erachtet. Der Bau der Organe erlaubt keinerlei Schlüsse.

Schmerzsin.

Es ist einleuchtend, daß der Analogieschluß, der uns erlaubt, aus der Reaktionsweise eines Tieres auf einen unserem Schmerzgefühl gleich zusetzenden psychischen Vorgang zu schließen, um so gewagter wird, je weiter wir uns vom Menschen entfernen und je weniger die betreffenden Tiere durch Mienenspiel und Lautäußerungen zu antworten imstande sind. Dennoch dürfen wir gewisse Gestikulationen, wie wir sie bei den Insekten finden, wenn man sie in die Antennen zwickt oder sie mit ätzenden Substanzen in Berührung bringt, als Ausdruck eines Unlustgefühls auffassen. Das eifrige Bestreben, das die Tiere an den Tag legen, um den gesetzten Zustand zu ändern, läßt eine andere Auslegung als gezwungen erscheinen.

Neben diesen unzweideutigen Zeichen von Schmerzgefühl oder, wenn man sich vorsichtiger ausdrücken will, von Unlustempfindungen, haben wir auch eine Reihe Belege dafür, daß die Insekten gegen Verstümmelungen merkwürdig gleichgültig bleiben. Lassen wir uns zunächst von Forel einige Beobachtungen berichten, um uns dann die Frage vorzulegen, worin diese Stumpfheit gegenüber erlittenen Verstümmelungen begründet sein mag. Er schreibt S. 131 (1910), nachdem er für das Vorhandensein von Schmerzempfindungen eingetreten ist: „Wenn man indessen alles zusammen berücksichtigt, so kann man wohl behaupten, daß die Schmerzempfindung bei den Insekten viel weniger entwickelt ist als bei den warmblütigen Wirbeltieren. Sonst könnte man es nicht erleben, daß eine Ameise, der soeben Antennen und Abdomen abgeschnitten worden sind, in Honig schwelgt; oder daß eine Hummel, der die Antennen oder gar der Vorderkopf gänzlich entfernt worden ist, sofort wieder zu den Blumen zurückfliegt, um sich zu erlaben; oder daß eine Kreuzspinne, deren Fuß abgebrochen worden ist, sich sofort über diesen ihren eigenen Fuß hermacht und ihn auffrißt (ein Vorgang, den ich selbst beobachtet habe); oder daß endlich, wie ich mehr als einmal gesehen habe, eine dicht am Anus verwundete Raupe sich, von hinten anfangend, selbst auffrißt.“

Zunächst darf man sich wohl sagen, daß Schmerzorgane nur da zu vermuten sind, wo sie dem Tiere von Nutzen sein können. Bei beinlosen Larvenformen, sowie bei Tieren, die in engen Gängen im Holz leben, wo eine Flucht so gut wie unmöglich ist, wird man nur wenige oder vielleicht gar keine Schmerzorgane erwarten dürfen. Je mehr das Tier befähigt ist, einem Gefahr bringenden Reiz zu entgehen, um so eher wird es aus solchen Sinnesorganen Nutzen ziehen können. Als Ausnahme mag hier an die Schmetterlingspuppen erinnert werden, die nicht entfliehen können, und doch auf Tastreize hin ruckweise Bewegungen ausführen, die man vielleicht schon in die Kategorie der Unlustreaktionen einreihen darf. Doch handelt es sich hier wohl um eine nicht wirkungslose Schreckbewegung.

Wenn man nun nach dem Gesagten bei den schnell beweglichen, leicht entfliehenden Imagines eine tiefere Schmerzempfindung, die sich nachhaltig äußert, erwartet, so sieht man sich getäuscht. Hypnotisiert man einen Flußkrebis im Wasser in seiner normalen Stellung, ein Fall, in dem die Hypnose nicht tief ist und schon durch leichtes Ziehen am Bein gelöst wird, so kann man dem Tiere die Antenne stückweise abschneiden, ohne daß dadurch eine die Starre lösende Empfindung zustande käme. (Ich habe dies mit meinem Freunde Becher mehr als einmal ausgeführt.) Auch bei dem Krebs überzeugt man sich leicht, daß eine schnell ausgeführte Verstümmelung nicht entfernt die Wirkung hat wie eine leichte, aber länger durchgeführte Quetschung. Es scheinen daher Amputationen nur in dem Moment, wo sie ausgeführt werden, eine Unlustempfindung hervorzurufen. Und daß diese oft recht gering sein mögen, dürfen wir aus eigenen Erfahrungen schließen. Häufig schmerzt uns eine durch scharfen Schnitt gesetzte Wunde erst nach einiger Zeit und den Schnitt selbst spürten wir überhaupt nicht oder kaum. Es würde also nur noch der Erklärung bedürfen, warum bei den Arthropoden eine gesetzte Verstümmelung nicht auch nachträglich schmerzt. Dies möchte ich auf das Außenskelett zurückführen, weil es den Weichteilen verbietet, nach einem derartigen Eingriff noch nachträglich plastische Veränderungen einzugehen, in der Hauptsache aber, weil die Schmerzorgane naturgemäß an das Chitinskelett gebunden sind, dieses aber nach der Amputation weiter keine nachträglichen Änderungen mehr erfährt. Von diesem Gesichtspunkt aus, meine ich, müßte man eher erstaunt sein, wenn man bei diesen Tieren ein nachhaltiges Schmerzgefühl feststellen könnte. Es würde dies uns zwingen eine Sensibilisierung der inneren Organe anzunehmen, die uns in Anbetracht ihrer durch das Außenskelett relativ geschützten Lage befremden müßte.

Organe, die für die Schmerzempfindung in Anspruch genommen werden dürfen, kennen wir nicht. Eine Ermittlung derselben wird mit den größten Schwierigkeiten zu kämpfen haben. Es ist auch durchaus möglich und mit der Annahme von Schmerzgefühlen sehr wohl vereinbar, daß besondere Organe hierfür nicht existieren. Es würde dies keineswegs zur Voraussetzung haben, daß man dem Gesetz von den spezifischen Energien keine Gültigkeit beimißt. Es ließe sich

vorstellen, daß besondere Schmerzorgane in einer Tiergruppe dadurch überflüssig werden, daß zu der Wirkung einer jeden Sinneserregung im Zentralorgan noch ein weiteres hinzukommt, sobald die Erregungsintensität eine gewisse Stärke überschritten hat, und daß dieses hinzukommende von einem Unlustgefühl begleitet ist. Es würde dieses in solchem Falle nur durch quantitative Vorgänge bedingt sein.

Wir verlassen hiermit die niederen Sinnesorgane, wobei wir uns wohl bewußt sind eine Reihe von Gebilden nicht berücksichtigt zu haben, die zweifellos den Sinnesapparaten zuzuzählen sind (die abdominalen Sinnesorgane der Noctuiden, die Pseudocellen, die bläschenförmigen Sinnesorgane der Larve von *Ptychoptera contaminata*, das Kopfgorgan von *Culex* und *Corethra*, das Tömösvarysche Organ der Myriopoden, das vielleicht mit den flaschenförmigen Organen der Ameisenantennen verglichen werden darf, das Postantennalorgan der Collembolen, das Palmensche Organ der Ephemeren, die von Scheuring beschriebenen Sinnesorgane der Skorpione, die Frontalorgane der niederen Krebse usw.). Wir gehen auf all diese Organe hier nicht weiter ein, in erster Linie deshalb, weil ihre Funktion durchaus dunkel ist, und dann, weil es sich hier um Sinnesorgane handelt, die jeweils nur einzelnen Gruppen zukommen. Eine kurze Besprechung dieser Organe und eine eingehende Literaturangabe findet man, soweit es sich um Insekten handelt, bei Deegener, 1913.

Die chordotonalen Organe.

Unter den chordotonalen Organen werden wir Sinnesorgane kennen lernen, die nur den Insekten eigentümlich sind, bei diesen aber in großer Zahl und unter den verschiedensten Varianten, sowohl was ihre Anatomie als auch was ihre Funktion angeht, vorkommen. Die Frage, welcher Umstand es ist, der bei den Insekten ein Bedürfnis nach derartigen Organen entstehen ließ, ist wohl dahin zu beantworten, daß die außerordentlich schnellen Bewegungen der Extremitäten und besonders der Flügel, deren diese Tiere fähig sind, einen Registrierapparat forderten, der eine besondere Beschaffenheit aufweisen mußte, um den — allen anderen Tieren gegenüber als abnorm zu bezeichnenden — Bedingungen gerecht zu werden. Damit soll durchaus nicht gesagt werden, daß dies die einzige Funktion dieser Sinnesorgane ist; aber jedenfalls ist es ihre ursprüngliche gewesen. Der allmählichen Entwicklung dieser Organe nachzugehen und ihren Ursprung bis auf die oben besprochenen kuppelförmigen Organe zurückzuverfolgen, soll unsere erste Aufgabe sein. Ein günstiges Objekt finden wir hierfür in den Sinnesorganen der Halteren.

Die Sinnesorgane der Halteren.

Wenn man die Halteren als mit Sinnesorganen reich ausgestattete Gebilde bezeichnet, so kann dies nur für den basalen Teil derselben

gelten (Fig. 18). An dem Köpfchen zählt man nur eine geringe Anzahl von Sinnesborsten, und der Schaft ist von Sinnesorganen vollständig frei. An der Basis jedoch findet man auf der dorsalen und auf der ventralen Seite Ansammlungen von gleichartigen, äußerlich papillenförmig vorspringenden Sinnesorganen. Ein schmales Sinnesfeld, das sich schon etwas auf den Schaft vorschiebt, wird als dorsales bzw. ventrales, skapales Papillenfeld bezeichnet (*d. SP* und *v. SP*). Näher der Basis, und zwar nur auf der dorsalen Seite, dehnt sich das Feld der Basalpapillen (*BP*) aus. An dieses schließen sich in schmalen Streifen die sogenannten Hicksschen Papillen an (dorsale Hicksche Papillen = *d.H.Pap.*). Auf der ventralen Seite bilden diese Papillen nur ein kleines isoliert stehendes Feld (*v.H.Pap.*). Alle diese verschiedenen Sinnespapillen zeigen eine große Übereinstimmung unter sich, so daß ein Eingehen auf jeden einzelnen Typus nicht erforderlich erscheint. Alle verraten deutlich die Abkunft von kuppelförmigen Organen, weisen aber auf der anderen Seite schon zu den echten chordotonalen Organen hinüber, zu jenen, die nach außen nicht durch Chitinkuppeln ihre Anwesenheit verraten. Auch sie werden wir in dem Inventar der Sinnesorgane der Halteren noch finden.

Fig 19a macht uns mit den dorsal skapalen Papillen bekannt. Chitin und chitinartige Teile sind in der Figur schwarz gehalten. Die kuppelförmige Membran ist hier außerordentlich dünn geworden, nur in ihrem mittleren Teil hat sie gegenüber der Cuticula nichts an Dicke eingebüßt. Die Sinneszellen (*SZ*) ziehen sich in einen langen Terminalstrang aus, in dessen Mitte man eine Fibrille verfolgen kann, bis zu einem kugelförmigen Gebilde. Dieses setzt sich in einen Stab fort, auf dem ein pilzhutförmiger Körper ruht, der mit seiner nach oben ausgezogenen Spitze an die verdickte Stelle der kuppel-

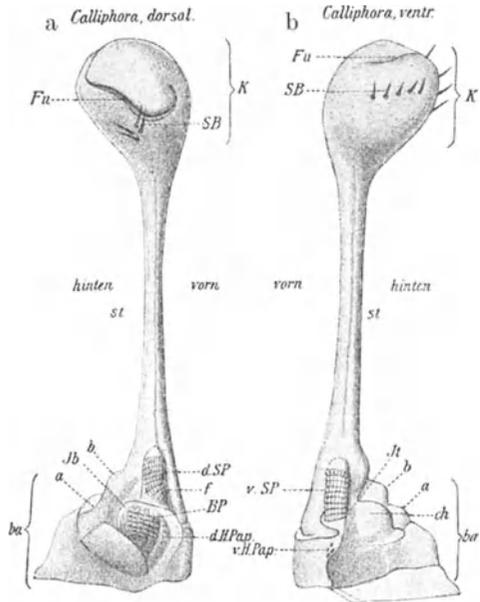


Fig. 18. Linke Haltere von *Calliphora erythrocephala* (a von der dorsalen, b von der ventralen Seite gesehen).

Fu Furche am Köpfchen des Schwingers; *SB* Sinnesborsten; *a* und *b* die Vorwölbungen, unter denen die Gelenksäckchen liegen; *f* Längsfurche vor der dorsalen Skapalplatte; *Jb* basale Insertionsstelle des kleinen Chordotonalorgans; die übrigen Bezeichnungen siehe im Text. Feine Härchen, mit denen die Halteren überall bedeckt sind, sind nicht eingezeichnet. (Pflugstaedt, 1912.)

förmigen Membran herantritt. Stab und pilzhutförmiger Körper sind von chitinöser Beschaffenheit. Die Sinneszelle wird — wie wir es bisher stets fanden — von einer zelligen Scheide umgeben (*NH*), die sich bis an den Rand des pilzhutförmigen Körpers verfolgen läßt. Bei *NHK* ist ein Kern dieser Hülle eingezeichnet. Besondere Beachtung verdient das Verhalten der Epidermiszellen. Sie haben sich stark in die Länge gezogen und zwingen so die Sinneszellen ihren verlängerten Terminalstrang senkrecht zur Cuticula einzustellen. Zugleich gewähren sie ihm aber eine Stütze, die sich noch dadurch erhöht, daß sie ihn vollständig umwachsen, so daß jeweils der Terminalstrang die Epidermiszelle durchbohrt.

Bei den echten Chordotonalorganen werden wir ebenfalls Sinneszellen finden, die sich in einen langen Terminalstrang ausziehen, und die

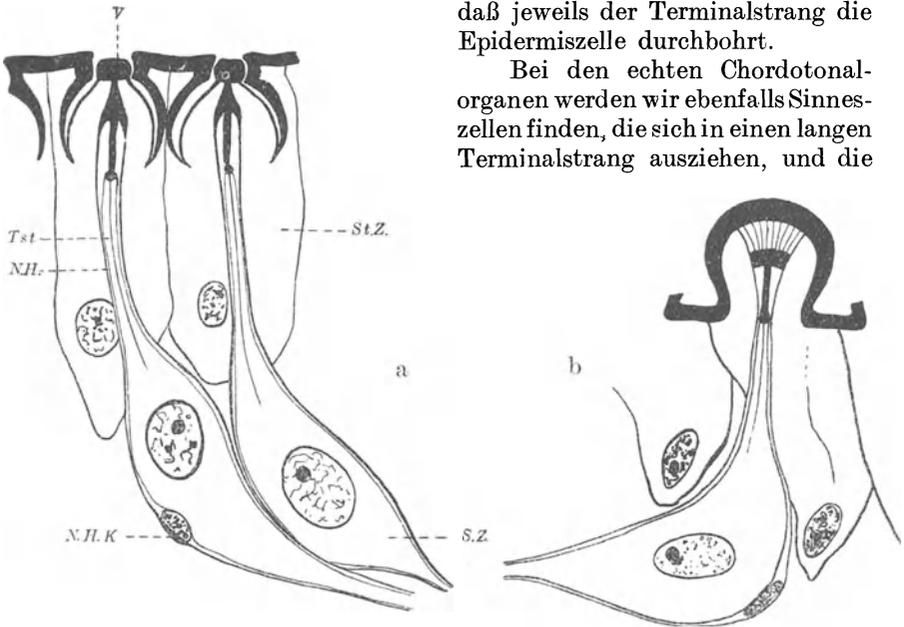


Fig. 19. Dorsale skapale Papillen der Halteren (a von *Calliphora*, b von *Sarcophaga*) in zwei zueinander senkrecht stehenden Ebenen geschnitten.

Die Unterschiede zwischen a und b sind lediglich auf die verschiedene Schnittrichtung, nicht auf die verschiedenen Arten zurückzuführen. *SZ* Sinneszellen; *Tst* Terminalstrang (Endschlauch); *NH* Nervenhülle; *NHK* Nervenhüllenkerne; *StZ* Stützzellen; *V* Versteifungsleiste. Zusammengestellt nach Abbildungen von Pflugstaedt, 1912.

von einer Nervenscheide umgeben sind, und wir werden als etwas besonders Charakteristisches erkennen, daß das Ende des Terminalstranges in einer anderen Zelle versenkt ist. Hier haben wir den Beginn dieser Entwicklung kennen gelernt. Wenn bei diesen Halterenorganen die Terminalstränge den Kontakt mit dem Chitin aufgeben und sich etwas zurückziehen, so werden sie nur noch vermittels der Epidermiszellen, in denen ihr Terminalstrang endigt, mit der Cuticula in Verbindung stehen und das echte Chordotonalorgan ist fertig.

Wenn wir auch sichere Kenntnis über die Funktion der Halterenorgane nicht besitzen, so ist es doch aus verschiedenen Gründen sehr verlockend, einiges über die Funktionsmöglichkeiten zu sagen. Einmal ist es die Phylogenese dieser Organe bzw. das Entstehen der Chordotonalorgane aus ihnen, was dazu auffordert. Dann ist es die eigentümliche Lage und schließlich sind es auch die zu Stützelementen umgebildeten Epidermiszellen, die einige Schlüsse auf die Funktion zu ziehen gestatten.

Wir dürfen auch hier wieder von der Vermutung ausgehen, daß Streckung und Biegung des Chitins und damit die Bewegungen der Halteren durch diese Organe registriert werden. Schlagen die Halteren von oben nach unten, so wird das Chitin, dem die ventralen Papillen aufsitzen und das sich zunächst in gespanntem Zustand befindet, immer mehr zusammengepreßt, und damit entweder nach innen oder nach außen vorgebuchtet. Je nach dem werden nun — wie schon oben für die kuppelförmigen Organe beschrieben — die Sinneskuppeln an ihrer Basis zusammengedrückt (falls Ausbuchtung stattfindet) oder auseinander gezogen (bei Einbuchtung). Im ersten Falle würde eine Verlängerung der Kuppel und damit eine Zugwirkung auf den Terminalstrang resultieren, im letzten Falle eine Druckwirkung. Die ventralen und die dorsalen Papillen alternieren in ihrer Funktion

Während die kuppelförmigen Organe, die wir bisher kennen gelernt haben, radiär gebaut sind und so auf Zug und Druck reagieren, gleichviel in welcher Richtung derselbe verläuft, sind die Papillen der Halteren nur noch auf bestimmt gerichteten Zug bzw. Druck eingestellt. In der Draufsicht zeigen die einzelnen Papillen einen elliptischen Bau, und wir können aus der Fig. 18 ersehen, daß die Längsachsen zwar innerhalb der einzelnen Felder immer gleich gerichtet sind, die der verschiedenen Felder dagegen einen Winkel von nahezu 90° miteinander bilden. In Fig. 19a ist ein Schnitt durch zwei Papillen dargestellt, der in der kurzen Achse geführt ist. Ein ganz anderes Bild gewinnt man, wenn der Schnitt durch die lange Achse geht (Fig. 19b). Hier sieht man von dem komplizierten Chitingerüst nichts als die Kuppel, die beiderseits in die Cuticula übergeht. Man wird eine gute Vorstellung von dem körperlichen Bau der Sinneskuppel erhalten, wenn man zunächst nur die Kuppelmembran berücksichtigt und beachtet, daß diese etwa mit einem Feuerwehrlhelm verglichen werden kann, über den von vorn nach hinten eine Versteifungsleiste hinwegläuft. Schneidet man in dieser den Helm in eine rechte und linke Hälfte, so entspricht dies der Fig. 19b. Schneidet man ihn quer, so imponiert die Versteifungsleiste als Verdickung in der Mitte des sonst dünnen Bogens (Fig. 19a, V). Da die Seitenwände des Helmes bei unserer Sinneskuppel außerordentlich dünn sind, so hat sich hier zu beiden Seiten die Körpercuticula emporgehoben, um ein schützendes Gewölbe zu bilden, während vorn und hinten der Helm eines derartigen Schutzes nicht bedarf. So entsteht das Bild Fig. 19a, das die ganze Sinneskuppel tief in die Körpercuticula eingesenkt erscheinen läßt.

Für die Funktion erhellt aus diesem Bau ohne weiteres, daß Zug und Druck nur von der Versteifungsleiste aufgefangen wird. Die Seitenwände sind so zart und fein, daß sie die Bewegungen dieser Leiste nicht hemmen. Hieraus ergibt sich die Vermutung, daß die Papillen nur Zug und Druck registrieren, der in Richtung ihrer längeren Achse, d. h. in Richtung der Versteifungsleiste, verläuft.

Zu dieser höheren Differenzierung der Sinneskuppel kommt nun noch eine Anpassung der Weichteile dieser Organe an die außerordentlich schnellen Bewegungen, denen sie in den Halteren ausgesetzt sind, die uns veranlaßt noch etwas hierbei zu verweilen. Wenn die Sinneszellen in den verlängerten und sie fest umschließenden Epidermiszellen nicht eine Stütze finden würden, so wäre ein Reißen an dem Terminalstrang durch die ständige Bewegungsänderung, die die Sinneszellen erfahren, unvermeidlich, und da der Reiz durch die Sinneskuppel auch auf einen Zug hinausläuft, so würden so dem Rezeptor teils geordnete (durch die Sinneskuppel), teils ungeordnete (durch die Schwingungen der ganzen Haltere) Reize ständig zuteil werden. Durch das Einbetten der Sinneszellen in die Epidermiszellen wird dies vermieden. Es entsteht so eine einheitliche Masse, die jeder Bewegung der Haltere sofort folgt. Es ist dies wichtig nicht nur im Interesse einer geordneten Funktion der Sinnesorgane, sondern auch im Hinblick auf eine rationelle Bewegung der Halteren. Wie sehr es hier darauf ankommt ein einheitlich bewegtes System zu erzielen, lehrt uns ein Versuch mit gekochten und ungekochten Eiern. Erteilt man einem gekochten Ei eine starke Rotationsbewegung, so stellt es sich von selbst auf die Spitze und bleibt so wie ein von Kindern gebrauchter Kreisel lang in Bewegung. Mit einem ungekochten Ei wird dies niemals glücken, weil hier der flüssige Inhalt nicht einheitlich an der Bewegung teil nimmt. So müßte auch eine Sinneszelle, die nur in flüssige Masse eingebettet ist, bei beschleunigter Bewegung ständig an dem Ansatzpunkt zerren; je fester sie eingebettet wird, desto weniger ist derartige zu befürchten.

Nun ist allerdings die Einschließung hier nicht eine derartige, daß man von Eigenbewegungen der Sinneszellen ganz absehen dürfte. Aber durch die erzwungene senkrechte Einstellung auf die Oberfläche ist es möglich, daß diese Eigenbewegung nur noch durch die Elastizität der Masse bestimmt ist. Dann aber könnten die durch sie verursachten Reize, da sie jetzt in gesetzmäßiger Weise auftreten, von dem Rezeptor rationell verwertet werden. Ich vermute also, daß die Sinnespapillen der Halteren bereits auf doppelte Weise gereizt werden, d. h. daß die Längenänderung des Rezeptors, die als Reiz wirkt, in doppelter Weise zustande kommt; einmal durch Veränderungen der Sinneskuppel, und zweitens durch die Eigenschwingungen der Sinneszellen; wie sie durch die Elastizität bedingt sind. Und diese zweite Reizart muß wohl dafür verantwortlich gemacht werden, daß diese Kategorie von Sinneszellen zum Teil ihren direkten Kontakt mit der Cuticula aufgegeben hat, und auf den Reiz durch die Sinneskuppel verzichtend, sich in der Tiefe so aufgespannt hat, daß die Schwingungszahl des betreffenden Körper-

teiles, die Elastizität der aufgespannten Sinneszellen und die Länge derselben eine stehende Welle in dem Chordotonalorgan zustande kommen ließen. In diesen handelt es sich dann — wenigstens in den ursprünglichen (vgl. Fig. 20) — um longitudinale Wellen. Da bei jeder Wellenform die fixierten Punkte Wellenknoten darstellen, eine Reizung also hier nicht stattfinden kann, so finden wir durchweg bei den Chordotonalorganen den Rezeptor im engeren Sinne von dem Fixationspunkt abgerückt und in die Mitte der aufgespannten Seite verlagert. Die Verbindung mit dem Integument wird dann durch die Epidermiszellen hergestellt, die bereits vorher im Dienste dieser Sinnesorgane standen. Allenfalls reihen sich zwei Zellen hintereinander und erfüllen so diese Aufgabe.

So sind wir bei den echten Chordotonalorganen angelangt, und werden uns mit diesen zunächst befassen, ohne deshalb die Halteren verlassen zu müssen. Denn wir wissen bereits, daß auch sie zwei dieser Organe bergen.

Die echten Chordotonalorgane.

In dem Basalteil der Halteren liegen zwei Chordotonalorgane, von denen das eine, und zwar das größere in der Horizontalebene aufgespannt ist, während das kleinere distal gelegene senkrecht über das große hinwegzieht (Fig. 20). Die dorsale Insertionsstelle des kleinen Organes ist von außen zu erkennen (Fig. 18, *Jb*). Da die einzelnen Elemente der beiden Organe wesentliche Unterschiede nicht zeigen, werden wir nur die des größeren näher betrachten.

Charakteristisch für die Chordotonalorgane ist, daß sie wie eine Saite aufgespannt sind (daher der Name) und ferner, daß ihr Terminalschlauch mit dem „stiftchenförmigen Körper“ oder Skolopophor endigt. Fig. 21 gibt eine schematische Darstellung eines einzelnen Chordotonal-

elementes. Wir finden hier wieder: 1. die Sinneszelle, 2. die Hüllzelle, die nach Schwabe den stiftchenförmigen Körper vollständig umhüllt, während Pflugstaedt, dessen Arbeit die Abbildung entnommen ist, in dieser Hinsicht zu einer Entscheidung nicht kommen konnte, und 3. die hier Deckzelle genannte ehemalige Stützzelle (von vielen auch als Kappenzelle bezeichnet). Die Aufhängefaserzellen, die noch hinzutreten, lassen deutlich erkennen, daß es darauf ankommt, den Terminalschlauch in Spannung zu erhalten. Sie setzen sich an ihm an,

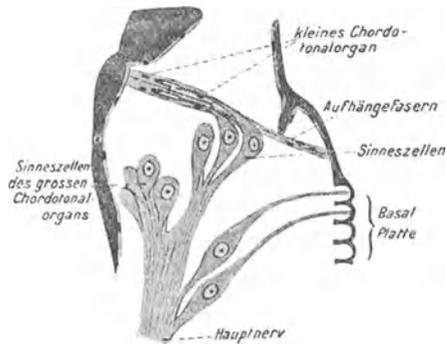


Fig. 20. Vertikaler Längsschnitt durch den Basalteil eines Musciden-schwingers.

Schematisiert. (Pflugstaedt, 1912.)

da wo er in die Sinneszelle übergeht, und schieben sich hierbei in die ehemalige Nervenscheide (jetzt Hüllzelle) hinein. Der Terminalschlauch geht in eine birnförmige Erweiterung in das sogenannte Stiftchen über, dessen hohle Spitze in ein Bündel Endfasern ausläuft, das sich an der Cuticula festsetzt. Diese Fasern lassen sich jedoch bereits in der

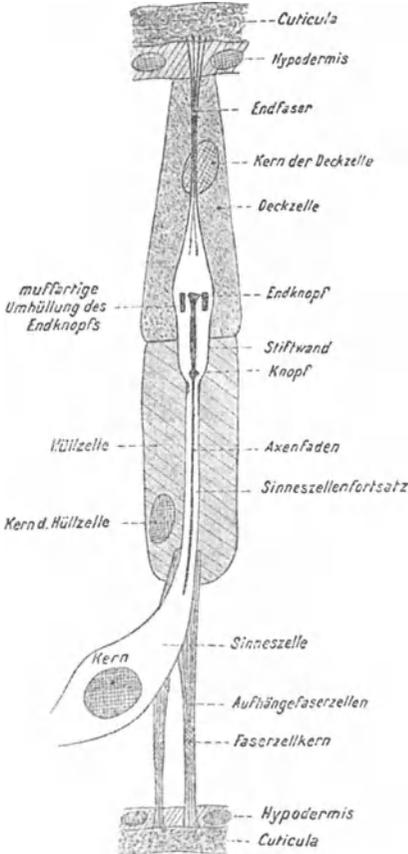


Fig. 21. Ein Chordotonelement aus dem großen Chordotonalorgan der Halteren.

Schematisiert. (Pflugstaedt, 1912.)

Stiftchenwandung als Versteifungsleisten nachweisen. Im Inneren des Endschlauches zieht ein kräftiger Achsenfaden, der sich im Stiftchen zunächst zu einer Kugel, dann zu einem mit einem Knopf endigenden Stab verdickt. Dieser Knopf wird von einer kurzen, muffartigen Röhre umgeben.

Der stiftchenförmige Körper mit den aus ihm hervorgehenden Endfasern würde — wenn unsere Auffassung richtig ist — die letzte Umwandlung des Chitinhaares der primitiven Sinnesorgane darstellen.

Über die Bedeutung dieser Differenzierungen für die Funktion läßt sich zurzeit nichts sagen. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß sich einiges darüber ermitteln ließe. Die Verlagerung des rezipierenden Apparates in den Wellenbauch der stehenden Welle (s. oben) und die Anordnung des Nervenstabes in einer Muffe legen die Vermutung nahe, daß Verschiebungen dieser beiden Teile gegeneinander den Reiz darstellen. Eine Prüfung dieser Verhältnisse ist zwar sicher nicht leicht, aber jedenfalls doch ausführbar.

Ähnliche Chordotonalorgane, wie in den Halteren, sind auch in

der Basis der Hinterflügel der Coleopteren (Lehr) und von Vogel in der Basis der Vorder- und Hinterflügel der Schmetterlinge gefunden. Wie bei den Halteren liegen sie auch hier in nächster Nachbarschaft von Sinneskuppelfeldern. Bei einigen Schmetterlingen, und zwar typischerweise bei solchen mit langsamen Flügelbewegungen, heften sich die zwischen Ober- und Unterseite des Flügels aufgespannten Organe

unten an eine verdünnte trommelfellartig gespannte Cuticula an. Hier wird also auf den ursprünglichen Reiz, der für die Sinneskuppeln in erster Linie in Betracht kommt und der durch Schwingungen der Cuticula gesetzt wird, noch nicht verzichtet (s. oben). Durchaus irrig wäre es, wollte man aus dem Vorhandensein eines solchen Tympanums auf eine Gehörfunktion dieser Organe schließen. Es ließe sich ja kein ungünstigerer Ort für Gehörorgane im ganzen Körper finden als die die schnellsten Bewegungen ausführenden Flügel. Man sollte doch glauben, daß das Fehlen solcher Organe auf den im Fluge ruhig getragenen Vorderflügeln der Coleopteren, wo sie als Gehörorgane viel mehr am Platze wären als auf den Hinterflügeln, ein für allemal solche Vermutungen ausschaltet und andererseits eindringlich genug lehrt, daß diese Organe mit der Bewegung dieser Körperanhänge in Zusammenhang zu bringen sind. Wenn man ferner erfährt, daß diese Organe bei ein und demselben Tier in den Antennen, in den Mundteilen, in den drei Beinpaaren und in den verschiedenen Abdominalsegmenten vorkommen, so wird man doch wohl nicht geneigt sein anzunehmen, daß das Tier am ganzen Körper, vorn, hinten, unten und oben, mit Hörorganen ausgerüstet ist. Die Tibialorgane und die sogenannten Tympanalorgane der Acridier mögen in erster Linie auf Schallwellen reagieren, für die anderen gilt dies aber sicher nicht.

bleiben wir zunächst noch etwas bei den Chordotonalorganen der Flügel und Halteren. Wenn es richtig ist, daß die Ausspannung des Organs die Bedeutung hat, eine stehende Welle entstehen zu lassen — und anders läßt sich ein Funktionieren kaum denken —, so ist zu beachten, daß nach Maßgabe der Spannung und des ganzen Baues des Organs die Zahl der Schwingungen in der Sekunde eine ganz bestimmte sein muß, soll eine stehende Welle zustande kommen, und diese Zahl wird eben die Normalzahl der Schwingungen sein. Findet man, daß normale Tiere stets mit derselben Schwingungszahl fliegen, so wäre darin eine Stütze dieser Ansicht zu erblicken. Die Chordotonalorgane hätten danach Kontrolle zu üben, ob die Zahl der Schwingungen die normale Höhe einhält. Die Sinneskuppeln dagegen messen die durch die Bewegungen verursachten Chitinspannungen.

Mit Rücksicht darauf, daß aus den Chordotonalorganen die Gehörorgane der Insekten hervorgegangen sind, darf wohl darauf hingewiesen werden, daß die Reize bei der hohen Schwingungszahl mancher Flügel mehr oder weniger ausgesprochene tetanische Erregungen hervorrufen werden. Dies läßt uns verstehen, wie aus diesen Organen sich solche herausbilden konnten, die auf noch viel schnellere Reizfolgen, nämlich auf Luftschwingungen reagieren, die mit Tausenden von Einzelstößen in der Sekunde das Organ treffen. Man wende nicht ein, daß bei den Nerven der Insekten die Tetanusgrenze möglicherweise so außerordentlich hoch gerückt ist, daß selbst höchste Töne von den Tieren noch als Einzelstöße empfunden werden, und daß damit die Schwierigkeit, das Gehörorgan aus anderen Sinnesorganen abzuleiten, die nur Einzel-erregungen leiten, gar nicht besteht. Wohl läßt die schnelle Folge der

Flügel—Muskelkontraktionen vermuten, daß die Erregungsleitung in den sensibeln Nerven gleichartig ist wie die der motorischen. Die Annahme einer Steigerung über dieses Maß hinaus entbehrt jedoch jeder Berechtigung. Beobachtungen von Ewald lassen es sogar als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die Fähigkeit, getrennte Einzelerregungen zu leiten, den Wirbeltieren gegenüber keine Steigerung erfahren hat.

Die Chordotonalorgane der Flügel und Halteren nehmen unter den übrigen, im Körper der Insekten allerorten vorkommenden Chordotonal-

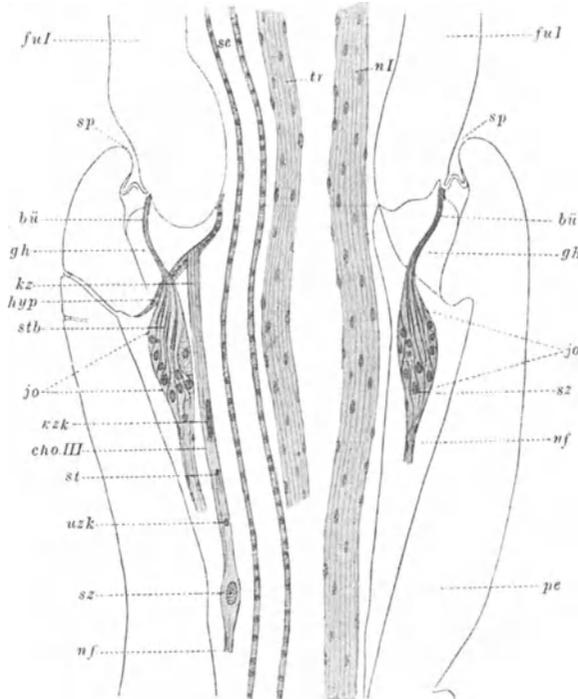


Fig. 22. Längsschnitt durch den Pedicellus und den proximalen Abschnitt des ersten Funiculusgliedes (*Dytiscus marg.*). 175 : 1.

bü Bündel; *cho III* Chordotonalorgan III; *fu I* erstes Glied des Funiculus; *gh* Gelenkhaut; *hyp* Hypodermis; *jo* Johnstonsches Organ; *kzk* Kappenzelle; *kzk* Kappenzellkern; *n I* Nerv I; *nf* Nervenfasern; *pe* Pedicellus; *se* Sehne; *sp* Spalte; *st* Stift; *stb* Stäbchen; *sz* Sinneszelle; *szk* Sinneszellkern; *tr* Trachee; *uzk* Umhüllungszellkern. (Lehr, 1914.)

organen insofern eine Sonderstellung ein, als sie allein keine Einzelstöße, sondern stets eine Folge von Reizen aufnehmen. Das oben über das Zustandekommen von stehenden Wellen und weiter unten über die Ableitung der Gehörorgane von Chordotonalorganen Gesagte kann also zunächst nur für die der Flügel und Halteren gelten. Gleichwohl kommt ihm deshalb keine verringerte Bedeutung zu, da wir hier wohl den ursprünglichen Bildungsherd dieser Organe zu suchen haben,

worauf die enge Gemeinschaft und die nahe Verwandtschaft mit den kuppelförmigen Organen deutlich hinweist.

Die Chordotonalorgane sind im Körper der Insekten außerordentlich verbreitet. Man findet sie in den Antennen (Graber, 1882; Lehr, 1914) (Fig. 22, *cho. III*), an der Basis derselben (Janet, 1911), dann, wie schon durch die umfassenden Untersuchungen von Graber bekannt wurde, in den Maxillartastern, im Mentum und in den Tastern der Unterlippe, in den Abdominalsegmenten, im Femur der Pediculiden und in den Tarsalia der Käfer und wohl auch anderer Formen, und schließlich in anatomisch und physiologisch modifiziertem Zustande in den Tibien. Sehen wir von diesen letzteren ab, so gilt für die übrigen allgemein, daß sie mehr oder weniger straff gespannt sind und daß da, wo dies durch eine doppelte Aufhängung mit Hilfe eines besonderen Aufhängebandes erreicht wird, Gelenkhaut und Skelettstück die beiden Aufhängepunkte abgeben (Fig. 23).

Bei Dipterenlarven enthält jedes Segment mit Ausnahme des ersten und letzten jederseits zwei, ein größeres und ein kleineres Chordotonalorgan. Das Atemrohr von *Culex* ist mit drei Paaren dieser Organe ausgestattet. Bei manchen Larven bergen die einzelnen Segmente eine größere Anzahl, die dann in den verschiedensten Richtungen ziehen. Stets weist ihre Anordnung darauf hin, daß sie das Tier über das Maß der Bewegungen, die die betreffenden Teile ausführen, unterrichten sollen. Bei *Corethra* wurden von Radl (1905) Längen- und Spannungsänderungen der Chordotonalorgane bei Bewegungen des Tieres festgestellt. Meist wird es sich hier nur um Einzelreize handeln können, die stehende Wellen nicht zustande kommen lassen.

Die Johnstonschen Organe.

Die Johnstonschen Organe erinnern in ihrem Bau so sehr an die Chordotonalorgane, daß man sich die Frage vorlegen wird, ob sie nicht aus diesen hervorgegangen sind. Wenn wir auch eine Antwort hierauf

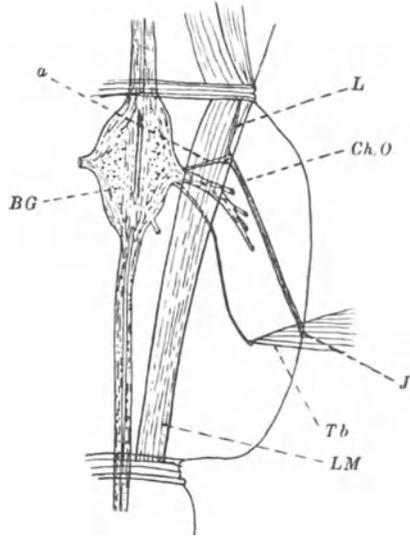


Fig. 23. Rechte Hälfte des 8. Rumpfs-segments einer älteren Larve von *Coretha plumicornis* Fabr.

BG Bauchmarksganglion; *a* Nervenstamm, der zum Chordotonalorgan *Ch.O.*, das aus nur wenigen Sinneszellen besteht, führt; *L* Ligament des Chordotonalorgans; *I* Insertionspunkt des Organs; *Tb* Tastborsten; *LM* Längsseitenmuskel. (Graber, 1882.)

vorläufig schuldig bleiben müssen, so halten wir es doch für zweckmäßig, ihre Besprechung hier anzuschließen, und zwar deshalb mitten in dem von den Chordotonalorganen handelnden Kapitel, weil die allerdings nur vermutete Funktion der Johnstonschen Organe der der zuletzt besprochenen Chordotonalorgane jedenfalls sehr nahe kommt.

Die Johnstonschen Organe scheinen allen Insekten in verschieden hohem Ausbildungsgrade zuzukommen. Stets liegen sie in dem zweiten Antennenglied und setzen sich zwischen diesem und dem dritten Glied, entweder an der Gelenkhaut (Fig. 22) oder an einem besonderen, nach innen vorspringenden Chitingerst fest (Fig. 24). Auf Querschnitten

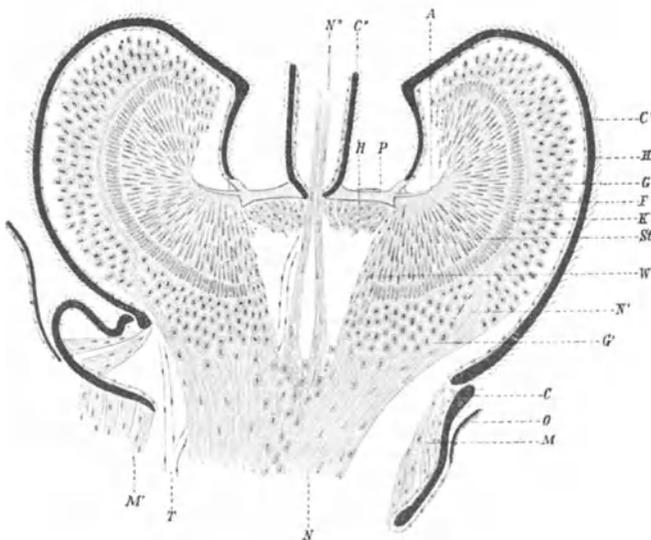


Fig. 24. Erstes und zweites Antennenglied des erwachsenen Männchens von *Mochlonyx sulciformis*. (Längsschnitt.)

N Hauptantennennerv; *M* Muskel im ersten Glied; *O* vordere Kopfhaut; *G* und *G'* Ganglienzellenschicht; *W* Übergangsstadien zwischen Sinneszellen und Epidermiszellen; *St* Stäbchenschicht; *K* deren Basalkerne; *F* Faserschicht; *E* Epidermis, *E'* Epidermismassen; *P* Platte; *A* Chitingräten, die von *P* ausstrahlen; *C* Cuticula des 1., *C'* des 2., *C''* des 3. Antennengliedes; *M* Kopfmuskel; *T* Trachee; *N''* Nervenstränge des Antennenschaftes. (Child, 1894.)

erkennt man, daß das Organ einer Antenne aus mehreren Bündeln besteht, doch schließen sich diese zu einem mehr oder weniger einheitlichen Ring oder Mantel zusammen.

Fig. 25 zeigt uns einige Sinneszellen, zwischen die sich andere als Umhüllungszellen bezeichnete Elemente schieben. (Die Bezeichnung soll weniger das Wesen dieser Zellen treffen, als auf die Verwandtschaft mit den bei den Chordotonalorganen vorkommenden Umhüllungszellen hinweisen.) Die proximalen Fortsätze der Sinneszellen gesellen sich dem Antennennerv zu; in den distalen sind Gebilde festgestellt worden,

die den Stiftchen ähnlich sind. Doch liegt hier insofern eine wesentliche Vereinfachung vor als von den Differenzierungen, wie sie uns bisher bekannt wurden, nur der Achsenfaden und eine diesen umhüllende Röhre, hier auch Stäbchen genannt, gefunden wird (*ax* und *stb*). Der Terminalschlauch setzt sich aber noch weit über diese beiden Bildungen hinaus als Faden fort (*fd*), an dem Einzelheiten nicht mehr erkannt werden können, und der, nachdem er die Epidermis (*hyp*) und die nach

innen gelegene weichere Lage der Gelenkhaut (*gh*) durchsetzt hat, im Verein mit den Endfäden der Nachbarsinneszellen sich als Bündel (*bü*) an dem peripher liegenden, etwas derberen Chitinhäutchen festheftet.

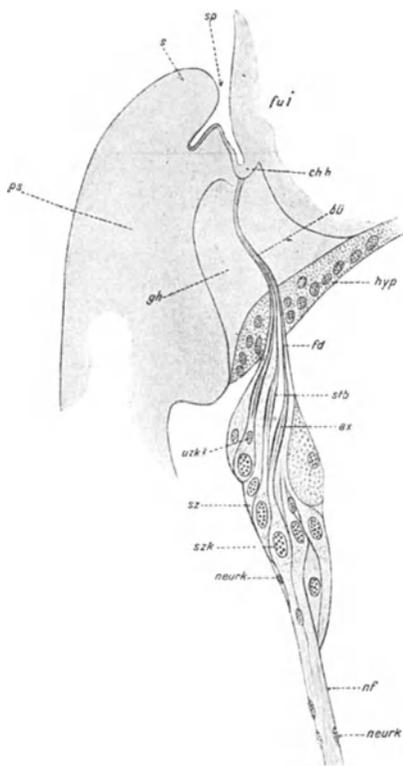


Fig. 25. Längsschnitt durch das Johnstonsche Organ. 310 : 1.

ax Achsenfaden; *bü* Bündel; *chh* Chitinhäutchen; *fuI* erstes Glied des Funiculus; *hyp* Hypodermis; *nf* Nervenfaser; *neurk* Neurilemmkern; *pe* Pedicellus; *s* distaler Chitinrand des Pedicellus; *sp* Spalt zwischen Pedicellus und erstem Funiculusglied; *stb* Stäbchen; *sz* Sinneszelle; *szk* Sinneszellkern; *usk*? Umhüllungszellkern; *gh* Gelenkhaut.

(Lehr, 1914.)

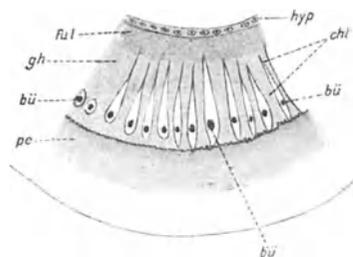


Fig. 26. Querschnittsbild durch einen Teil des Johnstonschen Organs in der Höhe der Gelenkhaut.

bü Bündel: *chl* Chitinlamelle; *fuI* erstes Funiculusglied; *gh* Gelenkhaut; *hyp* Epidermis; *pe* Pedicellus. (Lehr, 1914.)

Je nach der Stellung, die das dritte Antennenglied zu dem zweiten einnimmt, werden die verschiedenen Teile des Johnstonschen Organs eine verschiedene Spannung aufweisen. Damit nun die Endbündel stets auf geradem Wege zu dem Anheftungspunkt hinzulaufen vermögen, ist ihnen in der weichen Gelenkhaut genügend Spielraum gegeben. Die Fig. 26 läßt erkennen, daß das Chitin hier von radiär ver-

laufenden Spalten durchzogen ist, in denen die Endbündel je nach der Stellung des dritten Gliedes eine mehr periphere oder zentrale Lage einnehmen werden.

Eine sehr viel stärkere Ausbildung des Johnstonschen Organs als bei *Dytiscus* finden wir bei den Dipteren (Fig. 24). Die Gelenkhaut hat sich hier zu einer ringförmigen Platte umgebildet (*P*), von welcher in radiärer Richtung zahlreiche Chitingräten ausgehen, die dem Johnstonschen Organ als Ansatzpunkt dienen (*A*). Aus der Figur erhellt ohne weiteres, daß die geringste Bewegung des Antennenschaftes (*C'''*) schon beträchtliche Exkursionen der periphersten Teile dieses Chitingerüstes hervorrufen muß. Ohne die starke Erweiterung des zweiten Antennengliedes gegenüber dem dritten wäre eine derartige, raffinierte Reizsteigerung nicht erreichbar gewesen.

Man neigt vielfach dazu, die Johnstonschen Organe als Gehörorgane aufzufassen und will in einem unwesentlichen Moment eine Stütze dieser Ansicht erblicken. Einmal darin, daß bei Culiciden die Organe der Männchen besser entwickelt sind. Dies sagt aber weiter nichts aus, als daß dies mit der stärkeren Entwicklung der Antennen in Zusammenhang zu bringen ist. A. M. Mayer (1874) beobachtete, daß durch Töne einer Stimmgabel in einer Höhenlage, wie sie den von den Culiciden selbst produzierten Tönen entspricht, bestimmte Haare der Antennen zum Schwingen gebracht werden können. Doch auch diesem Umstand darf keine große Bedeutung zugemessen werden, es sei denn, daß andere Beweise für eine Gehörfunktion bereits vorliegen.

Andererseits spricht in erster Linie die Anheftung des Organs an einer Gelenkhaut gegen eine Gehörfunktion. Wensschon der Schaft der Antenne durch Schallwellen direkt oder indirekt durch die Schwingungen der Haare in Schwingungen versetzt wird, so können diese doch nur so feiner Art sein, daß sie sehr viel besser auf dem Chitin des Schaftes selbst von dem Sinnesorgan abgefangen würden als nach Übergang auf ein physikalisch ganz anders geartetes Medium (Gelenkhaut), da dieser Übergang nicht ohne wesentliche Einbuße an Schwingungsintensität vor sich gehen könnte, ganz abgesehen davon, daß diese Stelle mit Rücksicht auf die von der Antenne ausgeführten Bewegungen, wie sie durch Muskeltätigkeit, Schwerkraft und Luftwiderstand beim Fliegen entstehen, außerordentlich ungünstig gewählt wäre.

Der Ansatz an den Gelenken scheint mir auch hier nur eine Deutung zuzulassen, die diesen Organen eine Kontrolle der Bewegung oder der gegenseitigen Lage der einzelnen Teile zuerkennt. Von dieser Voraussetzung ausgehend, gewinnt der Nachweis von vier im Rechteck angeordneten Chordotonalorganen im zweiten Antennenglied neben dem Johnstonschen Organ erhöhtes Interesse. Es liegt nahe, diesen Chordotonalorganen dieselbe Funktion zuzuschreiben, wie all den anderen im Körper sonst verbreiteten Chordotonalorganen, nämlich eine Registrierung der Bewegungen, die durch die eigene Muskelkraft erzeugt werden. Den Johnstonschen Organen wäre dann mehr eine Kontrolle der Lage zuzuschreiben, und da für diese auch die Schwerkraft mitbestimmend ist, so würde das Johnstonsche Organ dem Tiere auch Daten statischer Art zu geben vermögen. (Hierüber s. S. 73.)

Tympanale Chordotonalorgane.

Der Ausdruck „Tympanalorgane“ stammt von Graber und man versteht darunter Chordotonalorgane, die mit einem Tracheenstamm oder einer Tracheenblase in Beziehung getreten sind, so zwar, daß man annehmen muß, daß dieser Luftbehälter auf die Schwingungen des Chordotonalorgans von Einfluß ist. Hierbei muß nicht unbedingt an die Wirkung des Resonators gedacht werden. Es kann sich auch darum handeln, durch Zurückdrängen der flüssigen und plasmatischen Bestandteile aus der Umgebung dieses Sinnesorgans ein möglichst präzises Mitschwingen desselben mit dem Chitinskelett bei Erschütterungsreizen zu gewährleisten. Vielleicht lag ursprünglich der Beziehung der Tracheenstämme zu dem Sinnesorgan diese Funktion durchweg zugrunde, und erst sekundär wurde hier und dort die Resonanzwirkung durch ein direktes Aufsetzen des nervösen Endapparates auf die Wand der Tracheen ausgenutzt.

Unter den Tympanalorganen unterscheidet man zwei Typen. Einmal das im ersten Abdominalring gelegene Organ der Acridier und dann die Tibialorgane anderer Orthopteren (Saltatoria) und der Hymenopteren. Die beiden zeigen in ihrem Bau große Verschiedenheiten, während der Rezeptor selbst hinsichtlich seines feinsten histologischen Aufbaues, wie auch hinsichtlich der Zahl und Anordnung seiner Hilfszellen, die weitgehendsten Ähnlichkeiten und Gleichheiten aufweist.

Tympanalorgan der Acridier.

Das Tympanalorgan der Acridier liegt zu beiden Seiten im ersten Abdominalring, der trotz seiner starren Vereinigung mit dem Thorax an den Atembewegungen des Abdomens teilnimmt (Fig. 27, *Abd.R₁*). Sein Sternit sowie der untere Teil des Tergit scheint verlorengegangen zu sein. Beim ruhenden Tier ist das Organ von den Flügeln und den Sprungbeinen verdeckt. Das Trommelfell ist in einer hufeisenförmigen Leiste aufgespannt (Fig. 28). Die Längsachse des ovalen Trommelfelles bildet mit der Vertikalen einen Winkel von etwa 45° derart, daß die Außenseite des Trommelfelles stark nach oben sieht. Vor dem Trommelfell, und zwar noch innerhalb der das Ganze umziehenden Leiste, gewahrt man die Öffnung des ersten Abdominalstigmas (Fig. 27 und 28, *a₁*). Die Trommelfelleinfassung (Fig. 28, *o-h* und *uT \bar{B}*) besteht aus besonders hartem Chitin. Die Trommelfelleiste erweist sich auf Schnitten als ein nach innen vorspringender Chitinwulst, der sehr wohl geeignet ist, dem Rahmen Festigkeit zu geben.

Das Trommelfell selbst ist ein fast gummiartig dehnbares, zähes Gebilde das mit feinsten, in Längsreihen angeordneten Stacheln übersät ist (Fig. 30 a). In seiner Mitte finden sich bestimmte Faltungen, Einbuchtungen und Verdickungen, die als Trommelfellkörperchen bezeichnet werden. So sehen wir eine Rinne nach unten, hinten verlaufen (Fig. 28, *riK*, hier von innen und daher als Wulst gesehen), die an ihrem oberen Ende in

eine zapfenartige Vertiefung übergeht. Sie ist reichlich mit Hautsinnesorganen ausgestattet, tritt aber mit dem nervösen Teil des Tympanalorgans nicht in Beziehung, während die zapfenförmige Vertiefung (zapfenförmiges Körperchen genannt) den Hauptansatzpunkt hierfür bietet. Oberhalb von diesem Gebilde ragt ein solider Chitinauswuchs in die Tiefe und legt sich sehr nahe an das zapfenförmige Körperchen

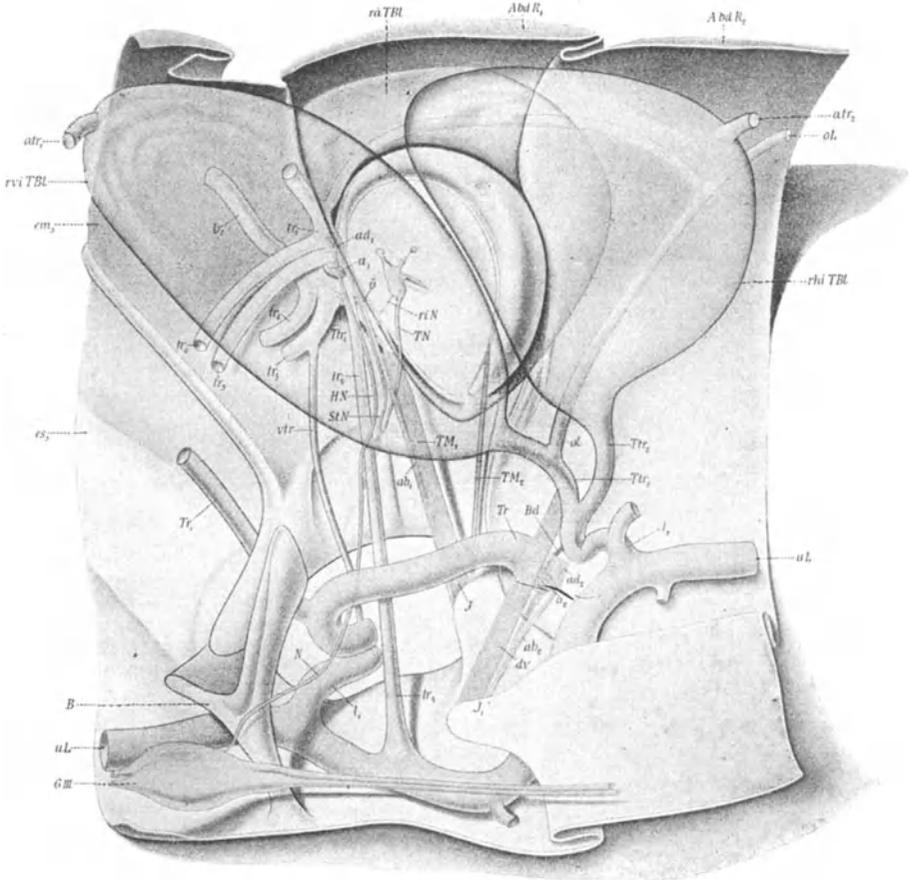


Fig. 27. Topographisches Bild der Tracheen und Tracheenblasen des mittleren rechten Körperabschnittes eines Acridiers, von innen gesehen.

Die Muskulatur ist bis auf die Tympanal- (TM_1 und TM_2) und Stigmenmuskeln (ab_1 und ad_1) und die homologen Muskeln des 2. Abdominalsegments fortgelassen. Die stark pigmentierte innere vordere und hintere Tympanalblase ($rvi\ TBL$ und $rhi\ TBL$) ist durchsichtig gezeichnet. $GIII\ 3$ Thoracalganglion; N Nerv aus dem der Tympanalnerv (TN), ein Stigmenerv (StN) und ein Herznerve (HN) hervorgeht; riN Nerv, der zu den Sinnesorganen des rinnenförmigen Körperchens zieht; a_1 Tympanalstigma; tr_1-tr_2 Tracheen, die an diesem entspringen; Ttr_1-Ttr_3 Zufußrohre der 1. bis 3. Tympanalblase; δ Mündungsstelle von Ttr_1 in die äußere Tympanalblase ($r\dot{u}TBL$); oL oberes und uL unteres Längsgefäß; Tr Stammtrachee des 2. Abdominalstigmas; atr_1 Anastomose mit der vorderen inneren Tracheenblase der linken Seite; atr_2 Anastomose mit den Tracheensäckchen des 3. Abdominalstigmas; $AbdR_1$ erster, $AbdR_2$ zweiter Abdominalring. (Schwabe, 1906.)

an. Fig. 29 zeigt dies auf einem Querschnitt. Die Basalplatte, in die dieser „Stiel“ übergeht, ist auch auf Fig. 28 zu erkennen (*BP*). Etwas mehr nach hinten und vollständig isoliert weist das Trommelfell eine birnförmige Verdickung auf (Fig. 28, *biK*).

Zwei Muskeln, die an der vorderen und hinteren Trommelfelleinfassung entspringen, scheinen für die Funktion dieses Organs keine Bedeutung zu erlangen, da ihr *punctum mobile* die untere Ansatzstelle, nämlich die Gelenkhaut des Sprungbeines zu sein scheint (Fig. 27, *TM₁* und *TM₂*).

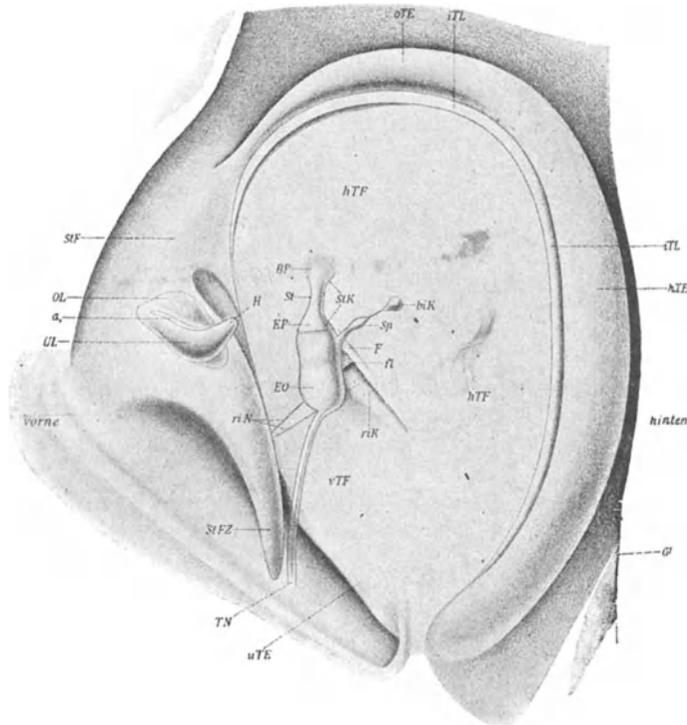


Fig. 28. Innenansicht des Trommelfelles eines Acridiers.

iTL innere tympanale Versteifungsleiste; *stFZ* Stigmenfeldzapfen; *EO* Endorgan; *TN* Tympanalnerv; *riN* Nerv, der zu den Sinnesorganen des rinnenförmigen Körperchens zieht; *EP* Endplatte des stiel förmigen Körperchens (*stK*); *F* Trommelfellfalte, an die das Endorgan durch eine Duplikatur der Vorderwand der Tracheenblase (*tl*) angeheftet ist; *sp* spindelförmiger Fortsatz; *biK* birnförmiges Körperchen; *G* Gelenk zwischen 1. und 2. Abdominalring; *hTE* hintere, *oTE* obere und *uTE* untere Trommelfelleinfassung; *hTF* hinteres und *vTF* vorderes; Tympanalfeld; *OL* Oberlippe; *UL* Unterlippe des Tympanalstigmas. (Schwabe, 1906.)

Das Trommelfell verdient seinen Namen durch die engen Beziehungen, die es mit den Tracheenblasen eingeht. Dadurch wird erreicht, daß diese Membran beiderseits an Luft grenzt. Dies hat aber eine Verschiebung der Tracheenblasen gegenüber der sonst streng nach den Stigmen geordneten Lage zur Voraussetzung. Fig. 27 läßt erkennen,

daß die äußerste der drei Tracheenblasen (*räTBl*) — und das ist eben die, welche sich an das Trommelfell anlegt — nur von einer kleinen Trachee gespeist wird (*Ttr₁*), die aus der größeren Trachee (*tr₅*) entspringt, gleich nachdem diese das an dem ersten Abdominalstigma (*a₁*)



Fig. 29. Schnitt durch zwei Trommelfellkörperchen der Acridier.

ZK zapfenförmiges Körperchen; St Stiel; BP dessen Basalplatte. (Schwabe, 1906.)

gelegene Sammelbecken verlassen hat. Die Blase ist sehr zarthäutig, liegt dem Tympanum eng an, ohne mit ihm zu verwachsen und hüllt das nervöse Endorgan wie mit einem Mantel ein. An der Einmündungsstelle der Trachee in die Blase findet sich ein gut ausgebildetes, häutiges Klappventil, das ein Zurückfließen der eingeführten Luft verhindert. (Daraus muß man schließen, daß in der Blase durch die Wandung hindurch eine Gaszunahme nicht möglich ist, wohl aber eine Abnahme.)

Der Hauptnerv, aus dem der Tympanalnerv hervorgeht, kommt aus dem dritten Brustganglion (Fig. 27). Er tritt in einem spitzen Winkel an das Endorgan heran (Fig. 30a und b).

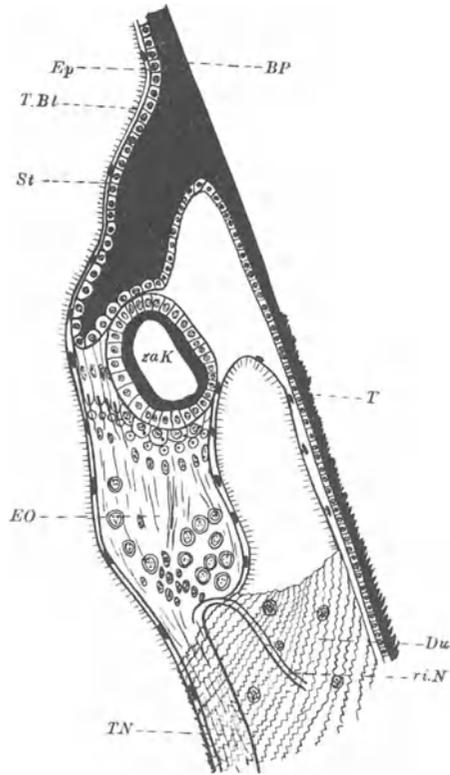


Fig. 30a. Das tympanale Endorgan aus mehreren Schnitten kombiniert, halb-schematisch.

Das zapfenförmige Körperchen (ZaK) ist, da die Schnittrichtung etwas schräg von hinten oben nach vorn unten fällt, querschnittsen und erscheint daher als Ring, das stielförmige Körperchen (St) ist seiner ganzen Länge nach getroffen. Die faltenartige Duplikatur (Du) der Außenwand der Tracheenblase, die die Nerven (TN und ri.N) und Endorgane einhüllt, ist teilweise erhalten, teilweise nur im Querschnitt zu sehen (TBl). Ep Epidermis; BP Basalplatte; T Tympanum; EO tympanales Endorgan; ri.N Nerv der Hautsinnesorgane des rinnenförmigen Körperchens.

(Nach Schwabe, 1906.)

Das Endorgan setzt sich an dem zapfenförmigen und dem stielförmigen Körperchen an, ohne direkt mit dem Trommelfell in Berührung zu kommen. Vom hinteren Rande des Endorgans aus zieht ein in der Mitte spindelförmig anschwellender Strang zu dem birnförmigen Körperchen (Fig. 28, *Sp, biK*).

Im Inneren des Endorgans teilt sich der Nerv in der Weise auf, daß zu jeder Sinneszelle eine Nervenfasern zieht. Da die Sinneszellen mit ihren langen Endschläuchen nur in der vorderen, inneren Partie des Organs einen einigermaßen geraden Verlauf nehmen so lassen sich Darstellungen, die eine Übersicht der Lagerung sämtlicher Endschläuche darbieten, nicht geben (Fig. 31). So unregelmäßig aber auch die Anordnung der Sinneszellen selbst erscheinen mag, in der Lagerung der stiftchenförmigen Körperchen herrscht eine strenge Gesetzmäßigkeit insofern, als sie alle in einer gleichmäßigen fast horizontalen Schicht nebeneinander liegen. Sie sind hier eingebettet in eine hyaline, strukturlöse Zwischensubstanz (Fig. 31, *hyZw*), die sie — im Gegensatz zu dem Verhalten des Körpers der Sinneszelle — möglichst geradlinig durchziehen.

Der spindelförmige Fortsatz, der zu dem birnförmigen Körperchen zieht, enthält stets acht Sinneszellen, die in jeder Hinsicht denen des Endorgans entsprechen.

So kompliziert auch dieser Sinnesapparat gegenüber den bisher gekannten erscheinen mag, so bietet er doch gerade in seinen wichtigsten Bestandteilen, den Sinneszellen und deren Hilfszellen längst bekanntes dar. Die Fig. 32 zeigt wieder die Sinneszelle mit ihrem Endschlauch, der von einer Umhüllungszelle umgeben sich in eine Kappenzelle einbohrt. Auch den Mantel aus kräftigen Bindegewebsfasern vermissen wir nicht. Diese Fasern, welche röhrenförmig die Endschläuche umhüllen, gehen von einem Komplex von Bindegewebszellen aus, der im proximalen Teil des Endorgans liegt, und ziehen von hier zunächst geschlossen durch das Organ, um distal aufzusplittern und sich den einzelnen Endschläuchen anzuschließen.

Das stiftchenförmige Körperchen selbst zeigt hier feinere Strukturen, die von Schwabe eingehend untersucht wurden. An der Basis des Stiftes findet sich eine mit glasklarer Flüssigkeit erfüllte kugelige Vakuole, deren äußere Konturen mit der der Sinneszelle zusammenfallen. Sie wurde nicht nur bei den tympanalen und atympanalen Or-

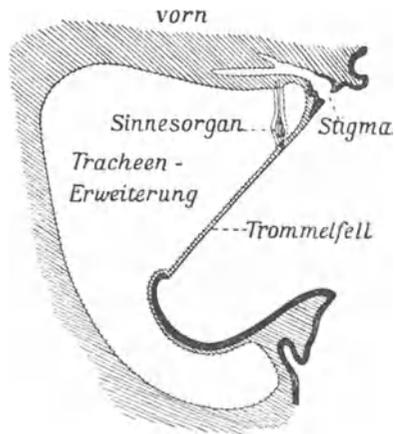


Fig. 30b. Horizontaler Längsschnitt durch das Hörorgan einer Grasheschecke. Schematisch.

(Vereinfacht nach Schwabe aus Hesse, 1913.)

ganen der Orthopteren gefunden, sondern ist auch von einigen Autoren bei anderen Gruppen gesehen, und allerdings von manchen als Kunstprodukt gedeutet worden. Die Stiftchen sind drehrunde, hülsenartige Gebilde, die aus einer dünnen Membran bestehen, in die im ganzen 10 Verstärkungsleisten eingelegt sind, so daß das Ganze mit einem wenig geöffneten Schirm verglichen werden kann. (In Fig. 32 ist angenommen, daß der Schnitt beiderseits durch eine solche Leiste geht.) Diese sind

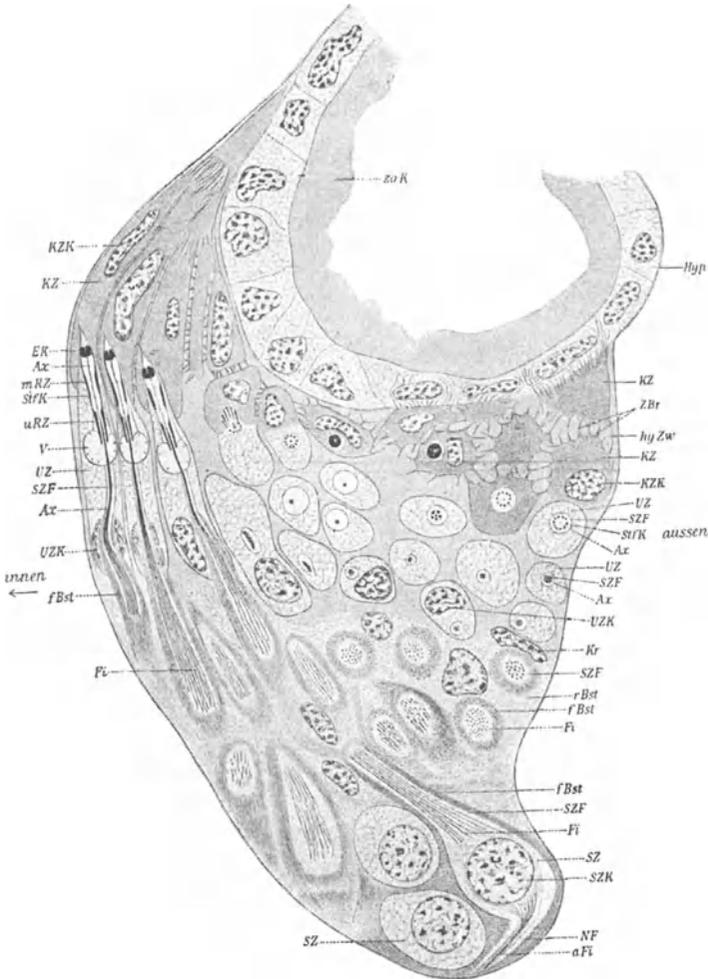


Fig. 31. Schrägschnitt durch das Endorgan eines Acridiers.

NF Nervenfasern; SZ Sinneszelle; SZK deren Kern; SZF Endschlauch; fBst Mantel desselben aus Bindegewebfasern; StfK stiftchenförmiger Körper; V Vakuole desselben; Fi Fibrillen; aFi Achsenfibrillen; Ax Achsenstrang; EK Endkörperchen; UZ Umhüllungszelle; UZK deren Kern; ZBr deren Zellbrücken; hyZw hyaline Zwischensubstanz; rBst retikuläre Binde substanz; Kr deren Kerne; ZaK zapfenförmige Körperchen; Hyp Epidermis. (Schwabe, 1906.)

nicht durchweg gleich stark, sondern lassen zwei Wandverdickungen erkennen (Fig. 32). Der Inhalt des Stiftchens wird von einem Köpfchen gebildet, das aus dem Achsenstrang hervorgeht. Es setzt sich aus fünf radiär angeordneten Teilen zusammen, so daß auf Querschnitten ein Bild entsteht, das an den Querschnitt einer geschälten Apfelsine erinnert. In diesem Köpfchen darf man wohl das nervöse Endorgan sehen, das von der chitinen Stiftchenwand geschützt wird. Auch bei diesem schon so weitgehend modifizierten Organ beobachtet man bisweilen, daß die Stiftchenwand sich in einen Faden fortsetzt, der der Epidermis zustrebt (vgl. S. 46).

Tibialorgane der Orthopteren und Hymenopteren.

Die Organe liegen im proximalen Teil der Tibia und bedingen hier eine Verdickung, auf welcher zwei feine Spalten zu erkennen sind (Fig. 33). Diese Spalten führen jederseits in eine Tasche (Trommelfellkapsel), an deren Innenseite die Körpercuticula sich zu einem Trommelfell verdünnt. Die Versenkung des Trommelfelles in die Tiefe hat wohl in erster Linie den Zweck, dieses zu schützen. Der Raum

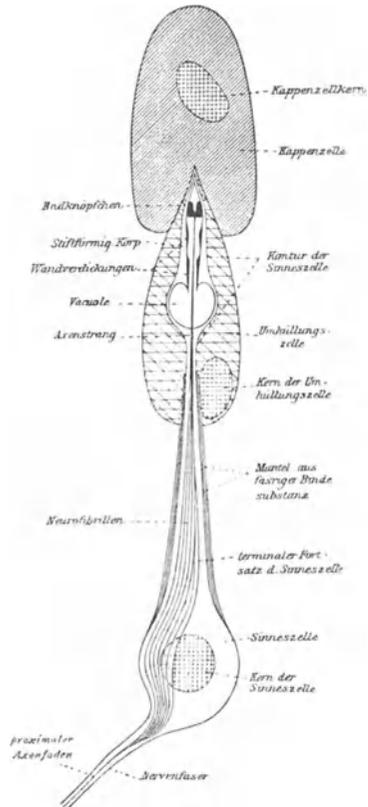


Fig. 32. Endschlauch mit Hilfszellen von Acridiern. Schematisch. (Schwabe, 1906.)

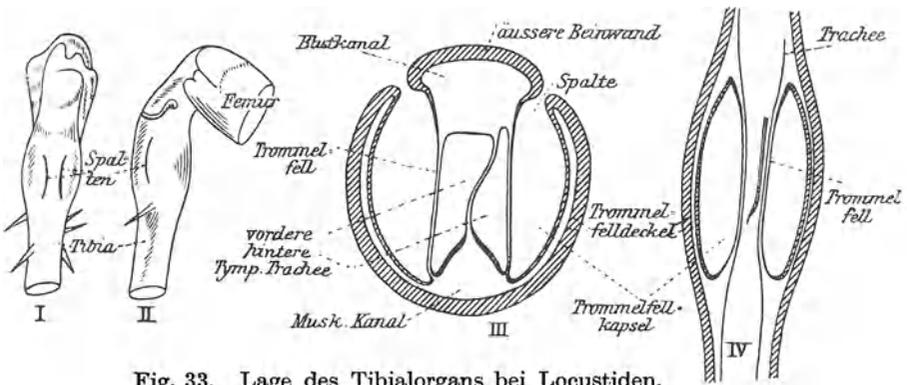


Fig. 33. Lage des Tibialorgans bei Locustiden.

I Außensicht; II Seitenansicht der Tibia; III horizontaler Querschnitt durch die Mitte der Tympanalregion; IV Transversaler Längsschnitt durch die Tibia. (Schwabe, 1906.)

zwischen beiden Trommelfellen wird durch zwei Tracheen ausgefüllt. Über diesen (Orientierung auf dem Bilde (Fig. 34); bei normal gehaltenem Bein kann diese Seite als die Außenseite bezeichnet werden) zieht der Blutkanal, unter ihnen verlaufen Muskeln, Sehnen und Nerven (Fig. 34, *BK* und *MK*).

Die Trachee teilt sich, nachdem sie ein Drittel des Trommelfelles in ungeteiltem Zustande passiert hat, in zwei Äste, die nach ihrer Lage

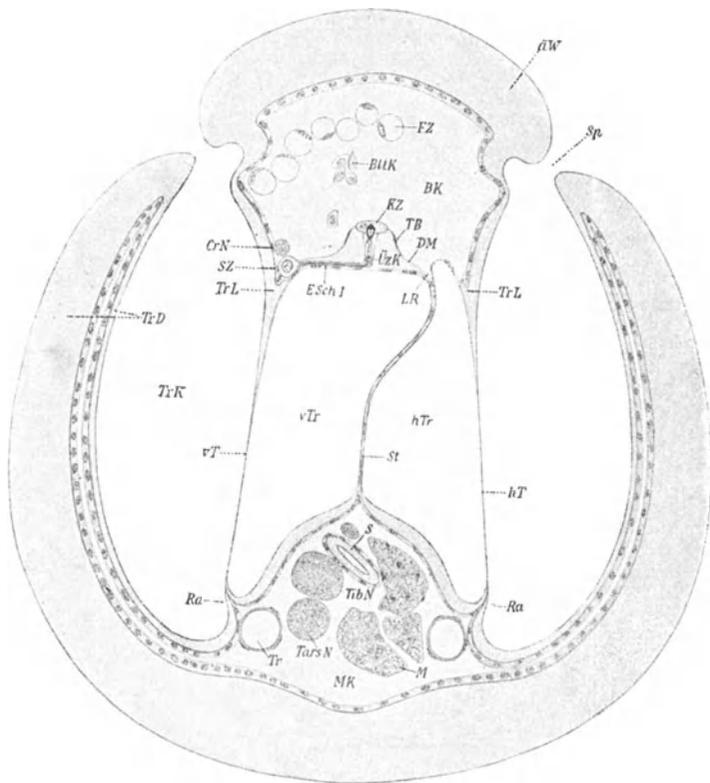


Fig. 34. Querschnitt durch die Tympanalgegend von *Decticus verruciv.* in der Mitte der *Christa acustica*.

MK Muskelkanal; *BK* Blutkanal; *vTr*, *hTr* vordere und hintere Tympanaltrachee; *TrL* Trommelfelleiste; *Eschl* Endschlauch; *KZ* Kappenzellen; *DM* Deckmembran; *TB* Versteifungsleiste derselben; *Blk* Blutkörperchen; *FZ* Fettzellen; *M* Muskulatur; *TibN* Tibialnerv; *TarsN* Tarsalnerv; *S* Sehne; *Tr* Tracheenzweige. (Schwabe, 1906.)

als vordere und hintere Trachee unterschieden werden können (Fig. 34, *vTr* und *hTr*, und 35). Sie vereinigen sich noch im Bereich des Trommelfelles wieder zu einem Stamm. Eine Erweiterung der Tracheen in der Tympanalregion findet nicht statt, auch die Summe der beiden Teilprodukte übersteigt nicht merklich das Volumen der Stammtrachee. Durch die Aufteilung in zwei Äste entsteht eine Mittelrippe (Fig. 33, *St*),

die infolge ihrer starken Chitinisierung wohl geeignet ist, den Rahmen, in denen die beiden Trommelfelle eingespannt sind, zu stützen und auseinander zu halten. Doch ist auch daran zu denken, daß der Durchmesser des Resonators verringert werden sollte, ohne die Gesamtgröße des Luftbehälters zu verringern. Der Blutkanal ist im Bereiche des Tympanalorgans stark reduziert. Er enthält Blutflüssigkeit, Fett und feine Tracheen.

Ein Blick auf die Fig. 35 belehrt uns, daß der nervöse Apparat des Tympanalorgans drei Gruppen unterscheidet läßt, denen allen gemeinsam ist, daß ihre Elemente flächenhaft ausgebreitet sind. Während aber der Hauptbestandteil des Organs die Hörleiste oder Christa der hinteren Trachee dicht aufliegt (vgl. Fig. 34), steht das Subgenualorgan (*Subg-O*) (Fig. 35) und das zwischen beiden liegende Zwischenorgan (*ZwO*) mit der Trachee nicht ganz in Berührung. Wenn der Eindruck, daß die Christa der wichtigste Bestandteil des Tympanalorgans ist, noch weiterdadurch verstärkt wird, daß das Subgenualorgan aus dem Tympanalbereich vollständig herausgedrängt ist, so muß man sich doch gegenwärtig halten, daß hier durchaus nicht eine im Hinblick auf diese beiden Organe feinere

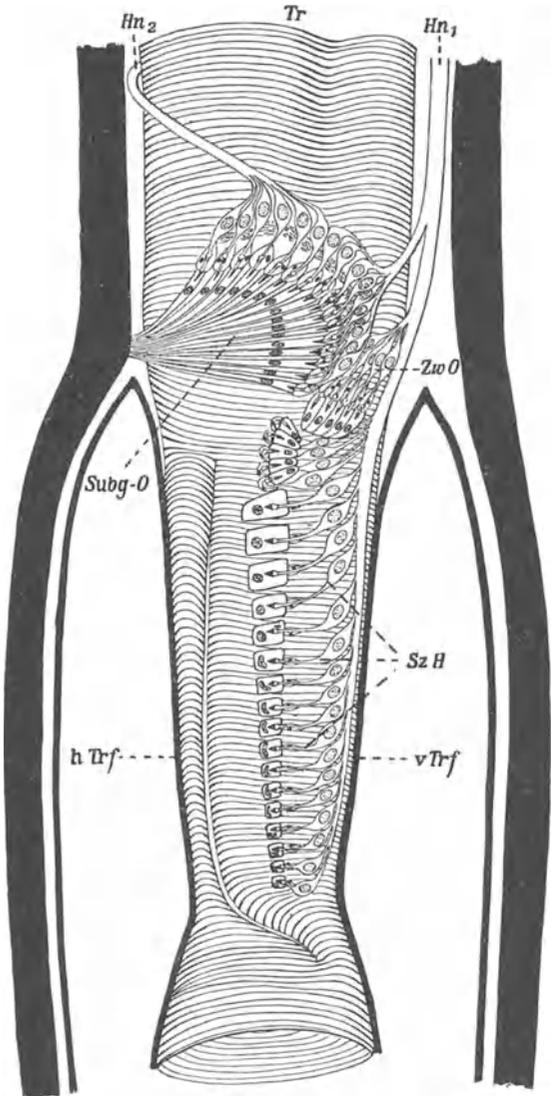


Fig. 35. Tibialorgan der Laubheuschrecke *Locusta viridissima*.

SubgO Subgenualorgan; *ZwO* Zwischenorgan; *SzH* Sinnescellen der Hörleiste; *Hn₁*, *Hn₂* Äste des Hörnerven; *hTrf*, *vTrf* hinteres, vorderes Trommelfell in der Trommelkammer. (Vereinfacht nach Schwabe aus Hesse, 1913.)

und eine gröbere oder eine geeignete und weniger geeignete Funktion vorzuliegen braucht, sondern daß es sich sehr wohl um zwei ganz verschiedene Funktionen handeln kann, so daß von wichtigerem Organ gar nicht gesprochen werden darf. Darauf läßt gerade der Umstand schließen, daß das Subgenualorgan der Trachee äußerst nahe kommt, ohne sie aber völlig zu berühren, während bei der Christa die vollständige Auflagerung auf der Trachee bedeutungsvoll zu sein scheint.

Die Christa, das Zwischenorgan und ein Teil des Subgenualorgans werden von dem Tympanalnerv innerviert, einem rein sensorischen Nerven, der selbständig aus dem ersten Brustganglion entspringt (Fig. 34, *CrN*, und Fig. 35, *Hn₁*). Der Rest des Subgenualorgans wird von einem Ast des Beinnerven innerviert, der neben dem Tympanalnerv das erste Brustganglion verläßt und sich im Kniegelenk in zwei starke (Tarsal- und Tibialnerv) und in einen schwachen Nerv aufspaltet, welcher letzterer sich zum Subgenualorgan und zur Epidermis (Fig. 35, *Hn₂*) begibt. Die kräftigeren Äste ziehen in dem Muskelkanal unter den Tympanaltracheen hin (Fig. 34, *TarsN*, *TibN*).

Das Subgenualorgan ist ein klappenartig in den Blutkanal vorspringendes Gebilde, das aus einer einfachen Lage fächerförmig zueinander geordneter Sinneszellen besteht, die in ihrem feineren Bau vollständig den im Tympanalorgan der Acridier kennen gelernten Zellen entsprechen. Nur die Form der Stifte zeigt geringe Verschiedenheiten. Dasselbe gilt auch für die Sinneszellen der Christa und des Zwischenorgans. Die Kappenzellen lösen sich distal in feine fädige Elemente auf, die strangartig gespannt an der Cuticula ansetzen (vgl. Fig. 35). Auch hier finden wir die Sinneszellen mit ihren Hilfszellen in eine hyaline Zwischensubstanz eingebettet. Beachtenswert ist die streng regelmäßige Größenabnahme der Elemente, die sich sowohl auf die Kappenzellen wie auch auf die Endschläuche und deren Stiftchen und alle übrigen Zellelemente bezieht.

Dem Subgenualorgan liegt (in Fig. 35 nicht eingezeichnet) ein scheibenförmiges Zellpolster fest auf, das aus großen plasmareichen Zellen besteht. Man wird sich des Gedankens kaum erwehren können, daß es sich hier um eine Dämpfervorrichtung handelt.

Im Zwischenorgan sind die Endschläuche ebenfalls einreihig nebeneinander geordnet, so zwar, daß sie den Mantel eines abgestumpften Kegels bilden, wobei die Stifte der Kegelbasis zugekehrt sind. Die Kappenzellen sind zu einem unregelmäßigen Haufen zusammengedrängt.

Die Christa dehnt sich nur wenig über die Mitte der Trommelfelle hin aus. Sie besteht aus 40 Endschläuchen (in der Figur sind nicht alle eingezeichnet), von denen die ersten 7 mit dem Zwischenorgan in Verbindung stehen. Die Endschläuche der Christa weisen alle eine in Fig. 34 erkennbare recht- oder spitzwinkelige Knickung auf, die es ermöglicht, daß der das Stiftchen bergende Teil zwischen Trachee und Deckmembran (*DM*) aufgespannt wird. Auch hier beobachtet man wieder eine stufenweise Größenabnahme der Stiftchen.

Die Fig. 36, die die Stiftchen und Hilfszellen darstellt, bedarf kaum einer weiteren Erklärung. Die faserige Stützsubstanz hat hier die Aufgabe, das Ende des Terminalschlauches an der Umbiegungsstelle auf der Trachee zu befestigen (*fBst*). Umhüllungszellen, Kappenzellen und hyaline Zwischensubstanz sind uns aus dem Vorhergehenden genugsam bekannt.

Die Deckmembran geht aus der Basalmembran der Epidermis und der Trachee hervor (Fig. 34, *DM*) und überspannt die Christa und das Zwischenorgan. Während sie aber das Zwischenorgan nur als zartes Schutzhäutchen deckt, hat sie für die Christa noch, wie bereits erwähnt, die Funktion einer Aufhängevorrichtung für die Endschläuche zu erfüllen. Sie bildet mit der Trachee zusammen den Rahmen, in den die Stiftchen eingespannt werden. Daher ist sie hier kräftiger und erfährt eine besondere Versteifung durch zwei leistenartige Verdickungen, die geeignet sind, ein festes Gewölbe zustande kommen zu lassen (Fig. 34, *TB*).

Die Stiftchen werden auf Fig. 36 als etwas plumper, mehr birnförmig gebaut erkannt, gegenüber denen der Acridier und besonders gegenüber denen des Subgenualorgans, wo sie außerordentlich schlank sind. Aus der Figur ist jedoch nicht zu ersehen, daß das Endknöpfchen ein von der Umhüllung zu trennendes Gebilde ist. Ein Vergleich mit dem in Fig. 32 gegebenen Schema läßt die richtige Vorstellung gewinnen.

Es wurde früher schon für wahrscheinlich erklärt, daß der Reiz für alle derartig gebaute Sinneszellen in einem Zug besteht, der durch Schwingungen der Endschläuche (sei es durch longitudinale oder transversale Wellen) auf den Achsenfaden ausgeübt wird.

Damit darf eine Einrichtung vielleicht in Beziehung gebracht werden, die die Exkursionen des Endknöpfchens, die bei Zug an dem Achsenfaden entstehen, begrenzen soll. Bei den Stiftchen der Christa liegt bereits in der kegelförmigen Form desselben eine genügende Exkursions-einschränkung. Bei den Acridiern und genau so in den Stiftchen der Tibialorgane der Grylliden wird durch eine nach innen vorspringende Verdickung der Stiftchenwand (Fig. 32) ein zu weites Zurückziehen des Endknöpfchens verhindert. Bei den Stiftchen des Subgenualorgans

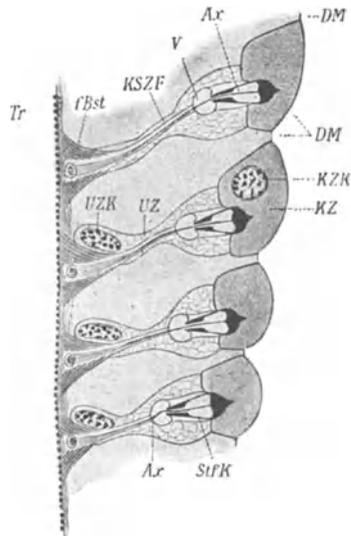


Fig. 36. Christaendschläuche aus d. Tibialorgan von *Decticus verruciv.* im Längsschnitt.

Tr Trachee; *UZ* Umhüllungszellen; *UZK* Kerne derselben; *KZ* Kappenzellen; *KZK* deren Kerne; *DM* Deckmembran; *fBst* faserige Binde substanz; *KSZF* Kontur des Endschlauches; *V* Vakuole; *Ax* Achsenfaden; *StfK* Stiftchenkopf. (Schwabe.)

schließlich ist an dieser Stelle ein spulenförmiges Gebilde eingelassen, das in der Mitte nur den Achsenfaden passieren läßt. (Auch hier scheint mir ein Fixieren dieser Teile, während sie durch Schallwellen oder durch Erschütterungen sich in Schwingungen befinden, nicht unmöglich. Freilich wird man Mühe haben, zunächst die Stoßfolge bzw. Tonhöhe festzustellen bei der das Organ den Eigenschwingungen folgt.)

Die Tibialorgane der Grillen, die sich bei fast allen Vertretern dieser Gruppe finden, unterscheiden sich von denen der Laubheuschrecken in erster Linie dadurch, daß ihre Trommelfelle nicht von einer Chitinfalte verdeckt und geschützt werden. Außerdem liegt insofern hier eine starke Asymmetrie vor, als das vordere Trommelfell bei diesen Formen sehr viel kleiner ist als das hintere.

Wenn wir nun versuchen eine Vorstellung von der Funktion dieser Organe zu gewinnen, so wird es gut sein im Auge zu behalten, daß hier ein Organ vorliegt, das erst in seinen phylogenetisch letzten Stadien mit einem Trommelfell ausgestattet wurde, daß also der Sinnesapparat vorher schon in der gleichen Form wie heute vorhanden war, so wie er jetzt noch bei Laubheuschrecken und Grillen in dem zweiten und dritten Beinpaar uns entgegentritt, und sich wesentlich von dem Tibialorgan des ersten Beinpaars nur durch den Mangel der Trommelfelle unterscheidet. Auch den Hymenopteren kommen Tibialorgane zu, wenn auch in einfacherer Form, doch suchen wir hier an allen drei Beinpaaren vergeblich nach Trommelfellbildungen. Das Tibialorgan muß daher auch ohne Trommelfell schon ein bedeutungsvolles Organ sein. Und wir werden die Frage nicht umgehen dürfen, ob der Erwerb von Trommelfellen eine Funktionsänderung oder nur eine Steigerung der bisher vorhandenen Leistungsfähigkeit bedingt hat.

Bei den Hymenopteren — und auch dies scheint uns zur Beurteilung der Funktion wichtig — stehen die Tibialorgane noch in keiner Beziehung zur Trachee (Schön, 1911). Wenn wir nun das in stetem Fortschreiten sich entwickelnde Organ in zwei Typen, einen phylogenetisch älteren und einen jüngeren, zerreißen wollen, so müßten wir darauf abheben, daß das eine Organ ohne Konnex mit einer Trachee und trommelfellos ist, das andere dagegen sich ein Trommelfell erworben und Verbindung mit einer Trachee gewonnen hat. Denn ein Trommelfell verlangt beiderseits einen Luftraum, bedingt also die Mithilfe des Tracheensystems. Andererseits kann eine Auflagerung der Sinneszellen auf der Trachee erst bedeutungsvoll werden, nachdem sich ein Trommelfell ausgebildet hat. Den ersten Typus haben wir bei Hymenopteren und bei dem außerhalb des Trommelfellbereiches gelegenen Subgenualorgan der Laubheuschrecken. Den zweiten Typus führt uns die Christa in dem ersten Beinpaar der Laubheuschrecken und Grillen vor. Trommelfell und Beziehung zu Tracheen finden wir ferner bei den abdominalen Tympanalorganen der Grasheuschrecken. Auch bei Spannern und Zünslern findet sich am ersten Hinterleibsring ein Trommelfell, ebenso bei Spinnern und Eulen am dritten Bruststring. Stets liegt dem Trommelfell innen eine Tracheenblase an. Die Anordnung des

nervösen Endapparates stimmt mit der der Acridier im Prinzip überein (v. Kennel, 1912).

Der zweite Typus — mit Trachee und Trommelfell — erscheint für eine Ausnutzung der Schallwellen, die durch die Luft an das Tier herankommen, sehr geeignet, zumal da die betreffende Trachee sich stets an das Trommelfell dicht anlegt und so die Bedingungen für eine Funktion als Resonator recht günstig sind. Wir dürfen daher wohl dieses Organ für ein Gehörorgan ansprechen. Der erste Typus dagegen scheint weniger auf Erschütterungen durch die Luft als auf Erschütterungen eingerichtet zu sein, die von der Unterlage aus die Extremitäten des Tieres treffen. Die Gehörorgane in den Tibien verdanken dann ihre etwas befremdende Lage dem Umstand, daß sie aus Organen hervorgegangen und noch mit solchen verkuppelt sind, die durch ihre Funktion an die Extremitäten gebunden werden. Wenn uns diese Überlegung zu dem Schlusse führt, daß die Ameisen und Bienen kein Gehörorgan, wohl aber ein Erschütterungsorgan besitzen, so schließt dies durchaus nicht aus, daß diese Tiere doch auf manche Töne reagieren, wenn sie nur in geeigneter Stärke und Höhe dargeboten werden, so daß durch die Schallwellen entweder direkt das Bein oder das ganze Tier in Vibration versetzt wird oder indirekt, indem die Unterlage durch den Ton eine Erschütterung erleidet^{1) 2)}.

Ausgehend von der Feststellung, daß die Zahl der Einzelerregungen, die in der Sekunde den motorischen Nerv der Insekten zu passieren vermögen, ohne zu einem Tetanus zu verschmelzen, eine sehr viel höhere sein kann als bei den motorischen Nerven der Wirbeltiere — man denke an die hohe Frequenz der Flügelschläge von Insekten (Culiciden bis

¹⁾ v. Buttell-Reepen (1915) erwähnt eine Beobachtung an Bienen, die er, wie folgt, schildert: „Öffnet man einen volkreichen Kastenstock, dessen Waben parallel zu der hinteren Glastür hängen, . . . so hat man dort viele Hunderte in Bewegung befindliche Bienen, die die Waben dicht belagern. Streicht man nun mit leichtem Druck mit der trockenen Fingerspitze über die Glasscheibe, so entsteht kein Ton und eine Einwirkung auf die Bienen bleibt aus, sowie man aber die Fingerspitze anfeuchtet, so wird ein eigentümlicher Laut erzeugt, wie man es an jeder Fensterscheibe probieren kann, und wie mit Zaubergewalt geht es gleich einer urplötzlichen Erstarrung durch das unruhige Gewimmel der ganzen Wabenseite. Der Anblick ist so verblüffend, die plötzliche Unbeweglichkeit dieser unruhigen Geschöpfe, die man sonst durch keine Macht zur völligen Ruhe bringen könnte, ist etwas so eigentümliches, daß man in Staunen dasteht. Aber nur wenige Momente und die Erstarrung weicht und das Gewimmel ist wie zuvor“ (S. 208 u. 209). Ob hier die Vibrationen von der Scheibe auf das Gehäuse und von diesem auf die Wabe übertragen wird, oder direkt wirkt, ließe sich leicht entscheiden, wenn man denselben Versuch macht, nachdem man den Kontakt der Scheibe mit dem Stock gelöst hat.

²⁾ Die schräge Haltung der beiden vorderen Tibien in zwei aufeinander nahezu senkrechtstehenden Ebenen mag vielleicht die Richtungslokalisation günstig beeinflussen. Es ließe sich dies wohl unschwer feststellen, wenn man mit Tieren, denen das eine Bein über der Tibia amputiert ist, und solchen, denen ein Bein unter der Tibia abgenommen ist, vergleichende Versuche anstellt in der Art, wie sie Regen erfolgreich durchgeführt hat.

300 pro Sekunde nach Voß, 1914) —, wollte man ein Hören bei den Insekten prinzipiell in Frage ziehen, indem man schloß, daß auch ihre sensorischen Bahnen in sehr viel höherem Maße Einzelerregung zu leiten vermögen, daß daher die Töne nicht gehört, sondern nur als Einzelstöße „getastet“ werden könnten. Eine solche Annahme fußt auf der vollständig irrigen Anschauung, daß zum Hören unbedingt eine tetanische Erregung vorliegen müsse, weil dies bei dem Menschen der Fall ist. Wesentlich ist jedoch nur, daß die Empfindung und deren physiologisches Substrat sich von allen anderen durch Sinnesorgane vermittelten Empfindungen unterscheidet, so daß die betreffende Empfindung stets auf denselben äußeren Vorgang richtig zurückgeführt wird. Die Frage „Tetanus oder Einzelerregungen“ ist in dieser Hinsicht völlig bedeutungslos. Unterscheidet sich die Empfindung spezifisch von der durch Tastorgane vermittelten, so liegt eben auch ein dem Tastorgan fremdes Organ vor. (Dasselbe gilt auch für die statischen und dynamischen Sinnesorgane, die als modifizierte Tastorgane aufgefaßt werden.)

Bei Spinnen wurden von Dahl beweglich eingelenkte, von Tasthaaren sehr wohl zu unterscheidende Haare beschrieben, die bei den Araneen auf den Beinen und den Palpen, bei den Skorpionen und Pseudoskorpionen auf den Scheren der Palpen und bei den Milben auf dem Vorderteil des Rumpfes stehen. Dahl hält sie für Hörhaare, da sie durch bestimmte Töne in Schwingungen versetzt werden. Aus demselben Grunde spricht Mayer (1874) von Hörhaaren an den Antennen der Culiciden. Dies Argument ist nun keineswegs zwingend. Für jedes biegsame Haar werden sich bestimmte Töne finden lassen, die imstande sind, das Haar in Schwingung zu versetzen. Nicht alles, das durch Schallwellen in Vibrationen gerät, ist ein Hörorgan. Auch die Statocystenhaare von Krebsen sah Hensen bei bestimmten Tönen mitschwingen und schloß daher auf ein Hörorgan. Bald darauf wurde der Nachweis erbracht, daß es sich um ein statisches Organ handelt. Andererseits ist es wohl beachtenswert, daß hier Haare vorkommen, deren Biegsamkeit sie zum Auffangen von Schallwellen und somit zum Hilfsorgan eines Gehörsinnes geeignet machen. Mehr allerdings läßt sich hierüber einstweilen nicht aussagen. Bei den Netzspinnen mag der überaus feine Tastsinn, mit dem die Tiere auch nachts sich sofort über die Größe des gefangenen Insektes zu orientieren vermögen, häufig zur Annahme eines Gehörsinnes veranlaßt haben. Wenn die Tiere imstande sind, durch das feine Rütteln an den Radiärfäden sich zu überzeugen, daß das Netz noch in Ordnung ist (Barroes, 1915), so ist es auch nicht erstaunlich, daß die Tiere, wenn ein Insekt ins Netz geflogen ist, das Maß der Veränderung recht fein empfinden und demnach die Größe des gefangenen Opfers richtig einschätzen.

Nachweis von Hörvermögen. Wenn auch eine große Anzahl von Insekten die Fähigkeit besitzen, Töne hervorzubringen, und unter diesen wieder eine namhafte Reihe dieser Töne, wie man vermuten muß, nur die Bedeutung hat, von Artgenossen gehört zu werden, so liegen dennoch bis heute nur die Versuche von Regen vor, die in ein-

wandfreier Weise ein positives Resultat ergaben. Seine Experimente, die ihn zu dem Schluß führten, daß die tibialen Tympanalorgane der Grillen Gehörorgane sind, seien hier kurz besprochen.

Die Männchen von *Thamnotrizon apterus* (einer Laubheuschrecke) zirpen in Perioden, die eine Pause von 15 bis 30 Sekunden zwischen sich lassen. Musizieren mehrere Tiere zu gleicher Zeit, so richten sie sich so ein, daß ihre Zirplaute gegenseitig alternieren. Regen (1908) versuchte nun festzustellen, ob eine Amputation der Tibia, das Vermögen dieser Tiere beim Musizieren auf die Töne der Kameraden Rücksicht zu nehmen, beeinflußt. Er beobachtete, daß bei normalen Tieren unter 500 Fällen, in denen gezirpt wurde, 349mal zwei Tiere alternierten, und zwar konnte er bis über 70 Perioden zählen. In 141 Fällen zirpte nur ein Tier und 10mal zirpten zwei oder mehrere durcheinander. Dagegen wurde bei 17 Versuchstieren, denen vorher die Tibia im Kniegelenk abgenommen worden war, unter 500 Fällen nur 13mal alternierend gezirpt und jeweils nur ganz kurz. 425mal zirpte ein einzelnes Tier und 62mal zirpten zwei oder mehrere regellos durcheinander. Wenn sich hieraus auch mit Sicherheit schließen läßt, daß die Tibialorgane der ersten Beinpaare die wichtigsten Aufnahmeorgane für die Töne darstellen (in geringem Maße werden wohl auch die trommelfellosen Organe des zweiten und dritten Beinpaares dazu befähigt sein), so bleibt immer noch die Frage offen, ob die Vibrationen der Luft oder des Bodens den Reiz darstellen, ob wir also vom Erschütterungsorgan oder vom Gehörorgan zu sprechen haben. Hierüber kann man aus den neueren Versuchen von Regen (1912) einigen Aufschluß gewinnen. Sie zeigen, daß die von den Männchen von *Liogryllus* erzeugten Töne die Weibchen auf ziemlich direktem Wege („in einer sehr schwachen Zickzacklinie“, S. 310) anzulocken vermögen. Es ist aber nicht leicht vorstellbar, wie auf Grund von Erschütterungsreizen, die durch die Unterlage vermittelt werden, eine einigermaßen genaue Richtungslokalisation zustande kommen soll. Insofern machen diese Versuche von Regen eine Orientierung der Tiere nach den Schallwellen der Luft wahrscheinlich. Der Gesichtssinn spielt hier eine untergeordnete Rolle, da das Weibchen, das durch die Lockrufe des Männchens angelockt wurde, an einem Glas, in welchem es ein nicht zirpendes Männchen sehen konnte, achtlos vorüber ging und auf das zweite Glas zueilte, in dem das zirpende Männchen saß, das ihm aber verborgen blieb, da das Gefäß mit schwarzem Papier ausgekleidet war. Um eine ausschlaggebende Beteiligung des Geruchsorgans beim Aufsuchen des Männchens durch das Weibchen ausschließen zu dürfen, genügt meines Erachtens eine Beobachtung von Regen, die ich in seinem Wortlaut wiedergebe: „Während das Weibchen sich gegen die Mitte des Versuchsfeldes bewegte, hörte das Männchen plötzlich zu zirpen auf. Das Weibchen blieb sofort stehen. Als es nach einiger Zeit weiter vordrang, verlor es die Orientierung ganz und kam fast an die Wand. Da begann das Männchen wieder zu zirpen. Das Weibchen drehte sich sofort um und schlug wieder die Richtung gegen das Glas ein, aus welchem

die Lockrufe des Männchens erschallten“ (S. 310 und 311). Es hieße wohl in der Vorsicht zu weit gegangen, wollte man bei einem solchen Verhalten der Tiere noch nach Beweisen verlangen, die zeigen sollen, daß der Geruch des zirpenden Tieres nicht das maßgebende ist. Falls es chemische Stoffe wären, die erst im Moment des Zirpens wirksam werden, die sich aber etwa ebenso schnell wie Schallwellen fortpflanzen, dann könnte es sich wohl nur um eine Art Emanation des betreffenden Stoffes handeln, deren Aufnahme durch ein Sinnesorgan nicht mehr als Riechen bezeichnet werden dürfte. Doch wäre hier vorderhand eine derartige Annahme überflüssig und gekünstelt. Wir dürfen also wohl auf Grund der Versuche von Regen diesen Tieren einen Gehörsinn zusprechen.

Bei Käfern (*Dytiscus*) konnte Nagel Reaktionen auf bestimmte Töne (e^3 und e^4) nachweisen. Doch ist seinen Versuchen nicht zu entnehmen, ob es sich hier um Erschütterungs- oder um akustische Reize handelt.

Eine Anzahl Versuche anderer Autoren, die positive Resultate ergaben, sind nicht weiter verwertbar, weil optische und andere Reize nicht genügend berücksichtigt und ausgeschaltet wurden. Andererseits sind aber auch die Beobachtungen, die den Tieren Hörvermögen absprechen, mit Vorsicht aufzunehmen und es ist stets zu bedenken, daß Tiere häufig nur auf solche Geräusche reagieren, die im Freien für sie von Bedeutung sind. Ein Frosch bleibt sitzen, wenn neben ihm ein Gewehr abgefeuert wird, ergreift aber sofort die Flucht, wenn man ein Geräusch verursacht ähnlich dem, welches entsteht, wenn man mit dem Fuß durchs Gras fährt. Dies weist darauf hin, daß es immer nötig ist, möglichst solche Geräusche einwirken zu lassen, die in der Natur irgendwelche Beziehung zu dem betreffenden Tier haben.

Zusammenfassend darf man wohl sagen, daß in der ganzen Gruppe der Arthropoden das Hörvermögen von untergeordneter Bedeutung ist, während dem Erschütterungssinn wohl eine weitere Verbreitung und eine größere Wichtigkeit zukommt. Es hängt die Ausbildung dieses Sinnes mit der Kleinheit dieser Tierformen zusammen, die das ganze Tier an den feinsten Vibrationen der Unterlage teilnehmen läßt.

Statische und dynamische Sinnesorgane.

Ein wesentlicher Bestandteil dieser Organe wird durch eine tote Masse gegeben (die auch durch eine Luftblase in Wasser vertreten sein kann), die spezifisch schwerer oder leichter ist als das sie umgebende Medium. (Eine Ausnahme bilden die nur mit Flüssigkeit gefüllten Statocysten der Brachyuren.) Meist handelt es sich um Konkreme (Statolithe), die sich in einer spezifisch leichteren Flüssigkeit befinden. In dem Raume, in dem sie eingeschlossen sind, vermögen sie auf die sensibeln Wandungen einen Reiz auszuüben, sowohl wenn sie der Schwere folgend zu Boden sinken, als auch wenn sie bei Veränderungen

der Bewegungen des Tieres ihrer Trägheit folgend seitlich an die Wänden anschlagen. Im ersten Falle wird das Tier über „oben und unten“ orientiert, und wir haben ein statisches Organ. Die Antwortreaktionen, die von ihm ausgelöst werden, beziehen sich auf die Lage des Körpers und wirken ferner auf die geotaktischen Bewegungen richtungsbestimmend. Im zweiten Falle ist es ein dynamisches Organ¹⁾; es dient jetzt der Registrierung der Bewegungsänderungen, und zwar sowohl Änderungen der Geschwindigkeit als auch der Richtung. Der spezifisch schwerere Körper wird bei einer verzögerten Bewegung zunächst noch seine alte Geschwindigkeit beizubehalten trachten, umgekehrt wird er bei Beschleunigung nicht sofort der größeren Geschwindigkeit folgen und daher in der Richtung der Bewegung etwas zurückbleiben. Das eine Mal wird er an der Vorderwand, das andere Mal an der Hinterwand anschlagen oder sich in dieser Richtung zu verschieben trachten. Bei Richtungsänderungen wird er nach der Seite geschleudert werden, so daß jeder Änderung ein durch Ort und Intensität charakterisierter Reiz entspricht.

Wir haben es also hier mit zwei physiologisch verschiedenen Sinnen zu tun, die an ein und dasselbe Organ gebunden sein können. Liegt der Körper des Tieres schräg, so üben die Statolithen einen dauernden Reiz aus, finden Bewegungsänderungen statt, so bewirken sie kurzdauernde Reize. Ohne für die Nerven zwei verschiedene spezifische Energiearten annehmen zu müssen, kann man sich wohl vorstellen, daß zwei verschiedene Reflexkategorien mit diesem Organ verknüpft sind, zumal da die Unterscheidung beider Reize durch die anderen Sinne noch eine wesentliche Unterstützung erfahren kann. So werden, um vorläufig nur auf eines hinzuweisen, die Empfindungen der Bein- und Flügelbewegungen intensivere dynamische Reizungen erwarten lassen usw.

Eine Vereinigung einer statischen und dynamischen Funktion scheint nur in wenigen Fällen unmöglich, so bei den Organen der Wasserwanzen, bei welchen der Reiz von einer Luftblase ausgeht. Hier sind die Bedingungen für die Registrierung dynamischer Vorgänge so ungünstig, daß es sich wohl nur um ein rein statisches Organ handeln wird. Denn bestimmend für die Trägheit eines Körpers ist seine Masse und der Widerstand, den er findet, wenn er der Veränderung widerstrebt. Nun ist aber bei den Wasserwanzen der Widerstand sehr groß anzunehmen; die Masse aber ist sehr gering, mithin die Wucht der Masse, die den Reiz auslösen müßte, minimal, vielleicht auch gleich Null. (Bei geschlossenen statischen Organen mit einer in Flüssigkeit schwimmenden Luftblase kann sehr wohl an eine dynamische Funktion gedacht werden, da hier die Trägheit des Wassers gegenüber Luft den Ausschlag bedingt.)

¹⁾ Ich wende den von S. Becher in seiner vorzüglichen Untersuchung über: Die „Hörbläschen“ der *Leptosynapta* (1909) gebrauchten Ausdruck an.

Ersatz statischer Organe.

Eine Orientierung über oben und unten setzt nicht unbedingt das Vorhandensein eines statischen Apparates voraus. Unter bestimmten Lebensbedingungen wird z. B. auch die Richtung des Lichteinfalles hierfür einen Ersatz bieten können. Wenn auch das Tier dadurch leichter Irrungen ausgesetzt sein wird, so kann dieser Wegweiser doch unter normalen Verhältnissen ausreichend sein. Aber auch da, wo keine anderen Organe mit dieser Aufgabe betraut sind, werden wir nicht immer erwarten dürfen ein komplexes statisches Organ zu finden. Bei Tieren, die sich auf dem Boden fortbewegen, ist es sehr wohl möglich, daß die Summe aller von den Gelenken und Muskeln der Extremitäten den Zentren zufließenden Sensationen genügend Hinweise über die Lage des Schwerpunktes im Verhältnis zur Unterstützungsfläche liefern, um sie im Sinne einer statischen Orientierung verwerten zu können. In diesem Falle würde man morphologisch nicht von einem statischen Organ sprechen können.

Je geringer das Körpergewicht im Verhältnis zur Größe des ganzen Tieres ist, um so weniger bestimmt werden die eben genannten Empfindungen sein können, und um so dringender wird das Bedürfnis sein nach einem anderen feineren Registrierapparat. Vielleicht darf man die große Verbreitung statischer Organe bei Wassertieren damit in Zusammenhang bringen. Aber auch bei allen fliegenden Insekten würde ein auf die Belastung der Beine sich gründender Apparat während des Fluges versagen müssen. Andererseits werden Organe, die eine Lageorientierung ermöglichen, am dringendsten dann gefordert werden, wenn der Körper allseits von gleichen Sensationen getroffen wird und dadurch Hilfsapparate ausgeschaltet werden. Dies trifft in hohem Maße zu beim Flug, beim Schwimmen und beim Wühlen im Schlamm. Doch ist in den beiden ersten Fällen wieder zu unterscheiden, ob die Tiere beim Fliegen und Schwimmen passiv oder aktiv den Gleichgewichtszustand innehalten. Das erste ist der Fall, wenn ihr Schwerpunkt unter dem Punkt liegt, an dem man sich den Auftrieb angreifend zu denken hat. Solche Tiere befinden sich im stabilen Gleichgewicht. Da sie, sobald ihre Bewegungen nachlassen, je nach ihrem spezifischen Gewicht entweder sinken oder steigen, ohne die Richtung der Körperachsen zu ändern, so kann ihnen aus der Registrierung dieser Bewegungen vermittels anderer Sinne eine genügende Vertikalorientierung erwachsen, allerdings nur bei wenig schnellen Formen. Schwimmt das Tier im labilen Gleichgewicht (auch aktives genannt), so würde ihm der Mangel eines statischen Organs schon größere Schwierigkeiten verursachen¹⁾. Bei solchen Formen ein derartiges Sinnesorgan zu

¹⁾ Im Wasser kommt für diese Betrachtung in erster Linie, wenn auch nicht ausschließlich, die Lagebeziehung vom Schwerpunkt des Körpers zum Schwerpunkt der verdrängten Flüssigkeit in Betracht. Beim Sinken und Steigen tritt noch die Reibung mitbestimmend für die Lage des Körpers hinzu. Dieser Faktor spielt beim Fliegen eine untergeordnete Rolle, während

vermuten, wird demnach einer starken Berechtigung nicht entbehren, falls nicht, wie bei Krebsen, die Richtung des Lichteinfalles die Körperlage des Tieres bestimmt (v. Buddenbrock).

Ersatz dynamischer Organe.

Auf eine Kontrolle der Bewegungen durch dynamische Organe werden die Tiere um so weniger verzichten können, je schneller ihre Bewegungen sind und je feiner sie abgestuft werden müssen. Jedoch darf man hier nicht übersehen, daß bei Formen, die sich auf dem Boden fortbewegen, die Kontrolle der Extremitätenbewegungen in ihrer Gesamtheit ein gutes Bild der Bewegungs- und Geschwindigkeitsänderungen des ganzen Körpers ergeben können¹⁾. Viel weniger werden die Empfindungen der Flügelbewegungen und der Schwimfüße in dieser Hinsicht zu verwerten sein. Es liegt dies daran, daß im Wasser sowie auch in der Luft gleiche Ortsveränderungen nicht jeweils durch Flügel- oder Beinbewegungen gleich abgemessen werden. Die Eigenbewegungen des Mediums sind nicht die einzige Ursache. Auch die Möglichkeit weiter zu gleiten bei Einstellung der Bewegungen muß in Betracht gezogen werden.

Hier werden wir schon darauf hingewiesen, daß ein auf solchen Prinzipien aufgebauter Gleichgewichtssinn völlig versagen muß, wenn es sich darum handelt, passive Bewegungen festzustellen, und zwar nicht nur bei den Schwimmern und Fliegern. Wenn also schreitende Tiere auf diese Weise einen Ersatz für ein dynamisches Organ finden, so kann dieser Ersatz nur bei aktiven Bewegungen in Funktion treten.

Dynamische Organe sehr einfacher Art können schließlich innervertierte Haare sein, die den Luft- und Wasserdruck zu messen imstande sind (s. das über Johnstonsches Organ und über Mysideen Gesagte).

Es schien mir nicht überflüssig, diesen Betrachtungen hier Raum zu gewähren, besonders deshalb, weil unsere Kenntnisse über statisch-

hier die Wirkung der Bewegungsorgane den ausschlaggebenden Faktor darstellt. Beim Schweben wird es sich darum handeln, ob der Schwerpunkt unter der Linie liegt, die die beiden Punkte der Flügel miteinander verbindet, an denen der Luftdruck angreifend gedacht werden kann. Da die Flügel beim Schweben meist etwas nach oben getragen werden (Tag-schmetterlinge), so liegt diese Verbindungslinie meist über dem Schwerpunkt; die Tiere befinden sich also im stabilen Gleichgewicht.

Während der Flugbewegung darf man die stärkste Entfaltung der Hubkraft in dem Augenblick annehmen, in dem die Flügel durch die Horizontallage geführt werden. Da nun für diesen Moment der Ansatzpunkt der Flügel am Thorax maßgebend ist, dieser aber stets ziemlich hoch liegt, so ist auch während der wichtigsten Flugphase eine stabile Gleichgewichtslage anzunehmen.

¹⁾ Dies kann jedoch nur für Tiere ausreichen, die nicht balancieren müssen, die also auch beim Gehen jederzeit mindestens an drei Punkten unterstützt sind. Eine geregelte Abwicklung der Balancierbewegungen verlangt eine sofortige Aufnahme der feinsten Veränderungen, die sich durchaus nicht immer in den Extremitätengelenken äußern.

dynamische Organe bei den Arthropoden noch außerordentlich lückenhaft sind und bei den Insekten nahezu überall versagen, auch da, wo die Lebensweise der Tiere und ihre Lebensführung, ihre Reaktionen und Reflexe an der Existenz solcher Organe kaum zweifeln lassen können.

Wir geben zunächst einen Überblick über die Verbreitung der Organe bei den verschiedenen Gruppen der Arthropoden.

Verbreitung statischer und dynamischer Organe.

Bei den Insekten hat man bisher vergeblich nach statischen und dynamischen Organen gesucht. Nur bei den Nepiden (Wasserwanzen) ist es neuerdings Baunacke, einem Schüler von G. W. Müller, gelungen, die Existenz statischer Organe einwandfrei nachzuweisen. Von Stauffacher wurden bei den geflügelten Individuen der Reblaus und der Tannenlaus Organe beschrieben, die in erster Linie als dynamische anzusprechen wären. Doch gestatten die vorliegenden Untersuchungen noch kein abschließendes Urteil über die Bedeutung dieser Organe.

Aus der Tatsache, daß sich bei einigen Wasserwanzen ein statisches Organ neu gebildet hat, darf man nicht ohne weiteres den Schluß ziehen, daß die Vorfahren derselben noch kein derartiges Organ besessen haben. Es ist sehr wohl möglich, daß z. B. die Gelenkhäute des Abdomens durch die Schwere desselben Reize erhielten, die eine Orientierung über die Lage des Körpers gestatteten. Und dies kann auch heute noch für alle Insekten gelten. Im Wasser müßte ein derartiges Organ an Wert bedeutend eingebüßt haben entsprechend der Verminderung des Gewichtes, so daß nun ein neues besser arbeitendes Organ wünschenswert wurde. Auch an die Gelenkhaut, die den Kopf mit dem Thorax verbindet, ist wenigstens in einigen Gruppen zu denken (Fliegen, Libellen). Ferner wären Versuche auszuführen, die den Einfluß der Eingeweidenerven auf die Statik des Körpers feststellen. Denn auch hier könnte das statische Organ der Insekten liegen, das man entsprechend ihrem Verhalten ihnen zuzuschreiben geneigt ist¹⁾. (Bei den Nepiden würde dieses Organ dann vielleicht infolge der geringen Tiefendimensionen des Abdomens versagt haben.)

Auch ein dynamisches Organ muß man den schnell beweglichen Insekten wohl zuschreiben, wengleich es bisher nicht gelang, ein solches aufzufinden. Da die Bewegungen alle vom Thorax ausgehen, könnte sowohl das Abdomen wie auch der Kopf für dieses Organ die träge Masse darstellen. Die Nervenendigungen der Gelenkhäute könnten

¹⁾ Bei Ameisen hat Brun festgestellt, daß sie sich nach einem Gefälle von 20° zu orientieren vermögen, und zwar geschieht diese Orientierung nicht im Gehen, sondern die Ameise „erhebt sich auf den Vorderbeinen so hoch sie kann und wiegt sich, indem sie die Tibien der Vorderbeine abwechselnd beugt und streckt, mehrere Male langsam auf und ab; — dabei sind die Fühler weit nach oben und vorn gestreckt“ (S. 205, l. c.). Eine horizontale Traversierung eines Hanges von 20° Neigung vermag dagegen den Tieren keinen orientierenden Anhaltspunkt zu geben.

auch durch Haare ersetzt sein, die ähnlich den Stellungshaaren Änderungen der Lage des Kopfes gegenüber dem Rumpf registrieren. Auch an eine Funktion des Ganglion opticum II, das in so eigentümlicher Weise zwischen zwei in der Horizontalebene verlaufende Faserkreuzungen aufgehängt ist, muß bei der Fahndung nach dem dynamischen Organ der Insekten gedacht werden.

Ich habe versucht, einiges über die Bedeutung des Johnstonschen Organes zu ermitteln, konnte aber im wesentlichen nur eine Beobachtung von Forel bestätigen, daß nämlich ein Entfernen der Fühler den Flug etwas beeinträchtigt, und bin geneigt dies auf die Beseitigung oder — wenn die Antenne in der Mitte abgetragen wird — auf die gestörte Funktion des Johnstonschen Organs zurückzuführen. Hierbei setze ich voraus, woran kaum gezweifelt werden kann, daß die Schwere des Fühlerschaftes für das Organ von Bedeutung ist. Forel beobachtete, „daß infolge des Verlustes der Fühler diese Tiere (gemeint sind die Bienen) nicht etwa unsicherer, sondern im Gegenteil scheinbar sicherer im Flug werden. Sie schwanken nicht mehr hin und her, bevor sie sich irgendwo niedersetzen, wie man dies ja besonders bei Wespen meistens beobachtet, sondern fliegen schnurgerade auf einen Punkt und setzen sich sofort nieder wie die Fliegen und Wasserjungfern. Der Unterschied im Benehmen ist hier besonders bei Wespenarten auffallend“ (1910, S. 23). Wenn Forel diese Veränderungen des Fluges auf eine Beseitigung des Witterungsvermögens infolge Amputation der Fühler zurückführt, so kann ich mich ihm nicht anschließen. Meine Beobachtungen an Schmetterlingen beim Niedersetzen im Zimmer auf dem Tisch oder auf dem Boden lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, daß der Übergang des Fluges in ein Schweben nur mit Rücksicht auf ein Beriechen des anzufliegenden Objekts erfolgt. Der scheinbar sichere Flug ist vielleicht gerade die Folge einer gewissen Unsicherheit. So wie bei einem Menschen, der reichlich Alkohol genossen hat, die Verminderung der Gehsicherheit häufig ein gewaltsames, scharfes Richtunghalten zur Folge hat, so könnte auch bei den Insekten diese scheinbar sichere Flugweise auf eine Einbuße des normalen Könnens zurückzuführen sein.

Ich konnte an Tagschmetterlingen feststellen, daß der Flug der Tiere weniger wechselreich wird, wenn ihnen die Fühlerknöpfchen abgetragen worden sind. Lassen sie sich auf horizontaler Ebene nieder, so tritt nie vorher ein Schweben ein. Stets kommen sie so hart auf, daß man den Aufschlag auch aus einer Entfernung von 5 m deutlich vernimmt. An vertikalen Wänden anzufliegen gelingt ihnen selten. Meist stürzen sie nach heftigem Anprall zu Boden. Dies alles läßt an eine dynamische Funktion dieser Organe denken. Dagegen kann ich Beobachtungen anführen, die uns davon abhalten müssen, in ihm auch ein statisches Organ sehen zu wollen. Die Tagschmetterlinge führen mit den Antennen und in etwas geringem Umfang auch mit dem ganzen Kopf kompensatorische Bewegungen aus. Die Kopfbewegungen bleiben nach Entfernen der Fühler in ganzem Umfange bestehen. Von den

Johnstonschen Organen können demnach die kompensatorischen Bewegungen nicht ausgehen¹⁾.

Bei niederen Krebsen (mit Ausnahme einiger Copepoden) sind statische Organe nicht gefunden worden. Es mag dies zum Teil damit zusammenhängen, daß die Tiere im passiven Gleichgewicht schwimmen (Bethe). Sehr viel bedeutungsvoller aber ist, daß diese Formen, soweit

sie pelagisch leben, in ausgesprochener Weise sich nach dem Lichteinfall orientieren, indem sie sich stets so stellen, daß ihr Rücken senkrecht vom Licht getroffen wird. v. Buddenbrock, dem wir diese Erkenntnis in erster Linie verdanken, nennt diese Einstellungsweise „Licht-rückenreflex“ (1914). Er konnte jedoch den Licht-rückenreflex nicht nur bei statocystenlosen Formen feststellen, sondern auch bei den mit statischen Organen ausgestatteten Mysideen und Dekapoden. Doch dominieren bei diesen im Falle eines Widerstreites beider Reize (Beleuchtung von unten) die von den Statocysten ausgehenden Erregungen. Das Entgegengesetzte hat Baunacke bei Nepiden beobachtet.

Die höheren Krebse weisen zum Teil gut entwickelte statodynamische

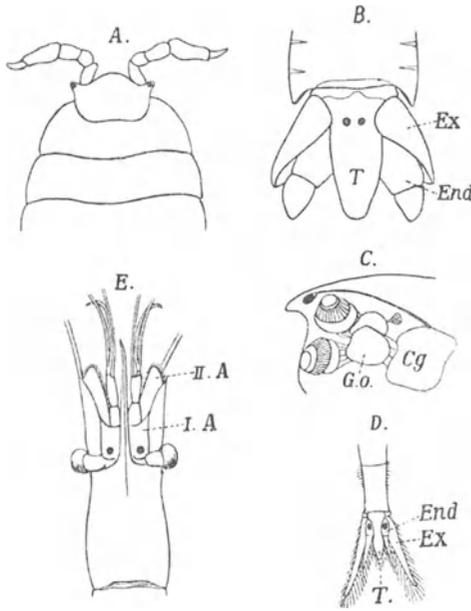


Fig. 37. Lage der Statocysten (als schwarze Punkte dargestellt) bei Krebsen.

A Landassell Platyarthrus; B Assel *Anthura gracilis*;
 C Flohkrebs *Ampelisca*; D Schizopoda *Leptomysis*;
 E Decapode *Palaemon*.

IA erste, IIA zweite Antenne; End Endopodit; Ex Exopodit; T Telson.

Nach Wenig, Thienemann, Strauss, Sars, Kreidl.
 (Aus Hesse, 1813.)

Organe auf. Man hat sie gefunden bei einigen Amphipoden (Platysceliden und Gatt. *Ampelisca*) im Kopf (Fig. 37C), bei verschiedenen Asseln (meist bei solchen mit schlecht entwickelten Augen), und zwar

¹⁾ Eine Beobachtung, die gegen die Annahme spricht, daß das Johnstonsche Organ allein alle dynamischen Funktionen übernommen hat, darf ich hier nicht unerwähnt lassen. Ich brachte kleine, lebhaft laufende Käfer auf eine breite Drehscheibe, die mit einer Glocke überdeckt war. Die Tiere liefen, sobald die Scheibe in Drehung versetzt wurde, am Rande der Glocke entlang, und zwar stets der Drehrichtung entgegen. Wurde die Richtung gewechselt, so drehten auch die Käfer um. Ein Abschneiden der Fühler ließ nicht die geringste Wirkung auf dieses Benehmen erkennen. Leider hatte ich hierbei eine optische Orientierung nicht ausgeschaltet.

bei einigen im Kopf, bei anderen im Telson (letztes Abdominalglied) (Fig. 37 A und B). Bei den Mysidaceen liegen die Organe im Innenast der letzten Abdominalextrimitäten (Fig. 37 D), und bei den Decapoden im Basalglied der ersten Antenne (E). Bei den Brachyuren gingen die Statolithen verloren; eine statische Funktion wird damit hier sehr unwahrscheinlich.

Bei den Stomatopoden konnten statische Organe bis jetzt nicht gefunden werden. Es ist dies um so erstaunlicher, als es sich hier um gewandte Schwimmer handelt, die auch in labiler Gleichgewichtslage, nämlich bei einer Belastung des Rückens mit 8,2 g Blei (das Tier wog 39 g außer Wasser), normal zu schwimmen vermögen und diese Orientierung entgegen der Schwerkraft auch beibehalten, wenn die optischen Impulse ausgeschaltet sind (Demoll). Bei diesen Formen wird man in erster Linie an eine statische Funktion der Eingeweidenerven denken müssen. Eine Verwertung des Gewichts der Augenstiele kann hier nicht in Frage kommen, da ein Abbinden derselben im Gelenk das Schwimmen nicht beeinflusst.

Bei den Spinnen fehlt uns jede Kenntnis derartiger Sinnesorgane, obwohl wir sie auch hier (speziell bei Netz- und Springspinnen) vermuten dürfen. Hier würde in erster Linie an eine Ausnutzung der Schwere des Abdomens zu denken sein.

Die statischen Organe der Nepiden.

Nepidenlarven. Da mit den Veränderungen, die das Abdomen beim Übergang vom Larven- in das Imago-stadium erfährt, auch die statischen Sinnesorgane eine vollständige Umbildung erfahren, so müssen die beiden Formen getrennt voneinander besprochen werden. Aus Fig. 38 und 39 läßt sich ersehen, daß sich bei den Larven die Stigmen des dritten bis sechsten Abdominalsegmentes in eine dem Rande des Abdomens parallel laufende Rinne, die Atemrinne (Fig. 39, A),

öffnen, welche von den Sterniten und Paratergiten zusammen gebildet wird. Die Paratergite nehmen einen wesentlichen Anteil daran schon dadurch, daß sie scharf umgekrempelt sind. Der vollständige Abschluß wird aber erst durch ihren dichten, aus mehreren Reihen bestehenden Borstenbesatz (Deckborsten *db*) im Verein mit der Borstenreihe des Sternits (*S*) hergestellt. In dieser Atemrinne wird den Stigmen die

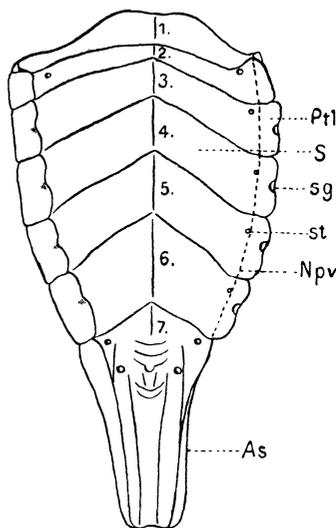


Fig. 38. Abdomen der Larve von *Nepa*, von unten gesehen.

Pr1 Paratergitlappe, links in normaler Lage, rechts zurückgeschlagen, um die Sinnesgruben (*sg*) und die Stigmen (*st*) zu zeigen. *S* Sternit; *As* Abdominalschaufel; *Npv* ventrale Primärnaht. (Nach Baunacke, 1912.)

von der Abdominalschaukel an der Wasseroberfläche aufgenommene Luft zugeführt.

Jeder Paratergitlappen hat in der Mitte eine Einkerbung. An dieser Stelle fehlen die langen Deckborsten ganz und sind durch kurze, die

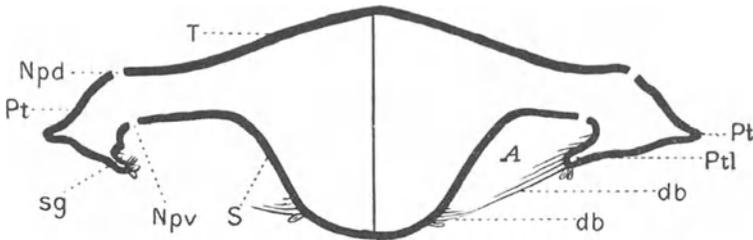


Fig. 39. Querschnitt durch das Abdomen der Larve von *Nepa* (schematisch).

Die linke Hälfte des Schnittes führt durch eine Sinnesgrube. *Pt* Paratergit; *db* Deckborsten; *Npd* dorsale Primärnaht; *T* Tergit; *A* Atemrinne; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 38. (Nach Baunacke, 1912.)

Rinne bei weitem nicht überbrückende, beweglich eingelenkte und innerierte Sinnesborsten ersetzt (Fig. 39 links und Fig. 40 *sb*). Die Lücke, die dadurch in der Bedachung der Rinne entstehen müßte, wird durch Schrägstellung der benachbarten Deckborsten wesentlich verkleinert (Fig. 40), so daß nur eine kleine offene Stelle bestehen bleibt. Nach außen von den Deck- und Sinnesborsten finden sich noch kleine tütenförmige Chitingebilde (Fig. 39).

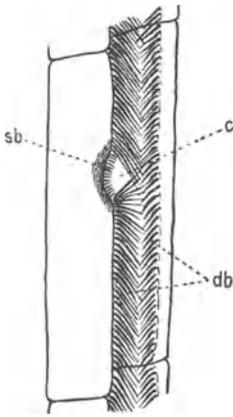


Fig. 40. Sinnesgrube von *Ranatra*.

db Deckborsten; *sb* Sinnesborsten; *c* Kontaktfläche der Luft mit Wasser. (Baunacke, 1912.)

sein, die Differenzen des Wasserdruckes oben und unten ungemindert¹⁾ auf die Luftsäule der Atemrinne einwirken zu lassen; und die Sinnes-

¹⁾ Ganz ungemindert werden auch hier die Druckunterschiede nicht einwirken können, da bei den geringen Dimensionen der Lücke diese wie eine Kapillare wirkt und somit ein Teil des Druckes von der Umrandung getragen wird. Mit der Verminderung des Druckes verringern sich aber auch die absoluten Werte der Druckunterschiede.

borsten, die nachgewiesenermaßen (Baunacke) in der Kontaktebene von Wasser und Luft liegen und Verschiebungen derselben mitmachen, sind somit instand gesetzt zu registrieren, zwischen welchen Punkten Druckunterschiede auftreten. Bei geeignetem Füllungszustand der Atemrinne wird die tiefer gelegene Sinnesgrube einen nach innen gekehrten Meniskus zeigen, während bei der höher gelegenen der Meniskus und mit ihm die Sinnesborsten sich nach außen hervorwölben.

Imago. Die Umbildung des imaginalen Abdomens aus dem larvalen geht in der Hauptsache mit einer Streckung der Paratergite und mit einer Verstreichung der Paratergitfalten und der Atemrinne einher. Mit der Atemrinne wird aber das Tier auch seines statischen Apparates beraubt. Die Funktion des bei der Imago neu gebildeten Sinnesapparates ist auf denselben physikalischen Prinzipien aufgebaut wie der der Larve. Doch wird jetzt die Atemrinne, die die verschiedenen Sinnesorgane

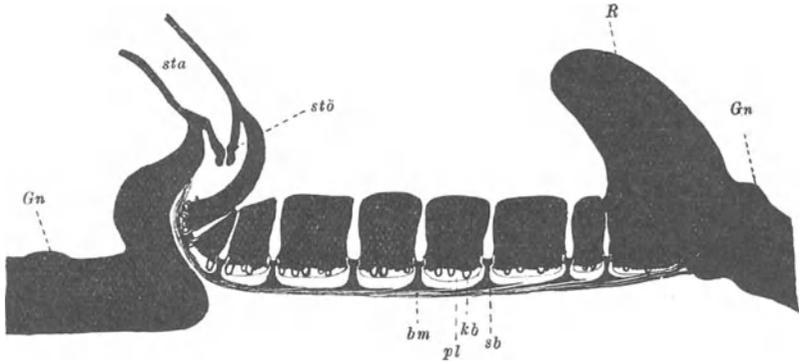


Fig. 41. Querschnitt durch die cuticularen Teile eines statischen Organs einer Imago (Nepa).

Gn Grenznaht; *sta* Stigmenast; *stö* Stigmenöffnung; *R* Rahmen; *bm* Borstenmembran; *pl* Plüschbesatz; *kb* Kegelborste; *sb* Sinnesborste. Schema, entworfen nach einer Abbildung von Baunacke.

miteinander verbindet, durch Tracheen vertreten, derart, daß, wie aus Fig. 42 zu ersehen, die drei Sinnesorgane (*so*) derselben Seite — bei den Imagines sind nur drei Paare entwickelt, und zwar am vierten, fünften und sechsten Abdominalring — durch einen Längsstamm, die Organe der rechten und linken Seite durch Queranastomosen miteinander kommunizieren.

Das Sinnesfeld schließt sich auch hier jeweils an eine Stigmenöffnung an (Fig. 41, *stö*). Es ist von einer glashell durchsichtigen Membran (*bm*) überspannt, die von Säulen getragen wird (*sb*), welche beweglich eingelenkt sind, doch so, daß ihre Exkursionen nur in einem Hervortreten und Wiederzurücksinken bestehen können. Sie werden also in geringem Maße der Membran gestatten, sich zu entfernen oder zu nähern, und da diese Träger innerviert sind, so vermögen sie derartige Exkursionen der Membran zu registrieren. Sie sind außerdem selbst

an der Bildung der Membran in erster Linie beteiligt, die in der Hauptsache aus den verbreiterten Endplatten derselben besteht. Einige gleich gebaute nur kleinere Träger, die jedoch nicht innerviert sind, treten an Zahl zurück. Schließlich haben an dem Aufbau der Membran noch die schräg inserierenden Randborsten teil.

Im Bereich des Sinnesfeldes zeigt die Cuticula eine eigentümliche Oberflächenstruktur. Über die hier vorhandenen Unebenheiten zieht sich ein rasen- oder plüschartiger Überzug von feinsten, stark lichtbrechenden Chitinspitzen (*pl*) hin, zwischen denen einzelne gedrungene Borstenkegel (*kb*) hervorragen.

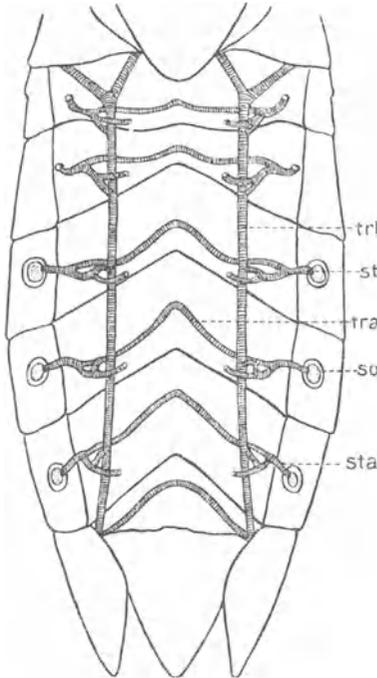
Das ganze Sinnesfeld ist in einen festen Chitinring, einen Rahmen (*R*), eingespannt.

Die Funktion dieses Organs als statischer Apparat ist ohne weiteres zu übersehen, wenn wir beachten, daß der Raum zwischen der Membran und dem Sinnesfeld von den Stigmen aus beim lebenden Tier stets mit Luft angefüllt wird. Die Art und Weise, wie hier die Orientierung des Körpers zur Vertikalen zustande kommt, entspricht also vollkommen der bei den Larven. Nur ist hier insofern eine Vervollkommnung erreicht als an Stelle des Kohäsionshäutchens, das dort eine bestimmt lokalisierte Grenze zwischen Wasser und Luft ergab, hier eine wirkliche Membran getreten ist; und an Stelle der Atemrinne ist eine im Inneren des Körpers gelegene Kommunizionsröhre in den Dienst dieses Organs gezogen worden, die nicht nur die Organe der gleichen Seite, sondern auch die der gegenüberliegenden Seite direkt verbindet.

Fig. 42. Abdominales Tracheensystem der Imago v. *Nepa cinerea* L.

Nur die Hauptäste sind dargestellt, die zu den inneren Organen führenden Äste aber kurz hinter ihrer Abzweigung von den Stigmenästen abgeschnitten. *st* Stigma; *sta* Stigmenart, *trl* Tracheenlängsstamm; *tra* Tracheenanastomose; *so* Sinnesorgan. (Baunacke, 1912.)

Für die Nepiden ist ein statisches Organ unerlässlich, weil diese Formen meist nur aktiv die Wasseroberfläche erreichen. Während die übrigen Wasserwanzen, wenn sie in Atemnot geraten, die Bewegungen einstellen und daraufhin ohne weiteres ihrem geringen spezifischen Gewicht entsprechend nach oben treiben, müssen die Nepiden, die wohl eine relativ geringere Luftmenge mit sich führen und daher oft spezifisch schwerer sind als Wasser, alle Anstrengungen machen, um die Oberfläche zu



gewinnen. Jene haben eine Orientierung also gar nicht nötig, für diese ist sie Lebensbedingung. Die Nepiden sind übrigens so schlechte Schwimmer, daß sie nur eine Höhe von etwa 10 cm zu überwinden vermögen, um dann wieder erschöpft zu Boden zu sinken. Meist benutzen sie daher Wasserpflanzen, um an ihnen emporzuklettern und gehen überhaupt nur in die Tiefe, wenn sie erschreckt werden, während sie im übrigen direkt unter der Oberfläche sitzend ständig mit der atmosphärischen Luft in Verbindung bleiben.

Die statischen Organe der Nepiden werden also nicht nur in Anspruch genommen werden, um dem Tier die gewünschte Körperlage zu ermöglichen, sondern auch vor allem, um in bestimmter Lage Progressivbewegungen auszuführen. Wie allgemein bei höheren und niederen Tieren, so lehren auch die Versuche von Baunacke an Nepiden, daß den statischen Organen andere, besonders die Lichtsinnesorgane, zu Hilfe kommen. Dabei offenbaren die von den Augen ausgelösten Reaktionen eine solche Selbständigkeit, daß sie, durch geeignete Be-

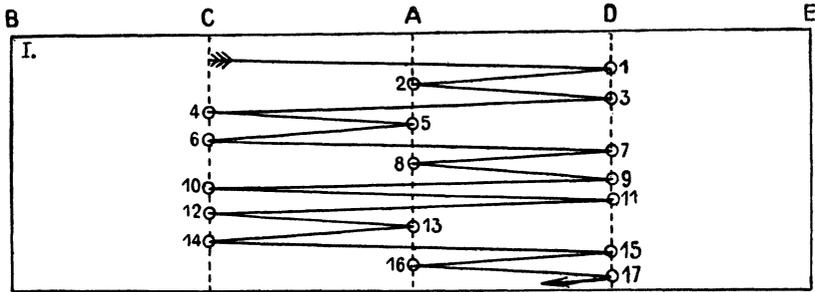


Fig. 43. Weg einer geblendeten, aber sonst heilen Larve auf der Schaukel.

(Baunacke, 1912.)

dingungen in Widerstreit mit den von den statischen Organen ausgelösten Reaktionen gesetzt, über diese die Oberhand gewinnen. Um den Einfluß der Gleichgewichtsorgane ungetrübt zu erkennen, wird man daher gut tun, die optischen Impulse auszuschalten. Bringt man geblendete Tiere unter Wasser auf ein Schaukelbrett, das über einem Querbalken liegt (Fig 43 und 44, A), so beobachtet man, daß die Tiere stets auf dem Brett nach oben laufen. Ein Herabdrücken des Brettchens nach der anderen Seite (in den Fig. 43 und 44 durch Kreise markiert), hat eine sofortige Umkehr des Tieres zur Folge. In Fig. 43 ist die Marschroute eines Versuchstieres dargestellt. Jedem Umkippen des Brettchens folgt prompt eine Umkehr des Tieres, so daß dieses stets nach oben läuft. Wird ein geblendetes Tier jedoch seines statischen Apparates beraubt (durch Entfernung der Sinnesborsten), so bleibt das Umkippen jeweils ohne Einfluß auf die Bewegungsrichtung. Die Tiere laufen jetzt ebenso oft abwärts wie aufwärts. In Fig. 44 ist ein derartiges Versuchsergebnis aufgezeichnet, wobei der Weg ausgezogen ist, solange er nach oben führt, und in unterbrochener Linie

ingezeichnet ist, solange er abwärts führt. Alle diese Versuche zeigen, daß eine des statischen Apparates beraubte Nepa, wenn sie geblendet ist, ebensooft richtig wie falsch geht. Damit ist die statische Funktion dieser Sinnesapparate erwiesen.

Im Anschluß an diese Organe soll eine Frage kurz erörtert werden, die sich zwar bei der Betrachtung der meisten statischen und dynamischen Organe aufdrängt, die aber wohl selten in so eindringlicher, durch die Einfachheit der Verhältnisse bedingten Form uns entgegentritt wie hier. Daß die Bewegungen der Borsten registriert werden, ist uns ja geläufig, aber daß auch die Richtung der Bewegung bei Zu- und Abnahme der Luftblase unterschieden werden kann — und darauf basiert ja die Funktion — verdient eine nähere Betrachtung. Es ist dasselbe Problem, das uns auch durch die Sinneshaare in den Bogen-gängen der Wirbeltiere aufgegeben wird. Auch hier knüpfen sich an die durch die Flüssigkeitsströmung erzeugten Bewegungen und Reizungen der Haare verschiedene Reflexe je nach der Richtung, in der

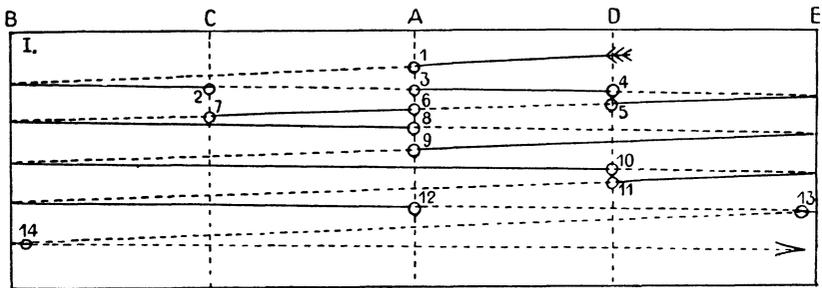


Fig. 44. Weg einer geblendeten Imago, der die statischen Organe zerstört wurden.

(Baunacke, 1912.)

die Flüssigkeitsverschiebung und mithin die Bewegung der Haare stattfindet. Wenn es uns auch nicht möglich ist, in den feinsten histologischen Aufbau genügend einzudringen, um hier vielleicht die notwendigen Voraussetzungen dieser Fähigkeiten aufzufinden, so darf doch wenigstens darauf hingewiesen werden, daß es sich hier nicht um ein spezifisches Können dieser Sinneshaare allein handelt. Auch wenn wir uns über ein einzelnes Haar auf dem Handrücken hinstreichen lassen, gelingt es meist, die Richtung anzugeben, in der dies geschieht. Aber auch in diesem Falle ist es nicht möglich zu entscheiden, ob der Nerv des Haares allein diese Orientierung vermittelt oder ob die Nervenendigungen der Umgebung hierbei eine Rolle spielen. Wie dem auch sei, es äußert sich in dieser Fähigkeit der Haare eine Unterschiedsempfindlichkeit, die weit über das Maß dessen hinausgeht, was man als Höchstleistung feststellte, wenn es sich darum handelte, zwei örtlich benachbarte Reize noch als getrennt wahrzunehmen. Dabei liegen wohl zweifellos beidemal gleiche Vorgänge zugrunde. Wenn ich passive Be-

wegungen eines Haares nach den verschiedensten Richtungen hin wahrnehme, so beruht dies doch in letzter Instanz auf der Fähigkeit, die gegenseitige Lage zweier (oder mehrerer) Reize, die in minimalem Abstand appliziert werden, richtig zu erfassen.

Die statisch-dynamischen Organe der höheren Krebse.

In dem Bau der statisch-dynamischen Organe der höheren Krebse sind die wesentlichen Teile und ihre Anordnung im großen und ganzen einander gleich, so daß wir uns damit begnügen dürfen, die zwei bekanntesten Typen hier näher darzustellen.

Beim Flußkrebs (*Potamobius*) liegt das Organ im Basalglied der ersten Antenne. Es stellt ein Säckchen dar, das sich auf der Mediansseite des Fühlers nach außen öffnet, so daß die Öffnungen der beiderseitigen Organe einander entgegensehen. Das Eindringen von Fremdkörpern

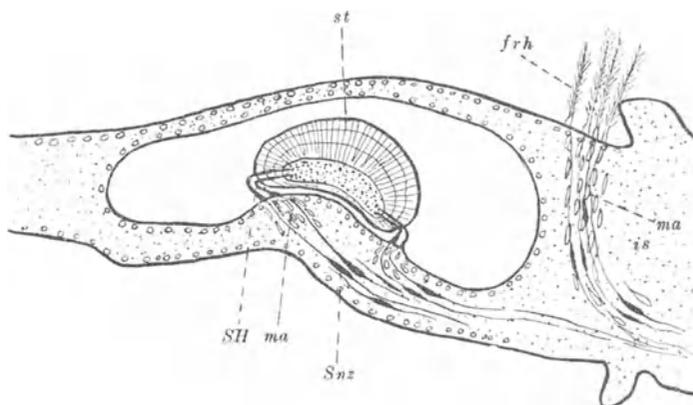


Fig. 45. Längsschnitt durch eine Statocyste von *Mysis*.

rh freie Sinneshaare; *SH* Sinneshaare, die, in doppeltem Kreis angeordnet, den Statolith (*st*) tragen; *Snz* Sinnesnervenzellen; *ma* Matrixzellen der Haare; *is* Innenast der Extremität des 6. Abdominalringes. (Bethe, 1895.)

in die Höhle wird durch einen dichten Borstenbesatz der äußeren Lippe verhindert. An der unteren und hinteren Wand des Säckchens erhebt sich eine Leiste, die beiderseits eine Reihe zarter Borsten trägt, deren Spitzen meistens in eine gallertige Masse eingebettet sind, welche Sandkörnchen und mancherlei andere Körperchen enthält. Die Innervation dieser Sinnesborsten wird durch einen Ast des Antennennerven besorgt, der sich bereits nahe dem Gehirn abzweigt. Die Nervenfasern endigen in den Spitzen der Borsten als langgestreckte, stäbchenförmige Körperchen.

Häutet sich der Krebs, so wird auch die feine Cuticula der Statocyste mit samt dem Statolith abgeworfen. Nach Vollendung der Häutung wird dieser wieder durch kleine Sandkörnchen und andere Fremdkörper ersetzt, die das Tier mit Hilfe seiner Scheren in das Säckchen hineinbringt.

Bei *Palaemon* öffnet sich das Bläschen mit einem Querspalt nach oben (Fig. 37 E). Doch liegt dieser Spalt nicht frei zutage, sondern wird durch eine klappenförmige Querleiste verdeckt, die ihren freien Rand nach vorne kehrt.

Die geschlossenen Cysten der Brachyuren enthalten keine Statolithen.

Bei den Mysideen liegt das statisch-dynamische Organ im Basalglied des Innenastes des sechsten Abdominalbeinpaares (Fig. 37 D). Von oben gesehen erscheint das Organ als eiförmige Blase, deren Längsachse mit der der Extremität zusammenfällt, und zwar so, daß das spitzere Ende nach hinten sieht. Auf dem Boden der Blase erhebt sich, wie man aus Schnitten ersieht (Fig. 45), ein Sinneshügel, dessen Oberfläche sich gegen die Medianebene des Tieres zu stark neigt mit der Horizontalen einen Winkel von 45° bildend (Fig. 46). Dies ist wohl zu beachten, und es spricht für eine prinzipielle Bedeutung dieser Anordnung schon der Umstand, daß auch bei den Dekapoden eine Schrägstellung der beiden Sinnesflächen

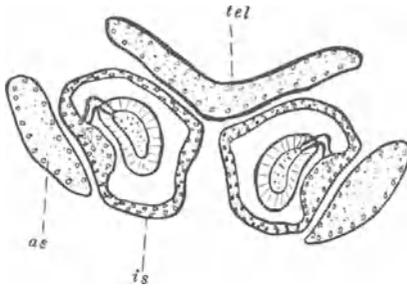


Fig. 46. Querschnitt durch die Mitte der Statocysten, der die Schrägstellung des Statolithen zeigt.

is innerer und as äußerer Ast der Extremität des 6. Abdominalringes; tel Telson. (Bethé, 1895.)

zu finden ist (Fig. 47), wobei bereits aus der in Fig. 46 und 47 im entgegengesetzten Sinne gerichteten Neigung erkannt werden kann, daß das Wesentliche hierbei nur eine Neigung der beiden Sinnesflächen zueinander ist. Am hinteren Ende der Blase ist auf der Außenseite eine feine Öffnung zu finden, die eine Teilnahme der Cystencuticula an der Häutung ermöglicht. Wie beim Flußkrebs, so wird auch hier der Eingang durch Haare geschützt.

Der nierenförmige Statolith läßt deutlich eine Schichtung erkennen. Er setzt sich aus einem organischen Kern und einem anorganischen, kristallinen, radiärgestreiften Mantel zusammen, der nach Bethes Untersuchung in der Hauptsache aus Fluorkalzium besteht. Der Statolith wird in seiner Lage durch innervierte Haare festgehalten, die durch Kanäle bis in die Kernmasse eindringen. Diese Sinneshaare stehen doppelzeilig in einem nicht ganz geschlossenen Kreis (Fig. 45). Die Lücke des Kreises liegt innen unten. Dieser Stelle gegenüber stehen die Haare besonders dicht, da hier der stärkste Zug von dem Stein ausgeübt wird (vgl. Fig. 46). Am weitesten distal fällt in diesem Kreise eine Gruppe besonders großer, starker Haare auf, fünf an der Zahl, die durch einen Zwischenraum von den anderen getrennt sind. Wir werden uns ihrer bei Besprechung der dynamischen Funktion zu erinnern haben.

Basalwärts von der Cyste erheben sich auf der Oberfläche des Innenastes eine Reihe gefiederter Haare. Es wurde schon oben davon

gesprochen, daß ihnen vielleicht eine die dynamische Funktion der Statocysten unterstützende Funktion zukommen kann; doch liegen keine Experimente hierüber vor.

Die statisch-dynamischen Organe der Krebse wurden ursprünglich für Gehörorgane gehalten. Ein tieferes Eindringen in die Funktion der Bogengänge der Wirbeltiere brachte es mit sich, daß die dort gewonnenen Anschauungen nun auch auf andere Tierformen übertragen wurden. Man begann an der Hörfunktion aller bisher bei niederen Wassertieren gefundenen Gehörorganen zu zweifeln und konnte sich bald davon überzeugen, daß diese Zweifel durchaus berechtigt waren. Einerseits gelang es nicht, Reaktionen auf Schallwellen einwandfrei nachzuweisen, andererseits konnte man den Einfluß dieser Organe auf Lage und Bewegungen des Körpers unschwer feststellen. Das Hauptverdienst gebührt in dieser Richtung Delage, der die statisch-dynamischen Funktionen der Statocysten der Krebse klarlegte. In schöner Form wurden die von ihm gefundenen Tatsachen später erhärtet durch ein von Exner angeregtes und von Kreidl ausgeführtes Experiment. Kreidl bot den frisch gehäuteten Krebsen feinste Eisenpartikelchen, die diese an Stelle gewöhnlicher Steinchen in die Statocyste brachten. Durch Annäherung eines Magneten, der geeignet war, die Schwere der Eisenfeilspäne zu überwinden, ließ sich das Tier unter abnorme Bedingungen bringen, und es zeigte sich, daß es stets bestrebt war, sich so zu orientieren, daß die aus Magnetkraft und Schwere sich ergebende Resultante in die Sagittalebene des Tieres zu liegen kam (Fig. 47).

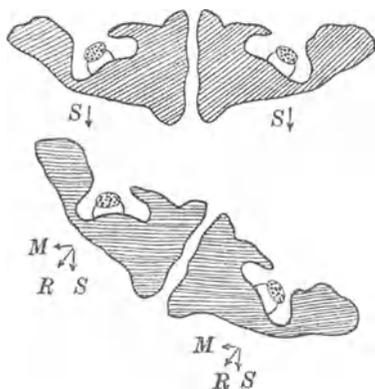


Fig. 47. Schematischer Querschnitt durch die Basalglieder der ersten Antenne von Palaemon.

Oben bei normaler Haltung unter Einwirkung der Schwerkraft *S* allein, unten bei der unter Einwirkung des Magneten angenommenen Abwehrstellung. (Aus Hesse.)

Physiologie der statisch-dynamischen Organe der Krebse.

Man hat allgemein bei den Krebsen gefunden, daß eine Exstirpation der Statocysten eine Schwächung der Körpermuskulatur zur Folge hat. Man schloß daraus, daß der Muskeltonus durch ständig von den Statocysten ausgehende Erregungen in der normalen Stärke erhalten wird, und daß ein Ausfall dieser Erregungen sich in der herabgesetzten Muskelkraft äußert. Nun lassen sich aber dieselben Phänomene auch nach anderen Amputationen, z. B. Augenoperationen, beobachten. Dies weist deutlich darauf hin, daß es sich bei den häufig besprochenen Tonusänderungen nach Statocystenläsion nicht um eine spezifische Aus-

fallerscheinung, sondern um eine allgemeine Operationswirkung handelt. In dieser Auffassung werde ich noch bestärkt durch Angaben von Bethe und neuerdings von Kühn, die darin einig sind, daß die Wirkung der Statocystenausschaltung nach einigen Tagen kaum mehr ohne weiteres erkannt werden kann. Krebse, die nach der Häutung aus irgendeinem Grunde entstatet bleiben, scheinen sich hinsichtlich ihrer Muskelkraft von normalen nicht zu unterscheiden. Ich glaube mich daher berechtigt, die „Tonuswirkung“, soweit sie allgemein die ganze Körpermuskulatur umfassen soll, als eine für dieses Sinnesorgan nicht spezifische Leistung zu betrachten.

Die statische Funktion dieser Sinnesorgane ist uns viel besser bekannt als ihre dynamischen Leistungen. Es hat dies seinen Grund in der Art der Antwortreaktionen, die bei Gleichgewichtsstörungen sehr viel einfacher sind als die Reaktionen, die auf passive und aktive Bewegungsänderungen erfolgen.

Wenn wir von den statolithenfreien Organen der Brachyuren zunächst absehen wollen, so dürfen wir für alle übrigen den Beweis als erbracht sehen, daß sie der Erhaltung des Gleichgewichts dienen. Inwieweit sie hierbei von anderen Sinnesorganen, namentlich von den Augen, unterstützt werden, haben wir zum Teil schon erfahren.

Zu den von den statischen Organen ausgehenden Reflexen, die der Erhaltung des Gleichgewichts dienen, gesellen sich noch typische Reaktionen der Augenstiele und der Antennen. Der durchaus zwangs-

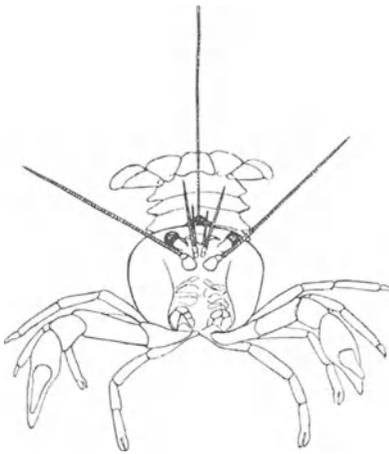


Fig. 48. Normaler Flußkreb, an einem Faden senkrecht im Wasser aufgehängt. Ruhelage.

(Kühn, 1914.)

mäßige Verlauf all dieser Bewegungen ist einer experimentellen Behandlung und Erforschung sehr günstig. Eine eingehende Analyse dieser Vorgänge verdanken wir Kühn, dessen Ergebnisse uns ein gutes Bild von der Gleichgewichtsfunktion dieser Organe geben.

Da der Flußkreb im allgemeinen sich gehend fortbewegt, hierbei aber die statischen Organe durch die taktilen Reize, die von den Beinen aufgenommen werden, wesentlich unterstützt und selbst in ihrer Wirkung modifiziert werden, so ging Kühn, um nur Gleichgewichtsreaktionen zu erhalten, von einer im normalen Leben der Tiere selten zu beobachtenden Bewegungsform aus, nämlich von dem Schweben, welches eintritt, wenn sich der Krebs von einem erhöhten Punkt in die Tiefe herabsinken läßt. Hierbei nimmt er eine charakteristische Stellung ein. Achtet man während dieser Phase darauf, daß auch das Licht

keinen richtenden Einfluß auszuüben vermag, indem man für diffuse Beleuchtung sorgt, so muß sich jetzt bei Gleichgewichtsstörungen die Wirkung des statischen Organs rein offenbaren. Um aber den Schwebekraft zu einem dauernden Vorgang zu machen, wurden die Tiere mit dem Rücken an einem Stab befestigt und so in beliebiger Lage frei von taktilen Reizen lediglich dem Einfluß der statischen Organe ausgesetzt. Fig. 48 gibt ein Bild von der Stellung, die die Tiere hierbei einnehmen. Stellt man sie schief, so erhält man dieselben Bewegungsreaktionen, wie bei einem absinkenden Tier, das in Schräglage geraten ist (Fig. 49). Die Augentiele stehen annähernd horizontal; sie haben sich also der Drehung des Körpers entgegen gedreht, sie haben Kompensationsbewegungen ausgeführt. Die zweite Antenne der hochliegenden Seite zeigt nach vorn, die andere horizontal nach außen. Die Gangbeine der tiefer liegenden Seite führen in Richtung des punktierten Pfeiles Ruderbewegungen aus, die den Sinn haben, die Drehung des Körpers rückgängig zu machen (gestrichelter Pfeil). Die Beine der hoch liegenden Seite werden steif hochgehalten. Sehr auffallend ist die Haltung der großen Schere auf dieser Seite. Sie wird über dem Körper getragen und führt nur schwache Schwingungen aus. Daß alle diese Bewegungen unter diesen Bedingungen allein von den Statocysten ausgelöst werden, geht aus dem völligen Mangel dieser Reaktionen bei beiderseitig entstateten Krebsen hervor.

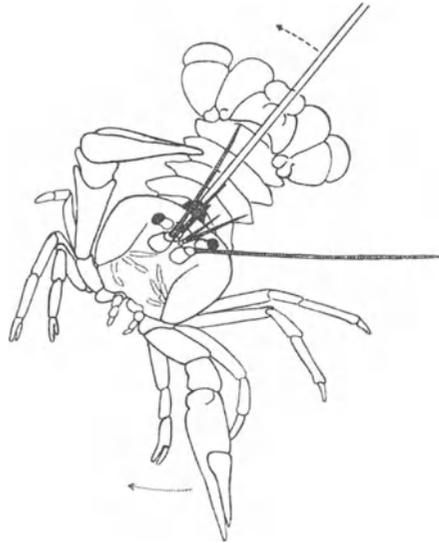


Fig. 49. Normaler Flußkrebs, an einem Stabe im Wasser schief nach links geneigt.

Der punktierte Pfeil gibt die Schlagrichtung der Beine an. Der gestrichelte Pfeil zeigt den Sinn der Wirkung dieser Beinbewegungen auf die Körperlage.
(Kühn, 1914.)

Wird ein Tier, dem nur auf der einen Seite das statische Organ entfernt wurde, in normale Lage gebracht, so nimmt es eine Stellung ein, die vollkommen der entspricht, die ein normaler Krebs bei Schiefelage zeigt, und zwar werden die Schwimmbewegungen auf der nicht operierten Seite ausgeführt. (Fig. 50. Auf der operierten Seite ist die kleine Antenne nicht eingezeichnet.) Dies läßt uns erkennen, daß von jeder Statocyste dauernd eine Erregung ausgeht, die den ganzen Komplex der Gleichgewichtsreaktionen auszulösen vermag und sie auch auslöst, solange nicht in den Erregungen der Statocyste der anderen Seite eine Kompensation gegeben wird.

Neigt man den einseitig entstateten Krebs nach der operierten Seite hin, so ändert sich sein Verhalten nicht, neigt man ihn nach der unversehrten Seite, so wird die Lagereaktion verstärkt. Dies läßt uns weiteres über das Zusammenarbeiten der beiderseitigen Organe erschließen: Von jeder Statocyste gehen dauernd Erregungen aus, die den Gesamtkomplex der Gleichgewichtsreaktionen auszulösen vermögen, derart, daß jedes Organ auf seiner Seite die Bewegungen, auf der entgegengesetzten Seite die Ruhestellung hervorruft. Halten sich die Erregungen der beiden Organe das Gleichgewicht, so tritt keine Reaktion

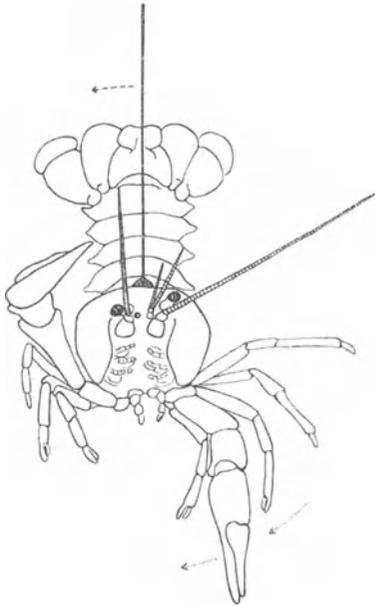


Fig. 50. Rechts entstateter Flußkreb, senkrecht im Wasser aufgehängt.

(Kühn, 1914.)

ein¹⁾. Eine Erregung kann über die andere das Übergewicht gewinnen, einmal dadurch, daß eine Neigung des Tieres nach ihrer Seite hin stattfindet, und dann auch dadurch, daß bei horizontaler Körperlage durch ungleiche Statolithenmassen verschieden starke Reize ausgeübt werden. Dies läßt sich nicht allein an solchen Tieren beobachten, die aus irgendeinem Grunde nach der Häutung die eine Cyste nicht mit Sandkörnchen belegt haben und infolge davon sich genau so verhalten wie einseitig entstatete Tiere, sondern auch an öfter anzutreffenden Krebsen, die die Höhle etwas ungleich beladen haben, und die nun ins Wasser gebracht die typischen Gleichgewichtsreaktionen so lange ausführen, bis die beiderseitigen Erregungen durch eine leichte Neigung des Körpers nach der weniger bedachten Seite hin sich die Wage halten.

Hier wollen wir uns nochmals der Schrägstellung der Tragflächen des Statolithen erinnern, auf die wir oben schon aufmerksam machten. Es wird hierdurch erreicht, daß, ausgehend von der Horizontallage des Tieres, eine geringe Neigung nach der Seite sofort eine beträchtliche

¹⁾ Man wird sich kaum vorstellen dürfen, daß das Gleichgewicht der Erregungen dadurch zustande kommt, daß der Erregungsablauf, der in den beiden Statocysten seinen Ursprung hat, bis in die Erfolgsorgane, in die Muskeln gelangt und hier einander widerstreitend zu einem Gleichgewicht führt. Es erscheint näherliegend, anzunehmen, daß schon im Zentralorgan die Entscheidung fällt, ob eine der beiden Erregungen der anderen gegenüber im Übergewicht ist, und daß ihr dann auf Grund dieses Übergewichts die motorischen Bahnen frei gegeben werden, die dem anderen

Reizdifferenz der beiden Statolithen schafft, indem der höher liegende sich im selben Maße der Horizontallage nähert wie der andere sich von ihr entfernt (Fig. 47).

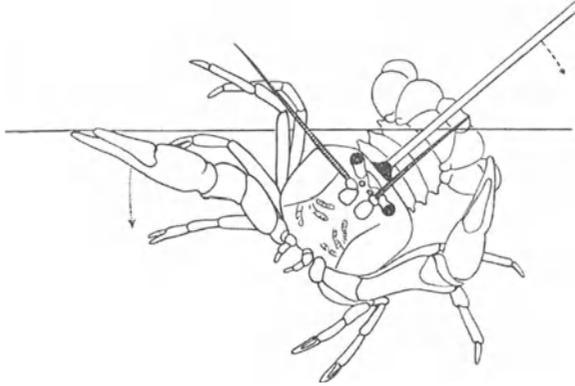


Fig. 51. Beiderseits entstateter Flußkreb, an einem Stabe im Wasser gehalten. Rechts in Berührung mit der Wasseroberfläche.

(Kühn, 1914.)

Bei den schwimmenden Dekapoden sollen nach Beobachtungen, die schon von Delage gemacht wurden, und nach solchen neueren Datums beide Statocysten in jeder Körperlage genau gleiche Reflexe

Erregungsablauf verschlossen bleiben. Diese Auffassung läßt sich stützen. Wir werden weiter unten sehen, daß man es durch geeignete Versuchsbedingungen leicht dahin bringen kann, daß Tastreize der einen Seite die entgegengesetzte Reaktionen verlangen, wie die gleichzeitig einwirkenden statischen Reize der anderen Seite. In diesem Falle kommt jeweils nur die eine Antwortreaktion, und zwar vollständig ungeschwächt, zur Geltung. Ein Widerstreit der beiden Erregungskomplexe in der Muskulatur müßte aber wohl zu einer Modifizierung der Reaktionen im Sinne einer Hinneigung zu den unterdrückten Reflexen führen. Ebenso wäre es schwer zu verstehen wie bei nur statischen Reizen in den Muskeln die Erregungslosung „rudern“ und die Losung „ruhig hochstellen“ (die erste Losung würde von der gleichseitigen, die zweite von der anderseitigen Statocyste eintreffen) zu einem Gleichgewicht in Form einer ruhigen Normallage führen kann, wo doch viel eher ein Rudern mit hochgezogenen Extremitäten zu erwarten wäre. Es darf ferner angenommen werden, daß ein Erregungsgleichgewicht, das durch das antagonistische Spiel der Muskeln ausgetragen wird, zu einer Extremitätenhaltung führen muß, die wohl zu unterscheiden wäre von der eines beiderseitig entstateten Tieres. Dies scheint aber nach den Abbildungen von Kühn durchaus nicht der Fall zu sein. Ein derartig operierter Krebs hält seine Beine genau in derselben Lage wie ein normaler, der sich im Gleichgewicht befindet. Dies alles läßt uns annehmen, daß bereits im nervösen Zentrum der Kampf der beiden Erregungskomplexe ausgefochten wird, und daß die motorischen Bahnen den dominierenden allein freigegeben werden.

Wir werden im Schlußkapitel diese Buches nochmals auf diese Überlegungen zurückzukommen haben. Es wird sich dann zeigen, daß ihr im Zusammenhang mit der Frage nach der Doppelfunktion des Gehirns größeres Interesse gebührt.

auslösen. Die Schrägstellung der Sinnesfläche läßt dies Verhalten schwer verständlich erscheinen.

Die Gesamtheit dieser Reaktionen ist nun beim Flußkrebis keineswegs mit Erregungen statischer Art derart verknüpft, daß sie nicht auch von anderen Reizen ausgelöst werden kann. Treffen taktile Reize bestimmter Art die Extremitäten einer Seite, so mündet der Erregungsverlauf auch hier schließlich in dieselben motorischen Bahnen ein, und wir beobachten dasselbe Verhalten der Tiere, wie sie es bei Statocystenreizung zeigen.

Fig. 51 läßt erkennen, daß ein beiderseits entstatetes Tier schon auf allerfeinste taktile Reize — hier durch Wechsel des Mediums gegeben — die bekannten Reaktionen in der Weise zeigt, daß die gereizte Seite zur Bewegungsseite wird. Die Anstrengungen haben also den Sinn, der Berührungsfläche die Bauchseite zuzukehren. Weniger intensiv wirkt einseitige Beleuchtung.

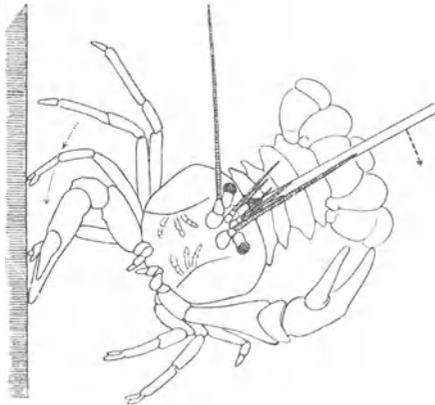


Fig. 52. Normaler Krebs im Wasser, an einem Stabe schiefgehalten, rechts in Berührung mit einer festen Unterlage.

(Kühn, 1914.)

Benutzt man nicht entstatete Tiere und bringt sie unter solche Bedingungen, daß sich die statischen und die taktilen Erregungen in ihrem Endeffekt widerstreben müssen, so beobachtet man ein Dominieren der Tastwirkung. In Fig. 52 läßt die Schrägstellung der Körperachse erwarten, daß die hoch liegende Seite die Ruhestellung zeigt. Die durch die Aquariumswand auf dieser Seite gesetzten Tastreize hingegen fordern hier Bewegungen und auf der tiefer liegenden Seite Ruhe. Der Gesamteffekt der widerstreitenden Erregungen

ist nun nicht eine gegenseitige Abschwächung, sondern ein volles Wirken der Tasterregungen. Andererseits wird eine Wirkung der optischen Reize sowohl durch Tast- als auch durch statische Reize im Falle eines Widerstreites unterdrückt.

Maßgebend für die Dominanz der verschiedenen Erregungen sind die Lebensbedingungen. Bei Nepiden dominieren die optischen Erregungen über die statischen; bei Mysideen und schwimmenden Dekapoden die statischen über die optischen, bei bodenbewohnenden Dekapoden die taktilen über die statischen und diese wieder über die optischen.

Während es nicht zweifelhaft ist, daß auch die Statocysten der Mysideen neben ihren sicher vorhandenen dynamischen Funktionen die

Erhaltung des Gleichgewichts bei diffusem Lichte in vollem Umfange¹⁾ zu vermitteln vermögen, können wir uns noch kein gesichertes Urteil darüber bilden, inwieweit die statolithenfreien Organe der Brachyuren Lagereflexe auszulösen imstande sind. Es wurde bereits oben betont, daß es schwer ist sich ein Bild zu machen, in welcher Weise hier die Lage des Körpers für einen bisher unbekanntem adäquaten Reiz dieser Organe maßgebend sein soll. Die bis heute vorliegenden Versuche lassen denn auch immer noch die Möglichkeit offen, daß es sich hier um ein rein dynamisches Sinnesorgan handelt (Delage, Bunting, Clark, Bethe). Während sich die meisten Autoren mit denjenigen Brachyuren befaßt haben, die etwas zu schwimmen verstehen und hier: Bewegungsstörungen beim Schwimmen nach Entfernung der Organe beschreiben, hat Bethe einen Einfluß der Statocysten auf die Gehbewegungen festgestellt. Vereinzelt Beobachtungen lassen allerdings auch an eine statische Funktion denken. So sollen die Kompensationsbewegungen der Augen auch bei diesen Tieren an das Vorhandensein der Statocysten gebunden sein²⁾. Nach Clark bleiben sie allerdings auch bei entstateteten Tieren in geringem Umfange bestehen.

Über die dynamischen Funktionen der Statocysten sind wir recht wenig unterrichtet. Meist begnügte man sich mit der Untersuchung der statischen Reflexe. Denn diese sind es, die zunächst das Augenmerk auf sich lenken und die auch leichter zu erforschen sind, während die durch Bewegungsänderungen hervorgerufenen Reaktionen sehr leicht in ihrem Wesen als typische Antwort auf bestimmte Reize der Statocysten unerkannt blieben und da, wo sie erkannt wurden, sich einer eingehenderen Untersuchung entzogen.

Nur bei den Mysideen findet man Reflexe, deren Auslösung durch Erschütterungen — nach der früheren, irrigen Ansicht durch Töne — bald erkannt wurde. Wie unser Flußkrebs sich durch einen kräftigen Schwanzschlag einen Rückstoß erteilt, so auch die Mysideen und Garneelen, wenn das Wasser in Erschütterung gerät. Da die Tiere hierbei ziemlich stark nach oben geworfen werden, so daß sie häufig über der Wasseroberfläche erscheinen, spricht man hier von einem Springreflex. Er kann ausgelöst werden durch Umrühren des Wassers, durch Erschüttern der Aquariumswand usw., und ist als Schutzreflex aufzufassen, der die Tiere aus dem Bereich eines Verfolgers bringt, dem bei seiner Annäherung Erschütterungswellen vorauslaufen. Bei ent-

1) Es wird dies nur von Bauer bestritten, der den Statocysten der Mysideen keinen Einfluß auf die Schwimmfüße, sondern nur auf das Schwanzsteuer zuschreibt, und hieraus weiter folgert und durch ein Experiment zu erhärten versucht, daß nur die Horizontalsteuerung von diesen Organen aus reguliert wird, daß aber seitliche Schwankungen durch die Bewegungen der Schwimmbaine kompensiert werden, die ihrerseits keinen regulatorischen Einflüssen von seiten der Statocysten ausgesetzt sind. Diese Beobachtungen widerstreiten denen anderer Autoren.

2) Eine langsam erfolgende Lageänderung wird man besser den statischen als den dynamischen Reizen zuzählen. Doch ist in solchen Fällen die Einreihung letzten Endes recht willkürlich.

stateten Tieren gelingt es nicht mehr, diese Reaktionen hervorzubringen (Bauer).

Bei diesen Formen haben wir in dem Kranz der Sinneshaare, die den Stein tragen, eine Gruppe besonders starker Haare beschrieben (Bethe), die an dem am weitesten distal gelegenen Teil des Haarkreises sitzen. Man muß sich nun sagen, daß bei der Schrägstellung der Sinnesfläche nach innen (Fig. 46) diese Haargruppe als Verstärkung des Aufhängeapparates bei ruhendem Körper nicht in Betracht kommen kann. Und auch wenn wir an die Neigungen des Körpers um die verschiedenen Achsen denken, so läßt sich das Vorhandensein dieser Haare nicht ungezwungen begründen. Dagegen scheint es uns sehr wahrscheinlich, daß hier der speziell dynamische Apparat vorliegt, der über plötzliche Bewegungsänderungen Aufschluß gibt. Es läßt sich sehr wohl vorstellen, daß die kräftigen Haare auf die gewöhnlichen Lage-reize nicht ansprechen, daß sie aber in dem Auffangen der lebendigen Kraft des Steines bei Bewegungsänderungen ihren adäquaten Reiz finden (bei beschleunigter Bewegung ist die lebendige Kraft des Steines nur relativ gegenüber dem als ruhend gedachten Körper). Ihre terminale Lage würde sie dazu besonders geeignet machen, da sie, so in der Bewegungsrichtung liegend, keinem seitlichen Zug ausgesetzt werden. So scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß sich bei den Mysideen an diese Gruppe stärkerer Haare die dynamische Funktion dieser Organe knüpft.

Es kann nicht zweifelhaft sein, daß auch bei den Dekapoden die aktiven Bewegungsänderungen als Reize für die Statocysten ausgenutzt werden, so daß damit eine weitgehendere Kontrolle der Bewegungen und eine feinere Regulation ihres Ablaufs ermöglicht wird. Es wurde schon erwähnt, daß die Gehbewegungen des Carcinus bei entstateten Tieren gestört sind (Bethe). Es läßt sich auch in dem Bau dieser Organe manches finden, das auf eine solche Funktion hindeutet. Die statolithenfreien Organe der Brachyuren erwecken den Eindruck, daß hier die statischen Funktionen verloren gingen und nur die dynamischen geblieben sind, wobei anzunehmen ist, daß die durch Bewegungsänderungen und Drehungen hervorgebrachten Strömungen des eingeschlossenen Wassers als Reize in Anspruch genommen werden.

Versuche am Flußkrebis über die dynamische Funktion der Statocysten fielen positiv aus. Ich erteilte dem frei schwebenden Tier eine beschleunigte oder verzögerte Bewegung in der Richtung nach vorn oder nach hinten unter Bedingungen, die eine Registrierung der Eigenbewegungen durch Vermittlung anderer als der statisch-dynamischen Sinnesorgane ausschließen ließen. Um dies zu erreichen, wurde der auf dem Rücken des Tieres befestigte Glasstab mit seinem freien Ende an der Unterseite des Deckels eines Kästchens befestigt, so daß der Krebs in dem Kästchen frei schwebte ohne eine der Wandungen berühren zu können. In diesem mit Wasser gefüllten Behälter wurde er nun in ein großes Wasserbecken gebracht. Wird

jetzt noch der Gesichtssinn des Tieres ausgeschaltet, so kann eine Bewegung des Kästchens mitsamt dem Tier von diesem nur vermittels eines dynamischen Organs empfunden werden, da das umgebende Wasser gleichmäßig an der Bewegungsänderung teilnimmt.

Hierbei hat sich bei Tieren, denen die Antennen belassen wurden, gezeigt, daß die in der Schwebelage zunächst längere Zeit stattfindenden beständigen Beinbewegungen bei passiver Beschleunigung vorwärts oder rückwärts eingestellt und die ersten vier Beinpaare ziemlich stark nach vorn gestreckt werden. Verzögerung der Bewegung ruft diese Erscheinung nicht so deutlich hervor. Hat die Bewegung einen gleichmäßigen Charakter angenommen oder ist das Kästchen wieder zur Ruhe gekommen, so setzen die Beinbewegungen lebhafter ein als zuvor.

Die Augen der Gliederfüßler.

Allgemeines.

Zwei Momente sind es, die uns erwarten lassen, in dieser Welt von kleinen Tieren gut ausgebildete Augen anzutreffen. Einmal ist es die Eroberung der Luft durch die Insekten, die für diese Gruppe als Hauptorientierungsorgan bildaufnehmende Augen fordert. Und bei den übrigen ist es die weit verbreitete räuberische Lebensweise, die eine gewisse Behändigkeit und damit auch eine schnelle Orientierung im Raum zur Voraussetzung hat. Dies gilt für die meisten Spinnen und für eine große Anzahl niederer und höherer Krebse. Wo räuberische Lebensweise und gutes Flugvermögen zusammentrifft, wie bei den Libellen, da konnten besonders leistungsfähige Augen entstehen, während bei den räuberisch lebenden Larven dieser Formen nur ein Teil des Facettenauges funktionsfähig ist (Zimmermann).

Bemerkenswert ist die Vielgestaltigkeit dieser Sinnesorgane. Die Ocellen der Myriapoden, die der Insektenimagines und die Stemmata der Insektenlarven bieten in ihrem Bau ein Bild, das an Buntheit nur noch von den Augen der Arachnoideen übertroffen wird. Mindestens dreimal konnte sich unabhängig voneinander ein Facettenauge entwickeln (s. das S. 10 Gesagte). Dabei ist für das der Insekten und Krebse ein (nicht unbedingt erwiesener) monophyletischer Ursprung angenommen. Doch besteht keine Beziehung zwischen diesem und dem der Chilognathen und ebensowenig mit dem von Limulus. Ich vermute weiter, daß auch das Facettenauge der Strepsipteren einen eigenen Ursprung aus Larvenstemmata gewonnen hat.

Allen diesen Augen ist gemeinsam, daß ihre Sehzellen primäre Sinneszellen sind (d. h. sie besitzen einen eigenen Nervenfortsatz).

Und noch ein anderes zieht sich wie ein roter Faden durch all die Bilder hindurch und begegnet uns auch in den Augen anderer Wirbelloser wieder. Es sind dies die eigentlichen Rezeptoren, die durchweg

dieselbe Strukturreinheit erkennen lassen. Es ist das Verdienst von R. Hesse, uns diese Erkenntnis gewonnen zu haben.

Das Protoplasma ohne Einlagerungen, das Cytoplasma, ist farblos. Keines von den spektralen Lichtern wird von ihm absorbiert. Ohne Absorption ist aber eine Reizung nicht möglich. Fügt man dem Cytoplasma bestimmte Farbstoffe (z. B. Eosin) zu, so wirkt dies insofern als Vermittler, als es von dem Licht Energie aufnimmt und sie zum Teil an das Cytoplasma wieder abgibt. Unter solchen Umständen vermag eine Belichtung das Protoplasma in Erregung zu versetzen, während sie ohne Eosin wirkungslos bleibt.

Dies gilt nicht allein für das nicht differenzierte Plasma. Es gilt in gleichem Maße auch für den Nerv. Hertel konnte zeigen, daß Belichtung des Bauchmarks von Sipunculus nur dann eine Reaktion auslöst, wenn ihm durch die Vermittlung von Eosin etwas von der Lichtenergie zufließen kann. Der Optikus der Daphniden und anderer kleiner Krebse, sowie der von Pterotrachea bedarf also keiner besonderen

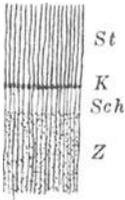


Fig. 53. Stiftchensaum m. basalen Knöpfchen (*K*) und Schaltzone (*Sch*).

Z Zellkörper. (Hesse.)

Differenzierung, um in seinem dem Sonnenlicht preisgegebenen Verlauf unempfindlich gegen dieses zu werden. Im Gegenteil, es würde eine spezifische Änderung der Nervensubstanz erforderlich sein, um sie für Lichtreize empfänglich zu machen. Eine solche Änderung, wie wir sie bei den Rezeptoren im engeren Sinne voraussetzen müssen, äußert sich bei den Wirbellosen in konserviertem Zustand in einem veränderten Verhalten gegenüber den Farbstoffen, besonders gegenüber den Hämatoxylinen. So konnte es Hesse gelingen, bei Vertretern der verschiedensten Gruppen diese eigentlichen Aufnahmeapparate aufzufinden und eingehend zu untersuchen.

Wir lassen hier Hesse selbst sich über diese Rezeptoren äußern (1901, S. 462): „Es sind Stiftchensäume, deren einzelne Stiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Zentralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer zentralen Zelle verbunden. Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modifiziert. In vollkommenster Ausbildung (Fig. 53) zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulierten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zutage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden . . . Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermißt . . . Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen

ganz kurz bleiben und selbst zu plättchenartigen Bildungen (Helophilus — Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein . . . ja ich zweifle nicht, daß sie zuweilen eine cuticulare Beschaffenheit annehmen.“ Mir scheint das letzte fraglich zu sein; vielmehr möchte ich annehmen, daß die Stiftchen in eine cuticulare Masse eingeschlossen werden, so bei den Rhabdomeren der Facettenaugen.

Ursprünglich, so darf man wohl vermuten, sind die Stiftchen am freien Ende der Sehzellen gebildet worden, so daß diese etwa das Aussehen eines Pinsels mit längeren oder kürzeren Haaren annahmen (Naupliusaugen, Augen der Dipterenlarven). Mit dem Steigen der Zahl der Sehelemente, die in einem Auge untergebracht werden sollten, mußte deren Umfang abnehmen. Sie wurden schlank und entwickelten jetzt die Stiftchen nicht mehr allein — und später überhaupt nicht mehr — an dem freien Ende, das nur wenige hätte aufnehmen können, sondern an den Seiten. Mit der Retinulabildung kam es zu einer Lokalisation der Stiftchen auf die der Achse der Retinula zugekehrten Seite. Die Stiftchensäume bildeten jetzt in ihrer Gesamtheit stäbchenartige Gebilde, die Rhabdome.

Es ist theoretisch beachtenswert, daß bei vielen primitiven Augen die Stiftchen direkt dem einfallenden Licht zugekehrt sind. Es zeigt uns dies, daß die Funktion der Rezeptoren prinzipiell unabhängig ist von der Richtung, in der sie von dem Lichtstrahl getroffen werden. Würden wir nur die Stiftchensäume kennen, bei denen die einzelnen Elemente senkrecht zum einfallenden Lichtstrahl stehen, so könnte man daran denken — und es ist auch schon in Betracht gezogen worden —, daß der Abstand der Stiftchen mit der Wellenlänge des zu rezipierenden Lichtes in irgendeine Beziehung gesetzt werden dürfe. Doch ist neben anderen Dingen das eben angeführte verschiedene Verhalten der Stiftchen einer derartigen Annahme nicht günstig.

Wenn auch die Stiftchensäume zweifellos als die Rezeptoren im engeren Sinne aufgefaßt werden dürfen, so scheint es mir doch, daß auch der Masse, in der sie eingebettet sind, eine wesentliche Bedeutung beim Vorgange der Reizaufnahme zukommt. Man hat in den elektrischen Organen der Fische auch Stiftchensäume gefunden, und es ist wohl nicht unberechtigt, zu prüfen, ob hier ein funktionelle Ähnlichkeit angenommen werden darf.

Nach der von Ostwald angeregten und besonders von Bernstein weiter ausgebauten Membrantheorie stellt man sich vor, daß die Zellmembranen semipermeabel sind in bezug auf die Ionen. Sie werden als Ionensiebe aufgefaßt, die die Kationen leicht, die Anionen schwer oder gar nicht passieren lassen. Dadurch, daß sich auf der Außenseite der Membran die Kationen häufen, muß sich ein Membranpotential entwickeln. Eine Reizung der Zelle hat eine Erhöhung der Durchlässigkeit und damit ein Überströmen der bisher zurückgehaltenen Anionen, also einen Austausch der Elektrizitäten zur Folge.

Bei den elektrischen Organen der Fische wechselt eine zellige Schicht mit einer Gallertplatte. Der Nerv tritt in die zellige Schicht ein, die nur auf der einen Seite gegen diese Gallertplatte durch einen Stiftchensaum abgegrenzt wird (Ballowitz). Es ist anzunehmen, daß bei Reizung nur an dieser Grenzlinie ein Austausch der Elektrizitäten stattfindet, daß aber an der Grenze, die keinen Stiftchensaum erkennen läßt, das Potential bestehen bleibt. Dies legt die Vermutung nahe, daß der Stiftchensaum durch Differenzierung und auch infolge seiner Oberflächenvergrößerung besonders geeignet ist, momentane Änderungen des Membranpotentials herbeizuführen. Dies mag auch für die Stiftchensäume in den Sehzellen gelten. Ist es dort der Nervenreiz, so ist es hier der Lichtreiz, der eine Erhöhung der Durchlässigkeit bewirkt und damit eine Erregung auslöst. Dieser nahe liegende Vergleich dieser Gebilde mit denen in den elektrischen Organen läßt mich annehmen, daß hier die Einbettungsmasse die Rolle der Gallertplatte als Elektrolytbehälter erfüllt. In der Ruhe strömen Kationen in die Stiftchen hinein, so daß ein Membranpotential entsteht, das durch einen Licht-

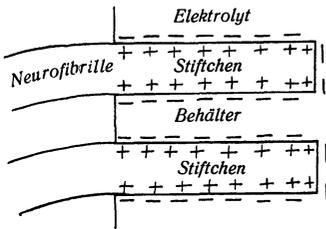


Fig. 54. Schematische Darstellung zweier Stiftchen.

Erläuterungen siehe Text (Org.).

reiz wieder ausgeglichen wird, indem jetzt infolge der erhöhten Durchlässigkeit auch die Anionen nachströmen (Fig. 54). Wir kommen somit zu folgenden Vorstellungen über die Rezeptoren:

Die Rezeptoren bestehen aus einem Elektrolytbehälter und den mit ihren Enden in diesen eintauchenden oder einstrahlenden Nervenfibrillen. Diese Endigungen sind in der Weise differenziert, daß ihre Ionendurchlässigkeit durch Licht verändert wird. Die Er-

regung der Sehzelle beginnt demnach damit, daß den im Ruhestadium aus dem Elektrolyten übergetretenen Kationen bei Belichtung die Anionen nachfolgen.

Wenn wir die Größe der Retinaelemente ins Auge fassen, so ergibt sich, daß im allgemeinen die Sehzellen um so größer sind, je primitiver der Aufbau des ganzen Auges ist. Die Ursache hierfür liegt in der Notwendigkeit, eine bestimmte Reizstärke einer Zelle zuzuführen, um eine Erregung des Nerven hervorzurufen. Die erforderliche Reizstärke wird eine um so geringere Zahl und Ausdehnung von Stiftchen voraussetzen, je günstiger die Anordnung dieser Rezeptoren getroffen ist. Dies mag der eine Grund sein, weshalb in den primitiveren Augen die Retinazellen oft eine beträchtliche Ausdehnung gewinnen müssen. Man wird ferner daran denken dürfen, daß die Substanz der Stiftchen hinsichtlich der Aufnahmefähigkeit der Reize — man kann dies als Sensitivierung bezeichnen — einer gewissen Steigerung bis zu einer anscheinend bei allen höher stehenden Augen erreichten Grenze fähig ist.

Sicher kommt aber in vielen Fällen noch hinzu, daß die primitiveren Augen auch die relativ lichtschwachen sind. Und dies hat eine gewisse theoretische Bedeutung. Die Möglichkeit, die Zelle zu verkleinern bei zunehmender Reizstärke, läßt die Retinazelle als physiologische Einheit erscheinen, insofern als die Summe aller Erregungen, die von den Stiftchen einer Zelle ausgehen, maßgebend ist für den Schwellenwert und die optimale Lichtstärke. Es soll damit nicht gesagt werden, daß bei der Reizung eines einzelnen Stiftchens mit minimalen Reizen nicht auch eine Schwelle besteht, unterhalb derer der Reiz wirkungslos bleibt. Doch lassen die oben ausgeführten Beziehungen der Zellengröße bzw. Zahl und Ausdehnung der Rezeptoren zur Reizstärke erwarten, daß eine allenfalls im Bau der Stiftchen vorliegende Schwelle unter der liegt, die für die Erregung des zentripetalen Nerven maßgebend ist. Bei dieser letzteren handelt es sich um die Stärke der Erregung, die ein bestimmtes Maß überschreiten muß und die sich aus zahlreichen Einzelregungen zusammensetzt. Wird der Schwellenwert nicht erreicht, so bestehen dennoch die Einzelregungen, die ein Überschreiten einer etwa vorhandenen Reizschwelle, wie sie durch den Bau der Rezeptoren im engeren Sinne und die Art der Reizaufnahme bedingt sein mag, voraussetzen. Die Reizschwelle muß durch die Stärke des Reizes, die Erregungsschwelle durch die Stärke der Erregung überwunden werden. Die Schwelle für die Reizaufnahme liegt im Receptor im engeren Sinne; für die Erregung dagegen kann die Barriere im Nerv oder vielleicht erst im Zentralorgan liegen. Diese Schwelle ist sicher bei jedem Sinnesorgan vorhanden, über die Existenz jener dagegen läßt sich nichts weiter aussagen. Man muß sich nur gegenwärtig halten, daß eine solche Schwelle existieren kann ohne in die Erscheinung zu treten, wenn nur ihre Überschreitung bei geringeren Werten geschieht als bei der Schwelle für die Erregung.

Wenn wir oben darauf hingewiesen haben, daß das Cytoplasma keine Strahlen absorbiert und uns deshalb farblos erscheint, so konnte dies nicht auch für die ultravioletten Strahlen gelten. Es ist bekannt, daß diese für die lebenden Gewebe sehr schädlich sind und sie können es nur sein, weil sie in hohem Maße von ihm absorbiert werden. Die Entzündung der Haut, die man als Gletscherbrand bezeichnet, ist die Wirkung dieser Strahlen, und die Pigmentbildung der Haut ist eine Abwehrmaßregel gegen sie. Aber auch die Retina kann Schaden nehmen, wenn sie von ihnen zu sehr getroffen wird. Dementsprechend finden wir auch hier überall einen Schutz, der um so stärker ausgeprägt ist, je mehr die Augen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind (Libellen). Hess hat gezeigt, daß bei allen Augen der Arthropoden der dioptrische Apparat im ultravioletten Licht stark fluoresziert. Es werden also hier diese schädlichen Strahlen in langwelligere, unschädliche umgewandelt. Die Augen der Spinnen, die Facettenaugen und die Ocellen der Insekten leuchten im ultravioletten Licht mit graugrünlichem Schimmer. Es gilt dies auch für die Augen der Krebse, doch kommt hier der Fluoreszens noch eine andere Bedeutung zu, die uns später noch beschäftigen wird.

Bei manchen Formen (Libellen — Ocellen, Attus — Hauptaugen) läßt sich ein grünlicher Schimmer schon bei Bestrahlung der Augen durch Sonnenlicht beobachten (s. auch unter „Farbensehen“).

Zu diesem Schutz gegen ultraviolette Strahlen scheint in manchen Fällen noch ein solcher gegen die roten Strahlen hinzukommen, der eine zu starke Erwärmung der Retina verhindern soll. Es ist seltsam und kaum in anderer Weise zu deuten, daß man in den dorsal gelegenen Partien des Facettenauges der Libellen das Pigment durch ein Tapetum ersetzt findet. Man glaubte, daß diese Partien nur am Abend in Funktion treten. Ich konnte zeigen, daß dies nicht der Fall ist. Der tapetumhaltige Teil spielt tagsüber beim Nahrungserwerb die Hauptrolle. Wenn wir trotz der hohen Lichtintensitäten, denen diese Bezirke des Auges meist ausgesetzt werden — die Libellen sind ausgesprochene Sontentiere —, hier das Pigment durch ein Tapetum vollständig verdrängt finden, so läßt dies vermuten, daß damit einer starken Erwärmung, die bei Absorption unvermeidlich wäre, durch Reflexion vorgebeugt werden soll. Darin werde ich bestärkt durch die Tatsache, daß bei in Tropen lebenden Formen, die die Sonne aufsuchen, das Tapetum ganz besonders kräftig entwickelt ist (iavanische Mantiden).

Der Einfluß, den das Leben im Wasser auf den Bau der Augen ausübt, macht sich bei einander fernstehenden Gruppen in derselben Weise geltend, so daß es angebracht ist allgemein etwas darüber zu sagen. Der Brechungsexponent der Linsensubstanz unterscheidet sich meist nicht erheblich von dem des Wassers. Die vordere Linsenkrümmung, die eine große Rolle spielen kann, solange sie an Luft grenzt, büßt an Brechungsvermögen sehr viel ein, wenn Wasser an die Stelle von Luft tritt. Durch eine stärkere Krümmung kann dies wieder eingeholt werden. Wenn aber eine Linse, die ihre Breitendimensionen beibehalten soll, um nicht an Lichtstärke zu verlieren, eine stärkere Krümmung annimmt, so wird sie um so mehr Kugelgestalt annehmen, je mehr ihr Krümmungsradius abnimmt und sich damit dem halben Durchmesser der Öffnung der Linse nähert. Eine kugelige Linse wird aber stets die Tendenz haben, sich loszulösen und als freie Linse sich ins Innere zurückzuziehen, schon allein deshalb, weil eine sich stark vorwölbende Linse zu sehr Verletzungen ausgesetzt ist. So finden wir denn, daß die Anpassung der Augen an das Wasserleben sich durchweg darin äußert, daß freie Linsen entstehen. Die Beispiele könnten dem ganzen Reich der Wirbellosen entnommen werden. Wir wollen uns hier mit diesem allgemein gegebenen Hinweis begnügen und werden bei Besprechung der einzelnen Augen dann und wann daran erinnern.

Die Augen der Myriapoden.

Innerhalb der Gruppe der Myriapoden können wir uns nicht in unserer Darstellung von der Systematik leiten lassen. Wir beginnen mit den Scolopendriden und schließen unsere Betrachtung mit den Scutigleriden. Jene besitzen jederseits nur vier Augen, die noch keine

Tendenz verraten, ein Facettenauge zu bilden. Bei *Lithobius* und *Glomeris* ist eine beträchtliche Häufung der Augen eingetreten, der bei *Julus* ein enger Aneinanderschluß gefolgt ist. Bei den *Scutigерiden* endlich tritt uns ein Facettenauge entgegen, das sich schon über die primitivste Stufe erhebt.

Die *Skolopendriden* besitzen vier Augen, die unter sich ziemlich gleich sind. Die Form und die Krümmung der Linse und die Tiefe des Augenbeckens wechselt. Besonders werden uns aber Unterschiede interessieren müssen, die sich in der Orientierung der Stäbchen äußern.

Die Linse (Fig. 55) ist die direkte Fortsetzung der Körpercuticula so wie die Retina im Verein mit dem Glaskörper sich noch deutlich als einen Abkömmling der Epidermis repräsentiert. Wenn man dazu neigt, das Auge noch als einschichtig aufzufassen, so liegt dies in der gleichen Orientierung der wenig voneinander verschiedenen Glaskörper- und Sehzellen begründet. Zur Zeit der Häutung nehmen die Glaskörperzellen an der Linsenbildung teil. In dieser Periode bilden sie zwischen Linse und Retina eine kontinuierliche Zelllage, deren einzelne Elemente mehr oder weniger senkrecht auf der Linsenoberfläche stehen. Das Auge wird demnach während der Häutung deutlich zweischichtig.

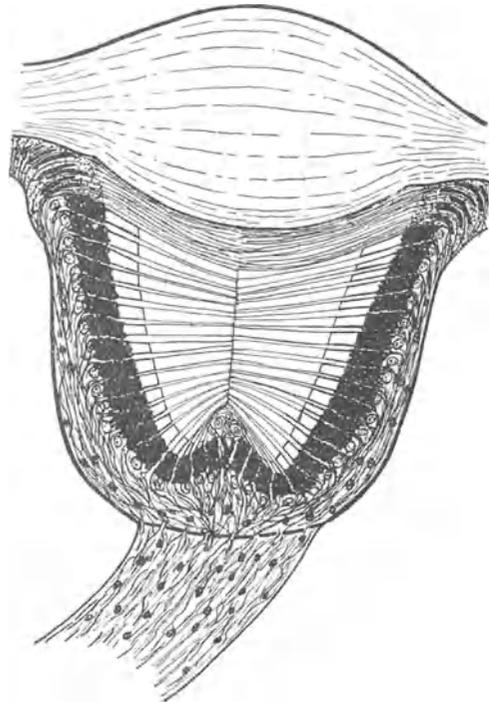


Fig. 55. Querschnitt durch ein Auge von *Scolopendra*.

(Demoll.)

Das ganze Auge wird von einer Cuticula umschlossen, die sich auf den Nerv fortsetzt und die der Basalmembran der Epidermis entspricht. Bildungszellen dieser Hüllen finden sich nur an der Stelle des Nerveneintritts. Von außen her legen sich mesodermale Elemente dicht an.

Die Sehzellen sind so orientiert, daß ein Querschnitt zwei einander gegenüberstehende Reihen zeigt. Bei dem hintersten von den vier Augen sind die beiden Retinahälften verschieden stark entwickelt, d. h. die Stäbchen der einen haben sich verlängert auf Kosten der der

anderen Seite. Die Sehzellen bestehen aus einem zylindrischen Körper, der in einer ziemlich scharf abgegrenzten Zone Pigmenteinlagerungen besitzt (Fig. 56). Der Kern liegt proximal nahe der Stelle, wo die Nervenfasern austritt. Auffallend lang sind hier die Stäbchen, die den breiteren Sehzellen wie einer Manschette aufsitzen. Sie tragen allseits einen Stiftchensaum.

Bei den meisten Augen der Skolopendriden erhebt sich der Boden des Augenbeckers zu einer Papille, die mehr oder weniger zwischen die beiden Retinahälften vorspringt. Die Anordnung der Sehzellen findet man auf dieser Papille verschieden. Es ist von besonderem Interesse und spricht für die Möglichkeit einer Umgestaltung des ganzen Auges durch dieses Gebilde, daß es in den Augen ein und desselben Tieres einen verschiedenen Bau aufweist, so daß sich ungezwungen eine Entwicklungskette aufstellen läßt.

Bei dem primitivsten Auge ist der Augenbecher noch eng, die Stäbchen liegen durchweg senkrecht zur optischen Achse, eine Papille ist noch nicht entwickelt (Fig. 57a). An eine Bildwahrnehmung ist bei einem solchen Auge nicht zu denken, da das ganze Bild bei der Rezeption in nur zwei Punktreihen aufgelöst wird. Eine zentrale Papille

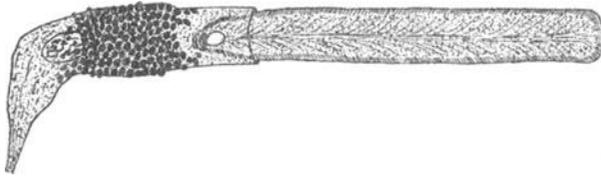


Fig. 56. Eine Retinazelle des in Fig. 55 wiedergegebenen Auges mit Nervenfortsatz, Kern, pigmenthaltigem Teil, Manschette und Stäbchen.

(Demoll.)

vermag die Leistungsfähigkeit schon etwas zu heben. Zunächst liegen auch die Stäbchen dieser Zellen den anderen parallel (Fig. 57b). Die zentralsten Zellen, die dieser Anordnung sich nicht einfügen konnten, verloren ihre Funktion als Sehzellen. Ihre Kerne haben sich vor die Pigmentzone geschoben. Einen weiteren Fortschritt erkennen wir in dem in Fig. 57c und d wiedergegebenen Typus, wo die Stäbchen der Papillenzellen eine rationellere Lage parallel der optischen Achse des Auges eingenommen haben. Dadurch gewinnen sie den übrigen Retinazellen gegenüber ein Übergewicht, das sich bei den mittleren Augen von Skolopendra darin äußert, daß hier die Papille sich verflacht hat und zu einem breiten Boden des Augenbeckers geworden ist, auf dem nun eine stattliche Zahl von Sehzellen Platz finden konnten. Ihre Rhabdome sind wesentlich kürzer als die der randständigen Elemente. Führen wir diese Entwicklungsrichtung in Gedanken weiter, so gelangen wir zu einem Auge, in dem alle Stäbchen der optischen Achse parallel gerichtet sind.

Die Typen, die wir hier aufgeführt haben, finden sich bei manchen Skolopendra-Arten auf einem Tier vereinigt, wobei das vordere und obere den primitivsten, das untere den am weitesten vorgeschrittenen Typus (Fig. 57d) repräsentiert¹⁾.

Bei Glomeris treten uns Augen der eben besprochenen Form ohne Papille in größerer Zahl entgegen. Wenn wir hier noch Bedenken tragen, von einem Facettenauge zu sprechen, so ist dies weniger darin begründet, daß die einzelnen Linsen und auch die Retina noch nicht

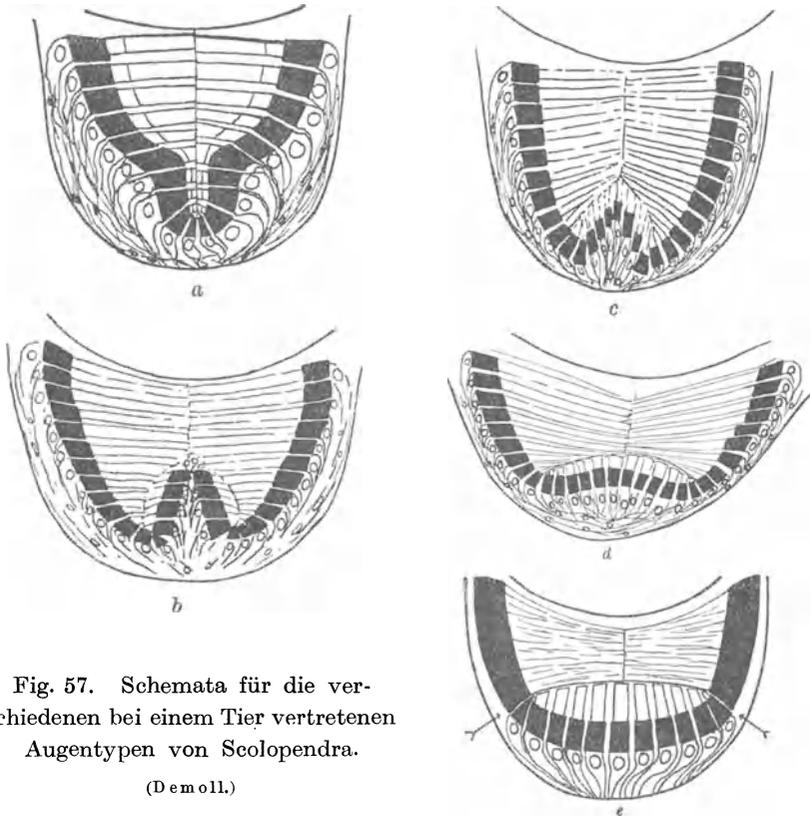


Fig. 57. Schemata für die verschiedenen bei einem Tier vertretenen Augentypen von Scolopendra.

(Dem oill.)

bis zur Berührung einander genähert sind; wichtiger scheint uns, daß die Einzelaugen noch keine Veränderungen erkennen lassen, deren sie mehrere ganz bestimmte durchlaufen müssen, um zum Facettenauge zu werden. Wir lernen sie bei den weiter hier anzureihenden Formen kennen. Beinahe noch auf gleiche Stufe mit Glomeris darf man Litho-

¹⁾ Die zentrale Papille weist bei manchen Formen noch eine Zellart auf, die durch phasphärenartige Einschlüsse besonders ausgezeichnet ist. Ihre Bedeutung und ihre Herkunft ist mir nicht klar.

bius stellen. Hier sind jederseits etwa 30 bis 40 Augen vorhanden, die schon so dicht zusammengerückt sind, daß nur schwache Bindegewebzüge sich zwischen sie schieben können. Doch ist hier, nach Linsenkrümmung und Ausdehnung der Rezeptoren zu urteilen, das Sehfeld der einzelnen Augen noch recht umfangreich, so daß man erwarten darf, daß sich hier die Sehfelder in hohem Maße überdecken. Dies ändert sich erst bei den Augen von *Julus*, die in ihrem Habitus, besonders in der Gestalt der Linse, die zapfenartig nach innen vorspringt, an die Facettenaugen von *Limulus* erinnern. Bei *Julus* können wir schon von einem Facettenauge sprechen, wenn auch nur von einem primitiven.

Bei *Skutigera* hat die Einengung des Sehfeldes der einzelnen Ommen noch weitere Fortschritte gemacht. Die Linse hat hier, der Lage der Rhabdomere nach zu schließen, eine größere Brennweite, und

die Rezeptoren greifen aus dem ausge dehnten Bild nur einen kleinen Teil heraus. Wir legen auf diese Beschränkung des Sehfeldes besonderen Nachdruck, da sie das Maß der Leistungsfähigkeiten dieser Augentypen bestimmt (s. unter Facettenauge).

Die einzelnen Ommata haben bei *Skutigera* einen einfachen Bau, der aus beigegebener Fig. 58 ohne weiteres zu erkennen ist. Auf die Linse folgt ein pyramidenförmiger, durchsichtiger Körper (*Kk*), über dessen Entstehung keine genauen Angaben vorliegen. Zwischen ihm und die Linse schieben sich 8 bis 10 Zellen mit feinen Fortsätzen, die wohl als die Linsenbildner anzusehen sind. Der kernhaltige Teil dieser Zellen (*Pg*) umschließt seitlich die Basis des pyramidenförmigen Körpers; er ist dicht mit Pigment erfüllt. Die ebenfalls pigmentierten Sehzellen ordnen sich in zwei übereinander liegenden Kränzen (*S₁* und *S₂*) derart an, daß ihre Stiftchensäume im ganzen die Gestalt eines Trichters annehmen, dessen weiterer

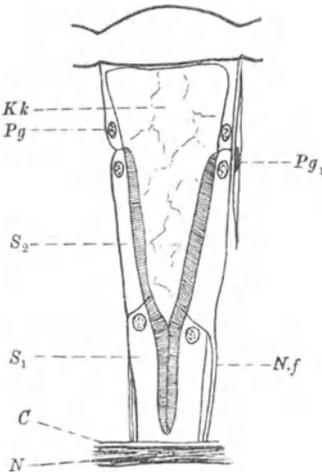


Fig. 58. Omma v. *Skutigera*.

Kk Kristallkörper; *Pg* Kerne der pigmenthaltigen Linsenbildner; *Pg₁* Kerne der acc. Pigmentzellen; *S₁* und *S₂* unterer und oberer Kranz der Sehzellen; *Nf* Nervenfasern; *C* cuticulare Membran; *N* Nerv.

(Nach Grenacher, etwas verändert.)

Körper aufnimmt. Der Stiel des Trichters wird von 3 bis 4, der weite Teil von 9 bis 12 Zellen gebildet. Der Nerv tritt aus dem proximalen Teil der Sehzellen aus (*Nf*). Nach innen wird dieses zusammengesetzte Auge von einer gemeinsamen cuticularen Membran (*C*) umschlossen, unter der der Augennerv hinzieht. Fügen wir noch hinzu, daß zwischen den einzelnen Ommen nahe der Linse und jedenfalls an diese heranreichend (*Pg₁*), und ferner auch zwischen den Sehzellen (nicht eingezeichnet) Pigmentzellen eingeschoben sind, so haben wir das Wesentliche vom Bau dieser Augen erschöpft. Daß sie nicht mit

den Facettenaugen der Insekten und Krebse verglichen werden können, daß in ihrem ganzen Bau nichts ist, das eine Homologie dieser beiden Organe ausdrückt, wird uns deutlich werden, wenn wir auch die anderen Facettenaugen kennen gelernt haben.

Wir können uns leicht die Stemmata der Insektenlarven aus Augen der Myriapoden entstanden denken, jedoch ohne daß bestimmte Entwicklungslinien gegeben wären. Es ließe sich mithin die Besprechung dieser Organe hier anschließen. Dasselbe aber gilt auch von den Augen der Spinnen. Diese können nicht, wie bisher meist angenommen wurde, indirekt von den Krebsen und direkt von *Limulus* abgeleitet werden. Versluys und ich haben in einer ausgedehnten, von Versluys angeregten Untersuchung dargetan, daß *Limulus* als ein in das Wasser gegangener Skorpion aufzufassen ist, so daß als Vorfahren der Spinnen nur die Chilognathen in Frage kommen können. Es ist daher auch nicht unmotiviert, zunächst die Augen der Arachnoideen abzuhandeln. Wenn wir uns für diese Reihenfolge entscheiden, so geschieht dies hauptsächlich in der Absicht, die Facettenaugen erst zum Schluß zu betrachten. Da bei Besprechung der Physiologie dieser Organe manches eingeflochten werden muß, was auch für alle anderen Augen der Arthropoden Geltung hat, so scheint uns dieser Gang der Darstellung am meisten angebracht zu sein.

Die Augen der Arachnoideen und Xiphosuren.

Facettenaugen finden wir in dieser Gruppe nur bei einem Seitenast, bei den Xiphosuren entwickelt. Sonst treten uns hier nur Linsenaugen entgegen, diese aber meist in größerer Anzahl. Ich habe in der Einleitung gezeigt, inwiefern dies mit der Anordnung der Stützsubstanz der Arthropoden zusammenhängt. Wie sehr ein Außenskelett die Bildung des Facettenauges begünstigt, zeigen uns die Spinnen vielleicht am eindringlichsten. An mehreren Stellen sehen wir Versuche, deren Durchführung zur Bildung eines aggregierten Auges führen muß. Bei den Pedipalpen und den Skorpioniden sind die in größerer Anzahl vorhandenen Seitenaugen so gerichtet, daß ihre Sehfelder sich nebeneinander legen und so zu einem einzigen ergänzen. Physiologisch stellen sie demnach bereits ein Facettenauge dar (Scheuring), wenn auch von einem leistungsfähigen musivischen Sehen hier noch nicht die Rede sein kann. Dies wird erst bei dem aus diesen Seitenaugen hervorgegangenen Facettenauge von *Limulus* der Fall sein.

Der Bauplan der Linsenaugen der Spinnen ist durchaus kein einheitlicher. Wenn wir von den Solifugen absehen, so finden wir, daß selbst die Seiten- und Hauptaugen derselben Tiere verschiedene Typen darstellen. Die Erkenntnis der Vielgestaltigkeit dieser Organe ließ das Bedürfnis entstehen, natürliche Zusammenhänge derselben aufzufinden. Man konnte sich nicht mit dem Gedanken anfreunden, daß die verschiedenen Augentypen phylogenetisch nichts miteinander zu tun haben

sollten. Andererseits schien es aber nicht gelingen zu wollen, den erstrebten Stammbaum zu konstruieren. Man hoffte in der Ontogenie den Schlüssel für die verwandtschaftlichen Beziehungen zu finden. Es erfüllte sich diese Hoffnung aber nicht. Ja noch mehr, es läßt sich leicht verfolgen, wie die leitende Idee hier zu einer außerordentlichen Verwirrung führte, die durch erneute Untersuchungen des Baues der fertigen Organe nicht gehoben werden konnte. Es lag dies nicht allein daran, daß die ontogenetischen Prozesse besonders bei den Araneen in so unklaren Formen sich abspielten, daß die Hineindeutung eine große Rolle spielen mußte. Der Kardinalpunkt dieser Irrtümer, der von vornherein zu einer falschen Operationsbasis führte, lag darin, daß die Entwicklungsprozesse, die die Entstehung des ganzen vorderen Körperabschnittes betrafen, und die Augenanlagen mithin auch betreffen mußten, als für die Entwicklung der Augen wesentliche und spezifische Vorgänge aufgefaßt wurden¹⁾. Die Berücksichtigung dessen ließ mich auf Grund neuerer Untersuchungen von Scheuring und von mir selbst einen phylogenetischen Zusammenhang dieser Organe konstruieren, der eine ungezwungene Entstehungsgeschichte aller uns hier entgegentretenden Mannigfaltigkeiten enthält. Der Stammbaum, den ich hier entwickeln werde, ist nicht etwa ad hoc, d. h. nur unter Berücksichtigung der Augen aufgestellt. Eine eingehende Untersuchung aller Organsysteme der Spinnen und der Xiphosuren ließen Versluys und mich zu dieser Auffassung der Phylogenese dieser Gruppen kommen.

Da eine Darstellung der Morphologie der Spinnenaugen an Übersichtlichkeit gewinnt, wenn wir den stammesgeschichtlichen Werdegang dieser Organe kennen, so werde ich so verfahren, daß ich mit den primitivsten Typen beginne und zu den komplizierteren fortschreite. Zur einleitenden Orientierung gebe ich den Stammbaum der Arachnoideen wieder, der das Resultat der Untersuchung von „Versluys und Demoll“ (l. c.) ist. Ich hebe besonders hervor, daß nach ihm die Spinnen nicht von den Krebsen, sondern von chilognathenähnlichen Formen abstammen, und daß die Giganthostraken als ins Wasser gegangene Skorpioniden aufzufassen sind.

Die primitivsten Gruppen der Spinnen sind die Akarinen, die Solifugen und die Phalangiden. Es prägt sich ihre Stellung im System auch in dem Bau der Augen aus. Sie besitzen nur einen Typus von Augen, für den es charakteristisch ist, daß die Retinazellen ihre Rhabdome dem Glaskörper zukehren, und daß der Nerv in das proximale Ende der Zellen eintritt. Wir können nicht hoffen, unter den schon höher differenzierten, sich mehr oder weniger dem Facettenauge nähernden Augenformen der Chilognathen noch die Urform des Spinnenauges zu finden. Wohl aber darf man hier auf die Augen der Skolopendriden zurückgreifen. Dabei bin ich mir wohl bewußt, daß diese Formen nicht als Vorfahren der Spinnen in Anspruch genommen werden dürfen.

¹⁾ Näheres hierüber in: Versluys und Demoll (im Druck).

Ihr Auge ist aber zum Teil noch so primitiv geblieben, daß man vermuten darf, in ihm noch das ursprüngliche Auge der Formen vor sich zu haben, aus denen sich Chilognathen und Chilopoden erst herausdifferenzierten.

In Fig. 55 gaben wir ein Bild von dem Auge von Skolopendra. Es wurde dabei die zentrale Papille erwähnt, die in den vier Augen desselben Tieres verschieden entwickelt ist. Das Schema (Fig. 57d) gibt uns ihre starke Ausbildung in den mittleren Augen mancher Arten wieder. Auf die Vorteile, die die Ausbildung dieser zentralen Partien bietet, wurde schon bei Besprechung dieser Augen hingewiesen. Nimmt man an, daß die peripheren Bezirke ihre nervöse Natur verlieren (vgl. Fig. 57e) und so diese Zellen nur noch als Glaskörper funktionieren,

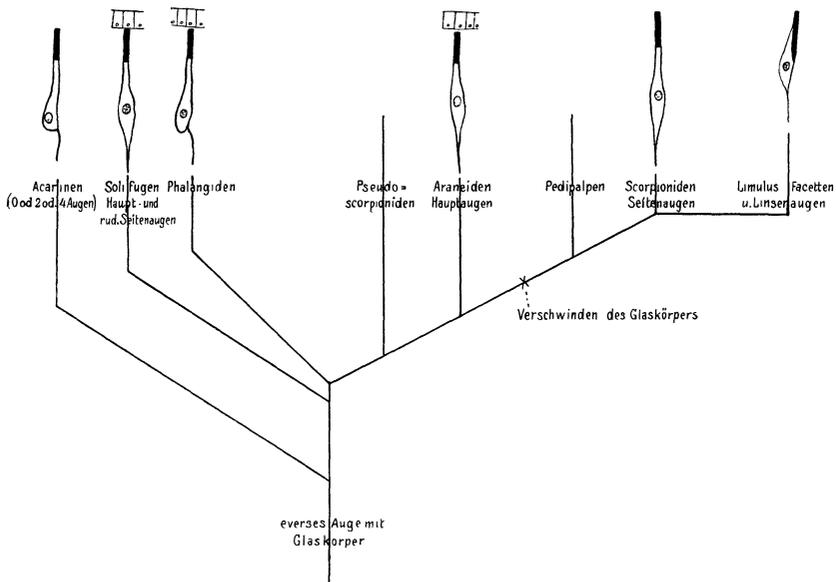


Fig. 59. Stammbaum der eversen Augen der Arachnoideen.

Zugleich mag diese Figur den Stammbaum der Arachnoideen veranschaulichen.
(Aus Versluys und Demoll.)

so läßt sich aus diesem Stadium leicht das primitive Spinnenauge dadurch ableiten, daß man die Glaskörperzellen sich aufrichten läßt. Derartige Lageänderungen in den der Linse am nächsten gelegenen Zellen beobachtet man vor der Häutung, wenn eine neue Linse gebildet werden muß bei den Skolopendren und auch bei den Seitenaugen der Skorpione (Grenacher, Parker). Dies stellt eine Möglichkeit der Ableitung des primitivsten Spinnenauges dar. Beweise, daß dieser Weg in der Tat eingeschlagen wurde, liegen allerdings nicht vor.

Das primitive Spinnenauge besteht aus einer Linse, einem Glaskörper und einer Retina, in der die Rhabdome im distalen Ende der

Zellen liegen, während der Nerv in das proximale Ende eintritt. Dazu kommt noch eine mehr oder weniger gut ausgebildete zellige Postretina. So finden wir es ohne wesentliche Modifikationen bei den Solifugen, Phalangiden, ferner bei den Araneiden als Hauptauge. Aus ihm entwickelt sich das Auge der Akarinen und das Seitenauge der Skorpioniden durch Verlust des Glaskörpers, und dieses wieder läßt die beiden Augen der Xiphosuren aus sich hervorgehen. Die beigegebene Tabelle mag das Gesagte veranschaulichen (Fig. 59). Bei den Pseudoskorpioniden und bei den Pedipalpen fehlt dieser Augentypus.

Dieses Auge, bei dem die Rhabdome gegen den Glaskörper gerichtet sind, bezeichnen wir als *evers* und stellen ihm den abgeänderten inversen Typus entgegen als denjenigen, bei dem die Retinazellen ihre Rhabdome vom Glaskörper abkehren. Wir rechnen zu dem inversen Typus auch die Augen, bei denen später eingetretene Modifikationen diese Anordnung verwischt haben.

Zunächst behandeln wir die *eversen* Spinnenaugen.

Die Augen der Akarinen.

Die Augen der Akarinen stehen auf keiner hohen Stufe. Doch lassen sie erkennen, daß sie in ihrer Organisationshöhe und Leistungsfähigkeit zurückgegangen sind. Bei manchen Akarinen sind sie vollständig verschwunden (Gamasiden). Andere, wie die Ixodiden, besitzen zwei Augen, während die meisten, unter ihnen die Wassermilben, vier Augen aufweisen. Ein bei *Hydrodroma* beschriebenes fünftes Auge ist nicht vorhanden. Es handelt sich hier um ein pigmentiertes Sinnesorgan unbekannter Funktion (Lang).

Die Rückbildung macht sich in einer Verminderung der Retinamente und in einem Verlust des Glaskörpers geltend. Für *Curvipes* gibt Lang 8 bis 10 Sehzellen an. Als Rudimente des Glaskörpers dürfen Zellen angesehen werden, die am Rande der Retina liegen, mit der Tendenz sich vor die Retinazellen zu schieben. Ihre Kerne liegen der Linse viel näher als die der Sehzellen. Der sekundäre Verlust eines Glaskörpers läßt es auch verständlich erscheinen, daß die Retina nicht direkt in die Hypodermis übergeht, was bei einem primär einschichtigen Auge zu erwarten wäre.

Nur die Augen der Wassermilben sind näher untersucht (Lang). Man kann hier zwei Typen unterscheiden. Bei dem einen ist die Linse noch die direkte Fortsetzung der Cuticula. Diese ursprünglichen Verhältnisse, wie wir sie noch bei *Diplodontus* finden, machen unter dem Einfluß des Lebens im Wasser (s. S. 96) bei fast allen übrigen Wassermilben einem Typus Platz, bei dem sich die Linse von der Cuticula freigemacht hat und in das Innere des Körpers zu liegen kam.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß wir die als Reste des Glaskörpers angesprochene Randzellen der Retina nur bei dem primitiveren Auge der *Diplodontus*-Gruppe finden. Bei den anderen ist auch diese letzte Spur verschwunden. Es mag dies daran liegen, daß dort die

Linse bei der Häutung auch abgestreift und wieder neu gebildet wird, und daß sich daher die Glaskörperzellen noch als Linsenbildner erhalten haben.

Bei allen Wassermilben stehen die zwei Augen jederseits nahe beisammen. Das vordere ist nach vorn gerichtet, das hintere sieht nach hinten. Stets ist das vordere Auge das größere (Fig. 60). Seine Linse besitzt — gleichgültig ob sie frei oder noch mit der Cuticula verwachsen ist — einen Fortsatz, an dem ein Muskel ansetzt, der eine Änderung der Sehachse herbeizuführen vermag (*LF*). Ist das vordere Auge

mit dem hinteren zu einem Doppelauge verbunden, so überträgt es seine Bewegungen auch auf dieses. Nur bei Eylais und Hydrodroma wird eine Bewegung des Doppelauges durch die starken chitinenen Umhüllungskapseln beider Augen, die vorn durch die sogenannte Chitinbrille miteinander verbunden sind, unmöglich gemacht.

Die Retina besteht aus Sehzellen, deren Stäbchen, an denen man Stiftchensäume erkennen kann, gegen die Linse zu liegen. Der Nerv tritt am proximalen Ende der Zellen aus. In den Augen mit freier Linse sind die Stiftchensäume nur an einer Seite entwickelt. Je zwei Rhabdome bilden hier ein Rhabdom. Bei Diplodontus findet noch eine allseitige Ausbildung von Stiftchensäumen statt. Zwischen die pigmentierten Sehzellen schieben sich bei Diplodontus schmale Elemente, die wohl als Pigmentzellen angesprochen werden dürfen. Das ganze Auge wird von einer periretinalen Membran umscheidet.

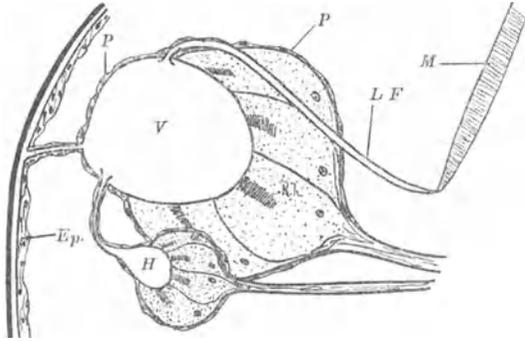


Fig. 60. Schema eines Doppelauges der Wassermilben mit freier Linse.

V Linse des vorderen, H des hinteren Auges; LF Linsenfortsatz, an dem der Muskel M ansetzt; Rh Rhabdome; P periretinale Membran; Ep Epidermis. Die Sehzellen liegen in zwei Reihen zu je 4 Zellen; in der Abbildung ist nur eine Reihe wiedergegeben.

(Mit Benutzung der Abbildung von Lang zusammengestellt.)

Die Augen der Solifugen.

Die Tiere haben ein Paar wohl ausgebildete Augen, die einem Augenhügel seitlich eingefügt sind, welcher dem Cephalothorax oben aufsitzt. Dazu kommen ein oder zwei Paar Seitenaugen, die in Rückbildung begriffen sind. Diese sind von außen schwer aufzufinden, da sie keine Linse mehr besitzen. Sie zeigen denselben Bauplan wie die Hauptaugen.

Hauptaugen (Fig. 61). Die Linse ist bikonvex. Am Glaskörper (*GLK*) und an der Retina (*RZ*) fällt die Kleinheit der Elemente auf. Die Retina besteht nur aus Sinneszellen. Besondere Pigmentzellen fehlen. Die distalen Enden der Retinazellen scheiden in der ganzen Peripherie ein röhrenförmiges Rhadom (*Rh*) ab. Eine Retinulabildung findet nicht statt. Die einzelnen Rhadome, die sich gegenseitig einen sechseckigen Querschnitt aufzwingen, sind durch eine feine Trennungslinie voneinander getrennt. Stärkere Systeme lassen einen Aufbau aus Plättchen erkennen. Der proximale Teil der Retinulazellen, in den die

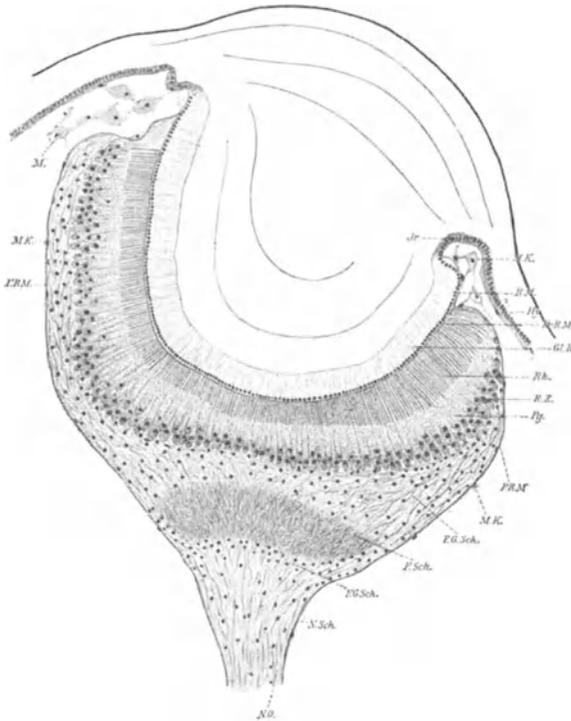


Fig. 61. Schnitt durch das Hauptauge einer Solifuge (*Galeodes fatalis*).

Ir Iris; *MK* mesodermale Kerne; *BM* Basalmembran; *Hy* Epidermis; *PrRM* präretinale Membran; *GLK* Glaskörper; *Rh* Rhadom; *RZ* Schzellen; *Pg* Pigment; *PRM* postretinale Membran; *FGSch* und *FSch* fibroganglionäre Schicht; *NSch* Nervenseide; *NO* Nervus opticus. (Scheuring.)

Nervenfaser eintritt, enthält braunes Pigment (*Pg*) und bei *Ceromia sclateri* auch phosphaerenähnliche Gebilde. Zwischen die Retina und den Glaskörper schiebt sich eine doppelblättrige Membran (*Pr. RM*). Diese präretinale Membran besteht hier, wie auch bei den übrigen Spinnen aus der Basalmembran der Glaskörperzellen, die eine Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis darstellt (*BM*), und aus der Frontalmembran der Retinazellen. Die letztgenannte geht in die postretinale Membran über (*PRM*), die das Auge umschließt. Kerne konnten

in der präretinalen Membran nicht gefunden werden. Die postretinale Membran ist als selbständige Zelllage, die einen Anspruch auf die Bezeichnung Postretina erheben kann, nur bei jungen Individuen erkennbar.

Der Nerv, der nach dem Hauptauge zieht, erweitert sich unter diesem zu einem voluminösen Ganglion, aus dem dann die Fasern direkt nach den Retinazellen hinlaufen.

Die Sehlinien der Augen sind seitlich und nach oben gerichtet. Die Sehfelder überdecken sich nur wenig. Die Cheliceren werden nicht mehr gesehen (Scheuring). Doch vermögen die Tiere die vordersten drei Cephalothoraxsegmente stark gegen den übrigen Körper zu bewegen und so ihren Sehbereich zu erweitern. Die Feinheit und große Zahl der Retinaelemente spricht für eine gute Bildrezeption.

Seitenaugen. Es sind rudimentierte Augen vom Typus der Hauptaugen. Über ihre Lage siehe oben. Eine Linse wird nicht mehr gebildet. Die Glaskörperzellen enthalten Pigment, wie die Hypodermiszellen, in die sie übergehen. Nicht mehr alle Retinazellen entwickeln Rhabdome. Das Ganglion hinter dem Auge zeigt ein lockeres Gefüge (Scheuring). Es ist unwahrscheinlich, daß ihnen noch eine Funktion zukommt.

Die Augen der Phalangiden.

Die beiden ziemlich großen Augen der Phalangiden sitzen seitlich einem Höcker auf, der über die Dorsalfläche des Cephalothorax vorspringt. Die Sehachsen bilden etwa einen rechten Winkel miteinander und zeigen seitwärts und aufwärts. Der Bau der Augen entspricht weitgehend dem der Solifugen. Der wesentlichste Unterschied diesen gegenüber besteht darin, daß hier mehrere Sehzellen zusammentreten, um ein zentrales Rhabdom auszuscheiden (Fig. 62). Wie bei den Solifugen, so fehlen auch hier Pigmentzellen in der Retina. Bei *Akantholophus* schließen die Sehzellen stark lichtbrechende Gebilde ein, die an die Phaosphären der Skorpioniden erinnern (Purcell).

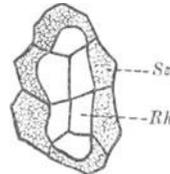


Fig. 62. Querschnitt durch eine sechsteilige Retinula v. *Leobunum rotundum* (Phalangide).

Sz Sehzelle; Rh Rhabdom. (Nach Purcell.)

Die Hauptaugen der Araneiden.

Bei den echten Spinnen entspricht der verschiedenen Lage der Augen nicht auch eine verschiedene Morphologie derselben. Wir können hier nicht einteilen in Seitenaugen und in Hauptaugen, wobei Hauptaugen auch soviel wie Median- und Frontalaugen heißen soll. Bei diesen Formen liegen stets zwei Paar Augen in der Nähe der Medianebene, von denen sich das hintere seinem Bau nach vollständig den seitlich gelegenen Augen anschließt, während das vorderste Augenpaar

allen übrigen gegenüber eine Sonderstellung einnimmt. Dieses allein gehört dem primitiven, eversen Typus an. Wir nehmen daher am besten die Nomenklatur von Bertkau wieder auf und reservieren die Bezeichnung Hauptauge allein für das vordere, mediangelegene Paar. Der Ausdruck Seitenaugen muß fallen, und wir fassen alle übrigen — ihrem Bau nach inversen — Augen als Nebenaugen zusammen. Nur die Hauptaugen sollen uns vorderhand beschäftigen. Sie kommen immer nur in der Zweizahl vor. Bei *Dysdera* fehlen sie ganz.

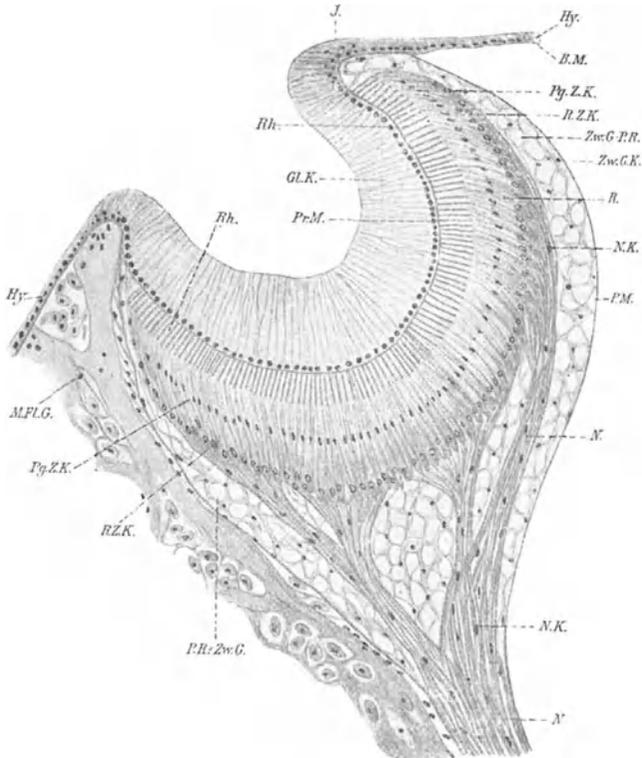


Fig. 63. Schnitt durch ein Hauptauge von *Avicularia* sp. ?
(ohne Linse), entpigmentiert.

GLK Glaskörperzellen; *Hy* Epidermis; *PrM* Präretinale Membran; *Rh* Rhabdome, *R* Retina; *RZK* deren Kerne; *PgZK* Pigmentzellkerne; *PRZwG* Postretinazwischengewebe; *ZwGK* Kerne der das Zwischengewebe bildenden Zellen; *BM* Basalmembran; *PM* postretinale Membran.
(Scheuring.)

Ihr Bauplan entspricht vollständig dem typischen Bilde, das wir vom eversen Arachnoideenaug entworfien haben (Fig. 63). Auf die Linse (auf der Abbildung nicht eingezeichnet) folgt ein Glaskörper (*GLK*), der von der Retina durch eine doppelblättrige präretinale Membran getrennt wird (*PrM*). Ihre Entstehungsgeschichte ist dieselbe wie bei allen anderen Spinnen (s. Solifugen). Kerne konnten darin nicht nach-

gewiesen werden. Die Retina besteht aus den stets pigmentfreien Sinneszellen (*R*) und besonderen Pigmentzellen (*PgZK* = deren Kerne). Der Nerv tritt in den proximalen Teil der Sehzellen ein. Die Rhabdome sind gegen die Glaskörper gerichtet. Das Auge wird umschlossen entweder von einer postretinalen Membran, die von den Pigmentzellen gebildet wird (Netzspinnen), oder aber diese Zellen haben sich in zwei Gruppen geteilt, von denen nur noch die eine als Pigmentzellen fortbesteht, die andere aber sich zu einer zelligen Postretina zusammenschließen (*PR*), die dann von einer Membran (*PM*) umschlossen wird (Lauf- und Sprungspinnen). Nie fehlen diesen Augen besondere Muskeln. Da die Aufgabe dieser Muskeln in der Hauptsache oder — was

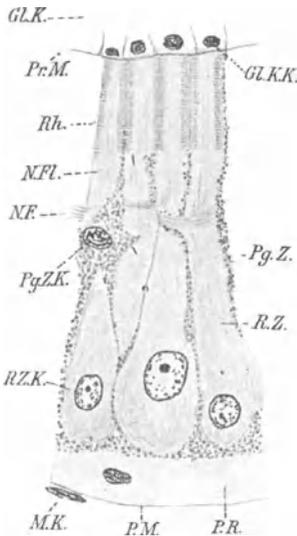


Fig. 64. Ein Teil der Retina aus dem Hauptauge von *Amaurobius ferox*.

GLK Glaskörper; *GLKK* Kerne der Glaskörperzellen; *PrM* präretinale Membran; *Rh* Rhabdome; *NFL* Neurofibrillen; *NF* Eintritt der Nervenfasern in die Sehzelle; *RZ* Sehzellen; *RZK* deren Kern; *PgZ* Pigmentzellen; *PgZK* deren Kerne; *PR* Postretina; *PM* postretinale Membran; *MK* Mesodermzellkern. (Scheuring.)



Fig. 65. Querschnitt durch die Rhabdomregion eines Hauptauges von *Aranea undata*, stark vergrößert.

(Scheuring.)

noch wahrscheinlicher ist — ausschließlich darin besteht, seitliche Verschiebungen der Retina herbeizuführen und so den Gesichtskreis zu erweitern, so lassen wir den gebräuchlichen Namen „Akkommodationsmuskel“ fallen und bezeichnen sie als Augenmuskeln schlechtweg (näheres S. 112 und 137).

Bietet auch der allgemeine Habitus dieser Augen bei den Araneiden wenig Besonderheiten, so verdient dieses Organ hier doch erhöhtes Interesse wegen der mannigfachen Variationen, die es in den einzelnen Gruppen zeigt, und die eine Reihe fortlaufender Entwicklungsstufen ergeben. Schon bei der Besprechung der Postretina mußte auf einen Unterschied zwischen den Netzspinnen einerseits und den Lauf- und Sprungspinnen andererseits hingewiesen werden. Wir können hier noch eine Reihe Charaktere anschließen, die die Augen der Netzspinnen als die primitiveren erscheinen lassen. Die Isolierung der

Rhabdome durch die Pigmentzellen ist in dieser Gruppe nie eine vollständige (Fig. 64). Bei *Steatoda bipunctata* reichen die Pigmentzellen noch gar nicht in die Rhabdomregion hinein. Die niedrige Stufe dieser Augen ist weiter dadurch gekennzeichnet, daß diese Rhabdombildung noch im ganzen Umfang der distalen Zellenpartie erfolgt, während

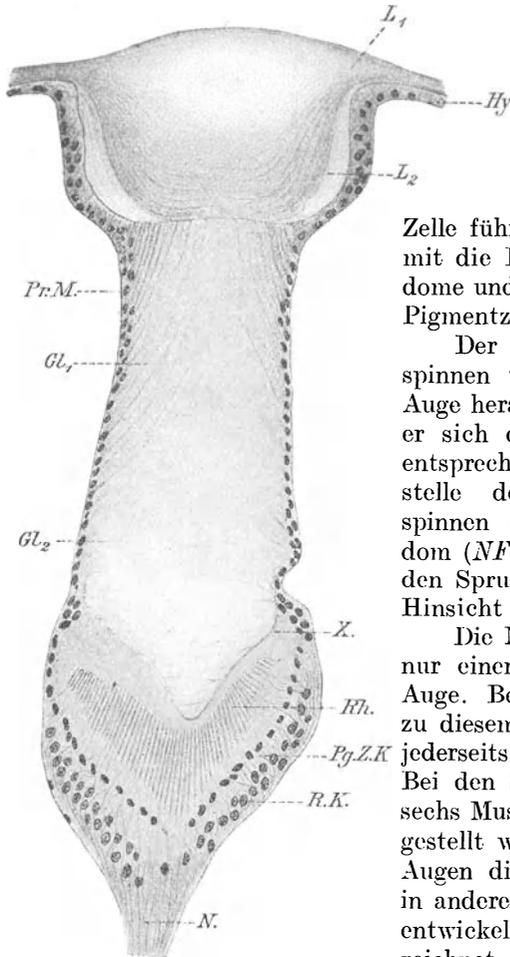


Fig. 66. Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Salticus scenicus*.

L_1 und L_2 Linsen (L_2 von geringerer Brechkraft); Hy Epidermis; $Pr.M.$ präretinale Membran; GL_1 und GL_2 Glaskörper, der aus zwei verschiedenen strukturierten Bezirken besteht; $Rh.$ Rhabdome; $R.K.$ Retinalzellkerne; $Pg.Z.K.$ Kerne der Pigmentzellen; $N.$ Nerv; X Zwischengewebepolster vor der Retina.

(Scheuring.)

später immer mehr eine Lokalisierung eintritt, die bei einigen Netzspinnen (*Epeira*, *Argyroneta*, *Aranea*) und bei allen Sprung- und Laufspinnen zu einem doppelten Rhabdom in jeder

Zelle führt (Fig. 65). Es geht somit die Differenzierung der Rhabdome und ihre Isolierung durch die Pigmentzellen Hand in Hand.

Der Nerv tritt bei den Netzspinnen von hinten oben an das Auge heran, bei den übrigen nähert er sich direkt von unten. Dementsprechend liegt die Eintrittsstelle der Fibrillen bei Netzspinnen dicht unter dem Rhabdom (NF). (Eine Ausnahme unter den Sprungspinnen bildet in dieser Hinsicht *Mygale*.)

Die Netzspinnen besitzen stets nur einen Augenmuskel an jedem Auge. Bei den Sprungspinnen tritt zu diesem dorsal gelegenen Muskel jederseits noch ein ventraler hinzu. Bei den Salticiden konnten sogar sechs Muskeln an jedem Auge festgestellt werden (Scheuring). Die Augen dieser Gruppe dürfen auch in anderer Hinsicht als die höchstentwickelten aller Spinnenaugen bezeichnet werden. Die seltsamen Modifikationen ihres Glaskörpers und ihrer Retina lassen uns in ihnen außerordentlich leistungsfähige Organe erkennen, deren innerer Bau vollauf das Interesse verdient, das schon eine äußerliche Betrachtung des Tieres mit der Lupe oder noch besser mit dem

Augenspiegel erweckt hat. Wir geben hier kurz die Resultate von Scheuring wieder.

Die Hauptaugen der Salticiden (Fig. 66 und 67). Die Abbildung läßt erkennen, daß durch eine gewaltige Verlängerung des Glaskörpers ein teleskopartiges Auge entstanden ist. Die Zellen des Glaskörpers scheiden an ihrer Basis eine kräftige Membran ab (*PrM*), die pigmentfrei bleibt, während die Zellbasis selbst kulissenartig nach dem Auginneren vorspringende Pigmenteinlagerungen enthält (vgl. Fig. 67, *Pg¹*). Nur die vordere Partie der Glaskörperzellen nimmt an der Bildung der Linse teil. Die nach hinten gelegenen Zellen berühren die Linse nicht. Sie schieben sich vor die Retina und scheinen zum Teil aus dem epithelialen Verband der übrigen ausgeschieden zu sein (Fig. 67, *GLK₂*). Ihre Kerne haben sich rückgebildet. Die Basalmembran der Glaskörperzellen wird im Bereich der Retina durch eine zellige Postretina fortgesetzt (*PRM* und *PRK*). Die Sehzellen sind hier überaus fein, besonders in der Mitte der Retina im Bereich der eigentümlichen zentralen Einbuchtung. Die Feinheit der Rhabdome erreicht hier ihren höchsten Grad. Was sie an Ausdehnung in der Breite einbüßen, gewinnen sie in diesem Bezirk durch ihre Länge. Infolge dieser Längenzunahme kann durch Häufung der rezipierenden Elemente eine Stelle deutlichsten Sehens geschaffen werden, ohne daß der Schwellenwert ihrer Empfindlichkeit herabgedrückt wird. Es tritt zwar weniger Licht in ein solches Rhabdom ein; das eingetretene Licht aber wird entsprechend der Länge des Rhabdoms intensiver ausgenutzt. Eigentümlich ist das Verhalten der Pigmentzellen. In den seitlichen Bezirken der Retina isolieren sie nicht nur die Rhabdome, sondern schicken auch pigmentfreie Fortsätze über die Sehzellen hinaus zwischen diese und den Glaskörper, wo sie eine verfilzte Fasermasse bilden (Fig. 66 und 67). Das ganze Auge wird von einer zelligen postretinalen Membran umschlossen.

Der Nervus opticus der linken und rechten Seite erleidet nach seinem Austritt ein partielles Chiasma.

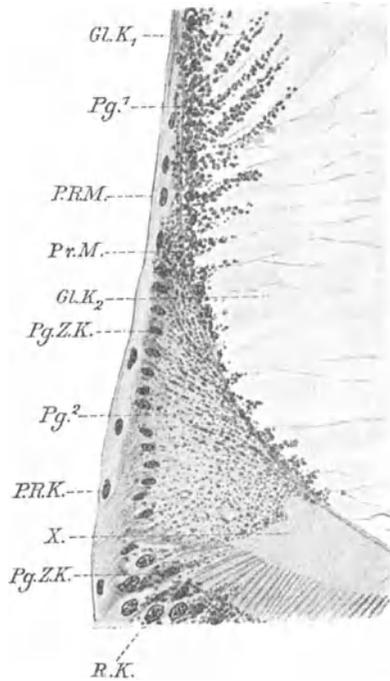


Fig. 67. Dasselbe wie Fig. 66, seitliche Partie des Glaskörpers und der Retina stärker vergrößert.

Pg¹ Pigment der Glaskörperzellen; *Pg²* Pigment der Pigmentzellen der Retina; *PRM* postretinale Membran; *PRK* postretinale Kerne. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 66.

(Scheuring.)

Das Charakteristische dieser Augen liegt in ihrer großen Brennweite. Die Retina ist von der Linse weit abgerückt. Bei ihrer relativ geringen Ausdehnung vermag sie nur einen kleinen Teil des Bildes aufzufangen. Das Sehfeld dieser Augen ist daher sehr begrenzt. Andererseits wird entsprechend der großen Brennweite ein größeres Bild entworfen, und es besitzt infolge davon das Auge bei gleichbleibender Rhabdomgröße ein höheres Auflösungsvermögen als bei kurzer Brennweite. Das Bild desselben Gegenstandes breitet sich unter diesen Umständen über eine größere Zahl Rhabdome aus, das Auge sieht schärfer.

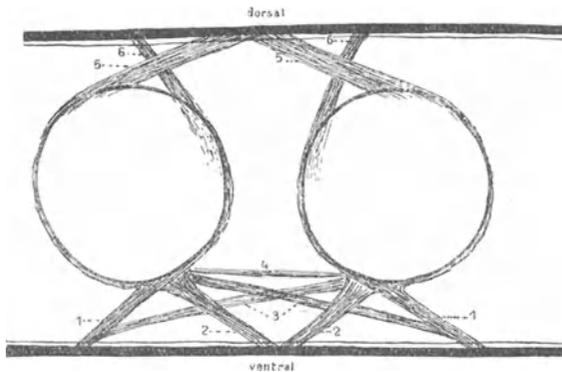


Fig. 68. Querschnitt durch beide Hauptaugen von *Salticus scenicus*. Schematisch aus 30 Schnitten kombiniert und in eine mittlere Fläche (direkt vor der Retina) verlegt (Scheuring.)

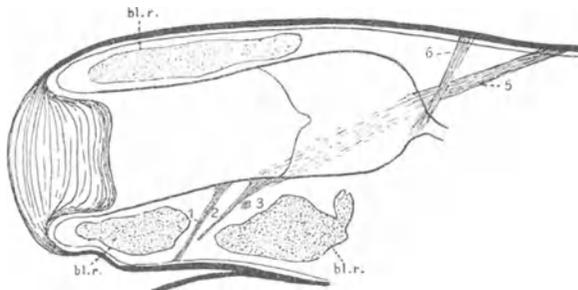


Fig. 69. Sagittalschnitt durch ein Hauptauge von *Salticus scenicus*. Schematisch aus 10 Schnitten kombiniert und in eine Fläche verlegt. *bl.r.* Blutraum. (Scheuring.)

Darin liegt der Vorteil dieser Augen. Das größere Bild würde jedoch entsprechend dem Licht schwächer sein, wenn dem nicht wie hier durch eine möglichst große Linse vorgebeugt wird. Denn die Lichtstärke ist gleich der wirksamen Öffnung der Linse durch das Quadrat der Brennweite.

Wenn wir aus der größeren oder geringeren Mannigfaltigkeit der Hilfsapparate, die einem Sinnesorgan zukommen, auf dessen Wichtig-

keit und Leistungsfähigkeit schließen dürfen, so können wir hier den reich entwickelten Bewegungsmechanismus nicht unerwähnt lassen, der der Fixierungslinie des Salticidenhauptauges beträchtliche Exkursionen gestattet. Da das Auge in toto nicht bewegt werden kann, findet hier im wesentlichen ein Hin- und Herziehen der Retina senkrecht zur Augennachse statt. Die Augenmuskeln ermöglichen somit eine Änderung der Fixierungslinie ohne Bewegung des Cephalotorax; sie gestatten ferner, da die Achsen der beiden Hauptaugen nahezu parallel ziehen, ein binokulares Sehen in verschiedener Entfernung, und schließlich muß man auch bei einem geordneten Hin- und Herbewegen der Retina an ein „Abtasten“ des Bildes denken, und zwar dies um so mehr, als dadurch der Nachteil des kleinen Sehfeldes wieder aufgehoben wird.

Der Verlauf der Muskeln sowie ihre Wirkung bei alleiniger oder kombinierter Kontraktion läßt sich ohne weiteres aus den nebenstehenden Abbildungen ablesen (Fig. 68 und 69).

Die Seitenaugen der Skorpioniden.

Aus dem Schema (Fig. 59) ersehen wir schon, daß die Seitenaugen der Skorpione den Glaskörper verloren haben. Dies ist der wichtigste Unterschied gegenüber den bisher besprochenen eversen Augen.

Sie liegen nahe dem äußeren Vorderrand des Cephalothorax; hier findet man jederseits zwei bis fünf, die sich durch ihre Größe unterscheiden, so daß man unter ihnen wieder von Haupt- und Nebenseitenaugen gesprochen hat. Selbst für das einzelne Genus läßt sich nicht immer eine konstante Zahl angeben.

Unter der kräftig gewölbten Linse fehlt der Glaskörper (Fig. 70). Die Hypodermis geht ohne Unterbrechung in die Retina über. Ihre Basalmembran (*BM*) wird zu der postretinalen Membran. Die Retina setzt sich nur aus Sinneszellen zusammen (Scheuring), denen Pigment eingelagert ist. Die in den Retinazellen der Hauptaugen vorkommenden Phaosphären werden auch hier bei vielen Formen angetroffen. Im distalen Teil der Sehzellen liegen die Stäbchen, die einen Stiftchensaum erkennen lassen. Eine wechselnde Anzahl von ihnen tritt zur Bildung der Rhabdome zusammen, die dann — je nachdem — einen zwei- bis zehnstrahligen, meist unregelmäßigen Querschnitt zeigen. Die Stiftchensäume treten jedoch hier nie zu so enger Berührung zusammen, wie dies in den Hauptaugen der Skorpione der Fall ist; stets bleibt ein mit seröser Flüssigkeit erfüllter axialer Raum (Hesse). Der Nerv tritt in das proximale Ende der Zellen ein.

Auf die Physiologie der Seitenaugen werden wir erst eingehen, wenn wir auch die Hauptaugen kennen gelernt haben.

Da wo die Retina in die Hypodermis übergeht, findet man rhabdomlose Zellen, die sich mit ihren distalen, zugespitzten Enden zwischen Retina und Linse axialwärts drängen (Fig. 70, *Übz*). Diese Übergangszellen zeigen dieses Verhalten bei verschiedenen Tieren in wechselndem Maße (Parker). Sie erinnern uns darin sehr an die linsenbildenden

Zellen der Chilopoden, die vor der Häutung durch ihre Entwicklung und Lageänderung das sonst einschichtige Auge zu einem zweischichtigen machen. Da die Skorpione sich ebenfalls öfter häuten, mithin eine Zellschicht vorhanden sein muß, die die Linse erneuert, so ist anzunehmen, daß den sogenannten Übergangszellen diese Aufgabe zukommt. Eine Berücksichtigung der systematischen Stellung der Skorpione (Fig. 59), kann aber nicht daran denken lassen, hierin die erste

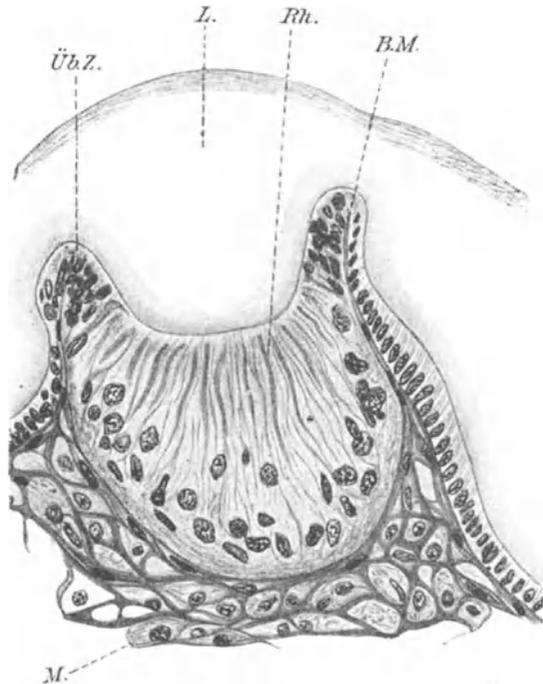


Fig. 70. Querschnitt durch ein Seitenauge von *Euscorpius carpathicus*.

L Linse; Rh Rhabdome; Übz Übergangszellen; B.M Basalmembran; M Mesoderm. (Scheuring.)

Stufe zur Bildung eines Glaskörpers zu sehen; vielmehr müssen wir annehmen, daß aus dem ursprünglichen eversen Auge der Spinnen hier der Glaskörper verschwunden ist und nur noch zur Zeit der Häutung auftaucht, um die Linse zu erneuern (Demoll). Eine wesentliche Änderung der Funktion braucht damit nicht verknüpft zu sein¹⁾.

¹⁾ Man findet in der zoologischen Literatur den Irrtum weit verbreitet, daß eine Annäherung der Retina an die Linse das Auge zu einem fernsichtigen machen müsse. Dies kann nur da gelten, wo ein Auge nur Veränderungen des Retinaabstandes, nicht aber auch Änderungen der Linse erfährt. Ob dies aber der Fall ist, wissen wir in solchen Fällen nicht. Man geht sogar häufig so weit, daß man Augen mit kleinem Retinaabstand ohne weiteres als fernsichtig, solche mit großem Abstand als kurzsichtig bezeichnet. Dies ist gänzlich unbegründet.

Die Augen der Xiphosuren (*Limulus*).

In der Mitte des großen Kopfbrustschildes von *Limulus* sitzt ein dornartiger Höcker, der ein Paar kleine, seitwärts gerichtete Linsenaugen trägt. Außerdem findet man dem Seitenrand des Panzers genähert und etwas mehr nach hinten liegend ein großes, bohnenförmiges Facettenauge. Auch dieses ist jederseits durch eine wulstförmige Erhöhung, an die es sich anlehnt, nach der Seite gerichtet, während es sonst mehr nach oben sehen würde.

Mit dem Vertauschen des Landlebens mit dem Leben im Wasser, fand in Anpassung an das neue Milieu eine Umgestaltung der Augen statt, die für das everse Auge eine neue Blütezeit eröffnen sollte. Warum es das everse Auge war, das bei den Gigantostraken einen Aufschwung erlebte, dafür lassen sich Gründe auffinden, die in den nächsten Zeilen erörtert werden sollen. Doch können wir bei dieser Betrachtung das vollständige Verschwinden des inversen Auges in dieser Gruppe nicht unerwähnt lassen. Wir stellen uns daher die Frage gleich etwas umfassender, indem wir die Faktoren aufzuzeigen versuchen, die aus den Augen der Skorpioniden die von *Limulus* hervorgehen ließen. Es mag entschuldigt werden, wenn wir auf diese Weise die Rudimentation des inversen Auges abhandeln, bevor wir auf seine Entstehung eingegangen sind.

Zunächst einige Worte über eine fossile Form, die ein Bindeglied zwischen den Urskorpionen und den Gigantostraken darstellt.

In Oneida im Staate New York wurde ein fossiler Skorpion gefunden. Irrtümlicherweise hat man ihn erst in die Gattung *Palaeophonus* gestellt. Er hat den Gattungsnamen *Proscorpius* und den Artnamen *Osborni* erhalten. Die Form der Extremitäten dieses Tieres lehrt, daß es bereits im Wasser gelebt hat. Dies ist für uns wichtig. Denn der Übergang vom Land zum Wasserleben fordert eine Veränderung der Linsenaugen; dieser standen verschiedene Wege offen. Wir dürfen hier annehmen, daß die wesentlichsten Umgestaltungen der Augen, die die Gigantostraken von den Skorpioniden trennen, bei diesem *Proscorpius* zum mindesten eingeleitet sind. Nach Clarke und Ruedemann besaßen diese Tiere eine Gruppe von Seitenaugen am vorderen lateralen Rand des Cephalothorax. Von diesem Konglomerat von Ocellen hatten sich einige abgespalten, die der Mitte näher rückten und dort auf eine kleine Erhöhung zu liegen kamen. Außer diesen Augen besaßen diese Tiere noch ein Paar Ocellen, die in der Medianebene des Tieres lagen, so wie die Hauptaugen der Skorpioniden. Doch haben sie sich auf dem Cephalothorax weiter nach hinten geschoben. Man darf ziemlich sicher annehmen, daß die letzterwähnten Ocellen den in Rudimentation begriffenen Hauptaugen der Skorpioniden entsprechen, und daß aus deren Seitenaugen einmal die Facettenaugen der Gigantostraken hervorgehen (= laterale Ocellengruppe von *Proscorpius*), außerdem aber auch ein neues Paar von Linsenaugen, das seinen definitiven Platz nahe der Medianebene findet (vorderes Ocellenpaar von *Proscorpius*), um die

hier rudimentierten Ocellen wieder zu ersetzen. Eine andere Annahme läßt die Anatomie der Limulusaugen nicht zu.

Als die skorpionidenartigen Vorfahren der Gigantotraken ins Wasser gingen, mußte die erste Folge für die Augen darin bestehen, daß die Ocellen, die bereits zur Bildrezeption geeignet waren, ihre Funktion zunächst insofern einbüßten, als durch den Ausfall der Brechung an der Vorderfläche der Linsen die Brennweite plötzlich um ein wesentliches verändert wurde, so daß das Bild weit hinter die rezipierende Schicht zu liegen kam. An eine Bildwahrnehmung war unter solchen Umständen nicht zu denken. Infolgedessen fielen die einzelstehenden Hauptaugen der Skorpione, die inversen Augen, einer allmählichen Rückbildung anheim. Bei den lateralen Augen, bei denen die Bildrezeption, nach den heute lebenden Formen zu schließen, noch weit hinter der der Hauptaugen zurückstand, konnte durch die veränderten Verhältnisse eine andere Funktionsweise zunächst einsetzen und so diese Organe vor der Rudimentation retten. Die Gruppe der lateralen Augen hat bei den Skorpionen (ebenso bei den Pedipalpen, wo sie von inversen Augen gebildet wird) die Tendenz, ein Facettenauge zu bilden, wenigstens hinsichtlich der Funktion.

Da es nun beim Appositionsauge — und nur um diesen Typus des Facettenauges kann es sich natürlich handeln — gar nicht darauf ankommt, daß in den einzelnen Ommen — in diesem Falle in den Ocellen — ein Bild produziert wird, da jedes Omma nur einen einzigen Eindruck aufnehmen darf, so wird es verständlich, daß ein Übergang vom Land- zum Wasserleben in einem an sich noch primitiven Augenkonglomerat, das wie ein Facettenauge funktioniert, keine nennenswerte Verringerung der Leistungen bedingen wird. Wenn wir also sagten, daß die laterale Augengruppe bei dem Milieuwechsel eine andere Funktion, nämlich die eines Facettenauges übernehmen konnte, so haben wir insofern zu viel gesagt, als sie jedenfalls schon vorher in ähnlicher Weise funktionierte.

Nicht alle Seitenaugen finden wir bei den Xiphosuren wieder. Ein Teil wurde rudimentär und ist bei *Limulus* noch nachzuweisen. Andere von dem Hauptkomplex abgesprengte Einzelaugen mögen sich bereits auf dem Wege der Rudimentation befunden haben, als sie durch ihre günstige Lage auf der Kuppe des Kopfbrustschildes den Anstoß zu einer neuen Entwicklung erfuhren. Aus ihnen gingen die Linsenaugen von *Limulus* hervor. Die starken Umbildungen, die somit alle Augen der Skorpioniden auf dem Wege zum *Limulus* erfahren haben, lassen auch heute noch ihre Spur erkennen in den zahlreichen Augenrudimenten, die zum Teil mit dem Facettenauge oder mit dem Linsenauge in Beziehung stehen, zum Teil auch eine derartige Beziehung vermissen lassen.

Die eigentümliche Lage der Retina dieser Augen, die von der Epidermis vollständig umschlossen und auch durchdrungen werden, läßt uns ein Bild gewinnen von der Art und Weise, wie sich in diesen Augen wieder von neuem ein Glaskörper entwickelt hat.

Die Facettenaugen von *Limulus*.

Über ihre Lage wurde schon oben gesprochen. Die Kornea des Auges, die am Rande kontinuierlich in die Körpercuticula übergeht, läßt schon äußerlich eine Facettierung erkennen. Nach innen springen von der Kornea konische Zapfen vor, die die Linsen der einzelnen Facetten darstellen. An ihrer Bildung beteiligen sich alle drei Schichten der Cuticula, die innerste jedoch am stärksten. Die Epidermis, die die Cuticula ausscheidet, und der auch die Kornea ihre Entstehung verdankt, zieht sich auch im ausgebildeten Auge als ununterbrochene Schicht unter der Kornea hin. Zwischen den einzelnen Facetten behalten ihre Elemente die ursprüngliche Größe, gegen die Spitzen der einzelnen Zapfen (von Linsen kann man hier kaum sprechen) gewinnen sie an Höhe und erreichen schließlich eine Länge, die der der Ommata gleichkommt (vgl. Fig. 71). Das ganze Omma wird demnach von solchen Zellen durchzogen und seine Membran, die als postretinale Membran bezeichnet werden kann, entspricht der Basalmembran der Epidermis. In der Mitte eines jeden Ommas lassen diese Zellen einen Raum frei, der von der rhabdomtragenden Partie der Retinazellen eingenommen wird. Gleich über den Rhabdomen schließen sie jedoch wieder dicht zusammen, so daß die Retina von dem dioptrischen Apparat vollständig durch die distalen Enden der Epidermiszellen getrennt wird. Es bildet somit diese Zone der Epidermiszellen einen Glaskörper.

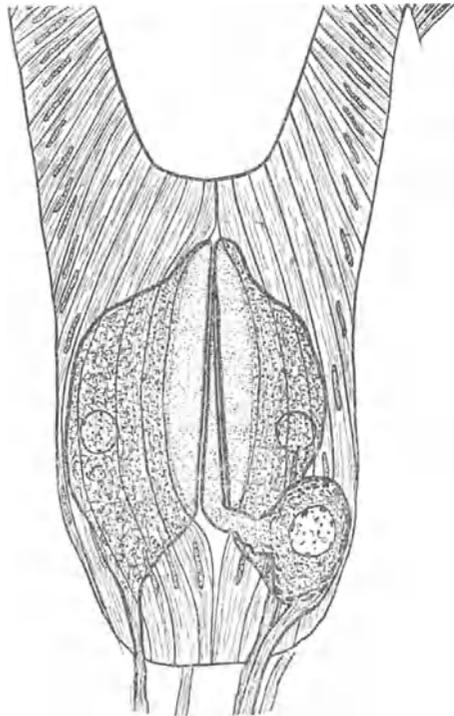


Fig. 71. Längsschnitt durch ein Omma aus dem Facettenauge von *Limulus*.

(Demoll.)

Die lichtrezipierenden Elemente sind von solcher Form und in solcher Weise radiär angeordnet, daß die Retinula eines Ommas einer geschälten Apfelsine gleicht, wie Grenacher schon recht treffend ausführte (Fig. 72). Proximal ziehen sich die Sehzellen in eine kräftige Nervenfasern aus; der der Längsachse des Ommas zugekehrte Teil trägt einen Stiftchensaum. Die Zahl der Retinulazellen schwankt zwischen

10 und 15, doch mögen dann und wann auch noch höhere oder niedere Werte gefunden werden. Auf Querschnitten läßt sich die Anzahl meist sicher bestimmen (Fig. 72). Innerhalb der Retinula zählt man in verschiedener Höhe immer gleichviel Zellen. Der rhabdomtragende Teil hebt sich von dem übrigen Zellkörper schon durch seine feineren Plasmagranulierungen ab. Pigment findet sich in diesem Abschnitt nie, doch reicht es mit scharfer Grenze bis zu dem Rhabdomende heran.

Verfolgt man eine Querschnittserie von dem distalen Ende des Rhabdoms an proximalwärts, so sieht man schon nach wenigen Schnitten in der Mitte des Sternes, der durch das Rhabdom gebildet wird, einen im Querschnitt runden Körper auftauchen, der langsam an Umfang

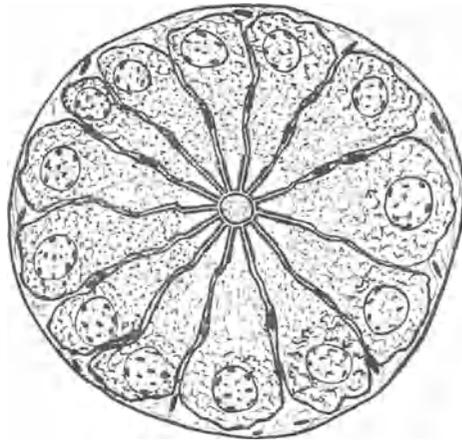


Fig. 72. Querschnitt durch ein Omma des Facettenauges von *Limulus*.

(Demoll.)

zunimmt, je mehr man sich von der Kornea entfernt. Bevor das Ende des Rhabdoms erreicht ist, beginnen zwei benachbarte Rhabdomere auseinander zu weichen und büßen dabei ihren Stiftchensaum ein. Sie gestatten einem armartigen Gebilde den Durchtritt, das die Verbindung des zentralen Rhabdomers mit einem außerhalb der übrigen Retinulazellen gelegenen Zellkörper herstellt. Ein günstiger Längsschnitt zeigt uns die eigentümliche, exzentrisch gelagerte Zelle mit ihrem runden Körper, mit der überaus kräftigen Nervenfasern, dem Halsteil und dem daran

ansitzenden pfriemförmigen Rhabdomer (Fig. 71). Diese Zelle trägt nie Pigment, auch nicht in ihrem Halsteil. Ihr Körper birgt eigentümliche peripher eingelagerte Granulationen.

Wenn auch mit dem Nerv einige Bindegewebszellen in die Ommata eindringen, so stellen sie doch sicher keinen wesentlichen Bestandteil derselben dar.

Unter dem Facettenauge und etwas nach hinten verlagert findet man einen Zellkomplex, der sich durch den Besitz von Zellen, die Rhabdome bilden und mit Nervenfasern in Verbindung stehen, als rudimentäres Auge dokumentiert. Er läßt drei verschiedene Elemente erkennen, die wir auch in den anderen Augenrudimenten von *Limulus* wiederfinden. Erstens in die Tiefe versenkte Epithelzellen, die das ganze Organ umschließen. Sie stehen durch einen Zellenstrang noch mit der Hypodermis in Verbindung. Weiter die schon erwähnten Retinazellen. Der Nerv, der zu diesen zieht, spaltet sich unter dem

Facettenauge von dessen Nerven ab. Und schließlich begegnet man hier eigentümlichen Füllzellen mit chromatinarmem Kern und einer Einlagerung eines in auffallendem Licht wunderbar blau leuchtenden Tapetum (Demoll).

Die Linsenaugen von *Limulus*.

Über die Lage dieser Organe siehe S. 115.

Fig. 73 gibt eine Übersicht über den Bau des ganzen Auges. An der Linse fällt auf, daß sie überaus stark eingeschnitten ist, so daß man vermuten könnte, daß ihre Weiterentwicklung schließlich zu ihrer Lösung von der Körpercuticula führt. Die punktierten Partien geben an, wie weit sich die Linse bei Färbung mit Wasserblau-Pikrinsäure blau färbt. Dies läßt eine mehr plasmatische, weiche Konstitution vermuten. Es verdient Erwähnung, daß diese Zone an dem Hals der Linse, d. h. da, wo sie an der Cuticula festsetzt, sehr weit einschneidet, da dies von neuem auf die Tendenz hinweist, eine freie Linse entstehen zu lassen (vgl. das auch auf S. 96 Gesagte).

Die Epidermis geht kontinuierlich in den Glaskörper über, dessen Zellen in der mittleren Zone die größte Länge erreichen.

Überraschend ist es, daß in der Nähe der Linse von der Epidermis zwei Zellstränge abgehen, die sich deutlich aus Epidermiszellen zusammensetzen und in die Tiefe dringen. Beide stellen sich natürlich nur auf einem Schnitt als Strang dar und sind in Wirklichkeit Gewebsplatten, von denen die eine sich zwischen Glaskörper und Retinazellen einschiebt, die andere eine postretinale Membran zelliger Natur bildet. Beide Schichten sind durch mehrere meist senkrecht verlaufende Gewebsbrücken miteinander verbunden, die von denselben Zellen wie die Schichten selbst gebildet werden. Auf diese Weise wird die ganze Retina in einzelne Bezirke eingeteilt, die insofern einen ungeordneten Eindruck machen als sie verschieden groß sind und in sich eine verschiedene Anzahl von Retinazellgruppen (= Retinulae) einschließen. Meist findet man in einem solchen Bezirk eine größere, gut geordnete Retinula und daneben noch eine oder mehrere kleinere, die aus wenigen Zellen bestehen. Je mehr man sich von den zentralen Partien des Auges entfernt, um so willkürlicher erscheint die Anordnung der Retinulaelemente.

Eine größere Retinula besteht aus etwa 6 bis 8 Zellen, die sich basal direkt in eine kräftige Nervenfasern fortsetzen. In ihrem ganzen Habitus, in der Größe der Kerne, Beschaffenheit des Plasmas, Ausdehnung und Struktur der Stiftchensäume gleichen sie vollständig den Retinazellen des Facettenauges. Auch die Verteilung des braunen Pigments im Zellkörper stimmt mit dem überein, was wir dort fanden, so daß hierauf nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Zwischen die Zellen einer Retinula schieben sich in wechselnder Menge Zellen, die der postretinalen oder präretinalen epidermoidalen Gewebsplatte entstammen.

Zu diesen zwei Zellarten, die wir bisher in der Retina kennen lernten, gesellt sich noch eine dritte Art, die uns von dem rudimentären Teil des Facettenauges her bekannt ist. Wir haben sie dort als Füllzellen bezeichnet und sie verdienen auch hier diesen Namen, wenn man sie nicht Tapetumzellen nennen will. Auch hier sind sie durch ihr schwammiges Aussehen, ihren chromatinarmen Kern und durch das graue, im auffallenden Licht schön hellblau leuchtende Tapetum unverkennbar charakterisiert. Ihre Verteilung zwischen und hinter den

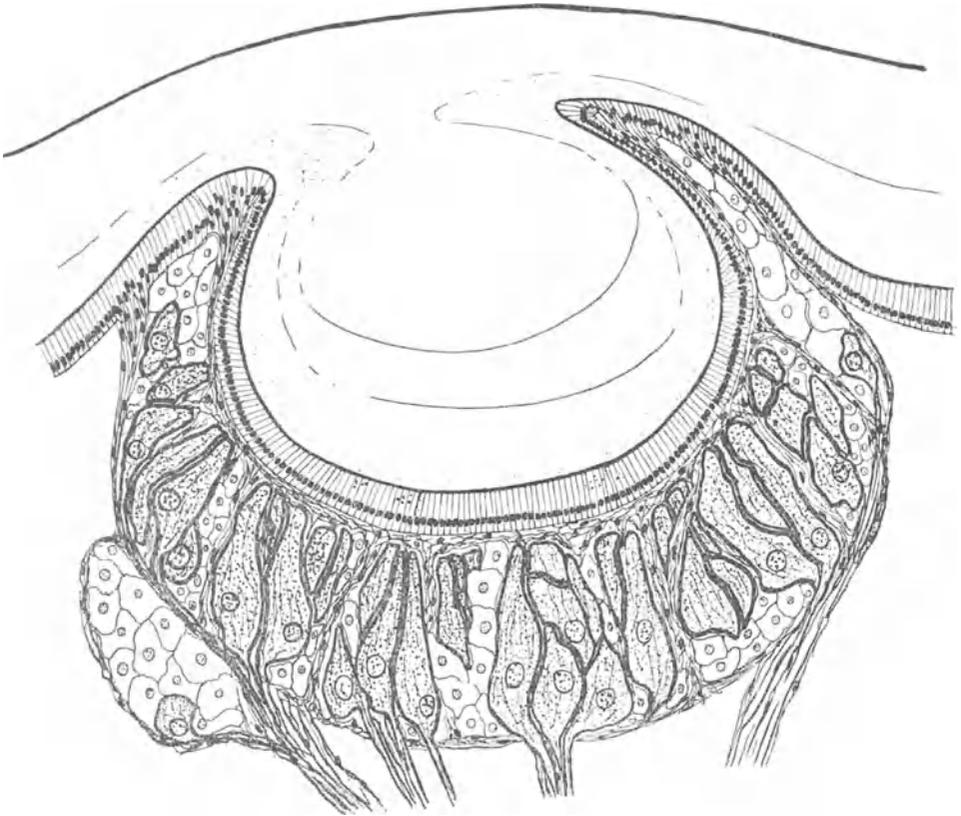


Fig. 73. Schnitt durch das Linsenaug von *Limulus*.
(Demoll.)

Retinazellen (in seltenen Fällen auch seitlich vor diesen) ersieht man aus der Fig. 73.

In den Randpartien des Auges häufen sich die Füllzellen immer mehr, bis schließlich die Retinazellen ganz verschwinden. Die Randpartien sind also funktionsunfähig. Da sie aber dennoch angelegt werden, so ist zu vermuten, daß ursprünglich die Retina sich weiter nach den Seiten hin ausgedehnt hat. Dies stimmt überein mit der oben auf-

geworfenen Vermutung, daß die Linse auf dem Wege ist, sich immer mehr von der Cuticula abzulösen. Denn je weiter dieser Prozeß fortschreitet, um so mehr werden die peripheren Retinabezirke dem Äquator der Linse nahe gerückt und damit funktionsunfähig werden müssen. Es ist ohne weiteres verständlich, daß die ganze Partie, die sich in Fig. 73 schon über den Linsenäquator hinausgeschoben hat, an der Bildrezeption nicht mehr teilnehmen kann, und es ist weiter leicht erkennbar, daß diese Bezirke in ihre unvorteilhafte Lage dadurch kommen mußten, daß sich die Linse mehr und mehr gegen die Retina vorschob.

Diese schon mehr oder weniger rudimentierten (d. h. hier an Retinazellen armen) Bezirke werden in einzelnen Portionen losgelöst und

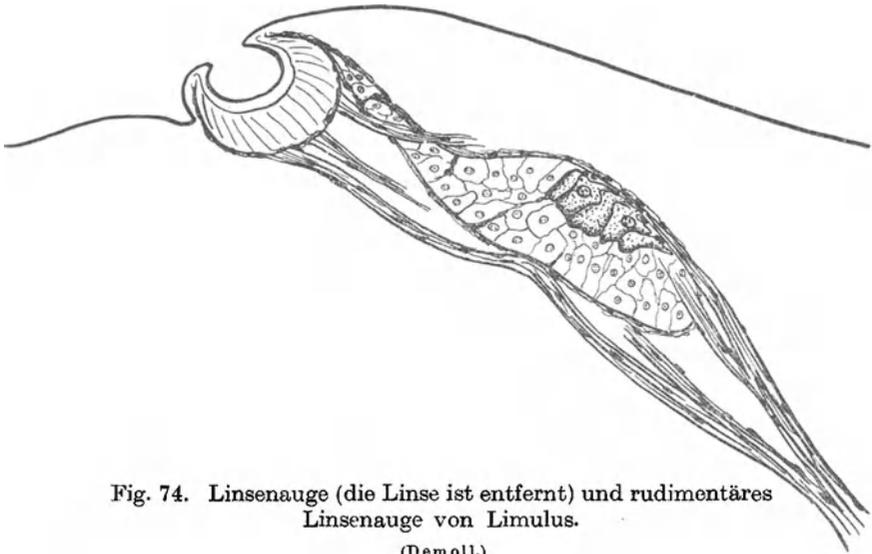


Fig. 74. Linsenauge (die Linse ist entfernt) und rudimentäres Linsenauge von Limulus.
(Demoll.)

wandern dem Nerven entlang in die Tiefe. Fast immer findet man solche Zellkomplexe auf der Wanderung (Fig. 73, links). Sie zeigen alle schon den Bau, den auch der Sammelort dieser einzeln abgelösten Retinateile aufweist. Dieser liegt in nächster Nähe der Augen an der Stelle, wo der für beide Augen gemeinsame Nerv sich in mehrere Äste spaltet, die sich dann rechts und links je einem Auge zuwenden (Fig. 74). In dieser vom Nerv gebildeten Gabel finden wir, meist etwas nach der einen Seite gerückt, den Sammelort der rudimentierten und von den beiden Augen abgespaltenen Retinabezirke. Auch hier wird noch, wie bei dem rudimentierten Teil des Facettenauges, der Kontakt mit dem Auge gewahrt. Der feinere Aufbau entspricht vollkommen dem des rudimentären Facettenauges; und wenn wir es mit dem Linsenauge vergleichen wollen, aus dem es hervorgegangen ist, so muß gesagt werden,

daß alle Elemente, die im Linsenauge vorkommen, sich auch hier wiederfinden. Die Hülle geht aus der postretinalen, epidermoidalen Schicht des Auges direkt hervor (Fig. 74). Sie schiebt kulissenartige Stränge in das Innere des Organs. Nicht immer findet man eine mediane Scheidewand, die das Organ in eine rechte und linke Hälfte teilt. Die Retinazellen sind spärlich vorhanden. Die Nervenfasern, die von ihnen ausgehen, lassen nicht vermuten, daß sie funktionsunfähig sein müssen. Die Stiftchensäume sind meist besser zu erkennen als bei den Retinazellen des Auges. Es macht den Eindruck, daß eine Lockerung des straffen Gefüges der Stiftchen hier bereits eingetreten ist, und daß aus diesem Grunde die einzelnen Stiftchen leichter zu unterscheiden sind.

Die Hauptmasse des Organs wird von den Füllzellen gebildet, die in bezug auf Form, Struktur und Pigmentierung vollkommen mit den Füllzellen des Linsenauges und mit denen des rudimentären Facettenauges übereinstimmen.

Der Bau des Linsenauges und der des Facettenauges und seines Rudimentes fordert zu einem Vergleich dieser beiden Organe heraus. Man hat bis jetzt nie daran gedacht, daß diese beiden Augen in irgendeiner näheren Beziehung miteinander stehen könnten. Ich selbst hatte auch nie die Möglichkeit erwogen und erst als sich im Verlauf der Untersuchung immer von neuem Gemeinsames beider Organe ergab, konnte ich mich dazu entschließen, eine nahe Verwandtschaft beider ernstlich in Erwägung zu ziehen.

Charakteristisch für das Facettenauge ist, daß es vollständig innerhalb der Epidermis liegt, derart, daß die Zellen der Epidermis die Retinulae umscheiden und außerdem noch zwischen diese eindringen. Ähnliches gilt auch für das Linsenauge. Bei keinem Tiere kennen wir ein Auge, das einen epidermoidalen Glaskörper hat und bei dem außerdem die Retina allseits von einer Gewebsschicht umhüllt wird, die sich aus in die Tiefe versenkten Epidermiszellen zusammensetzt. Versuchen wir uns die Entstehung dieser eigentümlichen Verhältnisse zu erklären, so müssen wir annehmen, daß ursprünglich die Retina ganz in den Verband der Epidermiszellen aufgenommen war, so wie wir es jetzt noch bei dem Facettenauge finden. Nehmen wir ein einzelnes Omma dieses Auges und stellen uns vor, daß die mittleren Epidermiszellen, d. h. diejenigen, die zwischen den Sinneszellen sich hindurchschieben, sich verkürzen und daß nur noch dasjenige Ende von ihnen erhalten bleibt, das distal über die Retinula hinausragt und das wir oben seiner Funktion nach als Glaskörper bezeichnet haben, so würde auf diese Weise ein frei über die Retinula hinwegziehender Glaskörper entstanden sein. Die seitliche Umhüllung der Retina durch Epidermiszellen bleibt bestehen. Sie ändert sich nur insofern, als mit der Größenzunahme des Auges die Länge der Epidermiszellen nicht mehr genügt, um den Augenbecher zu umfassen. Es müssen sich mehrere hintereinander schieben und so aus dem geschlossenen Gefüge der Epidermis heraustrreten. Auf diese Weise muß wohl die Entwicklung des Linsenauges

erfolgt sein. Damit soll nicht gesagt werden, daß es eine Abspaltung des Facettenauges darstellt. Aber daß es ein Stadium durchlaufen hat, das dem entspricht, auf welchem das einzelne Omma des Facettenauges jetzt steht, scheint mir notwendig aus dem Bau dieses Organs hervorzugehen.

Die Retinazellen beider Augentypen stimmen in Form, Struktur und Art der Innervierung vollständig miteinander überein. Der Umstand, daß auch in dem Linsenauge der Nerv direkt, also proximal in die Zelle eintritt, gewinnt besondere Bedeutung, insofern als damit jede Brücke, die zu dem Hauptauge der Skorpione führen könnte, abgebrochen wird. Denn dort werden die Retinazellen, wie wir noch erfahren werden, von dem kornealen Ende her innerviert.

Die Tapetumzellen des Linsenauges sucht man zwar in dem Facettenauge selbst vergeblich. Doch finden sich vollkommen identische Zellen in dem rudimentierten Teil des Facettenauges. Es ist seltsam und entwicklungsgeschichtlich nicht zu erklären, wie es kommt, daß diese Zellgattung sich nicht auch in dem Facettenauge selbst findet. Denn bei dem einfachen Bau desselben läßt sich doch kaum annehmen, daß es ehemals auch Tapetumzellen besessen habe, diese aber später wieder verschwunden seien. Wie dem auch sei, für uns ist wichtig, daß diese Zellenart in einem Organ vorkommt, das sich von dem Facettenauge abgespalten hat und mit diesem noch in direktem Konnex steht. Es muß dies von neuem für uns ein Fingerzeig sein, daß diese beiden Augentypen einen gemeinsamen Ursprung haben.

Wir sagten oben schon, daß wohl nicht anzunehmen ist, daß das Linsenauge eine Abspaltung des Facettenauges darstellt. Das Fehlen der für die Retinula des Facettenauges typischen exzentrischen Zelle im Linsenauge soll nicht als Grund hierfür angeführt werden. Es scheint mir eine Umbildung eines Facettenauges vom Appositionstypus in ein Linsenauge nicht gut möglich zu sein. (Die eigentümliche Aufspaltung der Nerven [s. unten] muß allerdings in diesem speziellen Fall doch daran denken lassen.) Auch hier wird es sich wohl darum handeln, daß ursprünglich eine größere Anzahl einzelner Augen vorhanden waren, von denen (bei Milieuwechsel) ein Teil sich zu einem Facettenauge zusammenschloß, andere aber ihren Charakter als Einzelauge bewahrten.

Ventrales Augenrudiment von *Limulus*.

Zu den beiden mit den Augen noch in Beziehung stehenden Rudimenten gesellt sich noch ein drittes, das sich ebenfalls durch die Rhabdombildung der mit einem Nerven verbundenen Zellen als ehemaliges Lichtsinnesorgan kennzeichnet. Es liegt vor der Mundöffnung an der ventralen Seite des Cephalothorax. Da wo es an die Cuticula herantritt, ist diese dünn und wenig pigmentiert, so daß die Stelle schon äußerlich als blasser Hof beiderseits der Medianebene erkannt werden kann. Der

Nerv, der dieses Rudiment verläßt, tritt ventral in das Gehirn ein und zieht dann steil nach oben, um in das dritte Ganglion des Facettenaugennerven einzustrahlen. Dies läßt in dem Rudiment eine Abspaltung

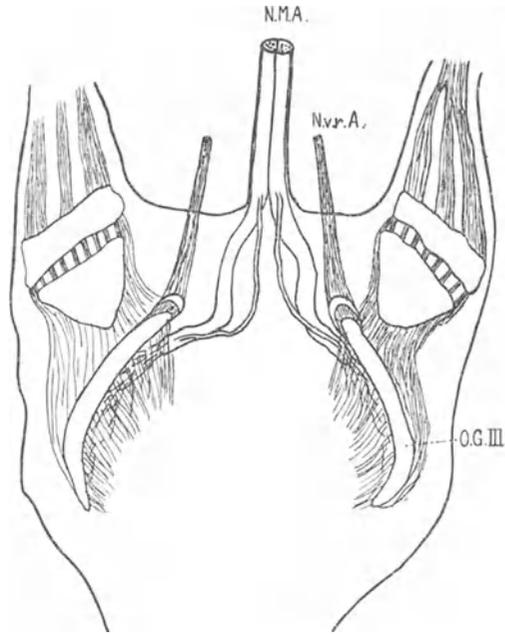


Fig. 75. Optischer Frontalschnitt durch das Gehirn von *Limulus*, von oben gesehen.

N.M.A. Nerven der beiden Linsenaugen; *N.v.r.A.* Nerv des ventralen rudimentären Auges; *O.G. III.* drittes Ganglion opticum. Zu beiden Seiten strahlt von vorn der Nerv des Facettenauges ein. (Demoll.)

vom Facettenauge vermuten (Fig. 75, *N.v.r.A.*).

Wir schließen hier die Besprechung des Verlaufs der Nerven der Facetten- und der Linsenaugen an. In den Nerv des Facettenauges sind drei Ganglien eingelagert. Die beiderseitigen Nerven der Linsenaugen ziehen zu einem Stamm vereinigt in das Gehirn ein (vgl. Fig. 75, *N.M.A.*). In dem Augenblick aber, in dem sie das Gehirn erreichen, spalten sie sich wieder auf, und zwar einmal in einen rechten und einen linken Ast; außerdem aber gibt jeder dieser beiden Äste einen kleinen Zweig ab, der sich zunächst etwas mehr dorsal hält, später aber sich wieder mit dem Hauptstamm vereinigt. Der vereinigte

Nerv löst sich medial von dem Ganglion opticum III in einzelne Fasern auf, die sich bald unter den aus dem Ganglion ausstrahlenden Fasern verlieren¹⁾.

Die inversen Augen der Spinnen.

Wir wenden uns zu dem zweiten Teil unseres phylogenetischen Stammbaumes, zur Entwicklung der inversen Augen.

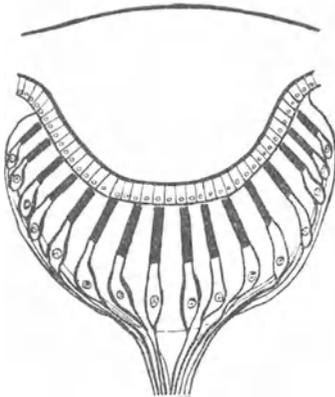
²⁾ „Wir dürfen annehmen, daß sie erst entstanden sind, nachdem sich von dem Hauptstamm die Akarinen, Solifugen und Phalangiden

¹⁾ Es sei darauf hingewiesen, daß die Beziehungen der Nerven der Facettenaugen mit denen der Linsenaugen außerordentlich an die Beziehungen erinnern, die zwischen dem Nerven des Facettenauges und des Ommas bei Insekten bestehen (Demoll und Scheuring, 1912, S. 619).

²⁾ Mit geringen Änderungen wörtlich entnommen der Originalarbeit über die Spinnenaugen in: „Das *Limulus*problem“ von Versluys und Demoll.

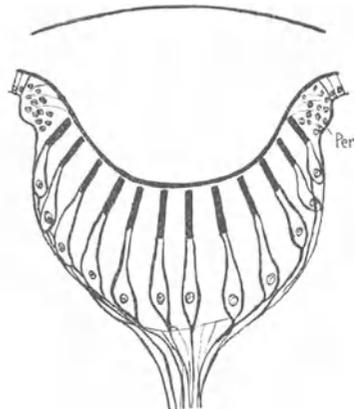
abgespalten haben. Ausschlaggebend für die Entstehung und für alle weiteren Umbildungen des inversen Augentypus ist das Tapetum. Über die Art und Weise, wie aus dem eversen Auge das inverse hervorging, wollen wir uns nicht allzulange verbreiten, da es sich doch nur darum handeln kann, zu zeigen, daß eine solche Umwandlung vorstellbar ist. In Fig. 76a ist das ursprüngliche Spinnenaugewiedergegeben, das sehr wohl mit dem oben zuletzt besprochenen Myriapodenaugewiedergegeben werden darf. Aus ihm entsteht das glaskörperlose Auge der Skorpione einerseits (*b*) und das inverse Auge andererseits. Fig. 76c soll den ersten Schritt hierzu andeuten. Die Umbildung kann an einer Seite des Auges eingesetzt haben, so wie wir auch heute noch bei den Spinnenformen finden (*Epeira* — hintere Mittelaugen), wo ein Auge aus zwei verschieden gebauten Teilen besteht, von denen der eine deutlich als der höher entwickelte, also später entstandene bezeichnet werden kann. Ebenso mag auch ein Tapetum sich erst nur in einem Teile des Auges entwickelt haben, z. B. in dem Teile, der nach unten sah, und der daher im allgemeinen auf weniger gut beleuchtete Gegenstände gerichtet war. — Ich erinnere daran, daß bei Wirbeltieren vielfach eine derartige lokale Ausbildung des Tapetum bekannt ist. — Wie die Fig. 76c zu Fig. 76d überführt, braucht nicht erläutert zu werden. Damit haben wir den ursprünglichen Typus des inversen Auges“, bei dem die ganze Retina eine Umstülpung erfahren hat. In Fig. 77 ist dieser Vorgang nochmals veranschaulicht. Er kann uns erklären, wie es kommt, daß bei den primitiveren Nebenaugen der Spinnen (Netzspinnen) ein asymmetrischer, nur von der einen Seite her sich zwischen Linse und Retina vorschiebender Glaskörper entstehen konnte (Fig. 79b). Jedenfalls stand die Entstehung eines Tapetum mit der Inversion der Retinazellen in direktem Zusammenhang, da nur so die vorteilhafte Stellung der Rhabdome direkt auf dem Tapetum erreicht wurden. „Wir finden den primitiven Typus des inversen Auges unverändert bei den Pseudoskorpioniden, und zwar kommt hier dieser Typus ausschließlich vor; und ferner finden wir ihn bei den Pedipalpen, dort aber in Gesellschaft mit einer höheren Entwicklungsstufe dieses Auges“ (s. den Stammbaum Fig. 78), die ihn bei den Skorpioniden vollständig verdrängt. „Auf dem Stammbaum ist nach Abzweigung der Pseudoskorpioniden der Hauptast in zwei Parallele aufgespalten, von denen diejenige, die die direkte Fortsetzung des ungeteilten Astes darstellt, für das primitive inverse Auge gilt. Sie findet bei den Pedipalpen ihr Ende.

Der neue Typus stellt wieder einen wesentlichen Fortschritt dar. Er kommt dadurch zustande, daß das Tapetum sich in einzelne Teile aufteilt, die durch Brücken miteinander verbunden bleiben; oder diese Aufteilung führt schließlich so weit, daß ein rostartiges Tapetum zustande kommt (Fig. 76e). Jetzt kann der Nerv den direkten Weg zu den Retinazellen nehmen. Diesen neuen Typus finden wir in den Seitenaugen der Araneiden, und zwar noch stark in Umbildung begriffen, wie der Hinweis auf *Epeira* (s. oben) lehrt.



a. Urtypus des Spinnenauges.

Er ist erhalten bei den Akarinen, Solifugen und Phalangiden.



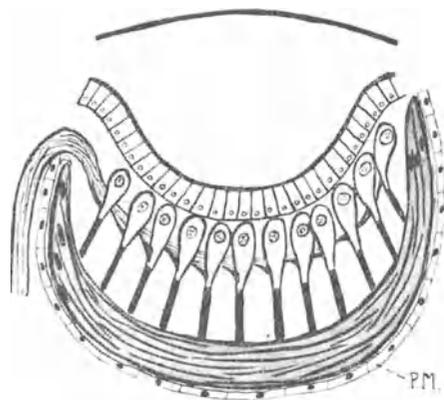
b. Seitenauge der Skorpioniden.

Es ist aus dem Urtypus durch Verlust des Glaskörpers entstanden, der sich nur noch vor der Häutung zu entwickeln scheint, und in der übrigen Zeit die sog. Perineuralzellen (*Per*) bildet.



c. Entstehung des inversen Auges aus dem eversen durch Auftreten eines Tapetum.

Es scheint nicht unberechtigt zunächst eine locale Ausbildung des Tapetum anzunehmen. Mit der Ausdehnung desselben geht dieser Typus in den unter d dargestellten über.



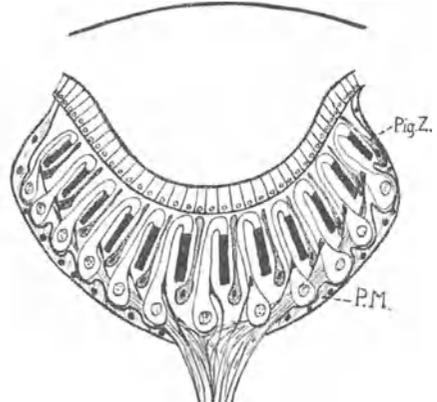
d. Typus der Augen der Pseudoskorpioniden und der Seitenaugen der Pedipalpen.

Dieser Typus hat dem eversen Auge gegenüber den Vorteil größerer Lichtstärke, die durch das Tapetum bedingt ist. Es haftet ihm aber der Nachteil an, daß die stets aus dichtem und daher wenig durchsichtigem Protoplasma gebildeten Retinazellen den Rhabdomen vorgelagert sind. Dies führt zu einer weiteren Umbildung in zwei verschiedenen Richtungen (*e u. f*).



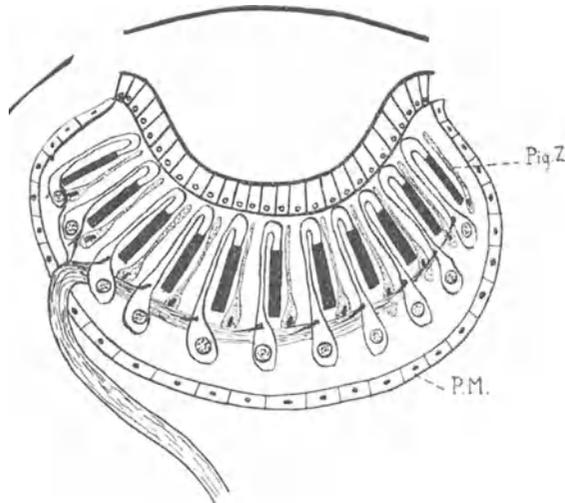
e. Typus der Seitenaugen der Araneiden.

Das Tapetum hat sich in einzelne Brücken aufgelöst, denen die Rhabdome aufsitzen. Die Nervenfasern können durch die Lücken direkt die Retinazellen aufsuchen. Der kernhaltige Teil der Retinazellen ist vollständig aus dem Bereich der Rhabdome entfernt.



g. Typus der Augen der Skorpioniden.

Der Eintritt des Hauptnerven verschiebt sich mehr nach der Symmetrieachse des Auges. Die schon bei den Pedipalpen vorhandenen Pigmentzellen übernehmen hier zugleich die Funktion eines Tapetum (*Pig.Z.*).



f. Typus der Hauptaugen der Pedipalpen.

Nicht nur der Nerv, sondern auch der kernhaltige Teil der Retinazellen schiebt sich durch die Tapetumlücken hindurch. Dadurch müssen die Brücken desselben so schmal werden, daß sie schließlich ihre Bedeutung einbüßen und das Tapetum wieder ganz verschwindet.

denen Augentypen der Arachnoideen.

Es ist zu beachten, daß auch bei dieser Umbildung das Tapetum die entscheidende Rolle gespielt hat. Dabei darf nicht übersehen werden, daß in diesem neuen Typus das Tapetum ganz beträchtlich an Tiefendimension eingebüßt hat“ (bei *Salticus* ist es bereits wieder vollständig verschwunden). Und diese rückschreitende Entwicklung des Tapetum hält auch noch weiter an (Fig. 76f). Es verschwindet wieder ganz und es entsteht auf diese Weise nicht nur Raum zwischen den Rhabdomen für die Nervenfasern, sondern auch für den ganzen Zellkörper.

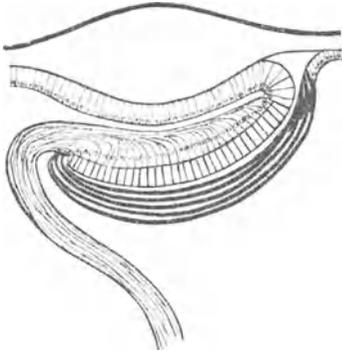


Fig. 77. Schema, dessen Erläuterung im Text zu finden ist.

Dies führt zu dem eigentümlichen Typus, den wir bei den Pedipalpen (siehe Stammbaum) und bei den Skorpioniden verwirklicht finden. Bei den Skorpionen scheint nachträglich wieder ein Bedürfnis nach einer reflektierenden Substanz entstanden zu sein, dem in diesem Falle dadurch nachgekommen wurde, daß das Pigment der Pigmentzellen eine hellere Farbe angenommen hat und so als Tapetum zu wirken vermag, wenn es sich in Dunkelstellung befindet. Ich habe, um dies anzudeuten, auf dem Stammbaum die Pigmentzellen des Skorpionenauges berücksichtigt und ihnen die Schattierung des Tapetum gegeben, wobei nicht vergessen werden darf, daß diese beiden Gebilde anatomisch nichts miteinander gemeinsam haben. Wie der Typus des inversen Auges bei den Gigantostriken unter dem Einfluß des neuen Milieus schließlich wieder verschwinden mußte, haben wir oben bereits besprochen.

Diese phylogenetische Betrachtung hat uns bereits an der Hand der beigegebenen Abbildungen das Wesentliche von dem Bauplan der inversen Spinnenaugen erkennen lassen. Wir haben damit nur noch nötig auf einige Besonderheiten einzugehen.

Diese phylogenetische Betrachtung hat uns bereits an der Hand der beigegebenen Abbildungen das Wesentliche von dem Bauplan der inversen Spinnenaugen erkennen lassen. Wir haben damit nur noch nötig auf einige Besonderheiten einzugehen.

Die Augen der Pseudoskorpioniden.

Diese Tiere sind entweder ganz blind oder sie besitzen ein oder zwei Paare von inversen Augen, die eine mehr oder weniger fortgeschrittene Rückbildung zeigen. Im übrigen entspricht ihr Bauplan vollständig dem der Seitenaugen der Pedipalpen. Die Linse ist oft nur angedeutet, die Retina besteht selbst bei dem relativ hoch entwickelten Auge von *Obisium* nur aus etwa 20 Zellen. Während bei dieser Gattung das Tapetum noch kräftig entwickelt ist, fehlt es bei anderen schon vollständig. An eine Bildrezeption kann bei keiner dieser Formen mehr gedacht werden.

Die inversen Augen (Nebenaugen) der Araneiden.

Die Nebenaugen stehen gewöhnlich zu sechs mit den Hauptaugen in zwei oder drei Reihen angeordnet. Ausnahmen in der Zahl finden wir bei den Dysderiden. Neben vollständig blinden Formen haben wir hier solche, die nur vier Nebenaugen und zwei Hauptaugen besitzen (*Segestria*), während andere (*Dysdera*) zwar auch wie diese sechs Augen aufweisen. Doch bestehen diese nur aus Nebenaugen.

Die Nebenaugen der Araneiden stehen nicht alle auf derselben Entwicklungsstufe. Auch hier finden wir bei den Netzspinnen Umbildungen im Gange, deren Vollendung zu den höher stehenden Augen der freilebenden Spinnen führt. Der kernhaltige Teil der Retinazellen ist noch

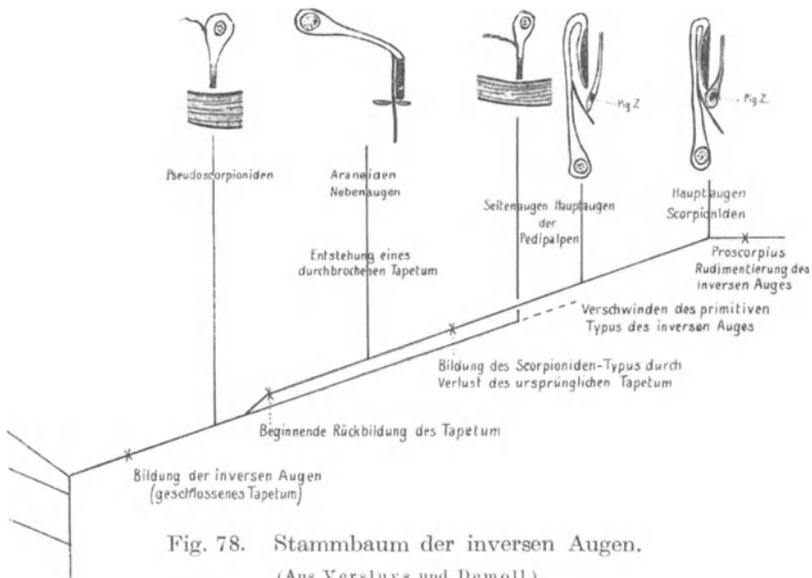


Fig. 78. Stammbaum der inversen Augen.

(Aus Versluys und Demoll.)

nicht vollständig zur Seite gedrängt (Fig. 79, *rzk*), wie dies bei Lauf- und Sprungspinnen der Fall ist, wo er nur noch durch einen fadenartigen Stiel mit dem Rhabdom verbunden ist (Fig. 81, *RZK*). Das geschlossene Tapetum (Fig. 79A, *tap*) hat sich durch einen längsverlaufenden Spalt in zwei gleiche Hälften geteilt. Durch diesen Spalt treten alle Nervenfasern zu einzelnen Bündeln geordnet ein. Zwischen diesen Bündeln ziehen Tapetumbrücken, die die beiden Hälften zusammenhalten und auf denen die Rhabdome stehen. Die Rhabdome, die Stiftchensäume erkennen lassen, haben die Gestalt von herzförmigen Platten, die in einer Reihe hintereinander stehen (man vergleiche die beiden Längsschnitte Fig. 79A und B, die in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen durch dasselbe Auge geführt sind). Bei den Lauf- und Sprungspinnen hat eine weitere Auflösung des Tapetum bereits stattgefunden.

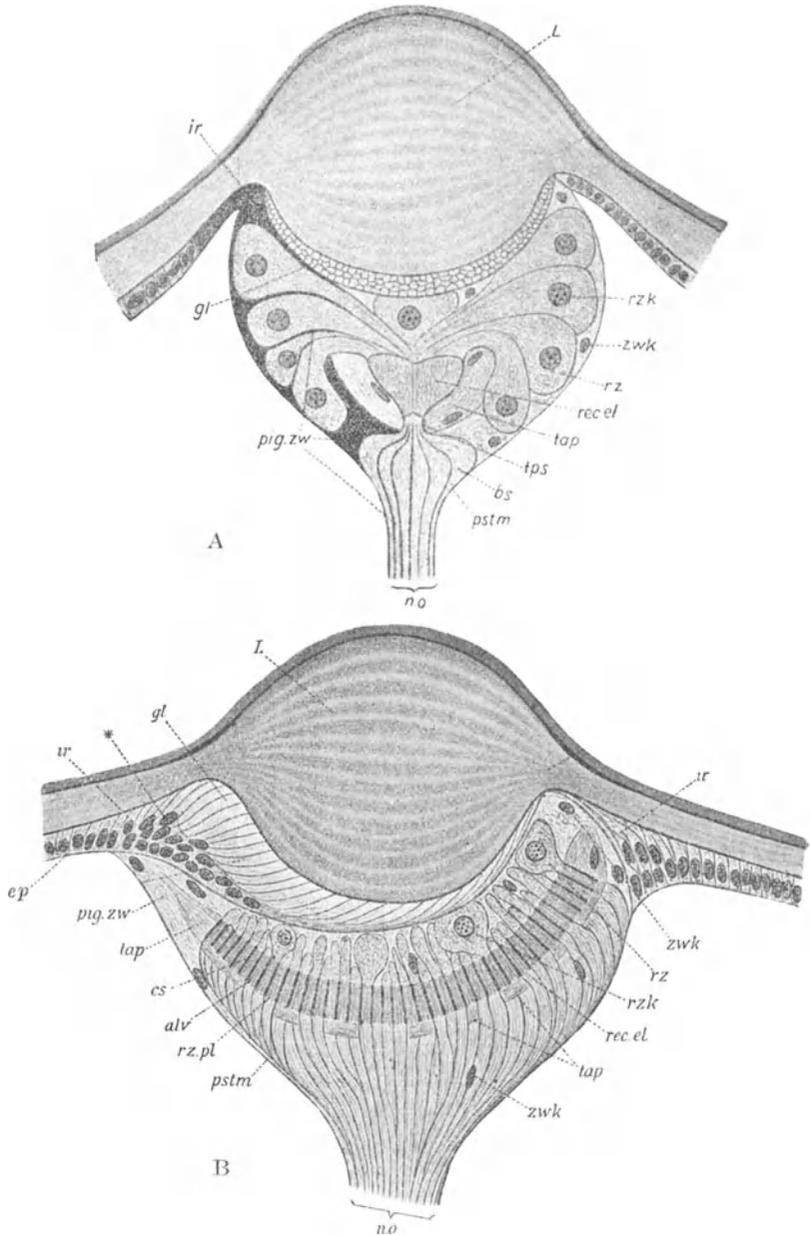


Fig. 79. *Tegeneria domestica*. A frontaler und B sagittaler Längsschnitt durch ein Nebenauge der zweiten Augenreihe.

L Linse; *gl* Glaskörperzellen; *ir* Iris; * Grenze zwischen beiden; *pig.zw* pigmentiertes Zwischengewebe; *rz* Sehzellen; *rzk* deren Kerne; *rec.el* reizierende Elemente = Rhabdomplatten; *tap* Tapetum; *ps* Tapetumspalt; *bs* Basalteil der Retinazellen; *nm* Hüllmembran des Nervus opticus (*no*); *pstm* posterior-retinale Membran; *zwk* Kern des Zwischengewebes; *hy* Epidermis; *rzpl* Plasma der Retinazellen; *cs* Cuticularsaum; A zur Hälfte und B ganz entpigmentiert. (Widmann.)

Statt des einen durch Brücken unterbrochenen Spaltes findet man hier deren eine große Zahl, so daß das Tapetum einem gleichmäßig durchlöcherten Rost verglichen werden kann. (Diesem „rostförmigen“ Tapetum stellt man das erstbesprochene als „trichterförmiges“ gegenüber.) Die Nerven können jetzt ungezwungen direkt zu den Rhabdomen ziehen, und dadurch, daß die Rhabdome nicht nach einem einzigen Spalt hin Richtung nehmen müssen, können sie

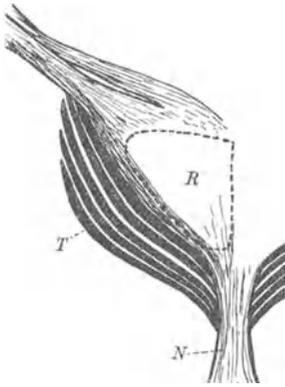


Fig. 80. Schnitt durch eine Rhabdomplatte von *Tegeneria domestica*.

R Rhabdomplatte; T Tapetum; N Nerv.
(Demoll.)

ihre einreihige Anordnung aufgeben und erscheinen jetzt wieder in (Doppel-) Stäbchenform in größerer Anzahl. Auf jedem Tapetumstreifen steht eine doppelte Reihe von rezipierenden Elementen. In dem Schema (Fig. 78) ist die Art der Innervierung angegeben. Ich konnte mich überzeugen, daß der Nerv nicht direkt, also in das proximale Ende des Rhabdoms, eindringt, sondern

daß er erst an diesem entlang zieht, um sich in den Teil, der das Rhabdom mit dem Körper der Zelle verbindet, einzusenken. Bei den Augen der

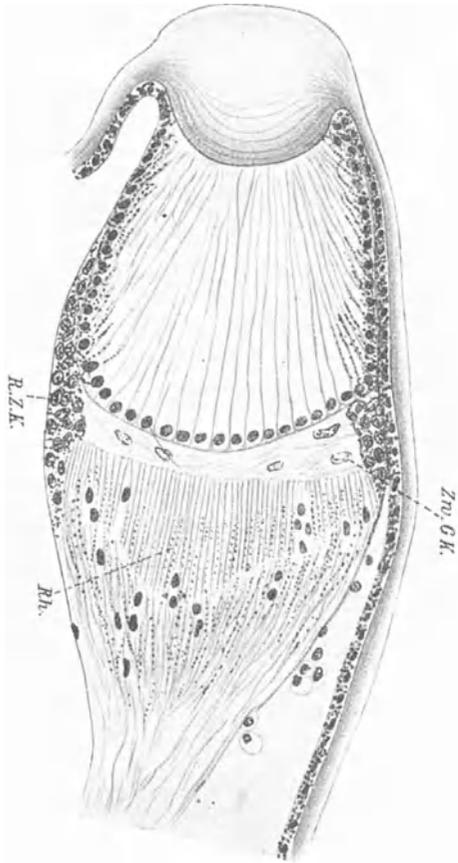


Fig. 81. Längsschnitt durch das vordere Nebenaugen von *Salticus scenicus*.

Die Glaskörperzellen sind außerordentlich lang. In der Retina findet man nur Kerne der Pigmentzellen. Der den Kern enthaltende Teil der Retinazellen ist vor der Rhabdomregion (Rh) zwischen dieser und dem Glaskörper zur Seite geschlagen, so daß auf diese Weise alle Kerne in einen äquatorial das Auge umziehenden Gürtel zu liegen kommen (RZK). Zwischen den nach dieser Zone hinziehenden schmalen Halsteilen der Sehzellen finden sich einzelne Kerne, die einem spärlich entwickelten Zwischengewebe (ZwGK) angehören. (Scheuring.)

Netzspinnen ziehen die Nervenfasern nicht nur zwischen den Rhabdomen hindurch, sondern zum Teil auch an dem Rand derselben entlang, nach dem Halsteil der Zellen hin (Fig. 80). Sehr dünne Schnitte ließen mich erkennen, daß immer eine größere Anzahl von Zellen an der Bildung einer Rhabdomplatte beteiligt sind. Die Retinazellen der Nebenaugen sind stets pigmentfrei.

Statt der Pigmentzellen findet man in diesen Augen ein besonders vor den Rhabdomen kräftig entwickeltes, kernarmes, syncytiales Gewebe, das hier als Zwischengewebe bezeichnet wird. Es enthält ein braunes Pigment (Fig. 79, *pig. zw.*). Nur bei den freilebenden Spinnen werden die Rhabdome von ihm vollständig isoliert. Immer aber umschließt es den Körper der Sinneszellen. Einzelne Kerne, die vor den Rhabdomen liegen, gehören diesem Gewebe an.

Die hinteren Mittelaugen der Epeiriden zeigen in zwei voneinander scharf getrennten Bezirken den Typus der Netz- und den der Lauf- und Sprungspinnen. Neben dem trichterförmigen Tapetum tritt hier auch schon ein rostförmiges auf.

Der Glaskörper wurde bisher nur bei der phylogenetischen Betrachtung erwähnt. Es wurde dort hervorgehoben, daß er bei den Netzspinnen asymmetrisch ist. Wir fügen hier noch hinzu, daß er bei den freilebenden Spinnen eine bedeutende Höhe erreicht (Fig. 81), so daß seine am Rande gelegenen Zellen wie in den Hauptaugen der Salticiden oft an der Bildung der Augenhülle teilnehmen, die nach hinten von einer postretinalen Membran fortgesetzt wird. Die Bedeutung der Verlängerung des Retinaabstandes von der Linse, die durch diese Ausdehnung der Glaskörper erzielt wird, wurde bei Besprechung der Hauptaugen der Salticiden ausführlich dargetan. Was dort gesagt wurde, gilt auch hier.

Die präretinale Membran bietet dieselben Verhältnisse wie bei allen übrigen Arachnoideen.

Die Seitenaugen der Pedipalpen.

Sie können hier kurz abgehandelt werden. In ihnen hat sich das inverse Auge noch in seiner Ursprünglichkeit erhalten (Fig. 78 und 76d).

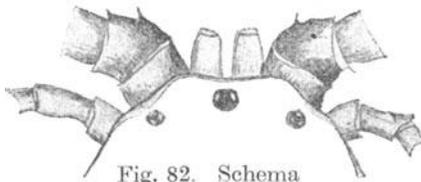


Fig. 82. Schema
der Augenstellung der Amblypygii
nach *Tarantula margine maculata*.
(Scheuring.)

Sie sitzen meist zu dreien auf jeder Seite (bei *Mastigoproctus giganteus* und *Hypoctonus rangunensis* findet man die jedenfalls ursprünglichere Zahl 5) nahe dem lateralen Rand des Cephalothorax (Uropygii) oder mehr oben auf dem Panzer, der Mittellinie genähert (Fig. 82) (Amblypygii). Die Rhabdome sind röhrenförmig und lassen Stiftchensäume erkennen.

Der Nerv tritt zwischen ihnen und dem kerntragenden Teil an die Retinazellen heran. Pigmentzellen fehlen. Nach außen von dem Tapetum liegt eine kräftig entwickelte zellige Postretina.

Die Hauptaugen der Pedipalpen.

Sie stehen immer zu zweien auf einer medianen Erhebung oben auf dem Cephalothorax, ziemlich weit nach vorn gerückt (Fig. 82). Wie das Schema (Fig. 76f) lehrt, gleichen sie außerordentlich den Hauptaugen der Skorpioniden. Beide haben das Tapetum verloren. Bei den Pedipalpen wird die Stelle, wo das Tapetum lag, durch eine große Blutlakuue ausgefüllt, die die zellige Postretina von der Retina nach wie vor trennt. Bei den weiter entwickelten Augen der Skorpioniden haben die Zellen der Postretina Kontakt gewonnen mit den Zellen der Retina.

Im einzelnen verdient noch erwähnt zu werden, daß die Glaskörperzellen sich recht verschieden verhalten können. Während sie bei Titanodamon sich so stark verlängert haben, daß die cuticulare Linse dadurch vollständig verdrängt wurde, und die Cuticula sich hier nur noch ohne nennenswerte Verdickung über den vorspringenden Glaskörper hinüberwölbt, sind bei anderen wieder die Glaskörperzellen außerordentlich nieder. Hier gehen sie ohne Grenze in die hyalin aussehende innerste Lamelle der cuticularen Linse über. Die Sinneszellen sind pigmentfrei. Zwischen sie schieben sich Pigmentzellen deren Gestalt und Lage aus dem Schema ersehen werden kann. Ihr Pigment ist in durchfallendem und auffallendem Licht braun. Die Sehzellen gruppieren sich zu mehreren und bilden bei den Amblypygii drei (selten vier bis fünf) und bei den Uropygii zwei- bis achtstrahlige Rhabdome, die Stiftchensäume erkennen lassen. Der Nerv tritt von hinten oben in das Auge ein, wie wenn noch ein Tapetum vorhanden wäre, das ihm den direkten Weg verlegt, und zieht unter den Rhabdomen hin. Die Art der Innervierung ist aus dem Schema zu ersehen. Dazu muß bemerkt werden: Es ist nur bei den Hauptaugen der Skorpioniden gelungen, durch Mazerationspräparate nachzuweisen, daß der Zellkörper in der eingezeichneten Weise gegen seinen rhabdomtragenden Teil abgeknickt ist. Es mag sein, daß das alte Spiritusmaterial, das Scheuring zur Verfügung stand, die Schuld an dem negativen Ergebnis trug. Wie dem auch sei, ich glaube nicht, daß bei eingehender Berücksichtigung aller uns vor Augen stehenden Entwicklungsstufen dieses Augentypus daran gezweifelt werden darf, daß auch hier ein ursprünglicher Zusammenhang zwischen dem rhabdombildenden Teil und dem kernhaltigen nur distal stattgefunden hat.

Bei manchen Formen schließen die Retinazellen Phaosphären ein.

Die Hauptaugen der Skorpioniden.

Sie stellen in der phylogenetischen Reihe der inversen Augen das Endglied dar. Sie schließen sich sehr eng an die Hauptaugen der Pedipalpen an, bei deren Besprechung die Hauptunterschiede beider Augen schon Erwähnung fanden. Fassen wir sie kurz zusammen. Bei den

Skorpioniden verschwindet die Blutlakune, die die Postretina von der Retina trennt, und die Postretinazellen dringen mit ihren verzweigten Fortsätzen zwischen die Sehzellen ein. Sie bilden ein Syncytium (Fig. 76 und 83, *PR*) und sind mit einem stark reflektierenden, gelbroten Pigment dicht beladen. Auch das Pigment der Pigmentzellen (Fig. 83, *PgZ* und *PgZK*) hat denselben Charakter erhalten und vermag daher nicht nur als Lichtschirm, sondern auch als Tapetum zu wirken.

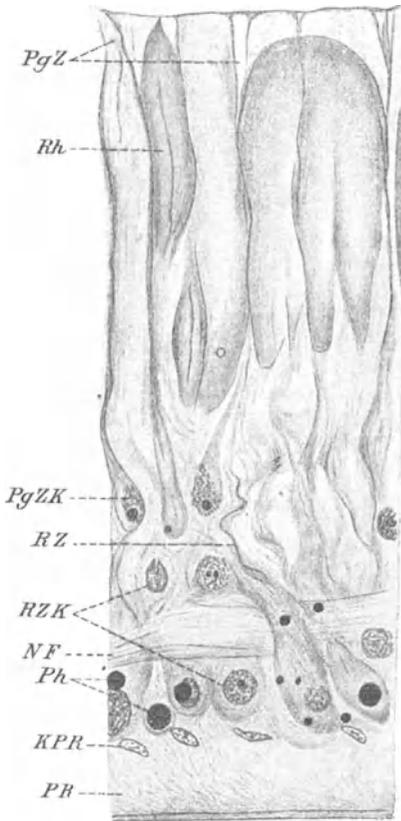


Fig. 83. Teil eines Längsschnittes durch das Hauptauge von *Scorpio rosellii*, der ein Stück der Retina und der Postretina darstellt.

RZ Sehzellen; *RZK* Kerne derselben; *Rh* Rhabdome; *PgZ* Pigmentzellen; *PgZK* Kerne derselben; *NF* Nervenfasern; *Ph* Phaosomen; *PR* Postretina; *KPR* Kerne derselben. (Scheuring.)

Schließlich findet man auch in den Sehzellen der Skorpioniden dieses Pigment in geringen Massen eingelagert. In der Rhabdombildung (*Rh*) ist ein wesentlicher Fortschritt gegenüber den Pedipalpen insofern zu verzeichnen, als sie einen geordneteren Charakter gewonnen hat; es treten stets fünf Zellen zusammen, um ein Rhabdom entstehen zu lassen. Nur im distalen Teil desselben stoßen die Rhabdomere zusammen. Die Retinazellen enthalten meist in größerer Zahl Phaosphären (Fig. 83, *Ph*), stark lichtbrechende kugelige Gebilde, die auch in Hypodermis-, Leber- und Bindegewebszellen des Thorax gefunden werden. Meist liegen sie in den Sehzellen in der Nähe des Kernes, doch rücken sie auch seitlich an den Rhabdomen vorbei und kommen sogar vor diese zu liegen. Auch in den Seitenaugen der Skorpione, ferner in den Hauptaugen der Pedipalpen

in den Augen von Phalangiden und Solifugen (s. daselbst) kommen sie vor. Neuerdings wurden sie auch bei marinen Copepoden beschrieben. Man hat in ihnen Stoffwechselprodukte vermutet. Weder ihre Färbbarkeit, noch ihr Auftreten und Wiederverschwinden gibt Anhaltspunkte, die mehr als Vermutungen aussprechen ließen. Über die Gestalt und Innervation der Retinazellen siehe das bei „Hauptaugen der Pedipalpen“ Gesagte.

Die präretinale Membran besteht auch hier aus zwei Lamellen, nämlich aus der Basalmembran der Glaskörperzellen und aus der Frontalmembran der Retina. Dazu kommen eingewanderte Mesodermkerne.

Beim Eintritt des Nerven in das Auge findet eine unregelmäßige Durchkreuzung seiner Fasern statt.

Zur Physiologie der Spinnenaugen.

Pigmentwanderung. Eine Änderung der Pigmentverteilung im Licht und im Dunkeln konnte bisher bei den Phalangiden (Purcell), in den Haupt- und Nebenaugen der Araneiden (Szczawinska, Scheuring) und in den Haupt- und Seitenaugen der Skorpioniden (Scheuring) nachgewiesen werden. Außerdem darf man vermuten, daß auch den Pedipalpen eine Pigmentwanderung zukommt, da die Scheuring zur Verfügung stehenden fixierten Tiere das Augenpigment in verschiedener Stellung zeigten.

Immer verläuft die Pigmentwanderung so, daß die Rhabdome im Dunkelauge möglichst stark dem Licht ausgesetzt werden, während sich im Hellauge ihnen ein das Licht zum Teil absorbierender Schirm vorlegt. Bei den Skorpioniden haben wir den besonderen Fall, daß das Pigment das Licht stark zu reflektieren vermag. Im Hellauge hält es dementsprechend einen Teil des Lichts weniger durch Absorption als durch Reflektion von den Rhabdomen zurück, und im Dunkelauge vermag es als Tapetum zu wirken und die Reizintensität zu erhöhen. Daher kommt es, daß die Hauptaugen der Skorpione immer denselben rötlichen Glanz haben, gleichgültig ob die Tiere längere Zeit sich im Hellen oder im Dunkeln befunden haben, so daß eine Betrachtung mit dem Augenspiegel eine Pigmentwanderung nicht vermuten läßt. Es beteiligt sich an der Wanderung in erster Linie das Pigment der Pigmentzellen und in geringem Maße auch das der Retinazellen, während in den Postretinazellen keine Veränderungen zu beobachten sind.

Eine ausgesprochene Pigmentwanderung findet in den Hauptaugen der Spinnen statt (mit Ausnahme von Steatoda, wo sie ganz fehlt). In den Nebenaugen ist sie weniger lebhaft und weniger ausgiebig; einige an dunkeln Orten lebende Formen lassen sie hier ganz vermissen. Sie vollzieht sich in etwa $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde.

Funktionelle Beziehungen zwischen den Haupt- und Seiten- bzw. Nebenaugen. Die nachfolgende Betrachtung kann sich nur auf die echten Spinnen, auf die Pedipalpen und auf die Skorpioniden beziehen. Was über das Zusammenwirken der Facettenaugen und der Linsenaugen von *Limulus* zu sagen ist, findet man unter der Überschrift „Entfernungslokalisation des Facettenauges“.

Wir haben uns zunächst die Frage vorzulegen. Ergänzen sich die Sehfelder der verschiedenen Augen zu einem gemeinsamen oder findet eine wesentliche gegenseitige Überdeckung statt? Im ersten Fall hat

man keinen Grund, den Augen eine differente, spezielle Anpassung zuzuschreiben, wohl aber wenn sich herausstellt, daß sie zum Teil gleiche Sehfelder haben. Dann darf man vermuten, daß das eine Auge dem Nahsehen, das andere dem Fernsehen dient, oder daß das eine dem Dämmerungssehen angepaßt ist, während das andere im grellen Licht seine Dienste leistet. Die Messungen von Scheuring haben ergeben, daß bei den Pedipalpen die Sehfelder der Seitenaugen ganz in das Sehfeld der Hauptaugen fallen. Auch für die Skorpioniden gilt ähnliches. Doch sehen hier die Hauptaugen nicht so weit nach vorn-unten, während die Seitenaugen noch den Aktionsbereich der vorderen Gliedmaßen und der Mundwerkzeuge umfassen. Dies weist darauf hin, daß den Seitenaugen in diesen beiden Gruppen die Aufgabe einer Kontrolle beim Erfassen und bei den Skorpioniden auch beim Verzehren der Nahrung zukommt. Diese Tätigkeit der Seitenaugen läßt weiter vermuten, daß sie kurzsichtig sind, und daß die Hauptaugen auf größere Entfernungen eingestellt sind. Während sich die Sehfelder der Hauptaugen und Seitenaugen zum Teil überdecken, legen sich die der einzelnen Seitenaugen nebeneinander und ergänzen sich so zu einem einzigen Sehfeld. Funktionell kommen sie dadurch einem Facettenauge nahe, wenn auch hier die einzelnen Augen noch ein Bild und nicht nur einen einzigen Impuls aufnehmen.

Viel schwerer lassen sich bei den echten Spinnen Anhaltspunkte gewinnen, die etwas über die Art des Zusammenwirkens ihrer Augen zu vermuten gestatten.

Zunächst führen wir einige Beobachtungen an, die schon Dugès niedergeschrieben hat. Bei Spinnen, die in dunklen Röhren oder Ritzen leben, sitzen die Augen dicht beisammen auf der Stirn (*Mygale*, *Atypus*; *Segestria* u. a.). Bei denen aber, die sich nur in kurze Röhren zurückziehen, im übrigen aber sich bei dem Netz aufhalten, das sie gesponnen haben, stehen die Augen am Vorderrand des Kopfes auseinander (*Aranea*, *Micrommata*, *Clubiona*). Tiere, die ihr Netz hoch über dem Boden bauen, haben einen besonderen Augenhügel ausgebildet, der eine noch stärkere Divergenz der Augenachsen gestattet (*Epeira*, *Theridium*, *Thomisus*). Das Endglied in dieser Tendenz, möglichst nach allen Seiten zu sehen, finden wir bei den Lauf- und Sprungspinnen.

Wie aber auch die Augenachsen gestellt sind, immer liegen die Sehfelder der Hauptaugen innerhalb der Sehfelder der vorderen oder der hinteren mittleren Nebenaugen. So muß man also auch hier vermuten, daß sie verschiedenen Leistungen angepaßt sind. Doch ist die Ausdehnung der Sehfelder keineswegs eine derartige, daß man bestimmten Augen eine Kontrolle beim Erfassen und Aussagen der Nahrung zuschreiben dürfte. Mir scheint hier eine andere Auffassung mehr Berechtigung zu besitzen. Immer sind es die Hauptaugen, deren Sehfeld mit dem anderer zusammenfällt, während es bei den Sehfeldern der Nebenaugen zu einer nennenswerten Überdeckung nicht kommt. Vielmehr legen diese sich nebeneinander, so einander ergänzend. Also stehen nicht nur anatomisch, sondern auch funktionell Hauptaugen und Neben-

augen einander gegenüber. Durch den Besitz eines Tapetum sind diese befähigt, auch noch bei geringeren Lichtintensitäten zu funktionieren. Es wird daher wahrscheinlich, daß die Hauptaugen besonders dem Sehen bei relativ starker Beleuchtung, die Nebenaugen dem Dämmerungssehen dienen. Dafür darf auch angeführt werden, daß bei den nur in direktem Sonnenlicht lebhaft tätigen Attiden die Nebenaugen ihren Charakter als Dämmerungsaugen durch den Verlust des Tapetum eingebüßt haben. Hand in Hand damit ging eine Veränderung ihrer Blickrichtung. Die Salticiden sind die einzigen Spinnen, bei denen das Sehfeld der Hauptaugen nicht in das der Nebenaugen fällt. Dies bestärkt uns in der Ansicht, daß bei den übrigen Spinnen die Hauptaugen dem Tagesehen, die Nebenaugen dem Dämmerungssehen dienen. Fällt eine der beiden Funktionen aus, wie bei den Salticiden und verschwindet damit das Tapetum, so übernehmen alle Augen gleiche Funktionen und ändern ihre Sehfelder dementsprechend so, daß eine vollständige Überdeckung nicht mehr existiert.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Dämmerungsaugen auf geringere Entfernungen eingestellt sind als die anderen. Doch läßt sich dies nur in Form einer Vermutung aussprechen.

Die Nerven der Haupt- und die der Seitenaugen der Skorpioniden und Pedipalpen strahlen in verschiedene Gehirnpartien ein. Bei den Araneiden stehen die Lobuli, in die die Nerven der Hauptaugen einmünden, in enger Beziehung zu denen, die die Nerven der Nebenaugen aufnehmen. Auch sind hier die beiderseitigen Zentren gut miteinander verbunden.

Spezielle Anpassungen. Wir haben hier nochmals auf die eigentümliche Umgestaltung hinzuweisen, die das Hauptauge der Salticiden erfahren hat. Seine Bedeutung wurde bereits gewürdigt. Alle Nebenaugen der Araneiden neigen zu einer ähnlichen funktionellen Differenzierung. Der Glaskörper ist zum Teil beträchtlich hoch. Die Retina wird dadurch weiter von der Linse entfernt, nimmt aber dabei nicht immer dementsprechend an Größe zu, so daß auch hier wie bei Attus im Hauptauge eine Einschränkung des Sehfeldes resultiert. Bei den Nebenaugen ist dies aber wegen ihrer größeren Anzahl von geringerer Bedeutung. Viel einschneidender wird dies bei den Hauptaugen. Auf doppelte Weise ist dies bei Attus wieder parallelisiert, einmal durch eine ausgiebige Beweglichkeit des Thorax, die dem Tier gestattet unseren Finger zu fixieren, sowohl wenn er sich direkt von vorn als auch wenn er sich von oben naht. Als zweites Hilfsmittel ist die Augenmuskulatur anzuführen, die gerade bei diesen Tieren so reich ausgebildet ist, aber auch allen anderen Hauptaugen zukommt um ihr Sehfeld zu vergrößern; aber auch so muß dies noch hinter dem Gesamtsehfeld der Nebenaugen zurückstehen.

Funktion der Augenmuskeln der Araneiden. Es ist schon früher betont worden, daß eine Veränderung des Retinaabstandes durch die Augenmuskeln nicht anzunehmen ist. Bei den Netzspinnen, denen

an jedem Hauptauge nur ein Muskel zukommt, tritt dieser von hinten-oben an die Retina heran. Er wird sie bei Kontraktion nach oben ziehen und damit die Sehachse, die in Ruhe nach vorn-oben zeigt, nach abwärts neigen. Die Augen liegen in mit Flüssigkeit erfüllten Hohlräumen, die jede Bewegung gestatten, oder in einem Gewebe, das mit Blutlakunen durchsetzt ist. Die eigene Elastizität wird die Augen wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückführen. Bei den Lauf- und Sprungspinnen tritt zu diesem Muskel immer noch ein Antagonist, so daß hier das Sehfeld in größerem Maße erweitert werden kann. Bei Attus schließlich zählt man sechs Paar Muskeln, die die Retina zu heben, zu senken und nach rechts und nach links zu verschieben vermögen (Fig. 68 und 69). Bei den Salticiden darf man die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß durch eine Zusammenwirkung mehrerer Muskeln der Glaskörper äquatorial eingeschnürt wird und sich dadurch die Retina etwas weiter von der Linse entfernt. Doch gilt dies nur für diese eine mit sechs Muskelpaaren ausgestattete Gruppe.

Leistungsfähigkeit der Arachnoideenaugen. Aus dem Bau dieser Augen ist ihre Leistungsfähigkeit nicht ohne weiteres zu erschließen, schon deshalb nicht, weil es nicht immer gelingt, nachzuweisen, wie weit die Isolation der einzelnen Rhabdome durchgeführt ist (Seitenaugen der Pedipalpen). Andererseits wird man kaum fehlgehen können, wenn man den Augen der Akarinen und denen der Pseudoskorpioniden eine Bildrezeption abspricht. Mit einer Richtungslokalisation ist ihre Funktion erschöpft.

Den Solifugen mit ihren feinen und zahlreichen Retinaelementen darf man sicher ein recht gutes Sehen zuschreiben. Bei den Phalangiden, die meist typische Nachttiere sind, scheinen die Augen keine so große Rolle zu spielen. Bei den Spinnen sind im allgemeinen die Nebenaugen sehtüchtiger als die Hauptaugen. Dies gilt nicht für Salticiden. Hier dominieren die Hauptaugen schon ihrer Größe nach. Grenacher gibt an, daß ihre Länge $\frac{1}{7}$ der Körperlänge ausmacht.

Die Versuche von Peckhams ergaben, daß manche Spinnen ihre Artgenossen auf 20 bis 30 cm Entfernung erkennen. Springspinnen sprangen von einer Hand auf die andere über; dabei durfte man die Distanz allmählich bis auf 20 cm vergrößern. Dies deutet auch auf eine zuverlässige Entfernungsschätzung hin. Überstreicht man diesen Tieren die Augen, so erkennen die Männchen ihre Weibchen nicht mehr. Auch unterbleiben dann die Tänze, die sie sonst vor diesen aufführen.

Bei den meisten Spinnen ist die Verteilung der Rhabdome in der Retina keine gleichmäßige. Meist findet in der Mitte eine Häufung statt. Die Stäbchen sind hier dünner und länger. In den Hauptaugen von Attus hat die Entwicklung einer Stelle deutlichsten Sehens ihren Höhepunkt erreicht. Dazu kommt, daß die Beweglichkeit der Retina durch den Muskelapparat ein Einstellen des Objekts auf diesen Retina-bezirk, also ein Fixieren, gestattet. Auffallend gering wurde bei diesen

Augen die Ausdehnung des binokularen Sehfeldes gefunden (Scheuring). Für alle übrigen echten Spinnen ergab sich die Regel, daß das binokulare Sehfeld um so stärker entwickelt ist, je lebhafter die Tiere sind und je besser dementsprechend ihre Augen ausgebildet sind.

Über die Physiologie des Facettenauges von *Limulus* siehe unter Physiologie des Facettenauges.

Anhang.

Die Augen der Pantopoden.

Die vier Augen der Pantopoden sitzen auf einer hügelartigen Erhebung auf der Oberseite des ersten Rumpfabschnitts. Die mehr oder weniger vertikalstehende cuticulare Linse hat in ihrem unteren Teil an der Innenseite einen vertikal verlaufenden Einschnitt, an dem sich langgestreckte Zellen ansetzen, die ähnlich wie Zwiebelschalen verlaufend die Retina einschließen. Sie tragen nach außen (von der Augenmitte gerechnet) Pigment, während der die Retina berührende Teil zu einem faserigen Tapetum umgewandelt ist. Die Epidermis nimmt an der Linsenbildung teil. Doch sind die Zellen so schräg zwischen Linse und die eben beschriebenen Hüllzellen eingeschoben, daß von einem Glaskörper nicht gesprochen werden kann. Die Retinazellen haben in ihrem proximalen Teil allseits ein Rhabdom gebildet (Sokolow). Der Nerv tritt proximal in die Rhabdomröhre ein. Der Kern liegt in der mittleren Partie der Zelle, während das distale Ende derselben stark vakuolisiert ist und wohl einen Glaskörper ersetzt. Die Augen der Pantopoden lassen sich an keine anderen Augen anschließen.

Die Stemmata der Insektenlarven.

Daß die Facettenaugen der Insekten und Krebse nicht aus denen der Myriapoden hervorgegangen sind, wurde bereits hervorgehoben. Sie müssen einen eigenen Ursprung besitzen, der allerdings auch noch bis auf gemeinsame Vorfahren der Insekten und Krebse zurückzuverlegen ist, wenn man für das Facettenauge dieser beiden Gruppen eine gemeinsame Urform annehmen will. Dies scheint aber nach neueren Untersuchungen (Hesse, Zimmermann) berechtigt.

Wir werden nun in folgendem sehen, daß die Stemmata der Insektenlarven charakteristische Züge der Ommata der Facettenaugen zeigen und daß sie, wenn wir eine Stufenfolge verschiedener Typen aufstellen, eine deutliche Tendenz verraten, ein zusammengesetztes Auge zu bilden. Inwiefern sich dies im Bau ausdrückt, darauf haben wir schon bei den Myriapoden hingewiesen und werden zum Schluß dieses Kapitels nochmals kurz darauf zurückkommen.

Welcher Zusammenhang nun dieser Ähnlichkeit der Stemmata mit Ommata zugrunde liegt, und wie sich das Fehlen eines Facettenauges

bei den Larven der holometabolen Insekten erklären läßt, diese beiden Fragen scheinen uns interessant genug, um hier etwas auf sie einzugehen, auch wenn wir die Gewißheit haben sie nicht erschöpfend beantworten zu können.

Die hemimetabolen Larven besitzen Facettenaugen, wenn diese auch nicht immer schon in demselben Umfang funktionieren wie bei den Imagines. So konnte Zimmermann nachweisen, daß bei denjenigen Libellen, deren Auge durch verschiedenes Pigment in zwei Bezirke geteilt ist, im Larvenzustand nur der seitliche ventrale Teil, der dunkles Pigment führt, funktioniert. Es benötigen also diese Larven noch nicht ein so ausgedehntes Facettenauge, wie ihre gut fliegenden Imagines. Andererseits kann man auch sagen, daß der Teil, der bei ihnen bereits funktioniert, schon geeignet ist, den Larven dieselbe Starrheit des Rumpfes und des Kopfes zu erhalten, wie sie die Imagines aufweisen. Bei den Holometabolen mußte der Mangel eines Facettenauges zu einer größeren Beweglichkeit der einzelnen Körperregionen gegeneinander führen. Man vergleiche in dieser Hinsicht eine Schmetterlingsraupe mit der stabartig steifen Larve einer Libellula. Daß auf alle Fälle auch den Holometabolen, besonders soweit es räuberische Formen sind (viele Käferlarven), ein Facettenauge von Nutzen wäre, ist kein Zweifel. Daß die intensivere Umwandlung allein es nicht ist, die seine Entstehung schon im larvalen Leben unmöglich macht, bedarf nur des Hinweises, daß bei einigen räuberischen Dipterenlarven (Culiciden) das definitive Facettenauge sich bereits in den ersten Tagen, nachdem die Larve das Ei verlassen hat, zu entwickeln beginnt und bald das ehemalige Larvenauge vollständig verdrängt. Hier hat sich trotz des eingeschobenen Puppenstadiums das Imaginalorgan zu einem allen Lebensphasen zukommenden Organ umgewandelt.

Man darf vermuten, daß die Herausbildung des typischen Larvenstadiums der Holometabolen dadurch zustande kam, daß auf den allerersten Entwicklungsstufen eine Hemmung einsetzte, begleitet von einer neu hinzukommenden Differenzierung dieser ersten Stadien entsprechend den Milieubedingungen. Wenn nun in diesen Larven als Urstock des Bauplans die ontogenetisch frühesten Stadien stecken, so wird es erklärlich, daß mit diesem Zurückgreifen atavistische Züge zur Geltung kamen. Von diesem Gesichtspunkt aus würden die Stemmata als die wirklich ehemals vorhandenen Vorstufen des Facettenauges anzusehen sein. Das sekundäre ihres Auftauchens kommt noch darin zum Ausdruck, daß sie weniger wie Einzelaugen aussehen, die ein Facettenauge zu bilden die Tendenz haben, sondern vielmehr in ihrer Gesamtheit den Eindruck eines zersprengten, primitiven Facettenauges machen. Es ist ein ursprüngliches Facettenauge, das wieder ans Tageslicht gezogen wurde, nicht ohne an Straffheit der Organisation einzubüßen¹⁾.

¹⁾ Die larvalen Stemmata werden vor und während der Verpuppung durch das heranwachsende Facettenauge allmählich von der Oberfläche abgedrängt und bleiben oft dauernd als rudimentäre Gebilde in der Nähe der Nervus opticus liegen.

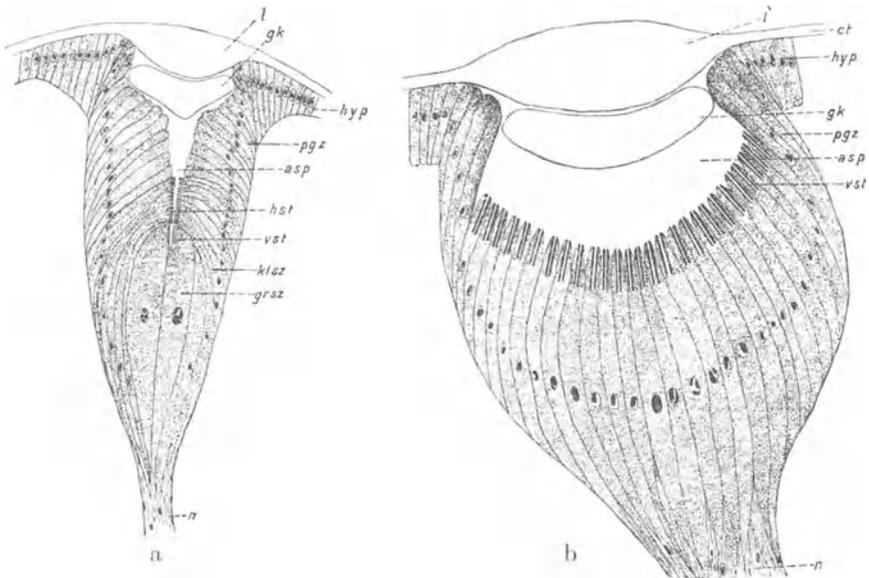


Fig. 84a. Längsschnitt durch ein Larvenauge von *Dytiscus marg.*

asp Augenspalte; *gk* Glaskörper; *grsz* große Sehzellen; *hst* horizontale Stäbchen; *hyp* Epidermis; *klasz* kleine Sehzellen; *l* Linse; *n* Nerv; *pgz* Pigmentzellen; *vst* vertikale Stäbchen. Ein Schnitt senkrecht zu diesem durch die Augenspalte geführt (Fig. 84 b), läßt entsprechend dem ellipsoiden Bau des Auges die viel größere Ausdehnung in dieser Dimension erkennen. Von rezipierenden Elementen sind auf diesem Schnitt nur die vertikalen Stäbchen getroffen. (Günther.)

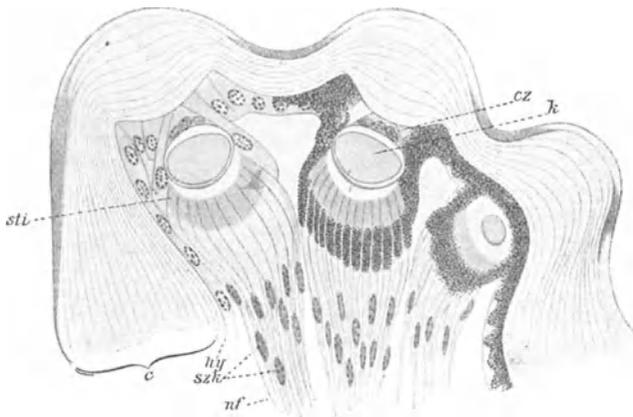


Fig. 85. Larvenauge von *Myrmeleon*.

Medianschnitt durch den Augenhöcker mit drei Augen. Das rechte Auge ist seitlich getroffen. Auf der linken Hälfte der Abbildung ist das Pigment nicht eingezeichnet. *c* Cuticula; *cz* korneagene Zellen; *Kk* Kristallkörper; *sti* Stiftchensaum; *hyp* Epidermis; *szk* Sehzellenkern; *nf* Nervenfasern. (Hesse.)

Dytiscus. Aus der beigegebenen Fig. 84a und b ist zu ersehen, daß eine große Ähnlichkeit dieser Augen mit denen von *Scolopendra* besteht. In gleicher Weise primitiv wie jene, stellt ihre Retina nur eine Einsenkung der Epidermis dar, mit der sie in Kontinuität bleibt. Alle Zellen enthalten Pigment. Auf die Linsenbildner folgen Zellen, die einen etwas ovalen Glaskörper ausscheiden. In der Tiefe liegen zweierlei Sehzellen; solche, deren Stäbchen horizontal, und in der Mitte solche, deren Stäbchen vertikal stehen (Günther, 1912). Der bilateral-symmetrische Bau, den diese Augen meist aufweisen, und der sich besonders in der Anordnung der Sehzellen ausspricht, läßt sich aus dem Vergleich der beiden Figuren erkennen. Jederseits stehen sechs dieser Augen im Kreise angeordnet.

Etwa die gleiche Zahl (7) Augen besitzt die Larve von **Myrmeleon**, doch sind diese hier schon dichter zusammengerückt, auf einem kleinen Höcker vereinigt. Die Epidermis steht nur noch durch wenige stark verlängerte Zellen in Konnex mit der Retina (Fig. 85). Vor der Retina hat sich ein Kristallkörper entwickelt, der das Produkt dreier Zellen zu sein scheint (Hesse). Die kleinen Epidermiszellen, die sich zwischen Linse und Kristallkörper (*cz*) finden, haben mit dessen Bildung anscheinend nichts zu tun.

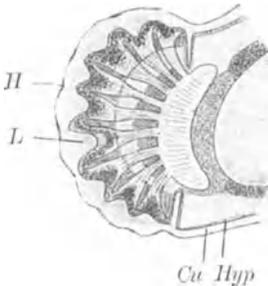


Fig. 86. Frontalschnitt durch ein Auge von *Xenos rossii*.

(Strohm.)

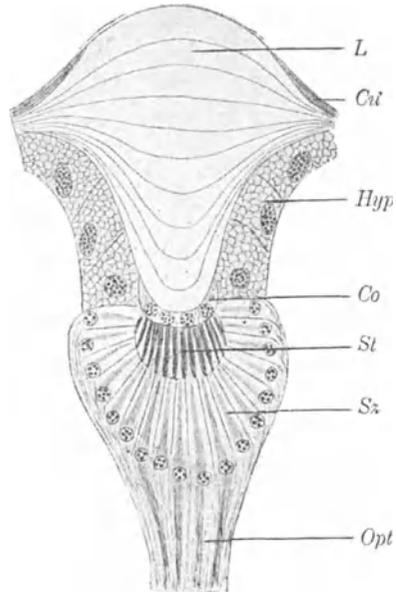


Fig. 87. Medianschnitt durch ein Einzelauge des in Fig. 86 abgebildeten Auges.

L Linse; *Cu* Cuticula; *Hyp* Epidermis; *Co* korneogene Schicht; *St* Stäbchen; *Sz* Sehzellen; *Opt* Optikus. (Strohm.)

Strepsipteren. Wir reihen das Facettenauge dieser Formen hier ein, da seine einzelnen Ommen nichts gemein haben mit denen des Facettenauges der Insekten, dagegen ganz den Habitus eines Stemmata aufweisen. Strohm, dem wir eine genauere Untersuchung verdanken,

spricht hier von einem ocellären Facettenauge, da er an eine Entstehung aus Ocellen der Imago denkt. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß

hier eine Häufung der larvalen Stemmata vorliegt. Die Ontogenese wird dies entscheiden lassen.

Das Auge setzt sich aus etwa 50 Ommen zusammen (Fig. 86 u. 87). Die dicht pigmentierten Epidermiszellen umkleiden den nach innen weit vorspringenden Teil der Linse, an dessen Ende einige niedere (korneogene = *co*) Zellen kappenartig aufsitzen. Die Retina besteht aus etwa 50 schlanken Sehzellen (*Sz*), die ihre Stäbchen am distalen Ende entwickelt haben.

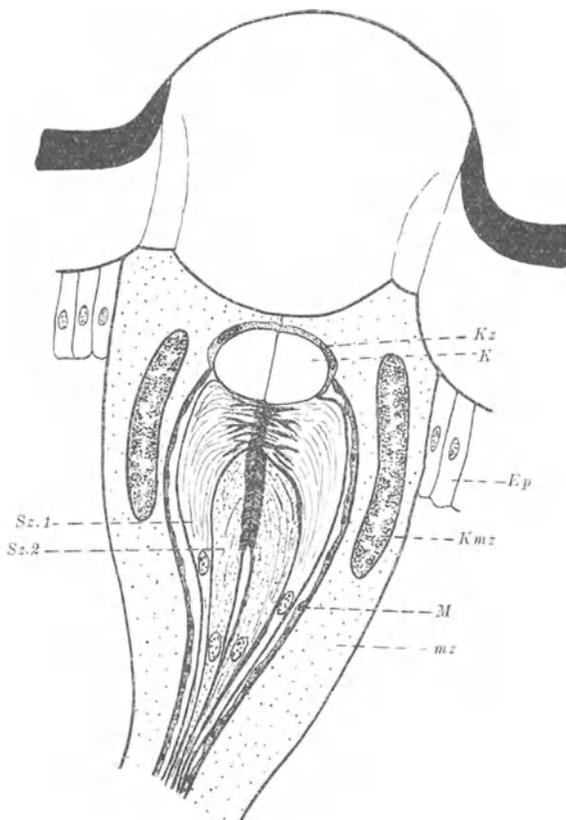


Fig. 88. Längsschnitt durch ein Stemma von *Gastropacha rubi*.

K Kristallkörper; *Kz* Kerne der Kristallkörperzellen; *Ep* Epidermis; *mz* Riesenzellen; *Kmz* deren Kern; *M* flaches Epithel; *Sz*₁ und *Sz*₂ distale und proximale Sehzellen. (Zusammengestellt aus einer Figur von Pankrath und einer von Hesse.)

Einen etwas neuen Typus von Stemmata finden wir bei den **Phryganiden-** und **Schmetterlingsraupen**. Doch läßt er sich leicht auf den bei *Myrmeleon* gefundenen zurückführen, wenn man eine starke Verminderung der Sehzellen annimmt. Das Auge besteht hier aus einer bikonvexen Linse (Fig. 88), einem Kristallkörper, der Retina und einem

das Ganze umhüllenden Mantel. Der Mantel besteht aus drei Riesenzellen (*mz*), die auch die Kornealinse ausscheiden. Sie sind als Epidermiszellen aufzufassen. Der von ihnen eingeschlossene Raum ist von einer flachen Zellschicht ausgekleidet (*M*). Der dreiteilige Kristallkörper (*K*) ist das Produkt dreier Zellen, deren Kerne ihm noch distal aufliegen (*Kz*).

Besonders beachtenswert ist, daß hier die Retinazellen in zwei Kränzen übereinander angeordnet sind (vgl. Scutigera). Der distale Kranz (*Sz*, 1) besteht aus drei, der proximale (*Sz*, 2) aus vier Zellen. Nur an der axialen Seite sind Stiftchen entwickelt, und zwar findet man diese bei dem proximalen Kranz schärfer lokalisiert. Die Stiftchensäume dieser Zellen sind so zu einem einheitlichen Rhabdom miteinander verschmolzen. Die Sehzellen tragen Pigment. Proximal ziehen sie sich in eine kräftige Nervenfasern aus. Diese Gestalt der Retina läßt eine

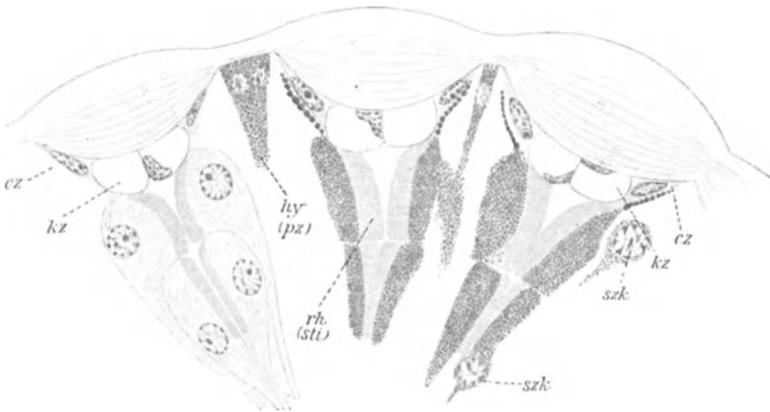


Fig. 89. Drei Ommen des Auges von *Lepisma saccharinum*.

Das linke, ohne Pigment, ist schematisiert. *cz* korneagene Zellen; *kz* Kristallkegelzellen; *hy (pz)* als Pigmentzellen funktionierende Epidermiszellen; *rh (sti)* Rhabdomere (Stiftchensäum); *szk* Sehzellkern. (Hesse.)

Bildrezeption kaum annehmen. So wie sich ihre Form stark der eines Ommas eines Facettenauges annähert, so mag auch ihre Funktion bereits eine ähnliche sein.

Die Augen von *Lepisma* (Fig. 89) könnte man schon als Facettenaugen bezeichnen, wenn auch die Zahl der Einzelaugen jederseits nur 12 beträgt. Der Kristallkörper und die zwei übereinander liegenden Kränze von Sehzellen erinnern außerordentlich an die eben beschriebene Stemmata. Doch wird hier der Kristallkörper (*kz*) von vier Zellen ausgeschieden. Seitlich von diesen Zellen liegen zwei andere, die wir als Korneazellen bezeichnen wollen (*cz*). Wir werden später sehen, daß diese Augen besonders durch die Zahl der sie aufbauenden Elemente sich deutlich als primitive Facettenaugen der Insekten dokumentieren (Hesse).

Der distale Zellkranz wird von vier Sehzellen gebildet, der proximale von drei. Ihre axial ausgebildeten Stiftehensäume treten zu einem Rhabdom zusammen, das distal in die einzelnen Rhabdomere auseinanderläuft. Die einzelnen Ommen sind durch pigmentierte Epidermiszellen voneinander getrennt.

In den Augen von *Lepisma* haben wir Gebilde vor uns, die einerseits eine große Ähnlichkeit mit den Stemmata der Schmetterlingsraupen besitzen, andererseits aber mit dem Facettenauge der Insekten mehr als nur Ähnlichkeiten aufweisen. Die Kenntnis dieses Organs und die Beachtung der bei ihm so konstanten Zahlenverhältnisse seiner einzelnen Elemente kann keinen Zweifel aufkommen lassen, daß das Facettenauge von *Lepisma* keine selbständige Bildung ist, sondern daß es eine primitive Form des Facettenauges der Insekten und Krebse darstellt.

Damit haben wir den Übergang zu den Facettenaugen gewonnen. Es hat sich hier dasselbe wiederholt, was wir schon bei den Myriapoden feststellen konnten. Die Einzelaugen nehmen um so mehr den Charakter von Ommata an, je enger ihr Sehfeld wird. Dies spricht sich unter anderem in einer Verminderung der Breitenausdehnung der Retina aus. Eine schmale, tiefe Retina kann aber für die Stemmata als charakteristisch bezeichnet werden. Damit hängt es zusammen, daß die Sehzellen sich alle um eine Achse gruppieren (monachsonisch); dies ist nicht der Fall bei Augen mit normal ausgedehntem Sehfeld wie bei den Ocellen der Imagines. Diesen fehlt eine besondere Orientierung nach einer Achse hin. Erwähnenswert ist ferner und es steht auch dieses im Zusammenhang mit der Einengung des Sehfeldes, daß sich bei den Stemmata Kristallkörper entwickelt haben, die die Strahlen, die die Retina treffen sollen, in einen mehr parallelen Gang zwingen¹⁾.

Die Ocellen der Insektenimagines.

Wir schicken voraus, daß man keinerlei Anhaltspunkte hat, die entscheiden ließen, ob die Ocellen der Imagines von larvalen Stemmata abzuleiten sind, oder ob für sie ein eigener Ursprung anzunehmen ist, d. h. ob sie eine Erwerbung der Imagines darstellen.

Wenn wir eine Auslese treffen unter den vielen Formen, so kann es sich hier nicht darum handeln, an der Hand einiger Beispiele den Typus der Ocellen hervortreten zu lassen. Dies scheidet an der außer-

¹⁾ Wenn man die Ontogenese des Facettenauges ins Auge faßt, so wird man sich kaum dazu entschließen können, jedem einzelnen Omma eine spezifische Determinierung in der Erbanlage zuzuerkennen. Vielmehr wird man dazu neigen, sich das Auge durch Vervielfältigung einer Ommaanlage entstanden zu denken. Von diesem Gesichtspunkte aus muß nun freilich betont werden, daß die Aggregation der Stemmata bei einigen Insekten (z. B. *Dytiscus*), ebenso wie die Häufung der Zahl bei Myriapoden (*Scolopendra*) die Annahme mehrerer individualisierter Anlagen erfordert. Denn in den beiden als Beispiele angeführten Fällen sind die einzelnen Augen unter sich typisch verschieden.

ordentlichen Mannigfaltigkeit dieser Organe, die eine Zurückführung auf einen einzigen Typus nicht gestattet, will man nicht auf eine Form zurückgreifen, die so primitiv ist, daß sie zwar als Urtyp aller Ocellen gelten könnte, die aber von der Organisationshöhe dieser Organe kein Bild gibt. Nicht einen bestimmten charakteristischen Bau werden uns also unsere Beispiele lehren; vielmehr werden sie schon ausreichen, um uns erkennen zu lassen, daß man als ein Charakteristikum der Ocellen ihre Vielgestaltigkeit bezeichnen darf.

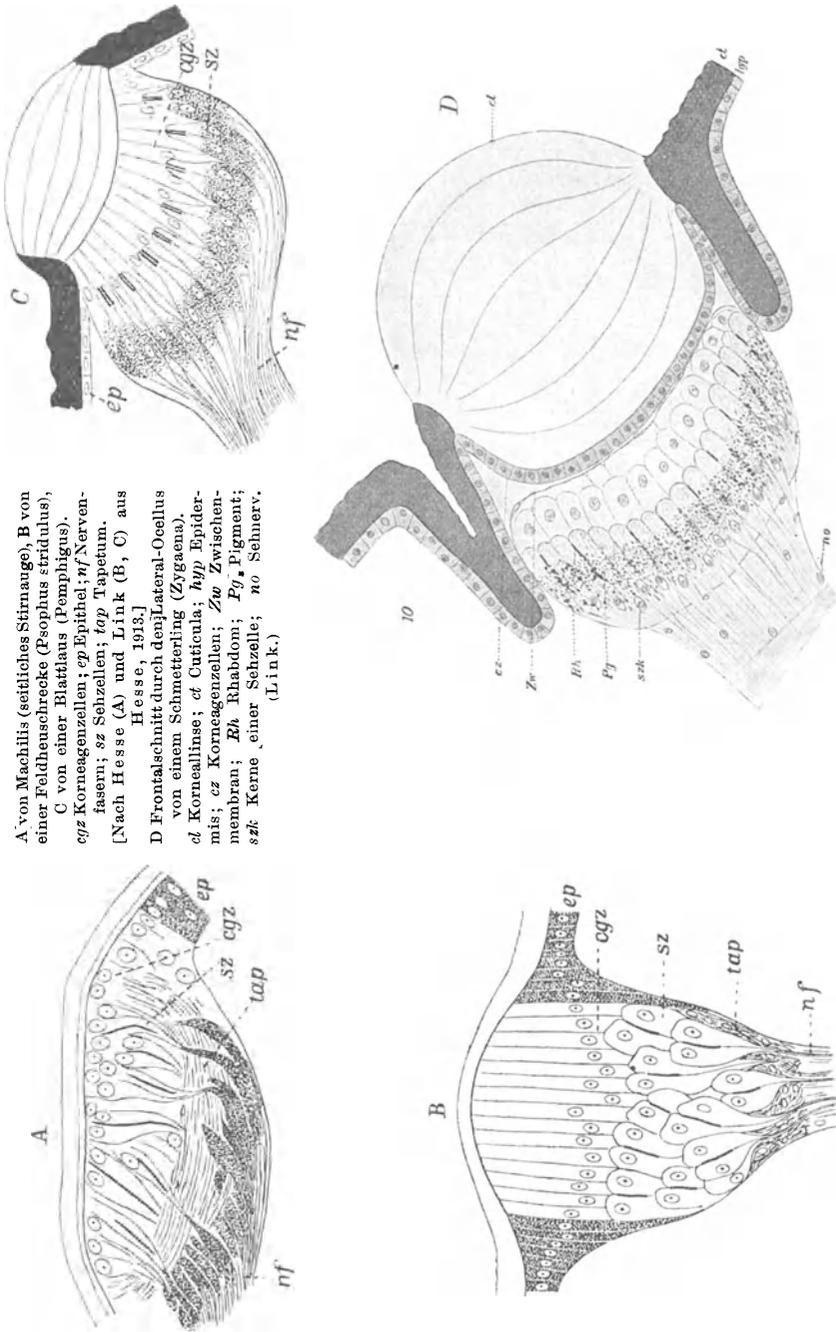
Vergleicht man die Ocellen mit den Stemmata, so gelingt es einige unterscheidende Merkmale aufzuzählen. Die Retina ist bei den Ocellen mehr ausgedehnt, da eine Einschränkung des Sehfeldes nicht im Sinne der Funktion dieser Organe ist. Wenn eine Gruppierung von Sehzellen stattfindet, was meist der Fall zu sein scheint, so orientieren sie sich nicht um eine, sondern um eine große Zahl von Achsen, d. h. die Sehzellen treten zur Bildung von mehreren Rhabdomen zusammen. Kristallkörper fehlen stets. Im übrigen handelt es sich hier wie dort um eine everse Retina, die aus der Epidermis hervorgegangen ist und die in Kontakt mit dieser bleibt. Die Rhabdome liegen meist am distalen Ende der Sehzellen (Ausnahmen: einige Neuropteren).

Wir wählen einige Formen aus, die verschieden hohe Entwicklungsstufen darstellen. Sie sollen uns die Loslösung der Sehzellen aus dem Verband der Epidermiszellen, ihre Verlagerung in die Tiefe und damit die Bildung eines Glaskörpers durch die über ihr sich wieder schließende Epidermis vorführen.

Die Zahl der Ocellen ist verschieden. Meist finden wir drei oder zwei. Bei dem Speckkäfer (*Anthrenus pimpinellae*) kommt nur einer vor. Viele Insekten lassen sie ganz vermissen (Coleopteren mit wenigen Ausnahmen). Über die Lage der Ocellen s. später.

Machilis (Fig. 90 A). Die seitlichen Ocellen dieser Tiere sind noch sehr primitiv. Die Cuticula zieht ohne jede Verdickung flach über die Retina hin. Diese besteht aus Korneazellen (*cgs*) und Sehzellen (*sz*), und stellt eine direkte Fortsetzung der Epidermis dar. Je vier Sehzellen beteiligen sich an der Bildung eines Rhabdoms. Als eine besondere Erwerbung dieser Augen ist das bindegewebige Tapetum zu erwähnen, dem einige Kerne eingelagert sind. Wird durch das Einschichtige der Retina die Ursprünglichkeit dieses Auges betont, so muß andererseits erwähnt werden, daß bereits Vorgänge einsetzen, die zu einer Versenkung der Sehzellen in die Tiefe führen müssen. Die Kerne der Korneazellen liegen dicht unter der Cuticula, der Körper dieser Zellen schiebt sich ein Stück weit zwischen die Sehzellen hinein. Diese reichen — wenn überhaupt — dann nur zum Teil bis an die Cuticula heran. So verrät sich schon die Tendenz durch Delamination zwei Schichten entstehen zu lassen.

Bei **Psophus** (Fig. 90 B) ist eine solche Trennung eingetreten. Die Korneazellen übernehmen hier schon die Rolle eines Glaskörpers. Eine Linse ist auch hier noch nicht gebildet. Doch wölbt sich die Cuticula bereits über dem Auge, so daß hier an die ersten Anfänge



A von Machilis (seitliches Stirnauge), B von einer Feldheuschrecke (*Psophus stridulus*), C von einer Blattlaus (*Pemphigus*), epz Kornzellen; ep Epithel; nf Nervenfasern; sz Schwanzzellen; tap Tapetum.

[Nach Hesse (A) und Link (B, C) aus Hesse, 1913.]

D Frontalschnitt durch den Lateral-Ocellus von einem Schmetterling (*Zygaena*). cl Korneallinse; cf Cuticula; hyp Epidermis; cz Kornzellen; Zw Zwischenmembran; Rh Rhabdom; Pg Pigment; szk Kerne einer Schwanzzelle; no Sehnerv. (Link.)

Fig. 90. Medianschnitte durch die Stirnauge verschiedener Insekten.

eines Bildsehens gedacht werden darf, wenn sich auch die Sehzellen noch nicht auf gleicher Höhe zusammengeschlossen haben. An der Bildung eines Rhabdoms beteiligen sich meist vier Zellen. Doch kann die Zahl auch bis auf acht steigen. Ein schwach entwickeltes bindegewebiges Tapetum schließt die Retina nach hinten ab. Die große Entfernung des Tapetum von einem Teil der Rhabdome läßt es unmöglich erscheinen, daß die Strahlen, die ein Rhabdom durchsetzt haben, wieder durch dasselbe Rhabdom zurückgeworfen werden. Dies allein zwingt uns schon, die Leistungen dieses Auges sehr niedrig anzuschlagen.

Die Ocellen von **Pemphigus** (Fig. 90C) bedeuten hinsichtlich der Sehtüchtigkeit einen wesentlichen Fortschritt, einmal durch den Erwerb einer Linse und dann durch die Anordnung der zweiteiligen Rhabdome auf gleicher Höhe. Noch ist hier die Trennung zwischen Glaskörper und Retina nicht vollständig. Dies finden wir durchgeführt bei den Ocellen der Libellen, der Hymenopteren, der Schmetterlinge u. a. Wenn wir unser Beispiel hierfür unter den Schmetterlingen suchen, so geschieht dies keineswegs deshalb, weil hier diese Augen ihre höchste Entwicklung erfahren. Von diesem Gesichtspunkt aus müßten wir eine Hymenoptere wählen, wo die Sehzellen durch ihre große Zahl und ihren feinen Bau auf eine hohe Leistungsfähigkeit hinweisen; oder wir hätten uns zu den Libellen zu wenden, wo schon die bedeutenden Dimensionen des Organs eine hohe Entfaltung erwarten lassen. Von der letztgenannten Gruppe sehe ich bei dieser Auswahl schon deshalb ab, weil mir hier die Organisation noch nicht vollständig geklärt zu sein scheint. Es werden bei diesen Formen zwei Retinae hintereinander beschrieben, deren physiologische Bedeutung nicht ersehen werden kann.

Zygaena (Fig. 90D). Unter der mächtigen Linse zieht die Epidermis als korneogene Schicht hin. Sie wird von der Retina durch eine bindegewebige Zwischenmembran (*Zw*) getrennt. Die Retina besteht aus den Sehzellen und aus diesen vorgelagerten großen plasmaarmen Zellen, die wohl die Rolle eines Glaskörpers übernehmen. Die Rhabdome sind zweiteilig. Proximal von ihnen sind die Sehzellen mit Pigment erfüllt.

Die Bedeutung der Ocellen wird im Anschluß an die Darstellung der Funktion des Facettenauges (Entfernungslokalisation) besprochen werden, da die Physiologie dieser beiden Augen aufs engste miteinander verknüpft zu sein scheint.

Das Medianauge der Krebse.

Das Medianauge ist ein primitives Auge, das bei den meisten Krebsen nur in ihren ersten Entwicklungsstadien (daher auch Naupliusauge genannt) auftritt und später wieder vollständig verschwindet. Bei den Euphyllipoden betrifft die Rückbildung nur den Nerv (*Artemia*, *Moroff*), während das funktionslos gewordene Auge nur wenig Veränderungen durchläuft, oder es ist bei diesen Formen überhaupt keinerlei

Rückbildung nachzuweisen. Bei den Ostracoden hat es den Charakter eines larvalen Auges ganz verloren und vielfach das Facettenauge vollständig verdrängt (Ausnahme: Cypridiniden). Dasselbe gilt auch für die Copepoden.

Als besonders charakteristische Züge dieses Organs seien betont: Das Medianauge der Krebse ist zwar entstanden aus einer einheitlichen Einsenkung der Epidermis an der Spitze des Kopfes, verliert aber dann den Kontakt mit der Epidermis und rückt in die Tiefe. Oft liegt es dem Gehirn direkt an. Die einheitliche Anlage wird in drei (bei Euphyllopoden in vier, bei marinen Copepoden in mehrere) Partien aufgeteilt. Es ist also das Auge nicht aus mehreren Teilen zusammengesetzt, sondern in mehrere Teile aufgespalten (Moroff). Die pigmentlosen Sehzellen sind in den Pigmentbecher invertiert. Für Euphyllopoden und Ostracoden ist von Nowikoff und Moroff festgestellt, daß im ganzen nur zwei Pigmentzellen vorhanden sind.

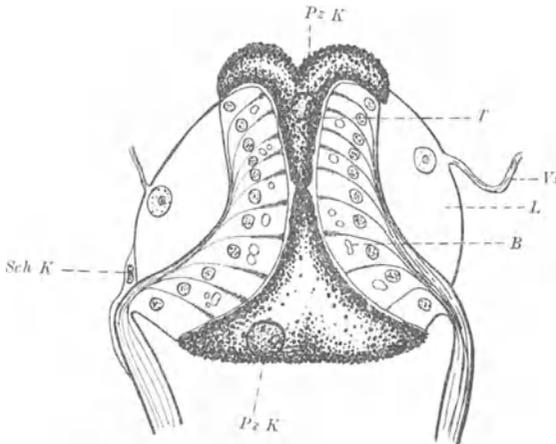


Fig. 91. Querschnitt durch das Naupliusauge von *Cypris crassa*.

PzK Kerne der Pigmentzellen; *T* Tapetum; *L* Linse; *Vs* Bindegewebsstrang, durch den die Linse mit der Epidermis verbunden ist; *B* Binnenkörper; *SchK* Kerne der plasmatischen Nervenscheide. (Nach Nowikoff, etwas modifiziert.)

Wir gehen auf den Bau des Medianauges der Ostracoden etwas näher ein, da dieses gut ausgebildet ist und nie Rückbildungserscheinungen zeigt. Es liegt in einem Vorsprung der Stirn über der Insertionsstelle der ersten Antenne. Es kann diese Lage nicht als ungünstig bezeichnet werden, wenn man berücksichtigt, daß beim Schwimmen und Kriechen die Schale aufgeklappt wird. Der mittlere Augenbecher sieht nach vorn, seine Linse liegt dem Integument dicht an. Die beiden seitlichen sind etwas dorsalwärts gerichtet (Fig. 91), ihre Linse ist ein wenig von der Epidermis abgerückt, mit der sie durch bindegewebige Stränge (*Vs*) in Verbindung bleibt. Die hintere Seite des Pigmentbechers liegt der Darmwand an.

Der dreiteilige Pigmentbecher wird von zwei großen Zellen gebildet (*PzK*). Nach innen ist jeder Becher von einem Tapetum (*T*) ausgekleidet, das aus feinsten reflektierenden Schüppchen besteht, die dem ganzen eine faserige Struktur verleihen. Kerne konnten nicht nachgewiesen werden; es ist daher anzunehmen, daß das Tapetum ein Ausscheidungsprodukt der Pigmentzellen ist. Die Sehzellen sind in einer Ebene plattenartig aufgereiht. Die seitlichen Becher enthalten je 10 bis 15, der mittlere birgt 7 bis 8 Sehzellen. Sie ziehen sich proximal in eine Nervenfaser aus. Distal grenzen sie mit einer dunkleren Masse aneinander, die Hesse als Stiftchensäume erkannte. Zwischen dem Kern und dieser Zone findet man — bei den Copepoden noch stärker als bei den Ostracoden entwickelt — eigentümliche Binnenkörper (*Bk*), über deren Funktion man sich ebensowenig eine Vorstellung zu machen vermag wie über die Phosphären der Arachnoideen. Eigentümlich ist, daß sie manchen Copepoden vollständig fehlen. Der Nerv hat eine plasmatische Scheide, welcher nahe bei dem Austritt des Nerven ein Kern eingelagert ist (*SchK*).

Jedem der drei Augenbezirke kommt eine zellige Linse zu. Sie fehlt bei den Cypridiniden, also bei Formen, die sich durch den Besitz eines Facettenauges auszeichnen. Drei große, stark vakuolisierte Zellen bauen jeweils die Linse auf. Auch sie sind wie die Sehzellen in einer Reihe nebeneinander angeordnet, doch bildet diese Reihe einen rechten Winkel zu jener (daher ist auf der Figur jeweils nur eine Zelle zu sehen). Einige der Zellen sind durch Bindegewebsstränge mit der Epidermis verbunden (*Vs*). Es ist zu vermuten, daß die Linsenzellen umgewandelte Epidermiszellen sind. Während den Copepoden und den meisten Euphyllpoden eine Linse fehlt, ist eine solche bei *Artemia* wechselnd stark ausgebildet (am besten bei der von Pamir). Es scheint hier ein hoher Salzgehalt die Linsenbildung zu begünstigen. Sie entsteht in diesem Fall durch Vergrößerung und eigentümliches Homogenwerden von Epidermiszellen. Branchipus erinnert am meisten an die Ostracoden, da hier die Linse von einer Riesenzelle gebildet wird, die sich jederseits zwischen den seitlichen Augenbechern und die Epidermis einschiebt.

Die Leistungen der Medianaugen müssen mit einem einfachen Bildsehen erschöpft sein. Und auch dies kann nur für die mit einer Linse ausgestatteten Augen gelten. In der Hauptsache wird ihre Funktion darin bestehen, über die Richtung des Lichteinfalles zu orientieren. Freilich ist es etwas erstaunlich, daß in den seitlichen Augenbechern von *Apus* 224 Sehzellen gezählt wurden (Wenke).

Als eine rückgebildete und abgespaltete Partie des Medianauges wird von Nowikoff (1906) das ventrale Frontalorgan angesehen.

Die Augen von *Copilia*, *Corycaeus* und *Sapphirina*.

Bei diesen drei Gattungen findet man eigentümlich gebaute Augen, die oft eine recht imponierende Größe erreichen können. Es ist bisher nicht möglich gewesen, festzustellen, ob sie mit den Medianaugen der

Copepoden in Beziehung gebracht werden dürfen. Obwohl sich schon Grenacher und Steuer eingehend mit ihrem Bau beschäftigt haben, herrscht doch noch keine vollständige Klarheit über die Organisation der Retina. Aus diesem Grunde werde ich auch hier nicht allzusehr auf Einzelheiten eingehen.

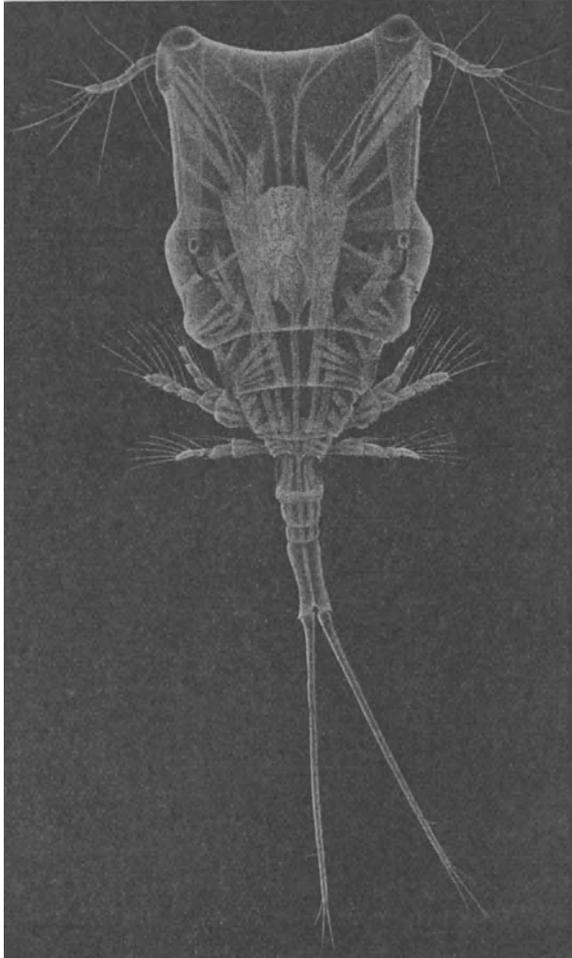


Fig. 92. Weibchen von *Copilia quadrata*.
(20mal vergrößert.) Nach Giesbrecht.)

Am vorderen Stirnrand sitzen zwei mächtige Linsen, die je durch eine bindegewebige, tubusförmige Membran mit dem weit nach hinten liegenden Teil des Auges verbunden sind (Fig. 92). Die Linse besteht aus einem äußeren cuticularen Teil, der konvex-konkav gestaltet ist, und einer nach innen sich anschließenden Bikonvexlinse von gallert-

artiger Konsistenz. Der oben erwähnte faserige Verbindungstubus enthält Blutflüssigkeit. An seinem spitzen Ende umfaßt er eine glashelle Sekretkugel, die von der Retina durch eine Partie durchsichtiger Zellen getrennt wird. Die Retina steckt in einer gebogenen Pigmentröhre. Sie besteht aus drei Sehzellen mit je einem Rhabdom. Der Nerv tritt seitlich an die Pigmentröhre heran.

Es ist zu erwarten, daß die Linse dieses Auges bei einer Brennweite, die etwa gleich ist dem Retinaabstand, ein Bild von solchen Dimensionen entwirft, daß der minimale Teil, der von der schmalen Retina aufgenommen wird, in keinem Verhältnis zu der Ausdehnung des produzierten Bildes steht. Das Unrationelle und daher Befremdende, was hierin liegt, veranlaßte Exner sich mit diesen Augen zu beschäftigen und eine Hypothese aufzustellen, die dieses Organ weniger unzweckmäßig erscheinen lassen sollte. Dabei schloß er an seine Beobachtung an, daß die Pigmentröhre nicht fest fixiert ist, sondern häufig zitternde Bewegungen ausführt, die nach Exner dazu dienen sollen, das Bild mit der Retina abzutasten. Gegen diese Auffassung wurde von Steuer geltend gemacht, daß diese Bewegungen normal nicht diese krampfhaft zitternden Charakter haben, sondern daß es durch die Darmperistaltik verursachte Verschiebungen der Retina sind, die durchaus nicht in der Bildebene erfolgen, sondern eine Änderung des Abstandes von der Linse bewirken. Steuer neigt daher mehr dazu, hierin Akkommodationsbewegungen zu sehen.

Mir scheint es, daß man von einem Bildsehen bei diesen Tieren vollständig absehen muß, daß aber dennoch die Linse für sie unentbehrlich ist. Die Angaben über vertikale Verbreitung dieser Formen, die ich finden konnte, bestätigen mir meine Vermutung, daß es sich hier um Tiere handelt, die meist in größeren Tiefen (bis zu 500 und 1200 m) leben. Bei den geringen Lichtmengen, die mehrere Hundert Meter tief ins Wasser eindringen, verlieren bildrezipierende Augen immer mehr an Bedeutung. Wenn aber nur ein Richtungsehen gefordert wird, so ist damit eine Linse noch nicht überflüssig geworden. Nur wirkt sie hier nicht in ihrer Eigenschaft als Bildproduzent, sondern lediglich in ihrer Eigenschaft als Brennglas. Und dieses wird um so größer gefordert werden, je geringer die Lichtintensität ist. Die Leistungen dieses Auges würden demnach darin bestehen, das Tier über die Richtungen des Lichteinfalles zu orientieren und vor allem andere fluoreszierende oder leuchtende Organismen zu lokalisieren.

Das Facettenauge der Insekten und Krebse.

Schon mehrfach beobachteten wir eine Tendenz, eine größere Zahl von Augen zu bilden, die sich zusammenlegen, um durch gegenseitige Ergänzung ihrer Sehfelder zu einem einzigen großen Sehfeld einen physiologisch einheitlichen Komplex entstehen zu lassen. Mit der Vermehrung der Ocellen ging eine Verminderung der Sehelemente und

damit eine Einengung des Sehfeldes des einzelnen Ocellus Hand in Hand. Inwiefern diese Entwicklungstendenz durch das bei den Gliederfüßlern vorhandene Außenskelett bedingt ist, haben wir schon früher berührt. Diese Beziehung läßt es verständlich erscheinen, daß dreimal unabhängig voneinander ein Facettenauge entstehen konnte, einmal das von Scutigera, dann das der Insekten und Krebse — dessen monophyletischer Ursprung durch die Untersuchungen von Hesse und seiner Schüler sehr wahrscheinlich gemacht wurde (dagegen Moroff, 1912) — und schließlich das Facettenauge der Xiphosuren. Die größte Vollkommenheit hat das der Insekten und Krebse erreicht, wo es auch durch Anpassungen an spezielle Funktionen seine hohe Bedeutung für diese Tierformen dokumentiert.

Ein allgemeiner Typus des Baues der Facettenaugen läßt sich nicht ohne weiteres aufstellen. Die Unterschiede sind zu groß, und zwingen uns gleich mehrere Typen nebeneinander zu reihen. Doch kann das Eine vorweg genommen werden: Die Zahl der Elemente, die ein einzelnes Facettenglied bilden, sind bei fast allen Insekten und Krebsen gleich, mit alleiniger Ausnahme der die Facetten umhüllenden Nebenzellen. Die Unterschiede beziehen sich lediglich auf die Form und auf die Lage der Zellen.

Das Facettenauge (Komplex- oder zusammengesetzte Auge) besteht aus einer wechselnd großen Zahl einzelner pyramidenförmiger Facetten (Ommen, Augenkeilen), deren Spitze nach innen gekehrt ist und deren Basis durch die meist sechseckige Kornea (einer direkten Fortsetzung der Cuticula) gegeben wird. Den Hypodermiszellen, die die Körpercuticula ausscheiden, entsprechen hier stets zwei korneagene Zellen. Nur bei solchen Formen, die sich auch noch nach der Ausbildung des Facettenauges häuten, bleiben die Korneazellen immer an ihrem ursprünglichen Platze, stets bereit eine neue Kornea zu bilden (Krebse, Apterygoten, Ephemeriden). Bei den Hemimetabolen (Libellen, Phasmoden und Mantiden) werden sie auch noch durch ihre Funktion als Linsenbildner in dem Bereich der Kornea festgehalten. Doch reichen sie hier bereits zu beiden Seiten des Kristallkegels herab, legen sich diesem eng an und spielen hier vermöge des Pigments, das ihrem Plasma eingelagert ist, die Rolle eines Lichtschirmes. Bei den Schmetterlingen schließlich reichen sie nur noch während der Verpuppung an die Kornea heran. Nachdem sie sich an der Bildung der das Auge überziehenden Puppenhaut beteiligt haben, ziehen sie sich in die Tiefe zurück und gehen hier nur noch ihrer neu erworbenen Aufgabe nach, schräg aus dem Kristallkegel austretendes Licht zu absorbieren. Die Korneazellen sind allmählich zu den zwei Hauptpigmentzellen geworden (Hesse). (Siehe Fig. 93C, *cgz* und B, *cgz'* und D, *pz₁*.)

Der Kornea schließt sich als zweiter dioptrischer Apparat der cuticulare Kristallkegel an (*Kk*). Er setzt sich aus vier gleichen Teilen zusammen, die sich um die Achse des Ommas gruppieren. Jeder Teil wird von einer Kegelszelle ausgeschieden; meist wird das Plasma dieser Zellen stark reduziert, so daß es nur noch einen feinen Überzug über

das Kegelsegment nach außen und ferner eine kleine Ansammlung um den Kern herum (*KzK*) bildet (Fig. 93D).

Auf die vier Kegezellen folgen die acht Sehzellen (*rz*), die gemeinsam ein Rhabdom (*rh*) ausscheiden. Sie werden in ihrer Gesamtheit als Retinula bezeichnet. Die einzelnen Zellen gruppieren sich in derselben Weise wie die Kegezellen um die Achse des Ommas, dem sie ihre Rhabdomere zukehren, aus welchen sich das gemeinsame Rhabdom zusammensetzt¹⁾.

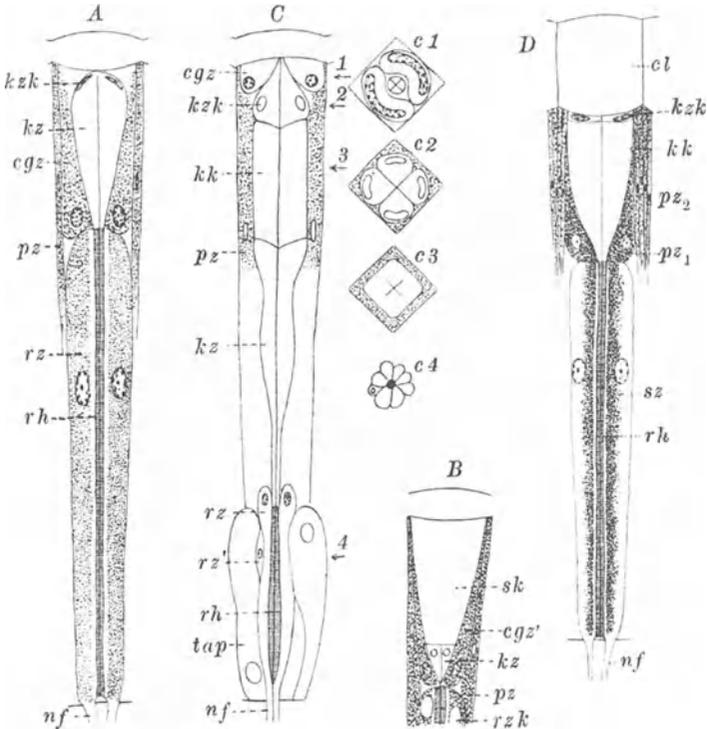


Fig. 93. Verschieden gebaute Facettenglieder von zusammengesetzten Arthropodenaugen.

Im Längs- und Querschnitt. Schematisch (Längenausmaß bei den Längsschnitten nur etwa halb so sehr vergrößert als Querausmaß). A von einer Libelle (akou), B von einer Fliege (pseudokon), C von einem dekapoden Krebs (Palaemon), D Schema eines eukonen Appositionsauges von einem Insekt. *cgz* Korneagezelle und *cgz'* solche, die nicht mehr mit der Kornealins in voller Berührung stehen; *kk* Kristallkegel; *kz* Kegezelle; *kzk* Kern der Kegezelle; *nf* Nervenfasern; *pz* Pigmentzelle; *rh* Rhabdom; *rz* Retinulazelle = Sehzelle; *rz'* rudimentäre Retinulazelle; *rzk* Kern der Retinulazelle; *sk* Sekretkegel; *tap* Tapetum. Die Pfeile zeigen die Höhe der mit der gleichen Zahl versehenen gleichnamigen Querschnitte. (Nach Hesse. A, B und C 1913, D 1908.)

¹⁾ Entsprechend dem Umstande, daß die Retina hier evers gebaut ist, findet man, daß der Ruhestrom beim Facettenaugen den entgegengesetzten Verlauf hat (im äußeren Kreis verhält sich die Basis des Auges positiv gegen die Kornea) wie beim Wirbeltierauge (Brücke und Garten, 1907).

Nicht immer sind die Rhabdomere miteinander verschmolzen. Bisweilen kommt es nur zu einer mehr oder weniger weitgehenden Annäherung. Die Zusammensetzung der Rhabdome aus Stiftchen wurde schon erörtert. Die Retinulazellen sind meist pigmenthaltig. Sie setzen sich proximal in eine Nervenfasern fort (*nf*), die die Basalmembran durchsetzt, um in dem unter dem Auge gelegenen Ganglion zu endigen. Die einzelnen Ommen werden voneinander isoliert durch eine wechselnde, oft ziemlich beträchtliche (48 bei Dipteren) Zahl von sogenannten Nebenpigmentzellen. Dazu kommen schließlich noch bei Krebsen in Anpassung an besondere Lichtverhältnisse Tapetumzellen. Man findet sie im Bereich der Retina, doch nie in großer Zahl. Es ist zu beachten, daß auch das Pigment der Nebenpigmentzellen stark reflektierende Eigenschaften annehmen kann, so daß man hier von einem Tapetum spricht. Doch sind unter Tapetumzellen schlechthin nur die erst erwähnten Zellen verstanden (Fig. 93C, *tap*).

Wir haben unserer Beschreibung ein eukones Auge zugrunde gelegt, d. h. ein Auge, bei dem der Kristallkegel aus einer cuticularen Masse besteht (Fig. 93C und D). Diese Konsistenz ermöglicht es, ihm in verschiedenen Bezirken eine verschiedene optische Dichte zu geben. Und dieser Umstand, die Anisotropie des Kristallkegels ist es wieder, die die Einteilung in eukone und in nicht eukone Augen auch für die Betrachtung der Dioptrik wichtig macht.

Die nicht eukonen Augen lassen unter sich nochmals einen Unterschied in der Härte des dioptrischen Apparates erkennen, und diese Unterscheidung deckt sich mit der morphologischen Einteilung. Man spricht von akonen Augen dann, wenn eine Ausscheidung eines dioptrischen Körpers überhaupt nicht stattfindet. Der ganze Zelleninnhalt ist gleichmäßig durchsichtig und wasserreich. Die Kerne liegen meist distal (Fig. 93A). Die Zellen laufen sehr spitz gegen das Rhabdom zu aus, was bei den eukonen Augen nicht der Fall zu sein braucht. Dies ist funktionell wichtig, wie wir später sehen werden. In dem pseudokonen Auge findet schon eine Abgrenzung zwischen einer Sekretmasse und dem Körper der Kegelzellen statt. Doch ist dieses Sekret anscheinend noch nicht optisch differenziert (Fig. 93B).

Das pseudokone Auge unterscheidet sich von dem eukonen auch dadurch, daß hier der Kristallkegel distal von den Zellkernen ausgeschieden wird. Schließlich kann morphologisch und auch funktionell der Kristallkegel zum Teil oder ganz durch einen zapfenartigen Vorsprung der Kornea ersetzt werden. Letzteres gilt wenigstens hinsichtlich der eigentümlichen Wirkung des Kegels als Zylinderlinse für das Leuchtkäferchen.

Damit sind aber noch nicht alle Modifikationen erschöpft, die uns im Bau der Facettenaugen entgegentreten. Auch die Form des Kristallkegels kann variieren. Er ist nicht immer kegelförmig. Bei Krebsen finden wir ihn zylindrisch. Hier nimmt das Plasma der Kegelzellen oft noch einen beträchtlichen Raum ein (Fig. 93C). Dies ist im allge-

meinen dann der Fall, wenn der Kristallkegel weit von den Rhabdomen entfernt liegt. Das nächste Kapitel wird uns zeigen, inwiefern ein solches Verhalten typisch ist für das sogenannte Superpositionsauge, das nicht nur ein physiologischer, sondern auch ein morphologischer Begriff ist. Kugelförmige Kristallkegel finden sich bei Aega, einer Meeresassel.

Ein Querschnitt durch die Retinula gibt das Bild einer Rosette, deren Mittelpunkt der achtstrahlige Stern des Rhabdoms bildet (Fig. 93C, c4). Bei Dipteren tritt eine Zelle in die Mitte und die übrigen gruppieren sich um diese herum. Nicht immer ist die Länge des Rhabdomers gleich der des Rhabdoms. Bei *Lepisma*, *Corixa* und bei *Periplaneta* ordnen sich die Rhabdomere übereinander an. Es ist dies als der primitivere Zustand aufzufassen. Die Zahl der Retinulazellen (8) ist nicht konstant; meist ist sie auf sieben reduziert, doch läßt sich dann oft noch die achte, rückgebildete Zelle finden. Die Asseln zählen 14 Retinulazellen und manche Schmetterlinge (*Lycäniden* u. a.) deren 10.

Auch die Normalzahl der übrigen Elemente erleidet Ausnahmen. Bei den Phyllopoden findet man statt zwei Korneazellen eine größere Anzahl, und bei Amphipoden und Isopoden ist die Zahl der Kegelzellen auf zwei gesunken.

Die am häufigsten vorkommenden Zahlen 2, 4 und 8 weisen auf den Ursprung dieser Zellen aus einer Mutterzelle hin.

Bei den Insekten treten Tracheen in die Facettenaugen ein, die hier eine außerordentlich reiche Entfaltung erfahren können. Sie bilden dann eine dichte Hülle um die Retinulae und übernehmen hier die Rolle eines Tapetum. Dies gilt besonders für Nachtschmetterlinge, Fliegen und auch Libellen.

Sehr oft sind in den einzelnen Teilen ein und desselben Auges die Facetten verschieden gebaut. Es kann dies so weit gehen, daß Appositions- und Superpositionstypus in einem Auge vereinigt wird. Dies läßt immer auf verschiedene Leistungen der einzelnen Bezirke schließen.

Die Zahl der Facetten, die ein Auge zusammensetzen, schwankt in den weitesten Grenzen. Für Käfer liegen eine Reihe von Zählungen vor (Leinemann). Sie betreffen etwa gleich große Formen. Es ergaben sich für ein Auge vom Pappelbock (*Saperda carcharias*) 1825, vom Laufkäfer (*Carabus violaceus*) 3500, vom Maikäfer ♀ (*Melolontha vulgaris*) 5100, vom Gelbrand (*Dyticus marginalis*) 9000, vom Totengräber (*Necrophorus germanicus*) 30000 Facetten. Bei dem geflügelten Männchen des Leuchtkäfers (*Lampyris splendidula*) wurden 2500, bei seinem ungeflügelten Weibchen nur 300 gezählt. Forel findet in dem Auge von einem Arbeiter von *Solenopsis fugax*, einer Ameisenart, deren Arbeiter nahezu immer unter der Erde leben, nur 6 bis 9 Facetten, im Auge des Männchens dagegen, welches das Weibchen bis hoch in die Luft hinauf verfolgt, konnte er 400 zählen.

Physiologie des Facettenauges.

Ich habe im Jahre 1910 in den Ergebnissen und Fortschritten der Zoologie einen ausführlicheren Aufsatz über diesen Gegenstand erscheinen lassen. Er wird mir hier als Leitfaden dienen und ich werde da, wo weder Kürzungen noch Verbesserungen erforderlich waren, dann und wann auch Stellen direkt übernehmen. Besonders gilt dies für das erste Kapitel, das die Dioptrik behandelt, das ich nahezu vollständig folgen lasse.

Dioptrik des Facettenauges.

„Eine Besprechung der Dioptrik des Facettenauges ist nicht möglich, ohne den Namen desjenigen Forschers voranzustellen, dessen klassische Arbeiten uns nicht nur die Grundlagen auf diesem Gebiete gegeben, sondern auch unsere Kenntnisse bis ins Detail vertieft haben. Es ist dies Sigmund Exner, dessen umfassende Untersuchung, betitelt »Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten« im Jahre 1891 erschien. Was seit diesem Jahre in dieser Hinsicht Neues hinzukam, ist kaum nennenswert. Meist handelt es sich um Bestätigungen der von Exner gemachten Beobachtungen ...

„Betrachten wir zunächst den Kristallkegel und die Kornea als einen einheitlich wirkenden Körper und legen uns nun die Frage vor, auf welche Weise ein Lichtstrahl, der diesen Körper durchsetzt, in seiner Richtung beeinflusst werden kann, so ergeben sich zwei Möglichkeiten: einmal kann er eine Brechung erleiden beim Ein- und Austritt in bzw. aus diesem stärkerbrechenden Medium. Es wäre dies also eine Wirkung der Grenzflächen, wie wir sie z. B. durch unsere in verschiedenster Weise zur Anwendung kommenden Glaslinsen haben. Es ist aber noch ein zweiter Fall denkbar: Der Lichtstrahl kann innerhalb des betreffenden Körpers Richtungsänderungen erfahren, falls dieser Körper nicht homogen ist, sondern an verschiedenen Stellen verschiedene optische Dichten aufweist, wobei es zunächst ganz gleichgültig bleibt, ob diese Bezirke allmählich ineinander übergehen oder sich gegeneinander absetzen.

„Nun handelt es sich aber im Facettenauge darum, einen ganz bestimmten dioptrischen Effekt zu erzielen. Ist uns dieser bekannt, so haben wir bereits eine wichtige Handhabe, um festzustellen, welcher Art die Wirkung des Kristallkörpers ist, indem wir untersuchen, welches der beiden angeführten Systeme einen solchen Effekt zu erreichen imstande ist. So fand Exner, daß bei einem Wasserkäfer die dioptrische Wirkung des Kristallkörpers + Kornea den überaus hohen Brechungsindex von 1,8 voraussetzt, falls hier der Effekt durch die Brechung an den Begrenzungsflächen entstehen sollte. Da ihm aber andererseits das Mikrorefraktometer nur einen Brechungsexponenten von 1,55 finden ließ und ferner ein Abschneiden der gekrümmten Endflächen die Produktion eines umgekehrten Bildchens nicht beeinträchtigte, so war

damit der Hinweis gegeben, daß hier eine Inhomogenität der lichtbrechenden Substanz vorliegen mußte, die diesen Effekt erzielt. Und es zeigte sich denn auch, in welcher Weise die Änderung der optischen Dichte in einem Gebilde von der Gestalt eines Kristallkörpers erfolgen muß, um die beobachtete Wirkung hervorzurufen. Es fand sich, daß wir es hier mit einem »Linsenzylinder« (Exner) zu tun haben, dessen Wesen darin besteht, daß die Brechung in der Längsachse des Kristallkegels, oder — wenn wir der Einfachheit wegen ein zylindrisches Gebilde mit zwei planen Begrenzungsflächen nehmen wollen — in der Längsachse des Zylinders am stärksten ist und von hier nach der Mantelfläche zu ständig abnimmt. Wir können uns diesen Übergang auch sprungweise, den Zylinder also geschichtet vorstellen. Das mikroskopische Bild mancher Kristallkegel läßt in der Tat eine mehr oder weniger scharf ausgesprochene Schichtung annehmen.

„Vergegenwärtigen wir uns nun den Gang der Lichtstrahlen in einem solchen Linsenzylinder. Es sei in Fig. 94 $abcd$ ein solcher um die Längsachse xy geschichteter Zylinder. Der Strahl xm wird nun

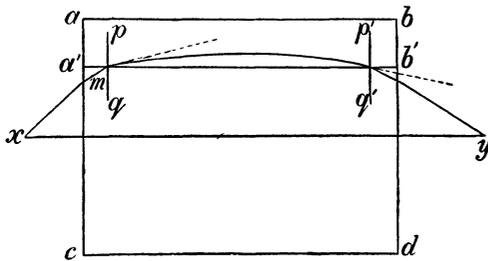


Fig. 94. (Exner.)

mehrere dieser Schichten, von denen eine $a'b'$ eingezeichnet ist, passieren müssen. Da die folgende stets einen geringeren Brechungsexponenten besitzt als die eben durchsetzte, so wird der Strahl sich immer mehr der Parallelen zur Längsachse nähern und schließlich mit dieser konvergent verlaufen. Denn

„Nun sind die folgenden Schichten die optisch dichteren. Es wird daher der Lichtstrahl nun in einer Kurve der Geraden xy sich nähern, die gleich ist der, auf der er sich in der ersten Hälfte des Zylinders von ihr entfernt hat.

„Nun mag man vielleicht geneigt sein, anzunehmen, daß der Lichtstrahl beim Durchsetzen des Linsenzylinders nur so lange eine Richtungsänderung erfährt, als er nicht parallel der Längsachse gerichtet ist, dagegen unbeeinflusst bleibt, sobald dies erreicht ist, indem er nun stets innerhalb desselben optischen Mediums verbleibt. Daß dies jedoch nicht zutreffend ist, zeigt uns schon eine Betrachtung des Schicksals eines Lichtbündels, das wir uns in seine Elementarwellen zerlegt denken. Da im gegebenen Falle die der Achse näher verlaufenden infolge der größeren optischen Dichte des zu passierenden Mediums eine geringere Fortpflanzungsgeschwindigkeit besitzen als die, die dem Mantel näher sind, so wird das gesamte Lichtbündel eine Kurve beschreiben müssen, die den parallelen Verlauf zu einem konvergenten gestaltet.

„Nachdem wir nun das Schicksal eines einzelnen Strahles verfolgt haben, bleibt uns zu betrachten, ob alle Strahlen, die von x ausgehen

und den Linsenzylinder treffen, auch wieder in y vereinigt werden. Man kann allgemein sagen, daß dies zutrifft, falls die Abnahme des Brechungsindex gegen den Mantel zu eine ganz bestimmte ist, so daß einer jeden Entfernung von der Längsachse eine bestimmte optische Dichte entspricht. Diese ist also eine Funktion der Entfernung, wobei dieser Funktion die Form einer Parabel zukommt. Ist das der Fall, so schneiden sich die von x ausgehenden Strahlen in y , d. h. in y entsteht dann das Bild von x . Was die Brennweite eines Linsenzylinders anlangt, so zeigt sie, wie aus dem Gesagten zu entnehmen ist, eine Abhängigkeit von der Länge des Zylinders, und zwar sind diese beiden Größen einander umgekehrt proportional, solange die Länge des Zylinders ein bestimmtes Maß nicht überschreitet, wie wir gleich erkennen werden.

„Denken wir uns nämlich einen Zylinder von wesentlich bedeutenderer Länge und versuchen uns nun ein Bild von dem Strahlengang zu machen, so können wir dieses bereits im Anschluß an das bisher Ausgeführte ohne weiteres gewinnen. Fig. 95 zeigt uns das Schicksal eines parallelen Strahlenbündels $a-b$. Es muß zunächst ein Konvergieren

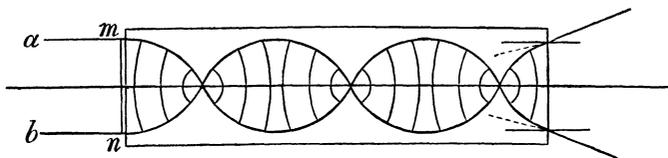


Fig. 95. (Exner.)

Eintreten. Vom Schnittpunkt aus haben wir nun weiterhin dieselben Verhältnisse wie in Fig. 94, nur entsprechend der Länge des Zylinders sich mehrmals wiederholend. Wir erhalten also eine Folge von Brennpunkten, deren Anzahl eine Funktion der Länge des Zylinders ist. Je nachdem wir dem Zylinder verschiedene Längen geben, wirkt er als Zerstreuungslinse (Fig. 95) oder als Sammellinse.

„Vereinigen sich, wie wir gesehen haben, die von einem auf der Achse gelegenen Punkte ausgehenden Strahlen wieder zu einem Punkte, so darf man dasselbe in annähernd gleichem Maße auch für Punkte annehmen, die in der Nähe der Achse liegen. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, das Bild zu konstruieren, das entworfen wird. Betrachten wir in dieser Hinsicht zwei Fälle, die wir am häufigsten verwirklicht finden und die uns daher besonders interessieren. Der eine wird gegeben durch eine Zylinderlänge, die gleich ist der Brennweite des Zylinders (Fig. 96). Es liegt demnach das Bild eines unendlich fernen Objekts an der hinteren Begrenzungsfläche. Es sei mn ein parallel zur Achse einfallendes Strahlenbündel. Sein Schnittpunkt wird in y liegen. pq sei ein schräg auffallendes Bündel, dessen Schnittpunkt in z gelegen ist. $y-z$ gibt demnach das umgekehrte Bildchen des Objekts (Limulus).

„Vergleichen wir nun damit die Wirkung einer Sammellinse, die ein gleichgroßes, umgekehrtes Bild entwirft, so ergibt sich eine bedeutende

Differenz (Fig. 97). Während nämlich hier die Hauptstrahlen der Lichtbündel, also die Geraden, die durch o, z und o, y gehen, nach wie vor dieselbe Richtung zeigen, mithin eine Gerade darstellen, trifft dies nicht auch zu für die Hauptstrahlen beim Linsenzylinder. Wie aus Fig. 96 zu ersehen, ändern diese bei schräg auffallendem Lichtbündel ihre Richtung, so daß sie parallel der Achse aus dem Zylinder austreten. Der Nutzen, den diese Strahlenbrechung vor jener voraus hat, wird klar, wenn man berücksichtigt, daß es sich darum handelt, möglichst alles Licht, das unter einem bestimmten Winkel auffällt, dem Rhabdom zuzuführen und somit nutzbar zu machen.

„Betrachten wir nun noch den zweiten Fall: Die Wirkung eines Linsenzylinders, dessen Länge doppelt so groß ist wie seine Brennweite.

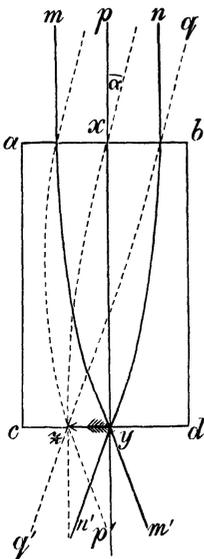


Fig. 96. (Exner.)

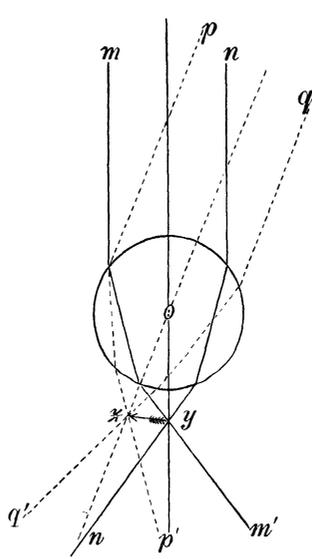


Fig. 97. (Exner.)

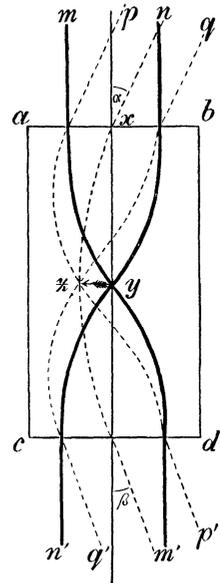


Fig. 98. (Exner.)

Wir können auch hier den Strahlengang ohne weiteres aus dem bisher Gesagten ableiten. Ist doch ein solcher Zylinder in seiner Wirkung zerlegbar in zwei Zylinder von der Länge ihrer Brennweite. Der erste dieser beiden wird dann an seiner hinteren Begrenzungsfläche ein umgekehrtes Bild entstehen lassen, das demnach in die Mitte des einheitlichen Zylinders fallen muß (Fig. 98, $y-z$). Beachtet man nun weiter, daß der Gang eines Lichtstrahles, beispielsweise des Strahles $m-y$, derselbe ist, ob er von m nach y oder von y nach m zu verläuft, so ist damit klar, daß von der Bildebene $y-z$ an nun ein Strahlenverlauf sich ergeben muß, der dem in dem oberen Teil des Zylinders symmetrisch ist. Demzufolge wird ein Lichtbündel, das parallel zur Achse eingetreten ist (m, n), auf die gleiche Weise den Zylinder verlassen. Ein schräg

auffallendes Bündel (p, q) wird unter demselben Winkel, unter dem es eingefallen ist (α), auch wieder austreten ($\beta = \alpha$), und zwar nach derselben Seite hin.

„Von diesem hier gegebenen Schema weichen jedoch die dioptrischen Apparate im Facettenauge einmal dadurch ab, daß ihre vordere und hintere Begrenzungsflächen nicht plan sind, sondern konvex und so die Wirkung der Grenzflächen sich zu der der Schichtung addiert. Dazu kommt, daß häufig Kornea und Kristallkörper zwei getrennte Linsenzylinder darstellen, von denen ein jeder von konvexen Endflächen begrenzt ist. Als eine weitere Abweichung von dem Schema ist zu erwähnen, daß der Linsenzylinder in seinem vorderen Bezirk nicht immer den gleichen optischen Bau zeigt wie in seinem hinteren Bezirk. Dadurch muß sich natürlich das Bild aus der Mitte gegen das eine Ende hin verschieben.

„Schließlich bleibt noch zu erwähnen, daß die Schichtung auch eine etwas andere sein kann und vermutlich auch bisweilen im Facettenauge eine andere ist, dennoch aber annähernd den gleichen Effekt erzielt wie der Linsenzylinder. Es handelt sich um eine Zwischenform zwischen Linsenzylinder und der Matthiessenschen Etagenlupe. Beistehende Fig. 99 zeigt, wie die becherförmigen Schichten ineinander gesteckt sind und so, indem die äußersten geringsten Brechungsexponenten besitzt, an einen Linsenzylinder erinnern.

„Stellt man sich ein Modell eines Linsenzylinders aus Glas her, so beobachtet man, daß ihm ein großer Nachteil bei Verwendung im Facettenauge anhaften muß. Es werden nämlich die Strahlen, deren Einfallswinkel eine bestimmte Größe überschreitet, an die Peripherie der Mantelfläche gelangen müssen, und da nun der Kristallkörper optisch dichter ist als die Körpersäfte, die ihn umspülen, so werden diese Strahlen hier eine totale Reflexion erleiden. Dadurch wird aber ev. die Bildscharfe sehr wesentlich beeinträchtigt. Diesem Übelstand ist bei einer Reihe von Insekten und Krebsen, wenn nicht bei allen durch eine eigentümliche Modifikation des Kristallkegels abgeholfen. Während

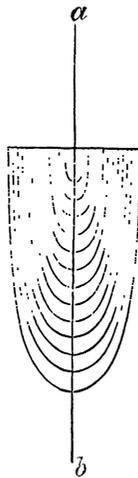


Fig. 99. (Exner.)

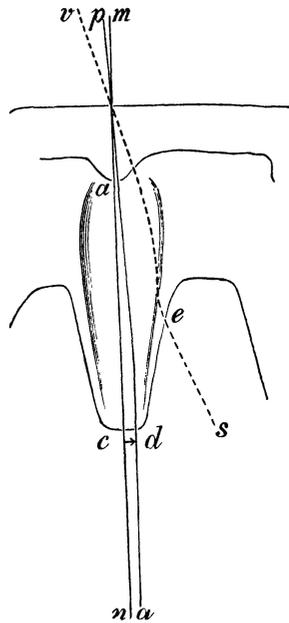


Fig. 100. (Exner.)

zunächst in der angegebenen Weise die optische Dichte entsprechend der Entfernung von der Achse abnimmt, treten peripher plötzlich nochmals einige sehr stark brechende Schichten auf, so daß wir von einem stärker brechenden Kegelmantel sprechen können, der den Kristallkegel umhüllt. Seine Wirkung erhellt aus Fig. 100. v , s sei ein solcher schräg auffallender Strahl. Sobald er auf den peripheren Kegelmantel trifft, erfährt er eine Ablenkung in einem Sinne, der entgegengesetzt ist dem Sinne der Ablenkung innerhalb des Kristallkegels, d. h. er wird von der Achse weggebrochen. Da er nun unter genügend großem Winkel bei e auf die Grenzfläche trifft, wird er hier nicht mehr total reflektiert, sondern er vermag den Kristallkegel zu verlassen und wird nun von dem anlagernden Pigment entweder absorbiert oder auch reflektiert, dann aber, wie wir später erfahren werden, durch eine eigentümliche Gestaltung der Kristallkegel wieder nach außen befördert.

„Wir haben nun gesehen, daß die dioptrische Wirkung im Facettenauge einmal hervorgerufen wird durch die Inhomogenität der dioptrischen Apparate und dann durch die Grenzflächen. Die Beteiligung dieser beiden Faktoren am Gesamteffekt kann eine recht verschiedene sein. Die Wirkung der Grenzflächen tritt naturgemäß am meisten da zurück, wo ein Wechsel des an das Auge angrenzenden Mediums stattfindet, so bei Wasserkäfern, die im Wasser und in der Luft zu sehen angewiesen sind. Hier würde die verschiedene Dichte von Luft und Wasser Akkommodationen in hohem Maße erfordern. Da das Facettenauge jedoch überhaupt nicht akkommodationsfähig zu sein scheint, dürfen wir auch erwarten, hier die von dem äußeren Medium in hohem Maße unabhängige Linsenzylinderwirkung allein zu finden, eine Erwartung, die sich auch vollauf bestätigt. Die Korneafacetten sind hier kaum oder gar nicht gewölbt, während sie bei anderen Insekten, z. B. den Tagschmetterlingen, bisweilen sehr starke Krümmungen aufweisen.

„Es bleibt uns nun noch, auf eine dritte Möglichkeit der Wirkung, auf die katoptrische Wirkung, der Kristallkegel hinzuweisen. Wir gehen auch hier am besten von einem Schema aus. Die Kristallkegel verdanken ihren Namen der mehr oder weniger stark ausgesprochenen Kegelgestalt. Sehen wir uns daher zunächst den Strahlenverlauf in einem geometrischen Kegel an. Der Strahl a in Fig. 101 wird bei b total reflektiert und dann weiterhin unter größerem Winkel als bei b nun bei c die Kegelwand treffen. Findet sich hier reflektierendes Pigment (= Iristapetum), so wird er einen Verlauf über d , e , f , g , h , i zeigen, d. h. er wird aus dem Kegel wieder nach oben hin austreten. Findet sich jedoch kein Pigment an dem Kristallkegel, so wird der Strahl etwa in Richtung $e-n$ den Kegel verlassen und nun in den Nachbarkegel eindringen, und zwar bereits unter einem größeren Winkel mit der Achse als in dem ersten. Auf diese Weise kann er noch mehrere Kegel durchsetzen, aber schließlich wird sich in Summa innerhalb mehrerer Kegel derselbe Vorgang abspielen wie bei Vorhandensein eines

Iristapetum innerhalb eines einzigen, d. h. der Strahl wird wieder aus dem Auge hinaus befördert werden. Kehren wir nun von unserem Schema wieder zurück zu den Kristallkegeln. Hier haben wir keine geometrische Spitze, sondern ein abgestumpftes Ende. Es werden somit auch alle Strahlen, deren Einfallswinkel nicht über eine bestimmte Größe hinausgeht, nicht katoptrisch von dem Kegel beeinflußt werden, sondern entsprechend dem oben Ausgeführten ihn durchsetzen können. Nur für die schräg einfallenden Strahlen, die an die Peripherie des Kristallkegels gelangen, kommt diese katoptrische Wirkung in Betracht, derzufolge sie wieder nach außen befördert werden und nun entsprechend der Farbe des Iristapetum dem Auge einen oft sehr schönen metallischen Glanz verleihen. Besonders stark tritt dieser in einigen Insektengruppen auf, wo selbst Gattungen danach benannt sind (*Chrysopa* = Goldauge).

„Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, daß die katoptrische Wirkung eventuell stark zurücktreten kann, besonders durch die Anwesenheit des Kegelmantels, und daß dann das Hinausbefördern dieser Strahlen in erster Linie auf der reflektorischen Wirkung des Iristapetum beruht.“

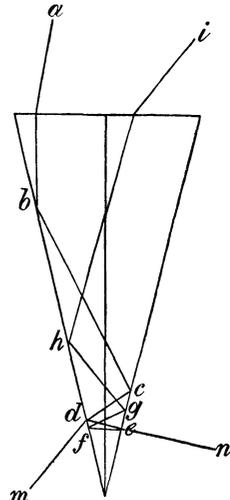


Fig. 101. (Exner.)

Theorien über das Sehen des Facettenauges.

Die Vorstellungen, die man sich von der Funktion des Facettenauges gemacht hat, knüpften an eine bestimmte Auffassung der Rezeptoren an oder aber sie entwickelten sich unabhängig davon, mußten aber dann Voraussetzungen über den Bau und die Lage der reizaufnehmenden Organe machen, von deren Erfüllung die Existenzberechtigung der Theorie in erster Linie abhängig war. Es blieb bei diesen Tastversuchen im Laufe der Jahre wohl kaum ein Bezirk des Facettenauges übrig, der nicht von dem einen oder anderen als Rezeptor in Anspruch genommen wurde. Heute können wir die von Schultze (1868) zuerst ausgesprochene und durch Grenachers klassische Arbeit gestützte Auffassung als gesichert bezeichnen: Die reizaufnehmenden Organe sind die Rhabdome.

Zwei Theorien waren es, die lange Zeit einander gegenüberstanden. Nach der einen sollte in jedem Omma ein umgekehrtes Bildchen entworfen werden und auch zur Rezeption gelangen. Man hat diese Annahme als Bildchentheorie bezeichnet. Sie fand die wichtigste Stütze in dem von Gottsche (1852) erbrachten Nachweis, daß die einzelnen Kornealinsen des Fliegenauges ein umgekehrtes Bild etwa im Bereich der Rezeptoren entwerfen.

Abgesehen davon, daß Gottsche bei seiner Untersuchung die Wirkung der Kristallkegel außer acht gelassen hat, mußte die Bildchentheorie an der Beschaffenheit und Leistungsfähigkeit des Rhabdoms scheitern. Denn dessen Bau läßt es nicht möglich erscheinen, daß räumlich getrennte Reize auch räumlich getrennte Erregungen in ihm erzeugen. Das Rhabdom ist ein funktionell einheitliches Gebilde und vermag in einem bestimmten Moment nur eine einzige Erregung zu geben. Denn einmal besteht keine Vorrichtung, um die Lichtstrahlen in den einzelnen Rhabdomeren gesondert fortzuleiten. Im Gegenteil, je höher ein Auge entwickelt ist, um so intimer schließen sich die Rhabdomere zusammen, so daß die Lichtstrahlen, von denen der weitaus größte Teil nicht genau in Richtung der Achse das Rhabdom trifft, in ihrem Verlauf durch das katoptrisch wirkende Rhabdom abwechselnd die verschiedenen Rhabdomere durchläuft. Dazu kommt, daß in manchen Fällen (Dekapoden) die Rhabdome aus einzelnen Plättchen bestehen, derart, daß die den einzelnen Sehzellen angehörenden Plättchen sich abwechselnd übereinander legen. Auch die Richtung der Nervenfasern, die die Plättchen durchziehen, alternieren so, daß von oben gesehen die eine Faserlage senkrecht zur vorausgehenden und zur nachfolgenden liegt. Bei einer solchen Anordnung ist es nicht vorstellbar, daß von den Sehzellen eines Rhabdoms zu gleicher Zeit verschiedene Erregungen aufgenommen werden. (Über die Annahme, daß ein Rhabdom qualitativ verschiedene Erregungen zu geben vermag, siehe später.)

Mit dem Nachweis, daß das Rhabdom eine funktionelle Einheit darstellt, war Gottsches Theorie erledigt und der Müllerschen Theorie zum Siege verholfen. Es ist diese die ältere von beiden. Sie wurde im Jahre 1826 von Johannes Müller begründet und von ihm selbst als Theorie des musivischen Sehens bezeichnet. Er sieht zunächst von der Wirkung der dioptrischen Apparate ab und stellt sich die einzelnen Facettenkeile in der Hauptsache als Lichtisolator gegenüber den anderen vor. In jeden Keil vermag nur Licht einzudringen, das eine geringe Divergenz mit seiner Achse besitzt. Die Gesamtheit der Strahlen, die in einen Keil eindringen, liefern jeweils nur einen einzigen Bildpunkt. Durch Zusammenwirken aller Keile entsteht ein aufrechtes Bild, das sich aus so vielen Bildpunkten zusammensetzt, wie Keile vorhanden sind. Damit ist die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Zahl der Keile und von der Einschränkung der Einzelsehfelder und ferner die radiäre Anordnung der Keile gegeben.

Müllers Theorie von dem musivischen Sehen trifft in der Hauptsache das Richtige. Jedem Omma entspricht nur ein Bildpunkt. So kommt ein aufrechtes Bild für die Rezeption zustande. Doch gilt diese Art der Bildentwerfung durch den dioptrischen Apparat nur für den primitiveren Typus des Facettenauges für das Appositionsauge. Beim Superpositionsauge gewinnt die Linse wieder als Bildproduzent Bedeutung und der schroffe Gegensatz gegenüber dem Linsenauge wird dadurch gemildert.

Das Appositionsauge.

Der Name Appositionsauge und Superpositionsaugae bezieht sich auf die Bildproduktion. Für das Appositionsauge ist charakteristisch, daß die Strahlen, die durch eine bestimmte Korneafacette eintreten, soweit sie nicht vom Pigment absorbiert werden, zur Entstehung nur eines Bildpunktes beitragen. Von Bildpunkt müssen wir insofern sprechen, als auch ein differenziertes Bild, das auf oder in den Rhabdomen entworfen wird, nur eine einheitliche Erregung hervorzurufen imstande ist. Mithin ist es auch gleichgültig, ob ein aufrechtes oder umgekehrtes, ein scharfes oder ein unscharfes oder ein durch Beugung verschleiertes Bild vorhanden ist, stets wird es physiologisch als Einheit wirken nach Maßgabe der aus der Summierung der Einzelteile sich ergebenden Resultante. Wir können auch von dem Rhabdom ausgehend das Appositionsauge charakterisieren, indem wir sagen: im Appositionsauge wird ein Rhabdom nur von solchen Strahlen getroffen, die durch die diesem zugehörige Korneafacette gegangen sind. Wir haben also hier tatsächlich eine Isolation einzelner Lichtbündel durch die einzelnen Facettenkeile, wie es der Müllerschen Auffassung entspricht.

Beim Appositionsauge spielt der Kristallkegel als dioptrischer Apparat nicht die ausschlaggebende Rolle, wie bei dem Superpositionsaugae. Aus der Korneafacette treten die Strahlen ziemlich stark divergent aus, durch den Kristallkegel werden sie zusammengehalten. Das Bedeutsamste an der Wirkung des Kristallkegels besteht darin, daß er die Divergenz der für das Rhabdom bestimmten Strahlen vermindert und so dem Rhabdom ein mehr oder weniger paralleles Lichtbüschel zusendet.

Wenn wir uns an einem abgekappten Auge davon überzeugen, daß von dem dioptrischen Apparat der einzelnen Facette ein relativ scharfes Bild entworfen wird, so muß es wohl auf den ersten Blick etwas befremden, keinen Rezeptor zu finden, der geeignet erscheint, dieses Bild auch wirklich aufzunehmen. Doch erklärt sich die scheinbar unnötige Komplikation des Linsensystems aus dem Umstand, daß es darauf ankommt, möglichst alle Strahlen, die dem betreffenden Elementarschfeld (Sehfeld eines Ommas) zugehören, in möglichst vollkommener Weise nach dem Rhabdom zu leiten. Dies verlangt eine ganz bestimmt geordnete Brechung der Strahlen, die notwendig auch alle übrigen Strahlen des die Linse durchsetzenden Büschels in derselben geordneten Weise treffen muß, so daß ein Bild entsteht, das als solches eine für die Funktion des Auges irrelevante Begleiterscheinung darstellt.

Die Größe des Elementarschfeldes im Appositionsauge läßt sich am abgekappten Auge bestimmen. Dabei verfährt man wie folgt: Das Auge wird vorsichtig abgekappt, wobei darauf zu achten ist, daß die Kristallkegel nicht aus ihrer normalen Lage entfernt werden. Dies gelingt bei den verschiedenen Augen verschieden gut; stets ist es aber mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Es wird nun so unter das Mikroskop gebracht, daß die konvexe Seite nach unten sieht und an Luft

grenzt, die konkave nach oben gerichtet ist und mit verdünnter Glycerinlösung, deren Brechungsindex etwa dem des Blutes gleichkommt, in Berührung steht. Am besten wendet man das Verfahren im hängenden Tropfen an. Dabei hat man zu beachten, daß nur der Planspiegel in Anwendung kommen darf; oder man schaltet den Spiegel vollständig dadurch aus, daß man das Mikroskop kippt und nun direkt auf die Objekte einstellt. Auch muß die Kondensorlinse entfernt werden, damit nicht der Strahlengang zwischen Objekt und Facettenauge Veränderungen erleidet; und schließlich ist bei der Beurteilung, ob man es mit einem aufrechten oder umgekehrten Bild zu tun hat, zu berücksichtigen, daß das Mikroskop selbst ein umgekehrtes Bild gibt.

Bei der Bestimmung der Größe eines Elementarsehfeldes auf diese Art, ergibt sich, daß durch einen Lichtpunkt, der sich in mäßiger Entfernung von dem Mikroskop befindet, außer der einen Facette, die hauptsächlich beleuchtet wird, auch die Nachbarfacetten einen schwachen Lichtschein erhalten. Es folgt hieraus, daß sich die Elementarsehfelder in einiger Entfernung von dem Auge nicht mehr nebeneinander legen, sondern daß sie sich etwas überdecken.

Sieht man von der Übereinanderlagerung und der damit verknüpften Vergrößerung der Elementarsehfelder ab, so läßt sich eine Bestimmung der Sehfeldgröße auch an dem mikroskopischen Präparat ausführen. Man hat nur abzuzählen, wieviel Ommata innerhalb eines bestimmten Winkels liegen, und nun diesen Winkel durch die gefundene Zahl zu teilen. Daraus ergibt sich annähernd die Größe des Elementarsehfeldes. In Wirklichkeit wird der Winkel wohl immer etwas zu klein berechnet werden, da dieser Berechnung die Annahme einer Nebeneinanderlagerung der Sehfelder zugrunde liegt.

Da, wie gezeigt, ein Punkt Strahlen nicht nur in eine Facette, sondern auch in geringem Maße in die Nachbarfacetten zu senden vermag, so kommt um jeden Bildpunkt ein Zerstreuungskreis zustande. Es ist nicht ohne weiteres gesagt, daß diese Zerstreuungskreise einen Nachteil für das Sehen bedeuten müssen. Man kann sich sehr wohl vorstellen, daß durch sie das Sehen von Bewegungen begünstigt wird. Wir werden später nochmals darauf zurückzukommen haben.

Die Rhabdome haben nicht immer einen geraden Verlauf (*Squilla mantis*). Es müssen daher Vorrichtungen bestehen, die bewirken, daß die Lichtstrahlen, die am distalen Ende in das Rhabdom eintreten, bis zu seinem proximalen Ende fortgeleitet werden. Zwei Möglichkeiten, um die Strahlen zusammenzuhalten und sie zu zwingen den Biegungen der Rhabdome zu folgen, sind verwirklicht. Immer sind die Rhabdome stärker lichtbrechend als das sie umgebende Plasma. Sind die seitlichen Begrenzungsflächen plan, so werden die Lichtstrahlen durch Totalreflexion, also katoptrisch, fortgeleitet. Dies trifft jedoch nicht immer zu. Bei *Squilla mantis* zeigen die Rhabdome entsprechend ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Scheiben auf Längsschnitten eine arkadenförmige Kontur, deren Konkavitäten nach dem Rhabdom zu gerichtet sind. Es schieben sich also hier von den Sehzellen her zwischen die

einzelnen Scheiben des Rhabdoms weniger stark brechende Plasmakeile, durch deren Vermittelung Strahlen, die eine geringe Divergenz mit der Achse des Rhabdoms besitzen und sich daher langsam dieser peripheren Zone nähern, wieder der Mitte zu gebrochen werden.

In beiden Fällen werden die in das Rhabdom eingetretenen Strahlen in diesem zwangsweise fortgeleitet. Nur dadurch wird die oft recht beträchtliche Länge der Rhabdome auch voll ausgenutzt. Darin liegt die wesentlichste Bedeutung dieser Vorrichtungen. Es kann aber noch als zweites hinzukommen, daß gleichzeitig damit eine optische Isolation erreicht wird. Meist wird diese zwar durch einen dicken Pigmentmantel erzielt. Doch finden sich auch dann die mittleren Bezirke der Rhabdome nahezu pigmentfrei, so daß sich schon hier die Wirkung entfalten kann. Viel mehr tritt aber diese Bedeutung bei Tiefseetieren hervor, bei denen das Auge völlig pigmentfrei ist. Das über die dioptrische Funktion der Rhabdome Gesagte gilt nicht nur für das Appositionsauge, sondern in noch höherem Maße, wie wir sehen werden, auch für das Superpositionsauge.

Das Appositionsauge kommt hauptsächlich bei Taginsekten vor. Es liegt dies in der geringen Lichtstärke dieses Augentypus begründet. Während im Linsenauge der „wirksame“ Durchmesser der gesamten Linse maßgebend ist für den Umfang des Lichtbüschels, das sich in einem Netzhautpunkt vereinigt, kommt im Appositionsauge hierfür nur der relativ kleine Durchmesser der einzelnen Korneafacette in Betracht. Dementsprechend beobachtet man namentlich dann, wenn die Lichtverhältnisse nicht sehr günstig sind (z. B. im Wasser), die Tendenz, die Korneafacetten nach Möglichkeit zu vergrößern. Bei *Squilla mantis* ergibt sich eine Flächenausdehnung der Facette von $19600 \mu^2$, während z. B. in den Superpositionsaugen von *Hemimysis* nur eine Flächenausdehnung von $324 \mu^2$ gefunden wird. Im Superpositionsauge ist aber, wie wir noch sehen werden, die Reizstärke von der Größe der Korneafacetten unabhängig. Infolge davon ist auch dieser Typus bei den im Wasser lebenden Tieren viel weiter verbreitet.

Noch in einer anderen Weise hat der Bau des AppositionsAuges einen Einfluß auf die Reizstärke. Die Zahl der Lichtbüschel, die sich in einem Rhabdom vereinigen, ist direkt proportional der Größe des Elementarsehfeldes. Da nun für eine größere Sehschärfe eine geringe Ausdehnung der Elementarsehfelder Bedingung ist, so muß in solchen Fällen die herabgesetzte Reizstärke durch Vergrößerung der Korneafacette kompensiert werden. Dies ist aber nur dadurch zu erreichen, daß der Radius der gesamten Kornea und mithin das Volumen des Auges vergrößert wird.

Im Appositionsauge schließt sich das Rhabdom stets direkt an den Kristallkegel an. Dementsprechend ist es hier meist plan abgestutzt, oder es umgreift kelchförmig die Spitzen des Kegels. Dies wird vor allem da gefunden, wo ein großer Elementarsehfeldswinkel vorhanden ist und wo nun dem Rhabdom die Aufgabe zufällt, die ziemlich

divergent austretenden Strahlen zusammenzuhalten, Verhältnisse, wie sie für primitive und auch für manche sich rückbildende Augen gelten. Die Bedeutung dieser besonderen Rhabdomanordnung wird noch deutlicher durch die ebenso konsequent durchgeführte andersartige Gestaltung im Superpositionsauge. Den verschieden geformten Endigungen der Rhabdome in den beiden Augentypen entspricht eine verschiedene Aufgabe.

Pigmentwanderung und Pseudopupille im Appositionsauge.

Zum Studium der Pigmentwanderung und der Pseudopupille bedient man sich zweckmäßig des in der Augenheilkunde gebräuchlichen Augenspiegels. Da hier lediglich eine Beobachtung der Zu- und Abnahme der Pupille in Frage kommt, und außerdem eine Akkommodation des Facettenauges nicht möglich ist, so ist die Beobachtung vereinfacht. Doch wird man gut tun, eine Lupe vor das beobachtete Auge zu setzen. Dabei hat man darauf zu achten, daß die durch Reflexion an der vorderen und hinteren Wand der Linse entstehenden Bildchen der Lichtquelle nicht stören. Es wird dies durch Schrägstellen der Linse erreicht; es weichen dann die beiden Bildchen nach beiden Seiten auseinander und lassen die Mitte der Linse zur Beobachtung frei.

Betrachtet man das Auge eines Tagschmetterlings mit dem Augenspiegel, so erkennt man bestimmte Zeichnungen. In der Regel findet sich in der Mitte ein dunkler Fleck, der umgeben wird von sechs kleineren Flecken, die mit dem mittleren durch radiäre dunkle Linien verbunden sein können. Dazu gesellen sich bisweilen peripher 12 kleinste Flecken. Sie alle werden als Pseudopupille bezeichnet. Gemeinsam ist ihnen, daß sie nicht an bestimmte Facetten gebunden sind, sondern daß sie mit dem Standpunkt des Beschauers wandern. Daher der Name: „Pseudo“pupille.

Die mittlere Pupille, Hauptpupille genannt, verdient besondere Berücksichtigung, während wir auf die Entstehungsweise der Nebentypen hier nicht näher eingehen wollen, besonders deshalb, weil sie mit dem Sehen in keinerlei Beziehung stehen und ferner deshalb, weil diese Auseinandersetzung mehr Platz beanspruchen würde als ihr gemäß dem Interesse, das sie verdient, zugestanden werden kann. Der mittlere dunkle Fleck, die Hauptpupille, entsteht dadurch, daß die Lichtstrahlen, die senkrecht oder annähernd senkrecht in eine Facette einfallen, zum geringen Teil im Rhabdom ausgelöscht, zum größeren Teil von dem schwarzen Pigment absorbiert werden. Daher muß die Stelle des Auges auf die man direkt aufsieht, schwarz erscheinen, während die Farbe der umgebenden Teile, wie wir schon besprochen haben, durch die Farbe des Irispigments bedingt wird. Wir können also nur bei solchen Tieren erwarten, das Phänomen der Pseudopupille zu sehen, die ein helles Iristapetum besitzen. Fehlt dieses, wie bei vielen Käfern, so kann die schwarze Pseudopupille in dem schwarzen Auge nicht zur Erscheinung kommen

In der Mitte dieser Hauptpupille findet man bei einer Reihe von TagSchmetterlingen, wenn wir mit dem Augenspiegel Licht auf das Auge werfen, einen kleinen leuchtenden Fleck. (Bei *Papilio* konnte ich ihn nicht finden.) Er entsteht dann, wenn die Lichtstrahlen, die ein Rhabdom durchsetzen, nicht an dessen Ende von dem Pigment absorbiert werden, sondern durch Totalreflexion an den hier liegenden Tracheen zurückgeworfen, durch die Korneafacette wieder nach außen treten. Daß uns nicht die ganze Pseudopupille, sondern nur der mittlere Bezirk derselben leuchtend erscheint, liegt daran, daß diese nicht nur solche Facetten umfaßt, in deren Visierlinie sich unser Auge befindet, sondern auch solche, deren Achse mit der Achse der genannten Facetten bis zu einem gewissen Grade divergiert. In diesen letztgenannten aber werden Strahlen, die vom Auge des Beobachters ausgehen würden, einerseits nicht mehr in das Rhabdom und von diesem wieder nach außen gelangen, andererseits aber fallen sie auch noch nicht schräg genug auf, um auf das peripher gelegene Iristapetum aufzutreffen. Sie gelangen zwischen diese beiden Zonen in das schwarze Pigment, wo sie absorbiert werden. Die beigegebene Fig. 102 erläutert das Gesagte. Während der senkrecht auffallende Strahl *a-b* am Ende des Rhabdoms reflektiert wird und infolgedessen wieder in derselben Richtung nach außen befördert wird, fällt der Strahl *c-m* auf das schwarze Pigment, das die Spitze des Kristallkegels umgibt, und wird hier absorbiert. Der noch schräger auffallende Strahl *d-n* dagegen trifft auf das nach vorn an das schwarze Pigment sich anschließende Iristapetum auf, von dem er teilweise reflektiert wird. Ähnliche Überlegungen, wie für die Hauptpupille des AppositionsAuges, gelten auch für die des Superpositionsauges.

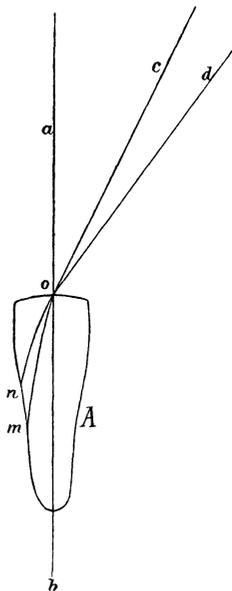


Fig. 102. (Exner.)

Der leuchtende Kern in der Mitte der Pseudopupille erregt bei manchen TagSchmetterlingen unsere besondere Aufmerksamkeit. Man beobachtet bei den Formen, die am Waldrand und an Gebüschchen fliegen (*Vanessa*, *Thekla*, *Gonopteryx*, *Pieris napi*, *Melitaea*, *Pararge*, *Bupalus*), daß beim Bespiegeln das leuchtende Phänomen schnell an Größe und Intensität abnimmt, bis es bei manchen Arten vollständig verschwunden ist, bei anderen nur noch als kleines Pünktchen bestehen bleibt, das nur bei starker Lupenvergrößerung noch erkannt wird (*Demoll*). Diese Veränderung vollzieht sich in etwa 5 bis 6 Sekunden. Wird das Licht nun 4 bis 5 Sekunden abgeblendet, so tritt das Leuchten wieder in vollem Umfang auf. Bei einigen der untersuchten TagSchmetterlinge findet man diesen Wechsel des Leuchtens nicht in allen Bezirken des Auges gleichmäßig ausgebildet. Stets sind es dann die nach oben

gerichteten Ommen, die die Reaktion gar nicht oder in geringerem Maße zeigen. Häufig vermißt man dann auch hier das rote Leuchten der Pseudopupille. Sie ist farblos oder besitzt einen Stich ins Grünlichgelb.

Das Verschwinden und Wiederauftauchen der Pseudopupille wird durch eine Wanderung des Pigments bedingt (Demoll). Diese beschränkt sich in der Hauptsache auf den proximalen Teil der Retina. Ein Vergleich der beiden Fig. 103D und H lassen erkennen, daß im Hellauge eine Ansammlung des Pigments vor und hinter der Basalmembran stattgefunden hat, so daß eine Reflexion der Strahlen am proximalen Ende der Rhabdome nach Möglichkeit verhindert zu sein scheint. Im Dunkelauge dagegen zieht sich das Pigment entlang den Nervensträngen in die Tiefe zurück, so daß die Basalmembran vom Pigment befreit wird. Es ist zu vermuten, daß zu dieser Pigmentwanderung im Bereich der Basalmembran noch geringe Verschiebungen in der Höhe der Kristallkegel kommen, die aber mit Sicherheit nicht nachweisbar sind. Dabei ist zu bedenken, daß die geringfügigsten Verlagerungen des Pigments an der Spitze der Kristallkegel schon einen deutlichen Effekt beim Augenspiegeln ergeben können.

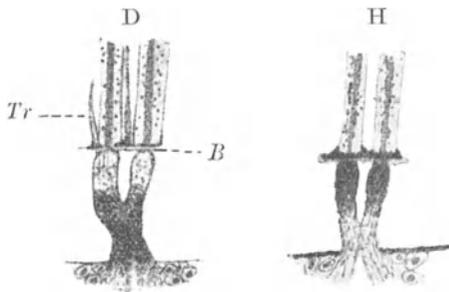


Fig. 103. Proximale Zone der Retina von *Vanessa urticae*.

D Pigment in Dunkelstellung; H Pigment in Hellstellung; Tr Tracheenzweig; B Basalmembran (nach Demoll).

Die biologische Bedeutung der Pigmentwanderung im Appositionsauge liegt darin, bei schnellen Änderungen der Lichtintensität die Reizstärke so zu regulieren, daß ihre Schwankungen so weit als möglich beseitigt oder doch weit unter denen der Lichtintensität gehalten werden.

Es liegt hier eine Anpassung an den schnellen Wechsel der Beleuchtung vor, dem die Schmetterlinge ausgesetzt sind, die hauptsächlich am Waldrand und an größeren Gebüschern fliegen. In dieser Auffassung werden wir dadurch bestärkt, daß die Dunkelstellung schon bei relativ hohen Intensitäten eintritt, nämlich an sonnigen Tagen bereits im Schatten der Bäume. Weiter stimmt mit unserer Annahme gut überein, daß diese Pigmentwanderung erstaunlich schnell in wenigen Sekunden abläuft. Man könnte dagegen einwenden, daß die im Freien fliegenden Schmetterlinge und Insekten durch ziehende Wolken ebenfalls einem schnellen Wechsel der Belichtung ausgesetzt sein können, dennoch aber diese Anpassung nicht zeigen. Demgegenüber ist daran zu erinnern, daß viele Insekten sich momentan niederlassen, sobald die Sonne hinter einer Wolke verschwunden ist.

Ob in dieser Pigmentwanderung ein Reflex erblickt werden muß, der von den Rhabdomen ausgeht, oder ob das Licht direkt auf das Pigment einwirkt, ist nicht entschieden.

Es mag darauf hingewiesen werden, daß diese Pigmentwanderung insofern an die Pupillenreaktion des Wirbeltierauges erinnert, als auch durch diese die in das Auge fallende Lichtmenge bis zu gewissem Grade geregelt wird, und daß auch hinsichtlich der Ablaufszeit (4 bis 6 Sekunden) eine Übereinstimmung besteht.

Die Beobachtung der leuchtenden Pseudopupille läßt uns die Größe des Zerstreungskreises direkt erkennen. Wenn wir in Betracht ziehen, daß bis zu gewissem Grade der leuchtende Punkt als das von uns betrachtete Retinabildchen der Lichtquelle angesehen werden darf, so ergibt sich, daß dasselbe Bildchen, das sich im Dunkelauge auf eine größere Zahl Ommen erstreckt, im Hellauge nur für einige wenige Ommen in Betracht kommt. Demnach ist das Formensehen im Hellauge besser als im Dunkelauge, wo es durch den entstehenden Zerstreungskreis eine Einbuße erleidet.

Neuerdings wurde auch im Appositionsauge von *Notonecta* und *Corixa* eine Pigmentwanderung beobachtet (Bedau).

Das Superpositionsauge.

Es wurde darauf hingewiesen, daß die Müllersche Anschauung bis in die Einzelheiten nur für das Appositionsauge gelten kann, daß dagegen das Superpositionsauge, das man besonders bei den nachts fliegenden Insekten und bei den Krebsen findet, sich insofern dieser Auffassung nicht einordnen läßt, als hier das Lichtbündel, das durch eine Korneafacette eindringt, nicht von den anderen Bündeln isoliert bleibt und nicht nur an der Bildung eines einzigen Bildpunktes teilnimmt. Im Gegensatz zu dem Appositionsauge kann man hier die Gesamtheit der dioptrischen Apparate der einzelnen Ommen funktionell als eine Einheit auffassen, die ein gemeinsames Bild entstehen läßt.

Um die Art der Bildproduktion im Superpositionsauge zu verstehen, haben wir uns an das zu erinnern, was wir bei Besprechung der Dioptrik über die Wirkung derjenigen Linsenzylinder gesagt haben, deren Länge gleich ist ihrer doppelten Brennweite, oder falls die Brennweite in dem vorderen und hinteren Bezirk eine verschiedene ist gleich

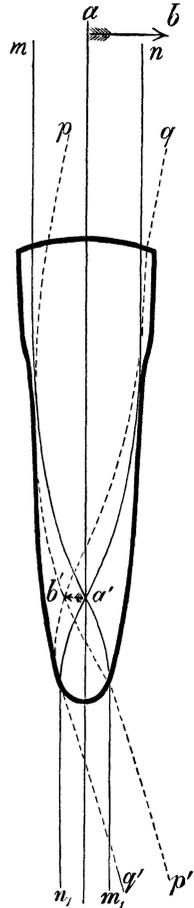


Fig. 104. (Exner.)

der Summe der beiden Brennweiten. Man findet wohl ausschließlich den letzten Fall realisiert. Fig. 104 stellt einen derartigen Linsenzylinder, repräsentiert durch Kristallkegel und Kornealinse, dar. (Er gibt die Form des dioptrischen Apparates des Leuchtkäferchens wieder, an dem Exner vornehmlich seine Studien gemacht hat.) ab sei ein Objekt, das sich in solcher Entfernung vom Auge befindet, daß die von einem Punkte ausgehenden dieselbe Korneafacette treffenden Strahlen als parallel angesehen werden dürfen. Es gehe demzufolge das Lichtbündel mn von dem Punkt a des Objekts aus und treffe, da dieser auf der verlängerten Achse der Facette liegt, diese senkrecht. Ebenso sei pq ein Strahlenbündel, das von dem Objektpunkt b ausgeht. Nachdem die Strahlen beider Bündel durch die konvexe Korneaoberfläche zu einer geringen Konvergenz gezwungen wurden, schneiden sie sich in a' und b' , wo wir also ein Bild zu erwarten hätten, falls wir den sich weiterhin anschließenden Teil des Kristallkegels abschneiden würden. Die Bildpunkte a' und b' werden aber nicht genau in den Brennpunkt fallen, da der parallele Strahlenverlauf des Büschels bereits durch die konvexe Korneaoberfläche eine Änderung erfahren hat. In gleicher Weise wird auch wieder beim Austritt die konvexe Abstumpfung des Kegels eine sammelnde Wirkung ausüben. Treten nun die Strahlen wieder parallel aus, wie in Fig. 104, so liegt a' und b' auch nicht im Brennpunkt des zweiten Linsenzylinders. Denn bei planer proximaler Begrenzung desselben würde bei dieser Länge des Zylinders ein paralleler Gang nach Austritt noch nicht zustande kommen. Wir haben das Beispiel so gewählt, wie es der Wirklichkeit entspricht.

Es wird in dem zugrunde gelegten Falle das senkrecht einfallende Lichtbündel mn sich als das Bündel $m'n'$ fortsetzen, das die gleiche Richtung besitzt wie mn und ebenfalls parallelen Strahlengang zeigt. Das Lichtbündel pq wird als $p'q'$ ebenfalls wieder parallel austreten, und zwar, was bereits früher als sehr wesentlich hervorgehoben wurde, es tritt, wenn wir uns nach der Facettenachse orientieren, auf derselben Seite aus, auf der es eingetreten war, und unter einem Winkel, der dem Einfallswinkel proportional ist. Hierbei bleibt zu beachten, daß dem parallelen Strahlengang zufolge außerhalb des dioptrischen Apparates ein Bildpunkt durch ein solches Bündel nicht zustande kommen kann. Dennoch entsteht ein Bild, in welchem der Durchmesser der „Bildpunkte“ durch den Querschnitt des austretenden Strahlenbündels gegeben wird. Das Bild eines einzelnen Kristallkegels ist aufrecht und kann in beliebigem Abstände und in entsprechend verschiedener Größe hinter dem Kegel aufgefangen werden, wobei es zunächst mit zunehmender Größe an Detail gewinnt.

Maßgebend ist demnach für die Schärfe des Bildes — hierauf soll gleich hier hingewiesen werden — indirekt der Durchmesser der Korneafacette, direkt aber der Durchmesser der austretenden Strahlenbüschel, und dieser ist stets wesentlich geringer als jener. Es tritt also eine Verfeinerung der Strahlenbüschel ein.

Im Auge kommt es nun darauf an, daß die von einer großen Zahl Facetten produzierten Bilder sich in geordneter Weise vereinigen. Je weiter entfernt vom Kristallkegel das Bild aufgefangen wird, um so größer ist dieses. Der Abstand der Rhabdome ist aber so groß, daß zu erwarten ist — und die Erwartung wird durch Beobachtungen am abgekappten Auge bestätigt —, daß das Bild einer Facette im Bereich der Rhabdome schon solche Dimensionen gewonnen hat, daß es außer dem der Facette zugehörigen auch noch mehrere Nachbarrhabdome überlagert. Hier muß es nun notwendig mit den Bildchen zusammentreffen, die von den Nachbarkegeln entworfen werden und die ebenfalls viel zu groß sind, als daß sie in solcher Entfernung von dem Kegel noch ganz innerhalb der zugehörigen Facette zu liegen kommen. Es müssen sich also die verschiedenen Bildchen überlagern, superponieren. Daher der Ausdruck Superpositionsauge.

In dem parallelen Strahlengang innerhalb der einzelnen Büschel liegt es begründet, daß das von einer Facette entworfene Bild an jeder beliebigen Stelle aufgefangen werden kann. Denken wir uns nun die Rhabdome als auffangenden Schirm, so werden wir uns zu fragen haben, ob die Lage dieses Schirmes eine beliebige oder eine genau festgelegte ist. Nehmen wir an, sie wäre rein willkürlich gewählt, so müßten in dieser Ebene die einzelnen Bildchen so übereinander fallen, daß auf den Bildpunkt a des einen Bildchens ein beliebiger des anderen zu liegen käme. Es würden sich also in dieser Ebene die einzelnen Bildchen gegenseitig stören. Nun zeigt aber die mathematische Berechnung annäherungsweise, und die Beobachtung am abgekappten Auge bestätigt es völlig, daß die Brechung der Strahlen so erfolgt, und der Abstand der Retina vom dioptrischen Apparat ein derartiger ist, daß in dem von den distalen Enden der Rhabdome eingenommenen Bezirk alle Bildchen sich derart übereinander legen, daß gleiche Bildpunkte sich decken.

Es werden nun entsprechend der Divergenz der Achsen von den einzelnen Facetten nicht genau die gleichen Bilder produziert. Bildet die eine Facette z. B. von einem Maßstabe, der als Objekt vorgehalten wird, die Teilstriche 1 bis 30 ab, so wird das Bildchen der Nachbarfacette die Teilstriche 2 bis 31 umfassen usw. Von beiden Bildchen werden diejenigen Teile zur Deckung kommen, die den Maßstab von 2 bis 30 abbilden. Bezeichnen wir die Facette, die den Maßstab von 1 bis 30 wiedergibt, mit 1, so wird von dieser ausgehend die 30. Facette die letzte sein, deren Bild noch etwas von diesem enthält. Ihr Bild wird den Teilstrich 30 und außerdem die weiteren bis 59 umfassen. In diesem Beispiel wird der Komplex, der an jedem einzelnen Bildpunkt beteiligten Kristallkegeln einen Durchmesser von 30 Facetten aufweisen.

Es wurde oben von einer Bildebene gesprochen und man könnte Schwierigkeiten darin erblicken, daß die rezipierende Schicht, die Rhabdomschicht, nicht einer Ebene gleich erachtet werden darf, zumal die Rhabdome meist erhebliche Tiefendimensionen aufweisen. Die Bilder, nur in einer Ebene geordnet aufeinanderfallend, und die Objektpunkte gesondert wiedergebend, müßten, da sie in allen anderen Ebenen

der tiefausgedehnten Rhabdomschicht ungeordnet auftreten, sich gegenseitig stören und eine verwertbare Rezeption ausschließen. Man hat nicht nötig, um diese Bedenken aus dem Wege zu räumen, besondere Annahmen zu machen, so z. B. den Rhabdomen nur in einem bestimmten Bezirk Reizbarkeit zuzuschreiben. (Dies wäre aus mehr als einem Grund abzuweisen.) Wir brauchen nur zu beachten, daß die Rhabdome mehr oder weniger vollständig von Pigment eingehüllt werden, so daß nur ihre Spitze dem Licht ausgesetzt ist. Hier werden die Strahlen aufgefangen mittels besonderer Vorrichtung, die wir noch kennen lernen werden, und werden in dem stark lichtbrechenden Rhabdom katoptrisch bis an das Ende weitergeleitet.

Wünscht man sich am Objekt von der Entstehung dieses Superpositionsbildes zu überzeugen, so wählt man zweckmäßig ein Tier, bei dem der ganze dioptrische Apparat eine Einheit darstellt, wie z. B. bei dem Leuchtkäfer. Hier braucht man keine Sorge zu tragen, daß beim Abkappen des Auges die Kristallkegel verschoben werden; sie sind fest mit der Kornea verbunden und gestatten eine Reinigung von dem

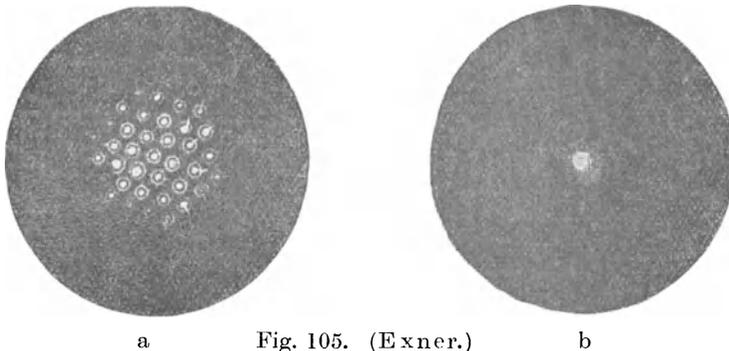


Fig. 105. (Exner.)

Pigment mittels eines feinen Pinsels. Hat man ein abgekapptes Auge in der (S. 165) angegebenen Weise unter das Mikroskop gebracht und stellt in dem sonst dunkeln Raum in einiger Entfernung als Objekt eine brennende Kerze auf, so beobachtet man schon bei geringerer Vergrößerung ein Bild der Flamme hinter den Kristallkegeln. Stellt man nun das Mikroskop tiefer ein, d. h. verfolgt man die Lichtstrahlen, die dieses Bild entstehen lassen, gegen die Kristallkegel zu, so gewahrt man, daß nicht etwa wie bei dem von einer Linse entworfenen Bild ein einheitlicher Zerstreungskreis entsteht, sondern daß sich das Bildchen in eine Anzahl von Strahlenbündeln auflöst, von denen jedes einzelne nach einem Kristallkegel hinzieht, so daß wir, wenn wir auf die Spitzen der Kristallkegel oder noch etwas tiefer einstellen, nur noch eine Anzahl — der Zahl der Bündel entsprechend — helle Punkte finden (Fig. 105 a). Heben wir wieder den Tubus, verfolgen also die Strahlenbündel wieder ihrem gemeinsamen Schnittpunkt entgegen, so erhalten wir schließlich ein Bild wie in Fig. 105 b.

In Fig. 106 ist der Strahlengang dargestellt. Es ist dabei angenommen, daß die Strahlen, die von demselben Objektpunkt ausgehen, parallel auf das Auge auffallen, was in Anbetracht des geringen Durchmessers des Auges schon bei mäßigem Objektstand gestattet ist. Den Fall, wo das Objekt bis auf wenige Zentimeter an das Auge heranrückt, werden wir noch gesondert zu besprechen haben. In der Fig. 106 ist eine Reihe nebeneinander liegender Kristallkegel ($k-k$) angedeutet; oa , ob usf. bis oh seien die Achsen der einzelnen Facetten. Alle Strahlen des parallel einfallenden Strahlenbündels werden eine derartige Ab-

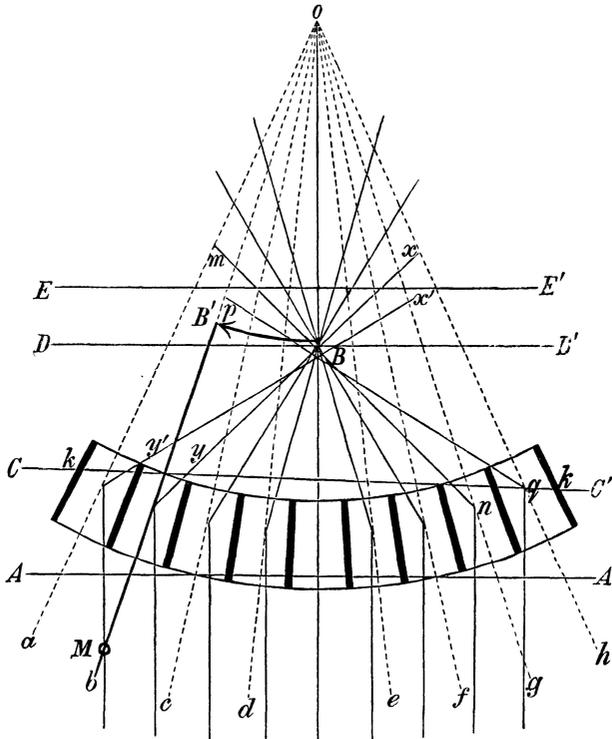


Fig. 106. (Exner, etwas modifiziert.)

lenkung erfahren, daß sie sich in einem Punkte schneiden (B), der auf der Achse derjenigen Facette liegt, die senkrecht von dem Strahl getroffen wird. Wenn der Punkt B die Lage der Spitze des Rhabdoms bezeichnet, so werden hier alle Strahlen von dem Rhabdom aufgefangen und in ihm weiter geleitet und so verhindert werden, wieder zu divergieren.

Stellt man nun neben die Kerze eine zweite, so tritt zu dem ersten Bildpunkt ein zweiter hinzu, und zwar auf derselben Seite, auf der die Kerze aufgestellt wurde. Auf unserem Schema mag diese zweite Kerze

in der Verlängerung der Facettenachse ob liegen. Der zugehörige Bildpunkt wird auf dieser Achse in B' zu suchen sein. Es lehrt uns die Orientierung des Bildes der zweiten Kerze zu dem der ersten, daß von diesem Auge aufrechte Bilder entworfen werden.

Verfolgt man nun auch in diesem Falle die Strahlen von dem Bildpunkte nach dem dioptrischen Apparat hin, so beobachtet man, wie je ein Strahlenbüschel des Bildpunktes B und ein solches von B' sich allmählich immer mehr nähern und dabei auf einen und denselben Kristallkegel hinziehen ($B'b$ und $B'y$). Dies gilt natürlich für alle beteiligten Facetten mit Ausnahme der wenigen, die aus oben schon klargelegten Gründen nur nach B oder nur nach B' ein Lichtbüschel entsenden. Fig. 105a entspricht etwa einer Einstellung auf die im Schema durch CC' gegebene Ebene, Fig. 105b einer solchen in der Höhe DD' .

Die Abbildung lehrt, daß die Vereinigung der Strahlen nicht in einem Punkte, sondern in einer kaustischen Kegelfläche erfolgt. Experimentell läßt sich dies wohl kaum feststellen, da die einzelnen Strahlenbüschel zu dick sind, um eine derartige Abweichung von der punktförmigen Vereinigung erkennen zu lassen. Es ist dies jedoch eine theoretische Forderung, wenn wir davon ausgehen, daß die Tangente des Einfallwinkels zu der des Ausfallwinkels sich jeweils verhält wie die Brennweite der proximalen Kristallkegelpartie zu der der distalen.

Aus dem Gesagten geht hervor daß sich das Superpositionsauge nur in einigen Punkten den Vorstellungen von Joh. Müller einordnen läßt. Andererseits sind die Momente, die in den Rahmen dieser Auffassung nicht passen, dieselben, die es dem Typus des Linsenauges etwas näher bringen. Man darf die Kornea samt den Kristallkegeln als funktionelle Einheit auffassen. Das entworfene Bild unterscheidet sich von dem von einer einheitlichen Linse produzierten dadurch, daß es aufrecht ist, und daß seine Schärfe durch die Größe des Querschnitts der Facetten bedingt ist, da sich hier in dem Bildpunkt nicht Strahlen, sondern Strahlenbündel vereinigen; diese aber sind in ihrer Feinheit von dem Querschnitt der Korneafacette abhängig.

Wie das in dem Linsenauge entstehende Bild so ist auch das des Superpositionsauges wesentlich lichtstärker als das des Appositionsauges. Nehmen doch hier an der Bildung eines Bildpunktes nicht nur Strahlen teil, die durch eine Korneafacette gehen, sondern auch Lichtbüschel, die durch eine große Zahl von Nachbarfacetten eingetreten sind. Aus der größeren Lichtstärke erklärt sich das Vorkommen dieses Augentypus bei Insekten, die nachts oder in der Dämmerung dem Nahrungserwerb nachgehen, sowie bei den meisten höheren Krebsen, die im Wasser stets unter weniger günstigen Lichtverhältnissen leben.

Wenn wir den Vergleich mit dem Linsenauge noch weiter führen wollen, so muß noch auf einen wesentlichen Nachteil des Superpositionsauges hingewiesen werden, der in dem fächerförmigen Bau desselben begründet ist. Während im Linsenauge die rezipierenden Elemente dicht aneinander anschließen, ist dies hier nicht der Fall. Die Rhabdome müssen nach außen divergieren, so daß ihre distalen Enden, die in der

Bildebene liegen, einen beträchtlichen Abstand voneinander besitzen. Das an sich geschlossene Bild, das hier entsteht, wird also nicht lückenlos aufgenommen. Vielmehr wird man sich vorzustellen haben, daß das aufgenommene Bild etwa den Charakter eines Bildes hat, über welches eine durchlöchernte Platte gelegt ist. Die durch die Löcher gesehenen Partien entsprechen den von den Rhabdomen herausgegriffenen Stellen.

Vergleichen wir von diesem Gesichtspunkt aus das Superpositionsauge mit dem Appositionsauge, so können wir feststellen, daß die beiden Momente, die das Bild in jenem Auge an Schärfe einbüßen lassen, nämlich Vereinigung von Strahlenbündeln und diskontinuierliche Aufnahme eines geschlossenen Bildes, bei dem Appositionsauge nicht in Frage kommen. Wir dürfen daher wohl annehmen, daß dem Vorteil einer rationelleren Ausnutzung der Lichtintensität im Superpositionsauge der Nachteil einer geringeren Schärfe des Formensehens gegenüber dem Appositionsauge entgegensteht. Dazu kommt, wie uns die nächsten Zeilen lehren werden, daß das Superpositionsauge unfähig ist, in nächste Nähe zu sehen.

Bei der Konstruktion der Fig. 106 wurde davon ausgegangen, daß das Objekt so weit von dem Auge entfernt ist, daß die in das Auge eindringenden Strahlen als parallel auffallend angesehen werden dürfen. Bei der geringen Dimension der Augen ist dies schon bei mäßiger Objektentfernung gestattet. Wir müssen nun den Fall erwägen, in dem sich ein Objekt in einer Entfernung von 1 oder 2 cm befindet. In der Figur haben wir als ganz nahen Objektpunkt einen kleinen mit M bezeichneten Kreis eingezeichnet. Er liegt auf dem Strahl, der von dem fernen Objekt kommt und durch die am weitesten links liegende Facette eindringend zum Punkt B hingebrochen wird. Mithin muß auch der Punkt M auf der Retina in B abgebildet werden. Da er aber außerdem auch auf der Achse ob liegt, so muß er auch im Punkt B' der Retina zur Abbildung kommen. Würde man noch den vom Punkt M nach der dritten Facette ziehenden Strahl konstruieren, so erhielte man noch einen dritten Schnittpunkt mit der Retina, der von B' ebenso weit nach links liegen würde wie B nach rechts. Daraus erhellt, daß das Superpositionsauge von sehr nahen Objekten kein Bild entwerfen kann. Mit der Entfernung des Objekts bildet sich aus dem scheinbar regellosen Durcheinander von Lichtern ein verwaschenes Bild, das immer mehr an Schärfe gewinnt, je mehr die einfallenden Strahlen sich dem parallelen Strahlengang nähern. Wenn wir auch nicht den Punkt bestimmen können, wo das unscharfe Bild in ein scharfes übergeht — denn dies vollzieht sich ganz allmählich —, so können wir doch andererseits angeben, in welcher Entfernung das Bild noch unscharf sein muß. Wir haben nur zu berechnen, bei welchem Abstand ein Objektpunkt noch nach zwei verschiedenen Rhabdomen Strahlen senden kann. In Fig. 107 ist gezeigt, inwiefern dies von dem Divergenzgrad der Rhabdome abhängt. X sei ein Punkt in größerer Entfernung, von dem die parallel gezeichneten Strahlen ausgehen. a sei das Rhabdom, auf dessen Achse

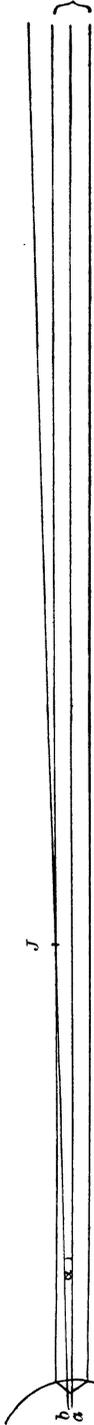


Fig. 107 (Org.).

X liegt. Die Achse des Nachbarrhabdome (von a) b verläuft bis zum Punkt J innerhalb des parallelen Strahlenbündels. Solange dies aber der Fall ist, vermag jeder Punkt, der auf der Achse des Rhabdome liegt, seine Strahlen sowohl nach dem Rhabdom b als auch nach dem Rhabdom a zu schicken. Der am weitesten entfernte Punkt, für den dies noch gilt, ist J . Nehmen wir darüber hinaus noch einen Punkt auf der Achse des Rhabdome b an, so vermögen dessen Strahlen das Rhabdom a nicht mehr zu erreichen. Ein Objekt in der Entfernung J wird also noch unscharf gesehen, doch wird ein weiteres Hinausrücken von hier ab schnell ein schärferes Bild entstehen lassen. Diese Grenzmarke können wir als Nahpunkt bezeichnen. Man ersieht ohne weiteres, daß die Entfernung des Nahpunktes wächst mit der Abnahme der Divergenz der Rhabdome. Eine geringe Divergenz aber ist gleichbedeutend mit hoher Leistungsfähigkeit. Daraus folgt, daß die Superpositionsäugen um so weniger in die Nähe sehen können, je sehtüchtiger sie sind. Die Entfernung des Nahpunktes ist außerdem abhängig von dem Durchmesser des parallelen Bündels, das in das Auge einzudringen vermag. Wenn wir die Hälfte dieses Durchmessers mit R bezeichnen und den Divergenzwinkel der Rhabdome mit α , so ist die Entfernung des Nahpunktes

$$N = \frac{R}{\sin \alpha}.$$

Setzen wir hierfür die Werte, wie man sie

bei gut ausgebildeten Äugen, z. B. bei *Sphinx euphorbiae* findet, nämlich für R 0,5 mm und für α $1^{\circ}50'$, so ergibt sich eine Entfernung des Nahpunktes von 1,6 cm. Man kann also mit Sicherheit sagen, daß diese Tiere ein Objekt im Abstand von 1,6 cm noch unscharf sehen¹⁾. Dies erklärt es vielleicht auch, warum räuberische Tiere wie *Squilla mantis* die die Beute in einer Entfernung von etwa 3 cm blitzschnell mit ihren Raubbeinen schlagen und ergreifen, trotz der ungünstigeren Lichtverhältnisse im Wasser keine Super-, sondern Appositionsäugen haben.

In der Funktion des Superpositionsäuges gibt es eine Reihe von Momenten, die einen bestimmten Bau des Auges verlangen. So fordert das Zustandekommen eines Superpositionsbildes einen größeren Abstand der Rhabdome von dem dioptrischen Apparat, damit die Aufeinanderlagerung der einzelnen Bilder erfolgen kann. In der Zone, in der diese Superposition stattfindet, müssen auch die Spitzen der Rhabdome liegen. Ferner muß der Zwischen-

¹⁾ Eine Beziehung zwischen Nahpunkt und Rüssellänge der Nachtschmetterlinge ist zu vermuten.

raum zwischen Retina und Kristallkegel von einer dioptrisch homogenen, durchsichtigen Masse erfüllt sein. Entweder wird diese von gallertig aussehenden Zellen geliefert oder wir finden den Zwischenraum von einer wasserklaren, durchsichtigen Blutflüssigkeit eingenommen.

Die Abgrenzung der Rhabdome an dem distalen Ende ist charakteristisch und beachtenswert. In weitaus den meisten Fällen finden wir die Rhabdome vorn zugespitzt. Die Bedeutung dieser Spitze darf darin gesehen werden, hierdurch ein Auffangen der schräg auffallenden Strahlen zu ermöglichen. Wenn man sich überlegt, einen wie großen Winkel die äußersten Strahlen, die sich in einem Bildpunkt schneiden, mit der Rhabdomachse bilden, so scheint ein besonderer Auffangeapparat gefordert. Seine Wirkung ist ohne weiteres klar, wenn wir nur wieder den hohen Brechungsexponenten der Rhabdommasse gegenüber der Gewebeflüssigkeit berücksichtigen. Ohne diese Spitze würde das Rhabdom jeden Strahl, der auf der einen Seite eintritt, auf der anderen wieder austreten lassen. Es könnten also nur die wenigen Strahlen weitergeleitet und als Reiz verwertet werden, die auf die plane Begrenzungsfläche des Rhabdoms auftreffen. Die Spitze aber ermöglicht es, daß ein Strahl, der durch eine ihrer Flächen in das Rhabdom eingedrungen ist, an der gegenüberliegenden Seite bereits mit einem Winkel aufkommt, der größer ist als der Grenzwinkel. Es findet daher Totalreflexion statt, und der Strahl bleibt in dem Rhabdom gefangen und wird in ihm weitergeleitet. Man kann sich das Gesagte an einer früher bei Besprechung der katoptrischen Wirkung der Kristallkegel gegebenen Fig. 101 (S. 163) veranschaulichen. Das Schema würde dann die nach unten gekehrte Spitze darstellen, an die sich das Rhabdom nach oben hin anschließt. md stelle einen solchen schräg auffallenden Strahl dar. Er trifft auf der gegenüberliegenden Seite bei c unter einem Winkel auf, der kleiner ist als der Winkel cdh . Ist damit der Grenzwinkel bereits unterschritten, so wird der Strahl weiterhin durch Totalreflexion dem Rhabdom zugeleitet. Eine ähnliche Wirkung, wie der Spitze, darf wohl auch den in manchen Fällen statt ihrer dem Rhabdom aufsitzenden birnförmigen Erweiterungen, deren Spitze ebenfalls dem dioptrischen Apparat zugekehrt ist, beigemessen werden.

Eine plane Begrenzungsfläche des vorderen Rhabdomendes mag wohl vorteilhafter erscheinen, wenn man voraussetzt, daß das Bild ganz genau in die Ebene fällt, in der diese Flächen liegen. Diese Voraussetzung wäre aber nachweislich falsch. Von einem Schnittpunkt aller einem Bildpunkt zugeordneter Büschel kann im Superpositionsauge überhaupt nicht gesprochen werden. Je schräger die Strahlen einfallen, desto mehr der Kornea genähert liegt ihr Schnittpunkt, so daß sich statt eines Schnittpunktes, wie schon ausgeführt, eine kaustische Fläche ergeben muß. Abgesehen hiervon, würde auch schon die Verschiebung des Schnittpunktes bei verschiedenem Objektabstand genügen, um die Wirkung einer planen Endfläche illusorisch zu machen.

Die Spitze dagegen läßt einen beträchtlichen Spielraum hinsichtlich der Lage der Schnittpunkte zu.

In einigen Superpositionsäugen setzt sich das Rhabdom distal in einen oft außerordentlich dünnen, fadenartigen Teil fort, der bis zu dem Kristallkegel reicht. Es ist wohl außer Zweifel, daß wir es hier mit einem sich rückbildenden Teil zu tun haben, da der Appositionstypus und mithin ein Heranreichen der Rhabdome bis an den dioptrischen Apparat das primäre ist. Hat sich hieraus das Superpositionsauge entwickelt, so mußte der distale Teil des Rhabdoms rudimentieren. Die Rückbildung ist jedoch keineswegs schon so weit fortgeschritten, daß ein Funktionieren dieser Partien mit Sicherheit auf Grund des histologischen Baues abgelehnt werden müßte.

Doch sind andererseits auch noch keine Nervenendigungen in dieser Verlängerung gefunden worden, so daß man wohl dazu neigen wird, ihnen eine Funktion abzusprechen, zumal da ihre Ausschaltung im Sinne einer geordneten Bildrezeption dringend gefordert ist. Es ist beachtenswert und spricht für den Charakter als Rudiment, daß bei nahe verwandten Formen der Prozeß der Rückbildung oft sehr verschieden weit vorgeschritten ist (Hesse).

Pigmentwanderung und Pseudopupille im Superpositionsauge.

Während im Appositionsauge nur in wenigen Fällen eine Pigmentwanderung festgestellt werden konnte, ist sie beim Superpositionsauge immer vorhanden und kann bis zu gewissem Grade als wesentlich für diesen Typus bezeichnet werden. Nur in solchen Fällen, wo das Auge nie größeren Lichtintensitäten ausgesetzt wird (Tiefseekrebse), kann sie fehlen. Die Wanderung betrifft das Retina- und das Irispigment. Auch das Retinatapetum kann daran teilnehmen, wenn es durch Pigment gebildet wird. Auch dieser Komplex von Erscheinungen wurde von S. Exner aufgedeckt und eingehend untersucht.

Am bedeutungsvollsten für die Funktion des Auges ist die Wanderung des Irispigments. In der Fig. 108 *D*, die eine Facette vom Flußkrebsauge darstellt, befindet sich das Pigment in Dunkelstellung. Es hat sich in Höhe des Kristallkegels konzentriert, den es wie eine Manschette umschließt. Läßt man das Tier, bevor es abgetötet wird, längere Zeit im Hellen, so hat sich das Irispigment proximal gegen die Retina hin vorgeschoben (*H*). Während wir es hier mit einer Ausbreitung zu tun haben, tritt uns in anderen Augen eine totale Verlagerung des Irispigments entgegen¹⁾ (Fig. 109, *D*). Im Dunkelauge liegt alles Pigment in der Höhe der Kristallkegel, im Hellauge hat es sich vollständig zwischen diese und die Retina zurückgezogen (*L*), die Manschette ist in toto gewandert. Bei Palaemon, auf den sich die Figur bezieht, gesellt

¹⁾ Doch handelt es sich auch dann noch um eine Verschiebung des Pigments innerhalb der die Form nicht nennenswert verändernden Zellen. Bei ausgiebigen Pigmentwanderungen wird auch eine geringe Ortsveränderung des Kerns beobachtet.

sich dem Irispigment noch ein Iristapetum hinzu (*it*), das sich an der Wanderung beteiligt. Auch die Kerne zeigen Ortsveränderungen (Trojan, 1912). Beiden Veränderungen des Pigments gemeinsam und wichtig für die Funktion ist, daß im Dunkelauge der Raum zwischen den Rezeptoren und den Kristallkegeln pigmentfrei ist, und daß im Hellauge gerade in dieser Zone Pigment auftritt. Daraus ergibt sich folgendes für die Bildproduktion.

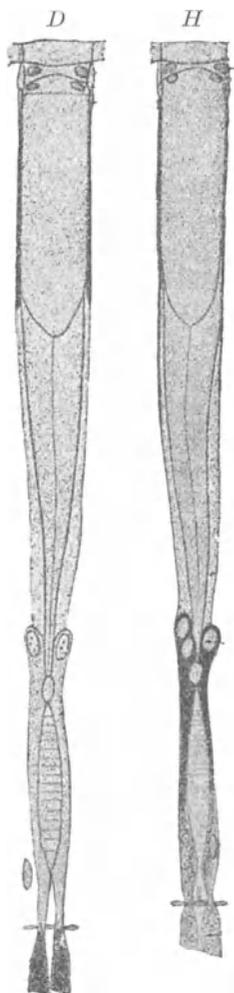


Fig. 108. Wanderung des Pigments im Auge vom Flußkrebs.

D Dunkelaug; *H* Hellauge. (Parker.)

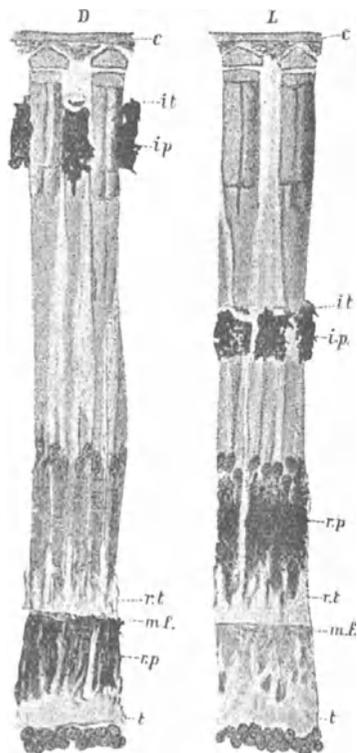


Fig. 109. Wanderung des Pigments im Auge von Palaemon.

D Dunkelaug; *L* Lichtaug; *c* Kornea; *it* Iristapetum; *ip* Irispigment; *rp* Retinapigment; *rt* Retinatapetum; *mf* Membrana fenestrata (Basalmembran); *t* Tapetumlage des Ganglion opticum.

(Exner.)

Eine Grundbedingung für das Zustandekommen eines Superpositionsbildes sahen wir darin, daß der Raum zwischen dem dioptrischen Apparat und der Rhabdomschicht von einer durchsichtigen, dioptrisch homogenen Masse erfüllt ist. Dieser Bedingung wird jedoch

in diesen Augen nur nachgekommen, solange sich ihr Pigment in Dunkelstellung befindet. Bei Hellstellung dagegen wird die Entstehung eines solchen Bildes unmöglich. Aus Fig. 108 (*H*) erkennt man, daß die Strahlenbüschel, die das Wesen des Superpositionsbildes ausmachen, die also von dem in der Figur wiedergegebenen Kristallkegel nicht auf das Rhabdom derselben Facette fallen, sondern auf Nachbarrhabdome, bei der hier gegebenen Pigmentlage unmöglich dorthin gelangen können. Alle Strahlen, die aus der Spitze divergent austreten, müssen notwendig auf den Pigmentmantel treffen, der sich wie eine Röhre gegen die Rhabdome fortsetzt. Es tritt also durch diese veränderte Pigmentlage dasselbe ein, was für das Appositionsauge ständig zutrifft, eine optische Isolierung der einzelnen Elemente.

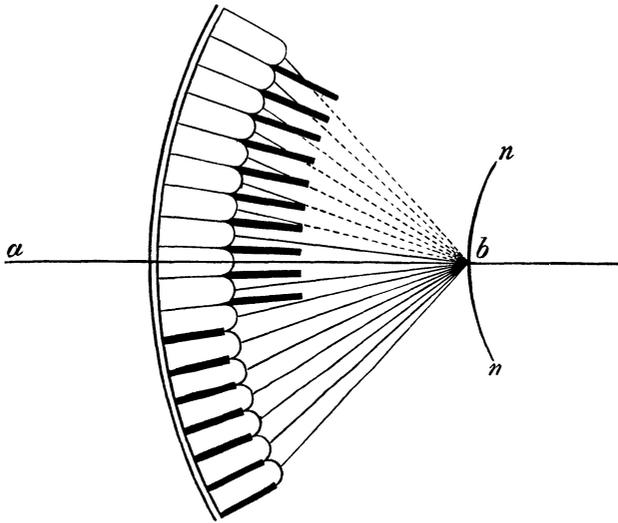


Fig. 110. (Exner.)

Fig. 110 stellt die Wirkung der Pigmentwanderung in schematischer Weise dar. *nn* sei die Schicht der Rezeptoren. In der Verlängerung von *ba* befinde sich das Objekt, dessen Bildpunkt durch *b* gegeben wird. Die untere Hälfte zeigt das Auge in Dunkel-, die obere in Hellstellung. Unten befindet sich das Pigment, das durch einen dick ausgezogenen Strich angegeben ist, zwischen den Kristallkegeln. Aus diesen Kegeln gelangen die einzelnen Lichtbüschel ungehindert nach *b*. In dem oberen Teil des Schemas hat sich das Pigment gegen die Rhabdomschicht zu verschoben. Dadurch wird den betreffenden Lichtbüscheln der Weg nach *b* verlegt. Nur in der mittleren Facette, auf deren Visierlinie das Objekt liegt, und eventuell noch in den direkt angrenzenden können die von *a* ausgegangenen Strahlen nach wie vor nach *b* gelangen. Es führt also die Hellstellung des Irispigments das Superpositionsauge hin-

sichtlich seiner Funktion in ein Appositionsauge über oder bringt es diesem Typus nahe.

Nur bei den Insekten beschränkt sich die Pigmentwanderung auf das Irispigment. Bei den Krebsen beobachtet man auch eine Lageveränderung des Retinapigments und bisweilen auch eine des Retinapapetum. In Fig. 108 sind diese am Auge vom Flußkrebis dargestellt. In *D* sind die Retinazellen bis zur Basalmembran ohne Pigment. Es hat sich dies hinter die Membran zurückgezogen. In *H* dagegen ist die Hauptmasse in dem distalen Ende der Zellen angesammelt und hat das Rhabdom in diesem Bezirk dicht umhüllt, ohne jedoch dem Licht, das aus der Kornea derselben Facette kommt, den Zutritt zu verwehren.

Da das Zustandekommen eines Superpositionsbildes im Hellauge schon durch das Irispigment verhindert wird, so kann die Bedeutung der Verlagerung des Retinapigments nicht in der Abhaltung von seitlich nach der Rhabdomspitze einfallenden Strahlen liegen. Die Wirkung dieser Pigmentwanderung hängt innig mit der Existenz eines Retinapapetum zusammen. Beim Flußkrebis ist dies in jeder Facette in einer langgestreckten Zelle enthalten, die sich den Retinulazellen anschmiegt. Ihr Kern ist in der Fig. 108 (*H*) unten rechts eingezeichnet. Da das schwarze Pigment in den Retinulazellen selbst liegt, kann es sich zwischen Rhabdom und Tapetum einschieben. Dies ist im Hellauge der Fall. Damit wird eine Reflexion der Strahlen am proximalen Ende des Rhabdoms ausgeschlossen. Hat sich dagegen das Pigment im Dunkelauge hinter die Basalmembran zurückgezogen, so kann nun das Tapetum zur Geltung kommen, und die das Rhabdom durchsetzenden Strahlen zwingen, noch ein zweites Mal das Rhabdom zu durchsetzen.

Eine Ortsveränderung des Tapetum ist nicht unbedingt nötig, um es zur Wirkung kommen zu lassen. Es genügt, wenn das Pigment aus dem Raum zwischen Rhabdom und Tapetum hinwegwandert, wie dies beim Flußkrebis und jedenfalls bei vielen marinen Krebsen der Fall ist (Parker). Auch Palaemon (Fig. 109) läßt keine Tapetumwanderung erkennen. Dagegen soll nach Parker bei Palaemonetes eine sehr ausgiebige Ortsveränderung bestehen. Hier häuft sich in Dunkelstellung fast die ganze Tapetummasse in dem basalen Teil der Retina an, während im Hellauge ein Teil hinter diese Membran gegen das Ganglion opticum verschoben ist, also eine Stellung einnimmt, die der dauernd bei Palaemon beobachteten entspricht.

Alle Pigmentwanderungen finden innerhalb von Zellen statt. Dies gilt auch für die des Appositionsauges. Sie kann ohne Formveränderung der betreffenden Zelle einhergehen (Potamobius) und demnach lediglich durch eine Plasmaströmung in der Zelle hervorgerufen werden, oder es sind an der Zelle Form- und selbst Ortsveränderungen zu beobachten (Parker). Der Befund von Rosenstadt, daß ein Übertritt des Pigments von den Retinazellen in die Irispigmentzellen stattfindet, konnte von niemanden bestätigt werden. (Über Auslösung der Pigmentwanderung siehe S. 186.)

Auch im Superpositionsauge läßt sich die Stellung des Pigments bei Betrachtung des lebenden Tieres ohne weiteres ermitteln. Lupe und Augenspiegel sind hier nicht unbedingt nötig. Wir können schon mit bloßem Auge bei einem Krebs oder einem Nachtschmetterling, der sich längere Zeit im Hellen befunden hat, eine sich gegen das übrige Auge abgrenzende schwarze Pseudopupille erkennen. Sie zeigt zunächst dieselben Eigenschaften, wie die des Appositionsauges. Sie wechselt mit dem Beschauer den Ort und setzt das Vorhandensein eines Iris-tapetum voraus, indem uns nur durch dieses der übrige Teil des Auges heller erscheint als die Pupille. Daher lassen Käfer, die kein Iris-tapetum besitzen, eine Pupille vermissen. Denn hier ist das ganze Auge schwarz.

Beachtet man aber, daß bei den Krebsen das Irispigment, das auch hier zum größten Teil die schwarze Farbe bedingt, in Lichtstellung eventuell weit von dem dioptrischen Apparat abgerückt ist, so verrät sich schon, daß das Phänomen der Pseudopupille hier nicht ganz auf dieselbe Weise zustande kommen kann wie dort. Das Schema (Fig. 110) wird uns weitere Auskunft in dieser Richtung geben. Der obere Teil zeigt uns das Pigment in Hellstellung. Denken wir uns in diese Facetten jeweils einen Strahl parallel dem Strahl *ab* eintreten, so erfährt er im Kristallkegel eine Ablenkung, die ihn auf das zurückgezogene Pigment fallen läßt. Stellt man sich den Strahlengang in umgekehrter Richtung verlaufend vor, so werden die von dem Pigment ausgehenden Strahlen parallel zu *ba* das Auge verlassen und in das Auge des Beobachters gelangen können. Das heißt also, bei Betrachtung der Pseudopupille sehen wir auch in diesem Falle auf das Irispigment, aber nicht auf den Teil, der auf der der Visierlinie *ab* abgewandten Seite der einzelnen Facetten liegt wie im Appositionsauge, sondern auf den der Visierlinie zugekehrten. Da wohl annähernd die Strahlen, die in Hellstellung auf das Irispigment auffallen, in Dunkelstellung sich in *B* vereinigen würden, so kann man innerhalb gewisser Grenzen die Anzahl der Facetten, die die Pseudopupille bilden, der Zahl derer gleichsetzen, die an der Produktion eines Bildpunktes bei Dunkelstellung teilnehmen.

Hält man einen Nachtschmetterling, den man sich abends eingefangen hat, sofort so hinter eine Lampe, daß man an dem Licht vorbei die Augen des Tieres zu sehen bekommt, so findet man an Stelle der schwarzen Pigmentpupille eine rotglühende Scheibe von etwa demselben Umfang. Noch schöner läßt sich dies mit dem Augenspiegel beobachten. Hat die Belichtung einige Zeit gewährt, so wird die Scheibe immer kleiner, das Licht wird matter, das Rot verblaßt, und schließlich ist an ihre Stelle die schwarze Pigmentpupille getreten. Wünscht man das Augenleuchten wieder zu beobachten, so hat man das Tier geraume Zeit (bis zu zwei Stunden) ins Dunkle zu bringen. Dann findet wieder eine Rückwanderung des Pigments, ein Übergang der Hell- in die Dunkelstellung statt.

Sehen wir uns nun den unteren Teil des Schemas (Fig. 110) nochmals an und halten uns vor Augen, daß der Punkt *B*, so wie er der Bildpunkt

eines lichtaussendenden punktförmigen Objekts ist, ebenso selbst als leuchtender Punkt angesehen werden darf. Da die Strahlen, die von *B* ausgehen, durch eine größere Anzahl von Facetten austreten können und dennoch in das Auge des Beobachters gelangen, da sie einander parallel sind, so werden diesem all diese Facetten leuchtend erscheinen.

Wenn sich nun wirklich alle diese Strahlen in dem einen Punkte *B* schneiden, so sollte man meinen, daß man das Leuchten nur beobachten kann, wenn man sein Auge genau in den Gang der einfallenden Lichtstrahlen gebracht hat, d. h. also nur mit Hilfe des Augenspiegels. Es läßt sich aber auch schon recht gut sehen, wenn wir unser Auge annähernd in die verlangte Richtung bringen, wenn wir also, wie erwähnt, an der Lampe, hinter der wir das Tier halten, vorbeisehen. Daraus ist zu schließen, daß der Bildpunkt nicht punktförmig ist, wie schon rein theoretisch erschlossen wurde. Eine ebenso bedeutende Rolle ist in dieser Hinsicht der Brechung in den Rhabdomen und der diffusen Brechung im Retinatapetum beizumessen.

Die Pigmentwanderung im Superpositionsauge gestattet eine Regulation der Lichtintensität in viel höherem Umfange als die des Appositionsauges, und auch als die Pupillenreaktionen im Linsenauge. Dies läßt vermuten, daß die Tiere unter den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen zu sehen genötigt sind. Es wird diese Pigmentwanderung fast ausschließlich bei Insekten gefunden, die nachts oder in der Dämmerung fliegen (Nachtschmetterlinge, nachtsfliegende Käfer). Oder aber es sind Insekten, die vermutlich vor nicht allzu langer Zeit erst zu Tagtieren geworden sind (Macroglossa, Cetonia). Und schließlich finden wir sie bei vielen Krebsen und bei den Wasser- und Schwimmkäfern (Exner).

Die Vermutung, daß die Lichtregulation durch diese Pigmentwanderung in erster Linie als eine Anpassung an die Intensitätsänderungen des Lichtes am Morgen und am Abend aufzufassen ist, gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Reaktionszeit mit der Dämmerungszeit in Beziehung bringt. Der Übergang der Hellstellung in die Dunkelstellung vollzieht sich in etwa 1 bis $1\frac{1}{2}$ Stunden; der der Dunkelstellung in Hellstellung bei Krebsen in etwa einer Stunde, bei den Insekten sehr viel schneller, in 3 bis 15 Minuten. Das Retinapigment, das nur bei den Krebsen Ortsveränderungen ausführt, zeigt eine kürzere Reaktionszeit als das Irispigment (Parker).

Wie im Appositionsauge, so findet auch hier die Wanderung bis zu gewissem Grade lokal statt. Setzt man bei einem längere Zeit im Dunkeln gehaltenen Tiere nur einen umschriebenen Bezirk des Auges einer Belichtung aus, indem man diesen einer Lichtquelle zukehrt, während die übrigen Ommen nur von wenig Licht getroffen werden, so ist an der betreffenden Stelle das Leuchten bald verschwunden. Es tritt aber sofort wieder auf, sobald wir nur den Kopf des Tieres ein wenig drehen und eine andere Gruppe dem Licht zuwenden. Auf diese Weise ist es möglich, z. B. ein Fensterkreuz auf dem Auge in der Pigmentstellung zum Ausdruck kommen zu lassen, da die Art der

Pigmentreaktion in der einen Facette keinen Einfluß auszuüben scheint auf die betreffende Reaktion in den Nachbarfacetten.

Ebenso schien es ursprünglich, daß die Vorgänge in dem einen Auge gleichgültig für den Ablauf der Reaktionen im anderen Auge seien. Doch ist durch Untersuchungen von v. Frisch (1908) eine gewisse Abhängigkeit beider Augen in bezug auf die Pigmentstellung neuerdings nachgewiesen worden, wenn sich auch eine Gesetzmäßigkeit dieser Erscheinung nicht feststellen ließ. Abgeschnittene Augen scheinen unabhängig von der Belichtung stets in Hellstellung überzugehen.

Die bisweilen zu beobachtende Abhängigkeit beider Augen voneinander läßt vermuten, daß die Pigmentwanderung nicht ganz unabhängig ist von nervösem Einfluß. Dafür sprechen auch die Beobachtungen von Kiesel, daß Nachtschmetterlinge, die dauernd im Dunkeln gehalten werden, periodisch Hellstellung zeigen, und zwar in einem Zeitintervall, das mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfällt. Kiesel nahm an, daß diese Hellstellung der Ausdruck eines Zustandes des Gehirns sei, der als Schlaf bezeichnet werden kann. So wie wir in diesem Zustand durch Schließen der Lider ein Gereiztwerden der Augen verhindern, so sollen bei diesen Tieren die Reizintensitäten dadurch, daß das Pigment in Hellstellung geht, gemindert werden. Die Beobachtung von Kiesel kann ich insofern bestätigen, als auch bisweilen bei Tagschmetterlingen Tiere, die einer dunklen Schachtel entnommen wurden, in der sie sich in der Regel vollständig ruhig verhalten, trotz Verdunkelung Hellstellung zeigten, mithin überhaupt keine Reaktion erkennen ließen. Erst durch mehrmaligen Wechsel der Intensität oder durch taktile Reize konnte die Pigmentreaktion geweckt werden.

Da nun nicht die Pigmentstellung für das primäre und der Zustand des Gehirns für das sekundäre gehalten werden kann, so muß man, da eine Beziehung wohl sicher besteht, den umgekehrten Zusammenhang annehmen und schließen, daß das Gehirn einen Einfluß auf die Pigmentreaktion auszuüben imstande ist.

Auch muß uns eine einfache Überlegung einen nervösen Einfluß auf die Pigmentwanderung vermuten lassen. Wollte man für den Übergang von Dunkel- in Hellstellung nur die direkte Lichteinwirkung auf das Pigment verantwortlich machen, so wäre zu erwarten, daß nicht der Bezirk, in dem das Licht die Rhabdome erreicht, also die Pseudopupille in Hellstellung übergeht, sondern vielmehr die die Pseudopupille umgebenden Partien. Denn diese sind es, in denen das Pigment alles einfallende Licht absorbiert, während im Bereich der Pseudopupille die Lichtstrahlen die Pigmentmanschette durchsetzen, ohne daß ein nennenswerter Teil auf die Pigmentwand auffällt. Scheint uns doch dieses Gebiet zunächst deshalb leuchtend, weil das Pigment den nahezu parallel der Ommenachse einfallenden Strahlen so gut wie gar nicht im Wege steht, während die Farbe der übrigen Teile doch eben von der Farbe der Irispigmente bedingt ist. Eine inten-

sivere Belichtung des Pigments kann demnach nicht den auslösenden Reiz darstellen.

Wenn es nun auch nicht gelungen ist, den Zusammenhang der Irispigmentzellen mit Nervenfasern darzutun (Parker), und wenn man auch durch elektrische Reize keine Pigmentreaktion auszulösen vermochte (v. Frisch), so müssen wir doch auf Grund meiner Untersuchungen annehmen, daß der Ablauf dieser Veränderungen von nervösem Einfluß nicht frei ist. Wir haben uns vorzustellen, daß vom Gehirn bzw. vom Optikusganglion ein ständiger Tonus ausgeht, der das Pigment in Dunkelstellung hält. Dieser Tonus kann entweder ganz aufgehoben werden, so durch Narkose, Schlafzustand oder Tod. Damit tritt Hellstellung ein. Oder aber der Tonus geht nach wie vor vom optischen Zentrum aus, wird aber peripher unterbrochen. Dies geschieht durch Belichtung der proximalen zwischen Kristallkegel und Rhabdom gelegenen Teile der Irispigmentzellen. Diese Zellenpartie muß die tonische Erregung passieren. Sie kann es aber nur — so scheint es —, solange diese Teile nicht vom Licht getroffen werden. Werden diese Bezirke beleuchtet, so wird der Tonus hier unterbrochen, es tritt Hellstellung ein und bleibt so lange erhalten, als die Beleuchtungsverhältnisse gleich bleiben. Hierbei muß es gleichgültig sein, ob die betreffenden Teile der Irispigmentzellen pigmentfrei sind, wie zu Beginn der Belichtung, oder ob sie Pigment enthalten. Erst mit dem Aussetzen der Bestrahlung kann der nervöse Tonus wieder zur Wirkung kommen und das Pigment wieder in Dunkelstellung überführen.

Auf die nähere Begründung dieser Auffassung (Demoll, 1911) kann hier nicht näher eingegangen werden.

Day (1911) beobachtete die Wirkung verschiedener Lichter auf die Geschwindigkeit der Pigmentwanderung. Er fand die Reizstärke des blauen Lichtes sechs- bis siebenmal so groß wie die des roten. Einen Schluß auf das Sehen dieser Tiere darf man hieraus nicht ziehen, da die Rhabdome hier nicht als Aufnahmeorgane in Betracht kommen können.

Unregelmäßig gebaute Facettenaugen.

Ein regelmäßig gebautes Facettenauge muß die Gestalt eines Sphäroids besitzen. Die zahlreichen Abweichungen von dieser Form, die wir sowohl bei den Insekten als auch bei den Krebsen — hier besonders stark bei *Squilla mantis* — finden, lassen uns schon, ohne daß wir nötig hätten, das Auge genauer zu untersuchen, annehmen, daß hier verschiedene Bezirke des Auges eine verschiedene Ausbildung erfahren haben, die in den meisten Fällen mit der Bildung einer Stelle deutlichsten Sehens zusammenhängt. In anderen Fällen ist das Auge, das morphologisch noch ein einheitliches Gebilde darstellt, physiologisch ein zusammengesetztes, indem es aus zwei oder mehreren Partien besteht, denen ganz verschiedene Leistungen zukommen.

Wir haben uns zunächst darüber zu orientieren, wie funktionelle Differenzen zustande kommen können und inwiefern entsprechende

Abänderungen des regelmäßigen Baues bereits äußerlich aus der Form und weiter mit Hilfe des Augenspiegels zu erkennen sind.

Wenn es sich nicht darum handelt, daß Superpositions- und Appositionsauge nebeneinander vorkommen — auf solche Formen werden wir noch zurückkommen —, liegt den Differenzierungen einzelner Partien des Auges meist eine verschiedene Größe der Ommen und damit zusammenhängend eine verschiedene Größe der Elementarsehfelder zugrunde. — Auch im Superpositionsauge kann man von einem Elementarsehfeld sprechen, das auch hier bestimmt wird durch die Anzahl der Rhabdome, die in den Bereich eines Bildes fallen, das von einem Objekt von bestimmter Größe und bestimmtem Abstand entworfen wird. — Es läßt sich schon durch die Betrachtung des Auges von außen erschließen, daß die drei Faktoren, die die Größe eines Sehfeldes bestimmen, einer direkten Beurteilung zugänglich sind. Diese drei Faktoren sind: Facettenbreite, Wölbungsgrad des betreffenden Augenbezirks und Einstellung der einzelnen Ommen auf der Oberfläche.

Zunächst bedarf es keiner weiteren Erklärung, daß in einem sphärischen Auge um so mehr Ommen vorhanden sind, je kleiner der Querdurchmesser derselben ist, und weiter, daß die Zahl der Ommen innerhalb eines Kegelschnittwinkels die Feinheit der Rezeption bestimmt. Das Auftreten verschieden großer Korneafacetten in einzelnen Teilen desselben Auges läßt demnach ohne weiteres auf eine funktionelle Differenz dieser Partien schließen.

Stellen wir uns zwei Augen von verschiedenem Radius, aber dennoch gleicher Breite der Korneafacetten vor, so werden in dem größeren Auge innerhalb eines Kegelschnittwinkels mehr Facetten liegen als in dem kleineren. Es sind also unter diesen Bedingungen im größeren Auge die Elementarsehfelder kleiner und das Formensehen ist mithin schärfer. Hierbei wurde angenommen, daß die Visierlinie der einzelnen Ommen jeweils senkrecht auf der Kornea steht.

Sehr häufig, vielleicht immer, findet man verschiedene Korneawölbungen in ein und demselben Auge. Einen extremen Fall in dieser Richtung bietet uns *Squilla* dar, wo die sehr verschiedenen Wölbungen an der oberen und unteren Kuppe einerseits und an den Seitenflächen des walzenförmigen Auges andererseits mit einer verschiedenen Funktion dieser Teile zusammenhängt.

Es wurde oben vorausgesetzt, daß die Visierlinie senkrecht auf der Korneafacette aufsteht. Dies trifft nicht überall zu, und zwar stets dann nicht, wenn die Facette selbst nicht senkrecht auf die Kornea eingerichtet ist. Eine schräge Einstellung findet man aber nicht selten, in den Randbezirken der Augen sogar recht häufig, beinahe in der Regel. Die Wirkung auf den Gang der Lichtstrahlen wird durch das Schema (Fig. 111) dargestellt. Zur Vereinfachung ist die Kornea und der Kristallkegel als optisch homogen angenommen. Es mag *B* eine solche schräg stehende Facette darstellen. Ein lotrecht auffallender Strahl *L* wird in *l* die Wand des Ommas treffen, demnach hier vom Pigment absorbiert oder reflektiert und wieder nach außen gebracht werden.

Dasselbe gilt auch für einen Strahl, der in der Richtung der Facettenachse Ac einfällt; auch er wird das Rhabdom nicht erreichen, sondern seitlich abgelenkt und von dem Pigment absorbiert werden. Erst ein Strahl (V_2), der mit dem Lot einen noch größeren Winkel bildet als die Achse des Ommas, wird als Reiz in Betracht kommen können.

Diese Abweichung von der normalen Einstellung kann für das Auge recht bedeutungsvoll sein. Nehmen wir an, die Facette A läge auf dem Scheitel eines Auges, das sich bis zur Facette B inklusive erstreckt, so umfaßt die hier abgebildete Hälfte des Auges schon ein Gesichtsfeld (durch V_1 und V_2 begrenzt), das sehr viel größer ist als es der Wölbung des Auges entspricht. Es kann also durch die Schrägstellung eine stärkere Wölbung des Auges überflüssig werden, ohne daß die Größe des Gesichtsfeldes beeinträchtigt wird. Bei Tieren, die im Sande leben und hier leicht Gefahr laufen, die Augen zu beschädigen,

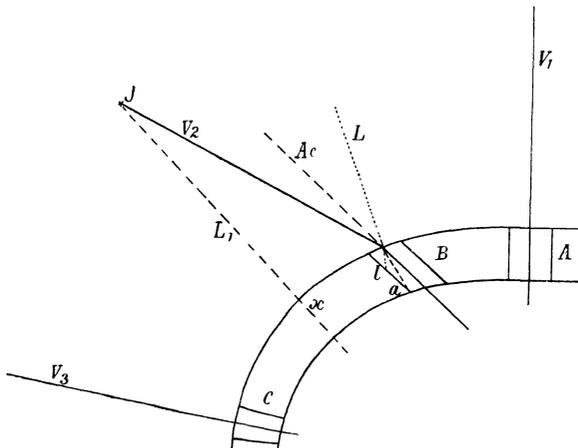


Fig. 111. (Demoll.)

falls sie zu sehr aus dem Körper hervortreten, kann aber eine stärkere Wölbung schädlich sein (*Limulus*). Hier ist denn auch diese Anordnung stets in den Randpartien zur Geltung gekommen.

Das Gegenstück zeigt uns das Verhältnis der Visierlinie V_2 und V_3 und ihrer Ommenachsen. Trotz der starken Wölbung und trotz des weiten Winkelabstandes der Facetten divergieren die beiden Visierlinien V_2 und V_3 nur wenig. Es kann also auch umgekehrt durch Schrägstellung das Gesichtsfeld trotz starker Krümmung klein erhalten, die Divergenz zweier Visierlinien verringert werden. Die Verringerung geht Hand in Hand mit einer Verkleinerung des Elementarsehfeldes und mithin mit einer Erhöhung der Sehschärfe.

Auch eine Schrägstellung in diesem Sinne wird in erster Linie im Appositionsauge erwünscht sein. Ist hier an einer Stelle des Auges ein erhöhtes Formensehen gefordert, so müssen die Elementarsehfelder kleiner werden. Damit wird die Reizintensität geringer. Um dies zu

verhindern, ist es nötig, daß die Korneafacetten eine Verbreiterung erfahren. Dies ist aber nur zu erreichen durch Zunahme des Krümmungsradius des Auges, so daß sich ein derartig differenzierter Augenbezirk schon durch seine flache Wölbung verraten wird. Falls nun diese Stelle geschärften Sehens sich auf einen größeren Teil des Sehfeldes beziehen soll, so müßten auf diese Weise sehr umfangreiche Organe zustande kommen. Dem kann durch eine schräge Einstellung der Facetten abgeholfen werden, durch die derselbe Effekt erzielt werden kann wie durch eine flachere Wölbung.

Bei *Squilla* findet man dies sehr stark ausgeprägt. Auf der nach vorn gekehrten Hälfte der medialen Seitenwand des walzenförmigen Auges stehen die Facetten sehr stark abweichend vom Lot so, daß ihre Visierlinien einen viel geringeren Winkel mit denen der an der Vorderwand stehenden Ommen bilden, als es ohne diese Einstellung der Fall wäre. Es erhält auf diese Weise die mediale vordere Seite des Auges den Charakter einer Stelle deutlichsten Sehens. Begünstigt wird dies noch dadurch, daß die Wölbung in der Vertikalen überaus gering ist.

Breite der Korneafacette, Krümmungsradius und Einstellung der Ommen auf der Oberfläche sind also Faktoren, die meist in engstem Konnex miteinander stehen und die bei der funktionellen Differenzierung eines Auges wechselnd stark beteiligt sind. Bei Superpositionsäugen ist ein allmählicher Übergang zu stärker oder schwächer gekrümmten Augenbezirken nur in sehr beschränktem Maße möglich. Man wird sich leicht überlegen können, daß bei regelmäßiger konzentrischer Schichtung des einzelnen Kristallkegels um die optische Achse schräg auffallende Strahlen nur zum geringsten Teil in der erforderlichen Weise nach ihrem Bildpunkt hin gebrochen werden können, wenn der Radius des Auges von dem betreffenden Kristallkegel aus nach verschiedenen Richtungen hin ein verschiedener ist. Denn das Bild, das von einem Kristallkegel entworfen wird, hat — in gleichem Abstand von der optischen Achse — gleiche Größe. Die Retina aber verlangt bei verschiedenen Wölbungen des Auges verschiedene Bildgrößen.

Nicht alle Strahlen, die auf die Kornea auftreffen, dringen in diese ein, sondern sie werden zum Teil regelmäßig, zum Teil auch unregelmäßig reflektiert, wie dies stets der Fall ist, wenn ein Strahl an die Trennungsfäche zweier optisch verschiedener Medien gelangt. Die regelmäßig reflektierten Strahlen lassen, da sie von einer als Konvexspiegel wirkenden Kugel zurückgeworfen werden, ein virtuelles Bildchen äußerer Objekte entstehen in gleicher Weise, wie die Kornea und die vordere Linsenfläche des Wirbeltierauges, was beim Menschen leicht zu beobachten ist (hier kommt noch ein drittes reelles von der hinteren Linsenfläche entworfenen Bild hinzu). Beleuchten wir ein Facettenauge mit Hilfe des Augenspiegels, so dürfen wir also ein virtuelles Bild der Lichtquelle zu sehen erwarten, und zwar in der Richtung, in der unsere Visierlinie die Augenoberfläche senkrecht trifft. In derselben Richtung aber findet man auch, wie wir wissen, die Pseudopupille,

falls die Facetten auf der Oberfläche senkrecht stehen. Die Folge davon wird sein, daß das Bildchen des Augenspiegels oder bei planem Spiegel das der Lichtquelle selbst das Auffinden einer leuchtenden Pupille sehr erschwert oder ganz unmöglich macht.

Nicht immer allerdings wirkt es in diesem Grade störend. Häufig, so z. B. bei den meisten Tagsschmetterlingen, ist die Gesamtkornea des Auges nicht nur in einzelne Facetten gefeldert, sondern es springen diese jeweils ziemlich stark hervor; d. h. jede Facette bildet an ihrer Oberfläche einen kleinen Konvexspiegel. Daher entstehen statt des einen großen Bildes eine große Menge kleinster Bildchen, die die Betrachtung der beleuchteten Pupille zu beeinträchtigen nicht imstande sind.

Ist dies nicht der Fall und die Kornea hat eine einheitliche Wölbung, so daß ein starker Korneareflex entstehen kann, so vermag uns dieser, so hinderlich er auch in bestimmten Fällen ist, doch andererseits wieder wichtige Aufschlüsse über die Einstellung der Ommen auf die Oberfläche und die Richtung ihrer Visierlinien zu geben, ohne daß wir nötig hätten, das Auge zu öffnen und mikroskopisch zu untersuchen. Auf Schnitten könnten wir nur feststellen, inwieweit eine Facette von der lotrechten Einstellung abweicht. Da aber ihre Visierlinie durchaus nicht, wie besprochen, mit der Ommenachse zusammenfällt, so erlaubt uns das Studium von Schnitten über die Richtung der Visierlinien nur Vermutungen aufzustellen. Das Verfahren mit dem Augenspiegel dagegen läßt eine durchaus zuverlässige Ermittlung zu. Der Augenspiegel und das beobachtende Auge befinde sich in J (Fig. 111). Da von diesem Punkte aus das Rhabdom der Facette B beleuchtet werden kann, so wird dem Beobachter diese Facette leuchtend erscheinen. Das Bildchen, das durch den Korneareflex entsteht, wird jedoch in der Richtung der Geraden durch J liegen, die die Kornea senkrecht trifft. Sie ist in der Figur mit L_1 bezeichnet. Während also das Korneabildchen in x liegt, befindet sich die leuchtende Pupille in B . Es sind die beiden Phänomene infolge der Schrägeinstellung der Facetten auseinander gerückt. Dies bietet uns die Möglichkeit, ohne weiteres beim lebenden Tier jede Abweichung der Facettenstellung vom Lot festzustellen.

Wir sahen uns schon an anderer Stelle veranlaßt, darauf hinzuweisen, wie sehr der einheitliche Bau des Auges durch verschiedene Ausbildung einzelner Bezirke verwischt werden kann. *Squilla* war uns dafür ein gutes Beispiel. Sehr viel extremere Fälle findet man bei den Tiefseekrebsen. Chun hat gezeigt, wie bei diesen Tieren entsprechend der Lebensweise Übergänge bestehen von dem morphologisch und physiologisch einheitlichen Auge bis zu einer vollkommenen Teilung in ein Front- und in ein Seitenauge (Euphausiden), wobei diese beiden Teile sich mehr oder weniger in ihrem Bau voneinander unterscheiden können (Fig. 112). Von größerer Bedeutung scheint das Frontauge zu sein, wie denn das Seitenauge in manchen Fällen eine vollständige Rückbildung erfahren hat.

Die interessantesten Formen in dieser Hinsicht findet man unter den Insekten, und zwar bei den Ephemeren. Hier haben sich jeder-

seits zwei morphologisch wie physiologisch voneinander verschiedene Augen herausgebildet, von denen das eine, das Seitenauge, mit seinen bis an den Kristallkegel heranreichenden Rhabdomen dem Appositionstypus angehört, während das

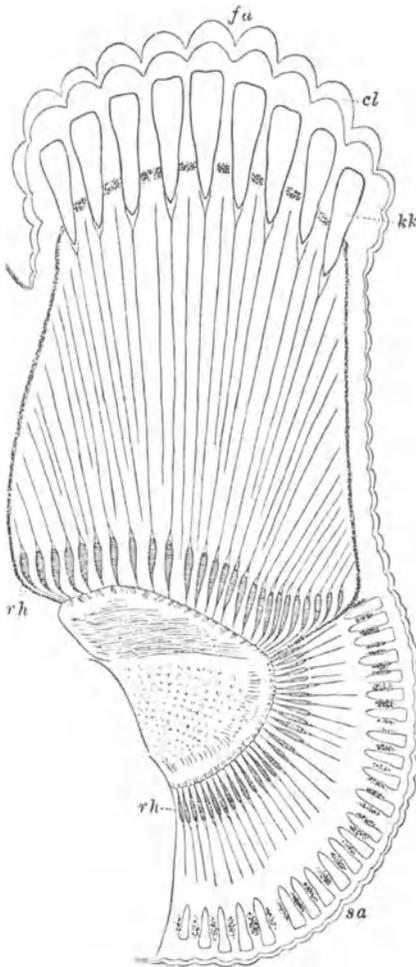


Fig. 112. Facettenauge eines Tiefseekreb-
ses
(*Stylocheiron mastigophorum*).

fa „Frontauge“; *sa* Seitenauge; *cl* Kornealinse;
kk Kristallkegel; *rh* Rhabdom. (Nach Chun aus
Hesse.)

Frontauge mit weitem Abstand der Rhabdome von den Kegeln nach dem Superpositionstypus gebaut ist (Zimmer). Jenes enthält reichlich schwarzes Pigment, in diesem ist nur spärliches helles, stark reflektierendes Pigment eingelagert, das wohl in erster Linie als Tapetum wirkt (Cloeön). Die flache Wölbung des Frontauges läßt in ihm den für Formensehen leistungsfähigeren Abschnitt erkennen. Die Pigmentwanderung erfolgt hier in der dem Superpositionsauge charakteristischen Weise. Der Mangel an schwarzem Pigment und das alleinige Vorhandensein von hellem reflektierendem Pigment, zu dem dann noch im Rhabdombezirk das Trachealtapetum kommt, läßt auf ein lichtstarkes Auge schließen. Die Tatsache, daß ein solches Front- oder Turbanauge, wie man es seiner Gestalt wegen genannt hat, nur bei den Männchen vorkommt, läßt vermuten, daß es beim Begattungsakt eine Rolle spielt, eine Vermutung, die zur Gewißheit wird, wenn wir beachten, daß bei diesen Tieren die Begattung am Abend stattfindet, und daß die Männchen hierbei von unter an die fliegenden Weibchen heranschießen, um mit ihren verlängerten Vordertarsen deren Prothorax zu umklammern.

Eine ähnliche Trennung des Auges in ein dorsales mit Tapetum ausgestattetes Superpositions- und in ein ventrales, dunkel pigmentiertes Appositionsauge findet man bei Odonaten. Auch hier sind an die zwei verschiedenen Typen verschiedene Reaktionen geknüpft. Doch konnte

ich bei den Libellen feststellen, daß das lichtstarke Superpositionsauge hier nicht etwa nur abends für das Dämmerungssehen in Betracht kommt, sondern daß es bei den Raubzügen, die die Tiere besonders an sonnigen Tagen unternehmen, die Hauptrolle beim Erkennen und Verfolgen der Beute spielt.

Mit der Spezialisierung der dorsalen Augenbezirke für diese Funktion ging die Ausbildung von Fixierbewegungen Hand in Hand, die bei *Libellula* dazu führen, daß das Objekt in die mediansagittale Ebene des Kopfes zu liegen kommt und in dieser wieder so, daß ihm der Teil des Kopfes zugekehrt ist, der nach vorn oben sieht. Die Fixierbewegungen zur Seite erreichen im ganzen einen Umfang von 180° . Bei Annäherung des Beutetieres von hinten findet ein Rückwärtsbeugen des Kopfes um 70° statt. Die Fixierbewegungen nach vorn unten sind nicht sehr ausgiebig. Stets wird die Beute erst mit der Fixierstelle fixiert. Sie wird nur dann verfolgt, wenn zu erwarten ist, daß sie bei der Verfolgung im Bereich der dorsalen Augenbezirke bleibt. Diese allein sind es also, die beim Erlangen der Beute in Betracht kommen. Erregungen der übrigen Bezirke ohne nachfolgende Fixierbewegungen bleiben ohne Reaktion, falls sie nicht zu Fluchtreflexen führen (Demoll, 1913).

Fixierbewegungen lassen sich auch bei manchen Krebsen beobachten. so bei Daphniden (Radl, 1901) und besonders ausgesprochen bei *Squilla mantis* (Demoll, 1909). Bei diesen findet bei Annäherung eines Körpers ein Konvergieren der beiden Augenstiele statt, das auch dann noch auftritt, wenn das eine Auge mit Lack überzogen ist. Es besteht also hier bereits eine teilweise Verkuppelung der beiderseitigen Augenbewegungen.

Bei *Squilla* konnte ich ferner beobachten, daß die Stelle deutlichsten Sehens gegen zu grelles Licht, das von vorn einfällt, geschützt wird, dadurch, daß die Augenlängsachse horizontal gelegt wird und so diese Augenpartien nach unten sehen (Lichtschutzstellung).

Ausgelöst werden alle diese Reaktionen durch die Ommen. die die untere und obere Kuppe des walzenförmigen Auges bilden und sie führen jeweils dazu, daß die Stelle deutlichsten Sehens dem reflexauslösenden Objekt zugekehrt wird. Damit ist die Funktion dieser Ommengruppe erschöpft.

Neuerdings hat Ewald (1914) zu zeigen versucht, daß bei den Cladoceren die mittleren Augenpartien von den seitlichen physiologisch durchaus verschieden geartet sind (siehe unter „Farbensehen“).

Erstaunlich und hier näher zu berücksichtigen sind auch die seltensamen Umgestaltungen, die die Augen mancher Tiefseekrebse, besonders mancher Euphausiaceen (*Stylocheiron*) erfahren haben (Chun). Das Frontauge ist hier gewaltig entwickelt, die einzelnen Ommen zeigen eine geringe Divergenz und die Zahl der Kristallkegel steht hinter der der Rhabdome nicht unwesentlich zurück (Fig. 112). Dies ist sehr wohl zu beachten. Eine solche Unabhängigkeit dieser beiden Gebilde ist nur bei dem Superpositionsauge möglich. Hier bleibt es sich schließ-

lich gleich, ob das Bild von einer größeren oder geringeren Anzahl von Kristallkegeln produziert wird¹⁾. Wir können uns vorstellen, daß diese hier eingeleitete Reduktion der Kristallkegel so weit führt, daß schließlich nur noch ein einziger vorhanden ist und so das Typische des Facettenauges wieder aus diesem Organ verschwindet²⁾. Immer aber ist im Auge zu behalten, daß dies nur gilt für das Superpositionsauge.

Bei *Ampelisca callopia* fand Strauß eigentümlich umgebildete Facettenaugen, die funktionell den Linsenaugen einzureihen sind. Die Anatomie dieser Organe ist aus dem beigegebenen Schema zu ersehen (Fig. 113). Man muß wohl annehmen und ein Vergleich mit den nächst verwandten Arten stützt diese Auffassung, daß bei diesen Formen

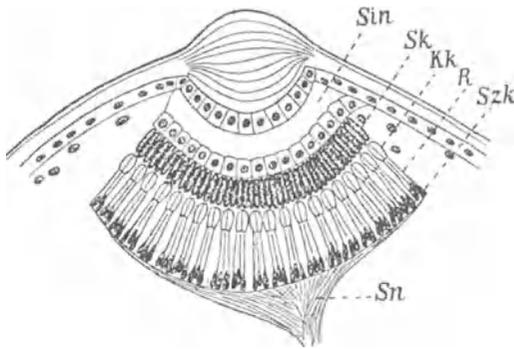


Fig. 113. Facettenauge mit Sammellinse von dem Flohkrebs *Ampelisca callopia*.

Sin Blutsinus; *Sk* Kerne der Kegelzellen; *Kk* Kristallkegel; *R* Retinula; *Szk* Sehzellenkerne; *Sn* Sehnerv.
(Nach Strauß aus Hesse.)

die Facettenaugen erst stark zu rudimentieren begannen und dann wieder in eine neue Entwickelungsperiode eintraten, in der ein gestei-
gertes Bedürfnis nach guten Augen entstand. So bildete sich aus den Resten der Facettenaugen ein Linsenauge, indem zunächst eine große Linse nötig wurde, um die geringen Lichtmengen und die schon weniger sensibel gewordenen Retina noch auszunützen zu können.

Wir wollen an dieser Stelle noch ein Auge erwähnen, das weniger durch einen unregelmäßigen als durch einen abnormen Bau auffällt. Bei den Phronimiden (Amphipode) ist eine Teilung in ein Seiten- und Frontauge vollständig durchgeführt (Claus, 1879). In dem Frontauge sind die Kristallkegel weit von der im Bereich des Gehirns gelegenen Retina entfernt und mit dieser nur je durch einen feinen Faden, in den sie sich ausziehen, verbunden.

Die unregelmäßige Gestalt der Kegel und die störende Wirkung, die die verlängerten Kegelstiele haben müßten, lassen hier an das Zustandekommen eines Superpositionsbildes nicht denken. Auch der Kontakt der Kristallkegel mit den Rhabdomen spricht dagegen. Die Unregelmäßigkeiten im Bau, sowie die Größe der Entfernung der Kegel von den Rhabdomen verhindern aber auch die Entstehung eines Appo-

¹⁾ Die Größe der Kristallkegel bedingt allerdings größere Lichtbüschel und dadurch zunehmende Unschärfe, falls nicht durch eine Zuspitzung der Kegel am proximalen Ende (siehe S. 172) oder durch Änderungen der brechenden Medien dem vorgebeugt wird.

²⁾ Damit würde allerdings die Leistungsfähigkeit erheblich gesunken sein.

sitionsbildes auf dioptrischem Wege. Andererseits liegt in dem fast gänzlichen Mangel von Pigment bereits ein Hinweis auf die katoptrische Wirkung der Kristallkegel und ihrer Verlängerungen. An der Hand des Schemas (Fig. 101, S. 163) wurde oben gezeigt, daß ein Strahl, der in einen optisch homogenen Kegel eintritt, durch Totalreflexion wieder nach ähnlicher Richtung hinausbefördert wird, und daß nur der Achsenstrahl den Kegel bis zur Spitze zu durchsetzen und hier auszutreten vermag. Soll also der Kristallkegel hier nach Art eines Trichters wirken, der die Strahlen dem Stiel zuleitet, so erfordert dies besondere Maßnahmen. Diese bestehen einmal in der konvexen Oberfläche des Kegels, durch die parallel Strahlen konvergent gemacht und dem Kegelstiel zugeleitet werden. Diese Wirkung wird weiterhin noch verstärkt durch die Schichtung des Kegels nach Art eines Linsenzylinders. Sind erst die Strahlen mit Hilfe dieser Besonderheiten in den fadenförmigen Stiel geleitet, so werden sie durch Totalreflexion bis an dessen Ende weiter fortgeführt, gleichgültig, ob innerhalb gewisser durch den Brechungsexponenten gegebenen Grenzen Krümmungen des Fadens vorhanden sind oder nicht. Diese katoptrische Wirkung hat eine optische Isolierung der einzelnen Facetten zur Folge, die eine solche durch Pigment überflüssig macht. Nur so wird es verständlich, daß die Funktion dieses Auges nicht darunter zu leiden braucht, daß die Fäden nicht streng parallel und geradlinig verlaufen. Bedeutungsvoll ist nur, daß die Anordnung der Kegel und die der Rhabdome, mit denen die einzelnen Kegel verbunden sind, sich in geordneter Weise entspricht.

Die Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens, die bei den Arthropoden in der Regel zu beobachten ist, hat schon Veranlassung zu der Betrachtung gegeben, ob die Verschiedenheit der Bilder, wie sie in den einzelnen Retinabezirken entstehen, nicht ihre Verwertbarkeit beeinträchtigt. Berücksichtigt man nur die physiologischen Prozesse, so ist zu beachten, daß es nur darauf ankommt, daß sich die einzelnen Reflexe und Antwortreaktionen stets in geordneter Weise an die Erregungen der einzelnen Bezirke anschließen. Da aber die Differenzen der Augenpartien beständig sich gleich bleiben, so ist eine geordnete Reflexauslösung durchaus möglich. Will man aber psychische Vorgänge mit in Betracht ziehen und durch die verschiedenen Netzhautstellen verschiedene Raumvorstellungen bedingt sehen, so wäre dies irrig, da man in diesem Falle anzunehmen hätte, daß hier die Projektion der Objekte nach außen nach denselben Gesetzen erfolgt wie bei uns, wobei hierfür im allgemeinen der Gang der Lichtstrahlen vom Objektpunkt zum Bildpunkt maßgebend ist. Es werden demnach — so hätte man sich vorzustellen — bei kleinem Retinabild zwei Bildpunkte unter stärkerer Divergenz nach außen verlegt als bei größerem Bilde. Damit verliert die Vorstellung von der Objektgröße jede Abhängigkeit von der Größe des Retinabildes.

Die Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens gibt uns einen Hinweis auf das Vorhandensein gewisser psychischer Fähigkeiten, wie hier an der Hand eines Beispiels kurz erörtert werden soll. Wenn die

Bienen den Weg zu ihrem Stock zurückfinden, so kann dies nicht einfach darauf beruhen, daß eine Serie Bilder, die beim Ausfliegen dem Gedächtnis eingeprägt wurden, jetzt in umgekehrter Reihenfolge ablaufend den Flug bestimmt. Eine Reproduktion derartiger Zeitformen in umgekehrter Reihenfolge wird um so weniger gelingen, je mehr durch die Art der Aufeinanderfolge ein neues, und zwar ein über eine bloße Summierung der Einzelerregungen Hinausgehendes entsteht, je mehr also das zustande kommt, was man im Reiche der Töne mit Melodie bezeichnet. Bei Orientierung durch Gesichtseindrücke wird es sich im allgemeinen um die Reproduktion einzelner, relativ voneinander isolierter Gedächtnisbilder handeln. Doch muß man annehmen, daß bei diesen Einzelreproduktionen noch ein Weiteres hinzukommt, nämlich ein Gerichtetsein der mit den Augenerregungen verknüpften Gehirnvorgänge auf eine Teilerregung, somit also eine zu einer Auslese führende Spannung, kurz etwas, das unserer Aufmerksamkeit entspricht. Denn die Erinnerung an ein Bild vermag der Biene nur zu sagen, ob sie sich zurzeit auf dem rechten Weg befindet oder ob sie sich verirrt hat, würde ihr aber an sich gar keinen Fingerzeig geben, in welcher Richtung sie nun weiter zu fliegen hat, um zu dem nächsten Erinnerungsbild zu gelangen. Der Flug müßte daher ein ständiges Hin- und Herirren und meistens ein Verirren sein. Es ist anzunehmen, daß die Tiere sich beim Heimkehren gewisser Objekte erinnern und diese als Richtungspunkte wählen, die beim Ausfliegen die Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Während aber, wenn das Tier zum ersten Male ausfliegt, das Objekt durch seine besondere Sinnfälligkeit eine Aufmerksamkeit erzeugt, ist der Prozeß bei der Heimkehr gerade entgegengesetzt; das Auftauchen des Erinnerungsbildes bedingt jetzt eine Spannung, die einer Lösung entgegenstrebt, dadurch, daß das entsprechende Objekt wieder vor dem Tier auftaucht und weiter in einer nur durch die Umkehr der Richtung veränderten Weise an dem Tierchen vorbeizieht. Ausgehend von dieser Betrachtung bin ich unbedenklich, allen Tieren, die die Fähigkeit haben, einen Weg zurückzufinden, eine höhere Konzentrierung ihrer Aufmerksamkeit zuzuschreiben. Sind hierbei die Augen das maßgebende Sinnesorgan, so darf man erwarten, daß die Tiere imstande sind zu fixieren, eine Fähigkeit, die mit der Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens aufs engste verknüpft ist¹⁾.

Sehschärfe und Bewegungssehen.

Wenn es auch gewiß berechtigt erscheint, aus dem Bau eines Auges Schlüsse zu ziehen auf dessen Leistungsfähigkeit, so hat man sich hierbei doch immer der Grenzen bewußt zu bleiben, die einem derartigen Schließen

¹⁾ Das häufige Vorkommen einer Stelle deutlichsten Sehens im Facettenauge ist um so beachtenswerter, als diese Bildung hier nicht wie im Linsenauge durch die Unmöglichkeit einer gleichmäßig für alle Retinabezirke ausgeführten sphärischen Korrektion für räumlich ausgedehnte Objekte bedingt ist.

gesteckt sind. Wir können ein Auge als leistungsfähiger erkennen als ein anderes; wir können auch die Größenordnung der Sehschärfe ermitteln, doch müßten wir Fehlschlüsse gewärtigen, wollten wir aus der Divergenz der Facetten genaue Werte für die Sehschärfe gewinnen. Wir sind nicht unterrichtet über die Größe der Zerstreuungskreise und über deren Bedeutung, und wir wissen zu wenig über simultane Kontrastwirkung (siehe S. 200), um aus einem Schnittbild mit Zirkel und Lineal die Sehschärfe berechnen zu können.

Pütter (1908, S. 374—377) kommt in dem Versuch, die Sehschärfen der verschiedenen Tiere miteinander zu vergleichen, zu dem Schluß, daß hierbei nicht die absoluten Maße, die hierfür gewonnen werden, in Betracht kommen können, sondern daß man diese auf die Bewegungsgeschwindigkeit und auf die Reaktionszeit zu beziehen hat. Wenn man auch über den Wert einer genaueren Berechnung in dem angegebenen Sinne verschieden denken mag, so ist es andererseits jedenfalls irrig, nun die spezifische Sehschärfe wieder als absolute zu verwerfen, wie es Pütter tut, indem er aus der Tabelle schließt, daß eine Biene ein viel feineres Formensehen hat als wir. Andererseits geht es auch nicht an, wenn Pütter an anderer Stelle die Facettenaugen als Augentypen mit Beugungsbildern bezeichnet, da infolge des geringen Querdurchmessers des dioptrischen Apparates der einzelnen Facetten die Beugungserscheinungen schon in so hohem Maße die Bildschärfe beeinflussen sollen, daß die optischen Fehler ihnen gegenüber ganz zurücktreten. Dagegen ist zu bemerken, daß im Rhabdom des Appositionstypus überhaupt kein Bild zu entstehen braucht, und daß das in der Tat vorhandene, und zwar ziemlich scharfe Bild, wie früher gezeigt wurde, eine irrelevante Begleiterscheinung einer rationellen Lichtausbeute darstellt. Von einem Auge mit Beugungsbildern kann aber nur gesprochen werden, wenn die Leistungsfähigkeit des Auges durch die Beugungserscheinungen eine erhebliche Einbuße erleidet. Dies gilt aber weder hier, noch trifft es für das Superpositionsauge zu. Bei diesem überzeugen wir uns ebenfalls vermitteltst des Mikroskops, daß das entworfene Bild tatsächlich ziemlich scharfe Konturen besitzt. Es mag dies darauf beruhen, daß infolge der Übereinanderlagerung der einzelnen Bildchen, die einen verschiedenen Abstand vom dioptrischen Apparat haben, die Beugungserscheinung sich gegenseitig stören und daher nicht in vollem Umfang zur Geltung kommen.

Zu beachten ist ferner, daß nicht ohne weiteres angenommen werden darf, daß die Beugungserscheinungen nach dem Passieren eines Linsenzylinders dieselben sind wie die, die beim Passieren einer feinen Öffnung auftreten.

Einige wenige Beobachtungen an lebenden Tieren sind geeignet, uns Anhaltspunkte für die Beurteilung der Leistungsfähigkeit der Augen zu geben. Forel (1910) führt an, daß Bienen in einer Entfernung von 3 m noch das Schwenken eines Taschentuches beobachten. Doflein (1910) fand, daß Galathea den Bewegungen naher Gegenstände mit den Antennen folgt. Bei einer Entfernung über 1,5 m konnten auch

mit sehr großen Objekten keine Reaktion mehr erzielt werden. Ich halte es jedoch nicht für gerechtfertigt, hieraus einen Schluß auf die maximale Leistungsfähigkeit der Augen zu ziehen. Wenn Gegenstände in größerer Entfernung keine Reaktion mehr auslösen, so sagt dies nicht, daß sie auch nicht mehr gesehen werden, zumal da in diesem Falle die Antennenreaktionen sichtlich nur einen Sinn erhalten, wenn das Objekt dem Tier nahe kommt.

Bei *Squilla* stellte ich fest, daß die Tiere noch die typischen Fixierbewegungen ausführten, wenn bei diffusem Tageslicht eine schwarze Kugel von 12 mm Durchmesser unter Wasser in einem Abstand von 80 cm mäßig bewegt wurde. Bei Libellen vermag, wie ich mich überzeugen konnte, ein Schmetterling in der Entfernung von 3 bis 4 m Fixierbewegungen auszulösen. In derselben Entfernung schwebende kleine Beuteinsekten veranlassen die Libelle, sich auf sie zu stürzen (1913). Hess (1912) beobachtete, daß größere Fliegen auf vorgeworfene kleine Insekten aus einer Entfernung von 2 bis 3 m schossen.

Man findet vielfach die Angabe, das Facettenauge sei besonders zur Rezeption von Bewegungen geeignet und man geht sogar so weit, zu behaupten, daß die Arthropoden eben deshalb Facettenaugen hätten, weil sie hauptsächlich auf Bewegungen reagieren müßten. Derartige Behauptungen gehen viel zu weit. Ich halte es nicht für überflüssig hier in kurzen Zügen zu wiederholen, was ich früher bereits ausgeführt habe.

Im Appositionsauge wird in Dunkelstellung von einem Objektpunkt aus nicht nur ein Rhabdom gereizt, sondern mehrere. Statt einer Facette leuchtet ein kleiner Komplex von Facetten. Es entspricht demnach einem Objektpunkt nicht ein ebenso scharf abgegrenzter Bildpunkt, sondern es entsteht um diesen herum ein Zerstreuungskreis. Auch im Hellauge scheint dieser Zerstreuungskreis nicht vollständig verschwunden zu sein.

Im Superpositionsauge entsteht ein Zerstreuungskreis einmal dadurch, daß sich im Bildpunkte nicht die Strahlen eines Lichtbüschels schneiden, sondern daß hier mehrere Lichtbüschel mit parallelem Strahlengang vereinigt werden, und ferner dadurch, daß diese sich nicht in einem Punkt, sondern in einer kaustischen Fläche treffen. Die dadurch bedingte Unschärfe mag wohl groß genug sein, um bei der Rezeption in Betracht zu kommen. Schließlich wird die Entstehung eines Zerstreuungskreises in beiden Augen auch noch dadurch gefördert, daß am basalen und am freien Ende des Rhabdoms, an den Tracheen und am Tapetum außer der regelmäßigen auch eine diffuse Reflexion stattfindet. Dadurch werden besonders bei Mangel von genügend schützendem Pigment manche Strahlen nach dem Nachbarrhabdom gelangen.

Es wird durch die Zusammenwirkung dieser Faktoren um jeden Bildpunkt ein Zerstreuungskreis entstehen, der von der Mitte an nach außen ständig an Helligkeit abnimmt. Wenn dieser nun auch sicher die Sehschärfe beeinflusst, so ist es dennoch nicht ausgeschlossen, daß er dem Tier in anderer Hinsicht einigen Nutzen bringt. Man wird sich

leicht klar machen können, daß infolge des Zerstreuungskreises Bewegungen des Objekts in größerem Umfang Erregungsänderungen hervorrufen und daher besser rezipiert werden, als es ohne diesen der Fall wäre. Dabei hat man sehr wohl zu beachten, daß hier nicht die Intensität eines Bildpunktes auf einen Bildkreis ausgebreitet wird, sondern daß die Lichter, die den Zerstreuungskreis bilden, sich zu denen addieren, die nach wie vor den Bildpunkt darstellen. Dies gilt für das Superpositionsauge nicht in dem Maße wie für das Appositionsauge. Inwiefern dies für die Beurteilung wichtig ist, habe ich früher ausgeführt (1910).

Wenn auch die Entstehung der Zerstreuungskreise im Linsenauge eine andere weniger günstige ist, so kann mich dies doch nicht veranlassen, das Facettenauge hinsichtlich des Sehens bewegter Objekte nennenswert über das Linsenauge zu stellen. Wenn Exner darauf hinweist, daß die Arthropoden vornehmlich auf bewegte Objekte reagieren, so darf man hinzufügen: und die Wirbeltiere auch. Das Wild geht an den stillsitzenden Jäger heran und setzt, falls es keinen Wind bekommt, nach einigem Stutzen bisweilen seinen Weg fort, auch wenn dieser direkt auf den Jäger zuführt. Auch die sehr scharf sehenden Murmeltiere fliehen nicht vor einem absolut ruhig dasitzenden Menschen. Sie betrachten ihn lange, pfeifen ihn meist an und beruhigen sich langsam. Aber die geringste Bewegung genügt, um das Tier blitzschnell in seine Höhle verschwinden zu lassen. Auch bei diesen Tieren werden die Fluchtreflexe von sich bewegenden Objekten ausgelöst. Ein Unterschied, der im Sinne eines besseren Bewegungssehens des Facettenauges verwertet werden könnte, besteht daher nicht. Und wenn im Verhalten der höchsten Tiere und der Insekten ein Unterschied festgestellt würde, so wäre zunächst zu prüfen, ob dieser nicht auf die höheren psychischen Fähigkeiten zurückzuführen ist. Welch bedeutende Rolle ihnen hier zukommen kann, ergibt sich, wenn man beachtet, wie sehr die Bewertung des Gesehenen durch die Aufmerksamkeit beeinflußt werden kann. Eine ruhig daliegende Schlange kann von einem Affen lange „übersehen“ werden; bietet man ihm jedoch ein solches Tier in einer Schachtel, so wird er jetzt sofort geängstigt das Weite suchen, auch wenn die Schlange ganz regungslos blieb. Die Aufmerksamkeit, die auf die Schachtel gerichtet war, ließ den Affen den Inhalt sofort erkennen. Wir können aber auch unsere Beispiele bei den Insekten finden. Auch hier beobachtet man allenthalben ein Eingestelltsein auch auf leblose Objekte. Die Biene sucht die Blume aus der Ferne mit Hilfe des Gesichtssinnes auf und findet sie, obwohl diese sich nicht bewegt. Hier sind im Gehirn Spannungsverhältnisse auf die Erregungen, die von den Blumen ausgelöst werden, eingestellt. Sie haben denselben Effekt, wie die Neugier des Affen im obigen Beispiel. Oder, um an eine Beobachtung von Forel zu erinnern: eine Wespe, die auf Raub ausging, stürzte sich mehrmals auf den Kopf eines Nagels, der in einer Wand stak, an der sie vorher einige Fliegen erbeutet hatte. Sehen wir von der Täuschung ab, so haben wir auch hier eine Wahrnehmung ruhender

Objekte aus dem angeführten Grund. Dies mag genügen, um zu zeigen, daß es einmal die Zweckmäßighkeitsfrage und dann die höhere Ausbildung der Gehirnfunktionen ist, die die Beachtung sich nicht bewegender Objekte in größerem Umfange bedingen kann. Ein Schluß auf die Art des Sehens darf hieraus nicht gezogen werden.

Radl versuchte den Facettenaugen ein erhöhtes Bewegungssehen auf Grund des Baues der Optikusfaserkreuzungen zuzuschreiben. Wir werden darauf später kurz eingehen.

Wir haben bereits angedeutet, daß das Vorhandensein einer simultanen Kontrastwirkung, d. i. einer physiologischen Beeinflussung der Nachbarstellen einer Retina von der belichteten Stelle aus die Sehschärfe günstig zu beeinflussen vermag. Es wäre daher wichtig, entscheiden zu können, ob diese Phänomene, die im Wirbeltierauge eine große Rolle spielen, auch bei den Arthropoden vorhanden sind. Bauer (1905) glaubte den Nachweis eines simultanen Kontrastes an *Idotea tricuspidata* einer Meeresassel erbracht zu haben, doch ist seine Beweisführung nicht zwingend (s. Demoll, 1910, S. 511). Neuerdings ist es Ewald (1914) gelungen, bei Daphniden überraschende Reaktionen zu erzielen, aus denen er auf Kontrastwirkung geschlossen hat. Er fand, daß bei konstant bleibendem Hauptlicht, nach welchem die Cladoceren ihre Orientierung nahmen, durch Erhellung der Umgebung eine positive, durch Verdunkelung eine negative phototropische Reaktion ausgelöst wurde, also gerade das Gegenteil, was zu erwarten wäre, wenn man die Wirkung des Lichtes der Umgebung und die des Hauptlichtes als gleich annimmt. Dennoch scheint uns auch hierin noch kein eindeutiger Hinweis auf das Vorhandensein eines simultanen Kontrastes zu liegen. Der Einwand, den ich gegen Bauers Schließen erhoben habe, gilt auch hier.

Binokulares Sehen.

Daß man nicht ohne weiteres ein Zusammenwirken beider Augen beim binokularen Sehfeld annehmen darf, wird wahrscheinlich durch die voneinander unabhängigen Bewegungen, die die Augentiele dekapoder Krebse ausführen. Es ist schwer verständlich, in welcher Weise hier die beiderseitigen Impulse jeweils zu einem geordneten Ganzen zusammentreten sollten. Andererseits legen die symmetrischen Augentielbewegungen von *Squilla*, von denen wir oben sprachen, die Erwartung nahe, daß hier ein binokulares Sehen im Sinne einer Verkuppelung der beiden Erregungskomplexe stattfindet. Auch liegen bei den Schmetterlingen Beobachtungen vor, die in diesem Sinne verwertet werden dürfen (Demoll, 1909). Messungen der Rüssellänge und der Ausdehnung des binokularen Sehfeldes haben ergeben, daß der Rüssel in ausgestrecktem Zustande etwa zu einem Drittel bis einem Fünftel seiner Länge von dem Tier binokular gesehen werden kann. Es mag dies beim Einführen des Rüssels in die Blüten von Bedeutung sein, da in diesem Moment eine genaue Entfernungsmessung erforderlich ist.

Entfernungslokalisation.

Eine eingehendere Beobachtung des Treibens der Insekten kann keinen Zweifel daran aufkommen lassen, daß diesen Tieren eine Entfernungsrezeption zukommt. Allerdings liegen recht wenige Untersuchungen vor, die sich in systematischer Weise damit beschäftigt haben. Exner (1891) hat gezeigt, daß bewegte Objekte in der Nähe Reaktionen auslösen, daß dagegen entfernte Objekte, die um so viel größer sind, daß sie ein mindestens ebenso großes Bild auf der Rhabdomschicht entwerfen und dieselbe Winkelgeschwindigkeit besitzen, weiter nicht von dem Tier beachtet werden. Bei Libellen läßt sich beobachten, daß sie plötzlich die Vorderbeine in die Höhe werfen, wie um eine Beute zu erfassen, wenn ein kleines Insekt direkt über ihren Kopf hinwegfliegt.

Wenn man versucht, sich ein Bild zu machen von den Faktoren, die eine Entfernungslokalisation im Facettenauge ermöglichen, so wird man zunächst von dem vom Linsenauge bekannt gewordenen Momenten ausgehen. Der Linsenakkommodation steht im Facettenauge nichts ähnliches gegenüber. Abgesehen von der allerdings bedeutsamen Unterstützung, die die Entfernungsschätzung durch die Akkommodation erfährt, schließt die Unfähigkeit zu akkomodieren für das Facettenauge keinen großen Nachteil ein, da die Rhabdomspitzen eine Bildverschiebung ohne Nachteil gestatten. Das Facettenauge ist also stets auf alle Entfernungen eingestellt und, was biologisch bedeutsam ist, es kann auch in minimalste Entfernungen sehen und zwar muß hier die Sehschärfe gemäß der Kleinheit der Elementarsehfelder eine sehr hohe sein. Aus welchem Grunde dies nur für den Appositionstypus gelten kann, wurde schon gezeigt.

Die Verteilung von Licht und Schatten, sowie der Verlauf der Konturen vermögen nur eine unsichere, auf jeden Fall nur relative Tiefenwahrnehmung zu vermitteln. Der Luftperspektive kann nur bei größeren Entfernungen eine nennenswerte Bedeutung zugemessen werden. Auch die Beurteilung der scheinbaren Größe der Objekte kann hier nicht als wesentlicher Faktor in Anspruch genommen werden. Da schließlich die Facettenaugen ganz unbeweglich sind oder aber, von Ausnahmen abgesehen (Mysideen, Bauer; Squilla, Demoll) unabhängig voneinander Bewegungen ausführen, so kann auch die Konvergenz der Augen, die bei uns durch die Entfernung des fixierten Punktes bestimmt wird, für die Arthropoden nicht in Betracht kommen.

Es bleibt noch zu überlegen, inwieweit die Querdisparation und das stereoskopische Sehen hier eine Rolle spielen können. Das stereoskopische Sehen beruht darauf, daß in dem einen Auge ein etwas anderes Bild von einem Objekt mit Tiefendimensionen entworfen wird als in dem anderen, und zwar um so verschiedener je näher das Objekt, je geringer seine Breite im Verhältnis zur Tiefe und je größer der Abstand beider Augen ist. Die verschiedenen Erregungen, die durch diese Bilder hervorgerufen werden, bedingen in uns wohl eine einheitliche Emp-

findung; dennoch vermag uns aus den Differenzen der beiden Erregungen eine Tiefenlokalisation zu erwachsen. Ähnliches gilt bis zu gewissem Grade von den Erregungen, die von disparaten Netzhautstellen ausgehen und ein und demselben Objektpunkt entsprechen. Wir können uns dies gleich auf das Facettenauge übertragen und an einem Schema, das einen Horizontalschnitt durch den Kopf eines Insekts darstellt (Fig. 114), näher erläutern. A und B seien die Augen, von denen je zwei Ommen (a, b und a', b') eingezeichnet sind, beide, wie es den Randbezirken meist entspricht, etwas schräg eingestellt. Denken wir uns nun einen beliebigen Objektpunkt J auf der Mediansagittalebene, die im Schnitt durch die Linie M dargestellt ist, so wird dieser Punkt

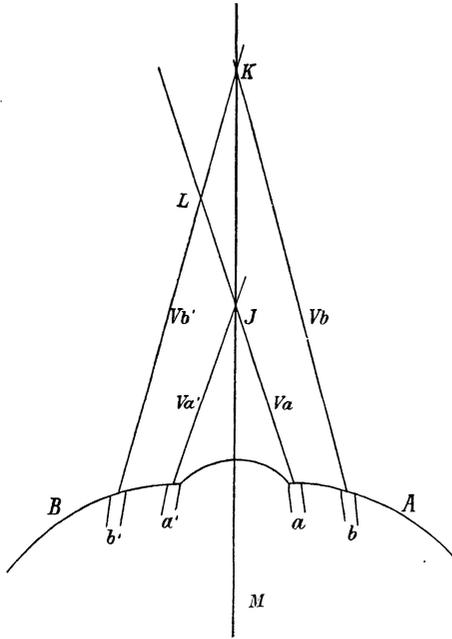


Fig. 114. (Demoll.)

stets auf den Visierlinien zweier Ommen (Va und Va') liegen, die in bezug auf die Linie M eine symmetrische Lage einnehmen. Dasselbe gilt für jeden anderen Punkt auf der Geraden M (Punkt K). Solche symmetrischen Netzhautstellen (oder Ommen) kann man als korrespondierend oder identisch bezeichnen und stellt ihnen die nicht identischen als disparate Stellen gegenüber. So sind in unserem Beispiel disparat die Ommen a und b' , ferner a' und b . Ein Objekt, das sich im Punkte J befindet, wird also von disparaten Ommen (a und b') rezipiert werden. Wenn aber die Reizung identischer Ommen eine einheitliche Erregung im Zentralorgan hervorruft, so müssen Reizungen disparater Stellen Erregungen entsprechen,

deren Differenzen sich in bestimmter Weise auf die Entfernung des Objekts beziehen, mithin eine Entfernungslokalisation zulassen. So liegen wenigstens die Dinge bei unserem Sehen. Ob die Phänomene der Querdisparation und ebenso die des stereoskopischen Sehens auch im Facettenauge Momente zur Feststellung der Entfernung der Objekte liefern, wird in erster Linie davon abhängen, ob eine gemeinsame Verwertung der beiderseitigen Eindrücke bei diesen Tieren stattfindet. Hierüber ist aber Zuverlässiges noch nicht ermittelt worden (s. Schlußkapitel).

Man darf also vorderhand dem binokularen Sehen und der Erscheinung der Querdisparation einen Anteil beim Entfernungs-schätzen

der Arthropoden nicht ohne weiteres absprechen. Daß aber außer diesen beiden sicher noch andere Faktoren hier am Werke sein müssen, dafür haben wir genügend Anhaltspunkte in der Tatsache, daß auch außerhalb des binokularen Sehraumes diese Tiere eine Entfernungsrezeption äußern.

Chun glaubte in dem Bau der Facettenaugen ein Moment gefunden zu haben, das es mit sich bringe, daß jedes Bild ein Entfernungszeichen in sich berge (1896). Doch können diese Annahmen einer eingehenderen Kritik nicht standhalten.

Denken wir uns ein Appositionsauge, dessen Elementarsehfelder sich nicht übereinander schieben, so wird hier ein Objekt in um so weniger Elementarsehfelder zu liegen kommen, je mehr es sich vom Auge entfernt. Ist die Voraussetzung aber nicht erfüllt, findet ein Übereinanderschieben statt; entstehen mithin auf diese Weise Zerstreungskreise, so wird ein Objekt von bestimmter Größe einen um so größeren Zerstreungskreis erzeugen, je weiter es vom Auge entfernt ist, indem es in immer mehr Elementarsehfelder eintritt oder indem wenigstens deren Zahl nicht in demselben Verhältnis abnimmt, wie es unter der zuerst genannten Voraussetzung der Fall wäre.

Hieraus könnte wohl eine Entfernungsrezeption resultieren. Doch wäre zunächst die Bedingung daran zu knüpfen, daß die Größe des Zerstreungskreises durch keinen anderen von der Objektentfernung unabhängigen Faktor mit beeinflußt werden kann. Da wo diese Voraussetzung nicht erfüllt ist, wie im Superpositionsauge und ferner im Appositionsauge mancher Tagschmetterlinge, wo die Pigmentwanderung hier wesentlich eingreift, fällt die Annahme Chuns ohne weiteres. Aber sie kann auch sonst nicht aufrecht erhalten werden. Überlegt man sich diese Verhältnisse genauer, so wird klar, daß bei einem Objekt, das größer als das Facettenauge ist, die Zahl der Zerstreungskreise bei Entfernen vom Auge nicht zu-, sondern abnimmt. Und für kleine Objekte besteht eine Zunahme nur bis zu ganz minimalen Entfernungen von dem Auge. Dieser Abstand ist abhängig von dem Durchmesser der leuchtenden Pupille und von der Divergenz zweier Nachbarrhabdome. Unter günstigsten Bedingungen ergibt die Berechnung mit schätzungsweise eingesetzten Werten Entfernungen, die noch erheblich unter 2 cm zurückbleiben. Darüber hinaus muß demnach das von Chun angeführte Moment versagen.

Wir konnten bisher keinen Faktor finden, dem im monokularen Sehfeld eine nennenswerte Rolle beim Entfernungslokalisieren zugesprochen werden darf. Ich war von jeher der Ansicht, daß ein solcher bei den schnell fliegenden Insekten wohl existieren müsse und habe diese Vermutung auch ausgesprochen (1910). Je mehr mich diese Frage beschäftigte, um so wahrscheinlicher erschien es mir, daß in der Verkuppelung der Erregungen der Ocellen mit denen der Facettenaugen das Gesuchte gegeben ist. Eine eingehende Prüfung dieser Hypothese, die ich gemeinsam mit Scheuring vornahm, lieferte eine volle Bestätigung (1912).

Schon von Kolbe, dann von Hesse und von Link wurde darauf hingewiesen, daß die Verbreitung der Ocellen darauf schließen läßt,

daß sie mit der schnellen Fortbewegung in irgendeiner Beziehung stehen müssen. Keine der bisher über die Funktion der Ocellen aufgestellte Hypothese vermochte aber dieser Forderung zu genügen.

Die von den verschiedenen Autoren angestellten Versuche haben ferner dargetan, daß bei Tieren, denen die Facettenaugen ausgeschaltet werden, die Ocellen nicht imstande sind, den Verlust zu decken. Die Versuchsergebnisse zwingen zu der Annahme, daß die Ocellen der normalen Funktion der Facettenaugen bedürfen, wenn ihre eigenen Impulse in geordneter Weise wirken sollen. Dies sowie die Beziehungen der Ocellen zur schnellen Fortbewegung, läßt ihre Bedeutung in der Förderung der Entfernungslokalisation vermuten, und dies um so mehr, als schon auf die mangelhafte Entfernungslokalisation, wie sie das Facettenauge allein zu vermitteln imstande ist, oben hingewiesen werden mußte.

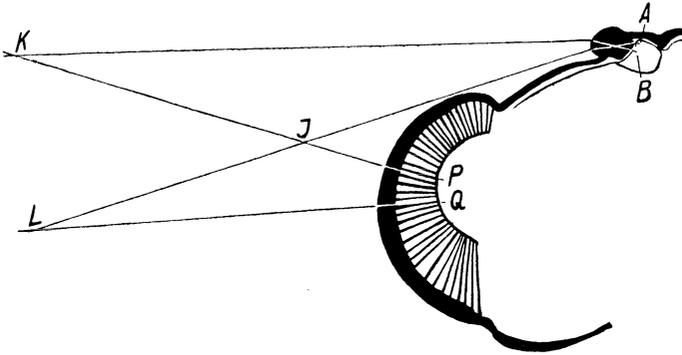


Fig. 115. Schematischer Querschnitt durch den Kopf von *Panorpa communis*.

(Demoll und Scheuring.)

Auf Grund der Untersuchung, die ich mit Scheuring anstellte, haben wir uns folgende Vorstellung über die Funktion der Ocellen zu machen: Ihre Impulse werden jederseits mit denen der Facettenaugen verknüpft. Da beide Augen dasselbe Gesichtsfeld haben, so muß ein Objekt, das sich in bestimmter Entfernung befindet (Fig. 115, *J*, *K*, *L*), jeweils in jedem Auge eine ganz bestimmte Rezeptorengruppe reizen. Und da diese Gruppen verschieden sein müssen bei jeder Entfernung, so entspricht die Kombination zweier solcher Partien jeweils einer bestimmten Objektentfernung. Auf diese Weise erhält jedes Objekt bei der Verkuppelung der Erregungen der beiden Augenarten ein bestimmtes Entfernungszeichen.

Diese Hypothese läßt sich prüfen, da sie eine Reihe von mehr oder weniger zwingenden Forderungen an die Stellung der Augen, an die Ausdehnung ihrer Sehfelder und auch an den Nervenverlauf in und außerhalb des Gehirns stellt. Die wichtigsten sind folgende: 1. das gesamte Sehfeld der Ocellen muß innerhalb des Sehfeldes der Facettenaugen liegen. Daraus folgt 2. ein mittlerer Ocellus kann nur vorhanden

sein, wenn den Facettenaugen ein binokularer Sehraum zukommt. Zu vermuten ist 3., daß nur bei starker Ausbildung dieses binokularen Sehraumes der Facettenaugen mittlere Ocellen auftreten, daß 4. da, wo nur zwei Ocellen vorhanden sind, die Ausdehnung der Sehfelder der beiden Arten von Augen nach vorn nicht allzu verschieden ist, 5. daß Tiere mit nur einem Ocellus auch mit den Facettenaugen nicht weit nach der Seite und hinten sehen, und schließlich 6., daß die Verknüpfung der Erregungen der Ocellen und der Facettenaugen auch im Verlauf der Nervenfasern im Gehirn zum Ausdruck kommt.

Die Untersuchung ergab, daß alle diese Forderungen vollkommen erfüllt sind. Somit darf wohl diese Auffassung als gesichert betrachtet werden.

Adaptation und Unterschiedsempfindlichkeit.

Eine Anpassung an verschiedene Lichtintensitäten kann aus den phototaktischen Reaktionen erschlossen werden. Setzt man Mysideen (Bauer, 1908) oder Cladoceren (Hess), die sich an eine bestimmte Intensität gewöhnt haben, so, daß ein richtender Einfluß durch das Licht nicht mehr zu bemerken ist, kurze Zeit einer geringeren oder höheren Intensität aus und kehrt dann wieder zu der ursprünglichen zurück, so beobachtet man jetzt bei den Tieren im ersten Falle eine negative, im zweiten Falle eine positive Reaktion, die dadurch verursacht wird, daß (psychologisch ausgedrückt) den Tieren nach der kurzen Verminderung oder Erhöhung der Lichtstärke die ursprüngliche Intensität nun größer bzw. geringer als zuvor erscheint. Die helio-taktischen Bewegungen werden also nicht von den objektiven Lichtstärken, sondern von den subjektiven Helligkeiten bedingt. Diese aber sind der Ausdruck eines adaptativen Zustandes des Auges¹⁾.

Wir verdanken Hess (1912) noch andere Untersuchungen, die eindeutig die Frage nach der Adaptationsfähigkeit des Facettenauges bejahen. Er konnte bei einem kleinen Amphipoden (*Atylus*) zeigen, daß die Unterschiedsempfindlichkeit bei schwachen Lichtern enorm gesteigert wird (um das 3000fache), wenn die Tiere gut dunkel adaptiert sind.

Bei Daphnien versuchte Hess festzustellen, wie lange Zeit der Adaptationsvorgang in Anspruch nimmt. Tiere, die längere Zeit in der Sonne gestanden hatten, wurden ins Dunkle gebracht. Eine gleich darauf seitlich vorgehaltene Lampe veranlaßte die Tiere, dieser Lichtquelle zuzustreben. Nach 5 Minuten war die Neigung, auf diese Lampe

¹⁾ Man darf allerdings nicht übersehen, daß ein zwingender Beweis für eine Adaptationsfähigkeit durch diese Experimente noch nicht gegeben ist. Es ist sehr wohl zu erwägen, daß diese Reaktionen auch allein durch die Steigerung und Herabminderung der Intensität hervorgerufen werden könnten, daß also auf jeder Helligkeitsstufe eine Änderung nach der einen Seite hin eine positive, nach der anderen Seite eine negative Bewegung auslöst.

zuzuschwimmen, schon viel geringer. Und nachdem die Tiere weitere 5 Minuten im Dunkeln zugebracht hatten, vermochte jetzt die vorgehaltene Lampe keine Reaktion mehr auszulösen. Nach 10 Minuten Dunkeladaptation trat keine Änderung des Verhaltens mehr auf¹⁾.

Hess stellte bei einigen Formen den Wert der Unterschiedsempfindlichkeit fest. Daphnien schwimmen von der weniger hellen in die hellere Bassinhälfte, wenn sich die Intensität dieser zu jener verhält wie 1,77 : 1.

Versuche, die ich an Tagschmetterlingen anstellte, um eine Abhängigkeit der Pigmentwanderung von einer subjektiven Helligkeit nachzuweisen, die von der Intensität eine gewisse Unabhängigkeit zeigt, verliefen negativ (1909). Hier ist die Pigmentwanderung lediglich von der objektiven Reizstärke abhängig. Eine kausale Beziehung zwischen der Pigmentwanderung und einem vielleicht doch auch hier vorhandenen Adaptationszustand besteht jedenfalls nicht.

Minkiewicz (1909) gibt für einige Krabben eine Anpassung an verschiedene Wellenlängen an. Sie wird von ihm erschlossen aus seinen Beobachtungen, daß die Tiere bei der Auswahl der Objekte, mit denen sie sich maskieren, durch die Farbe des Milieus beeinflußt werden, in dem sie sich vorher befunden haben. Seine Beobachtungen scheinen jedoch auf einem Irrtum zu beruhen. Mast (1911), Pearse (1909) und ich selbst konnten keine bestimmte gerichtete Auswahl farbiger Objekte feststellen.

Farbensehen.

Es ist begreiflich, daß man von jeher der Frage nach dem Farbensinn der Arthropoden und im besonderen nach dem der Insekten größeres Interesse entgegenbrachte; und es ist nur zu erwarten, daß man von Anfang an dazu neigte, diesen Tieren ein Farbensehen zuzuerkennen. Schien es doch kaum zweifelhaft, daß die Farben der Blumen vorhanden sind, um von den Insekten gesehen zu werden. Nagel war der erste (1901), der neuerdings darauf hinwies, daß bei den zahlreich angestellten Versuchen, aus denen auf ein Farbensehen geschlossen wurde, die Intensitäten zu wenig Beachtung fanden, daß somit alle von den früheren Forschern beobachteten Reaktionen dieser Tiere allein schon durch Helligkeitsdifferenzen der verschiedenen Lichter hervorgerufen sein konnten. [Auszunehmen sind hiervon einige Versuche von Lubbock (1883, 1899) an Krebsen.]

¹⁾ Auch aus dieser letzten Untersuchung von Hess darf man nicht mit Bestimmtheit auf eine Adaptationsfähigkeit schließen. Die allmählich verschwindende Nachwirkung der voraufgegangenen stärkeren Belichtung braucht nicht unbedingt in der Retina lokalisiert zu sein. Es ist immerhin zu beachten, daß dieser langsam abklingende Prozeß auch in dem Gehirn vor sich gehen kann in einer Art, die nicht mehr als Adaptation bezeichnet werden darf. Es könnte das Tier durch die physiologische Erinnerung an die vorher erlebte größere Helligkeit zunächst noch den Trieb haben, die gewohnte Intensität wieder aufzusuchen.

In neuester Zeit wurde diese Frage von Hess und von v. Frisch wieder aufgenommen. Hess sucht in seinen zahlreichen Untersuchungen den Nachweis zu führen, daß den Wirbellosen ein Farbensinn nicht zukommt. Er kam zu dem Resultat, daß die Helligkeitskurve der verschiedenen Lichter für diese Tiere zusammenfällt mit der Helligkeitskurve für den total farbenblinden Menschen. In beiden Fällen liegt das Maximum der Helligkeit bei einem Gelblichgrün bis Grün (Wellenlänge 530 $\mu\mu$), während für das farbentüchtige Auge des Menschen der Gipfel der Helligkeitskurve bei einer Wellenlänge von 580 $\mu\mu$ also im Gelb liegt. Wenn aber, so schließt nun Hess, die Helligkeitswerte eines Spektrums für ein Tier dieselben sind wie für einen total farbenblinden Menschen, so ist anzunehmen, daß auch bei diesem Tier eine totale Farbenblindheit vorliegt. Diesen Schluß können wir jedoch nicht als zwingend anerkennen. Es wird sich daher fragen, ob noch andere Beobachtungen vorliegen, die die von Hess hier gemachte Voraussetzung — daß gleiche Helligkeitskurven auch gleichen Erregungsqualitäten entsprechen — rechtfertigen, oder als nicht bindend dartun.

v. Frisch¹⁾ ist es gelungen, den Nachweis zu erbringen, daß Bienen auf eine Farbe dressiert werden können, die dann durch kein Grau irgendwelcher Intensität zu ersetzen ist. Er hat die schon früher von Lubbock angestellten Dressurversuche unter strengeren Kautelen und eingehenderer Berücksichtigung der Intensitäten weiter ausgearbeitet. Ich selbst hatte Gelegenheit, mich von der exakten Durchführung der Versuche, sowie von der außerordentlich prompten Reaktion der Bienen zu überzeugen. Ich schildere hier das Experiment, das v. Frisch auf dem Kongreß der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1914 vorführte und dem ich selbst beiwohnte.

Auf einem Tisch in einer Entfernung von etwa 30 m vom Bienenstand wurden gleich große Papiere befestigt, die im ganzen 31 Abstufungen von Schwarz über Grau bis zu Weiß darstellten. Zwischen ihnen wurde ein kornblumenblaues Papier von derselben Größe angebracht. Auf die Mitte eines jeden Papiers wurden Uhrschildchen gestellt, doch nur die Schalen auf dem blauen Papier enthielten Zuckerwasser. Auf diese Weise wurden die Bienen daran gewöhnt, das blaue Papier aufzusuchen. Nach zwei Tagen war der Dressurerfolg schon frappant. Die gegenseitige Lage der Papiere wurde nun vertauscht, über die ganze Anordnung eine Glasplatte gedeckt, um eventuelle Geruchseinwirkungen zu vermeiden, und neue Uhrschildchen auf die Glasplatte aufgesetzt, die alle leer blieben. Die Bienen besuchten auch jetzt noch ausschließlich das Schälchen auf dem blauen Papier

¹⁾ Hess scheint prinzipiell die Dressurversuche von v. Frisch zu verwerfen. Er schreibt (S. 290, 1916): „Die in der Zoologie noch immer üblichen Versuche, Bienen zu »dressieren«, können uns nicht einmal über diese wichtigste Vorfrage Aufschluß geben.“ Es ist aber nicht einzusehen, warum nicht zweckmäßig ersonnene, dem Tier adressierte und dadurch zwangsmäßig verlaufende Antwortreaktionen ebenso verwertbar sein sollen, wie die sonst zur Beobachtung herangezogenen ererbten Reaktionen.

(Fig. 116). Wurde die Glasplatte so verschoben, daß der auf dem Blau angesammelte Klumpen von Bienen dadurch auf ein daneben liegendes graues Papier kam, so löste sich alsbald die Menge und lief wieder dem Blau zu.

Der Einwand, daß die grauen Papiere nicht fein genug abgestuft waren, und daß darin die Ursache zu suchen sei, weshalb keine Verwechslung des blauen mit grauen Papieren zustande kam, wird entkräftet durch den Nachweis, daß es nicht gelingt, die Tiere auf eines

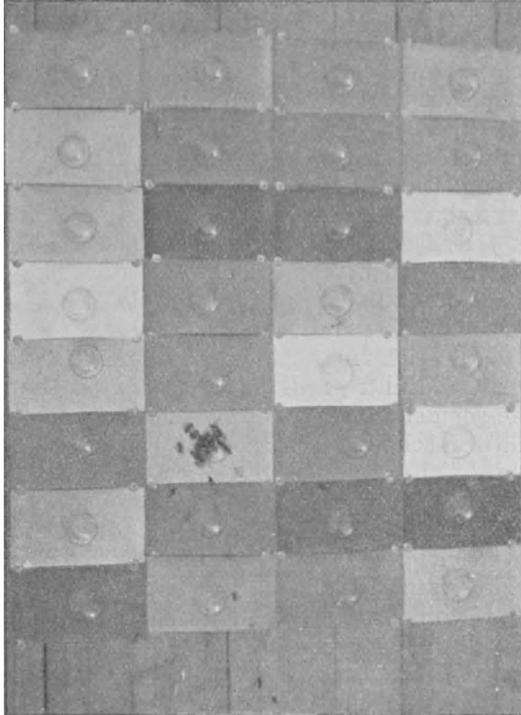


Fig. 116. Grau-Serie,

aus 30 Abstufungen bestehend; darunter an einem vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Platze ein reines blaues Papier. Alle Uhrschildchen leer und rein. (v. Frisch.)

von den grauen Papieren zu dressieren. Das heißt aber nichts anderes, als daß die Grauabstufungen für den Helligkeitssinn der Bienen zu fein waren, um noch auseinander gehalten zu werden. Es kommt noch dazu, daß v. Frisch, nachdem er das blaue Papier beseitigt hatte, an beliebiger Stelle einen kleinen blauen Karton und ein im Helligkeitswert für den total Farbenblinden diesem vollständig entsprechenden grauen Karton — es waren Heringsche Tafeln — brachte, und daß auch jetzt nie eine Verwechslung zwischen diesen beiden Täfelchen eintrat. Beseitigte man alles Blau und hielt in der Hand die in Fig. 116

wiedergegebene Aufnahme der Versuchsanordnung in der hier vorliegenden Größe, so konnte man noch deutlich verfolgen, wie die in die Nähe kommenden Bienen sich immer nur nach dem kleinen blauen Rechteck (hier grau wiedergegeben) begaben.

Aus den Versuchen von v. Frisch geht hervor, daß Blau und auch Gelb auf die Bienen eine Wirkung ausübt, die durch farblose Lichtintensitäten nicht erreicht werden kann; d. h. Blau und Gelb wirkt nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ auf die Bienen, oder die Bienen können Farben als solche unterscheiden.

Auch über den Umfang des Farbensehens lassen sich durch Variieren dieser Versuche Schlüsse ziehen. Es kommt hier darauf an, festzustellen, welche Farbe für die Biene der Dressurfarbe am nächsten steht. Dabei zeigte es sich, daß im Purpur anscheinend nur die Blaukomponente gesehen wird. Daraus muß man schließen, daß für die Bienen das Spektrum im Rot verkürzt ist. Dies ergibt sich auch aus anderen Versuchen und ist nicht nur von v. Frisch, sondern vorher schon von Hess festgestellt worden.

Im Zusammenhang damit scheint mir sehr bedeutungsvoll zu sein, daß es für die Bienen eine Farbe gibt — sie liegt im Grünblau —, die mit einem Grau von bestimmter Helligkeit verwechselt wird. Dies, sowie die Verkürzung des Spektrums im Rot, weist eindeutig darauf hin, daß hier eine Farbenunterscheidung vorliegt, die der der Dichromaten ähnlich ist. Daß aber dieses Sehen mit zwei Variablen, wie es für die Bienen anzunehmen ist, physiologisch nicht vollständig dem der Rotgrünblinden entspricht, geht schon daraus hervor, daß bei diesen die Helligkeitskurven beim Tagsehen eine ganz andere ist als sie von Hess für die Bienen festgestellt wurde.

Die beiden Variablen dürften wohl, wenn wir den Vorstellungen von Hering folgen, als an ein und denselben Rezeptor gebunden gedacht werden. Damit bliebe die physiologische Einheitlichkeit und Homogenität der Rhabdome gewahrt (dagegen Dietrich, 1909).

Auch über den Farbensinn der Krebse hat v. Frisch Untersuchungen angestellt, die zeigen sollten, daß Zu- und Abnahme der Intensität die Tropismenreaktionen der Cladoceren nicht eindeutig bestimmt, sondern daß auch die Qualität des Lichtes eine ausschlaggebende Rolle spielt, daß also auch von diesen Tieren verschiedene Wellenlängen unterschieden werden. Tiere, die sich unter einer roten Glasglocke befunden hatten, fliehen nach Entfernung der Glocke das Licht; Tiere unter einer blauen Glasglocke verhalten sich umgekehrt.

Zu den gleichen Ergebnissen gelangt Ewald (1914). Auch er findet, daß manche Farben auf die Cladoceren eine spezifische, durch Helligkeitwirkung allein nicht zu erklärende Wirkung ausüben. Und zwar rufen die langwelligen Lichter mit dem Maximum im grünlichen Gelb eine positive, die kurzwelligen mit dem Maximum im bläulichen Violett eine negative phototropische Reaktion hervor. Ähnlich wie v. Frisch bei Bienen, so findet auch Ewald bei diesen Krebsen, daß eine Spezifität für gewisse Grün- und für gewisse Purpurtöne nicht

besteht, daß hier also keine Qualitäten vorliegen, die nicht auch durch einen Helligkeitsreiz erzielt werden könnten. Im Anschluß daran weist Ewald auch auf die Ähnlichkeit mit dichromaten Menschen hin.

Während — nach Ewald — die verschiedenen Farben differente Reaktionen infolge ihrer verschiedenen Qualitäten hervorrufen, bleibt ihre Wirkung immer einheitlich, sobald die Farben bei gleichbleibendem Hauptreiz in so geringen Intensitäten dargeboten werden, daß ein richtender Einfluß nicht ausgeübt wird (z. B. als diffuse Beleuchtung der Umgebung). Unter solchen Umständen wirken sie nur entsprechend ihrer Intensität und können durch einen entsprechenden farblosen Helligkeitsreiz ersetzt werden. Da Ewald zu dem Schluß kommt, daß bei Vorhandensein eines richtenden Hauptreizes die Umgebung nur vermittelt der peripheren Augenteile eine Reaktion der Tiere hervorzurufen vermag, so schließt er aus diesem Befund, daß die peripheren Augenbezirke der Cladoceren keine Farbenempfindlichkeit besitzen.

Nach den noch nicht veröffentlichten Versuchen meines Freundes Becher ist es aber recht fraglich geworden, ob v. Frisch und Ewald mit Recht den Krebsen ein Farbsehen zusprechen. Nach brieflicher Mitteilung Bechers ist „die Frage des Farbsehens bei Daphniden wesentlich anders zu beurteilen als bei Bienen, bei denen Dressurversuche möglich sind. Tatsache ist, daß die (mäßige) Heliotaxis von Daphniden in weißem Licht durch Vorschalten eines roten Filters verstärkt, durch einen Blaufilter aber umgekehrt wird. Die Intensität ist dabei nicht der maßgebende Faktor.

„Trotzdem ist mir“ — so schreibt Becher weiter — „die Annahme eines Farbsehens wieder sehr fraglich geworden. Bei meinen Versuchen, deren Anordnung eine Demonstration vor größerem Zuhörer-kreis ermöglicht, ergab sich, daß blaues Kobaltglas viel wirksamer war als andere nicht weniger „blaue“ Filter, obwohl Kobaltglas etwas Rot durchläßt. Weiterhin aber ergab sich, daß die rötliche wässrige Lösung von Kobaltchlorür trotz ihrer Farbe gleichfalls verscheuchend auf die Tiere wirkt. Das liegt daran, daß sowohl blaues Kobaltglas als auch rotes Kobaltchlorür viel ultraviolettes Licht durchlassen. Nimmt man die am stärksten brechbaren Strahlen, die für unser Auge die Farbe nur noch wenig beeinflussen, durch ein geeignetes Filter weg, so strömen die Tiere herbei. Einige nur schwach gelbe Filter machen die Tiere ebenso stark positiv heliotaktisch wie rot. Das Verhältnis jener kurzwelligen Strahlen zu den übrigen ist ausschlaggebend.

„Jedenfalls ergibt sich aus meinen Versuchen, daß man das ultraviolette Licht nicht unter Hinweis auf das Vorhandensein von Glasküvetten unberücksichtigt lassen darf; vom äußeren Violett und dem anstoßenden Ultraviolett geht genug durch, um die Tiere zu beeinflussen. Da wir aber wissen, daß die Augenlinsen der Daphniden im ultravioletten Licht fluoreszieren, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß die scheuchende Wirkung der kurzwelligen Strahlen (die bis ins sichtbare Spektrum hineinreicht) auf einer schädlichen Nebenwirkung be-

ruhen kann, die mit Farbenwahrnehmung nichts zu tun zu haben braucht.

„Da der Gehalt des Sonnen- und Himmelslichtes an kurzwelligen Strahlen nach den Luft- und Wolkenverhältnissen stark variiert, so wäre es von Interesse, die vertikale Einstellung der Planktoncladoceren unter diesem Gesichtspunkt erneut exakt zu verfolgen.“

Das Vorkommen von Sensibilisatoren konnte bis jetzt einwandfrei nicht nachgewiesen werden.

Einwirkung ultravioletten Lichtes.

Während die Grenze der Sichtbarkeit des Spektrums nach Rot hin ohne allzu große Schwierigkeiten feststellbar ist, gilt dies nicht im gleichen Maße gegen das kurzwellige Ende zu. Lubbock machte zum ersten Male darauf aufmerksam, daß sowohl Krebse (Daphnien) (1881) als auch Ameisen (1884) gegen ultraviolette Strahlen empfindlich sind. Seither wurden diese Angaben mehrfach bestätigt. Eingehender hat sich neuerdings Hess damit beschäftigt.

Er konnte bei Daphnien eine Einwirkung der U-Strahlen sowohl auf die phototaktischen Reaktionen als auch auf die Augenbewegungen feststellen. Durch die letztgenannte Beobachtung ist erwiesen, daß auch für diese Strahlengattung die Augen die Vermittler darstellen. Dies wird durch eine Beobachtung von van Herwerden (1914) an augenlosen Daphnien bestätigt. Es dürften wohl hauptsächlich Strahlen von 400 bis 330 $\mu\mu$ in Betracht kommen. Der Helligkeitswert der U-Strahlen ist für diese Krebse nach Hess nicht groß, nach Becher aber doch unter geeigneten Bedingungen ausschlaggebend für die Antwortreaktion (siehe S. 210).

Nur zum kleineren Teil vermögen die U-Strahlen bis zu den Rezeptoren vorzudringen. Die größere Menge wird vorher von den dioptrischen Apparaten in langwelligeres Licht umgewandelt. Hess konnte bei verschiedenen Insekten und bei dekapoden Krebsen den Nachweis erbringen, daß die Kornea und die Kristallkegel durch ultraviolette Strahlen zu lebhafter Fluoreszenz angeregt werden. Sie leuchten in graugrüner Farbe. Es darf darin ein Schutz für die Rhabdome gegen die schädlichen U-Strahlen gesehen werden. Bei den Krebsen, wo die Fluoreszenz am stärksten ist und wo infolge der Absorption der langwelligen Lichter durch das Wasser die kurzwelligen Strahlen relativ das Übergewicht gewinnen, mag dieser Fluoreszenz eine biologische Bedeutung auch insofern zukommen, als dadurch die Reizstärke erhöht wird. Es könnte dies bei der Erkennung der Artgenossen eine gewisse Rolle spielen (Hess), da bei diesen Formen der ganze Panzer lebhaft fluoresziert. Für die in Luft lebenden Arthropoden ist eine derartige wesentliche Förderung der Leistungsfähigkeit des Auges kaum anzunehmen. Man hat bei dieser Beurteilung auch zu beachten, daß die Kornea und die Kristallkegel nicht nur durch solche Strahlen zur Fluoreszenz gebracht werden, die das Rhabdom treffen würden, sondern

auch durch sehr schräg auffallende. Mit einer nennenswerten Erhöhung der Reizstärke würde daher auch eine Verwaschung des Bildes auftreten. Ein Vorteil kann also nur entstehen, wenn es sich darum handelt, einen Reiz über die Schwelle zu heben. Dies ist bei den Krebsen denkbar, bei den Insekten und Spinnen bedeutet jedoch diese Fluoreszenz jedenfalls nur einen Schutz für die rezipierenden Organe, in derselben Weise wie auch bei den Säugetieren.

Lichtempfindlichkeit ohne Augen.

Wenn wir beachten, daß sich die Augen wohl bei den meisten Tieren aus Anfängen heraus entwickelt haben, die kaum Anspruch erheben können, schon als Organe bezeichnet zu werden, aus Anfängen, die in einer beschränkten Anzahl von lichtempfindlichen Zellen bestanden haben ohne engere Zusammengehörigkeit, ohne ein Band, das sie physiologisch und morphologisch zu einer Einheit zusammengeschlossen hätte, so wird es uns nicht überraschen, dann und wann auch bei augenlosen Tieren Reaktionen auf das Licht anzutreffen. So hatte man beobachtet, daß Muscidenlarven sich stets vom Licht abwenden, und Mast (1911) konnte feststellen, daß nur der vorderste Teil des Körpers das Aufnahmeorgan darstellt. Wir müssen also annehmen, daß in dieser Region einzelne lichtempfindliche Sinneszellen vorhanden sind, die bei Fortbewegung des Tieres eine Zu- oder Abnahme der Helligkeit zu konstatieren gestatten. Je nach der Lage kann schon bei den primitivsten Sehzellen eine Richtungslokalisation möglich sein. Auch blinde Myriapoden (*Geophilus*, *Cryptops*) zeigen nach Plateau (1886) Lichtreaktionen.

Etwas erstaunlicher ist die Beobachtung Grabers (1884), daß Insekten, welche Augen besitzen (*Blatta germanica*), noch auf Licht reagieren, nachdem eine Funktion der Augen durch Überziehen mit einer schwarzen Wachskappe ausgeschaltet wurde. Wenn auch ein ähnliches Verhalten bei *Helix* (Nagel, 1896) und ferner bei Amphibien (Graber, 1883) zu verzeichnen ist, so wäre dennoch eine Nachprüfung bei den Insekten wünschenswert.

Die Ganglien des Nervus opticus.

So typisch auch die Reihe von Ganglien¹⁾ mit den zwischengeschalteten mehr oder weniger totalen Faserkreuzungen für das Facettenauge ist, so müssen wir uns doch versagen näher darauf einzugehen, da es bis jetzt nicht gelungen ist das Charakteristische daran aufzu-

¹⁾ Die Anzahl der Ganglien wechselt. Bei Daphniden mit nur einem Facettenauge ist ein doppelschichtiges Ganglion vorhanden, während bei den Dekapoden mit zwei Augen, die unabhängig voneinander bewegt werden können, vier auftreten. Es ist nicht unmöglich, daß die Zahl der Ganglien mit der Zunahme der Komplikation des binokularen Sehens in irgendeiner Beziehung steht (Demoll, 1909).

klären und es mit dem Sehen in irgendwelche Beziehung zu bringen¹⁾. Es sei hier nur in Kürze erwähnt, daß zwischen dem Ganglion 1 und 2 und ähnlich zwischen dem Ganglion 2 und 3 eine totale oder sicher nahezu totale Kreuzung der Fasern stattfindet. Falls der Faserverlauf ein derartiger ist, daß durch eine Drehung des Ganglions um 180° die Kreuzungen verschwinden würden, so dürfte ihnen eine Bedeutung beim Sehakt nicht zugesprochen werden. Dann könnte man vielleicht daran denken, daß durch diese eigentümliche Aufhängung des Ganglions mit Hilfe von beigemengten, in anderer Weise als die Optikusfasern spezifizierter Fasern ein statisches Organ entstanden ist²⁾. Ist die Verwerfung aber eine derartige, daß nur rechts und links vertauscht wird, so daß die Anordnung der einstrahligen Fasern in zwei aufeinanderfolgenden Ganglien spiegelbildlich gleich ist (Trojan), dann ließe sich vielleicht dieser Seitenvertauschung eine Bedeutung zuerkennen.

Zur Funktion des Arthropodengehirns.

Es ist allgemein bekannt und leicht zu verstehen, daß die Beweglichkeit eines Tieres, insbesondere die Art des Nahrungserwerbes und die Ausbildung der Sinnesorgane, eine weitgehende Abhängigkeit voneinander aufweisen. Eine hohe Entwicklung der Sinnesorgane wirkt weiter auf den Ausbau des Gehirns fördernd. Doch wird einer nach dieser Richtung hin fortschreitenden Entwicklung durch die Kleinheit der Dimensionen dieser Formen (man denke an Ameisen) eine enge Grenze gesetzt. Man muß staunen, welche Fülle besonders plastischer Fähigkeiten diese minutiöse Gehirnmasse birgt. Man wird sich aber doch sagen müssen, daß ohne Volumenzunahme eine beliebige Steigerung der die Intelligenz eines Tieres ausmachenden Gehirnprozesse nicht möglich ist. Ohne für jedes psychische Element ein physisches Abbild zu verlangen, wird man doch nicht eine so weitgehende Unabhängigkeit zwischen Gehirnmasse und geistigen Fähigkeiten annehmen wollen, um in einem Ameisenhirn hinsichtlich seiner Größe die Voraussetzung für die höchstmögliche Ausbildung der Intelligenz erfüllt zu sehen.

Die große Beweglichkeit, die wir besonders bei den Insekten dank ihrer Flügel finden, und die Möglichkeit einer Ausnutzung des Bodens, des Wassers und der Luft als Lebensmilieu mögen hier und dort schon veranlaßt haben, daß die Entwicklung der geistigen Fähigkeiten der Grenze nahe gekommen ist, die ihr durch den Umfang der Gehirnmasse gesetzt wird. Und es darf dies vielleicht neben anderen Momenten

¹⁾ Radl (1910) sieht in den durch die Kreuzungen entstehenden Längendifferenzen der Optikusfasern den Ausdruck ihrer qualitativen Verschiedenheit. Doch entbehrt die Annahme einer qualitativen Differenzierung jeder weiteren Begründung. Auch werden durch sie die Kreuzungen nicht erklärt, denn eine Beziehung zwischen Länge und Qualität ist nicht einzusehen.

²⁾ Die von optischen Impulsen unabhängigen kompensatorischen Augenbewegungen von Squilla ließen hier wohl eine Entscheidung zu. Doch müßte diesem Tier dann noch ein zweites, nicht in den Augenstielen gelegenes statisches Organ zugesprochen werden (Demoll).

herangezogen werden, wenn wir die Frage zu beantworten suchen, warum in so ausgesprochener Weise die Instinkte gerade im Leben der Insekten eine so große Rolle spielen. Denn diese ermöglichen es, die kompliziertesten Reaktionen auszuführen auf ererbte Basis, ohne die Fülle von Gedächtnisbildern und die assoziativen Fähigkeiten zu fordern, die die Voraussetzung einer verwickelteren, einen bestimmten Zweck verfolgenden Handlung ist. Ein Ersetzen der plastischen Gehirntätigkeit durch festgelegte Instinkte wird daher im Sinne einer rationellen Ausnutzung der begrenzten Gehirnmasse sein. Der Mangel an Plastizität ist es also, der zur Ausbildung der Instinkte geführt haben mag, während eine direkte Beobachtung der Tiere den entgegengesetzten Schluß zu rechtfertigen scheint, daß nämlich die Beherrschung der wichtigsten Lebensäußerungen durch Instinkte die plastischen Fähigkeiten nicht aufkommen läßt. Sekundär spielt dies sicher dann und wann eine Rolle, gibt uns aber keinen Aufschluß, wieso bei den Insekten die Instinkte eine so alles beherrschende Ausdehnung gewonnen haben. Welche Nachteile den Tieren hieraus erwachsen, ergibt sich, wenn wir dem Wesen dieser Reaktionen etwas nachgehen.

Während die Wahlhandlungen, bei denen nach Maßgabe der vorausgegangenen Erfahrungen unter einer Reihe von Möglichkeiten eine bestimmte Handlungsweise ausgewählt wird, um eine Absicht zu erreichen, ihrem Wesen nach etwas Anpassungsfähiges, Unstarres darstellen, ebenso wie manche unbewußte und nicht zielstrebige Reaktionen, die offenbar auch bei den Organismen und deren Teilen vorkommen, findet man andererseits eine Gruppe von Äußerungen, die von einem oder mehreren bestimmten Reizen ausgelöst immer in derselben Form auftreten. Sie haben etwas typisch Starres. Es sind dies die Reflexe, die, unabhängig vom Willen sowie überhaupt von Bewußtseinserscheinungen, durch Erfahrungselemente keine Veränderungen erleiden. (Eine Unterdrückung der Reflexe durch den Willen kann wohl stattfinden, falls ihr Ablauf der Person bewußt ist, wie z. B. das Schließen der Augenlider bei Annäherung eines Körpers. Es gelingt nicht bei dem unbewußt ablaufenden Pupillarreflex.) Dieser zweiten Gruppe von Reaktionen lassen sich auch die Instinkte subsumieren. Es wird gut sein, ein Beispiel vorzunehmen, das geeignet ist, auf verschiedene das Wesen klärende Fragen Antwort zu geben.

Zu der Zeit, wenn die Blüten der in Amerika wachsenden Yukkapflanzen sich abends für eine einzige Nacht öffnen, dann schlüpft auch die kleine Yukkamotte (*Pronuba yuccasella*) aus. Nachdem die Begattung sich vollzogen hat, gehen die Weibchen sofort zur Eiablage über. Hierbei fliegen sie zunächst eine Yukkablüte an¹⁾, sammeln Pollen zu einem größeren Ballen, halten diesen mit den eigens hierzu sichelförmig gestalteten Kiefertastern vorn am Kopfe fest und fliegen

¹⁾ Derartige auf ganz bestimmte Objekte eingestellte Instinkte könnten zur Feststellung der Unterschiedsempfindlichkeit hinsichtlich des betreffenden Reizes und zur Ermittlung der Grenzen, innerhalb welcher homophone Deckung stattfindet, verwendet werden.

mit dieser Last zu der nächsten Blüte. Hier begeben sie sich zum Fruchtknoten, bohren diesen an und legen einige Eier in ihm ab. Sodann klettern sie nach oben und stopfen den Pollenballen in die trichterförmig ausgehöhlte Narbe. Die Blüte wird auf diese Weise befruchtet. Dabei ist sie vollständig auf diese Befruchtungsart angewiesen. Bleibt die Yukkamotte aus, so hat sie umsonst geblüht. Während sich aber nun die Pflanzenembryonen entwickeln, sind auch aus den Eiern der Motte bereits junge Lärven hervorgekrochen, die einen Teil der Pflanzenembryonen aufzehren. Der übergelassene Rest (die Hälfte bis ein Drittel) dient der Erhaltung der Art der Pflanze. So finden beide Teile ihren Vorteil.

Aus diesem Beispiel ergibt sich bereits: Der Instinkt bedarf nicht der Erfahrung, er ist fix und fertig angeboren. Es ist nicht erforderlich, daß das Tier die Bedeutung seines Tuns erkennt, sein Wille greift nicht in den Gang der Reaktionen ein. Der Instinkt ist eine Summe von Reflexen, die mehr oder weniger den ganzen Organismus betreffen. Die Verbindung der Reflexe zeigt dieselbe Starrheit, wie die Einzelreflexe selbst. Ihre Variierbarkeit hält sich in dem Rahmen, wie sie allem organischen eigentümlich ist. Die Instinkte stehen in dieser Hinsicht auf der Stufe der Artcharaktere. Dadurch wird die Parallele, die man zwischen den als Kettenreflex aufgefaßten ontogenetischen Vorgängen und den Instinkten gezogen hat, weiter vervollständigt.

Die Ererbtheit des Instinktes läßt von vornherein erwarten, daß er nur durch einfachste Reize ausgelöst werden kann. Es wäre in unserem Beispiel anzunehmen, daß nicht das Bild einer Yukkablüte, sondern deren Geruch den Auslösungsreiz darstellt. Denn wie sollte die Vorstellung einer Yukkablüte ererbt präformiert sein, und ohne diese Präformation wäre eine optische Einwirkung der Blume auf das Tier nicht recht vorstellbar, da die Blüte von jedem Standort aus betrachtet ein anderes Bild bietet, mithin die Auslösung sich nicht auf ein einziges, bestimmtes Bild sich festgelegt haben kann. Driesch, der zum ersten Male klar das hier liegende Problem erkannt hat, hält es für absurd, die Möglichkeit der Auslösung der Instinkte durch nicht einfachste Reize überhaupt ins Auge zu fassen. Es scheint aber wohl ratsamer, zunächst entsprechende Versuche abzuwarten. Eine experimentelle Untersuchung, welcher Art die Reize sind, braucht jedenfalls nicht von vornherein als überflüssig abgelehnt zu werden.

Nachdem wir nun die Starrheit des Instinkts so sehr betont haben, darf es nicht überraschen, wenn weiterhin gezeigt wird, daß eine gewisse Plastizität auch bei diesen Reaktionen gefunden werden kann.

Zunächst können wir ein Beispiel anführen, das uns vor Augen führt, wie unter experimentell erzeugten abnormen Bedingungen der Reaktionsablauf Veränderungen erfahren kann. Verschiedene Arten der Bienengattung *Osmia* pflegen in hohlen Stengeln ihre Nester in der Weise anzulegen, daß die größeren Zellen für die Weibchen zuerst und die kleineren für die Männchen zuletzt gebildet werden. Auf diese Weise kommen die Zellen, aus denen später Männchen hervorgehen,

stets zunächst dem freien Ende zu liegen. Dies ist insofern von großer Bedeutung, als diese einige Tage vor dem Weibchen ausschlüpfen. Nun stellte Fabre zwei Osmiaweibchen je eine reagenzglasähnliche Glasröhre zur Verfügung; doch waren diese gegen das blindgeschlossene Ende zu enger als gegen die Öffnung. Gerade das Umgekehrte wäre aber für *Osmia* das Wünschenswerte gewesen. Die beiden Tiere verhielten sich nun verschieden. Das eine Weibchen schloß die zweite Hälfte der Röhre durch eine Scheidewand ab und baute nur in dem vorderen Teil, und zwar, wie normal, erst die größeren und zuletzt die kleineren Zellen. Das andere Tier zeigte eine Anpassung des Instinkts an die gegebenen Bedingungen, indem es, die ganze Röhre benutzend, nun erst die kleinen und dann erst die größeren Zellen verfertigte¹⁾.

Hier haben wir verschiedenes Verhalten der beiden Tiere. Interessant ist für uns die Modifikation, die darin besteht, daß die äußeren Bedingungen eine zeitliche Umordnung der Teilinstinkte bewirken, die auf einer scheinbar zweckmäßigen Anpassung beruht. Jedoch insofern nur scheinbar, als bei dieser Anordnung der Zellen die ausschlüpfenden Männchen das Leben der noch nicht so weit entwickelten Weibchen gefährden werden.

Während in diesem Falle eine Verknüpfung mit Erfahrungselementen nicht vorliegt, haben wir nun eine Reihe von Möglichkeiten zu betrachten, die uns alle dasselbe zeigen sollen, daß nämlich die an sich vom Bewußtsein unabhängigen Instinktreaktionen doch mit Bewußtseins-elementen verknüpft werden können. Vor allem sind es die Auslösungsreize, die nach zwei Richtungen hin Modifikationen erfahren. Einmal finden wir, daß durch die Erfahrung die verschiedenartigsten Sensationen zu dem Instinkt Beziehungen gewinnen können. Ebenso können auch Reize durch Erfahrung als solche ausgeschaltet werden. Dort Erweiterung der Auslösungsmöglichkeiten, hier Einschränkung derselben.

Wenn ein Hühnchen aus dem Brutofen kommt, so ist ihm wohl die Koordination der Trinkbewegungen mitgegeben; dennoch ist es nicht ganz leicht, den richtigen Auslösungsreiz zu finden. — Auf dem Hühnerhof ist es das Trinken der Henne, das gewöhnlich die erste Auslösung bedingt. — Der Anblick des Wassers scheint keinen Einfluß auszuüben. Auch das Stehen im Wasser nicht. Wirft man nun aber einige Körner in das seichte Wasser, so werden die Hühnchen beim Aufpicken derselben ihren Schnabel benetzen, und nun beobachtet man: während Naßempfindung an den Füßen keine Beziehung zum Trink-

1) Der Versuch mit den Glasröhren zeigt, daß hier schon zu Beginn der Instinktreaktion einer Untauglichkeit des Objekts Rechnung getragen wird, die sich erst beim weiteren Ablauf des Instinkts dem Tier vor Außen führt. Das Tier reagiert auf das schon komplizierte Verhältnis: „hinten weiter als vorn“ oder „hinten und vorn gleich weit“ und „vorn weiter als hinten“. Es liegt also hier bereits ein Beispiel vor, wo die Instinktauslösung mit einem nicht mehr einfach zu nennenden Reiz verknüpft ist.

instinkt besaß, wird durch Naßempfindung am Schnabel sofort die Reaktion ausgelöst. Läuft nun ein Hühnchen, das auf diese Weise zum ersten Male zum Trinken veranlaßt wurde, nach einiger Zeit durch eine Pfütze, so genügt jetzt bereits die Naßempfindung an den Füßen, um in dem Tier die Trinkreaktion auszulösen. Wir sehen das Hühnchen plötzlich im Laufen innehalten, um von dem Naß zu schlürfen. Es ist somit hier beim ersten Trinkakt eine assoziative Verknüpfung zwischen der gleichzeitig auftretenden Naßempfindung an den Füßen, der Naßempfindung an dem Schnabel und dem Auslösungsprodukt der letzteren eingetreten, und dies ermöglichte künftighin die Anwendung dieser Erfahrungen. Das Tier hat zu dem Instinkt etwas hinzugelehrt.

Aber nicht nur auf die Auslösung, sondern auch auf ganze Teile des Instinkts kann der Wille auf Grund von Erfahrungselementen derart Einfluß gewinnen, daß er den Ablauf ganzer Partien unterdrückt. Die bekannte Beobachtung von Fabre illustriert uns diesen Fall. Dieser ausgezeichnete Biologe fand öfter Gelegenheit, im Freien mit der Grabwespe *Spheg* experimentieren zu können. Die Tiere haben den Instinkt, die Erdhöhle, in die sie ihre Eier abgelegt haben, mit Heuschrecken zu versorgen, die sie zuvor unschädlich gemacht haben. Hierbei gehen sie so zu Werke, daß sie das Opfer bis vor den Eingang der Höhle schleifen, hier ablegen, sich in das Nest begeben, um sich zu orientieren, ob in ihrer Anwesenheit nichts Beunruhigendes vorgefallen ist, und erst dann sich daran machen, die Heuschrecke in das Loch zu schaffen. Sobald nun die von Fabre beobachtete Wespe in der Erdhöhle verschwand, zog er das Beutestück etwas vom Eingang hinweg. Als nun die Wespe von ihrer Rekognoszierung wieder zurückkam und die Heuschrecke in einiger Entfernung vom Eingang liegen fand, machte sie sich nun wieder daran, die Beute erst bis dicht vor den Eingang zu schleppen, legte sie hier ab und begab sich zur Untersuchung in die Höhle, obwohl dies unter diesen Umständen ganz überflüssig war. Aber als nun Fabre in seiner Weise fortfuhr, die Heuschrecke jedesmal vom Eingang wieder zu entfernen, da beobachtete er, daß bald das Tier die Orientierung in der Höhle aus der ganzen Instinktreaktion strich und die Beute direkt in die Höhle schaffte. Hier sehen wir, daß entweder die Erfahrung, daß das Entfernen von der Beute mit Nachteilen verknüpft ist, oder aber die Erinnerung an die eben schon ausgeführte Untersuchung der Höhle, oder vielleicht auch beide Momente im Verein eine willkürliche Unterdrückung dieses Teilinstinkts ermöglichten.

Bisher hatten wir es mit Modifizierungen des Instinkts zu tun, die jeweils nur an einer Stelle auftraten. Eine größere Bedeutung kommt der Modifizierbarkeit des ganzen Instinktablaufes durch Verbesserungen der Koordinationen zu, wie sie besonders bei den geistig höher stehenden Tieren und bei dem Menschen gefunden wird. Beobachtet man ein Hühnchen und ein Entchen am ersten Tag nach dem Ausschlüpfen bei der beiden Tieren angeborenen Reaktion, sich auf ein Bein zu stellen und mit dem anderen am Kopf zu kratzen. Dies schwierige Unternehmen wird von dem Hühnchen von Anfang an mit

Meisterschaft durchgeführt. Das Entchen dagegen ist weniger glücklich und pflegt bei den ersten Versuchen die Balance zu verlieren. Doch kann auch hier kein Zweifel bestehen, daß die Koordinierung der einzelnen Reflexe zu einem Instinkt dem Tier angeboren ist. Das, was es zu „lernen“ hat, das, worauf die Erfahrung Einfluß gewinnen kann und muß, um den Ablauf vollendeter zu gestalten, ist lediglich das gegenseitig Sich-die-Wage-halten, das gegenseitige Ausbalancieren der Einzelbewegungen.

Bei diesem Vorgang wollen wir besonders darauf achten, daß diese Notwendigkeit — durch Übung und Erfahrung das Zusammenwirken der Einzelteile zu einem einheitlichen und zweckdienlichen erst gestalten zu müssen — den Charakter des Instinktiven immer mehr verwischt.

In solchen Fällen wird jedoch nicht nur für uns die Natur des Instinkts verschleiert, sondern der Instinkt beginnt hier tatsächlich sich zu verändern. Mit dem Vorherrschen des Intellekts büßen die Instinktreaktionen immer mehr ihren Charakter als solche ein, sie werden labiler und gehen schließlich als einzelne Komponenten in Wahlhandlungen auf.

Sowie die Unabänderlichkeit der Instinkte also keine absolute ist, so ist auch hinsichtlich ihrer Unabhängigkeit vom Bewußtwerden eine Einschränkung zu machen, wie es sich im wesentlichen schon aus dem Vorhergehenden ergibt.

Wenn im Sensorium eines Hühnchens eine assoziative Verknüpfung einer Empfindung mit einem Instinkt möglich ist (das obige Beispiel), derart, daß hieraus die Möglichkeit resultiert, diese Empfindung in Zukunft den Instinkt auslösen zu lassen, so wird man kaum um die Annahme herumkommen, daß hier diese Verknüpfung nur möglich war, weil die Instinktreaktionen in irgendeiner Weise Bewußtseinsinhalt waren, und man wird ganz allgemein sagen dürfen, daß überall da, wo der Instinkt durch vorausgegangene Erfahrung modifiziert werden kann, sein Ablauf sich nicht vollständig im Unterbewußtsein vollzieht.

In diesen Fällen wird es sich ursprünglich wohl nur darum handeln, daß das Oberbewußtsein den Ablauf der Veränderungen des Körpers und die hierbei entstehenden Produkte beobachtet. So wie es Notiz nimmt von den Reaktionen einer fremden Person, so sind ihm auch die eigenen körperlichen Veränderungen Beobachtungsobjekt. Auf einer höheren Stufe wird dann noch hinzukommen, daß das Tier die ursächliche Beziehung zwischen dem Instinktablauf und dem Endergebnis (eventuell Produkt) erkennt. Das Tier erfaßt also das Ziel einer instinktiv erzwungenen, in seiner Ausführung vom Bewußtsein unabhängigen Reaktion.

Die Fälle, in denen bei Arthropoden diese hohe Stufe sich bereits verrät, sind nicht häufig. Meist führt eine dahin zielende experimentelle Untersuchung zu einem negativen Resultat, und es gelingt dann ohne

weiteres durch passende Änderungen der Versuchsbedingungen, den Instinkt irre zu leiten d. h. ihn seiner Zweckmäßigkeit zu berauben. Viele Krabben haben den Instinkt, sich mit allen möglichen Objekten den Rücken zu bedecken. Auf diese Weise werden sie unter einem Wald von Algen, Schwämmen, Polypen usw. oft vollständig versteckt. Teils besitzen sie besondere Haken auf dem Rücken, um die Gegenstände daran zu befestigen, teils werden die Objekte mit den hinteren Extremitäten über den Rücken gehalten. Bietet man nun einem solchen Tier eine Glasplatte dar, so wird diese ebenso benutzt wie ein flacher Stein, obwohl sie den Zweck, das Tier zu verbergen, nicht erfüllt. Hier hat sich also ein Erkennen des Zweckes nicht geäußert.

Wir wenden uns nun nochmals zu den Experimenten von Fabre, die wir bisher nur zur Hälfte kennen gelernt haben. Fabre hatte bei seinen Versuchen mit der Grabwespe im Jahr vorher gerade den entgegengesetzten Erfolg. Damals konnte er sein Spiel fortsetzen solange er wollte, das Tier zog keine Nutzenanwendung, sondern reagierte immer wieder so, wie es ihm der Instinkt vorschrieb. Jetzt, wo wir beide Ergebnisse kennen, wissen wir, daß wir aus den letztgenannten Resultaten nicht den Schluß ziehen dürfen, daß die Reaktion sich vollständig außerhalb der Bewußtseinssphäre abspielte. Denn die Unfähigkeit, zu modifizieren, braucht nicht immer darauf zu beruhen, daß die hierzu nötigen Bewußtseinsinhalte fehlen, sondern sie kann auch darin begründet sein, daß das Tier nicht imstande ist, die vorhandenen miteinander in Beziehung zu bringen. So wie bei den Menschen die assoziativen Fähigkeiten starken Schwankungen unterworfen sind und man demnach intelligente und weniger intelligente unterscheidet, so darf man auch bei den Tieren derartige Differenzen erwarten.

Obwohl hier bei beiden Grabwespen die Instinktreaktion im Oberbewußtsein registriert worden sein mag, so vermochte doch nur der höhere Intellekt der einen durch Verwertung vorausgegangener Erfahrungen daraus Nutzen zu ziehen. Man kann hier in der Analyse der Reaktion des „klügeren“ Tieres noch weiter gehen. Entweder unterdrückte die Wespe den einen Teil des Instinkts, das Ablegen der Beute und den Orientierungsgang, weil ihm klar wurde, daß ihm damit immer wieder neue Arbeit gesetzt werde, oder aber deshalb, weil sie sich erinnerte, eben die Untersuchung der Höhle bereits vorgenommen zu haben. Im ersten Fall mußte, wenn eine Abkürzung der Reaktion erfolgte, das Tier darüber orientiert sein, daß das Herbeischaffen der Beute Mittel, das Einbringen in die Höhle Zweck darstellt, da es sonst nicht zu verstehen wäre, daß in dem immer wieder aufgezwungenen erneuten Herbeischaffen etwas Nachteiliges von der Wespe erblickt wird. — Damit soll nicht etwa gesagt sein, daß das Tier erkennt, daß die Beutestücke den ausschlüpfenden Larven zur Nahrung dienen. — Im zweiten Fall könnte man vermuten, daß die Wespe den Orientierungsgang deshalb unterdrückt, weil sie die Bedeutung desselben erkennt und daher eine Wiederholung für überflüssig zu halten fähig ist. Doch läßt sich dem auch noch eine einfachere Erklärung gegenüberhalten,

die weniger hohe Ansprüche an die Gehirnfunktionen dieser Tiere stellt. Wenn nämlich der Reaktionsablauf mit einem gewissen Lustgefühl verbunden ist, so ließe sich hierauf manches zurückführen. Wie auf dieser Basis erklärt werden kann, daß gerade die Teile der Reaktionskette hier weggelassen werden, die tatsächlich zur schnelleren und zweckmäßigeren Vollendung des Ganzen führen, bleibt zu erwägen.

Das was wir aus den angeführten Beobachtungen auf jeden Fall schließen dürfen, ist folgendes: Das Oberbewußtsein registriert hier nicht nur den ganzen Ablauf, sondern es vermag auch in manchen Fällen bereits zu kontrollieren und ist dann jederzeit bereit, einzusetzen, um den Instinktlauf dem Willen unterzuordnen.

Die Starrheit der typischen Instinkte ist unvereinbar mit der Entwicklung höherer psychischer Fähigkeiten. Sobald das Ziel des Instinkts als etwas unbewußt Erstrebtes erkannt wird, so ist auch die Möglichkeit gegeben, in Beachtung dieses Zieles unter abweichenden Bedingungen die Reaktion zweckmäßig zu modifizieren, falls nur genügend Erfahrungsmaterial vorliegt. Dabei ist es nicht nötig, daß auch die ganze Bedeutung der Reaktion erfaßt wird. Im obigen Beispiel ist das Ziel die Versorgung der Höhle mit Heuschrecken die Bedeutung dagegen Beschaffung von Nährmaterial für die Brut.

Aus dem Gesagten ergibt sich von selbst, warum man beim Menschen die typischen Instinktreaktionen vermißt. Diese sind nur auf ganz bestimmte Bedingungen zugeschnitten und müssen in demselben Maße als diese Bedingungen Änderungen erfahren, dem Individuum nachteilig werden. Sie bedingen daher eine sehr hohe Vernichtungs- und damit auch Geburtenziffer, aber sie ermöglichen andererseits die extremsten Anpassungen, ohne daß Erfahrungen vorausgegangen sein müssen. Und dies letzte Moment ist bei dem kurzen Leben der ausgeschlüpften Insekten von besonderer Bedeutung. Sobald aber der Intellekt so weit entwickelt ist, um das Ziel der Reaktionen durchschauen zu können, sobald er infolge davon dasselbe leisten kann, was bisher unbewußt geleistet wurde, da sehen wir auch, daß dann die Instinkte nicht nur vertreten werden können, sondern auch immer vertreten werden von Wahlhandlungen, die vielmehr den variierenden Bedingungen gerecht werden können. Die ersten Anzeichen von einem Labilerwerden fanden wir schon bei den Insekten. Das Zersetzen mit Erfahrungselementen führt schließlich zur Auflösung der ganzen Kette in einzelne Reflexe, die nun weiterhin die Operationsmittel der Wahlhandlungen darstellen¹⁾.

1) Es ist hier wohl angebracht, einiges wenige über die Tropismen und ihre Einreihung unter einen der bisher besprochenen Begriffe zu sagen. Die Tatsache, daß sie unabhängig sind von Erfahrungen, daß sie fertig angeboren sind und schließlich, daß ihr Ablauf mehr oder weniger den ganzen Organismus in Mitleidenschaft zieht, scheint sie deutlich der Gruppe der Instinkte zuzuweisen. Doch darf die extreme Seite der Ansicht einiger Autoren nicht unerwähnt bleiben, die die Genese der Tropismen so

Es soll hier nicht der Versuch gemacht werden, die Leistungen des Arthropodengehirns zusammenfassend zu erörtern. Nur einige Eigentümlichkeiten im Bauplan dieses Organs mögen hier eine kurze Betrachtung finden. Denn wenn auch auf diesem Gebiete unsere Kenntnisse viel zu lückenhaft sind, um in irgendeiner Richtung eine abschließende Beurteilung erfahren zu können, so wird es doch vielleicht von Nutzen sein, auf gewisse Besonderheiten hinzuweisen und dadurch Veranlassung zu geben, daß der eine oder andere Forscher bei Gehirnuntersuchungen bestimmten Strukturverhältnissen eingehend nachspürt, denen erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken bisher kein besonderer Grund vorzuliegen schien. Es handelt sich übrigens hierbei um Fragen, deren Kernpunkt allgemeinerer Natur ist, und die daher ebensogut bei Besprechung eines Säugetiergehirns aufgeworfen werden könnten. Das, was aber hier in besonderem Maße die zu erörternden Probleme aufdrängt, ist die Einfachheit des Bauplans, wie sie einmal durch die noch geringe Entfaltung des Gehirns bedingt wird, dann aber noch weiter durch den Mangel von mehr oder weniger prinzipiell durchgeführten Kreuzungen der rechten und linken Nervenfasern, die im Gehirn der Wirbeltiere besondere Komplikationen schaffen.

Die beiden Abbildungen (Fig. 117 u. 118) geben eine schematische Übersicht über den Faserverlauf und über die Lage der verschiedenen Zentren im Gehirn der Küchenschabe. Seitlich liegen die Einstrahlungszentren der Sinnesnerven: vorn die des Nervus opticus (*M*), weiter nach hinten die des Nervus olfactorius (*G*). In Fig. 117 finden wir Fasern, die die entsprechenden Einstrahlungszentren der rechten und linken Seite miteinander verknüpfen (Faser 5 u. 11), während keine direkte Verbindung zu bestehen scheint zwischen *M* und *G*, und zwar weder gekreuzt noch ungekreuzt. Die Erregungen der verschiedenartigen Sinneszentren scheinen demnach nur in dem zentralen Körper des Gehirns (*C*) oder in dem pilzhutförmigen Körper miteinander in

sehr verschieden auffassen gegenüber der aller übrigen Reaktionen, daß hierdurch eine scharfe Grenze zwischen beiden Geschehnissen gezogen wird. Während nämlich die Korrelate aller Reaktionen sich notwendig erst innerhalb des Werdeganges der Lebewesen entwickeln mußten, soll dies nicht auch für die Tropismen gelten, da in ihnen etwas dem Protoplasma Ureigenes gesehen wird.

Wenn auch diese Auffassung besonders bei Betrachtung einiger Tropismen der Protozoen (Galvanotropismus) und der Pflanzen zunächst etwas Bestechendes hat, so wird man sich doch bald schweren Bedenken gegenüber sehen, sobald man versucht, unter Berücksichtigung der Mannigfaltigkeit und verschiedenen Bedingtheit dieser Erscheinungen bei höheren Tieren ein Bild von ihrem Ablauf zu gewinnen. Es macht den Eindruck, als müßte man bei all diesen Versuchen schließlich dazu gelangen, das dem Protoplasma als solchem Inhärierende auf die allgemeine Reizbarkeit der lebenden Substanz zu reduzieren. So wird man zu der Vermutung gelangen, daß hier zwei einander fremde Vorgänge zusammengefaßt werden, wenn man ohne weiteres all die Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren unter den Begriff Tropismus subsummiert, die durch ihre Abhängigkeit von einem Energiezentrum charakterisiert sind, welches die Reaktion auslöst und ihr die Orientierung gibt.

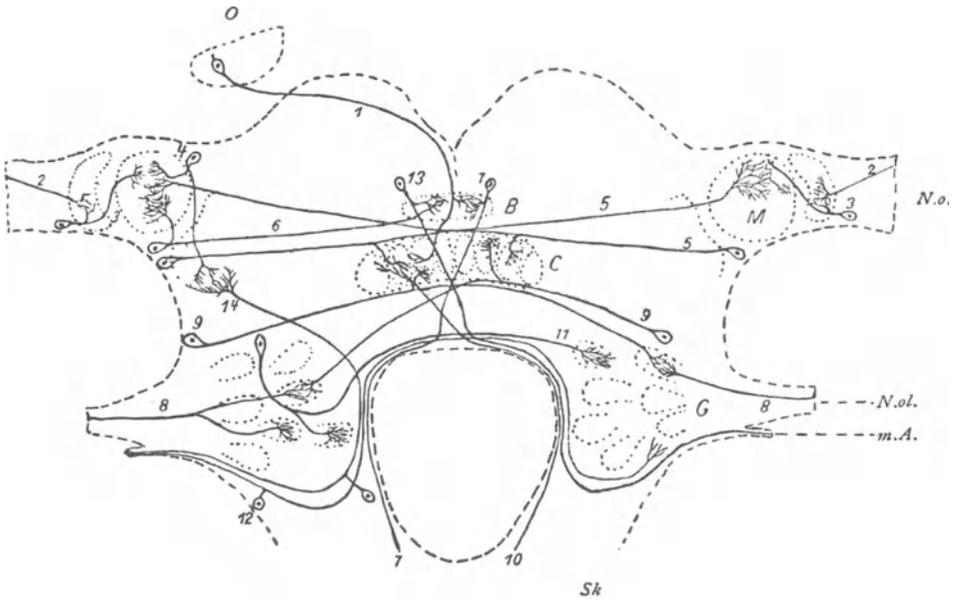


Fig. 117. Schema des Neuronenverlaufes des Zentralkörpers und der Sinneszentren im Oberschlundganglion von *Periplaneta*.

C Zentralkörper; *B* Brücke; *O* Ocellus; *N.o.* Nervus opticus; *M* Marklager des Ganglion opticum; *N.ol.* Nervus olfactorius; *m.A.* motorischer Nerv der Antenne; *G* Glomerulen des Olfactorius; *Sk* Schlundkommissur. Der Zentralkörper ist schematisch vergrößert. (Bretschneider, 1914.)

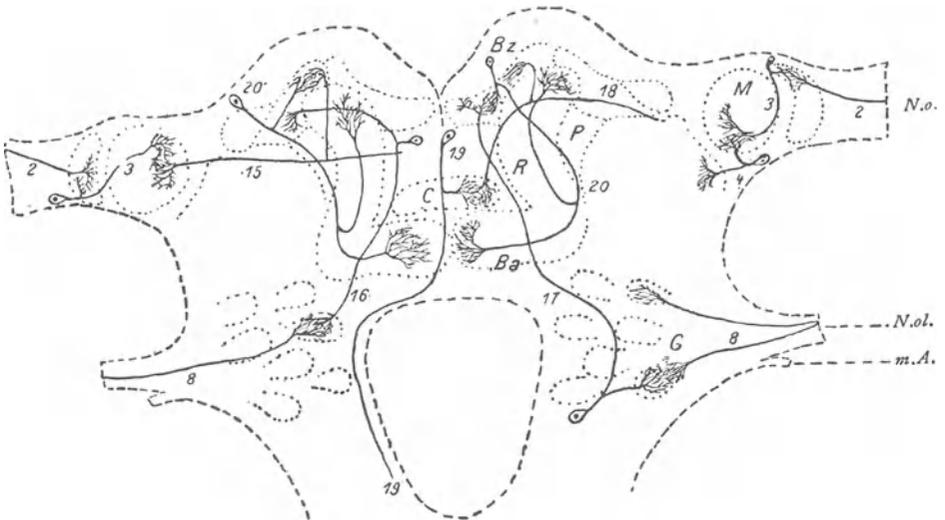


Fig. 118. Schema des Neuronenverlaufes der pilzförmigen Körper von *Periplaneta*.

Bz Becherzellen; *P* Pilzstiel; *R* rückläufiger Stiel; *Ba* Balken; im übrigen vergleiche die Fig. 117. (Bretschneider, 1914.)

Beziehung treten zu können. Der Zentralkörper ist unpaar. Die pilzhutförmigen Körper dagegen sind paarig. Auf was ich nun besonders hinweisen möchte, ist, daß von keinem der Autoren direkte Faser-Verbindung zwischen den beiderseitigen pilzhutförmigen Körpern angegeben werden. Es ist dies auf den ersten Blick um so befremdender, als wir Gründe haben, in den pilzhutförmigen Körpern die Träger der höheren Leistungen des Gehirns zu erblicken. Man hat sie in Parallele gesetzt mit der grauen Hirnrinde der Wirbeltiere. Wie dieser, so kommen auch den pilzhutförmigen Körpern Nervenzellen von typischem Bau zu, wie sie in anderen Partien des Gehirns nicht gefunden werden (Kenyon). Wie in der grauen Hirnrinde, so treten auch hier die Ganglienzellen gegenüber den Fasern in den Vordergrund. Freilich ist noch nie der Versuch gewagt worden, durch operative Entfernung dieser Gebilde allein und durch Beobachtung der Ausfallerscheinungen, die sich daran knüpfen, Greifbareres über ihre Funktion zu ermitteln. So sieht man sich genötigt, aus den anatomischen Daten allein seine Schlüsse zu ziehen. Recht bedeutungsvoll ist in dieser Richtung die Feststellung, daß die Zunahme und Ausbildung der pilzhutförmigen Körper bei den Insekten Hand in Hand geht mit der Dokumentierung größerer Intelligenz (Bretschneider und Arbeiten anderer Schüler von Ziegler). Im Verein hiermit lassen die Beziehungen, die sie mit den Einstrahlungszentren der Sinnesnerven und mit dem vielleicht als Reflexzentrum zu deutenden unpaaren Zentralkörper aufweisen, die Annahme als einigermaßen gerechtfertigt erscheinen, daß sich hier der Sitz der mnestischen, reproduktiven und assoziativen Fähigkeiten befindet (ob ausschließlich oder nicht, ist hier von untergeordneter Bedeutung).

Der Mangel einer direkten Faserverbindung zwischen dem linken und dem rechten Assoziationszentrum ist befremdend und läßt Folgerungen zu, die verschieden sind, je nach dem Leistungsvermögen, das man den Nervenfasern zuspricht.

Man könnte daran denken, daß die Fähigkeit, Erregungen weiter zu leiten, den Nervenfasern ausschließlich zukommt. In diesem Falle müßte man bei dem Mangel einer direkten Faserverbindung zwischen den beiderseitigen pilzhutförmigen Körpern zu der Vorstellung gelangen, daß hier funktionell zwei getrennte Zentren vorliegen. Auf die Verbindung, die durch die Sinneszentren der gleichen Seite (Fig. 117, Faser 6) und von dieser aus weiter durch die der anderen Seite (Faser 5) mit dem anderen pilzhutförmigen Körper geschaffen wird, wird man kaum zurückgreifen wollen, um auf dem Ablauf eines einheitlichen Prozesses in beiden Assoziationszentren bestehen zu können. Man könnte dies noch ins Feld führen, solange es sich um die Gehirnvorgänge handelt, die sich direkt an die Sinnesreize anschließen. Und hier ließen sich schon Bedenken geltend machen, die sich steigern, sobald wir die sich an die erste Erregung anschließenden Folgeprozesse ins Auge fassen. Denn es läßt sich kaum bezweifeln, daß von vornherein eine Differenz in den beiden Zentren hinsichtlich ihres Gedächtnisschatzes dadurch

entstehen muß, daß ihnen die gleichseitige Erregung direkt, die ungleichseitige durch Vermittelung des gleichseitigen Einstrahlungszentrums zugeführt wird. Wenn hieraus auch nur ein Unterschied der Intensität resultiert, so wird dieser Unterschied doch dazu führen müssen, daß ein späterer Reiz von bestimmter Stärke auf der einen Seite ein Gedächtnisresiduum noch zu beleben vermag, was ihm auf der anderen Seite nicht mehr gelingt. Auf diese Weise wird die Differenz des Residuenschatzes durch die Tätigkeit immer bedeutender werden.

Es muß also wohl unter der Voraussetzung, daß man den Nervenfasern das Monopol der Erregungsleitung zuerkennen will, mit einer doppelten, gegenseitig unabhängigen Funktionsweise der beiden pilzhutförmigen Körper gerechnet werden. Eine solche Annahme erweist sich bei näherer Betrachtung als nicht so absurd wie sie zunächst scheinen mag, und es würde sich immerhin verlohnen, Material zur Beurteilung dieser Frage dadurch herbeizuschaffen, daß man zu ermitteln versucht, ob die von einem Insekt oder Krebs vermittelt des rechten Auges aufgenommenen Gedächtnisbilder durch bestimmte Erregungen des linken Auges in gleichem Maße reproduziert werden können wie durch das rechte¹⁾. (Durch Dressurversuche bei Ausschalten des einen Auges durch eine Gummikappe ließe sich dies leicht in Erfahrung bringen. Ähnliche Versuche sind bisher nur von E. Becher am Menschen angestellt worden.)

Einen Widerstreit der beiden Zentren dürfte man in diesem Falle ebensowenig in den Erfolgsorganen erwarten wie bei den statischen Reflexen vom Flußkrebis. Was für diese anzunehmen ist, könnte man auch für die höheren psychischen Vorgänge gelten lassen. Auf jeder Seite würde sich selbständig der Ablauf, beginnend bei den Sinneserregungen und endend mit einem bestimmt gerichteten Willen vollziehen, und erst dieses Endprodukt würde mit dem der anderen Seite in Konkurrenz treten, um zu siegen oder vollständig unterdrückt zu werden, wie es für die statischen Reflexe gilt.

Wenn nun auch kein Material vorliegt, das bei der Beurteilung dieser Frage ausschlaggebend verwendet werden könnte, so läßt sich doch — unabhängig von der Kritik, der die Voraussetzungen auszusetzen sind — gegen die Annahme einer differenten Funktion beider Hirnhälften eine Einwendung machen, die sich aus der Beobachtung allgemeiner Grundzüge biologischer Geschehnisse ergibt, und zwar folgende: Die ontogenetischen Prozesse und insbesondere die regenerativen und regulatorischen, sowie ferner die von Noll als Morphästhesien bezeichneten Vorgänge bei Pflanzen verraten deutlich eine gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Teile oder der Teile durch das Ganze, wobei hier nicht an physikalische und chemische Einwirkung einfacher Art zu denken ist, sondern an komplexe formative Reize, die aus einer Anzahl Einzel-

¹⁾ Eine Entscheidung der Frage könnte allerdings auch hierdurch nicht herbeigeführt werden.

reize bestehen, dennoch aber nicht sich summierend eine Resultante ergeben. Derartige Erregungen müssen als Bedingungen einer normalen Entwicklung und einer erfolgreichen Regeneration und Regulation in verschiedenster Richtung die einzelnen Zellen durchlaufen, bald mit einer ähnlichen Erregung gemeinsam wirkend, bald sich mit ihr auseinandersetzend. Wenn nun in einem System, in welchem besondere Leitungsbahnen für Erregungen nicht vorliegen, dauernd Beziehungen komplizierter Natur die einzelnen Teile untereinander verbinden, so muß es zum mindesten befremdend erscheinen, wenn das Organ, das wir als Stätte der Verknüpfung verschiedener Erregungen vornehmlich kennen, nicht dasselbe leisten sollte. Dies aber müßte angenommen werden, wollte man aus dem Mangel von Verbindungsfasern den Schluß ziehen, daß die rechten und die linken pilzhutförmigen Körper funktionell unabhängig voneinander sind.

Wenn uns diese Überlegungen schon auf die Möglichkeit vorbereiten, daß den protoplasmatischen Zellenbrücken, die ein Organ mehr und mehr funktionell zu einem Zellensyncytium werden lassen, dieselben Fähigkeiten hinsichtlich der Leitfähigkeit zukommen wie den Nervenfasern, so führt uns die klare Kritik von v. Kries noch weiter, indem sie uns zwingt, die Leistungsfähigkeit der Nervenfasern als eine recht beschränkte aufzufassen. v. Kries stellt sich in seiner Betrachtung in erster Linie die Frage: Was darf man den Nervenfasern nicht zutrauen? Er wies darauf hin, daß an eine Weiterleitung der komplizierteren Gehirnvorgänge durch die Nervenfasern nicht gedacht werden kann. Es offenbart sich dies besonders bei den zusammengesetzten Prozessen, die sich nicht einfach als eine Summe von Einzelvorgängen repräsentieren, sondern in ihrer Zusammengehörigkeit etwas vollkommen Neues, den Einzelementen Fremdes einschließen. Es läßt sich wohl allgemein sagen: Je geringer die Aussicht, Prozesse auf chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, um so weniger kann man daran denken, ihren Ablauf an Vorgänge innerhalb der Nervenfasern binden zu wollen. Doch brauchte man diese Geschehnisse, wie das Entstehen von Abstraktionen und Urteilen usw., nicht unbedingt in die Fasern zu verlegen, und könnte dennoch den Fasern Qualitätseffekte bei diesen Prozessen zuschreiben. Wenn sich nun auch vorstellen läßt, daß den Abstraktionen vom Moment ihres Bestehens ab wieder physikalische Korrelate zukommen, so kann an eine Weiterleitung derselben doch nicht gedacht werden, und dies nicht allein wegen der unbegrenzten Mannigfaltigkeit der möglichen Abstraktionen, der eine, wenn auch noch so vielgestaltige, immerhin aber begrenzte Zahl von Leitungsmöglichkeiten gegenübersteht. Wichtiger ist noch der Umstand, daß dann eine ganz exakt bestimmte Lokalisation all dieser Phänomene zu fordern wäre, wie sie aus anderen Gründen unbedingt abgelehnt werden muß.

Man sieht sich nun der Frage gegenüber: Was ist es dann, das man den Fasern zutrauen darf, welche Funktion bleibt für sie im Gehirn übrig?

Man mag die Einschränkung, die die Lehre von den spezifischen Energien fordert, noch so sehr reduzieren und es vorstellbar finden, daß die Fasern reversibler Änderungen mannigfachster Art fähig sind, so daß von einer Spezifizierung der Energien einer Faser kaum mehr gesprochen werden kann, die eben berührten Bedenken würden dadurch doch keineswegs abgeschwächt werden. Wir müssen den intracerebralen Nervenfasern eine Qualitätswirkung bei Assoziationen, Begriffsbildung, Urteilsbildung usw. absprechen. Qualitätswirkungen, wie sie bei diesen Vorgängen sich äußern, müssen sich unabhängig von den Assoziationsfasern in dem syncytial-einheitlichen Gehirnsystem vollziehen. Es ist hier namentlich an die graue Hirnrinde zu denken, in der die einzelnen Elemente nicht die Isolation gegeneinander erfahren, wie es bei den Leitungsbahnen der Fall ist, und es ergibt sich hieraus die Erwartung, daß den Fasern nur die Aufgabe zufallen kann, von einem Bezirk ausgehend einen anderen Bezirk in einen erhöhten Erregungszustand zu versetzen.

Die Beachtung des Könnens embryonaler Systeme und ihrer einzelnen Elemente führt uns in demselben Sinne zu einer Revision unserer Vorstellungen über die Leistungen der Assoziationsfasern. Es kann hier auf einen speziellen Fall verwiesen werden, dem jedoch allgemeinste Bedeutung zukommt. Es ist neuerdings S. Becher in geradezu epochemachender Weise gelungen, die Analyse der formbildenden Reize so weit zu treiben, daß es ihm möglich war, sie an Verwandtes anzuschließen. Hierbei — es handelte sich um die Bildung der kleinen selbständigen Skelettelemente bei den Holothurien — hat sich ergeben, daß das Zellensyncytium, in welchem die Skeletteile entstehen, hinsichtlich seiner Fähigkeit komplexe Reize aufzunehmen und sie unter Wahrung ihrer individualisierenden Indizes weiter zu leiten, durchaus an das Gehirn erinnert. „Der Unterschied in Gehirn und Syncytium liegt nur darin, daß in dem Syncytium die Ausbreitung der Reizelemente gleichartig erfolgen wird, wogegen im Gehirn sozusagen ein Syncytium vorliegt, in dem bestimmte Ausbreitungslinien bevorzugt sind“ (1911, S. 165). Dieser Ausführung schließt sich unsere Vorstellung zwanglos an, daß nämlich die Fasern innerhalb des Gehirns keinen integrierenden Bestandteil darstellen und daß durch ihre Ausbildung nicht etwas funktionell Neues hinzutritt, sondern daß durch sie nur eine Inhomogenität hinsichtlich der Intensität der Ausbreitung entsteht.

Wir kommen auf diesem Wege wieder zu der oben ausgeführten Vorstellung, daß die graue Hirnrinde eine Ganzheit darstellt, die von jeder Erregung, die von den verschiedenen Eintrittspforten ausgeht, getroffen wird. Dabei darf jedoch angenommen werden, daß die Gehirnbewegungen an Intensität einbüßen, je weiter sie sich von dem Entstehungsherd entfernen. Diese Weiterleitung ist unabhängig von den Faserzügen, deren Bedeutung von uns lediglich darin gesehen wird, Nachbargebiete oder ferner liegende Zentren, die von den Erregungen eines bestimmten Herdes stets mit unverminderter Intensität getroffen werden sollen, in einen allgemeinen Erregungszustand zu versetzen, in

welchem diese auch für Reize von verminderter Lebhaftigkeit aufnahmefähig bleiben¹⁾²⁾).

Wir kehren hier wieder zu dem Ausgangspunkt dieser Erörterung, zu dem Insektengehirn zurück. Der Mangel an Verbindungsfasern zwischen dem rechten und linken pilzhutförmigen Körper führte uns zu prinzipiellen Fragen über die Leistungen der Nervenfasern. Ihre Beurteilung war weiterhin vollständig unabhängig von den im Insektengehirn vorliegenden Verhältnissen. So wird man auch nicht erwarten dürfen, daß das Schlußergebnis unserer Betrachtung besonders dazu geschaffen wäre, uns die Eigenart dieses speziellen Falles vollkommen verständlich zu machen. Wenn auch bei einer Unabhängigkeit der Erregungsmittel von den Fasern die Annahme einer Verschiedenheit der Leistungen der rechten und linken Hirnhälfte weniger dringlich gefordert wird, so muß eine solche doch auch auf dieser Basis in den Bereich der Möglichkeit gezogen werden. Für einen Reiz, der sich von seiner Eingangspforte aus auf beide Hirnhälften ausbreitet, mag die Erregungssteigerung, die der anderseitige pilzhutförmige Körper durch indirekte Bahnen erfährt, dasselbe Maß erreichen wie die Steigerung, die dem gleichseitigen pilzhutförmigen Körper auf direkter Bahn erteilt wird. Aber dies ist schon sehr fraglich. Auf jeden Fall aber kann für freie

1) Man fühlt sich hier versucht, eine Parallele zu ziehen mit gewissen Erscheinungen der Hypnose. Der zu Hypnotisierende wird zunächst der Beeinflussung zugänglich gemacht dadurch, daß alle zerstreute Einwirkungen nach Möglichkeit beseitigt werden. Dieses „Eingestelltwerden“ auf die zu erwartenden Vorgänge kann mit dem Zustand verglichen werden, in den Gehirnpartien durch andere Bezirke vermittelt der Fasererregung versetzt werden.

2) Es bestehen genügend Gründe, die uns annehmen lassen, daß die Erbmasse der Keimzellen vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, im Kern lokalisiert ist. Für denjenigen, der in dem Ererbten Entwicklungsbestimmer mnemischer Natur sieht, ergibt sich demnach die Notwendigkeit, die ontogenetischen Gedächtnisresiduen in erster Linie oder ganz in den Kern zu verlegen. Die Ähnlichkeit der mnemischen Prozesse mit den Gedächtnisvorgängen des Gehirns, eine Ähnlichkeit, die wohl durch Wesensverwandtschaft bedingt ist, gibt uns das Recht zu fragen: Lassen sich die speziellen Vorstellungen über den Sitz der Mneme auf die Funktionen des Gehirns übertragen? d. h., kann daran gedacht werden, daß in der grauen Hirnrinde den Kernen die Speicherung der Residuen zufällt, während das Plasma sich hierfür weniger eignet, da sich in ihm die assoziativen Vorgänge abwickeln? Näheres darüber zu sagen, ist hier nicht der Ort. Doch mag soviel angedeutet werden: Unter Zugrundelegung dieser Vorstellungen kann vielleicht verständlicher werden, warum sich Reproduktionen des Gehirns stets in charakteristischer, aber kaum näher zu bezeichnender Weise von den Effekten unterscheiden, die durch Originalreize hervorgerufen werden; eine Unterscheidung, die uns stets gelingt, ohne daß sich ein uns hierbei orientierender Faktor bisher hätte auffinden lassen. Die innigere Beziehung der einen Gruppe zu den Kernen ließe uns natürlich auch noch keine konkrete Vorstellung über das wirklich Unterscheidende gewinnen. Doch vermögen wir so für die zwei verschiedenen Färbungen derartiger Erlebnisse wenigstens in einem Punkt zwei verschiedene Vorbedingungen aufzuweisen.

Handlungen in dem Mangel an Kommissurenfasern, die die pilzhutförmigen Körper direkt verbinden, ein Nachteil erblickt werden, solange man nicht annehmen darf, daß der Gedächtnisschatz beider Teile identisch ist. Hierüber aber kann durch das Experiment entschieden werden. Ergeben sich hierbei keine Differenzen, so ist die Bedeutungslosigkeit der Leitungsbahnen für die Ausbreitung der bei Reproduktionen und Assoziationen wesentlichen Erregungsqualitäten aufgedeckt. Liegen jedoch Unterschiede vor, so würde dies nach dieser Richtung hin nichts aussagen, wohl aber würde dann im Hinblick auf die reproduktive und assoziative Fähigkeit das Insektengehirn als mangelhaft organisiert erscheinen müssen.

Literatur.

Das Literaturverzeichnis ist keineswegs vollständig. Aus älterer Zeit sind nur die wichtigeren Arbeiten aufgenommen. Umfassende und zusammenfassende Werke, sowie diejenigen neueren Schriften, aus denen die Gesamtliteratur eines Teilgebietes ersehen werden kann, sind mit einem Sternchen versehen.

Niedere Sinnesorgane und Chordotonalorgane.

- Adelung, N. v., Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Lokustiden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
- *Baglioni, S., Die niederen Sinne, in: Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie, Vol. 4, 1913.
- *Berlese, A., Gli insetti, Vol. primo. Mailand 1909.
- Bethe, A., Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von *Astacus fluviatilis*, in: Anat. Anz., Vol. 12, 1896.
- Bolles Lee, A., Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 23.
- Börner, Über das Antennalorgan III der Collembolen usw., in: Zool. Anz., Vol. 25, 1902.
- Bugnion, E., La structure anatomique du Trigonals Hahni Spin, in: Mitteil. Schweiz. Entom. Gesellsch. 1910. (Bull. Soc. Entom. suisse, Vol. 12, 1910.)
- Buttel-Reepen, v., Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915.
- Child, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten, in: Zool. Anz., 17. Jahrg., 1894.
- Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, in: Wiss. Zool., Vol. 58, 1894.
- Claus, Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Krustazeen, in: Zool. Anz., Vol. 14, 1891.
- , C., Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere Krustazeen, in: Zool. Anz., 17. Jahrg., 1894.
- Cornetz, V., Divergences d'interprétation à propos de l'orientation chez la Fourmi, in: Rev. Suisse de Zool., Vol. 21, 1913.
- Dahl, F., Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 24, 1885.
- Deegener, Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden, in: Zool. Jahrb., Abt. Morph., Vol. 27, 1909.
- , Sinnesorgane, in: Handb. d. Entom., Vol. 1. Jena 1913.
- Demoll, R., Gelegentliche Beobachtungen an Libellen, in: Biol. Zentralblatt, Vol. 33, 1913.
- Doflein F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen, in: Festschr. R. Hertwig, Vol. 3. Jena 1910.
- , Der Ameisenlöwe. Jena 1916.
- Ernst, Ch., Kritische Untersuchungen über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 31, 1914.
- *Forel, A., Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.

- Freiling, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane' auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinzel der männlichen, in: *Wiss. Zool.*, Vol. 92, 1909.
- Graber, V., Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: *Denkschriften der Kgl. Akademie der Wissenschaften*. Wien 1875.
- , Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten, in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Vol. 20 u. 21.
- Gross, I., Über das Palménsche Organ der Ephemeren, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 19, *Anat.*, 1904.
- Günther, K., Über Nervenendigungen auf Schmetterlingsflügeln, in: *Zool. Jahrb.*, Abt. *Morph. u. Ont.*, Vol. 14, 1901.
- Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten, in: *Wiss. Zool.*, Vol. 34, 1880.
- Hennings, C., Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 76, 1904 und Vol. 80, 1906.
- Hensen, V., Über das Gehörorgan von *Locusta*, in: *Wiss. Zool.*, Vol. 16, 1866.
- Herbig, C., Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von *Gryllus domesticus*, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 61.
- *Hesse, R., Sinnesorgane, in: *Handwörterb. Naturwiss.* Jena 1913.
- *Hochreuther, R., Die Hautsinnesorgane von *Dytiscus marginalis* L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper, in: *Wiss. Zool.*, Vol. 103, 1912.
- Holmgreen, Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden, in: *Anatom. Anz.*, Vol. 12, 1896.
- Janet, C., Sur l'existence d'un organe chordotonal etc., in: *Comptes r. h. d. Séances de l'Acad. d. Sc.*, T. 152, 1911.
- *Jourdan, E., Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere (übersetzt von W. Marshall). Leipzig 1891.
- Kennel, J. v., Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, in: *Zool. Anz.*, Vol. 39, 1912.
- *Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- Kotte, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefseedekapoden, in: *Zool. Jahrb.*, Abt. *Morph.*, Vol. 17, 1903.
- Kraepelin, Die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883. Osterprogramm des Johanneums.
- Lehr, R., Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von *Dytiscus marginalis*, in: *Zeit. wiss. Zool.*, Vol. 110, 1914.
- , Die Sinnesorgane im Inneren des Pedicellus von *Dytiscus marginalis* mit besonderer Berücksichtigung des Johnston'schen Organes. *Ibid.*, Vol. 111, 1914.
- Leydig, Fr., Zum feineren Bau der Arthropoden, in: *Müllers Arch. f. Anat.*, *Physiol.* usw. 1855.
- , Über Geruchs- und Hörorgane der Krebse und Insekten. Reichert und Dubois. *Arch. f. Anat. u. Phys.* 1860.
- List, Th., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden, in: *Morph. Jahrb.*, Vol. 22.
- , Dasselbe, 2. Teil, in: *Mitteil. zool. Stat. Neapel*, Vol. 12.
- Nagel, A., Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.
- , Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Bemerkungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie, in: *Bibliotheca Zool.*, Heft 18, 1894.
- , Über das Geschmacksorgan der Schmetterlinge, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20.
- Oyen, L., Der chordotonale Sinnesapparat des *Bazillus Rossi*. Dissertation, Leipzig 1901,

- Peter, K., Über einen Schmetterling mit Schallapparat, *Endrosa (Setina) aurita* var. *ramosa*, in: *Mitteil. Greifswalder Nat. Ver. f. Neuorp. u. Rügen* 1910.
- Pflugstaedt, H., Die Halteren der Dipteren, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 100, 1912.
- Radl, E., Über das Gehör der Insekten, in: *Biol. Zentralbl.*, Vol. 25, 1905.
- Rath, O. vom, Über die Hautsinnesorgane der Insekten, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 46, 1888.
- , Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Krustazeen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 14, 1891.
- , Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode, in: *Ber. naturf. Ges. Freiburg*, Vol. 9 u. 10, 1894.
- , Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 61, 1896.
- Regen, J., Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ als Gehörorgan experimentell nachgewiesen, in: *Sitzber. Akad. Wien, Math.-nat. Kl.*, 3. Abt., Vol. 117, 1909.
- , Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von *Liogryllus campestris*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 40, 1912.
- Reinecke, G., Beiträge zur Kenntnis von *Polyxenus*, in: *Jenaische Z. Nat.*, Vol. 46, 1910.
- Röhler, Die antennalen Sinnesorgane von *Tryxalis*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 28, 1905.
- , Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten, in: *Zool. Jahrb.*, Abt. Morph., Vol. 22, 1905.
- , Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren, in: *Zool. Anz.*, Vol. 30, 1906.
- Rühlemann, H., Über die Fächerorgane sog. Malleoli oder Raquettes coxales des vierten Beinpaars der Solpugiden, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 91, 1908.
- Ruland, F., Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 46, 1888.
- Santschi, F., Remarques nouvelles sur l'orientation des Fourmis, in: *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord* 1914.
- Schenk, O., Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 17, Anat., 1903.
- Scheuring, L., Über ein neues Sinnesorgan bei *Heterometrus longimanus* Hbst., in: *Zool. Anz.*, Vol. 40, 1912.
- Schön, A., Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 31, Anat., 1911.
- Schröder, O., Die Sinnesorgane der Skorpionkämme, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 90, 1908.
- *Schwabe, J., Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: *Zoologica* 1906.
- Siebold, Th. v., Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren, in: *Arch. Naturgesch.*, 1844.
- Stobbe, R., Über das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörsinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden, in: *Berl. Sitzber. Naturforsch.* 1911. 8.
- Vogel, R., Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 98, 1911.
- , Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 100, 1912.
- Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. Stuttgart 1909.

- Weinland, A., Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 51, 1891.
 Zawarzin, A., Histologische Studien über Insekten, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 100, 1912.

Statisch-dynamische Organe.

- Bauer, V., Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysideen usw., in: Zeitschr. allg. Physiol., Vol. 8, 1908.
 *Baunacke, W., Statische Sinnesorgane bei den Nepiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 34., Anat., 1912.
 Beer, Th., Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. II. Versuche an Krustazeen (*Penaeus membranaceus*), in: Arch. ges. Physiol., Vol. 74, 1899.
 Bethe, A., Über die Erhaltung des Gleichgewichts, in: Biol. Zentralbl., Vol. 14, 1894.
 —, Die Otocyste von *Mysis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 8., Anat., 1895.
 *—, Das Nervensystem von *Carcinus maenas*, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 50, 1897.
 —, Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere, in: Festschrift R. Hertwig, Vol. 3, 1910.
 Buddenbrock, W. v., Über die Orientierung der Krebse im Raum, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Physiol., 1914.
 Clark, G., Über Gleichgewichtsphänomene in gewissen Krustazeen, in: Zentralbl. Physiol., Vol. 8, 1894.
 —, On the relation of the otocysts to equilibrium phenomena in *Gelasimus pugilator* and *Platyonychus ocellatus*, in: Journ. of Physiol., Vol. 19, 1896.
 *Delage, Y., Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5, 1887.
 Demoll, R., Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über einen Stiborezeptor der Uroceriden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 92, 1909.
 —, Über die Augen und die Augenstielreflexe von *Squilla mantis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., 1909.
 Engelmann, W., Über die Funktion der Otolithen, in: Zool. Anz., Jahrgang 10, 1887.
 Ewald, W. F., Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen, in: Biol. Zentralbl., Vol. 30, 1910.
 Fröhlich, A., Studien über Statocysten. II. Versuche an Krebsen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 103, 1904.
 Hensen, W., Wie steht es mit der Statocystenhypothese?, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 74, 1899.
 Huxley, The crayfish. London 1880.
 Kreidl, A., Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Versuche an Krebsen, in: Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Vol. 102, 1892.
 Kühn, A., Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges., 24. Jahrg., 1914.
 *Mangold, E., Gehörsinn und statischer Sinn, in: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Vol. 4, 1913.
 McGinnis, M. O., Reactions of *Branchipus serratus* to light, heat and gravity, in: Journ. exper. Zool., Vol. 20, 1911.
 Prentiss, C. W., The otocyst of Decapod Crustacea: its structure development and functions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 36, 1901.
 Radl, E., Über den Phototropismus einiger Arthropoden, in: Biol. Zentralblatt, Vol. 21, 1901.

- Stauffacher, H., Über ein neues Organ bei *Phylloxera vastatrix*, in: *Allg. Zeit. Entomol.*, Vol. 8, 1903.
 —, Das statische Organ bei *Chermes coccineus*, Rtz., *ibid.*, Vol. 9, 1904.
 —, Zur Kenntnis des statischen Organs bei *Phylloxera vastatrix*. Pl., in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 82, 1905.
 —, Zur Kenntnis der *Phylloxera vastatrix*, Pl., *ibid.*, Vol. 88, 1907.
 Verworn, M., Gleichgewicht und Otolithenorgan, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 73, 1891.

Augen.

- Allen, Grant, *Der Farbensinn.* (Deutsch von E. Krause.) Leipzig 1887.
 Alten, H. v., Zur Physiologie des Hymenopterengehirns, in: *Jenaische Zeit. Naturw.*, Vol. 46, 1910.
 Andrae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? *Diss. Jena*, in: *Beih. bot. Zentralbl.*, Vol. 15, 1903.
 Bauer, V., Über einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren, in: *Zentralbl. Physiol.*, Vol. 19, 1905.
 —, Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen, in: *Zeitschr. allg. Physiol.*, Vol. 8, 1908.
 —, Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis, in: *Biol. Zentralbl.*, Vol. 29, 1909.
 Bedau, K., Das Facettenauge der Wasserwanzen, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 97, 1911.
 Beer, Th., Über primitive Sehorgane, in: *Wien. klin. Wochenschr.* 1901, Nr. 11—13, 1901.
 —, A. Bethe und J. v. Uexküll, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems, in: *Zool. Anz.*, Vol. 22, 1899.
 Bernstein, J., *Elektrobiologie*, in: *Die Wissenschaft* (Braunschweig), Heft 44, 1912.
 Bert, P., Sur la question de savoir, si tous les animaux voient les mêmes rayons que nous, in: *Arch. Physiol.*, Vol. 2, 1869.
 Bertkau, Ph., Über den Bau der Augen bei Spinnen, in: *Verh. naturhist. Ver. Rheinland-Westfalen*, Jahrg. 42, Sitzber., S. 218—225 und 282—284, 1885.
 —, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I Augen der Spinnen, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 27, S. 589—631, Tab. 31 und 32, 1886.
 *Bethe, A., *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.* Leipzig 1903.
 *Blanchard, De l'organisation du règne animal, in: *Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée.* Vol. 12, p. 239.
 Brants, A., Bijdragen tot de Kennis van de eenvoudige oogen der gelede dieren, *Articulata*, Cuv. in: *Tijdschr. nat. Geschied.*, Vol. 4, p. 135—153, und 1 Taf., 1837 und 1838.
 Brauer, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II., in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 59, S. 351—435, Tab. 21—25, 1895.
 *Bretschneider, F., Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers, in: *Jenaische Zeit. Naturw.*, Vol. 52, N. F. 45, 1914.
 Brücke, E. Th. v. und S. Garten, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 120, 1907.
 Buddenbrock, W. v., Über die Orientierung der Krebse im Raum, in: *Zool. Jahrb. Physiol.*, Vol. 34, 1914.
 —, Über das Vorhandensein des Lichtrückenreflexes bei Insekten, sowie bei dem Krebs *Branchipus grubei*, in: *Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., Abt. B.*, Jahrg. 1915.

- Buttel-Reepen, H. v., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900. Auch in: Biol. Zentralbl., Vol. 20, 1900.
- , Über die Bedeutung der Stirn- und der Seitenaugen bei der Honigbiene, in: Bienenwirtsch. Zentralbl., Nr. 21, 1903.
- Buxton, B. H., The origin of the Vertebrate eye, in: Arch. vergleich. Ophthalmol. Vol. 2, p. 405—423, tab. 14—25 und 12 Textfig., 1912.
- Caesar, C. J., Die Stirn- und Seitenaugen der Ameisen, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 35, 1912.
- *Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere. München, Leipzig 1885.
- *Chatin, J., Les organes des sens dans la série animale. Paris 1880.
- , Contributions expérimentales à l'étude de la chromatropie chez les Batraciens, les Crustacés et les Insectes. Paris 1881.
- Chun, C., Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, in: Biblioth. zool., Heft 1, 1887.
- , Leuchtorgan und Facettenauge, in: Biol. Zentralbl., Vol. 13, 1893.
- *—, Atlantis, in: Biblioth. zool., Heft 19, 1896.
- Demoll, R., Über die Augen und die Augenstielreflexe von *Squilla mantis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909.
- , Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 129, 1909.
- , Über die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst., 1909.
- *—, Die Physiologie des Facettenauges, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 2, 1910.
- , Über die Wanderung des Irispigments im Facettenauge, in: Zool. Jahrb. Physiol., Vol. 30, 1911.
- , Gelegentliche Beobachtungen an Libellen, in: Biol. Zentralbl., Vol. 33, 1913.
- , Die Augen von *Limulus*, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 38, 1914.
- *— und I. Scheuring, Die Bedeutung der Ocellen der Insekten, in: Zool. Jahrb. Physiol., Vol. 31, 1912.
- Detto, C., Blütenbiologische Untersuchungen, II, in: Flora, Vol. 94, 1905.
- Dewar, J., The physiological action of light, in: Proc. Roy. Inst. Gr. Britain, Vol. 7 u. 8 (war mir nicht zugänglich).
- Dietrich, W., Die Facettenaugen der Dipteren, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 92, 1909.
- Doflein, F., Die Augen der Tiefseekrabben, in: Biol. Zentralbl., Vol. 23, 1903.
- Dohrn, R., Über die Augen einiger Tiefseemakruren. Diss., Marburg 1908.
- Dugès, A., Observations sur les Aranéides, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 6, p. 159—218, 1836.
- Ewald, R., Versuche zur Analyse der Licht- und Farbenreaktionen eines Wirbellosen (*Daphnia pulex*), in: Zeit. Sinnesphysiol., Vol. 48, 1914.
- Exner, S., Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges, in: Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. 3, Vol. 72, 1875.
- , Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigments im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung, *ibid.*, Abt. 3., Vol. 48, 1889.
- *—, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.
- Frisch, K. v., Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge, in: Biol. Zentralbl., Vol. 28, 1908.
- , Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben, in: Münchener med. Wochenschr., Nr. 1, 1913.
- , Versuche zum Nachweise des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges., 24. Jahrg., 1914.

- Frisch, K. v. und H. Kupelwieser, Über den Einfluß der Lichtfarben, in: *Biol. Zentralbl.*, Vol. 33, 1913.
- Forel, A., La vision de l'ultra-violet par les fourmis, in: *Rev. sc. (Paris)*, Vol. 38, 1886.
- , Les Fourmis perçoivent-elles l'ultra-violet avec leurs yeux ou avec leur peau? in: *Arch. Sc. phys. nat. Genève* (3). Vol. 16, 1886.
- , Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.
- *—, Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.
- Franz, V., Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere, in: *Zool. Jahrb. Physiol.*, Vol. 33, 1913.
- Garten, S., Die Veränderung der Netzhaut durch Licht (Schluß), in: *Graefe-Saemisch, Handb. ges. Augenheilk.*, Teil 1, Vol. 3, Kap. 12, Anhang, 1908.
- Gottsche, C. M., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen, in: *Arch. Ana. Physiol.*, Jahrg. 1852.
- Graber, V., Über das unikorneale Tracheatenaug, in: *Arch. mikr. Anat.*, Vol. 17, S. 58—93, Tab. 5—7, 1880.
- , Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere, in: *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.*, Vol. 87, 1883.
- , Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag-Leipzig 1884.
- Grenacher, H., Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Arthropodenauges, in: *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen* 1875.
- , Untersuchungen über das Arthropodenaug, in: *Beil. klin. Monatsbl. Augenheilk.* Jahrg. 15, 1877.
- *—, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, 188 S. und 11 Taf. Göttingen 1879.
- , Über die Augen einiger Myriapoden, zugleich eine Entgegnung an Herrn Prof. Dr. V. Graber in Czernowitz, in: *Arch. mikr. Anat.* Vol. 18, S. 415—467, Tab. 20—21, 1880.
- Günther, K., Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 100, 1912.
- Hentschel, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: *Zool. Jahrb. Anat.*, Vol. 12, 1899.
- Hertel, E., Experimentelles über ultraviolettes Licht, in: *Ber. ophth. Ges. Heidelberg* 1903.
- , Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen, in: *Zeit. allg. Physiol.*, Vol. 4, 1904.
- , Einiges über die Bedeutung des Pigments für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen, *ibid.*, Vol. 6, 1906.
- Herwerden, M. A. van, Über die Perzeptionsfähigkeit des Daphneenauges für ultraviolette Strahlen, in: *Biol. Zentralbl.* 1914.
- *Hess, C., Gesichtssinn, in: *Wintersteins Handb. vergl. Physiol.*, Vol. 4, 1913.
- , Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen, in: *Zool. Jahrb. Physiol.*, Vol. 34, 1913.
- , Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, *ibid.*, Vol. 33, 1913.
- , Untersuchungen über den Lichtsinn mariner Würmer und Krebse, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 155, 1914.
- , Die Entwicklung von Lichtsinn und Farbensinn in der Tierreihe, Wiesbaden 1914.
- , Messende Untersuchungen des Lichtsinnes der Biene, in: *Arch. Physiol.*, Vol. 16?, 1916.
- *Hesse, R., Desgl. VII. Von den Arthropodenaugen, in: *Zeitschr. wiss. Zool.*, Vol. 70, 1901.
- , Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1909.

- *Hesse, Weitere Tatsachen, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 97, 1909.
- *—, Sinnesorgane, in: Handwörterb. d. Naturw. (Jena), Vol. 9, 1913.
- *— und F. Doflein, Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig-Berlin 1910.
- Hornell, J., Note on the protective devices of the genus Hippolyte, in: Journ. marine Zool., Vol. 2, Nr. 6, 1897.
- Jennings, H. S., Behavior of the lower organisms. New York 1906.
- Jesionek, A., Lichtbiologie, in: Die Wissenschaft (Braunschweig), Heft 32, 1910.
- Johansen, H., Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L., in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 6, 1893.
- Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene, in: Jenaische Zeitschr. Naturw., N. F., Vol. 38, 1909.
- Keeble, F. and F. W. Gamble, The colour-physiology of higher Crustacea, Part II, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, B., Vol. 196, 1904 und Vol. 198, 1905.
- Keillogg, V. L., The divided eyes of Arthropoda, in: Zool. Anz., Vol. 21, 1898.
- Kiesel, A., Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges, in: Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. 3, Vol. 53, 1894.
- *Korschelt, E. und K. Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893.
- Lang, P., Über den Bau der Hydrachnidenaugen, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 21, 1905.
- Lankester, E. Ray and A. J. Bourne, The minute structure of the lateral and central eyes of *Limulus* and *Scorpio*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 23, 1883.
- Leydig, F., Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.
- *Link, E., Die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 27, 1909.
- *—, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren, *ibid.*, Vol. 27, 1909.
- *Loeb, J., Die Tropismen in: Wintersteins Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, 1913.
- Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883.
- , Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Leipzig 1889.
- Mark, E. L., Simple eyes in Arthropods, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 13, 1887.
- *Mast, S. O., Light and the behavior of organisms. New York 1911.
- Matthiesen, L., Die physiologische Optik der Facettenaugen unseres einheimischen Leuchtkäfers, in: Zeitschr. vergl. Augenheilkde., Vol. 7, 1892.
- Miltz, O., Das Auge der Polyphemiden, in: Biblioth. Zool., Heft 28, 1899.
- Minkiewicz, R., Étude expérimentale du synchronisme de Hippolyte varians Leach. Note préliminaire, in: Anz. Akad. Wiss. Krakau, No. 9, 1908.
- , Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver vergleichender und experimenteller Methode, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst., 1909.
- Moroff, Th., Über die Entwicklung des Facettenauges bei Krustaceen, in: Biol. Zentralbl., Vol. 31, 1911.
- Müller, Herm., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. Leipzig 1873.
- , Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene, in: Kosmos, Vol. 6, Heft 10, 1882.
- , Joh., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere, nebst einem Versuch über die Bewegungen der Augen und über den menschlichen Blick. Leipzig 1826.

- Müller, Joh., Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und den Krustaceen, in: Arch. Anat. Physiol., Jahrgang 1829.
- , Sur les yeux et la vision des Insects, des Arachnides et des Crustacés, in: Ann. Sc. nat., Vol. 17 u. 18, 1829.
- Nagel, W., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena 1896.
- , Der Farbensinn der Tiere. Wiesbaden 1901.
- *Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen, Vol. 3. Braunschweig 1905.
- Notthaft, J., Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelt des Facettenauges, in: Abh. Senckenberg naturf. Ges. Frankfurt. Vol. 12, 1881.
- Nowikoff, M., Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 97, 1905.
- , Über den Bau des Medianauges der Ostracoden, *ibid.*, Vol. 91, 1908.
- Nuel, J. P., La vision, in: Bibl. intern. Psychol. exp. Paris 1904.
- Pankrath, Otto, Das Auge der Raupen und Phryganeidenlarven, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 49, 1890.
- Parker, G. H., Pigment migration in the eyes of Palaemonetes. A preliminary notice, in: Zool. Anz. Vol. 19, 1896.
- , The retina and optic ganglia in Decapods, especially in *Astacus*, in: Mitteil. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, 1897.
- , Photomechanical changes in the retinal pigment cells of *Palaemonetes*, and their relation to the central nervous system, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 30, No. 6, 1897.
- , The photomechanical changes in the retinal pigment of *Gammarus*, *ibid.*, Vol. 35, 1899.
- , The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 21, 1901.
- , J. H., The eyes in Scorpions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 15, p. 173—208, 4 Taf., 1887.
- , The compound eyes in Crustaceans, *ibid.*, Vol. 21, p. 45—140, 10 Taf., 1891.
- Parson, G., An account of the discoveries of Müller and others in the organs of vision of Insects and the Crustacea, in: Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 4, 1831 (Edinburgh).
- Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitteil. zool. Stat. Neapel, Vol. 6, 1886.
- , A basis for a theory of colour vision, in: Amer. Naturalist, Vol. 32, 1898.
- Peckham, G. W. and E. G., Some observations on the mental powers of Spiders, in: Journ. Morphol., Vol. 1, p. 383—419, 1887.
- , Sense of sight in Spiders with some observations on the color senses, in: Trans. Wisconsin Acad. Sc., Vol. 10, p. 231—262, 1894.
- Petrunkevitch, Al., Studies in adaption. I. The sense of sight in Spiders, in: Journ. exper. Zool., Vol. 5, S. 275—309, und 6 Taf., 1907.
- Plateau, F., Recherches expérimentales sur la vision chez les insectes, in: Bull. Acad. Sc. Belg., Vol. 10, 1885.
- , Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes, in: Mém. couronn. Mém. publ. Acad. Sc. Belg., Vol. 43, 1889.
- , Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes. II part, Vision chez les Arachnides, in: Bull. Acad. Sc. Belg., Ann. 57 (3), Vol. 14, p. 545—596, und 1 Taf., 1897.
- , Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs, in: Mém. Soc. zool. France 1899.
- Police, G., Ricerche sul sistema nervoso dell' *Euscorpium italicum*, in: Atti Accad. Sc. Napoli (2), Vol. 10, 12 p., 1 Taf., 1900.
- , Sugli occhi dello Scorpione, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., p. 1—70, tab. 1—2 und 3 Textfig., 1908.
- Purcell, F., Über den Bau der Phalangidenaugen, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 58, S. 1—53, Tab. 1—2, 1894.

- *Pütter, A., Organologie des Auges, in: Saemisch, Handb. ges. Augenheilkde., 2. Aufl., Teil I, Vol. 2, 10. Kap., 395 S., 212 Textfig., 10 Taf. Leipzig 1908.
- Radl, E., Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Arthropoden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 67, 1900.
- , Über spezifische Strukturen der nervösen Zentralorgane, *ibid.*, Vol. 72, 1902
- , Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.
- Rainbow, W. J., Notes and observations on the range of vision in some Araneidea, in: Rep. 7. Meet. Australasian Assoc. Advanc. Sc., p. 655—661, 1900.
- Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 68, S. 581—625, Tab. 39 u. 40 und 7 Textfig., 1900. Auch Diss., Heidelberg 1900.
- *Saint-Remy, G., Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5 bis, Suppl. 1887—1890, 274 S., 14 Taf. und 10 Textfig., 1890.
- *Scheuring, L., Die Augen der Arachnoideen, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 33, 1913 und Vol. 37, 1914.
- Schimkewitsch, W., Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus L., verglichen mit derjenigen anderer Arachnoiden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 81, S. 1—95, Tab. 1—8 und 11 Textfig., 1906.
- Schultze, M., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
- Seiler, W., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 22, 1905.
- Serres, M. de, Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes, Montpellier. (Deutsch von R. F. Diefenbach.) Berlin 1826.
- Smith, G., The effect of pigment-migration in the phototropism of Gammarus annulatus, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905.
- Sokolow, J., Über den Bau der Pantopodenaugen, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 98, S. 339—380, Tab. 17 u. 18 und 1 Textfig., 1911.
- Steuer, A., Zur Anatomie und Physiologie des Corycaeidenauges, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 11, 1897.
- Strauss, E., Das Gammaridenaug, in: Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., Vol. 29.
- Szczawinska, W., Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches sur le mouvement du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides, in: Arch. Biol., Vol. 10, p. 523—566, tab. 16 u. 17, 1890.
- Versluys, J. und R. Demoll, Das Limulusproblem, in: Ergebn. Fortschr. Zool., im Druck.
- Viallanes, H., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes, in: Ann. Sc. nat. (7), Vol. 13, 1892.
- , Contributions à l'histologie du système nerveux des Invertébrés, *ibid.*, 1892.
- Weismann, A., Wie sehen die Insekten? in: Deutsche Rundschau, Vol. 83, 1895.
- Wenke, W., Die Augen von Apus productus, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 91, 1908
- Widmann, E., Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen, in: Zool. Anz., Vol. 31, S. 155—762, und 7 Textfig., 1907.
- , Über den Bau der Augen einiger Spinnen, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 90, S. 258—312, Tab. 15—17 und 4 Textfig., 1908.

- Zimmer, C., Die Facettenaugen der Ephemeriden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 63, 1898.
 Zimmermann, K., Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 37, 1913.

Schlußkapitel.

- *Becher, E., Gehirn und Seele, in: Die Psychologie, Heidelberg 1911.
 *Becher, S., Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skelettelemente, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Physiol., 1911.
 —, Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Vol. 3 (Festschr. Spengel), 1912.
 Bohn, G., Die Entstehung des Denkvermögens. (Deutsch von R. Thesing.) Leipzig 1910.
 *Bretschneider, Fr., Über die Gehirne der Kücnenschabe und des Mehlkäfers, in: Jenaische Zeitschr. Nat., Vol. 52 (N. F., Vol. 45), 1914.
 Buttler-Reepen, H. v., Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915.
 Dahl, F., Noch einmal über den Instinkt, in: Zool. Anz., Vol. 33, 1908.
 Driesch, H., The science and philosophy of the organism. London 1908.
 —, Die „Seele“ als elementarer Naturfaktor. Leipzig 1903.
 Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen usw. München 1902.
 —, Das Sinnesleben der Insekten. (Deutsch von M. Semon.) München 1910.
 Jennings, H. S., Contributions to the study of the behavior of lower Organism. Carnegie Inst., Washington 1904. (Deutsch von E. Mangold.) Leipzig 1910.
 *Kenyon, F. C. The brain of the bee, in: Journ. comp. Neurol., Vol. 6, 1896.
 —, The meaning and structure of the so-called „mush room bodies“ of the hexapod brain, in: Amer. Nat., Vol. 30, 1896.
 *Kries, H. v., Über die materiellen Grundlagen der Bewußtseinserscheinungen. Tübingen und Leipzig 1901.
 *Lloyd Morgan, C., Instinkt und Gewohnheit. (Deutsch von M. Semon.) Leipzig 1909.
 *Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Vol. 1. Leipzig 1906.
 —, Die Tropismen, in: Wintersteins Handb. vergl. Physiol., Vol. 4. Jena 1913.
 *Semon, R., Die Mneme. Leipzig 1904.
 Ziegler, E., Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Jena 1910.
-

Autorenverzeichnis.

- Ballowitz 94.
Barroes 66.
Bauer 89, 90, 200, 201, 205.
Baunacke 72, 75—80.
Becher, E., 224.
—, S., 39, 69, 210, 211, 226.
Bedau 171.
Bernstein 93.
Bertkau 108.
Bethe 73, 81, 82, 84, 89, 90.
Bretschneider 223.
Brücke 154.
Brun 35, 72.
Buddenbrock, v., 71, 73.
Bugnion 32.
Bunting 89.
Buttel-Reepen, v., 26, 35, 65.
Child 50.
Chun 191—193, 203.
Clark 89.
— u. Ruedemann 115.
Claus 194.
Dahl 9, 66.
Day 187.
Deegener 40.
Delage 83, 89.
Demoll 74, 114, 116—121, 131, 169, 187, 193, 212.
— u. Scheuring 124, 204.
Dietrich 209.
Doflein 22, 25, 37, 197.
Driesch 215.
Dugès 136.
Ewald 48, 193, 200, 209, 210.
Exner 83, 152, 157—163, 169, 171, 180, 185, 199, 201.
Fabre 216, 217, 219.
Forel 21, 29, 30, 31, 33, 34, 36, 73, 156, 197, 199.
Freiling 21.
Frisch, v., 35, 186, 187, 207, 208, 209.
Garten 154.
Giesbrecht 151.
Gottsche 163, 164.
Graber 49, 53, 212.
Grenacher 100, 103, 116, 137, 151, 163.
Günther 141, 142.
Hensen 66.
Hering 209.
Hertel 92.
Herwerden, van, 211.
Hess 198, 205, 206, 207, 209, 211.
Hesse 30, 32, 92, 113, 139, 141—144, 147, 150, 153, 154, 180, 203.
Heymons 38.
Hochreuther 16, 17, 18, 23, 25, 26.
Janet 49.
Kennel, v., 65.
Kenyon 223.
Kiesel 186.
Kolbe 203.
Kräpelin 30.
Kreidl 74, 83.
Kries, v., 225.
Kühn 84—88.
Lang 104, 105.
Lehr 46, 48, 49, 51.
Leinemann 156.
Link 147, 203.
List 5.
Lubbock 206, 207.
Mast 206, 212.
Matthiessen 161.
Mayer, A. M., 52, 66.
Meyer, G. H., 8.
Minkiewicz 206.
Moroff 148, 149, 153.
Müller, G. W., 72.
—, J., 13, 164, 176.
Nagel 14, 68, 206, 212.
Noll 224.
Nowikoff 149, 150.
Ostwald 93.
Pankrath 143.
Parker 103, 113, 181, 183, 185, 187.
Pearse 206.
Peckhams 137.
Pflugstädt 18, 41, 42, 45, 46.
Plateau 212.
Purcell 107, 135.
Pütter 197.
Radl 49, 193, 200, 213.
Rath, vom, 21, 29.
Regen 65, 66, 67, 68.
Rosenstadt 183.
Rühlemann 38.
Sars 74.
Schenk 30.
Scheuring 40, 101, 102, 106—114, 131—136, 139, 203.
Schiemenz 30.
Schön 64.
Schröder 38.
Schultze 163.
Schwabe 45, 54—64.
Sokolow 139.
Stauffacher 72.
Steuer 151, 152.
Straus 74, 194.
Strohm 142.
Szcawinska 135.
Thienemann 74.
Trojan 181, 213.
Versluys u. Demoll 101 —103, 124, 129.
Vogel 21—23.
Voss 66.
Wenig 74.
Wenke 150.
Widmann 130.
Zawarzin 19, 20.
Ziegler 223.
Zimmer 192.
Zimmermann 91, 139, 140.

Sachverzeichnis.

- Abdominale Sinnesorgane der Noc-
 tuiden 40.
 Abtasten (eines Bildes) 113, 152.
 Acidier, Tympanalorgan 53.
 Adaptation 205.
 Akarinen, Augen 104.
 Akkommodation 201.
 Akkommodationsbewegung 152.
 Akkommodationsmuskel 109.
 Akones Auge 155.
 Aktiver Gleichgewichtszustand 70.
 Ameisen, Geruchsinne 33.
 Ampelisca, Augen 193.
 Anisotropie des Kristallkegels 155.
 Anthrenus pimpinellae 146.
 Appositionsauge 165.
 Arachnoideen, Augen 101.
 Araneiden, Hauptaugen 107.
 —, Nebenaugen 108, 129.
 Arthropodengehirn 213.
 Aufmerksamkeit 196.
 Augen, Allgemeines 91.
 Augenkeil 153.
 Augenleuchten 169, 184.
 Augenmuskeln 109, 137.
 Autotomie 24.

 Bewegungskontrolle 24.
 Bewegungssehen 196.
 Bildchentheorie 163.
 Binnenkörper 150.
 Binokulares Sehen 139, 200.
 Birnförmiges Körperchen 55.
 Bläschenförmige Sinnesorgane von
 Ptychoptera 40.
 Borste 12, 16.

 Champagnerpfropforgan 29.
 Chemorezeptoren 27.
 Chiasma des Nervus opticus 111.
 Chitinborste 12, 16.
 Chitinhaar 15, 45.
 Chordotonale Organe 40.
 Christa 61.
 Collembolen, Postantennalorgan 40.
 Copilia, Augen 150.
 Corethra, Kopforgan 40.
 Corycaeus, Augen 150.
 Culex, Kopforgan 40.

 Dämmerungssehen 137.
 Dichromatie 209.
- Dioptrik des Facettenauges 157.
 Dipteren-Halteren 19, 23.
 Dominanz der Erregungen 88.
 Doppelfunktion des Gehirns 87.
 Drucksinn 22.
 Duftschuppen 21.
 Dynamische Sinnesorgane 63.
 Dytiscus, Stemmata 142.

 Echte Chordotonalorgane 45.
 Elektrische Organe 94.
 Elementarsehfeld 165.
 Endoskelett, s. Einleitung.
 Energie, spezifische 12.
 Entfernungslokalisation 201.
 Ephemeriden, Facettenauge 191.
 —, Palmensches Organ 40.
 Erregungsschwelle 95.
 Erschütterungssinn 53, 65, 89.
 Etagenlupe 161.
 Eukones Auge 155.
 Euphausiden, Facettenauge 191, 193.
 Everse Spinnenaugen 104.
 Exoskelett, s. Einleitung.

 Facette 153.
 Facettenauge 10.
 — der Insekten und Krebse 152.
 — von Limulus 117.
 Farbsehen 206.
 Feuchtigkeitssinn 26.
 Fixierbewegungen 193, 198.
 Fixieren 138, 196.
 Fluoreszenz 95, 211.
 Flußkrebs, statisch-dynamisches
 Organ 81.
 Freie Linse 96.
 Freie Nervenendigungen 19.
 Frontalauge der Araneiden 107.
 Frontalorgane 40.

 Ganglion opticum 73, 212.
 Gehirn, Doppelfunktion 87.
 Gehörorgan 47, 52.
 Gelenkformen, s. Einleitung.
 Geotaktische Bewegungen 69.
 Geruchsinne 26.
 Geruchsmelodie 34.
 Geschmackssinn 26, 36.
 Gigantotraken, Augen 115.
 Gleichgewichtszustand, aktiver,
 passiver 70.

Glomeris, Augen 99.
Greifapparate, s. Einleitung.
Grillen, Tibialorgan 64.
Grubenkegel 18.

Haare 15.
Halteren 19, 23, 40.
Hauptaugen der Araneiden 107.
Hauptpigmentzellen 153.
Hauptpupille 168.
Hickssche Papillen 40.
Hörhaare 66.
Hörleiste 61.
Hymenopteren, Tibialorgane 59.

Innenskelett, s. Einleitung.
Instinkt 214.
Interferenz der Reize 88.
Inverse Spinnenaugen 104, 124.
Iristapetum 162, 168.
—, Wanderung desselben 181.

Johnstonsche Organe 49, 73.
Julus, Augen 100.

Kältesinn 25.
Kegelmantel 162.
Kelchförmige Organe 19, 25.
Kompensationsbewegungen 73, 85.
Kompensatorische Augenbewegungen 85, 213.

Komplexauge 153.
Kontaktgeruch 34.
Kontrast, simultaner 200.
Kontrolle der Bewegung 24.
Kopfforgan von *Culex* und *Corethra* 40.

Korneazellen 153.
Kristallkegel 153.
Kuppelförmige Organe 19, 40.

Laufspinnen, Augen 109, 129.
Leierförmige Organe, s. Vorwort.
Leistungsfähigkeit des Spinnenauges 138.

Lepisma, Stemmata 144.
Lichtempfindlichkeit ohne Augen 212.
Lichtrückenreflex 74.
Lichtschutzstellung 193.
Limulus, Augen 115.
Linsenauge 10.

— von *Limulus* 119.
Linsenzylinder 156.
Lithobius, Augen 99.

Machilis, Ocellen 146.
Matthiessensche Etagenlupe 161.
Medianauge der Krebse 148.
Medianaugen der Araneiden 107.
Membrantheorie 93.
Monachsonisch 145.

Müllersches Gesetz 12.
Musivisches Sehen 164.
Myrmeleon, Stemmata 142.
Mysideen, statisch-dynamisches Organ 82.

Nahpunkt 178.
Naupliusauge 148.
Nebenaugen der Araneiden 108.
Nebenpigmentzellen 155.
Nebenpupille 168.
Nepiden, statische Organe 75.
Netzspinnen, Augen 109, 110, 129.
Niedere Sinne 11.
Noctuiden, abdominale Sinnesorgane 40.

Ocellen 145.
—, Funktion 204.
Omma 153.
Ontogenese der Spinnenaugen 102.

Palmensches Organ 40.
Pantopoden, Augen 139.
Passiver Gleichgewichtszustand 70.
Pedipalpen, Hauptaugen 133.
—, Seitenaugen 132.

Pemphigus, Ocellen 148.
Phalangiden, Augen 107.
Phaosphären 99, 107, 113, 133, 150.
Phronimiden, Augen 194.
Phryganiden, Stemmata 143.
Phylognese der Spinnenaugen 102.
Pigmentwanderung im Appositionsauge 168.

— im Spinnenauge 135.
— im Superpositionsauge 180.
Porenplatten 30.
Postantennalorgan der Collembolen 40.

Potamobius, statisch-dynamisches Organ 81.

Proscorpius, Augen 115.
Pseudokones Auge 155.
Pseudocellen 40.
Pseudopupille 168.

— im Superpositionsauge 180.
Pseudoskorpioniden, Augen 128.
Psophus, Ocellen 146.

Ptychoptera, bläschenförmige Sinnesorgane 40.

Querdisparation 201.

Randkuppel 23.
Reiz 95.
Reizschwelle 95.
Resonator 53.
Retinula 154.
Rhabdom 93.
Rhabdomer 154.

- Richtungslokalisation des Gehör-
 sinns 65.
 Riechgeißel 36.
 Rostförmiges Tapetum 131.
 Rudimentäre Augen von *Limulus*
 118, 121, 123.

 Salticiden, Hauptaugen 111.
 Sammelgruben der Riechorgane 30.
 Sapphirina, Augen 150.
 Schaltzone 92.
 Schmerzsinnsinn 38.
 Schmetterlinge, Stemmata 143.
 Schmetterlingsflügel 20, 22, 23.
 Sehschärfe 196.
 Sensibilisatoren 211.
 Sensilla placodea 30.
 Sensitivierung 94.
 Simultaner Kontrast 200.
 Sinnesborste 12, 16.
 Sinneshaar 15, 46.
 Sinnesschläuche 37.
 Sinnesschuppen 20.
 Sinnesstacheln 21.
 Skapale Papillen 40.
 Skolopendriden, Augen 97.
 Skolopophor 45.
 Skorpioniden, Hauptaugen 133.
 —, Seitenaugen 113.
 Skutigera, Augen 100.
 Solifugen, Augen 105.
 Spanner, Hörorgan 64.
 Speckkäfer 146.
 Spezifische Sinnesenergie 12.
 Springreflex 89.
 Sprungspinnen, Augen 109, 129.
 Stammbaum des eversen Spinnen-
 auges 103.
 — des inversen Spinnenauges 129.
 Statische Sinnesorgane 68.
 Statocysten 68.
 Statocystentonus 83.
 Statolith 68.
 Stelle deutlichsten Sehens 196.

 Stellungshaare 22.
 Stemmata 139.
 Stereoskopisches Sehen 201.
 Stiftchenförmiger Körper 17, 45.
 Stiftchensäume 92.
 Strepsipteren, Augen 142.
 Subgenualorgan 61.
 Superpositionsauge 171.

 Tagessehen 137.
 Tastsinn 19.
 Temperatursinn 25.
 Tetanische Erregung 47.
 Thermischer Sinn 25.
 Tibialorgane 59.
 Tömösvarysches Organ 40.
 Topochemischer Sinn 34.
 Trichterförmiges Tapetum 131.
 Trommelfellkörperchen 53.
 Tropismen 220.
 Tympanale Chordotonalorgane 53.
 Tympanum 47.

 Ultraviolette Strahlen 95, 210, 211.
 Unregelmäßig gebaute Facettenaugen
 187.
 Unterschiedsempfindlichkeit 80, 205,
 214.

 Wärmesinn 25.
 Wärmestrahlen 96.
 Wassermilben, Augen 105.
 Wechselsinnesorgane 14.

 Xiphosuren, Augen 101, 115.

 Young-Helmholtzsche Dreifarben-
 theorie 13.

 Zapfenförmiges Körperchen 54.
 Zerstreuungskreis 116, 198, 199.
 Zünsler, Hörorgan 64.
 Zusammengesetztes Auge 153.
 Zygæna, Ocellen 148.
 Zwischenorgan 61.