

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Dreiundzwanzigster Band.

1903.

Mit 97 Abbildungen und 1 Doppeltafel.



A Leipzig.

Verlag von Georg Thieme.

1903.

keit der Individuen unter den jeweilig herrschenden Verhältnissen zweckmäßige Veränderungen zu erfahren und die so erworbenen Eigentümlichkeiten zu vererben.“

Wenn man nun diese Definition von meinem, oben dargelegten Standpunkte aus betrachtet und meine Terminologie auf dieselbe anwendet, so ändert sich die Bedeutung des Begriffes der direkten Anpassung, je nachdem man unter „zweckmäßige Veränderungen“ adaptive, indirekte, extranäische Variationen allein, oder außer diesen auch noch andere Variationen versteht, und je nachdem man mit dem Worte „Individuen“ die Somata allein oder die Somata samt den in ihnen fortlebenden Keimzellen bezeichnet.

Die Unterschiede zwischen der Auffassung Wettsteins und der meinigen beruhen, wie ich glaube, größtenteils darauf, dass diese direkte Anpassung, je nachdem man sie von diesem oder von jenem Gesichtspunkte aus betrachtet, verschiedene Bedeutungen erlangt, dass sie das eine Mal als ein schärfer begrenzter, das andere Mal als ein mehr dehnbarer Begriff erscheint. Diese Unterschiede wären demnach viel mehr formaler als materieller Natur und es bestünde im Grunde eine weit größere Uebereinstimmung zwischen uns, als es äußerlich den Anschein hat.

Ich hoffe, dass diese kritische Betrachtung dazu beitragen werde, die trennend zwischen der Wettstein'schen und der meinigen stehende Verschiedenheit der Ausdrucksweise zu beseitigen und hierdurch die — jetzt verhüllte — innere Uebereinstimmung unserer Auffassungen an den Tag zu bringen. [49]

Die Augen der Tiefseekrabben.

Von F. Doflein.

Unter allen Tieren mit Facettenaugen sind die Brachyuren den verschiedenartigsten Lebensbedingungen ausgesetzt. Sie leben in der Brandung des Meeres, am Sandstrand, auf den Felsen und Korallenriffen, im Süßwasser von Seen und Bächen, auf dem Lande im tropischen Urwald. Im Meere sind sie von der Oberfläche bis in sehr große Tiefen verbreitet. Dem entspricht eine große Mannigfaltigkeit des Baues der Tiere, und wir können von vornherein erwarten, dass sich viele interessante Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise werden feststellen lassen.

Seit einiger Zeit beschäftige ich mich mit der Untersuchung solcher Wechselbeziehungen bei Crustaceen, und ich beabsichtige, in der vorliegenden Abhandlung einige Befunde mitzuteilen, welche ich speziell an den Augen der Brachyuren gehabt habe.

Die Augen der Krabben zeigen zwar schon bei der Betrachtung der äußeren Morphologie große Verschiedenheiten. Die Mannigfaltigkeit im inneren Bau ist aber noch viel größer, als man bei äußerlicher Betrachtung annehmen möchte.

Wenn wir die so verschieden gebauten Augen studieren und nach den gefundenen Bautypen in Gruppen ordnen, so zeigt es sich, dass diese Gruppen sehr wenig Beziehungen zu den Gruppen des Systems haben; vielmehr können Angehörige der verschiedensten Familien ähnlichen Bau der Augen besitzen, wenn sie den gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind.

Als Organe der Lichtempfindung sind die Augen am meisten vom Licht abhängig, und so können wir denn voraussetzen, dass die Brachyuren der lichtlosen Tiefsee anders geartete Augen besitzen werden, als diejenigen der sonnendurchleuchteten Strandregion.

Thatsächlich hat man auch in der Tiefsee Formen gefunden, deren Augen von denen aller anderen verwandten Formen verschieden waren, mit Ausnahme von denjenigen, welche an ebenfalls lichtlosen Orten: Höhlen, tiefen Brunnen u. s. w. leben.

Solche Formen hat man seit den Anfängen der Tiefseeforschungen speziell als Tiefseekrabben bezeichnet, wobei es aber nicht unbeachtet blieb, dass in den gleichen Tiefen auch Formen vorkommen, deren Sinnesorgane bei den angewandten Methoden keine Besonderheiten erkennen ließen.

Ich will in dieser vorläufigen Veröffentlichung meiner Resultate nicht näher auf die Litteratur eingehen, obwohl sie recht knapp und aphoristisch ist. Hervorheben möchte ich aber, dass stets nur die äußeren Verhältnisse berücksichtigt wurden, der feinere Bau aber ununtersucht blieb. So giebt Smith (1886) in seiner Uebersicht der Tiefseedekapoden des Nordatlantik nur eine Darstellung der äußeren Charaktere ihrer Augen. Er fand bei den ihm vorliegenden Arten sowohl Augen mit normaler Cornea und dunkler Pigmentierung, als auch Augen, welche zwar normal pigmentiert erschienen, aber viel kleiner und facettenärmer waren, als diejenigen verwandter Flachwasserformen. Ferner fand er Augen, welche statt mit schwarzem, mit farbigem Pigment versehen oder ganz blass waren. Und schließlich fand er Augen, denen die bilderzeugenden Elemente bei äußerlicher Prüfung zu fehlen schienen und denen er infolgedessen eine rudimentäre oder abgeänderte Funktion zuschreibt.

Bei manchen Tiefseeformen fand er auch bei farbiger oder ganz blasser Pigmentierung statt der Minderung eine bedeutende Vermehrung der „Sehelemente“, also der Augenkeile.

Eine Ursache für die Erscheinung, dass oft Formen mit gut ausgebildeten Augen in größeren Tiefen vorkommen, als solche mit rudimentären Augen, sucht Smith darin, dass die größeren Tiefen meist klareres Wasser über sich haben sollen, als die geringeren Tiefen, welche oft in Landnähe sind; so soll nach seiner Auffassung in der Mitte des Ozeans mehr Licht in Tiefen von 3600 m dringen, als an den Kontinentalrändern in Tiefen von 400—800 m. Es wird

dies wohl kaum richtig sein. Es könnte eventuell annähernd auf die Stellen zutreffen, von denen zufällig das Material Smith's stammte.

Aber wir können unmöglich einen ausreichenden Erklärungsgrund darin finden, wenn wir bedenken, dass nicht selten der gleiche Netzzug aus der gleichen Tiefe Formen mit rudimentären und solche mit hoch ausgebildeten Augen heraufbringt; diese haben also unter den gleichen Lebensbedingungen nebeneinander gelebt.

Chun hat in seiner hochinteressanten Atlantisarbeit (1896), die weitgehenden Anpassungen der Augen von pelagischen Tiefseekrebsen nachgewiesen. Ich werde öfter Gelegenheit haben, auf seine schönen Untersuchungen im Detail zurückzukommen; an dieser Stelle will ich aber nicht näher auf sie eingehen, denn seine Arbeit enthält nur wenige Andeutungen über den Bau der Augen bodenbewohnender Formen. Diese verhalten sich aber ganz verschieden von den pelagischen Formen; und ich habe in dieser Arbeit mich gerade deswegen auf die bodenbewohnenden Krabben beschränkt, da sie viel mehr an ihren Wohnort und seine Einwirkungen gefesselt sind, als die wanderfähigen Schizopoden und Sergestiden, von denen Chun handelt.

Ich habe daher auch darauf verzichtet, andere Formen als Brachyuren in die Betrachtung hineinzuziehen, Tiere anderer Stämme oder niedere Crustaceen. Ich habe es sogar für gut gehalten, die Tiefseeformen unter den Anomuren, Macruren und Garneelen zunächst unberücksichtigt zu lassen, da ich glaube, dass es der Exaktheit der Schlüsse nützen wird, wenn die Betrachtung zunächst nur auf ein engeres Verwandtschaftsgebiet ausgedehnt wird, wie es die Brachyuren darstellen (Dromiiden, Oxystomen und Brachyuren im engeren Sinne).

Bisher wurden an den Augen von Tiefseekrabben in der Litteratur nur Rückbildungserscheinungen registriert, man bezeichnete sie als

1. Rückbildung ganz allgemein;
2. Pigmentarmut oder Pigmentlosigkeit;
3. Nachtstellung des Pigmentes;
4. Verringerung der Zahl der Facettenglieder (= Augenkeile);
5. Rückbildung der Facetten (*Cornea*);
6. Größe der wenigen Facetten;
7. Schwund der Beweglichkeit durch Verwachsung des Augensstiels mit den benachbarten Teilen des Cephalothorax.

Wenn ich zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehe, so muss ich zunächst hervorheben, dass ich bei keiner der untersuchten Formen, auch wenn sie aus relativ geringen Tiefen stammten (100—150 m), Augen von der gleichen Ausbildung fand, wie bei den verwandten Flachwasserformen; vorausgesetzt, dass es sich nicht um Oberflächenformen handelte, deren massenhaftes Vorkommen an der Oberfläche längst bekannt war und welche als vereinzelte Stücke ge-

legentlich in einiger Tiefe gefunden wurden. Oft war die Abweichung eine geringe, aber man konnte sofort erkennen, dass die betreffenden Tiere nicht die Gewohnheit hatten, im hellen Sonnenschein zu leben.

Ein fast ganz regelmäßiges Vorkommen ist die Vergrößerung des Querdurchmessers der Corneafacetten und Krystallkegel; dagegen ist der Durchmesser der Krystallkegel in der Längsachse stets ein geringerer als bei Oberflächenformen. Keine Form hat so zahlreiche, kleine Augenkeile wie viele Oberflächenformen. Auch die Pigmentierung ist stets abweichend von derjenigen der Oberflächenformen; dunkles Pigment kommt zwar vor, aber keine Form hat das charakteristische pechschwarze Pigment der Strandformen.

Im übrigen ist die Mannigfaltigkeit ein sehr große; doch kann man im wesentlichen zwei Reihen unterscheiden:

1. rückgebildete Augen; 2. angepasste Augen (Dämmerungsaugen).

Da es uns an dieser Stelle nur um die Gesetzmäßigkeit in den Erscheinungen zu thun ist und die Detailbeschreibung der vielen einzelnen Formen in den „Ergebnissen der deutschen Tiefseeexpedition Band VI“ gegeben und illustriert werden soll, so will ich hier nur einige typische Formen herausgreifen.

Die geringste Abänderung zeigt sich bei solchen Augen, bei denen die Größe der Facetten noch nicht erheblich gesteigert ist; Iris und Retinapigment sind vorhanden, wenn auch in verringerter Menge und nicht so schwarz wie bei den Flachwasserformen, deren Augen sonst den besprochenen sehr ähnlich sind. Eines scheint mir aber sehr bemerkenswert: zu welcher Tageszeit nach dem Fangverzeichnis der Expedition das Tier auch gefangen wurde, stets finden wir das Iris- und Retinapigment in der charakteristischen Nachtstellung; es ist stets so angeordnet, dass die Retinulae vollkommen frei von ihm sind. Wenn wir auch wissen, dass die Pigmentverschiebung in den Augen der Crustaceen sehr langsam vor sich geht, so scheint mir doch die Regelmäßigkeit des Befundes zu der Vermutung zu berechtigen, dass die Fähigkeit der „Blendenverschiebung“ bei diesen Augen verloren gegangen ist, dass sie in Nachtstellung fixiert sind. Als Beispiel für diesen Augentypus nenne ich *Cyrtomaia suhmi* Miers.

Von solchen Augen können wir beide der obenbezeichneten Reihen ableiten.

Wenn wir die Reihe der in irgend einer Weise rückgebildeten Augen betrachten, so können wir zwei Gruppen unterscheiden.

1. Deutlich pigmentierte Augen, welche sämtlich noch die einzelnen Elemente der Augenkeile bewahrt haben;

2. pigmentlose Augen, deren Augenkeile bei manchen Formen noch vollständig sind, bei anderen aber sich einer Veränderung unterworfen zeigen, bei deren extremsten Stufen wir kaum mehr das Recht haben, die betreffenden Organe als lichtperzipierende zu betrachten.

Zu den pigmentierten Augen der ersten Gruppe gehören diejenigen von *Ethusina abyssicola*. Die Rückbildung an diesen Augen ist erkennbar an der geringen Anzahl von Augenkeilen, an der fixierten Anordnung des Pigments und an der Vereinfachung des vermittelnden Nervenapparates (Fig. 1).

Ethusina abyssicola ist unter allen Brachyuren diejenige Form, welche die größten Tiefen bewohnt. Sie wurde schon in Tiefen von über 4000 m gefunden. Die Augen sind relativ sehr klein; sie haben ihre Beweglichkeit verloren, indem ihre Stiele an der Basis mit den benachbarten Teilen des Cephalothorax verwachsen sind.

Betrachten wir das Auge von außen, so sehen wir, dass die facetierte Region nur einen geringen Teil der Augenoberfläche einnimmt.

Wir sehen ferner, dass diese Region auch im Innern deutlich dunkel gefärbt ist; machen wir das Auge durchsichtig, so können wir sogar eine recht reichliche Pigmentierung feststellen. Auch sehen wir dann, dass der Ganglienkomples einen sehr schwächtigen Strang darstellt, ganz im Gegensatz zu den Augen von Flachwasserformen, bei denen er ja den größten Teil des Stiels ausfüllt. Auf Schnitten erkennen wir ein sehr dickes Chitin, welches den Augenstiel einhüllt; auch in der Region der Cornea ist es sehr dick, die einzelnen Corneafacetten sind nach außen nicht abgegrenzt, vielmehr ist die äußere Kuppe des Augenstiels vollkommen glatt; doch entspricht innen jedem Krystallkegel eine nach innen konvex vorspringende Wölbung des zugehörigen Teils der Cornea.

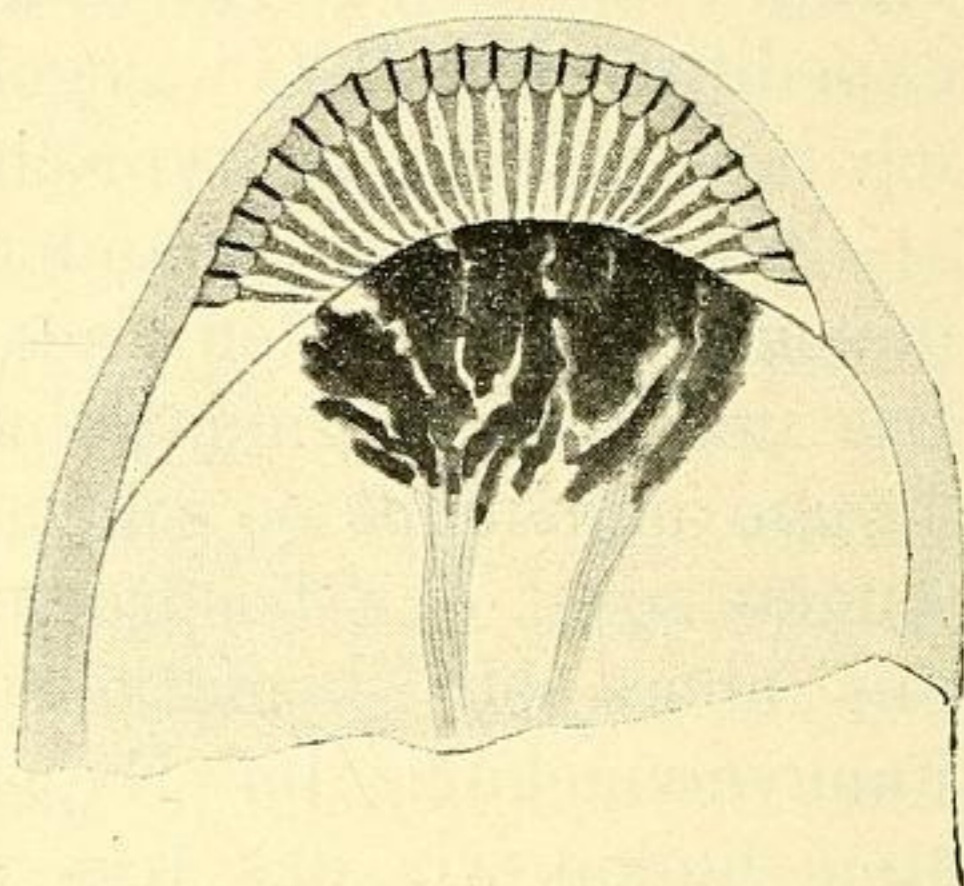
Die Krystallkegel sind kurz und jeder ist von einem scharf abgegrenzten Pigmentmantel umgeben (Irispigment).

Die kurzen, schlanken Rhabdome sind ganz unpigmentiert; dagegen ist das Pigment hinter der Membrana fenestrata in dicken Massen angehäuft. Da umgiebt und bedeckt es den distalen Teil der zum Ganglion ziehenden Nervenstränge vollkommen. Gegenüber anderen Brachyurenaugen zeichnet sich dasjenige von *Ethusina* ferner dadurch aus, dass nur ganz wenige (ca. 4) starke Stränge zum Ganglion retinale ziehen. Bei den meisten Arten finden wir sonst zahlreiche dünne Stränge, wenn nicht das Ganglion retinale sogar ganz dicht an die Membrana fenestrata herangerückt ist.

Die Gesamtmasse des Ganglienkomples erscheint auch auf den Schnitten auffallend klein.

Vor allen Dingen fällt aber die geringe Anzahl von Augen-

Fig. 1.

Schnitt durch das Auge von *Ethusina abyssicola*.

keilen auf. Auf einem mittleren Längsschnitt durch das Auge zählen wir deren nur etwa 25. Das ganze Auge besteht nur aus 200—300 Augenkeilen.

Wir erkennen also an diesem Auge folgende Charaktere eines „Tiefseeauges“.

1. Verlust der Beweglichkeit des Augenstiels.
2. Verringerung der Zahl der Augenkeile.
3. Fixierte Nachtstellung des Pigments.
4. Relative Größe der optischen Bestandteile des Auges in der zum Lichteinfall senkrechten Achse.
5. Kürze der Krystallkegel in der Richtung des Lichteinfalls.
6. Geringe Ausbildung des Ganglienapparates.

Suchen wir uns auf Grund der anatomischen Befunde eine Vorstellung von der Funktion dieses Auges zu machen, so müssen wir zunächst feststellen, dass es zur Wahrnehmung eines scharfen Bildes nicht geeignet ist. Der ganze Sehvorgang beim Facettenauge bedingt es, dass das Bild um so schärfer ist, je kleiner (in der Ausdehnung senkrecht zur optischen Achse) und zugleich je zahlreicher die Augenkeile sind. Dabei setzt aber die Theorie zum Sehen, d. h. bildhaftem Wahrnehmen einigermaßen ausgedehnter Objekte schon eine recht erhebliche Zahl von Facettengliedern voraus.

Das Vorhandensein des Irispigmentes wahrt aber dem Auge von *Ethusina* die Vorteile des Facettenauges in Bezug auf die Wahrnehmung von Bewegungen. Wir können auf Grund dieser Ueberlegung also annehmen, dass die Augen von *Ethusina abyssicola* zur Wahrnehmung beliebiger Objekte nicht geeignet sind; dafür, dass die Sehvorgänge relativ einfacher Natur sein müssen, spricht auch die geringe Entwicklung des Ganglienapparates.

Wir sind aber zu der Annahme berechtigt, dass das Auge von *Ethusina abyssicola* noch tauglich ist zur Wahrnehmung kleiner, in Bewegung begriffener, leuchtender Objekte, also z. B. von Leuchtorganen von Tiefseeorganismen.

Die Richtung, aus welcher Lichteindrücke allgemeiner Art kommen, wird das Auge selbstverständlich ebenfalls wahrzunehmen im stande sein.

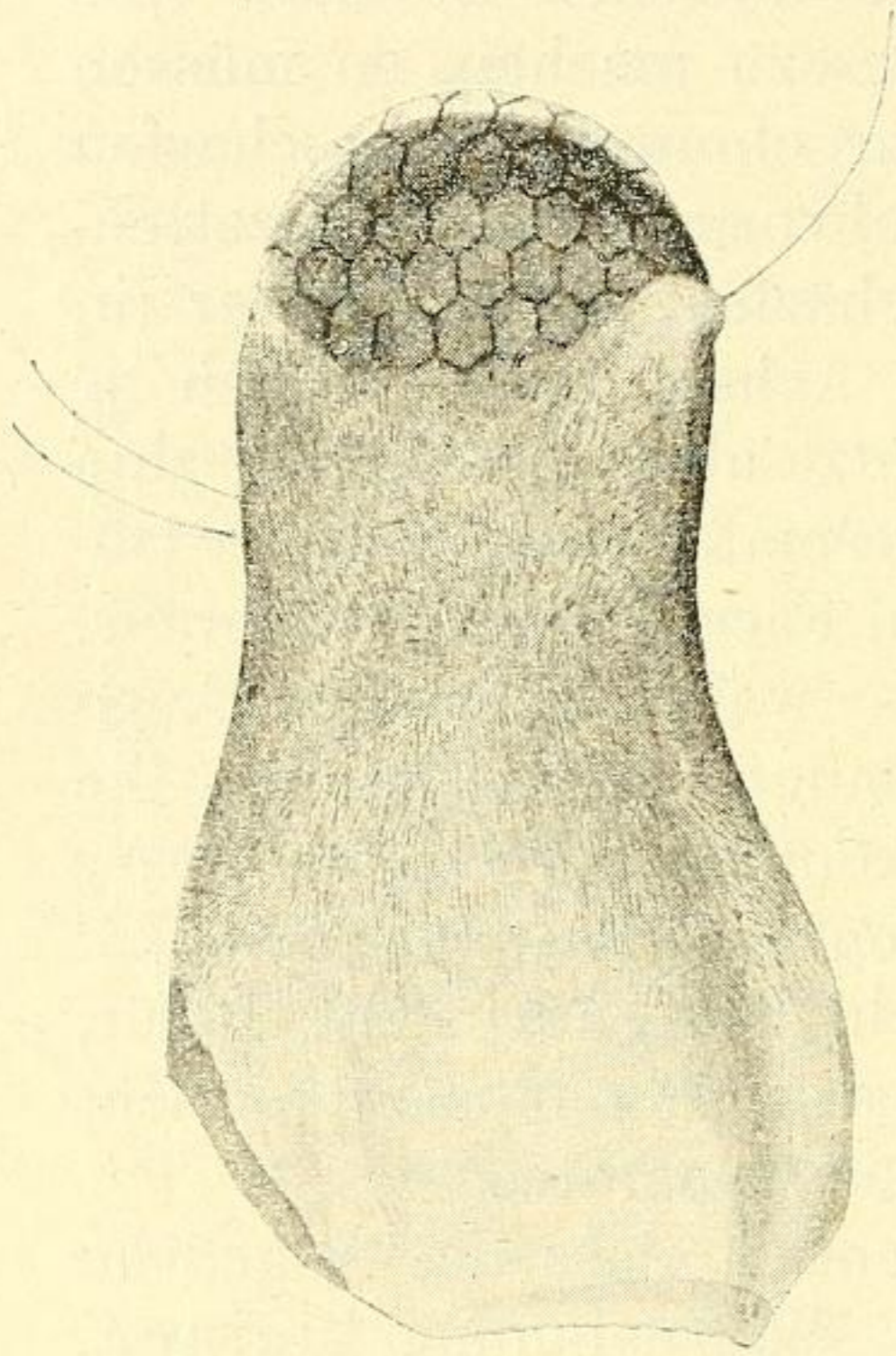
Nach einem ähnlichen Typus sind die Augen noch bei einer ganzen Anzahl von Tiefseekrabben gebaut, z. B. Arten der Gattung *Randallia*.

Sehr abweichend von den Augen der übrigen Brachyuren sind diejenigen der auch in vielen anderen Beziehungen innig an die Tiefsee angepassten Art *Physachaeus ctenurus* Al. u. And. Diese vom Investigator im bengalischen Meerbusen entdeckte Art wurde von der Valdiviaexpedition an verschiedenen Stellen des indischen Ozeans, so auch an der ostafrikanischen Küste in Tiefen von ca. 1000 m aufgefunden.

Die ziemlich kurzgestielten Augen des Tieres sind ebenfalls kaum beweglich. Bei der Ansicht von der Oberfläche fällt die Einteilung der Cornea in eine ganz geringe Anzahl von sehr großen Facetten auf (Fig. 2).

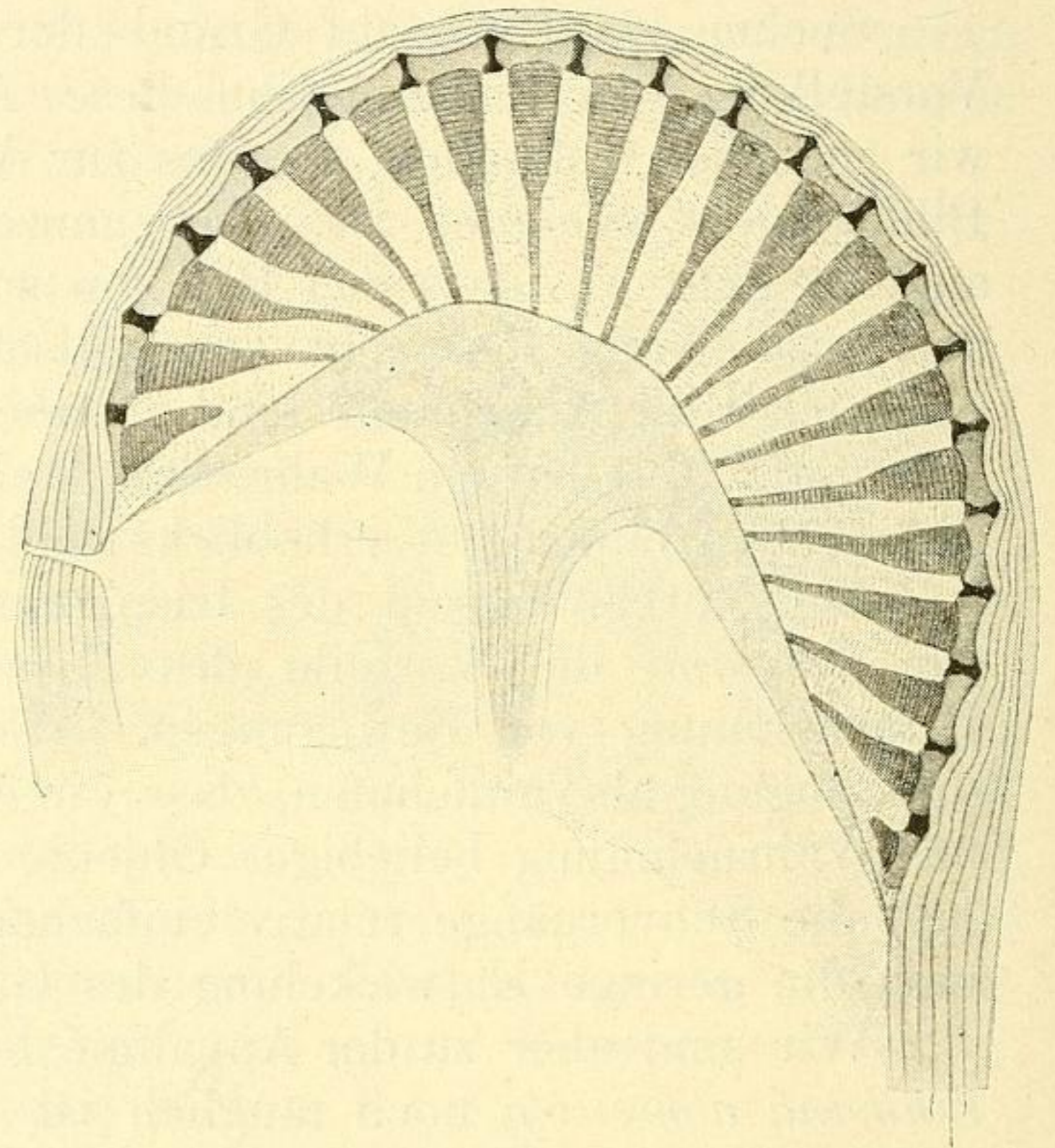
Untersuchen wir das Auge auf Schnitten, so bietet sich ein noch viel auffallenderes Bild. Die in geringer Anzahl vorhandenen Facettenglieder sind enorm vergrößert; aber nur in der Quer- richtung, senkrecht zur optischen Achse. Die große Cornealinse ist nur nach innen konvex, nach außen ist auch hier die Oberfläche der Gesamcornea eine glatte Kugeloberfläche.

Fig. 2.



Physachaeus ctenurus.
Auge von der Seite gesehen.

Fig. 3.



Schnitt durch das Auge von
Physachaeus ctenurus.

Auf die Cornealinse folgt ein Gebilde, welches in seinem Bau gar nicht mehr an die Krystallkegel erinnert, die wir an dieser Stelle bei den Augen der Dekapoden belichteter Regionen zu finden gewohnt sind. Der Krystallkegel hat vielmehr selbst hier die Form einer flachen bikonkaven Linse. An dieselbe setzt breit das Rhabdom an; dessen oberes Ende ist ebenso ausgedehnt wie die untere Fläche des „Krystallkegels“ (Fig. 3); in der distalen Hälfte ist das Rhabdom breit kegelförmig gebaut, während es im proximalen Teil sich zu einem zylindrischen schwächtigen Stäbchen verdünnt. Die proximalen Enden stehen ziemlich breit auf der Membrana fenestrata auf. Die Nervenfibillen werden von einer dichten Stützmasse aufgenommen und von dieser aus entwickelt

sich ein einziger starker Nerv, welcher die Verbindung mit dem ziemlich entfernten Retinaganglion herstellt. Der Raum zwischen diesem Nerven, der Epidermis und dem Ganglienkomplex wird von einer merkwürdigen gallertigen Substanz, welche auch in konserviertem Zustand fast durchsichtig ist, erfüllt. Die Ganglienneurone selbst zeigt auch einen anderen Bau, als wir es sonst bei den Brachyuren zu finden gewohnt sind. Dieser Bau ist nicht so sehr vereinfacht wie bei anderen Tiefseeformen, obwohl die geringere Anzahl von Nervenfasern, die aus dem Auge hervorgeht, auch in dieser Beziehung den Bau, besonders des Retinaganglions, beeinflusst.

Sehr auffallend sind die Pigmentierungsverhältnisse des Auges. Es handelt sich um ein iridopigmentäres Auge, von Retinapigment ist keine Spur vorhanden. Auch das Irispigment zeigt einen eigenartigen Charakter; es ist gelblich und bräunlich gefärbt und nur in ganz kleinen Anhäufungen zwischen den „Krystallkegeln“ eingestreut. Die Lagerung der Zellen ist eine derartige, dass eine Bewegungsfähigkeit dieses Pigmentes sehr unwahrscheinlich ist.

Betrachten wir die Anordnung der Teile des Auges im ganzen, so fällt es auf, dass nur die in der Mitte gelegenen Rhabdome in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen verlaufen. Die peripheren Rhabdome dagegen sind in verschiedenartiger Weise zum Einfall der Lichtstrahlen schief gerichtet und verbogen. Wir haben es darin nicht mit einem durch die Konservierung bedingten Kunstprodukt zu thun, sondern der gute Erhaltungszustand der umgebenden Teile beweist, dass diese Formen schon im lebenden Auge gegeben waren.

Schon O. Schmidt hatte in den Facettenaugen verschiedener Insekten solche Verbiegungen der Rhabdome nachgewiesen und sie zu Einwänden gegen die Theorie des musivischen Sehens benützt. Aber Exner, welcher seine Befunde bestätigen konnte, entkräftete O. Schmidt's Einwände durch die Annahme, dass in solchen gebogenen Rhabdomen die an einem Ende eingefallenen Lichtstrahlen durch totale Reflexion weiter geleitet werden.

Auch für die Augen von *Physachaeus* können wir diese Annahme machen, und zwar mit um so größerem Rechte, als uns die Präparate zeigen, dass die Rhabdome allseitig von einer Substanz von sehr abweichender Lichtbrechung umschlossen werden. Es ist dies eine aus großen blassen Zellen bestehende Füllmasse, welche die ganzen Zwischenräume zwischen den Rhabdomen ausfüllt. Auch bei den Augen von *Physachaeus* haben wir ein Recht, anzunehmen, dass sie nicht im stande sind, mehr wahrzunehmen als Lichteindrücke ganz allgemein, oder höchstens bewegte leuchtende Objekte von geringer Ausdehnung.

Wenden wir uns nunmehr der zweiten Gruppe unserer ersten

Reihe von Tiefseeaugen zu, denjenigen Augen, bei denen die Rückbildungen von Pigmentverlust begleitet sind! Auch hier finden wir zunächst Formen, bei welchen die Rückbildung nur einen geringen Grad erreicht. Ich nenne als Beispiel verschiedene Arten der Gattung *Scyramathia*. Bei *Scyramathia rivers-andersoni* sind die Augen, von außen betrachtet, weiß. Die Anzahl der Augenskeile ist eine nicht sehr hohe, der Querdurchmesser der Corneafacetten und der Krystallkegel ein ziemlich großer.

Die Rhabdome setzen ziemlich breit am Krystallkegel an, die Nervenstränge, welche von der Membrana fenestrata zum Retinaganglion ziehen, sind stark und nur wenige, der Ganglienapparat ist ziemlich gering entwickelt.

In dem Auge ist weder Iris- noch Retinapigment auch nur in Spuren vorhanden. Auch von einem Tapetum ist nichts nachweisbar. Sehr ähnlich ist auch das Auge von *Scyramathia hertwigi* gebaut.

Wollen wir annehmen, dass ein solches Auge überhaupt im stande ist, ein Bild zu erzeugen, so können wir dies nur, wenn wir die Wirkung der optischen Einrichtungen des Auges als eine katoptrische auffassen. Aber selbst in diesem Falle scheint mir das Auge nicht im stande zu sein, ein scharfes Bild eines größeren Gegenstandes zu geben. Die Funktion des Auges wird sich wohl auch bei dieser Form auf eine diffuse Lichtwahrnehmung beschränken. Darauf lässt auch die geringe Ausbildung des Ganglienapparates schließen; schon das Retinaganglion ist von auffallender Kleinheit.

Auf der gleichen Bahn der Rückbildung ist das Auge von *Homolodromia bouvieri* n. sp. noch um einige Schritte weiter gelangt. Auffallend ist hier die Zartheit der Kutikula, wie denn bei dieser Form der Panzer am ganzen Körper weich und dünn ist.

Die Krystallkegel sind in geringer Anzahl vorhanden und sehr groß. Von Pigment ist keine Spur nachzuweisen und vor allem fällt die starke Vereinfachung des Ganglienkomplexes auf.

Die aus der Membrana fenestrata hervorgehenden Nerven vereinigen sich zu einem einzigen ziemlich starken Strang, der eine relativ sehr große Strecke zurückzulegen hat, ehe er in das Retinaganglion ausstrahlt. Und der ganze Komplex der vier Augenganglien ist — verglichen mit den verwandten Oberflächenformen — von winziger Kleinheit.

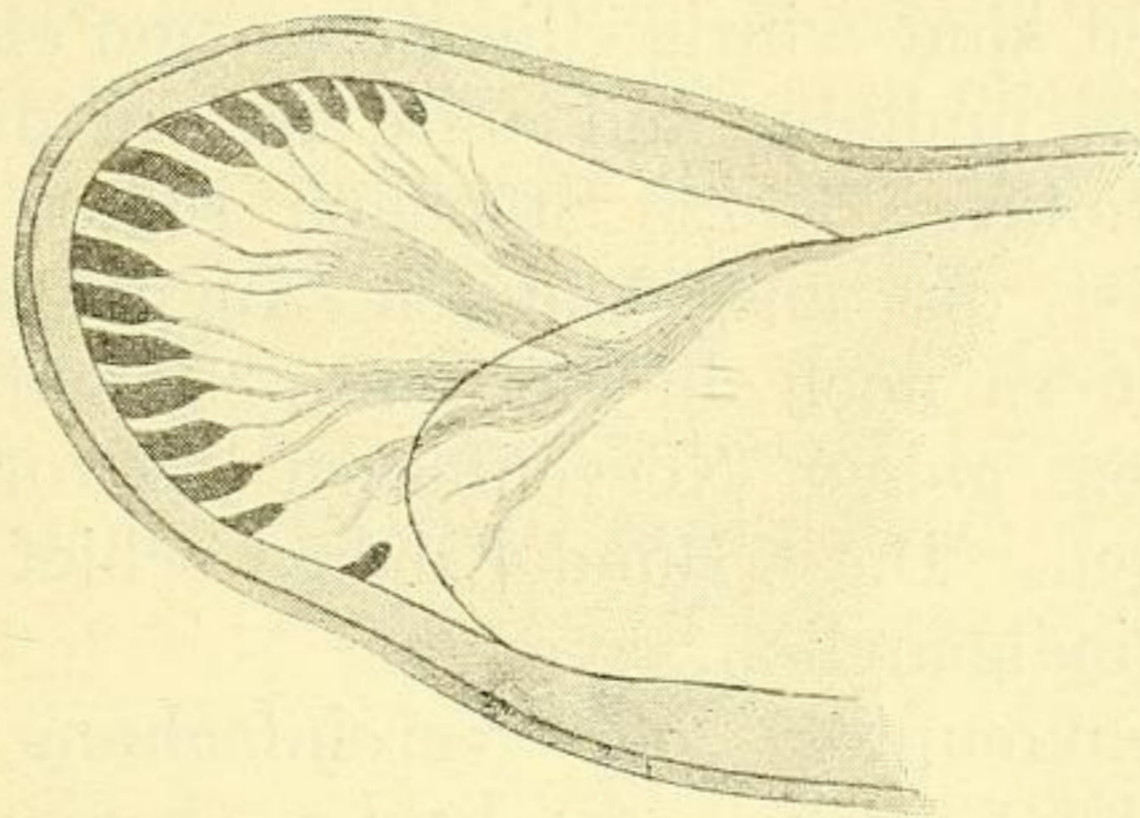
Die Wahrnehmungsfähigkeit dieses Auges wird kaum eine andere sein, als bei den soeben besprochenen Augen der *Scyramathia*.

Sehr viel weiter ist aber die Rückbildung bei denjenigen Formen gegangen, die wir jetzt betrachten wollen. Bei *Cyclodorippe*

uncifera Ortm.¹⁾ finden wir sehr kleine Augen, deren kurze Stiele in der Region, wo wir sonst die Cornea zu suchen pflegen, kaum eine Andeutung einer Vorwölbung zeigen.

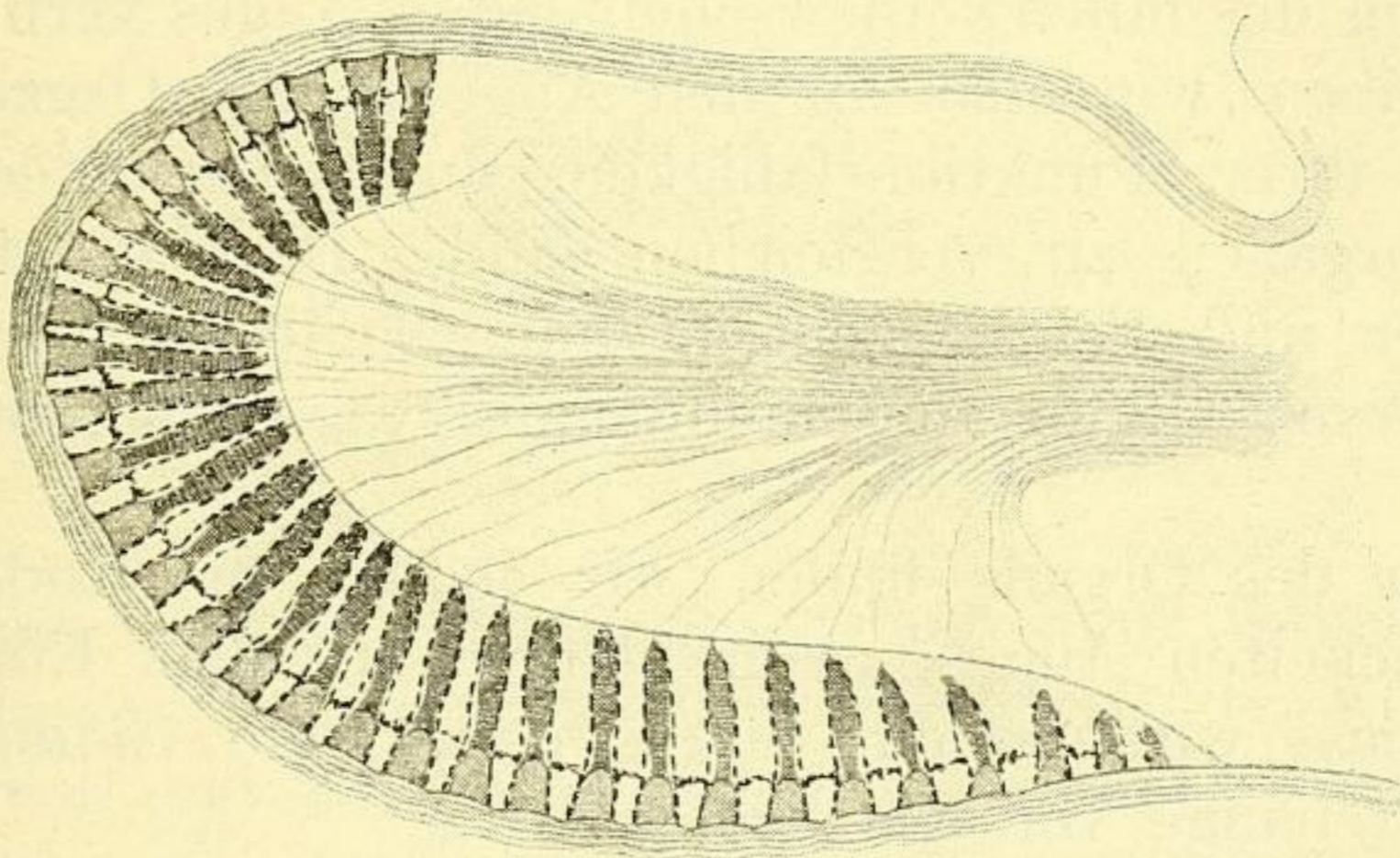
Untersuchen wir das Auge auf Schnitten, so bietet sich uns ein sehr überraschendes Bild dar (Fig. 4). Das Auge ist nach

Fig. 4.



Schnitt durch das Auge von *Cyclodorippe uncifera*
aus der Tiefe von 700 m.

Fig. 5.



Schnitt durch das Auge von *Cyclodorippe uncifera* aus 50 m Tiefe.

außen von einer sehr dicken Kutikula überzogen. Die Dicke derselben ist eine sehr auffallende. Diese Kutikula zeigt in der

1) *Cyclodorippe uncifera* wurde von Doederlein in Japan, in der Sagamibai in Tiefen von 300—400 m entdeckt. Ortmann beschrieb die Art und charakterisierte sie in vollkommen erkennbarer Weise. Alcock beschrieb später aus dem Material, welches die indischen Tiefseeforschungen des Investigator zu Tage gefördert hatten, eine mit *Cyclodorippe* nahe verwandte Form: *Cymonomops glaucomma*, welche hauptsächlich durch ihre pigmentlosen Augen charakterisiert wurde. Mein Material von Japan und aus dem indischen Ozean ermöglicht mir, die Identität der beiden Formen nachzuweisen. Auch Ortmann hatte in seiner Beschreibung schon die Pigmentlosigkeit der Augen betont. *Cyclodorippe uncifera* gehört zu den zahlreichen Formen der mittleren Tiefen, welche die Sagamibai mit dem tropischen indopazifischen Ozean gemeinsam hat.

Cornearegion keine Spur einer Einteilung in Facetten; sie überzieht die Cornearegion in vollkommen gleichmäßiger Ausbildung, so wie sie auch an den übrigen Teilen des Augenstiels in die Erscheinung tritt.

An diese dicke Kutikula setzen sich nun in ganz geringer Anzahl die kümmerlichen Reste der Augenkeile. Sie bestehen nur aus den Rhabdomteilen derselben, denn die Krystallkegelzellen sind winzig, die Kerne von einem ganz geringen Protoplasmamantel umhüllt und teilweise an die Seite der Rhabdomenden verschoben. Kurze Stäbchen reihen sich in derselben Weise, wie sonst die ausgebildeten Augenkeile nebeneinander. Sie zeigen im Innern noch die bekannte Schichtung und aus ihren proximalen Enden gehen Nervenfasern hervor, welche sich zu Bündeln vereinigen. Diese Bündel ziehen schief nach oben zu dem sehr kleinen Retinalganglion.

Der Ganglienkomples zeigt Vereinfachung hauptsächlich an den beiden distalen Ganglien, die beiden proximalen Ganglien sind relativ gut ausgebildet.

In dem ganzen Auge ist nicht die geringste Spur von Pigment nachzuweisen, was man ja schon nach der äußerlichen Untersuchung des milchweiß erscheinenden Auges vermuten konnte.

Hier haben wir also an den Augenstielen Organe gefunden, welche in ihrer Funktionsfähigkeit nur ganz niederen Lichtperzeptionsorganen zu vergleichen sind. Da die optischen, bildentwerfenden und lichtkonzentrierenden Teile vollkommen fehlen, so kann dieses Organ nur mehr ganz vage Lichteindrücke vermitteln.

Im Bau des Organs finden wir jedoch die Rudimente eines höher entwickelten Auges. Wir können uns dem Eindrucke nicht entziehen, dass wir hier ein verkrüppeltes, ein rudimentär gewordenes Facettenauge vor uns haben.

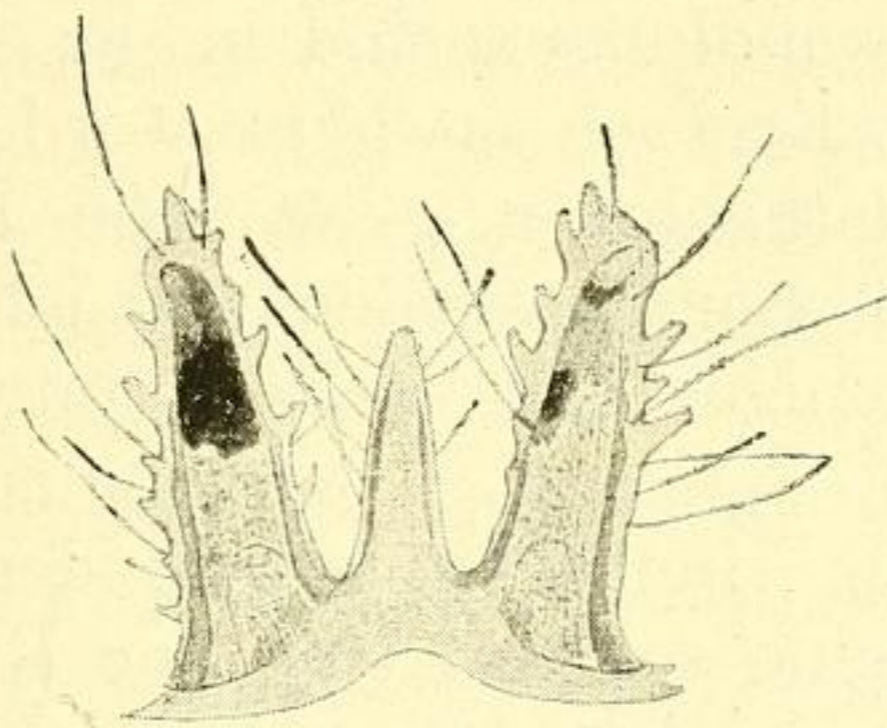
Den extremsten Fall in dieser Reihe von Rückbildungen, welche ich noch erheblich vervollständigen könnte, wenn ich andere Dekapoden außer den Brachyuren, und andere Fälle als diejenigen, welche ich bisher genau untersucht habe, einfügen wollte, stellt der schon seit den ersten Tiefseeuntersuchungen bekannte *Cymonomus granulatus* (Norm.) dar.

Dieses Tier, welches schon Wywille Thomson in seinen „Depths of the sea“ erwähnt, war bisher nur im nordatlantischen Ozean gefunden worden. Schon in den Bemerkungen, welche Thomson auf Grund der Untersuchung von Norman über die Sinnesorgane dieses Tieres macht, tritt uns eine Anschauung entgegen, auf welche ich durch meine Beobachtungen teilweise zurückgekommen bin. Es soll nämlich die Rückbildung an den Augen dieses Tieres von der Tiefe abhängen, in denen die Exemplare

gefunden wurden. Bouvier, dem aus dem nordöstlichen atlantischen Ozean Material von dieser Art von zahlreichen Fundorten und aus verschiedenen Tiefen vorlag, tritt dieser Anschauung entgegen und betont vor allen Dingen, dass keine wirklichen Beweise für sie jemals publiziert worden sind. Das ist auch so, und die Anschauung ist auch in dieser Form nicht ganz zu verteidigen.

Die Valdiviaexpedition brachte leider nur ein einziges Exemplar von dieser Art und zwar bemerkenswerter Weise von der ostafrikanischen Küste mit. Das Stück war etwas beschädigt, aber doch mit Sicherheit zu erkennen und die abgebrochenen Augenspiele konnte ich mikroskopisch untersuchen. Zu beiden Seiten des Rostrums ragen die Augenspiele als relativ dicke zylinderförmige Bildungen vor (Fig. 6). Sie sind ganz mit Stacheln bedeckt und zwischen den Stacheln ragen lange Tastaare hervor.

Fig. 6.

*Cymonomus granulatus.*

Das Rostrum und die beiden Augenspiele eines Exemplars aus großer Tiefe ca. 1000 m (optischer Schnitt).

Von einer Cornea ist äußerlich keine Spur wahrzunehmen, ja an der Stelle, wo man eine solche vermuten sollte, ragen ebenfalls Dornen hervor und sind Tastaare vorhanden. Kurz, wir haben ein Organ vor uns, welches viel mehr an eine Antenne, als an ein Auge erinnert. So ist es denn auch von den früheren Beobachtern als eine Umwandlung des Auges in ein Tastorgan aufgefasst worden.

Ein bräunlicher Farbton im Innern erweist sich bei der Untersuchung auf Schnitten als nicht vom Pigment herrührend.

Die Schnitte zeigen uns keine Spur mehr von dem Bau eines Auges; so weit der Erhaltungszustand des Objektes es erlaubt, kann man noch einen Nervenstrang in den Stiel eintreten sehen, aber Ganglienmasse, Pigment, Rhabdome, Krystallkegel und Corneafacetten fehlen.

Wir haben also ein vollkommen rückgebildetes Auge vor uns. Wir haben kein Recht, die vorhandenen Nervenendigungen für fähig zu halten, Lichtempfindungen zu vermitteln. Die Tastaare,

welche in größerer Anzahl und in kräftiger Ausbildung auf dem Gebilde vorhanden sind, unterscheiden sich in nichts von den Tasthaaren, welche wir auch sonst auf dem Körper oder auch den Augenstielen von Krabben finden. Das einzelne Tasthaar sitzt mit einem Kugelgelenk der dicken Kutikula auf, welche von einem Kanal durchbohrt wird; durch diesen Kanal treten Nervenfibrillen hindurch, welche von der Sinneszelle ausgehen, die Sinneszelle ist in der gewohnten Weise mit einem feinen Nerven in Verbindung. Wenn also von der Umwandlung eines Sehorganes in ein Tastorgan gesprochen wird, so ist dies *cum grano salis* zu verstehen. Nicht eine im Gegensatz zur Lehre Johannes Müller's von den spezifischen Sinnesenergien stehende Umwandlung ist vor sich gegangen, sondern das Gesamtorgan, der Augenstiel, ist durch die Rückbildung des Auges und die stärkere Entwicklung der ohnehin schon vorhanden gewesenen Tasthaare, aus einem hauptsächlich zum Sehen dienenden Organ zu einem reinen Tastorgan geworden.

Von solchen Umwandlungen sind in der Litteratur eine ganze Menge bei dekapoden Krebsen erwähnt worden: bei den blinden *Pentacheles*arten, *Galatheiden* u. s. w. Bei keiner Form sind sie aber noch genauer untersucht worden und ich hoffe, über solche Untersuchungen in einiger Zeit weitere interessante Aufschlüsse geben zu können.

Wir haben jetzt — immer innerhalb der Abteilung der Brachyuren bleibend — eine solche Reihe von Rückbildungen kennen gelernt, dass es sich verlohnt, über deren Entstehung einige Betrachtungen anzustellen, ehe wir uns der oben gekennzeichneten zweiten Reihe von Augen der Tiefseekrabben zuwenden.

Es ist selbstverständlich, dass die mit den ersten Tiefseeforschungen zeitlich zusammenfallende intensive Beschäftigung mit der Descendenztheorie dazu führte, dass in allen theoretischen Erörterungen die rückgebildeten Augen der Tiefseetiere neben denjenigen der Höhlentiere eine große Rolle spielten.

Schon Darwin selbst beschäftigt sich im 5. Kapitel der Entstehung der Arten mit ihnen, wie denn viel früher schon Lamarck die Augen der Höhlentiere berücksichtigt hatte. Darwin ist der Ansicht, dass man der Wirkung des Nichtgebrauchs der Organe in diesen Fällen eine gewisse Bedeutung einräumen könne, meint aber, dass auch hier vor allem die Auslese wirksam gewesen sein müsse.

Von den späteren Theoretikern hatten Semper, Eimer u. A. mehr Neigung, eine direkte Bewirkung des Lichtmangels anzunehmen. Aber, wie sie z. T. selbst betonten, setzte dieser Annahme das Vorkommen von Tieren mit wohlentwickelten Augen an den gleichen Fundorten, an denen sich blinde Formen finden, eine unüberwindliche Schwierigkeit entgegen. So hat denn besonders Weismann

als konsequentester Verfechter des Selektionsprinzips noch neuerdings aufs eindringlichste die Annahme verfochten, dass auch in diesen Fällen nur die Prinzipien der Naturzüchtung thätig sein könnten. Die Verkümmernng der Augen bei Tiefseeformen scheint ihm nur erklärlich auf Grund der Panmixie und der Germinalselektion.

Ich bin nicht der Ansicht, dass wir durch derartige allgemeine Theorien die Erscheinungen in der organischen Natur in einer unseren Verstand auf die Dauer befriedigenden Weise erklären können. So sehr ich auch das komplizierte Gebäude bewundere, zu welchem Weismann durch konsequente Weiterbildung die Selektionstheorie ausgebaut hat, so glaube ich dennoch, dass das Verfolgen der einzelnen Vorgänge uns tiefer in das Wesen des Naturgeschehens blicken lassen wird. Die Theorie wäre niemals in der Weise, wie es geschehen ist, auf die rudimentären Augen der Tiefseekrebse angewandt worden, hätte man bei einigen Arten genau den Bau der Sehorgane und ihre Beziehung zum Aufenthaltsort untersucht. Hatte man doch in den obenerwähnten Beobachtungen an *Cymonomus granulatus* (Norm.) Anhaltspunkte für eine verschiedene Einwirkung verschiedener Aufenthaltsorte auf Individuen derselben Art.

Ein glücklicher Zufall ließ mich einige in dieser Hinsicht interessante Beobachtungen machen. In der Münchner Staatssammlung fand sich ein von Dr. Haberer in der Sagami-bai (Japan) gesammeltes Exemplar von *Cyclodorippe uncifera* Ortm., aus geringer Tiefe stammend. Es unterschied sich von den Exemplaren aus großer Tiefe auf den ersten Blick in auffallender Weise durch die dunkel gefärbten Augen, deren Stiele auch etwas länger waren.

Die Untersuchung von Schnitten zeigte aber ein ganz anderes Bild als bei den Formen aus der Tiefe. Wie Fig. 5 uns zeigt, haben wir ein normal ausgebildetes Facettenauge vor uns. Die Cornealinsen sind sehr gut ausgebildet, ebenso die Krystallkegel, die Rhabdome sind lang. Das ganze Auge besteht aus einer auffallend viel größeren Zahl von Augenkeilen; aus den in Fig. 4 u. 5 nebeneinander abgebildeten Schnitten sieht man bei dem Auge aus geringer Tiefe gerade noch einmal so viel Rhabdome als bei dem aus der Tiefsee. Und dazu ist bei dem Exemplar aus geringer Tiefe jedes Facettenglied von einem Mantel von braunem Pigment in typischer Tagstellung umgeben!

Da die von mir zunächst untersuchten Exemplare aus so weit voneinander entfernten Meeresteilen stammten, könnte man der Ansicht sein, es handle sich hierbei um zwei verschiedene Arten von enger Verwandtschaft und großer äußerlicher Aehnlichkeit. Meine Auffassung, dass es sich um Exemplare derselben Art handle, wurde zur Gewissheit, als ich durch die Güte Prof. Doederleins

aus dem Straßburger Museum die Original Exemplare, welche der Beschreibung Ortmann's zu Grunde gelegen hatten, zur Untersuchung zugeschickt bekam. Diese waren von Doederlein in demselben Meeresteil, der Sagamibai, aus welchem mein japanisches Material stammte, aber in größerer Tiefe gefangen worden. Eine genaue Untersuchung der Augen zeigte vollkommene Uebereinstimmung mit dem Bau der Augen der ostafrikanischen Exemplare.

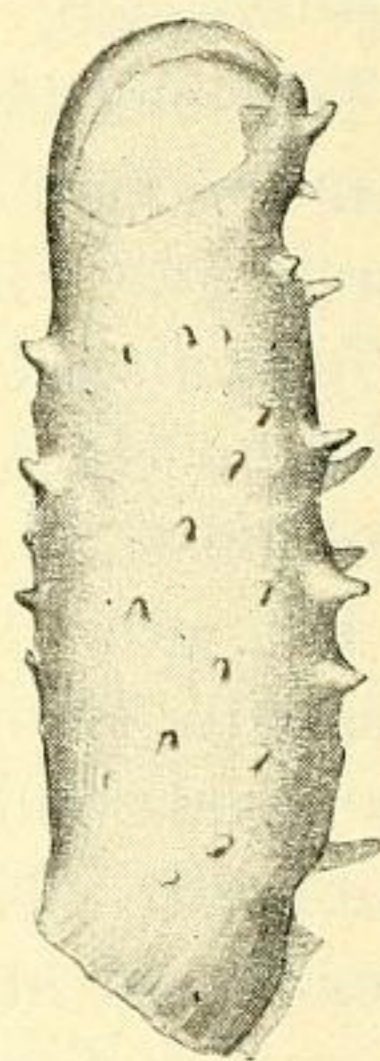
Welche wunderbare Verschiedenheit zeigte hier der feinere Bau der Augen, welche sich äußerlich nur durch einen Farbton unterschieden!

Ich kann ein weiteres ähnliches Beispiel anfügen, bei dem aber schon äußerlich eine Verschiedenheit nachzuweisen war. Es ist jene schon oben erwähnte, in der Litteratur so oft citierte, aber noch nie genau untersuchte Krabbe *Cymonomus granulatus* (Norm.)¹⁾. Während das von mir zuerst untersuchte Exemplar aus großer Tiefe die weitgehende Reduzierung der Augen zeigte, welche ich oben geschildert habe, unterschieden sich die Augen von Exemplaren, welche ich der Liebenswürdigkeit Prof. Bouvier's verdanke, schon äußerlich, indem sie Zeichen einer geringeren Rückbildung aufwiesen. Wie die Etikette des Pariser Museums ausweist, waren sie in der Nähe von Gibraltar in einer Tiefe von ca. 400 m gefangen worden.

Fig. 7 zeigt, dass bei ihnen noch eine deutliche Corneaoberfläche zu erkennen war. Auf Schnitten erwiesen sie sich auch als weniger rückgebildet, als die Augen der Form aus großer Tiefe. Zwar war weder eine Einteilung der Cornea in Facetten vorhanden, noch konnte man Krystallkegel oder Pigment erkennen, aber es waren noch Spuren von Rhabdomen, ähnlich wie bei der *Cyclodorrippe* auf Fig. 4 festzustellen. Das Nervensystem war zu schlecht erhalten, um ein Urteil zu erlauben.

Wir haben also in zwei Fällen konstatieren können, dass die Augen bei der gleichen Art eine größere Rudimentierung in großer Tiefe aufweisen, als in geringer Tiefe. Während diejenigen, welche sich bisher eine Ansicht über ähnliche Befunde bildeten, meist wohl die von mir konstatierte Thatsache so erklären würden, dass es sich um zwei konstante Varietäten handle, welche durch selektive Vorgänge irgendwelcher Art entstanden wären, habe ich mich für

Fig. 7.



Cymonomus granulatus
(Norm.)

Augenstiel eines Exemplares aus mittlerer Tiefe 440 m.

1) Gewöhnlich unter dem Namen *Ethusa granulata* Norman aufgeführt.

eine andere, vorläufig hypothetische Anschauung entschlossen. Und unter den Gründen, welche mich zu ihr leiteten, möchte ich den hier voranstellen, dass sie eine experimentelle Prüfung ihrer Richtigkeit zulässt.

Ich fasse nämlich die beiden Formen als Standortsvarietäten einer Art auf. Während in der Botanik der Begriff der Standortsvarietät ein viel benützter und auch absolut klarer ist, wird er in der Zoologie nur selten angewandt und auch dann nur selten konsequent; vor allem hat man noch kaum versucht, durch das Experiment seine Berechtigung zu erhärten.

Bei den Pflanzen sind ja jene Fälle häufig, wo die gleiche Art z. B. im Wasser und auf dem Lande, oder als Epiphyt auf verschiedenartigen Unterlagen, oder an trockenen und feuchten Orten u. s. w. gedeihen kann. Bei vielen Arten hat man charakteristische Formen, je nach dem Standort — also Standortsvarietäten — feststellen können. Das Ausschlaggebende für die Auffassung als Standortsvarietät ist die Möglichkeit, experimentell die artliche Zusammengehörigkeit der verschiedenen Formen nachzuweisen. Z. B. kann man bei gewissen *Ranunculus*-Arten aus dem Samen der gleichen Pflanze sowohl eine charakteristische Wasserpflanze, als auch eine charakteristische Landpflanze erziehen, je nach den Lebensbedingungen, denen man sie während ihrer Entwicklung aussetzt. Die Fähigkeit, Standortsvarietäten zu bilden, ist bei den verschiedenen Arten eine sehr verschiedene. Während manche Arten an sehr verschiedenartige äußere Bedingungen sich individuell anzupassen vermögen, sterben andere bei den geringsten Veränderungen des „Lebensraumes“ ab, oder gelangen überhaupt nicht zur Entwicklung.

Nicht anders als bei den Pflanzen liegen die Verhältnisse bei den Tieren. Nur wurden sie hier viel häufiger übersehen oder anders gedeutet; denn die Beobachtung solcher Verhältnisse ist bei den Tieren viel schwieriger, noch schwieriger die experimentelle Bestätigung. Dazu hat vielfach eine gewisse Einseitigkeit die Systematiker, welche oft allein die hierher gehörigen Fälle kennen lernen und beurteilen konnten, an ihrer richtigen Bewertung verhindert.

Was sind aber die noch neuerdings von Heymons und Samter untersuchten verschiedenen Formen von *Artemia salina* aus Gewässern von verschiedener Salzkonzentration anders als Standortsvarietäten? So steht es auch mit den nordischen und hochalpinen Vertretern vieler mitteleuropäischer Insekten, ebenso mit den Gebirgsformen vieler Vögel. Können wir schon bei so frei beweglichen Tieren, wenn nur eine gewisse Bindung an den Wohnort mit seinen feststehenden klimatischen und sonstigen Verhältnissen gegeben ist, den Einfluss dieses „Lebensraumes“ wahr-

nehmen, wie viel mehr muss dies der Fall sein bei den feststehenden Tieren, welche in so vielen Dingen dadurch den Pflanzen genähert werden! Und so hat denn auch Doederlein auf Grund systematischer Studien den Satz aufgestellt, dass je vagiler eine Form ist, sie desto konstanter ist, während mit dem Mangel der Vagilität die Variabilität wächst. Oder mit anderen Worten ausgedrückt, dass je mehr eine Art verschiedenartigen Lebensverhältnissen konstant ausgesetzt ist, um so mehr Standortsvarietäten sich bilden. Als besonders instruktives Beispiel weist Doederlein auf die Riffkorallen hin, deren zahlreiche als Arten beschriebene Wachstumsformen nach meiner Anschauungsweise also als Standortsvarietäten aufzufassen sind.

Ich könnte die Beispiele von Formen, welche ich als Standortsvarietäten aufzufassen geneigt bin, beliebig vermehren. Die meisten sind aber sehr schwer experimentell zu prüfen, daher möchte ich an dieser Stelle nur noch eine Reihe von Formen betrachten, bei denen sich Abänderungen der Organisation in Abhängigkeit von einem einzigen Faktor theoretisch bringen lassen, der soweit im Bereich unserer Macht steht, dass wir seine Wirksamkeit experimentell prüfen können. Dieser Faktor ist das Licht, welches ja auch für unsere Tiefseeorganismen die gleiche große negative Rolle spielt.

Ihm sind auf dem Festlande alle jene Formen entzogen, welche in Höhlen, in tiefen Brunnen und in den tiefen Regionen unserer großen Süßwasserseen vorkommen. Und so verschiedenartig auch die sonstigen Lebensbedingungen sein mögen, wenn nur das Licht mangelt, so finden wir Formen mit ganz ähnlichen Rückbildungen der Sehorgane, wie wir sie bei den Tiefseetieren kennen lernten. Von vielen Höhleninsekten kennen wir rudimentäre Augen, ein klassisches Beispiel ist auch *Proteus anguineus*, und sehr merkwürdig sind die zahlreichen blinden Fische der Höhlenfauna.

Von einem der interessantesten unter den letzteren, *Amblyopsis*, werden verschiedene Varietäten erwähnt, welche je nach der Lichtmenge ihres Aufenthaltsortes gut entwickelte oder verkümmerte Augen besitzen, oder endlich ganz blind sein sollen. Was liegt hier näher, als diese Formen alle als Standortsvarietäten einer Art aufzufassen? Aehnlich verhält es sich mit den blinden Höhlenkrebse der amerikanischen Höhlen, welche den am Tageslicht lebenden Formen der gleichen Gattung (*Cambarus*) so nahe stehen. Bei *Cambarus pellucidus* sind die Augen durch Parker untersucht worden, welcher eine noch weiter gehende Rückbildung an ihnen konstatierte, als ich sie oben für die Tiefseeform von *Cyclodorippe uncifera* beschrieb.

Am meisten scheinen mir aber durch die Auffassung als Standortsvarietäten Formen wie *Niphargus puteanus* und *Asellus*

cavaticus an Verständlichkeit zu gewinnen. Der erstere ist dem *Gammarus pulex*, der zweite dem *Asellus aquaticus* außerordentlich ähnlich, sie weichen von dem Lichttier jeder durch die Rückbildung der Augen ab. Nun kommen aber die Dunkelformen an vielen von einander getrennten Orten vor, in einsamen tiefen Brunnen, in Tümpeln, in der Tiefe von Höhlen und sogar in der lichtlosen Region unserer tieferen Süßwasserseen. Um diese Verbreitung zu erklären, hat man eine Verbindung aller dieser Gewässer durch unterirdische Adern annehmen müssen. Fürwahr eine künstliche und fernliegende Annahme, um die monophyletische Entstehung der Formen, ihre Geltung als besondere Arten oder gar Gattungen zu retten! Näher liegend und durch meine Beobachtungen an den Tiefseetieren wahrscheinlicher gemacht, ist die Annahme eines polyphyletischen Ursprungs als Standortsvarietäten je einer Art. Liegen doch für *Asellus* Beobachtungen von Vigier vor, welcher an Orten mit verschieden großem Lichtmangel bei diesen Tieren verschiedene Stufen der Augenrückbildung fand.

Alle diese Beispiele zeigen uns, dass die Augen einer ganzen Anzahl von Tierarten in ihrer Entwicklung in irgend einer Weise vom Licht abhängig sind. Befunde wie die bei *Cyclodorippe*, *Cymonomus*, *Niphargus* und *Asellus* deuten auf eine direkte Abhängigkeit vom Licht hin und sprechen gegen die Annahme, dass der weite Umweg der Germinalselektion eingeschlagen werden muss, um zur Rückbildung der Augen zu führen. Besonders auffallend ist die Beziehung des Pigments zum Licht, denn noch mehr als im Bau rudimentäre Augen, finden wir solche, denen das Pigment mangelt. Abhängigkeit der Pigmentvermehrung in den oberflächlichen Schichten des Körpers vom Licht ist ja schon sehr früh erkannt worden. Und so hat man denn auch schon frühzeitig daran gedacht, dass das Augenpigment der Dunkeltiere direkt infolge des Lichtmangels verschwunden sei.

Aber dieser ganzen Auffassung wurde besonders seit den Anfängen der Tiefseeforschung die schwerwiegende Thatsache entgegengehalten, dass an den gleichen dunklen Orten neben den Tieren mit verkümmerten Augen, solche mit gut oder sogar hochentwickelten Augen vorkommen.

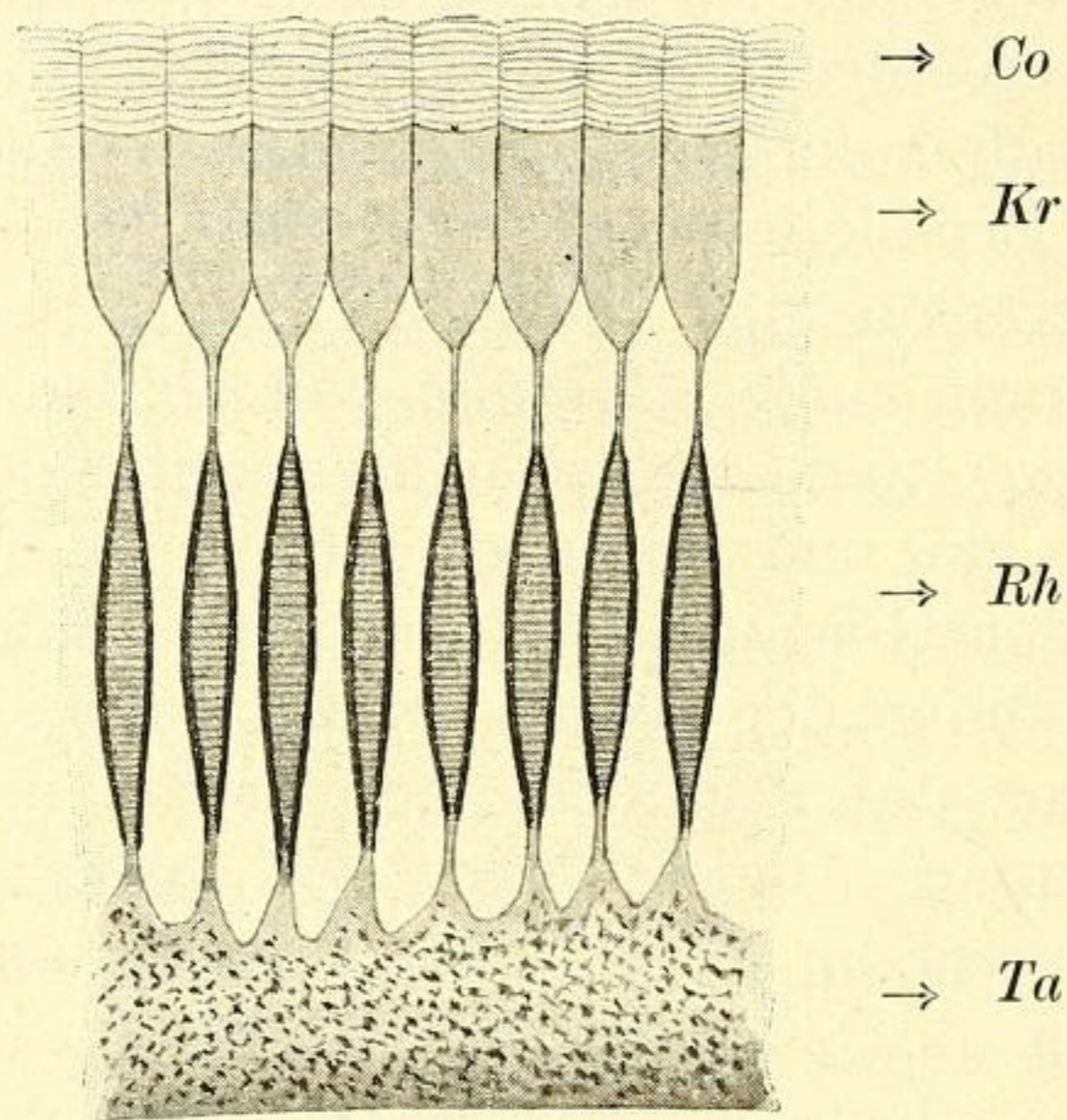
Wir werden also zu der Annahme gedrängt, dass der direkte Einfluss des Lichtmangels nicht auf alle Formen wirkt. In welcher Weise können wir uns aber eine Naturkraft wirksam denken, welche von nahe beieinander lebenden, nahe verwandten Formen auf die eine einen Effekt ausübt, auf die andere nicht?

Um diese Frage erörtern zu können, wollen wir unsere Betrachtung wieder auf die Tiefseekrabben beschränken und nunmehr die zweite Reihe unter ihnen betrachten, die mit angepassten, mit Dämmerungsaugen. Wir finden in der Tiefsee eine ganze Reihe

von Arten mit ganz normalen Augen: das sind Arten, welche der Flachsee angehören und nur als Irrlinge in die Tiefsee kommen. Daneben finden wir aber auch Formen, deren Augen äußerlich nicht besonders auffallen, sich aber durch Eigentümlichkeiten des inneren Baues unterscheiden, z. B. iridopigmentäre Augen (*Pleistacantha*). Wieder bei anderen Formen finden wir Augen, deren Oberfläche eine sehr vergrößerte ist und deren Facettenzahl eine enorm große ist (*Geryon*-Arten, *Platymaia*).

Von diesen Augen will ich nur den höchstangepassten Typus an dieser Stelle besprechen, da er für die hier erörterten Prinzipien ein sehr gutes Beispiel abgibt. Er ist repräsentiert durch das Auge von *Platymaia wyville-Thomsoni* Miers. Das Auge eines er-

Fig. 8.



Teil eines Schnittes durch das Auge von *Platymaia wyville-thomsoni* Miers.

Co = Corneafacetten; *Kr* = Krystallkegel; *Rh* = Rhabdom; *Ta* = Tapetum.

wachsenen Exemplars dieser Art ist sehr groß; es ist mehr in die Quere entwickelt und die Facettenregion bedeckt mit ihren vielen Hunderten von Facetten den nach vorn und unten gerichteten Teil des Augenstiels. Die Facettenregion ist, wenn wir sie im auffallenden Licht betrachten, von einem überraschenden Goldglanz.

Untersuchen wir dies Auge auf Schnitten, so bemerken wir sogleich dessen komplizierten Bau. Der mediane Schnitt ist ziemlich langgestreckt, die Zahl der Augenkeile ist sehr groß. Die Corneafacette ist sehr dick, ihr Durchmesser in der optischen Achse ist größer, als der in der Richtung parallel zur Oberfläche (Fig. 8). Die kurzen Krystallkegel sind normal gebaut. Die Rhabdome sind dünn und schlank und allseitig von einem dichten Mantel dunkelbraunen Pigmentes umgeben. Sonst ist im Auge kein Pigment

vorhanden. Was aber das Merkwürdigste am ganzen Auge ist, über den ganzen Augenhintergrund zieht sich eine dicke Schicht einer glänzenden, gelblich gefärbten Substanz hin. Es kann kein Zweifel herrschen, dass diese Schicht, welche dem Auge auch seinen starken Goldglanz verleiht, ein Tapetum darstellt. Ueber den Nervenapparat des Auges wäre zu bemerken, dass es ein sehr entwickeltes Gangliensystem besitzt, welches den mittleren Abschnitt des Augenstiels zum großen Teil ausfüllt. Zahlreiche Stränge verbinden das Retinaganglion durch die Membrana fenestrata mit dem Rhabdomen.

Suchen wir uns die Wirkungsweise eines solchen Auges vorzustellen, so ist zunächst die Rolle des Tapetums zu erörtern. Erstens wird es dem Auge im Dämmerlicht mittlerer Tiefen oder im Phosphoreszenzlicht anderer Organismen die Fähigkeit zu leuchten verleihen. Es wird dies nicht anders sein, als bei den mit Tapetum versehenen Augen von Raubtieren, und die Augen werden in ähnlicher Weise leuchten, wie die Kugeln an den Vorkeimen des Leuchtmooses.

Ich glaube aber, dass der Reflektor für das Tier eine viel weitergehende Bedeutung hat. Die Masse des Tapetums umgibt nämlich auch das untere Ende der Rhabdome. Ich halte es daher nicht für unmöglich, dass auch das Licht, welches die Rhabdome durchheilt hat, vom Tapetum reflektiert, den gleichen Weg noch einmal zurücklegen muss. Dabei muss es von neuem die lichtempfindlichen Nervenendigungen berühren, sie reizen und die gleiche Lichtmenge wird von diesem Auge etwa doppelt so intensiv empfunden als von einem einfach gebauten Facettenauge.

Diese Einrichtung scheint aber das Tier in stand zu setzen, selbst bei relativ geringem Licht Bilder der Gegenstände zu erkennen. Denn die von Pigment umhüllten Rhabdome sind geeignet, ein Appositionsbild zu erzeugen, ein echtes musivisches Sehen zu ermöglichen. Auch die hohe Entwicklung der Augenganglien weist darauf hin, dass dies Auge mehr als allgemeine Lichteindrücke empfängt; auch für ein bloßes Richtungsauge ist es zu hoch organisiert.

Wir sehen also in dieser Augenform eine sehr hochentwickelte Anpassung an die geringen Lichtmengen der tieferen Regionen des Meeres. Eine so weitgehende Anpassung war bisher noch von keinem bodenbewohnenden Dekapoden bekannt geworden, während Chun für die pelagischen Tiefseeformen unter den Schizopoden und Dekapoden eine ganze Reihe von ähnlich wirkenden Anpassungen beschrieben hat.

So scheinen also meine eigenen Befunde, wie sie uns vorhin zu einer Theorie der direkten Lichtwirkung zu führen schienen, nunmehr die Schwierigkeiten, welche sich derartigen Erklärungen

früher entgegenstellten, zu vermehren und zu verstärken. Und doch ist es nicht so! Wir werden nur erst auf einen Umweg geführt, der uns einen Ausblick auf die mögliche Lösung des Rätsels bietet.

Ich habe eine Statistik der Tiefseekrabben gemacht und in diese Statistik gleichzeitig die auffallendsten Eigenschaften derselben aufgenommen. Da zeigte sich denn, dass die Formen mit rückgebildeten Augen eine abgekürzte Metamorphose besitzen, während die Formen mit wenig veränderten oder mit höher angepassten Augen in ihrer Entwicklung freischwimmende Larvenstadien aufweisen.

Viele Tiefseeorganismen sind durch eine abgekürzte Entwicklung und gewisse Formen der Brutpflege ihren Verwandten aus dem Flachwasser gegenüber ausgezeichnet. Wir erkennen bei den Krabben diese Eigentümlichkeit an der Beschaffenheit der Eier. Viele Tiefseekrabben bringen statt der nach Hunderten und Tausenden zählenden winzig kleinen Eier ihrer Flachseeverwandten nur eine beschränkte Anzahl und oft nur 10—20 sehr große Eier hervor. Während im ersteren Fall der Durchmesser des Eies nur Bruchteile eines mm erreicht, findet man im letzteren Fall Eier von fast $\frac{1}{2}$ cm Durchmesser. Auffallende Beispiele hierfür sind *Cymonomus granulatus* (Norm.) und *Physachaeus ctenurus* Al. u. A. Bei denjenigen Formen, bei welchen man spätere Entwicklungsstadien gefunden hat, konnte man nun in der That nachweisen, dass bei den Tiefseeformen die wenig zahlreichen, großen Eier ebenso sicher Anzeichen einer abgekürzten Entwicklung sind, als bei den Süßwasserdekapoden und gewissen polaren Formen. Wir können also von diesen Tieren annehmen, dass ihre junge Brut keine großen vertikalen Wanderungen ausführen kann, dass die Nachkommenschaft im allgemeinen an dieselben Existenzbedingungen gefesselt ist wie die Eltern.

Ich werde in den „Ergebnissen der deutschen Tiefseeexpedition“ eine Tabelle dieser Formen nach dem Material der deutschen Expedition und nach den sämtlichen publizierten Ergebnissen früherer Expeditionen geben, und man wird aus derselben entnehmen, dass es durchweg die Formen mit verkümmerten Augen sind, welche die verkürzte Entwicklung besitzen.

Genau ebenso regelmäßig zeigen die Formen mit angepassten Augen die Kleinheit und große Menge von Eiern, welche für die Entwicklung mit voller Metamorphose charakteristisch ist, so *Geryon* und *Platymaia*. Bei *Geryon chuni* konnte ich in den Eihüllen wohlentwickelte Zoëen konstatieren, bei *Platymaia wyville-thomsoni* konnte ich an den jüngsten Stadien deutlich noch die Kennzeichen pelagischer Larvenformen erkennen. Ja bei ihnen waren die Augen nicht einmal zu der Ausbildungsstufe vorge-

schritten, welche die erwachsenen Platymaien auszeichnen. Wir haben von den letzteren oben gehört, dass sie in die Länge gezogen sind und ihrem Bau nach vorwiegend dazu geeignet sind, um nach unten und vorn zu schauen, was durchaus das geeignetste für die Lebensweise ihres bodenbewohnenden Trägers ist. Bei den jungen halblarvalen Stadien sind die Augen jedoch, wie die eines pelagischen Tieres, so gebaut, dass sie Lichtstrahlen von allen Seiten aufnehmen können, sie sind fast kugelig gestaltet. Ihre Form ist so abweichend von derjenigen der Augen erwachsener Tiere, dass Stebbing darauf zum Teil die Aufstellung einer neuen Art basierte.

Die Planktonfänge, welche mitten in den Ozeanen über großen Tiefen gemacht wurden, brachten aus den verschiedensten Tiefen freischwimmende Larven von bodenbewohnenden und ausgesprochen abyssalen Krabben empor. Soweit ich sie bisher untersucht habe, gehört keine zu einer Form mit rückgebildeten Augen.

Damit hätten wir also eine allgemeine Gesetzmäßigkeit konstatiert. Wir können dieselbe folgendermaßen formulieren: Unter den Tiefseekrabben haben diejenigen Formen verkümmerte Augen, deren Entwicklungsgeschichte sie durch Generationen hindurch dauernd dem Licht entzieht; diejenigen Tiefseekrabben jedoch, welche durch die Vermittlung ihrer freischwimmenden Larvenstadien in jeder Generation die Möglichkeit haben, mit dem Licht in Berührung zu treten, haben wohlentwickelte, oft hochangepasste Augen.

Vergleichen wir diesen Befund mit dem Verhalten der Höhlenformen und der in Brunnen und tiefen Süßwasserseen lebenden Krustaceen, so finden wir für unser Prinzip eine Bestätigung.

Die in tiefen Brunnen oder in den Gewässern der Höhlen lebenden Tiere sind ebenfalls dauernd vom Licht ausgeschlossen. Die Gewässer in den Höhlen sind meist derartige, dass eine periodische Wanderung ans Tageslicht ausgeschlossen ist. Die in der Tiefe unserer Süßwasserseen vorkommenden Formen haben aber keine zu großen vertikalen Wanderungen befähigten Larvenformen. Die *Cambarus*-Arten aus den Höhlen haben ebenfalls wie unsere Flusskrebse eine direkte Entwicklung, und bei dem blinden Höhlenfisch *Amblyopsis* kommt nach Eigenmann eine besondere Form der Brutpflege vor, indem das alte Tier die Larven unter seinem Kiemendeckel beherbergt.

So steht es denn in voller Uebereinstimmung mit meiner Theorie, wenn wir hier nirgends höher angepasste Augen finden, sondern bei den echten Angehörigen dieser Lebensgruppen nur solche mit irgendwie verkümmerten Augen.

Alle die aufgeführten Thatsachen haben uns also zu der Auf-

fassung hingeleitet, dass das Licht auf die Ausbildungsstufe der Augen der Tiefseekrabben einen sehr wichtigen Einfluss übt. Welcher Art ist aber dieser Einfluss? Wir haben bisher nur Thatsachen beigebracht, welche es unwahrscheinlich machen, dass die Natur den Umweg der Selektion eingeschlagen habe. Die Thatsachen sprachen mehr für eine irgendwie geartete direktere Beziehung zwischen Licht und Sehorgan.

Im Anfang meiner Untersuchungen hatten mich meine Befunde der Annahme geneigt gemacht, dass die Pigmententwicklung — um diese zunächst zu behandeln — von der Belichtung des Auges abhängig sei. Denn ich hatte bei einigen Formen, deren erwachsene Tiere deutliches Pigment in den Augen zeigten, an den jungen Stadien kein solches nachweisen können. Aber dann hätte ich meine Erklärung auf die Krustaceen beschränken müssen; denn wie viele Tiere machen ihre Entwicklung im Innern des Muttertieres oder in dichten Eischalen durch und schlüpfen mit gut pigmentierten Augen aus! Eine derartige Beschränkung wäre aber einer so allgemeinen Thatsache, wie der Pigmentbildung gegenüber, nicht am Platze gewesen. Zudem fand ich später bei *Geryon affinis* aus mehr als 1000 m Tiefe, dass die noch in den Eischalen eingeschlossenen Larven deutlich pigmentierte Augen besaßen.

Abhängigkeit der Pigmentbildung von Licht ist aber nun sichere Thatsache. Es steht fest, dass sich das Pigment im Licht vermehrt. Ob es sich im Dunkeln vermindert, ist nicht sicher, aber jedenfalls vermehrt es sich in der Dunkelheit nicht.

Wir müssen daher annehmen, dass der dauernde Aufenthalt im Dunkeln die Pigmentbildung unterdrückt; wenn das Pigment einmal gebildet ist, so wird es durch Lichtmangel wohl nicht zur Rückbildung gebracht. Die Fähigkeit, die Pigmentierung der Augen auf die Nachkommenschaft zu vererben scheint aber keine absolute zu sein, sondern sie scheint nach Ablauf einer Anzahl von Generationen zu erlöschen, wenn nicht das Licht von neuem als Entwicklungsreiz wirken und die Pigmentbildung von neuem auslösen kann.

Dies ist nur die Skizze einer Theorie, welche ich in Zukunft näher zu prüfen gedenke. Diese Theorie einer direkten Beeinflussung ist in dieser Form natürlich nur auf die Arten mit rückgebildeten Augen anzuwenden. Wie sollen wir uns aber die höher angepassten Augen ohne die Wirkung der Auslese auf variierende Formen entstanden denken?

Auch hier möchte ich, ehe ich den kaum zu prüfenden Weg der Selektionshypothese annehme, eine Möglichkeit erörtere, auf welche mich ebenfalls das Vorkommen einer „Standortsvarietät“ geführt hat.

Grassi hat aus der *Cloaca maxima* von Rom eine Aalform beschrieben, welche sich von den gewöhnlichen Aalen dadurch unterscheidet, dass sie in ähnlicher Weise vergrößerte Augen besitzt, wie viele Tiefseefische. Auch die geschlechtsreifen Aale der Tiefsee und die ebendort lebenden jungen *Leptocephalen* haben ja die vergrößerten Augen. Jene Kloakenaale müssen von Montéeaalen abstammen, welche wie sonst in die belichteten Flüsse hier in die Dunkelheit der Kloake als kleine Tiere eingewandert sind. Unter dem Einfluss des Lichtmangels entwickelte sich hier also eine Standortsvarietät mit Dämmerungsaugen.

Welche Gesetzmäßigkeiten im einzelnen sich dabei verknüpfen müssen, um so angepasste Augen zu erzeugen, ist allerdings selbst bei dieser Annahme noch vollkommen rätselhaft. Wir müssen den Vorgang studieren, um den Schlüssel zu finden. Wir haben im Verlauf dieser Erörterung an verschiedenen Punkten gesehen, dass nur die Beobachtung, nicht die freie Spekulation uns neue Wege weist.

Und so betrachte ich es denn als das wesentliche Ergebnis dieser Untersuchung, dass ich zu präzisen Fragestellungen geführt worden bin, welche eine experimentelle Untersuchung zulassen.

Die Experimente habe ich begonnen und hoffe in nicht zu langer Zeit über sie berichten zu können.

Ueber das Vorkommen von Borstenbüscheln an den Randzellen bei *Pediastron*.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön, Biol. Station).

In Nr. 19 des „*Biol. Centralblattes*“ (vom 1. Oktober 1898) habe ich eigenartige borstenartige Anhängsel beschrieben, welche sich bei den *Pediastron* einer bestimmten Lokalität im Königreiche Sachsen vorfanden, wo ich zu jener Zeit planktologische Untersuchungen anstellte. Es war dies der Großteich zu Deutschbaselitz in der Nähe von Kamenz, dessen Wasserfläche 100 Hektar einnimmt, bei einer durchschnittlichen Tiefe von nur drei Metern. In diesem mächtigen Teichbecken zeigten sich die Vertreter der in Rede stehenden *Palmellaceen*-Familie fast sämtlich mit Borstenbüscheln ausgerüstet, welche auf den Fortsätzen der Randzellen standen und den Eindruck von steifhaarigen Pinseln machten. Die Borsten hatten eine Länge von 15—20 μ und schon ganz kleine *Pediastrum*-Scheiben (von bloß 70 μ) waren mit solchen Ausläufern versehen. Da die betreffenden *Pediastron* frei im Wasser flottierend angetroffen wurden, so glaubte ich annehmen zu dürfen, dass es sich in diesem Borstenbesatz um eine Schwebvorrichtung handle, wie wir sie neuerdings vielfach bei limnetischen Algen aufgefunden