

Zeitschrift

78069

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsechzigster Band

Mit 45 Tafeln und 73 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1898.

Die Facettenaugen der Ephemeriden.

Von

Carl Zimmer.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Breslau.)

Mit Tafel XII und XIII.

EXNER weist in seiner »Physiologie des facettirten Auges« (1891, p. 112—115) auf den ungleichmäßigen Bau mancher Arthropodenaugen hin. Er macht darauf aufmerksam, dass die Augen vieler Libellen in ihrem oberen Theile eine Verlängerung der Facettenglieder aufweisen und durch abweichende, meist farbige Pigmentirung von dem unteren schwarz pigmentirten Abschnitt sich unterscheiden.

Wie er ausführt, erspät das Thier mit dem oberen Theile des Auges, der zum Erkennen von Bewegungen geeigneter ist, die in der Luft schwebende Beute, während es mit dem unteren Theile des Auges das erjagte Wild während des Verzehens sieht.

EXNER erwähnt dann, dass sich eine solche ungleichmäßige Ausbildung des Auges auch bei den Dipteren und dann in hervorragendem Grade bei Phronima findet. Bei diesem Amphipoden hat sich bekanntlich das Auge in zwei Theile gespalten, von denen der obere Facettenglieder zeigt, die an Länge die Facettenglieder des unteren Theiles um das Neunfache übertreffen.

CHUN fand weiter (1896), dass eine solche Zweitheilung des Auges bei den Krustern durchaus nicht einzig dasteht, sondern sich bei pelagisch lebenden Tiefseekrebsen sehr verbreitet findet. Es gelang ihm sogar, die Zwischenformen bis zum völlig getheilten Auge nachzuweisen, so dass er sagen konnte (1896, p. 242):

»Das Phronimidenauge, vielfach untersucht und bisher als ein Curiosum betrachtet, dessen fremdartiger Aufbau unvermittelt und unverständlich in die Erscheinung tritt, erweist sich als ein Glied einer Reihe von Umbildungen, die unter pelagischen Formen weit verbreitet sind.«

Er zeigt aber auch, dass eine solche allmähliche Zweitheilung des Auges nicht regellos geschieht, sondern Hand in Hand geht mit der Veränderung der Lebensbedingungen. Während nämlich die an der Meeresoberfläche lebenden Kruster einen ganz regelmäßigen Bau des Auges erkennen lassen, weisen die in der Tiefe lebenden eine immer merkwürdiger werdende Ausbildung auf. In den Tiefen, zu denen nur diffuses Licht dringt, ist natürlich das Pigment im Auge nicht mehr nöthig. So findet man dann, dass bei den Formen, die den Aufenthalt wechselnd an der Oberfläche und in der Tiefe nehmen, auch noch vollständig normale Pigmentirung vorhanden ist und Pigmentwanderung auftritt, dass aber bei Formen, die dauernd in jenen schwach belichteten Tiefen leben, eine der beiden Pigmentarten, sei es nun, wie es meistens geschieht, das Retinapigment, oder sei es das Irispigment, verschwindet. Zugleich aber macht sich eine immer weiter gehende Theilung des Auges in ein »Frontauge« und ein »Seitenauge« geltend. Das Frontauge zeigt dem Seitenauge gegenüber eine auffällige Verlängerung der Facettenglieder. Im extremsten Falle bleibt dann allein das Frontauge bestehen und das Seitenauge verschwindet gänzlich. Wir finden in diesen Frontaugen der pelagischen Tiefseekruster, mit ihrem Pigmentmangel und ihrem ausgezeichneten Superpositionsbilde »die vollkommensten Dunkelaugen, von denen wir bis jetzt Kenntnis haben«. Zugleich aber passt sich das Frontauge durch die Verlängerung der Facettenglieder immer mehr dem Erkennen von Bewegungen an. Eine solche Fähigkeit muss ja auch dem Krebse, der auf jene durchsichtigen und daher schwer wahrnehmbaren pelagischen Organismen Jagd macht, von ganz besonderem Vortheile sein.

Die auf dem Meeresboden lebenden Tiefseekruster zeigen im Gegensatze dazu Augenformen, die, abgesehen von dem Pigmentmangel, mit denen der Oberflächenkrebse übereinstimmen. Sie, die ja meist von Aas leben, sind auch nicht auf das Erkennen von Bewegungen angewiesen.

CHUN weist diese Verhältnisse ausführlich bei den Schizopoden nach, macht aber auch darauf aufmerksam, dass sich vollkommen konvergente Erscheinungen auch bei anderen Klassen der Kruster finden, die gar nicht so nahe im System beisammen stehen, nämlich bei den Cladoceren, Decapoden und Amphipoden.

Es lag nun nahe zu vermuthen, dass auch bei den Insekten sich eine ähnliche bis zur Theilung gehende ungleichmäßige Ausbildung des Auges in jenen Fällen würde finden lassen, wo Lebens-

bedingungen vorhanden sind, die ein Erkennen von Bewegungen zur Voraussetzung haben.

Auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor CHUN, machte ich mich nun daran, nach solchen Erscheinungen bei den Hexapoden zu suchen. Von vorn herein behielt ich die Ephemeridengattungen *Cloë* Burm. und *Potamanthus* Pict. im Auge, bei denen eine Zweitheilung des Auges bekannt war.

Bereits die Altmeister der Entomologie, RÉAUMUR und DE GEER entdeckten die Zweitheilung des Auges bei *Cloë*, von der sie auch Abbildungen gaben.

RÉAUMUR sagt (1738, Tom IV, p. 240): »Diese Fliege aus dem Geschlechte der sogenannten Eintagsfliegen hat vier Augen. Sie hat zwei an derselben Stelle wie die anderen Fliegen, die aber von geringer Ausdehnung sind. Sie wird wohl für die geringe Oberfläche dieser Augen schadlos gehalten durch zwei andere, deren jedes für sich etwas von der Gestalt eines Turbans hat, und die auf dem Scheitel neben einander stehen. Sie gleichen auch etwas einem Pilze, dessen Hut nur wenig den Stiel überragt, und dessen Oberfläche mit großer Kunst in äußerst kleine Facetten getheilt ist. Die zuerst erwähnten Netzaugen, die denen der anderen Fliegen gleichen, sind braun. Die Turbanaugen haben eine sehr schöne citronengelbe Farbe.«

DE GEER erkannte dann schon, dass es sich um einen Geschlechtsunterschied handelt, in so fern als nur das Männchen die getheilten Augen hat. Er schreibt (1779, Bd. II, 2. Thl., p. 28):

»Der Kopf dieser kleinen Ephemer, welche ein Männchen war, ist darum merkwürdig, weil daran vier netzförmige Augen, 'zwey große und zwey kleine sizen, welche eben so beschaffen sind als diejenigen, die RÉAUMUR an einer anderen Ephemerart beschrieben, und Turbansaugen (des yeux en Turban) benennet hat. Zu seiner Beschreibung darf ich nichts weiter hinzusezen, als dass die großen Turbansaugen unserer Ephemer hellbraun; die kleinen aber, die hinterwärts an der Seite der großen liegen, dunkelbraun sind. Die Turbansaugen, welche RÉAUMUR auch sehr gut mit den Champignons verglichen hat, nehmen beynahe den ganzen Vordertheil des Kopfes ein.«

Von einer anderen Art schreibt er (p. 33):

»Außer diesen beyden gewöhnlichen Augen aber haben die Männchen dieser Art, oben auf dem Kopf, zwischen denselben, noch zwey andere netzförmige, die senkrecht als zwo Säulen in

die Höhe stehen. Bey Gelegenheit einer anderen Art Ephemer-männchens haben wir dieser Augen schon gedacht. RÉAUMUR hat sie mit Turbans oder Schwämmen verglichen, deren Huth ein wenig über den Fuß hervorstehet. Bloss und allein haben sie die Männchen.

Bey unserer Ephemer waren sie gelb braunröthlich. Sie sehen wie ein Paar fast cylindrische Säulen oder Fußgestelle aus, deren Oberende flacherhaben und mit sehr feinem Gitterwerk bezeichnet ist. Sie sind von ziemlicher Höhe, und geben dem Kopf ein sonderbares Ansehen.*

Eine genauere Darstellung vom äußeren Habitus dieser zweitheiligen Augen der Männchen von Cloë Burm. giebt PICTET (1845), auf dessen Angaben ich weiter unten zurückkommen werde. EATON (1888) übernimmt von RÉAUMUR die Bezeichnung »Turbanaugen« und giebt von einigen Arten sehr genaue Abbildungen.

Als es mir nun im Herbste vorigen Jahres gelang, ein Exemplar von Cloë pumila Burm. zu erbeuten, fand ich zu meinem Erstaunen bei der mikroskopischen Untersuchung der inneren Struktur eine Ungleichmäßigkeit der beiden Augenpaare, die meine kühnsten Erwartungen übertraf. Man muss sich wundern, dass eine solche ungleichmäßige innere Ausbildung bisher so gut wie unbekannt geblieben ist. Nur einige kurze Bemerkungen finde ich über diese Augen in der Litteratur. Einerseits giebt CIACCIO (1880) eine Notiz, über die mir nur ein Referat zu Gebote steht (Journ. of the Royal Micr. soc. 1882, p. 609), und andererseits liefert CARRIÈRE in seinen »kurzen Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane« (Zool. Anz. IX, p. 479) eine knappe Beschreibung der Augen, ohne aber auf die verschiedene physiologische Wirksamkeit der beiden Augenpaare und ihre biologische Bedeutung einzugehen. Eine ausführliche Publikation, die er vorbereitet hatte, ist nicht mehr erschienen.

Nachdem ich bei Cloë Burm. die erwähnte Ungleichheit im mikroskopischen Bau der beiden Augenpaare gefunden hatte, untersuchte ich auch die Augen der anderen Ephemeriden, so weit sie mir zu Gebote standen. Es gelang mir auch hier eine Reihe aufzustellen, die uns den phylogenetischen Entwicklungsgang des einfachen ungetheilten Auges bis zu jenem Extrem zeigt.

Ich will im Folgenden zunächst die Ephemeridenaugen einer anatomischen Betrachtung unterziehen, um dann die physiologische und biologische Bedeutung der Zweitheilung des Auges bei Cloë Burm. und ihre allmähliche Entwicklung zu besprechen.

Materialbeschaffung.

Das Material beschaffte ich mir theils durch Einfangen der ausgebildeten Thiere, theils durch Zucht aus Larven. Cloë pumila Burm. fand ich Anfang August an schnell fließendem Wasser, wo sie am Schilfe sitzen, mit dem etwas in die Höhe gehobenen Hinterleib und den ausgebreiteten Schwanzfäden ständig hin und her wackelnd. In demselben Wasser (dem Schwarzwasser hinter dem Scheitniger Parke in der Nähe von Breslau) und zur selben Zeit bis tief in den Herbst hinein fing ich auch die Larven von Cloë fuscata L. Sie hielten sich hier an den Stellen auf, wo das Wasser reißend über Kies hinströmt. Dies deutet schon darauf hin, dass sie sehr sauerstoffbedürftig sind. Hielt man sie in einem nicht gut durchlüfteten Gefäße, so gingen sie rasch ein. Im engen Gefäße schwammen sie schon nach 12 Stunden fast sämmtlich als Leichen auf der Oberfläche. Wurde durch das Gefäß ein Luftstrom geleitet, so hielten sie sich ganz gut.

Wiederum in demselben Wasser fing ich im Frühjahr die Larven von Potamanthus brunneus, und zwar Mitte April ziemlich ausgewachsen. Auch einzelne ausgekrochene Thiere fand ich in der zweiten Hälfte des April.

PICTET giebt an, dass die Larven von Potamanthus Pict. sich mit Pflanzenstückchen und Detritus umgeben. Ich konnte nichts davon bemerken. Auch seine weitere Angabe, dass sie sich nur schwerfällig im Wasser fortbewegen, kann ich nicht bestätigen. Im Gegentheil bemerkte ich, dass sie sehr gut zu schwimmen verstehen, wenn sie allerdings auch nicht die Beweglichkeit der Larven von Cloë besitzen.

Die verschiedenen Arten von Baëtis Leach. fand ich das ganze Jahr hindurch an Mauern, Bäumen, Sträuchern, Pfählen etc., oft ziemlich weit vom Wasser entfernt.

Ephemera vulgata flog im Mai in großen Schwärmen auf den Wiesen an der sanft fließenden Ohle. Palingenia virgo Ol. erhielt ich durch Herrn Professor KARSCH aus dem Berliner Museum zugesendet.

Untersuchungsmethoden.

Zur Härtung der Augen wandte ich mit gutem Erfolge an: Alkohol, warme Sublimatlösung, Pikrinessigsäure, PERÉNYI'sche Flüssigkeit, und ein von ROSENSTADT (1896, p. 749) angegebenes Gemisch

von Sublimatlösung und PERÉNYI'scher Flüssigkeit. Weniger gute Dienste leistete mir Pikrinschwefelsäure, und nach der GOLGI'schen Methode erhielt ich nur negative Resultate.

Einige Schnittserien depigmentirte ich mit einem Gemisch von stark verdünnter Salz- und Salpetersäure, wie es ebenfalls ROSENSTADT (1896, p. 749) angiebt.

Die Schnitte färbte ich mit alkoholischem Karmin, Pikrokarmen nach CHUN und nach WEIGERT, Boraxkarmin und Jodgrün-Säurefuchsin. Mit Hämatoxylin erreichte ich wenig, eben so mit einer Beitze von schwefelsaurem Eisenammonoxyd und Hämatoxylin, wie es HEIDENHAIN angiebt. Zur Färbung der Krystallkegel und des Rhabdoms wandte ich mit sehr gutem Erfolge eine wässrige Lösung von Säurefuchsin an.

Die Schnitte führte ich in einer Dicke von 5—10 μ senkrecht zur Körperachse, wobei ich sowohl Längs- als Querschnitte durch die Facettenglieder erhielt.

Ich bettete meist in Glycerin ein, da in Kanadabalsam manche Einzelheiten verschwanden.

Anatomie des Ephemeridenauges.

Allgemeiner Typus des Ephemeridenauges.

Das Ephemeridenauge ist mit einem wohl ausgebildeten Krystallkegel ausgestattet, gehört demgemäß nach GRENACHER (1879, p. 75) zu dem euconen Typus.

Jedes Facettenglied, wie ich nach EXNER den zu jeder Corneafacette gehörigen Theil des Gesamtauges nennen will, zeigt im euconen Auge folgenden Bau: Am distalen Ende liegt die Cornea. Sie zeigt fast allgemein eine Schichtung, wie sie nach CHUN (1894, p. 218) besonders auffallend am Schizopodenauge zu sehen ist. Auch bei der bikonvexen Cornea des Ephemeridenauges findet man einen starken lichtbrechenden äußeren und einen schwächer lichtbrechenden inneren Theil, die zusammen gleichsam ein achromatisches System bilden.

Betreffs der Entstehung der Cornea nahm man allgemein an, dass sie eine Ausscheidung der Krystallkegelzellen sei, bis CLAUS (1879, p. 73) bei Phronima zwei Hypodermiszellen als Matrixzellen der Cornea beschrieb. Dann fand CHUN (1896, p. 219) bei den Schizopoden durchgängig Corneakerne, die sich allerdings nur schwach färben und daher leicht übersehen werden konnten.

So waren denn für die Kruster besondere Matrixzellen der Cornea nachgewiesen; doch für die Insekten nahm man nach wie vor eine Ausscheidung der Cornea durch die Krystallkegelzellen an. JAKOBSEN (1893, p. 472) spricht als Resultat seiner Untersuchung über die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. seine Ansicht mit Entschiedenheit dahin aus, dass sich »kein Zelllager nachweisen lässt, das getrennt von den Krystallkegelzellen die Ausscheidung der Cornealinsen übernimmt«.

Bei den Ephemeriden fand ich jedoch fast durchgehend den zwischen der Cornea und den Krystallkegelzellen liegenden Raum deutlich zweigetheilt. Er besteht also offenbar aus zwei Zellen. Kerne konnte ich mit Sicherheit allerdings nur im Stirnauge von Cloë Burm. nachweisen, doch waren Reste von solchen verschiedentlich vorhanden. Ich gebe in Fig. 20 ein solches Bild. Die granulirten Massen im Inneren der Zellen sind offenbar Kernrudimente. Es ist ja leicht möglich, dass in den Zellen, die ihre Aufgabe erfüllt haben, der Kern zu schwinden beginnt.

Für das eukone Auge typisch ist der Krystallkegel mit den Resten der vier Zellen, die ihn ausgeschieden haben, und ihren Kernen. Diese Kerne, welche CLAPARÈDE als »SEMPER'sche Kerne« bezeichnet, liegen im Ephemeridenauge kappenförmig über dem Krystallkegel, der die Form eines Konus mit abgerundeter Spitze und Basis hat.

Ich brauche wohl nicht erst darauf hinzuweisen, dass sich im Ephemeridenauge durchaus kein Zusammenhang des Krystallkegels mit dem Rhabdom vorfindet, wie ihn PATTEN bei manchen Arthropoden bemerkt haben will — er hat ja auch seine Ansicht selbst zurückgenommen —, dass sich vielmehr allgemein gerade das Gegentheil nachweisen lässt.

Als lichtpercipirender Apparat fungirt die Retinula. Sie besteht bei den Ephemeriden, wie ja fast überall, aus sieben Zellen, die ein centrales Rhabdom ausscheiden. Doch macht sich hier schon verschiedentlich die Neigung zum Schwunde einer dieser Zellen geltend. Die Kerne liegen am distalen Ende der Zellen.

Der von GRENACHER (1879, p. 78) aufgestellte Unterschied von Haupt- und Nebenzellen oder von Pigmentzellen erster und zweiter Ordnung, tritt auch beim Ephemeridenauge deutlich hervor. Die Hauptpigmentzellen umgeben hier in der Zweizahl das untere Ende des Krystallkegels. Die spindelförmigen Nebenzellen sind meist in großer Anzahl vorhanden und liegen um den Krystall-

kegel, die Hauptpigmentzellen um den oberen Theil der Retinula. Die Hauptpigmentzellen und die Retinulazellen führen ein schwarzes, braunschwarzes oder blauschwarzes Pigment im Gegensatze zu dem rothgelben oder rothbraunen der Nebenzellen. Auch im Ganglion opticum liegen oft nicht unbedeutende Pigmentmassen (Fig. 22 P).

Fassen wir das Gesagte noch einmal kurz zusammen, so ist also der Bau des Facettengliedes im Allgemeinen folgender:

Unter einer bikonvexen mehrschichtigen Cornea (Fig. 4 C) liegen zwei Corneazellen (Fig. 20). Dann folgt der Krystallkegel (Fig. 23 K) mit den SEMPER'schen Kernen (Fig. 23 KK). Hinter diesem liegt die siebentheilige Retinula, die ein centrales Rhabdom ausscheidet (Fig. 23 R). Die Hauptpigmentzellen liegen um den unteren Theil des Krystallkegels (Fig. 23 u. 25 HPZ), die Nebenzellen in einem weiteren Kreise um den oberen Theil des Facettengliedes (Fig. 23 u. 21 NPZ).

Von diesem »Normaltypus« jedoch finden sich nicht unbedeutende Abweichungen. Ich wende mich zur Besprechung der Augen der einzelnen Genera. PICTET (1845) unterscheidet folgende Gattungen: Ephemera, Palingenia, Baëtis, Potamanthus, Cloë, Caenis und Oligoneuria.

EATON (1888) nimmt zwar noch weitere Genera an, doch will ich mich an PICTET halten, wie ich auch die Bestimmung der untersuchten Arten hauptsächlich nach PICTET ausgeführt habe.

Cloë Burm.

Untersuchte Arten: *Cl. fuscata* L., *Cl. pumila* Burm.,
Cl. translucida Pict.

Fig. 1—13.

Das Weibchen hat Augen, die nach dem Normaltypus gebaut sind (Fig. 3). Das Männchen (Fig. 2) zeigt außer diesen Seitenaugen noch jene auffälligen Stirnaugen.

PICTET (1845, p. 48) schreibt über diese accessorischen Augen:

»Der Kopf zeigt von oben gesehen zwei riesige Augen, die ihn fast ganz bedecken, ja die ihn selbst nach hinten zu überragen. An den Seiten nimmt man zwei andere Augen wahr, deren äußerer Rand allein sichtbar ist, und die in ihrer Form an jene des Weibchens erinnern. Betrachtet man den Kopf von der Seite, so erkennt man, dass letztere Organe den normalen Platz des Auges einnehmen, und dass es die eigentlichen Analoga derer des Weibchens sind. Man sieht auch, dass die beiden großen

Nebenaugen eine besondere, sehr beachtenswerthe Gestalt haben, wie sie RÉAUMUR und DE GEER unter dem Namen ‚Turbanaugen‘ beschrieben haben. Sie sind gebildet aus einer halbkugeligen reticulirten Calotte, oft roth oder gelb gefärbt, die getragen wird durch einen nach der Basis zu verjüngten obkonischen Ring.

Diese Stirnagen sind durchaus abweichend vom Normaltypus gebaut:

Die Cornea (Fig. 4 C) ist nach innen zu auffallend stark gewölbt. Deutlich ist die stärker und die schwächer lichtbrechende Schicht von einander abgesetzt. Der stärker lichtbrechende Theil ist schon für sich eben so stark gewölbt wie eine Corneafacette des Seitenauges. In dem schwächer lichtbrechenden Theile lässt sich wiederum eine Schichtung erkennen.

Unter der Cornea fand ich zwei sich schwach färbende lichtbrechende Gebilde, die Kerne der beiden Zellen, welche die Cornea ausgeschieden haben (Fig. 4 u. 5 CK). Der Krystallkegel (Fig. 4 K) ist ziemlich konsistent: Er schrumpft wenig und wird durch das Messer leicht aus seiner Lage gerissen. Allseitig umgeben ist er von den vier Zellen, die ihn ausgeschieden haben (Fig. 4 KZ). Auf Querschnitten zeigt er sich daher ringförmig von diesen Zellen umgeben (Fig. 7). Die Retinula hat eine ganz eigenartige Ausbildung (Fig. 1 u. 10). Sie hat sich in zwei Theile getrennt, die durch einen lichtbrechenden Faden mit einander in Verbindung stehen. Der obere Theil, den ich ‚Kerntheil‘ im Gegensatze zu dem unteren ‚Rhabdomtheil‘ nennen will, zeigt eine becherförmige Gestalt (Fig. 4 KT). Der Krystallkegel mit seinen Zellen ruht in ihm wie ein Ei im Eierbecher. Eine Ausscheidung von irgend welcher lichtbrechenden Substanz findet hier nicht statt. Hingegen liegen in diesem Theile die sieben Retinulakerne (Fig. 4, 8, 11 RK). Sehr instruktiv ist ein Querschnitt durch diese Region des Facettengliedes, wie ihn Fig. 8 zeigt. Hier sieht man zu äußerst einen Kranz gebildet aus den sieben Retinulazellen mit ihren Kernen. Ein zweiter Kranz wird gebildet von den Krystallkegelzellen, und zu innerst liegt der viertheilige Krystallkegel. Bei *Cloë pumila* allerdings trifft der Schnitt den Krystallkegel nicht mehr. Wir erhalten daher ein Bild, wie es Fig. 11 zeigt.

Der untere Theil, der Rhabdomtheil, zeigt die sieben Retinulazellen, die nach innen zu das Rhabdom ausgeschieden haben. Außerdem aber findet noch eine Ausscheidung am Rande der Retinula, und zwar an der Berührungsstelle je zweier Zellen statt. Hier finden

sich sieben stäbchenförmige, stark lichtbrechende Gebilde, die ich als »Nebenstäbchen« bezeichnen möchte. Sie setzen sich bei *Cloë fuscata* etwas von der Retinula ab (Fig. 9 *N.St.*), während sie bei *Cloë pumila* in diese eingebettet erscheinen (Fig. 12 *NSt.*).

Der Abstand beider Theile der Retinula von einander beträgt bei *Cloë fuscata* über ein Drittel, bei *Cloë pumila* sogar über die Hälfte der Länge der ganzen Retinula. *Cloë pumila*, das kleinere Thier, besitzt überhaupt Stirnangen, welche an Umfang diejenigen von *Cloë fuscata* L. sowohl relativ wie absolut übertreffen.

Der Zwischenraum zwischen den Kerntheilen und den Rhabdomtheilen wird gefüllt von einer homogenen Flüssigkeit, oder dünnen Gallerte, durch welche die Fäden, die jene Theile verbinden, hindurchlaufen. Von Hauptpigmentzellen ist nirgends auch nur die geringste Spur zu sehen. Die Nebenpigmentzellen (Fig. 4, 5, 6 *NPZ*) sind in ihrem oberen Theile, d. h. oberhalb des Krystallkegels, kolbenförmig verdickt. Der untere, fadenförmige Theil zeigt nur noch an der Stelle, wo der Kern liegt, eine Anschwellung.

Die Retinulazellen sind fast vollkommen pigmentlos. Nur ganz am Grunde zeigen sich Pigmentreste, und auch diese nur bei einem Thiere, das nach Belichtung getödtet worden ist (Fig. 10). Bei Thieren, die vor ihrem Tode im Dunkeln gehalten worden waren, ist alles Retinapigment hinter die Membrana fenestrata gewandert, so dass nun die Retinulae vollkommen pigmentfrei sind (Fig. 1). Bei ganz besonders stark pigmentirten Exemplaren fand ich allerdings den ganzen Rhabdomtheil der Retinula, wenn auch nur schwach, mit Pigment ausgestattet. Bei solchen Thieren trat auch Pigment zwischen den Nervenfasern auf, da, wo sie den von BERGER (1878) als Retina gedeuteten Theil des Ganglion opticum verlassen. Alles Pigment der Stirnangen zeigt eine gelblichrothe Farbe. Die Retinula ist von Tracheen umgeben (Fig. 9 *T*), die an ihrem oberen Ende blasenförmig abschließen. Diese Enden überragen den Rhabdomtheil um eine Kleinigkeit (Fig. 1 u. 10 *T*). Die Krystallkegel sind am Rande des Auges klein und rückgebildet (Fig. 1 u. 10 *r.K.*), während die zugehörigen Retinulae noch wohl entwickelt sind. Für die äußersten Retinulae endlich kommen überhaupt keine Krystallkegel mehr zur Ausbildung. Schnitte durch den Kerntheil der Retinula ergeben daher Bilder, wie Fig. 13 zeigt. Diese Kerntheile liegen an der Seitenwand des Auges an dem »obkonischen Ringe« PICTET's.

Direkt über der Membrana fenestrata liegen um jedes Facetten-

glied etwa zehn bis zwölf ziemlich große, sich stark färbende Kerne (Fig. 12 *). Über ihre Bedeutung bin ich mir vollkommen unklar. Ich vermüthe, dass sie nervöser Natur sind. Was das Ganglion opticum betrifft, so ist auch dieses getheilt, und zwar bis zum inneren Marklager herunter (Fig. 1).

Bei dem in Fig. 3 gezeichneten Weibchen fand ich die Tracheenstämme im Kopfe stark mit Pigment umhüllt. Über den feineren Bau des hier besprochenen merkwürdigen Stirnauges liegen, wie bereits oben erwähnt, nur die kurzen Mittheilungen von CIACCIO und CARRIÈRE vor. CIACCIO scheint nach dem oben erwähnten Referate nur den ausgezogenen Faden, nicht aber den Kerntheil gesehen zu haben. CARRIÈRE (1886, p. 481) bespricht zunächst die Anlage und Entwicklung des Stirnauges. Nach ihm legt es sich bei den Larven zugleich mit Beginn der Flügelbildung an. Die Epithelzellen verlängern sich, vom Rande der Seitenaugen aus beginnend, an der Stelle des künftigen Auges und spalten sich in zwei Schichten. Nun beginnt vom Centrum der Anlage aus die Bildung der Facettenglieder. Aus der oberen Schicht entstehen die Krystallkegelzellen, aus der unteren die Retinula- und Nebenpigmentzellen.

CARRIÈRE fährt dann fort: »Die Erhebung des Turbanauges über die Scheitelfläche muss erfolgen, während das Subimago auschlüpft, doch gelang es nicht, ein Thier in diesem Momente zu überraschen. Dabei werden nicht etwa die ganzen Augen in die Höhe gehoben, sondern die Retinulaschicht behält annähernd die Stelle, welche sie bei der reifen Puppe einnahm, während die Krystallkegel mit dem trichterförmigen Ende des Rhabdoms, in welchem die Kegelspitze ruht, und den nebenliegenden Retinulakernen sich um fast die ganze Ommatidienlänge von der Retinula und dem Rhabdom entfernt. Jeder Kegel bleibt daher von einem, von dem Trichter ausgehenden, sehr feinen Faden mit dem übrigen Theil — der Hauptmasse — des Rhabdoms verbunden, und es macht den Eindruck, als ob der Faden aus der Achse des Rhabdoms herausgezogen sei. Der große Raum zwischen den beiden Schichten ist mit einer feinkörnigen gerinnenden Masse erfüllt, so dass die Erhebung nicht durch ein Einpumpen von Luft — was die starken zu den Augen führenden Tracheenstämme nahelegen —, sondern von Flüssigkeit zu Stande gebracht wird; nach innen zu wird die Flüssigkeit (oder Gallerte?) nicht direkt von den Retinulae, sondern von den das distale Ende desselben rosettenförmig umgebenden Tracheenblasen begrenzt.«

Auch mir ist es nicht gelungen die Thiere gerade beim Auskriechen zu beobachten, doch fand ich bei Thieren, die allerhöchstens seit fünf Minuten die Larvenhülle verlassen haben konnten, bereits vollkommen ausgebildete Stirnagen.

Maße:

Cloë fuscata L. ♂

Durchschnittliche Länge der Facettenglieder des Seitenauges	0,12 mm
der Stirnagen	0,24 »
der Retinula des Stirnages	0,19 »
des Rhabdomtheiles	0,11 »
Abstand der Theile von einander.	0,07 »
Dicke der Cornea	0,017 »
Breite der Cornea	0,02 »
Länge der Krystallkegel	0,032 »
Dicke der Krystallkegel	0,009 »

Cloë pumila Burm. ♂

Länge der Retinula des Stirnages	0,28 »
des Rhabdomtheiles	0,12 »
Abstand beider Theile	0,15 »

Potamanthus Pict.

Untersuchte Art: *Potamanthus brunneus* Pict.

Fig. 14—18.

Auch hier zeigt das Männchen getheilte Augen. PICTET (1845, p. 49) schreibt: »Das Genus *Potamanthus* hat große Ähnlichkeit mit dem vorigen (*Cloë*), aber auch einige wesentliche Verschiedenheiten. Das Weibchen zeigt die normalen Verhältnisse, und das Männchen besitzt auch große, den gewöhnlichen aufgesetzte Augen. Der retikulirte Theil dieser Augen ist eben so groß wie bei der vorigen Gattung, aber abgerundet und getragen von einem viel weniger regelmäßigen und weniger sichtbaren Ringe, so dass diese Organe weniger über den Kopf erhoben sind, und dass ihr retikulirter Theil neben dem normalen Auge liegt, statt einen merklichen Zwischenraum zu zeigen.«

Auch bei *Potamanthus* Pict. zeigt sich eine große Verschiedenheit im Bau der beiden Augenpaare, wiewohl sie nicht so weit geht wie bei *Cloë* Burm. Das Seitenauge des Männchens und das Auge des Weibchens ist ganz nach dem Normaltypus gebaut. Auch das Stirnauge zeigt im Allgemeinen den Normaltypus, doch finden

sich hier noch folgende Eigenthümlichkeiten: Auf Querschnitten erscheinen die Facettenglieder bis zu einer bestimmten Höhe von einem Ring umgeben, wie es Fig. 18 zeigt. Auf Längsschnitten erhält man Bilder wie Fig. 19. Die Facettenglieder sind also bis zum zweiten Drittel ihrer Höhe von einer Hülle umgeben, und zwar derart, dass die Hüllen benachbarter Facettenglieder sich dicht an einander legen oder wohl auch verschmelzen. An ihrem oberen Ende laufen diese Hüllen spitz zu und schließen sich an die Facettenglieder an. Im Längsschnitt erscheinen sie fein gestrichelt. Ich glaube daher, dass sie aus verschmolzenen Tracheen entstanden sind. Auf Schnitten durch das ganze Auge erscheinen die Enden der Hüllen als Strich (Fig. 14). Sowohl Haupt- und Nebenzellen, als auch Retinulazellen sind im Stirnauge rothbraun pigmentirt.

Baëtis Leach.

Untersuchte Arten: *B. cerea* Pict., *B. fluminum* Pict.,
B. cyanops Pict., *B. armata* Eat.

Fig. 17—22.

Das Auge ist nach dem Normaltypus gebaut. Bemerkenswerth ist die große Zahl der Nebenzellen, deren zu jedem Facettengliede etwa 20—24 gehören (Fig. 21 NP). Der untere Theil des Auges des Männchens ist bedeutend stärker pigmentirt als der obere. Die Grenze zwischen beiden Theilen ist scharf (Fig. 22).

Die Nebenzellen sind im unteren Theile stärker pigmentirt, die Hauptzellen reichen weiter am Krystallkegel in die Höhe, und auch die Retinulazellen zeigen, namentlich am Grunde, mehr Pigment. Die Pigmentlage hinter der Membrana fenestrata ist hinter dem unteren Theile des Auges bedeutend dicker als hinter dem oberen. Auch im Ganglion opticum macht sich die ungleichmäßige Ausbildung noch geltend: Im oberen Theile des Auges liegt hinter der »Nervenbündelschicht« CIACCIO'S (1884, p. 618) Pigment, auch im unteren Theile des Auges findet sich dieses Pigment, doch ist es hier etwas weiter nach innen gerückt und nicht so dick. An der Grenze greifen beide Pigmentlagen über einander (Fig. 22).

Maße bei *B. cerea* Pict. ♂.

Länge der längsten Facettenglieder	0,5 mm
Länge der längsten Krystallkegel	0,1 »
Länge der längsten Facettenglieder des Weibchens	0,21 »

Erwähnen will ich noch eine von PICTER nicht beschriebene Art, die nach seiner Eintheilung unter die Gattung *Baëtis* zu rechnen wäre, die aber EATON als *Chirotonetes ignotus* Walk. beschreibt (Fig. 23—28). Diese zeigt im Bau der Facettenglieder den Normaltypus, nur dass die Retinazellen oben sternförmig aus einander weichen (Fig. 26 u. 27). Im Gegensatze zu den bisher beschriebenen Arten von *Baëtis* fehlt ihr die auffallende ungleichförmige Pigmentirung. Näheres darüber weiter unten.

Die Maße sind folgende:

Länge des längsten Facettengliedes des Männchens . . 0,5 mm

Länge des längsten Facettengliedes des Weibchens . . 0,2 »

Ephemera L.

Untersuchte Arten: *E. vulgata* L., *E. danica* Müll. ♀

Fig. 29.

Das Auge ist nach dem Normaltypus gebaut. Auffällig ist die starke Rückbildung einer Retinulazelle (Fig. 29). Sie legt sich an manchen Stellen so eng an die Nachbarzellen an, dass es den Eindruck macht, als seien nur sechs Retinulazellen vorhanden. Die Retinulazellen sind nur an ihrem inneren Rande pigmentirt. Die Verhältnisse liegen also hier ähnlich wie bei *Palingenia virgo* Ol. (siehe weiter unten, vgl. auch Fig. 33).

Palingenia Burm.

Untersuchte Art: *P. virgo* Ol.

Fig. 30—33.

Diese Gattung besitzt Augen, welche vollkommen vom Normaltypus abweichen. Die Cornea ist nach außen zu konvex, nach innen zu konkav. Direkt unter ihr liegen die Krystallkegelzellen (Fig. 30 *KZ*). Diese scheiden jedoch keinen wohlgebildeten Krystallkegel aus. Nur in ihrem unteren Theile erfolgt eine Ausscheidung, die sich aber nicht scharf gegen die Zelle absetzt. Um daher die Grenze nachzuweisen, musste ich zu Färbemitteln greifen.

Ich wandte eine wässrige Lösung von Säurefuchsin an, durch welche Krystall und Rhabdom intensiv roth gefärbt werden, während die übrigen Theile hellroth bleiben. Die Schnitte müssen aber aus der Flüssigkeit sofort in Glycerin gebracht werden, da Alkohol und Wasser die Färbung wieder auszieht.

Es zeigte sich nun Folgendes: Die Krystallkegelzellen bilden nach unten zu eine theils mehr, theils minder scharf abgesetzte

sind, als die Weibchen. Man kann also schon a priori annehmen, dass die ersteren mit einem besseren Sehvermögen begabt sind. Dieser Geschlechtsdimorphismus ist, wie wir sehen werden, bedingt durch die Art, wie das Männchen zum Zwecke der Begattung das Weibchen aufsucht.

Bevor ich nun die Bedeutung des oft monströs entwickelten Stirnanges für das geschlechtliche Leben der Ephemeren aus einander setze, wird es zweckdienlich sein, mit wenigen Worten auf die EXNER'schen Anschauungen über das Sehen der Arthropoden einzugehen. Die MÜLLER'sche Theorie vom musivischen Sehen des Facettenauges ist jetzt die allgemein herrschende, nachdem sie von GRENACHER (1879) auf Grund morphologischer Untersuchungen und von EXNER auf Grund physiologischer Studien als die einzig haltbare nachgewiesen worden ist. Nach EXNER (1891) giebt es zwei Möglichkeiten, wie ein Thier mit facettirten Augen sieht, nämlich entweder durch ein »Appositionsbild« oder durch ein »Superpositionsbild«.

In jedem Facettengliede eines Auges mit »Appositionsbild« werden alle Strahlen, die nicht senkrecht auf die Cornea fallen, durch den als »Linsencylinder«, d. h. als Cylinder, dessen Lichtbrechungsvermögen nach der Achse zu allmählich zunimmt, wirkenden Krystallkegel nach den Seiten zu eliminirt und durch das Pigment absorbiert. Jedes Facettenglied wird also nur von den annähernd senkrecht auf die Cornea auffallenden Strahlen eine Lichtempfindung bekommen. Aus diesen einzelnen Lichtpunkten baut sich dann mosaikartig, »musivisch« das Gesamtbild auf. Ähnlich setzt sich auch das Gesamtbild im Auge mit Superpositionsbild zusammen, doch tritt hier noch Folgendes ein: Strahlen, die annähernd parallel auf das Auge auffallen, werden von den lichtbrechenden Apparaten mehrerer benachbarter Facettenglieder so gebrochen, dass sie sich in einem Lichtpunkte am distalen Ende desjenigen Facettengliedes vereinigen, das von den Strahlen senkrecht getroffen wird.

Natürlich muss hier zwischen dem lichtbrechenden und dem lichtpercipirenden Apparate sich ein durchsichtiger, pigmentfreier Raum befinden, d. h. die Krystallkegel müssen sich weit vom Rhabdom entfernt haben. Das ist nach EXNER ein Merkmal, woraus man auf das Zustandekommen eines Superpositionsbildes schließen kann. Ein anderes ist das Phänomen der Pigmentwanderung, die den Zweck hat, im Auge mit Superpositionsbild, das dem Lichte ausgesetzt wird, durch Abblenden ein Appositionsbild hervorzurufen.

Es entsteht also auch im Auge mit Superpositionsbild ein aus

einzelnen Lichtpunkten mosaikartig zusammengesetztes aufrechtes Gesamtbild; doch ist hier beim Zustandekommen jedes einzelnen Lichtpunktes eine weit größere Anzahl Strahlen thätig, als beim Auge mit Appositionsbild: Die Strahlen werden besser ausgenutzt. In Folge dessen hat das Auge mit Superpositionsbild den Vorzug größerer Lichtstärke und wird also namentlich zum Sehen in der Dämmerung und in der Nacht geeignet sein.

Die Bedeutung des getheilten Auges von Cloë.

Betrachten wir von diesen physiologischen Gesichtspunkten aus das Stirnauge von Cloë Burm. ♂. Zwischen dem lichtbrechenden Apparate und dem oberen Ende des Rhabdomtheiles der Retinula liegt ein durchsichtiger Raum. Das Pigment hat bei einem im Dunkeln getödteten Thiere (Fig. 1) eine andere Stellung als bei einem solchen, das im Hellen getödtet worden ist (Fig. 10). Das Stirnauge stellt sich also als Auge mit Superpositionsbild dar. In den Seitenaugen hingegen schließt sich die Retinula mit dem ausgeschiedenen Rhabdom direkt an den Krystallkegel an; auch findet keine Pigmentwanderung statt. Es entsteht also ein Appositionsbild.

So finden wir denn bei Cloë Burm. ♂ ein Augenpaar mit Appositionsbild — die Seitenaugen — und eins mit Superpositionsbild, — die Stirnaugen —. Bei einem und demselben Thiere sind also die beiden Modalitäten des Sehens mittels Facettenaugen verwirklicht. Die Bedeutung eines Auges mit Superpositionsbild ist nun die eines Dunkelauges. Wir erkennen also die Stirnaugen von Cloë ♂ als besonders für das Sehen in der Dunkelheit geeignet. Doch hat das Stirnauge noch weiterhin seine physiologische Eigenthümlichkeit: Wie wir sahen, ist nur der unterste Theil der Retinula mit Pigment ausgestattet. Das Auge würde also dem »iridopigmentären« Typus CHUN's (1896, p. 242) sich nähern. Die Strahlen, die nicht vom Rhabdome gefangen werden, und die bei stark pigmentirten Augen eine Absorption durch das Retinapigment erfahren, werden hier noch eine ganze Reihe der benachbarten Facettenglieder in Erregung setzen. Dadurch entstehen Zerstreungskreise, die zwar die Schärfe des gesehenen Bildes beeinträchtigen, die aber andererseits, wie EXNER (1891, p. 182) nachweist, das Sehen von Bewegungen begünstigen. Unterstützt wird diese Fähigkeit eben so wie die des Sehens in der Dunkelheit wohl noch durch die »Nebenstäbchen«, durch welche die percipirenden Elemente ganz bedeutend vermehrt werden. So finden wir denn beim Männchen von Cloë Burm. accessorische Augen, die

ihm das Sehen in der Dunkelheit ermöglichen und die in hohem Grade für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind.

Fragen wir uns nun, welche biologische Bedeutung dieses Auge für das Thier hat, so müssen wir von vorn herein ausschließen, dass es irgend wie zu dem Nahrungserwerb in Beziehung steht, da ja Subimago und Imago der Ephemeriden verkümmerte Mundwerkzeuge haben, und daher gar nicht auf Nahrungssuche ausgehen. Weiterhin könnte das Auge dem Thiere auch den Vortheil bringen, die Bewegungen eines nahenden Feindes rechtzeitig erkennen zu lassen und vor diesem zu warnen.

Das mag ja wohl auch der Fall sein, wie aus folgender Beobachtung hervorgeht: Während die anderen Gattungen der Ephemeriden den Tag über träge an Bäumen, Sträuchern, Wänden etc. sitzen und sich ohne einen Fluchtversuch zu machen ergreifen lassen, scheint Cloë das Herannahen eines Feindes sofort zu bemerken: Wenn man sich nähert, huschen sie sofort auf die andere Seite des Schilfblattes — an solchen fand ich sie meist, — und, wenn man nach ihnen greift, fliegen sie rasch ab. Es ist wohl möglich, dass sie mit den Stirn- augen die Bewegungen rechtzeitig wahrnehmen, möglich ist aber auch, dass sie schon an und für sich mobileren Temperamentes sind als die anderen Ephemeriden.

Wenn man sich aber erinnert, dass das Stirnauge nur dem männlichen Thiere zukommt, so ist es ohne Weiteres klar, dass die Augen in irgend welcher Beziehung zum Geschlechtsleben des Thieres stehen. Wir werden sehen, dass die sonderbare Ausbildung des Auges sich mit Leichtigkeit aus der Art erklärt, wie die Geschlechter bei ihrem Liebesspiel sich suchen und finden.

EATON (1888, p. 9) beschreibt den Hochzeitsflug der Ephemeriden folgendermaßen:

»Viele kennen die gewöhnliche Flugart einiger der häufigeren Eintagsfliegen, besonders der Männchen. In Folge einer unterbrochenen Aktion der Flügel besteht sie in einer tanzartigen Bewegung, meist senkrecht auf und nieder: Ein schnelles Aufsteigen und dann ein gemächliches sich Sinkenlassen in steter Wiederholung. Der Körper wird während des Aufsteigens in einer wenig von der Senkrechten abweichenden Lage getragen, die Füße nach vorn gestreckt, die Schwanzfäden nachschleppend. Heptagenia (Baëtis), die, eben so wie ihre Verwandten, auch diese Lage, den Kopf gegen Wind gerichtet, einnimmt, nur dass die Schwanzfäden gespreitzt sind, hat dadurch im Axe-Thale (Devon) den Namen

›gelbe Aufrechte‹ (Yellow Uprights) erhalten. Während des Sinkens wird der weniger steil gehaltene Körper getragen durch die bewegungslos halb ausgebreiteten Flügel und die ausgestreckten Schwanzfäden.«

Wenn auch dieser Hochzeitsreigen der männlichen Ephemeren längst bekannt war, so finden sich doch über den Akt der Begattung selbst bei den älteren Forschern die verschiedensten Ansichten, und erst in der neueren Zeit sind genauere und zuverlässigere Beobachtungen darüber gemacht und veröffentlicht worden.

Wiederum ist es EATON, der am genauesten den Vorgang beschreibt (1888, p. 10).

›Die meisten Ephemeren begatten sich während des Fluges, das Männchen zu unterst. Es schießt von unten an das Weibchen heran, umklammert den Prothorax mit seinen verlängerten Vorder-tarsen (deren Gelenk mit der Tibia so eingerichtet ist, dass es eine Supination des Tarsus gestattet), biegt seinen Hinterkörper über den Rücken, packt mit seinen Zangen den hinteren Theil des siebenten ventralen Segmentes und mit den äußeren Schwanzfäden umfasst es das sechste Segment.«

Diese Angaben EATON's geben uns den Schlüssel zum Verständnisse für die sonderbaren Stirnagen des Männchens von Cloë Burm. Diese liegen gerade in der Flugrichtung des Thieres, die in der Hauptsache senkrecht auf und nieder geht. Sie sind es also, mit denen das Männchen bei seinem Hochzeitsfluge, der nach Sonnenuntergang stattfindet — daher das Dunkelauge — die Bewegungen des über ihm schwebenden Weibchens wahrnimmt. Diese weitgehende Differenz in den Augen der beiden Geschlechter erklärt sich als eine Folge der natürlichen Zuchtwahl aus der bedeutenden Überzahl der Männchen. Nach TASCHENBERG (›BREHM's Thierleben«, 1877, Bd. IX, p. 508) sollen bei den Ephemeren unter Tausenden von Männchen nur wenige Weibchen vorkommen.

Wenn ich diese Angabe auch für übertrieben halte, so kann ich für Cloë Burm. Folgendes erwähnen:

Von Cloë pumila Burm. fand ich fast nur Männchen. Während des ganzen Herbstes erbeutete ich nur drei oder vier Weibchen, während ich nie zum Fange ausging, ohne einige Männchen zu finden. Andererseits krochen mir von Cloë fuscata L., die ich aus Larven zog, Alles in Allem eben so viel Weibchen wie Männchen aus. Allerdings ist es möglich, dass sich gerade die männlichen Larven schlechter hielten als die weiblichen, eine Vermuthung, die dadurch

an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass unter den zuerst ausgekrochenen Thieren die Männchen überwogen, dann später die Weibchen, und dass schließlich zuletzt überhaupt keine Männchen mehr, sondern nur noch Weibchen auskrochen.

Die Augen der anderen Ephemeridengattungen.

Eine so weitgehende Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung des Auges, wie sie sich in den beiden Augenhälften von *Cloë* ausspricht, finden wir nicht mehr in der Reihe der Ephemeriden. Hier zeigen sich nur noch Augen mit Appositionsbild. Doch kann man fast durchgehend wahrnehmen, dass der Augenbau der Männchen das Entstehen von Zerstreuungskreisen begünstigt, dass also die Augen dieser besser zum Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind als die der Weibchen.

Wie EXNER (1891, p. 182) bemerkt, arbeiten auch im Auge mit Appositionsbild das Pigment und das gleich einem Glasstabe bei einer Mikroskopir lampe wirkende Rhabdom nicht so genau, dass nicht doch ein größerer oder kleinerer Zerstreuungskreis entstände. Ein einfallender Strahl wird nicht bloß ein Facettenglied in Erregung setzen, sondern mehr oder weniger auch auf die benachbarten wirken. Je größer ein Zerstreuungskreis ist, desto besser wird das Auge Bewegungen erkennen: Das Zustandekommen eines solchen wird nun auf verschiedene Weise erleichtert und zwar 1) durch farbige Pigmentirung, 2) durch schwarze, aber schwache Pigmentirung, 3) durch Verlängerung der Facettenglieder. Wir werden sehen, in welcher Weise diese Faktoren für Augen der männlichen Ephemeriden Gültigkeit haben.

Wie bereits erwähnt, zeigt außer *Cloë* Burm. unter den deutschen Gattungen noch *Potamanthus* Pict. getheilte Augen.

Wenn auch in dem Stirnauge dieser Gattung kein Superpositionsbild mehr zu Stande kommt, so ist doch der Dimorphismus der beiden Augenpaare noch ziemlich bedeutend, und das Stirnauge ist durchaus für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet. Einmal sind die Facettenglieder bedeutend länger als im Seitenauge, dann findet sich im Stirnauge nur farbiges Pigment, und auch dieses in nur sehr geringer Menge. Das Entstehen von Zerstreuungskreisen und damit die Fähigkeit des Erkennens von Bewegungen ist also auf jede Weise begünstigt.

Ich will noch erwähnen, dass ich bei EATON ein Auge abgebildet finde, das seiner Ausbildung nach zwischen *Potamanthus* und

Cloë stehen würde. Es ist das Auge der in Europa nicht vorkommenden Gattung *Atalophlebia* Eat.

Auf welche Weise das Stirnauge von Cloë Burm. ♂ aus einem Auge, wie es *Potamanthus* zeigt, entstanden sein mag, dafür geben uns die rudimentären Krystallkegel und die *Retinulae*, zu denen keine Krystallkegel ausgebildet werden, im Auge von Cloë einen Fingerzeig. Sie weisen darauf hin, dass dieses Auge nicht dadurch entstanden zu denken ist, dass alle Facettenglieder im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr ihre Richtung der Vertikalen näherten, sondern dass die Facettenglieder, die zwischen den annähernd senkrecht nach oben gerichteten und dem unteren Theile des Auges lagen, eine Rückbildung erfahren haben. Also auch hierin zeigt sich eine Analogie mit den pelagischen Tiefseekrustern, namentlich mit *Arachnomysis* und *Stylocheiron* (CHUN, 1894, p. 235).

Eine noch weniger weitgehende Theilung des Auges, wie bei *Potamanthus* Pict., aber doch immerhin noch eine innere Theilung, finden wir bei *Baëtis* Leach.

Hier zeigen sich die Augen des Männchens hoch über den Scheitel gewölbt. Die oberen Facettenglieder weisen den unteren gegenüber eine ganz bedeutende Verlängerung auf. Endlich lässt das Auge jene bereits erwähnte ungleiche Pigmentirung erkennen. Hier finden wir also immer noch zwei der oben erwähnten Faktoren zur Erzielung von Zerstreungskreisen angewandt. Gegen *Potamanthus* Pict. zeigt sich auch der Rückschritt, dass die obere Hälfte des Auges nicht farbig pigmentirt ist, sondern ein schwarzes, allerdings weniger dichtes Pigment aufweist als der untere Theil des Auges.

Auch äußerlich ist die Theilung des Auges angedeutet: Wir finden hier die tiefe Rinne, die wir bei *Potamanthus* sahen, als zarte seichte Furche wieder.

Bei *Chironetes* Walk. findet man diese innere Theilung des Auges nicht mehr. Die Augen sind hier wie bei *Baëtis* Leach. über den Kopf zusammengewölbt, die nach oben gerichteten Facettenglieder sind bei Weitem länger als die unteren. Wenn diese unteren Facettenglieder immerhin noch etwas dunkler pigmentirt sind als die oberen, so ist der Unterschied doch nicht annähernd so auffallend wie bei *Baëtis* Leach., und namentlich fehlt die scharfe Grenze. Eine äußere Furche ist schwach angedeutet.

Hier würden sich wahrscheinlich die Augen von *Oligoneuria* Pict. anreihen, die auch noch über den Scheitel zusammengewölbt

sind, die aber, wenigstens nach der Beschreibung von EATON (1888, p. 29) keine äußere Furche mehr erkennen lassen.

Auf der nächst niedrigeren Entwicklungsstufe steht das Auge des Männchens von *Ephemera* L. Während die Augen bisher eine so bedeutende Wölbung zeigten, dass sie auf dem Scheitel fast zusammenstießen, finden wir dies bei *Ephemera* L. nicht mehr. Wohl weist das Männchen noch größere Augen auf als das Weibchen, doch sind hier nicht mehr die oberen, sondern alle Facettenglieder gleichmäßig verlängert. Um das Sehen nach oben noch zu ermöglichen, sind die Augen des Männchens knopfförmig vom Kopfe abgesetzt.

Aus der bis hierher verfolgten Reihe können wir uns die phylogenetische Entstehung der Stirnagen von *Cloë* klar machen, die etwa folgendermaßen zu denken wäre: Die Augen des Männchens setzen sich knopfförmig vom Kopfe ab und zeigen eine Verlängerung der Facettenglieder (*Ephemera*). Die oberen Facettenglieder verlängern sich mehr; es entsteht zugleich ein Zusammenwölben der Augen über den Scheitel (*Oligoneuria*?). Die obere Hälfte des Auges erfährt eine Verminderung des Pigmentes (*Chirotonetes*). Die untere stark pigmentirte Hälfte setzt sich scharf gegen die obere weniger pigmentirte ab; äußerlich tritt eine seichte Furche auf (*Baëtis*). Diese Furche wird tiefer, so dass sie das Auge vollkommen in zwei Theile theilt. Der obere Theil erhält ein farbiges Pigment (*Potamanthus*). Nur die annähernd senkrechten Facettenglieder des oberen Theiles bleiben bestehen, während die anderen verschwinden. Die Krystallkegel entfernen sich von den Rhabdomen (*Cloë*).

Palingenia virgo Ol. zeigt auch hier wieder ein völlig abweichendes Verhalten. Das Weibchenauge übertrifft hier das Männchenauge etwas an Größe. Dieses letztere zeigt nicht eine Verlängerung der Facettenglieder nach oben hin, sondern eher im Gegentheil der nach unten zu gerichteten, wie Fig. 34 zeigt. Eine Erklärung dieser Erscheinung wäre gegeben, wenn man annimmt, dass die Begattung hier eben so stattfindet, wie sie CORNELIUS (1848) bei *Palingenia longicauda* Oliv. beobachtet hat. Er schreibt hierüber: »Zur Zeit, wenn die Menge der fliegenden Thiere ihre größte Höhe erreicht hat, schwimmt eine große Zahl von Weibchen ruhig auf der Oberfläche des Wassers, indem sie sich ganz passiv verhalten und den Besuch der Männchen erwarten, welche über dem Wasser dahinfliegen. Jetzt setzt sich ein Männchen auf das Weibchen, das gewöhnlich nur dann unruhig wird, wenn mehrere Männchen sich um seinen Besitz streiten. Sobald nun beide in Ruhe gekommen sind, weiß das Männchen zur

rechten Seite des Weibchens sich so hinabzusenken und zu wenden, dass es fast ganz unter das letztere zu liegen kommt. . . .«

In diesem Falle wäre es also klar, wesshalb der untere Theil des Auges die verlängerten Facettenglieder zeigt und zum Erkennen von Bewegungen geeignet ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch bei *Palingenia virgo* die Begattung in derselben Weise stattfindet. Denn dem Fluge scheint jenes Auf- und Niedertanzen zu fehlen. Ich sah die Thiere während der Dämmerung über dem Wasser schweben und gegen den Wind gerade so schnell anfliegen, dass sie ungefähr auf derselben Stelle blieben (cf. Nachtrag).

Unter dem Material, das ich durch die Freundlichkeit des Herrn Professor KARSCH aus dem Berliner Museum erhielt, fand ich ein einziges Männchen, während die übrigen Exemplare — etwa 70 bis 80 an der Zahl — alles Weibchen waren. Wenn dies Verhältnis dem natürlichen auch nur annähernd entspricht, so hätten allerdings die Männchen durchaus nicht nöthig, den Weibchen gegenüber irgendwie begünstigt zu sein.

Zum Schlusse will ich noch erwähnen, dass sich eine Zweitheilung des Auges bei den Insekten durchaus nicht so selten zu finden scheint: Bei *Ascalaphus* ist sie bekannt. RAMBUR theilt in seinen »Névroptères« (1842, p. 343) die »Ascalaphidei« ein in solche, deren Augen durch eine Furche getheilt sind, und solche, die diese Eigenthümlichkeit nicht zeigen. Auch EXNER erwähnt diese Theilung (1891, p. 128). EATON scheint sie als allgemein bekannt vorauszusetzen, denn er beschreibt die getheilten Augen der Ephemeriden durchgehend als »ascalophoid« (1888, Bd. II, p. 82). CARRIÈRE erwähnt die Augen von *Bibio* als getheilt. Als ich Ende März ein kleines Dipter mit getheilten Augen fing, sah ich die hiesige Dipteren-sammlung darauf hin durch und konnte schon nach flüchtigem Suchen bei folgenden Gattungen theils mehr theils minder getheilte Augen konstatiren: *Pentethria*, *Dilophus*, *Bibio*, *Spania*, *Chrysopila*, *Callomyia*.

Überall waren es allein die Männchen, die getheilte Augen haben (nur bei *Callomyia* kann ich nicht mit Sicherheit angeben, ob nicht vielleicht auch das Weibchen solche hat). Ihre Funktion wird also wohl ähnlich sein, wie bei *Cloë*; eine hellere Pigmentirung des oberen Theiles lässt sich fast überall schon äußerlich leicht erkennen.

Eine Anzahl lebender Fliegen, die ich fing, aber noch nicht bestimmt habe, zeigt ebenfalls gefurchte Augen. Weitere Mittheilungen hierüber behalte ich mir noch vor.

Bei den Formen, welche die weitgehendste Theilung des Auges

zeigen, nämlich den Schizopoden und Cloë, sind die accessorischen Augen Dunkelaugen. Daraus jedoch darf man durchaus nicht schließen, dass ein Leben in der Dunkelheit zum Zustandekommen einer derartigen Erscheinung unbedingt nöthig wäre. Das Gegentheil beweisen die Libellen, Ascalaphus, viele Dipteren, alles Thiere, die im hellsten Sonnenscheine fliegen.

Andererseits zeigen die meisten in der Dunkelheit lebenden Formen ein ganz normal gebildetes Auge, wie z. B. die auf dem Grunde der Tiefsee lebenden Kruster, so weit nicht ihre Augen verkümmert sind (CHUN, 1896, p. 256).

Wir finden eben eine Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung des Auges da, aber auch nur da, wo die Lebensbedingungen das Thier auf ein Erkennen von Bewegungen anweisen.

Breslau, im Juni 1897.

Nachtrag.

Nach Drucklegung der Arbeit ist es mir noch gelungen, *Palin-genia virgo* näher zu beobachten. Ich sah sie des Nachmittags und gegen Abend etwa $\frac{1}{4}$ Meter hoch über dem Wasser eines ziemlich reißend fließenden Armes der Oder ohne jedes Auf- und Niedertanzen dahinfliegen. Ab und zu schien sich dann ein oder das andere Thier auf das Wasser niederzustürzen. Leider konnte ich nicht so nahe an das Wasser herankommen, dass es mir gelungen wäre, zu konstatiren, ob die fliegenden Thiere Männchen waren, und ob die Weibchen auf dem Wasser dahin schwammen; doch halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass die Begattung so vor sich geht, wie sie CORNELIUS von *P. longicauda* beschreibt. Dass unter dem aus Berlin übermittelten Material sich nur ein Männchen befand, beruht wohl darauf, dass vielleicht seiner Zeit der Sammler des Materials es nur auf Weibchen abgesehen hatte. Unter den Thieren, die ich fing, befanden sich ungefähr eben so viel Männchen wie Weibchen.

TASCHENBERG schreibt über die Häutung der Subimago zur Imago der Ephemeriden (BREHM's Thierleben, 1877, Bd. IX, p. 508): »Mir ist aus meiner Jugendzeit, wo ich dergleichen Dinge mit anderen Augen ansah als heutigen Tages, noch in der Erinnerung, eine solche Häutung in der Luft während des Fluges wahrgenommen zu haben.« Eine solche Häutung in der Luft halte ich bei *P. virgo* Ol. für ziemlich sicher. In den ersten Abendstunden sah ich unter den fliegen-

den Thieren sehr viele, welche die Subimago-haut noch am Hinterleibe hängen hatten und niemals bemerkte ich ein sitzendes Thier, trotz der ungeheuren Menge, in der *P. virgo* dieses Jahr wieder auftrat.

Die enormen Augen des Männchens von *Baëtis* und *Chironetes* entwickeln sich erst während des Puppenstadiums. Die obere Hälfte liegt, wie das Stirnauge von *Cloë* zunächst noch unter der Haut, um erst bei der Subimago in Funktion zu treten. Ganz ähnlich liegen übrigens auch die Verhältnisse bei den Libellen.

Breslau, den 1. September 1897.

Litteraturangabe.

- E. BERGER, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. I. 1878. p. 1 bis 48. Taf. I—V.
- J. CARRIÈRE, Kurze Mittheilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. IX. 1893. p. 479—481.
- C. CHUN, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Biblioth. zoolog. Heft 19. 1896. p. I—V, 1—260. Taf. I—XX.
- G. V. CIACCIO, Sopra la notomia minuta degli occhi della *Cloë* diptera. Rend. Accad. Sc. Bologna 1880/81. p. 71—81. Referat: Journ. of the R. Micr. Soc. 1882. II. p. 609.
- Della minuta fabbrica degli occhi de' Ditteri. Mem. della R. Accad. dell. Sc. dell. inst. d. Bologna. T. IV. 1884. p. 605—660. Abbild. p. 45—51. Taf. I—XII.
- C. CLAUS, Der Organismus der Phronimiden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. II. 1879. p. 59—88. Taf. I—VIII.
- CORNELIUS, Beiträge zur näheren Kenntniss der *Palingenia longicauda* Oliv. Elberfeld 1848. Referat: Arch. f. Naturgesch. 15. Jahrg. Bd. II. 1849. p. 189—190.
- DE GEER, Abhandl. zur Geschichte der Insekten. Aus dem Franz. übersetzt von J. A. E. GÖTZE. 1779. Bd. I—VII.
- A. E. EATON, A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. Transact. of the Linn. soc. of Lond. 2. Ser. Vol. III. Zoologie. 1888. p. 1—352. Taf. I—LXV.
- S. EXNER, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891. p. I—VII, 1—206. Taf. I—VII.
- H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879. p. I—VIII, 1—188. Taf. I—XI.
- H. JAKOBSEN, Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. VI. 1893. p. 445—480. Taf. XXIII—XXIV.
- F. J. PICTET, Histoire naturelle des insectes névroptères. Famille des Éphémérides. Genève 1845. p. 1—X, 1—300. Planches p. 1—19. Pl. I—XLVII.

- RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. 1742. Bd. I—XIII.
 B. ROSENSTADT, Beiträge zur Kenntniss des zusammengesetzten Auges bei den Dekapoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XLVII. 1896. p. 748—770. Taf. XXIX u. XXX.
 A. VAYSSIÈRE, Recherches sur l'organisation des larves des Éphémères. Ann. d. sc. nat. 6. sér. Zool. T. XIII. 1882. p. 1—137. Pl. I—XI.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen sind mit dem WINKEL'schen Zeichenapparate angefertigt. Die Bilder der Schnitte durch den ganzen Kopf sind halb schematisch.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>C</i> , Cornea;	<i>KZ</i> , Krystallkegelzelle;
<i>CK</i> , Corneakern;	<i>M</i> , Muskel;
<i>CZ</i> , Corneazelle;	<i>MT</i> , Mundtheil;
<i>Cm</i> , Kommissur zum unteren Schlundganglion;	<i>NPZ</i> , Nebenzellenzelle;
<i>D</i> , Darm;	<i>NSt</i> , Nebenstäbchen;
<i>FZ</i> , Fettzellen;	<i>P</i> , Pigment;
<i>G</i> , Gehirn;	<i>R</i> , Retinula;
<i>Go</i> , Ganglion opticum;	<i>RK</i> , Kerne der Retinulazellen;
<i>HPZ</i> , Hauptpigmentzellen;	<i>RZ</i> , Retinulazelle;
<i>K</i> , Krystallkegel;	<i>T</i> , Trachee;
<i>KK</i> , Krystallkegelkern;	<i>uSG</i> , unteres Schlundganglion.

Tafel XII.

Fig. 1—9. *Cloë fuscata* L.

Fig. 1. Schnitt durch Seiten- und Stirnauge des ♂. *rK*, rudimentäre Kegel; *, Kerntheile der Retinulae, zu denen keine Krystallkegel mehr ausgebildet sind. WINKEL III, 3. Vergr. 186.

Fig. 2. Schnitt durch den Kopf des ♂. Vergr. 54.

Fig. 3. Schnitt durch den Kopf des ♀. Vergr. 54.

Fig. 4. Obere Partie der Facettenglieder des Stirnanges. Rechts ein Krystallkegel mit den Nebenzellen, links einer ohne diese, in der Mitte ein Längsschnitt. WINKEL I, 8. Vergr. 530.

Fig. 5. Querschnitt durch die Region der Corneakerne. WINKEL III, 8. Vergr. 889.

Fig. 6. Querschnitt durch die Region der Krystallkegelkerne. WINKEL III, 8. Vergr. 889.

Fig. 7. Querschnitt durch die Region der Krystallkegel. WINKEL III, 8. Vergr. 889.

Fig. 8. Querschnitt durch die Region des Kerntheiles. WINKEL III, 8. Vergr. 889.

Fig. 9. Querschnitt durch die Region des Rhabdomtheiles. WINKEL III, 8. Vergr. 889.

Fig. 10—13. *Cloë pumila* Burm.

Fig. 10. Schnitt durch das Stirnauge. *rK*, rudimentäre Kegel; *, Kern-

theile der Retinulae, zu denen kein Krystallkegel mehr ausgebildet ist. WINKEL I, 5. Vergr. 288.

Fig. 11. Querschnitt durch die Region des Kerntheiles. WINKEL III, 8. Vergr. 859.

Fig. 12. Querschnitt durch die Basis der Retinula. WINKEL III, 8. Vergr. 859.

Fig. 13. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne am äußersten Rande des Auges, wo keine Krystallkegel mehr ausgebildet sind.

Tafel XIII.

Fig. 14—18. *Potamanthus brunneus* Pict.

Fig. 14. Schnitt durch Stirn- und Seitenauge des ♂. LEITZ I, 3. Vergr. 111.

Fig. 15. Schnitt durch den Kopf des ♂. Vergr. 54.

Fig. 16. Schnitt durch den Kopf des ♀. Vergr. 54.

Fig. 17. Oberer Theil eines Facettengliedes. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 18. Schnitt durch den mittleren Theil eines Facettengliedes. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 19—22. *Baëtis cerea* Pict.

Fig. 19. Oberer Theil eines Facettengliedes. Die Nebenzellen sind in der Zeichnung bis auf zwei weggelassen. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 20. Schnitt durch die Region zwischen Cornea und Krystallkegel. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 21. Schnitt durch die Region der Krystallkegel. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 22. Schnitt durch das Auge des ♂. WINKEL I, 3. Vergr. 94.

Fig. 23—28. *Chironomus ignotus* Walk.

Fig. 23. Oberer Theil eines Facettengliedes. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 24. Querschnitt durch die Region der Krystallkegelkerne. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 25. Querschnitt durch die Region der Hauptpigmentzellen. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 26. Querschnitt durch die Region des obersten Theiles der Retinula. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 27. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 28. Querschnitt durch die Region unter den Retinulakernen. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

(In Fig. 26—28 sind die Retinulazellen depigmentirt gezeichnet.)

Fig. 29. Schnitt durch das obere Ende der Retinula von *Ephemera vulgata* L. LEITZ I, $\frac{1}{16}$. Vergr. 1215.

Fig. 30—33. *Palingenia virgo* Ol.

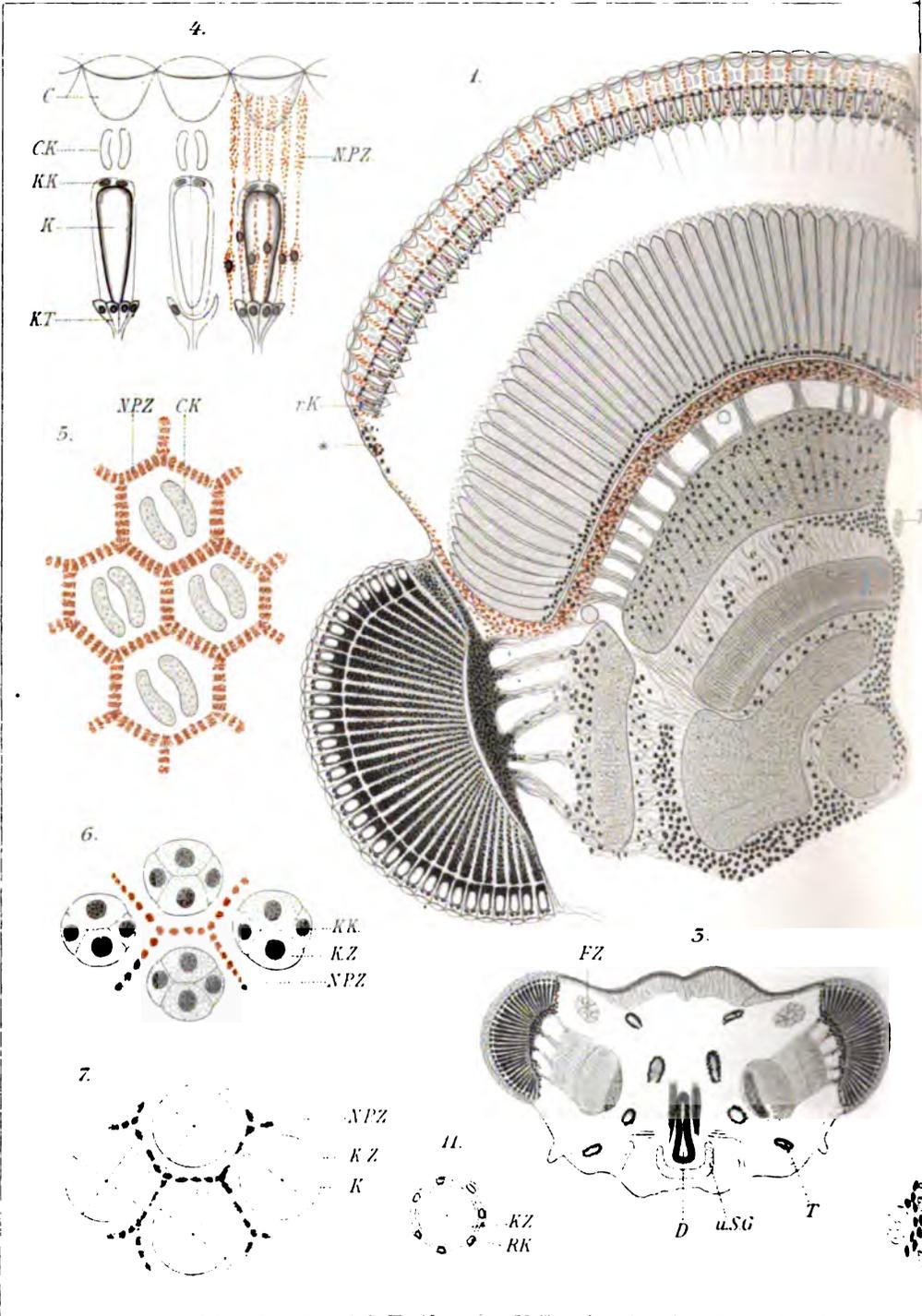
Fig. 30. Längsschnitt durch ein Facettenglied. Bei * sieht man den siebenten Retinulakern durchschimmern. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

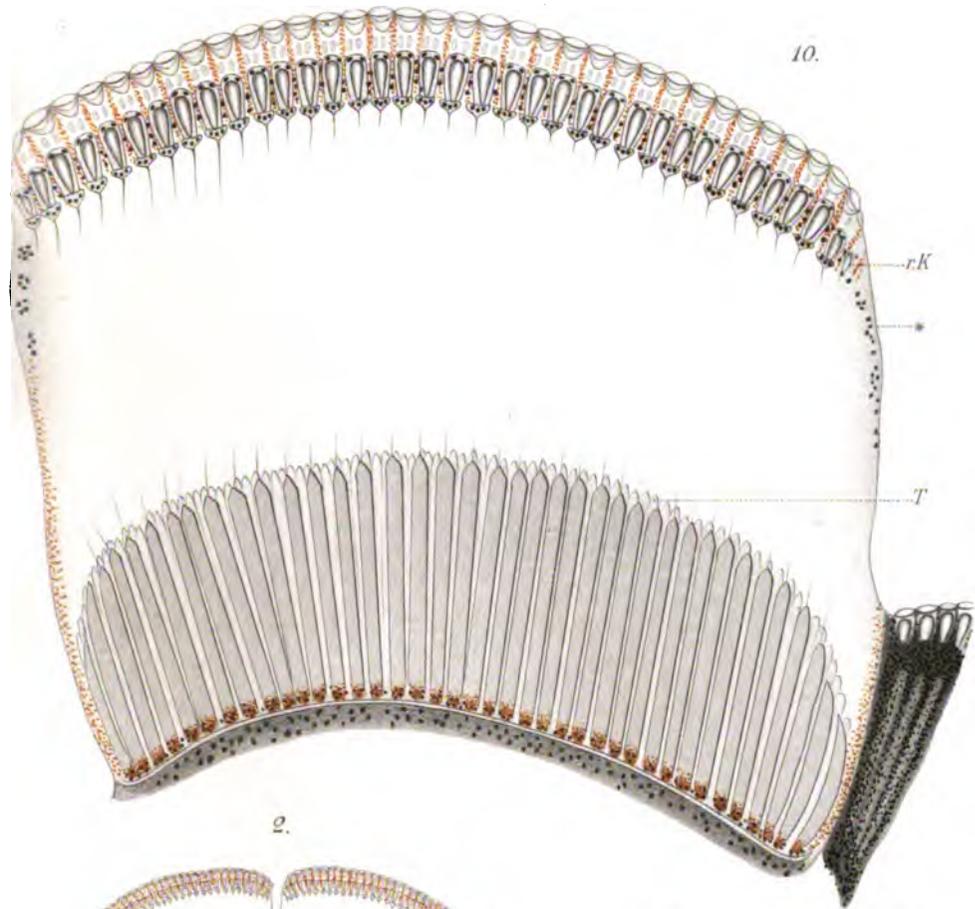
Fig. 31. Querschnitt durch den obersten Theil eines Facettengliedes. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 32. Querschnitt durch die Region der Retinulakerne. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

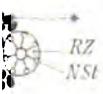
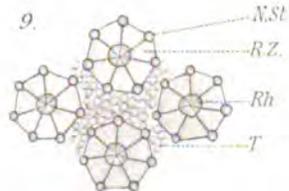
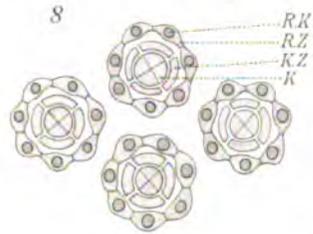
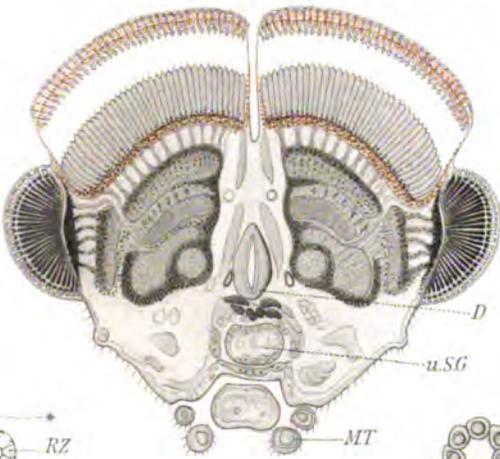
Fig. 33. Querschnitt durch die Region des siebenten Kernes. LEITZ I, 6. Vergr. 484.

Fig. 34. Schnitt durch den Kopf von *Palingenia virgo* Ol. ♂. Vergr. 38.



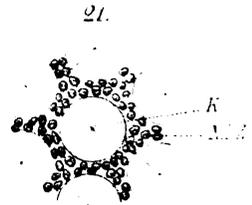
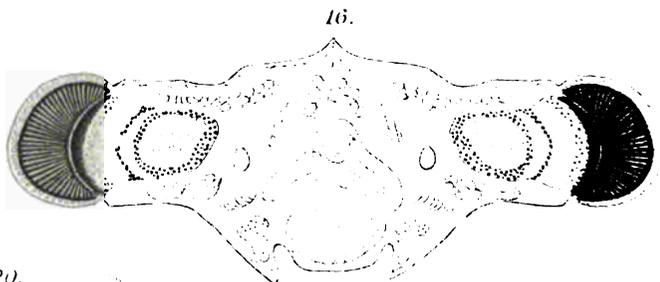
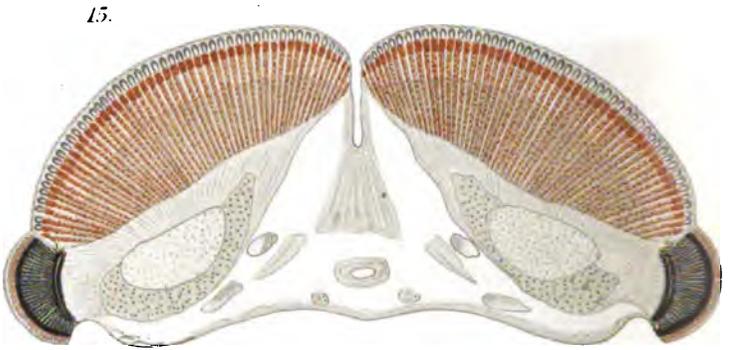
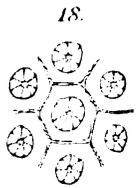
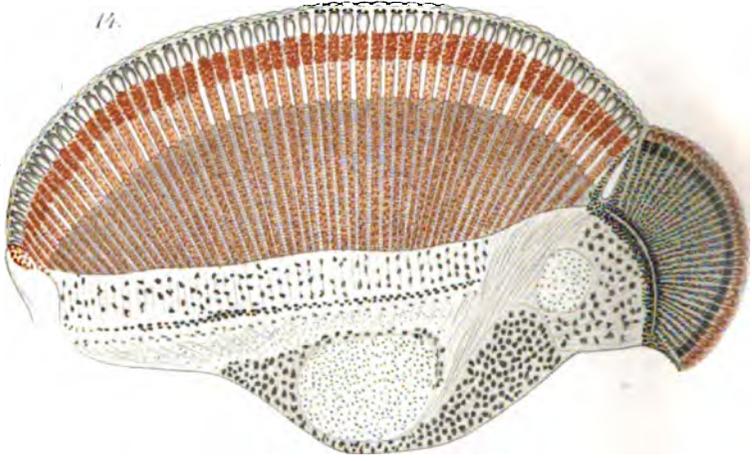


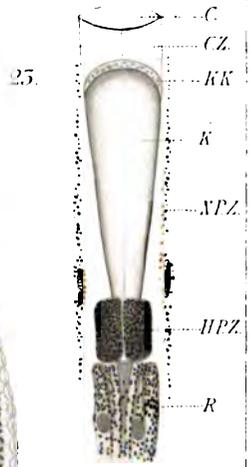
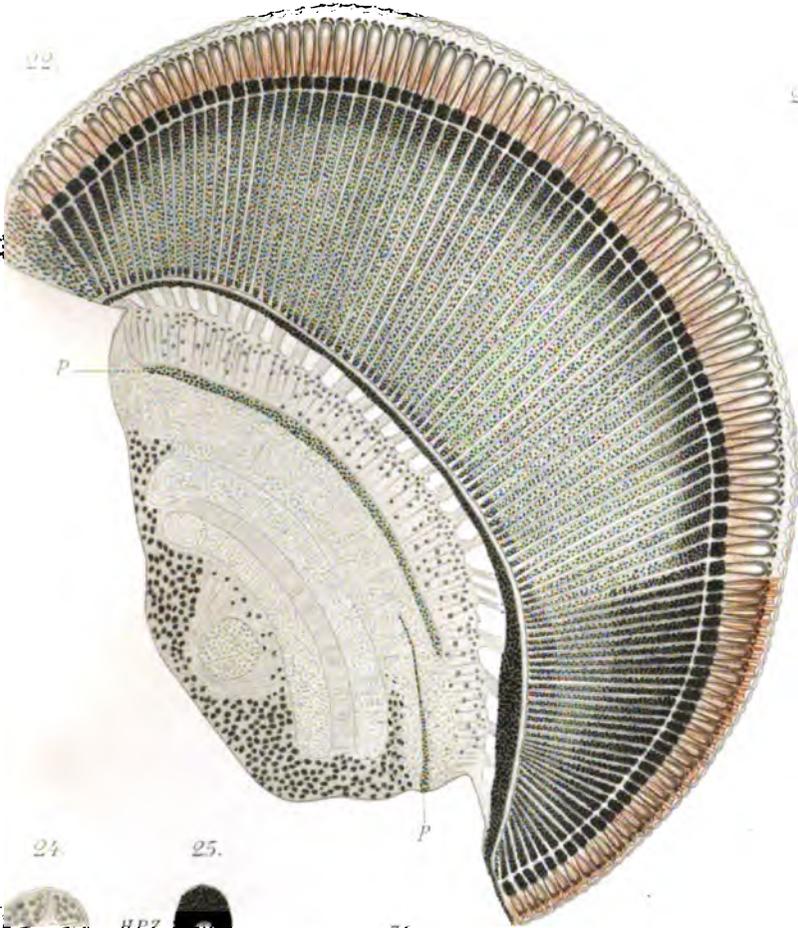
2.







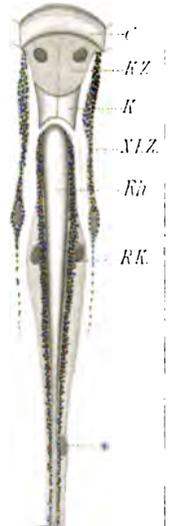




29.



30.



24.

25.

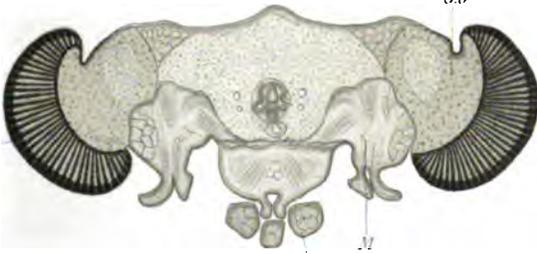


HPZ.



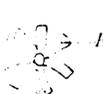
34.

Go



26.

27.



RK.



RZ.

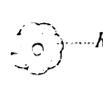
RZ.

28.

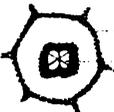
31.

32.

33.

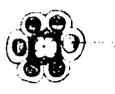


RZ.



NPZ.

Rh



MT

RK

