

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus.

Von

**Th. Boveri** in Würzburg.

Hierzu 10 Abbildungen im Text.

---

Vor 5 Jahren hat R. HESSE (1898) die schon lange bekannten schwarzen Pigmentflecke, welche sich theils dicht gedrängt, theils mehr vereinzelt fast durch die ganze Länge des Neuralrohrs des Amphioxus erstrecken, eingehend untersucht und ist dabei zu dem Ergebniss gelangt, dass diese Bildungen als Organe der Lichtempfindung anzusehen sind. Was bei schwacher Vergrößerung als Pigmentfleck erscheint, stellt sich bei genauer Analyse als ein Compositum von 2 Zellen<sup>1)</sup> dar, einer schalen- oder becherartig geformten, bald flachern, bald tiefern Pigmentzelle und einer in den Hohlraum dieser schwarzen Schale eingebetteten „Sehzelle“, die sich auf ihrer freien Seite in einen Nervenfortsatz auszieht. Diejenige Fläche der Sehzelle, die gegen den Pigmentbecher gerichtet ist, trägt einen zarten Stiftchensaum. Das ganze Gebilde ist in seiner Form und Structur dem von HESSE (1897) beschriebenen Auge gewisser Plathelminthen, speciell dem von *Planaria torva*, so ähnlich und die Vertheilung im Rückenmark entspricht so gut den

---

1) Vgl. hierzu S. 415.

Resultaten der Belichtungsversuche an ganzen und zerschnittenen Thieren<sup>1)</sup>, dass der Schluss von HESSE, dass in diesen Pigmentflecken die Sehorgane unseres Thieres gefunden seien, so gut begründet ist, wie dies für irgend ein einfaches Lichtempfindungsorgan bei einem tief stehenden Organismus überhaupt möglich erscheint.

Was die genauere Anordnung der „Becheraugen“ bei unserm Thier anlangt, so liegen sie nach den Angaben HESSE's und den gleichzeitigen Mittheilungen von HEYMANS u. VAN DER STRICHT (1898) zu beiden Seiten und ventral vom Centralcanal, und zwar dem Lumen fast angelagert. In Fig. A ist dieses Verhalten in etwas schematisirter Weise wieder gegeben; typischer Weise erscheinen auf dem Querschnitt drei Augen, zwei seitliche und ein medianes. In der Längsrichtung des Thieres sind sie zu Gruppen geordnet, welche den einzelnen Muskelsegmenten entsprechen; sie beginnen mit dem dritten Muskelsegment, auf welches aber jederseits nur zwei Augen treffen. Vom vierten Segment an, wo sie viel zahlreicher sind, konnte HESSE in einer Gruppe jederseits etwa 25 zählen. „Nach der Mitte zu nimmt die Zahl mehr und mehr ab und ist in der hintern Körperhälfte viel geringer als in der vordern; gegen das Schwanzende hin findet man häufig nur ein Auge in einem Segment, öfters gar keines“ (HESSE, p. 363). Sehr merkwürdig ist die Orientirung der einzelnen Augen: die ventral vom Centralcanal gelegenen sehen nach unten, die der rechten Seite gleichfalls nach unten, die der linken nach oben. Doch kommen, wie HESSE für das dritte Segment beobachtet hat, genau seitlich gerichtete Augen vor, entsprechend der Fig. A, und dass solche bei manchen Individuen auch weiter hinten nicht selten sind, zeigen mir eigene Präparate. Es erscheint nach diesen Variationen nicht ausgeschlossen, dass die Augen zu einer gewissen Drehung befähigt sind.

Als ich die HESSE'sche Arbeit kurz nach ihrem Erscheinen zu Gesicht bekam, gewann ich aus ihrer Lectüre unmittelbar die Ueberzeugung, dass in diesen primitiven Lichtempfindungsorganen des Amphioxus die einfache Grundlage für das Cranioten-Auge zu erkennen sei; und ich habe die Hypothese, die ich im Folgenden näher ausführen will, seither alljährlich in der Vorlesung über vergleichende Anatomie vorgetragen, ohne dass ich mich, da sie mir fast selbst-

1) Vgl. W. NAGEL (1896).

verständlich erschien, zunächst zu einer Veröffentlichung entschliessen konnte.

Allmählich aber muss ich annehmen, dass die Anschauung, die sich mir selbst so ohne Weiteres aufgedrängt hat, nicht allen Fachgenossen ebenso nahe liegt. Hat doch schon HESSE am Schluss seines Aufsatzes resignirt geschrieben: „Freilich ist mit unserm Befunde auch die Hoffnung geschwunden, beim Amphioxus ein Sehorgan zu entdecken, das sich mit dem Wirbelthierauge homologisiren liesse. Eine phylogenetische Bedeutung dieser Becheraugen lässt sich einstweilen nicht erkennen.“ Aehnlich äussert sich WIEDERSHEIM in der neuesten Auflage seiner vergleichenden Anatomie (1902). Ja, nicht nur, dass die Auffassung der Phylogenie des Vertebraten-Auges, die mir aus dem vorliegenden Material fast mit Nothwendigkeit hervorzugehen scheint, meines Wissens bisher keinen Vertreter gefunden hat, sehen wir vielmehr gegenwärtig eher eine ganz entgegengesetzte Hypothese zur Geltung kommen. Erst kürzlich hat R. BURCKHARDT (1902), auf der ältern Plakodentheorie KUPFFER'S (1894) und gewissen von RETZIUS (1892) geäusserten Anschauungen fussend, die Hypothese vertreten, dass der primär lichtempfindende Theil des Cranioten-Auges eine Epidermisverdickung gewesen sei, die später zur Linse und also zum Hilfsorgan herabsank, während der ursprüngliche, dem Lobus olfactorius vergleichbare centrale Antheil durch Verlegung der Sinneszellen in ihn die Lichtempfindung übernommen habe. Unter diesen Umständen ist es wohl nicht unzeitgemäss, auch eine andere Auffassung der Verhältnisse den Fachgenossen vorzulegen.

Hält man überhaupt, wie ich es thue, amphioxusartige Thiere für die Vorfahren der Cranioten und zieht man also eine Homologie der hier und dort bestehenden Sehorgane in Erwägung, so ist gewiss diejenige Annahme allen übrigen sonst denkbaren vorzuziehen, welche die lichtempfindenden Theile, also die Sehzellen, homologisirt. Ich nehme also an, dass die Sehzellen des Amphioxus den Sehzellen (Stäbchen- und Zapfenzellen) der Cranioten entsprechen. Die Berechtigung dieser Homologisirung kann keinem Zweifel unterliegen. Hier wie dort sind die Sehzellen Elemente des Neuralrohrs, hier wie dort ist ihr basales Ende in einen Nervenfortsatz ausgezogen, das entgegengesetzte, welches typischer Weise dem Centralcanal zugekehrt ist, als „Sehstäbchen“ oder „Stiftchensaum“ entwickelt, hier wie dort muss das Licht die ganze Dicke der Neuralrohrwand und schliesslich die Sehzelle selbst durchsetzen, um zu der

lichtpercipirenden Stelle zu gelangen. Selbst die Thatsache, dass die Augenblasen der Cranioten wesentlich aus ventralen Bereichen des Neuralrohrs hervorgehen, könnte damit in Beziehung gebracht werden, dass auch bei Amphioxus die Sehzellen ausschliesslich im ventralen Theil des Neuralrohrs vorkommen (Fig. A).

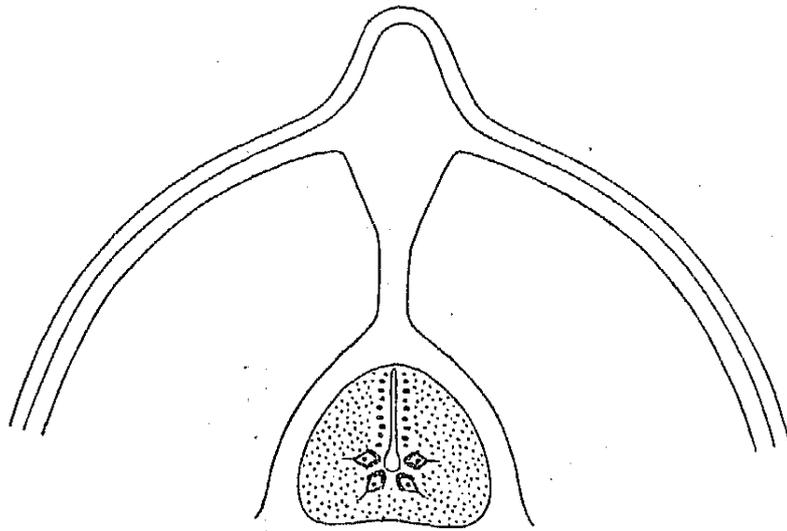


Fig. A.

Stimmt man dieser Homologisirung zu und sucht man sich nun einen Weg zu construiren, wie sich phylogenetisch aus den primitiven Verhältnissen des Amphioxus diejenigen der Cranioten entwickelt haben können, so wird man fast mit Nothwendigkeit zur Annahme einer Succession von Zuständen geführt, wie sie in der Ontogenie des Craniotenauges vorliegen.

Sollen die lichtempfindlichen Stellen des Amphioxus-Neuralrohrs zu den Sehorganen der Cranioten werden, so erscheint vor Allem die Vorstülpung gegen die Haut, wie sie sich ontogenetisch in der Bildung der primären Augenblase ausprägt, als eine Nothwendigkeit (Fig. B). Unter den Verhältnissen, wie sie von den Cyclostomen bis zu den Säugethieren bestehen, könnte nirgends mehr das Licht bis ins Neuralrohr dringen. Es hätte also entweder die beim Amphioxus vorhandene, freilich schon hier unvollkommene Durchsichtigkeit aller über dem Neuralrohr gelegenen Organe sich erhalten müssen, oder es musste eine Verschiebung der lichtempfindlichen Theile des Neuralrohrs nach der Oberfläche stattfinden. Ob und wie die erstere Alternative bei der bedeutenden Vergrößerung des Körpers hätte realisirt werden können, brauchen wir nicht zu er-

örtern; denn die zweite, ohne Zweifel in jeder Hinsicht vollkommenere, ist verwirklicht.

Dabei mag es unentschieden bleiben, was als das erste Motiv der Ausstülpung zu betrachten ist. Es wäre denkbar, dass durch

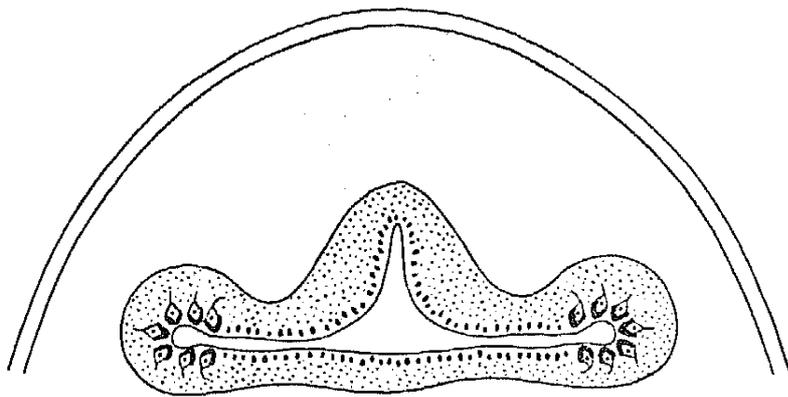


Fig. B.

Umstände, die mit dem Sehen nichts zu thun hatten, ein locales Wachstum und eine dadurch nothwendige Faltung der Neuralrohrwand bedingt worden ist, wodurch gewisse Theile desselben der Haut besonders nahe kamen und nun, als dem Licht besonders gut

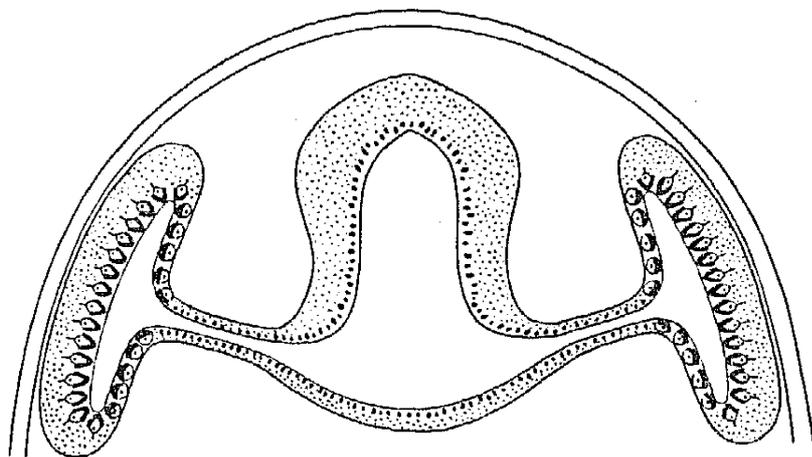


Fig. C.

zugänglich, die Fähigkeit zur Bildung von Sehzellen allein bewahrten. Ist aber einmal die Bewegung der mit Sehzellen ausgestatteten Neuralrohrwand gegen die Haut, d. i. gegen das Licht, zu einer phylogenetischen Tendenz geworden, dann wird sie nicht eher endigen, als bis die äussere Seite der sich vorstülpenden Wand unter der

Haut angekommen ist und sich flach unter ihr ausgebreitet hat (Fig. C).<sup>1)</sup>

Mit der Ausstülpung und räumlichen Sonderung eines lichtempfindlichen Theils der Neuralrohrwand ist der erste wichtige Schritt zu weiterer Differenzirung gethan. Der vorgestülpte Theil wird seine Function als Leitungsbahn zwischen vordern und hintern Regionen, als Empfangs- und Abgabeheerd sensibler und motorischer Nerven verlieren und dafür seine nun einzige Aufgabe, die Lichtempfindung, durch Vermehrung der Sehzellen verbessern. Er wird neben diesen Zellen nur die sich direct ihnen verbindenden nervösen Elemente conserviren und dadurch zur Retina werden; der Verbindungsstiel, nur noch mit der Function betraut, die Lichteindrücke von diesem, wie FÜRBRINGER sagt, detachirten Theil des Neuralrohrs andern Stellen desselben zu vermitteln, wird „Sehnerv“, eine, wie schon oft hervorgehoben, mit den typischen peripheren Nerven nicht vergleichbare Bildung.

In den in der Tiefe verbleibenden Theilen des Neuralrohrs dagegen wird nun die Bildung von Sehzellen ganz verschwinden; die ursprünglich fast über die ganze Länge des Körpers verbreitete Lichtempfindungsfähigkeit ist auf den ausgestülpten Theil beschränkt, der damit zum „Auge“ geworden ist, in welchem nun bereits die Sehzellen zu einer höhern Einheit verbunden sind.

An der Augenblase aber, wie wir sie uns schliesslich flach unter der Epidermis ausgebreitet denken (Fig. C), ergiebt sich ganz von selbst ein Gegensatz zwischen einer vordern (äussern), dem Licht zugekehrten Wand und einer hintern, deren Sehzellen gegen das Innere des Körpers gerichtet wären. Könnten diese auch wohl bei einem amphioxusartigen Thier noch von Licht getroffen werden, so erscheint dies unter den Verhältnissen aller höhern Wirbelthiere unmöglich. Diese hintere Wand, schon durch die Pigmentschicht der vordern von der Lichtzufuhr abgeschnitten, wird degeneriren, bis auf einen Bestandtheil, dessen Anwesenheit der vordern Hälfte von Nutzen ist: das Pigment. Diese Rückwand bildet eine secundäre Pigmentschicht; sie wird so zum Pigmentepithel. Und sie vermag diese Function, einen dunklen Augenhintergrund zu bilden, so voll-

1) Die Figuren sind mit Absicht ganz schematisch behandelt, und es ist speciell auf die für unsere Betrachtungen gleichgültigen Verhältnisse, die mit dem fötalen Augenspalt zusammenhängen, keine Rücksicht genommen.

kommen zu erfüllen, dass die Sehzellen selbst ihre Pigmenthauben entbehren können und verlieren (Fig. D).

Es sei hier darauf hingewiesen, dass sich über die Werthigkeit der Pigmenthaube zweierlei Angaben gegenüber stehen. HESSE betrachtet, wie oben schon angeführt, die Pigmentschale als selbständige Zelle, desgleichen ganz neuerdings BOEKE (1902); HEYMANS u. VAN DER STRICHT dagegen rechnen sie der Sehzelle zu. Die Frage ist deshalb nicht ganz leicht zu entscheiden, weil das Pigment so dicht liegt, dass man jedenfalls für gewöhnlich von einem ihm

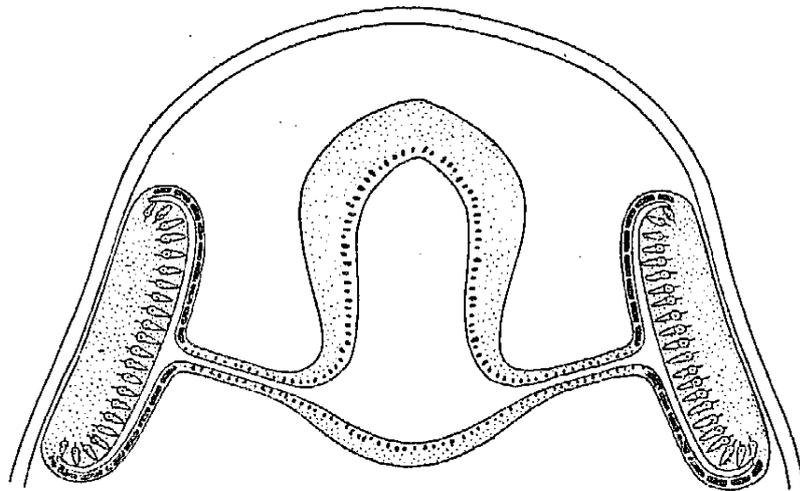


Fig. D.

zugehörigen Kern nichts sieht. Doch habe ich selbst auch, in Uebereinstimmung mit den erstgenannten Autoren, an einigen günstigen Schnitten Kerne gesehen, die wohl nur zu den Pigmentschalen gehören können und dieselben also als selbständige Zellen kennzeichnen würden. Für meine Auffassung der Phylogenie ist es im Uebrigen gleichgültig, wie es sich verhält. Im einen Fall würde das Pigmentepithel aus degenerirten Sehzellen bestehen, die nur den Pigmenttheil conservirt haben, wogegen in denen der Retina gerade dieser Theil rückgebildet ist, im andern Fall haben sich im Pigmentepithel nur die Pigmentzellen erhalten und sind in der Retina gänzlich geschwunden. Endlich würde das Wesentliche meiner Deutung auch dann nicht berührt werden, wenn man etwa annehmen wollte, dass sich der Pigmentgehalt des Tapetum nigrum nicht aus der partiellen Erhaltung hier gelegener Becheraugen herleitet, sondern erst secundär neu entstanden ist.

Für die Auffassung, dass die Retina selbst ursprünglich eine Pigmentschicht besessen hat, ist es nicht uninteressant, dass in der

Entwicklung des Froschauges bei der Depigmentirung der Retina ein Stadium vorkommt, wo die hintersten, gegen den fast verschwundenen Spalt der primären Augenblase gerichteten Retinazellen einen ziemlich scharf begrenzten Pigmentsaum tragen, wie auch im Tapetum das einstweilen nicht sehr reichliche Pigment vorwiegend gegen den Spalt zu abgelagert ist. In Fig. E ist zur Illustration dieses Zustandes ein Stück aus einem Präparat abge-



Fig. E.

bildet, das ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. SPEMANN verdanke. Ich betrachte dieses Verhalten keineswegs als phylogenetische Recapitulation; doch wird man sagen dürfen: wenn ein solcher Zustand überhaupt vorkommen kann, so ist nichts gegen die Annahme einzuwenden, dass er in der phylogenetischen Reihe in ähnlicher Weise als fertiger vorgekommen ist.

Die Berechtigung der vorgetragenen Homologisirung wird vielleicht noch anschaulicher, wenn man folgende Betrachtung anstellt. Die Augenblase ist ein Stück Neuralrohr, ihr Hohlraum ist ein Stück Centralcanal, ihre Wände, Retina und Pigmentepithel, sind parallele Wände des Rohres. Wir können also einen senkrechten Schnitt durch die beiden Wände der secundären Augenblase, wie er in Fig. Fb schematisch gezeichnet ist, direct mit den beiden Wänden des Neuralrohrs des Amphioxus, wie sich dieselben in einem Längsschnitt darbieten, in Parallele stellen. Ein solcher Schnitt ist in Fig. Fa gezeichnet; ein Vergleich mit den figg. 6 und 7 bei HESSE wird lehren, dass unser schematisches Bild der Wirklichkeit sehr nahe kommt. Der Schnitt zeigt unmittelbar, wie die Pigmenthauben jeder Sehzellenschicht, wenn auch hier unnöthiger Weise, zugleich eine Pigmentwand für die Augenschicht der Gegenseite liefern. Denken wir uns diese beiden Wände als die Schichten einer Augenblase, welche nunmehr lediglich von der einen Seite — in der Richtung des Pfeiles — vom Licht getroffen wird und von allen nicht

zum Sehen gehörigen nervösen Functionen enthoben ist, so wird uns nach den Principien, die wir allgemein bei Gebrauch und Nichtgebrauch verwirklicht finden, nichts natürlicher erscheinen, als dass sich der Zustand der Fig. F b, d. h. der des Craniotenauges, daraus entwickelt.

Damit sind morphologisch die definitiven Verhältnisse der centralen Augentheile im Princip erreicht.

Nachdem bei Amphioxus in der ganzen Länge des Neuralrohrs vom dritten Muskelsegment bis gegen das Schwanzende Sehorgane vorkommen, ist die Möglichkeit zur Entstehung von „Augenblasen“ überall gegeben. Es ist nicht unmöglich, dass ursprünglich mehrere Paare vorhanden waren, was ich Angesichts der Hypothese von Locy (1895, 1897) über „accessorische Augenblasen“ erwähne, wenn ich auch über die Grundlagen dieser Hypothese vollkommen die Meinung theile, die GEGENBAUR (1898) darüber geäußert hat. Dass gerade im vordersten Theile des Körpers verbesserte Sehorgane entstanden sind, dies hängt ohne Zweifel mit der Differenzirung des Kopfes zusammen, für die wiederum in der Umänderung der Ernährungsweise von der unwillkürlichen Einführung kleiner im Wasser suspendirter Theilchen zu activem Fressen der erste Anstoss gelegen haben wird.

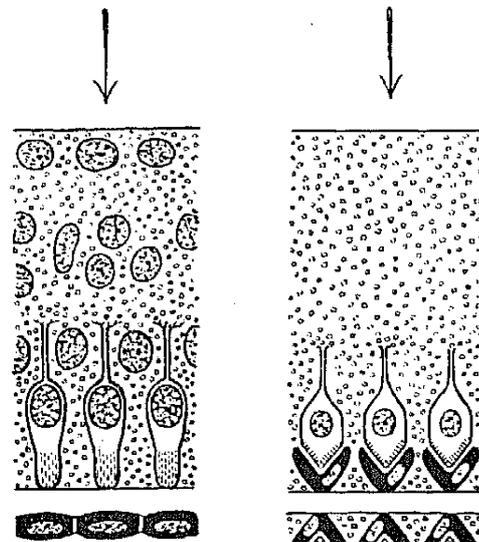


Fig. F b.



Fig. F a.

Was der Amphioxus für die Phylogenie des Cranioten-Auges unmittelbar lehrt, dürfte mit dem Gesagten erschöpft sein. Aber die auf unserm Wege erlangte Ueberzeugung, dass das in der Ontogenie der Cranioten enthaltene Stadium einer flach unter der Epidermis ausgebreiteten Augenblase einer phylogenetischen Etappe entspricht, fordert dazu auf, auch auf den muthmaasslichen weiteren Verlauf der Phylogenese einen Blick zu werfen.

Es handelt sich zunächst um den wichtigsten, weil folgen-

schwersten Schritt in der Augenentwicklung, die Umformung zu einer Camera obscura. Denn erst von diesem Zustand an beginnt die Entstehung eines Bildes und damit die Möglichkeit wirklichen Sehens. Es fragt sich, ob wir der Art und den Motiven dieser Umwandlung noch etwas näher kommen können. Als Wegweiser kann uns das Mollusken-Auge dienen, für welches wir in der glücklichen Lage sind, das zu besitzen, was bei den Wirbelthieren fehlt, neben der ontogenetischen eine vergleichend-anatomische Stufenfolge, die keinen Zweifel bestehen lässt, dass die Phylogenese der höchst entwickelten Molluskenaugen wesentlich den Gang genommen hat, den schon ihre Ontogenie höchst wahrscheinlich macht.

Das Molluskenauge, das in seiner vollkommensten Ausbildung mit dem Craniotenaue eine so weitgehende physiologische Uebereinstimmung zeigt, beginnt auf der niedersten Stufe als ein flaches

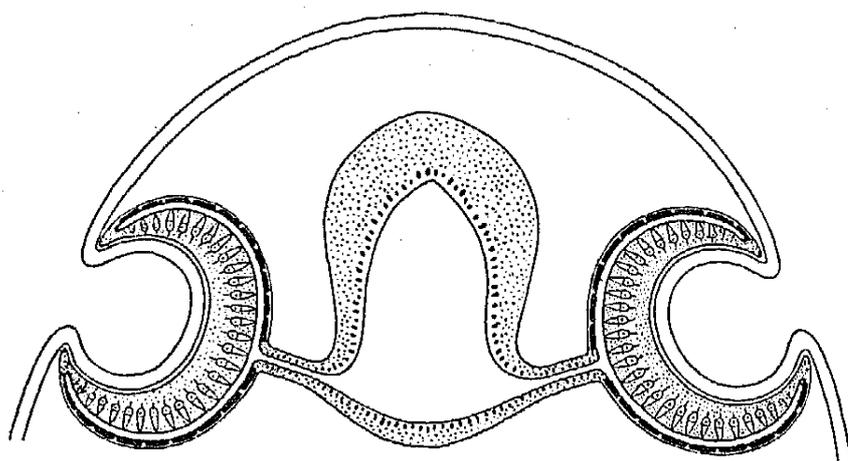


Fig. G.

Hautgrübchen mit zu Sehzellen umgewandelten Epidermiszellen. Auch hier kann es sich, wie bei *Amphioxus* oder bei dem in unserm Schema Fig. C dargestellten hypothetischen Zustand der Urcranioten, nur um eine allgemeine Lichtempfindung handeln; die flache Grube, wie wir sie bei *Patella* finden, ist optisch bedeutungslos. Ihr Zweck kann nur darin liegen, das Sinnesepithel durch Zurückziehen unter das umgebende Niveau der Haut zu schützen. Diesem Motiv des Schutzes, als zur Einbuchtung einer Oberfläche von spezifischem Werth führend, begegnen wir ja ungemein häufig; es sei nur an die Geruchsorgane, an die Sinnesorgane der Seitenlinie, an die Tieferlegung des Trommelfells erinnert. Könnte nun nicht auch bei der phylogenetischen Weiterbildung des primitiven Craniotenaues das

gleiche Motiv wirksam gewesen sein? Allerdings sind hier die retinalen Theile noch mindestens von einer schützenden Schicht, der Epidermis, überzogen. Aber diese Epidermis muss durchsichtig sein und bleiben, und eine Zurückziehung derselben durch Einbuchtung muss hier, ganz ähnlich wie beim Trommelfell, eine Verbesserung bedeuten. Ich möchte also vermuthen, dass das Craniotenauge einmal den Zustand einer nach aussen offenen Grube durchlaufen hat, wobei die Retina direct von durchsichtiger Epidermis als der Auskleidung der Grube überzogen war (Fig. G). In der Ontogenie wird dieser Schritt der Phylogenie durch die Bildung des Linsen grubchens im Verein mit dem Uebergang der flachen Augenblase zur Becherform recapitulirt. Man kann sich den hypothetischen fertigen Zustand ganz ähnlich dem des *Nautilus*-Auges vorstellen (Fig. H); nur dass es bei den Mollusken, deren ganzer Sehapparat

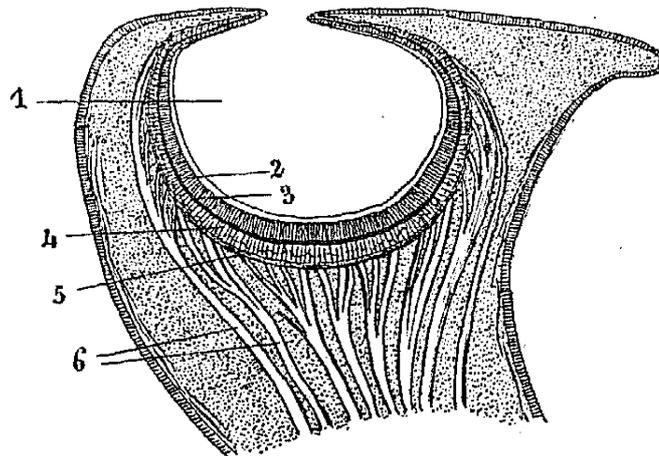


Fig. H.

Augen von *Nautilus*, nach HENSEN (aus LANG, Vergl. Anat.). 1 Augenhöhle, 2 Stäbchenschicht, 3 Pigmentschicht, 4 Sehzellenschicht, 5 Ganglienzellenschicht, 6 Aeste des Sehnerven.

von der Epidermis geliefert wird, eine einzige Epithelschicht ist, die die Augengrube darstellt, während sich bei den Wirbelthieren drei parallele Schichten daran betheiligen. Denn auch die Epidermis müssen wir, in so fern sie über der Retina durchsichtig sein muss, mit zu den Theilen des Auges rechnen.

Ist diese Hypothese eines den Urcranioten zukommenden Gruben- auges richtig, dann ist damit der weitere Gang so viel wie selbst- verständlich; er wird wieder aufs beste durch die ganz analogen vergleichend-anatomischen Etappen illustriert, die bei den Mollusken noch heute existiren. Die Augengrube schliesst sich, das Gruben-

auge geht über in das Bläschenauge (Fig. J), ein Vorgang, der ontogenetisch recapitulirt ist in der Abschnürung des Linsensäck-

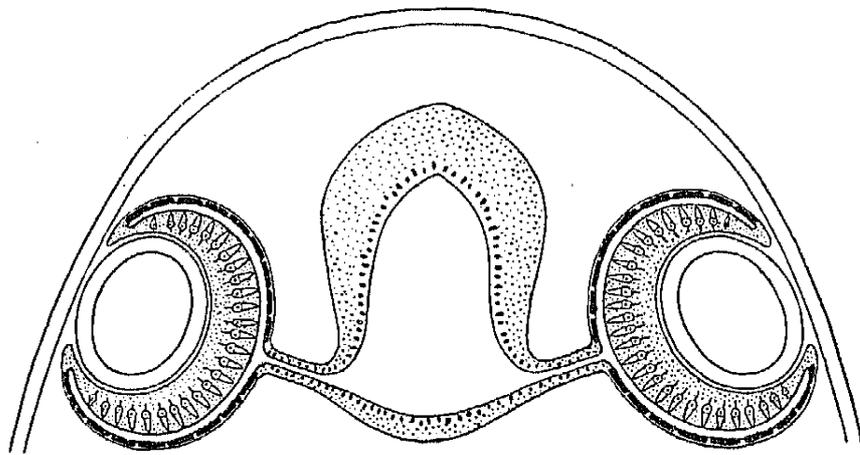


Fig. J.

chens. Der vergleichbare Zustand der Mollusken wird durch das Pulmonaten-Auge repräsentirt (Fig. K), nur wieder mit dem Unter-

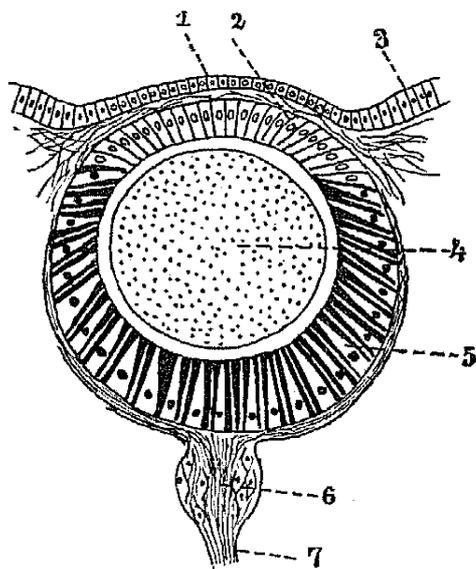


Fig. K.

Auge eines Pulmonaten (aus LANG, Vergl. Anat.). 1 äusseres, 2 inneres Epithel der Cornea. 3 indifferentes Körperepithel, 4 Glaskörper, 5 Retina, 6 Ganglion opticum, 7 Sehnerv.

schied, den die verschiedene Zahl und Werthigkeit der Schichten bedingt. In beiden Fällen schnürt sich beim Uebergang des Grubenauges in das Bläschenauge ein Epidermissäckchen ab; aber während dieses bei den Mollusken die retinalen Theile enthält, hat es bei den Wirbelthieren nur die Bedeutung eines das Licht durchlassenden Mediums. Auch für diesen Abschluss der Augengrube nach aussen dürfte wieder die Schutz tendenz als „Motiv“ wirksam gewesen sein.

Die letzte Hauptetappe endlich wäre bezeichnet durch die Entstehung der wirklichen Linse, und für diese Bildung, die ja wieder bei den Mollusken, im Auge der dibranchiaten Cephalopoden, ihr Gegenstück findet, stehen nun den beiderlei Typen nicht die gleichen Mittel zur Verfügung. Das Wirbelthierauge (Fig. J) enthält in seinem Hohraum ein abgeschlossenes Epidermissäckchen, das, so zu sagen, disponibel ist. So fern es nur durchsichtig bleibt, ist

es für jede weitere Umbildung verfügbar: es wird, indem es seinen Hohlraum zum Verschwinden bringt, zur Krystallinse. Das Molluskenauge besitzt einen so bequemen Weg zur Herstellung der Linse nicht. Hier wird sie erzeugt durch correspondirende Verdickung der beiden Epithelschichten der vordern Bläschenwand (Fig. K. 1 und 2); die primäre Cornea beteiligt sich daran, und so muss dieses Auge, um durch Ausstattung mit einer Iris und Abschluss der Linse von der Aussenwelt zur Vollkommenheit des Wirbelthierauges zu gelangen, in seiner Umgebung noch weitere Faltungsprocesse erfahren, die dem von Anfang an complicirtern Craniotenauge erspart sind.

Es sei noch hervorgehoben, dass mir alle die mancherlei Anzeichen, welche in der Ontogenie zu phylogenetischen Schlüssen verwertbar sind, entschieden für die frühere Existenz eines *Nautilus*-ähnlichen Grubenauges zu sprechen scheinen und damit auch mittelbar für eine Weiterbildung, wie sie soeben postulirt worden ist.

Die Linsenhöhle, bei *Petromyzon* Zeit Lebens persistirend, beweist meines Erachtens, dass wir denjenigen Entstehungsmodus der Linse, wo sie sich von Anfang an als hohles Säckchen anlegt, als den ursprünglichern anzusehen haben. Auch lässt sich auf Grund physiologischer Erwägungen wohl ein phylogenetischer Uebergang einer hohlen Linse in die compacte, kaum aber das Umgekehrte verstehen. Weiterhin ist es sehr auffallend, wie streng die Einfaltung der Epidermis zur Linse mit der becherförmigen Umformung der Augenblase parallel geht, wie z. B. ein Blick auf die Tafeln C. RABL'S (1898—1900) lehrt. Wir dürfen aus diesem ontogenetischen Befund den Schluss ziehen, dass die Umbildung der Augenblase in die Becherform auch phylogenetisch von einer entsprechenden Epidermiseinfaltung genau begleitet, dass beides gewissermaassen ein einheitlicher Process war. Die von SPEMANN (1901) experimentell nachgewiesene Abhängigkeit der Linsenbildung vom Contact mit der Augenblase ist dieser Auffassung jedenfalls günstiger als jeder andern; das SPEMANN'Sche Experiment zeigt, dass zwar die Umformung zum Augenbecher von den centralen Theilen selbständig vollzogen wird, dass die Epidermis aber erst von der Augenblase zu einer entsprechenden Einstülpung veranlasst wird, ganz im Einklang mit der physiologischen Werthigkeit, die beiden Theilen zukommt. Und endlich, wenn wir nach den Forschungen von TORNATOLA, RABL, VAN PÉE, VON KÖLLIKER u. A. über die Entwicklung des Glaskörpers fast berechtigt sind, diesen als verödete Retina zu bezeichnen, so

könnte man behaupten, dass noch im jetzigen Craniotenaugē hintere Linsenfläche und Retina sich berühren.

GEGENBAUR (1898) scheint anzunehmen, dass schon auf jener Stufe, wo die Augenblase flach unter der Epidermis gelegen war, eine linsenförmige Verdickung der letztern bestanden habe, welche im jetzigen Auge durch den Complex der Linsenfasern repräsentirt wäre und dass dann bei der Umgestaltung der Augenblase zur Becherform diese primäre Linse in die Tiefe mitgenommen worden sei, indem die angrenzende Epidermis sich über ihr einfaltete und damit das Linsenepithel darstellte. Ein solcher Entwicklungsgang scheint mir viel weniger wahrscheinlich zu sein als der von mir angenommene, wie man finden wird, wenn man sich die einzelnen Etappen desselben mit Rücksicht auf die jeweilige Brauchbarkeit des Apparats aufzuzeichnen versucht. Auch sind die ontogenetischen Thatsachen dieser Annahme nicht günstig. Denn selbst da, wo sich die Linse zuerst als Epidermisverdickung anlegt, wie bei Haien, wird diese Verdickung nicht durch Einfaltung der Umgebung in die Tiefe verlagert, um später lediglich die Linsenfasern zu bilden, sondern die zuerst solide Wucherung repräsentirt die ganze Linse und wird nachträglich ausgehöhlt, wobei die innere Wand eine Zeit lang sogar dünner ist als die äussere (vgl. C. RABL, 1898, tab. 28, fig. 7 und 8). Alles dies spricht dafür, dass das Grubenaugē zunächst von indifferenten, nur durchsichtiger Epidermis ausgekleidet war und dass sich erst nach der Umbildung in das Bläschenaugē aus dem Epidermissäckchen die Linse entwickelt hat.

---

Blicken wir noch einmal auf das Verhältniss der Sehorgane der Cranioten zu denen des Amphioxus zurück, so ist es freilich zuerst die ungeheure Lücke des vergleichend-anatomischen Materials, die wir empfinden, und es zeigt sich hier, wie überall, dass uns gerade diejenigen Glieder der zu postulirenden Reihe besonders wichtig erscheinen, die nicht mehr erhalten sind. Aber doch ist der Zustand, den uns der Amphioxus in seinen Sehorganen darbietet, nach meiner Ansicht für die Auffassung des Craniotenauges von höchstem Werth; er zeigt den einfachsten Anfang, den wir uns für dieses wunderbar vollkommene Sinnesorgan nur vorstellen können, so einfach, dass die Beziehung bisher ganz unbeachtet bleiben konnte, und doch so weit gediehen, dass die Zurückführung des complicirt gewordenen Zustandes auf den einfachen nicht nur ohne Zwang möglich ist, sondern

an der Hand der Ontogenie der Cranioten fast selbstverständlich erscheint.

Es ist beachtenswerth und kann noch als eine weitere Stütze für die vorgetragene Auffassung betrachtet werden, dass der Zustand, in dem wir die Sehorgane beim Amphioxus finden, aufs Beste mit dem primitiven Charakter und dem indifferenten Verhalten harmonirt, das wir bei diesem Thier fast in allen Organsystemen antreffen und das sich für viele Organisationsverhältnisse vielleicht durch den Satz ausdrücken liesse: es reicht gerade noch, sonst wäre der Vertebratentypus überhaupt nicht mehr zu erkennen. Ein Hauptkennzeichen dieses primitiven Zustandes des Amphioxus liegt darin, dass eine morphologische Bildung oder eine physiologische Function, so zu sagen, diffus vorliegt, über weite Strecken gleichartig ausgebildet oder in vielfacher stereotyper Wiederholung, wie im Muskelsystem, in den Geschlechtsorganen, dem unpaaren Flossensaum, in der Contractilität der Blutgefässe und eben auch in den Sehorganen. Speciell die Art, wie sich aus dem bei Amphioxus diffusen Triebwerk für die Blutbewegung bei den Cranioten die einheitliche centrale Pumpe, das Herz, differenzirt hat, bietet uns das beste Analogon zu der Bildung eines einheitlichen localisirten Sehorgans aus der allgemeinen Lichtempfindungsfähigkeit des ganzen Neuralrohrs. Und wie wir für den Blutkreislauf verstehen, dass der Widerstand in den Kiemen gerade an einer bestimmten Stelle zu besserer Ausbildung der Contractilität führen musste, woraus diesem Theil des Gefässsystems schliesslich das Monopol für die gesammte Blutbewegung erwuchs, ganz ebenso können wir, wie oben schon erwähnt, am vordern Körperende die besondern Bedingungen zur Entstehung höherer Sehorgane erkennen, womit allmählich die diffuse Lichtempfindungsfähigkeit des ganzen Körpers erlosch.

Oft wird der Amphioxus als degenerirter Vertebrat bezeichnet, und es ist gewiss sehr wahrscheinlich, dass manches Einfache in seiner Organisation auf Rückbildung beruht. Aber so gut die Myxinoiden Rückbildung darbieten und doch gewiss nicht etwa von der Stufe eines Amphibiums auf ihren degenerirten Zustand herabgesunken sind, so scheint mir, wie ich schon bei anderer Gelegenheit (1892) betont habe, auch für den Amphioxus kein Zweifel möglich, dass das Wesentliche seiner Organisation auf primärer Einfachheit beruht und nicht auf Degeneration. Gerade für die Sehorgane der Vertebraten wissen wir ja ganz genau, wie sie sich im Fall der Degeneration verhalten: sie werden kleiner, sie entarten in ihrer

histiologischen Structur, sie erreichen nicht mehr die Stelle, wo sie vom Licht getroffen werden können; aber sie bewahren unverkennbar den Typus und die allgemeine Localisation des functionirenden Auges; sie werden, kurz gesagt, unbrauchbar, aber nicht indifferent. Und so halte ich es für ausgeschlossen, dass etwa der Gang der Phylogenie der umgekehrte gewesen sein könnte von dem, wie er hier vertreten worden ist.

Wie oben erwähnt, sind die Sehzellen bei Amphioxus in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden dicht gelagert; in den vordersten Segmenten, in denen sie vorkommen, sind es nur je zwei, im Schwanztheil findet sich oft nur eine auf ein Segment. Daraus geht hervor, dass jedes einzelne dieser primitiven Sehorgane für sich allein functioniren kann, für sich „ein Auge“ ist, wie es ja auch von HESSE geradezu als „Becherauge“ bezeichnet wird. Wenn also die vorgetragene Hypothese richtig ist, so ist das Craniotenaue ein Compositum aus solchen einfachen Augen, es ist ein „zusammengesetztes Auge“, ganz in dem gleichen morphologischen Sinn, wie wir das Facettenauge als zusammengesetztes Auge bezeichnen; das heisst: das Auge ist phylogenetisch durch engere Vereinigung von Gebilden entstanden, die selbst schon Lichtempfindungsorgane waren, ohne mit einander zu einer höhern Einheit verbunden zu sein. Physiologisch freilich muss jedes zur Bildempfindung befähigte Auge ein „zusammengesetztes“ sein, es giebt kein anderes wirkliches Sehen als musivisches, und so liegt der essentielle physiologische Unterschied zwischen dem Facettenauge und dem der Cranioten nur in der Verschiedenheit der physikalischen Vorrichtung, durch welche den einzelnen lichtempfindenden Elementen klare und geordnete Theilbilder des lichtaussendenden Objects vermittelt werden.

Noch eine letzte Betrachtung sei hier angeführt. Unsere Hypothese nimmt an, dass die Retina der Cranioten zuerst flach, auf etwas höherer Stufe seicht eingezogen unter der genau parallelen Epidermis gelegen war, ähnlich einem primitiven Molluskenauge, und dass sich diese Grube später zu einem Säckchen mit enger Oeffnung weiter entwickelt hat, wie uns eine solche noch im *Naututilus*-Auge erhalten ist. Selbst wenn man diesem Entwicklungsgang für die Wirbelthiere nicht beistimmen sollte, für die Mollusken wird ihn Niemand bezweifeln. Was ist nun, den Vorgang an sich betrachtet,

für ein winziger Unterschied zwischen der flachen Einziehung der Sehfläche und der säckchenartigen Einsenkung! Und wie gering ist der Fortschritt mit Rücksicht auf das Motiv des Schutzes! Nicht grösser als bei der Zurückziehung des Trommelfells in die Tiefe eines kurzen Gehörgangs. Aber welcher in seinen Consequenzen unermesslicher Fortschritt wird gewissermaassen nebenbei erzielt! Der erste Zustand kann nur Licht empfinden, der zweite kann sehen, d. h. er bietet die Möglichkeit zur Bildempfindung, wenn diese selbst auch sicherlich erst durch complicirteste Weiterbildungen centraler Natur erworben werden muss. Was ich an diesem Sachverhalt betonen möchte, das ist das Accidentelle des erreichten Fortschritts. Hundertfältig sehen wir oberflächliche Theile durch grubenförmige Einsenkung in die Tiefe verlagert und damit Configurationen hergestellt, wie sie uns am Auge begegnen; und es ist kaum zu bezweifeln, dass das Geruchsorgan manches Vertebraten eine Camera obscura, ähnlich dem *Nautilus*-Auge, formirt und zum Sehen dienlich wäre, wenn nur die zum Sehen nöthigen sensorischen und nervösen Apparate darin vorhanden wären.

So scheint mir in diesem wichtigsten Schritt der Phylogenese des Auges eine besonders klare Illustration zu einer Erscheinung vorzuliegen, die ich als accidentelle Entstehung neuer Functionsmöglichkeit bezeichnen möchte. Längst ist der Functionswechsel als eines der wichtigsten Principien bei der Umgestaltung der Organismen erkannt worden, und speciell DOHRN (1875) hat darauf hingewiesen, wie ein Organ neben seiner Hauptfunction Nebenfunctionen besitzt, von denen unter Umständen eine zur Hauptfunction wird und unter Rückbildung der ursprünglichen Hauptfunction zur Umgestaltung des Organs führt. Die Erscheinung, von der ich spreche, knüpft zwar an dieses Princip an, führt aber in bestimmter Richtung noch darüber hinaus. Wenn wir nämlich das physiologische Endziel, das wir in der phylogenetischen Ausbildung eines Zustandes angestrebt sehen, als „Motiv“ der Entstehung bezeichnen, wobei es für unsere Betrachtungen gleichgültig bleibt, in welcher Weise Realisirung und Motiv vermittelt sind, so führt, wie mir scheint, in vielen Fällen ein bestimmtes Motiv zu einer Configuration der Theile, durch welche unmittelbar eine Functionsmöglichkeit geboten wird, die mit dem ursprünglichen Motiv gar nichts zu thun hat, die in Bezug auf dasselbe zufällig ist, die aber nun vom Organismus benutzt und, indem damit ein neues Motiv gegeben ist, selbständig weiter gerördert wird.

Ein Beispiel für diese accidentelle Entstehung neuer Functionsmöglichkeit sehe ich in der Amniosbildung, die, wie schon BALFOUR (1885) angedeutet hat, sich einfach aus dem Motiv des embryonalen Athmungsbedürfnisses vermittels der Allantois erklären lässt. Soll die Allantois das mit dem Wachstum des Embryos beständig wachsende Sauerstoffbedürfniss bis zuletzt befriedigen, so ist ein Zusammenschlagen der ektodermalen Dottersackwand über dem Embryo unerlässlich. Rein accidentell bilden dabei diese Falten eine Schutzkammer für den Embryo, und diese accidentelle Functionsmöglichkeit wird zu einer selbständigen Function ausgebildet. Das unübertreffliche Beispiel aber für dieses Princip der accidentiellen Function bietet, wie gesagt, das Auge, indem hier das accidentell Erreichte, nämlich die Bildentstehung, in ihrer Consequenz riesenhaft erscheint im Verhältnis zu dem ursprünglichen Motiv des Schutzes, das wir als das treibende Moment bei der Entstehung der in Frage kommenden Umbildung anzusehen haben. Ich möchte glauben, dass in dem Gesagten ein Factor angedeutet ist, der bei der Umbildung der Organismen eine sehr bedeutende Rolle spielt.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BALFOUR, F. M., A treatise on comparative embryology, 2. Edit., London 1885.
- BOEKE, J., On the structure of the light-perceiving cells in the spinal cord, on the neurofibrillae in the ganglioncells and on the innervation of the striped muscles in *Amphioxus lanceolatus*, in: Proc. Royal Acad. Amsterdam, V. 5, 1902.
- BOVERI, TH., Die Nierencanälchen des *Amphioxus*, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.
- BURCKHARDT, R., Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbelthieren, in: Verh. 5. Internat. Zool.-Congr. (Berlin 1901), Jena 1902.
- DOHRN, A., Ueber den Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels, Leipzig 1875.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, V. 1, Leipzig 1898.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren, II., in: Z. wiss. Zool., V. 62, 1897.
- , Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren, IV., Die Sehorgane des *Amphioxus*, *ibid.*, V. 63, 1898.
- HEYMANS et VAN DER STRICHT, Sur le système nerveux de l'*Amphioxus*, in: Mém. couronn. Acad. Roy. Belgique, V. 56, 1898.
- VON KUPFFER, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 2, Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*, München 1894.
- LOCY, W. A., Contribution to the structure and development of the Vertebrate head, in: J. Morphol., V. 11, 1895.
- , Accessory optic vesicles in the Chick embryo, in: Anat. Anz., V. 14, 1897.

428 TH. BOVERI, Phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus.

NAGEL, W., Der Lichtsinn augenloser Thiere, 1896.

RABL, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, I.—III., in:  
Z. wiss. Zool., V. 63, 1898; V. 65, 1899; V. 67, 1900.

RETZIUS, G., Ueber die neuen Principien in der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, in: Biol. Untersuchungen (N. F.), V. 4, Stockholm 1892.

SPEMANN, H., Ueber Correlationen in der Entwicklung des Auges, in:  
Verh. anat. Ges., 1901.

WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Jena 1902.

---