

SPISY
VYDÁVANÉ
PŘÍRODOVĚDECKOU FAKULTOU
KARLOVY UNIVERZITY

REDAKTOR

JAN ŠTĚRBA-BOEHM.

PUBLICATIONS
DE LA
FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ CHARLES

REDIGÉES PAR

3.3603

ROK 1924.

ČÍSLO 22.

Dr. JAROSLAV HAHN:

FACETTOVÉ OČI MUSCID

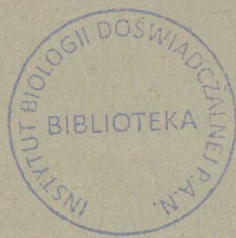
(r. Sapromyza).

5 obrázků v textu a 3 tabulky.

Les yeux composés des Muscides.

Avec 5 figures et 3 planches.

(Se stručným úvodem do studia složených očí.)



PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

PRAHA II., U KARLOVA.

NA SKLADĚ MÁ

EN VENTE CHEZ

PRAHA, PŘÍKOPY F. ŘIVNÁČ, PRAGUE, PŘÍKOPY.

Ceskoslovenská zoologická společnost
Práce II
Vydání 7

SPISY
VYDÁVANÉ
PŘÍRODOVĚDECKOU FAKULTOU
KARLOVY UNIVERSITY

REDAKTOR

JAN ŠTĚRBA-BOEHM.

PUBLICATIONS
DE LA
FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ CHARLES

REDIGÉES PAR

ROK 1924.

ČÍSLO 22.

Dr. JAROSLAV HAHN:

FACETTOVÉ OČI MUSCID

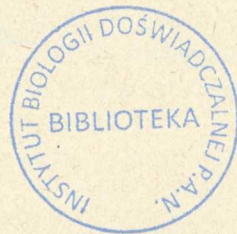
(r. Sapromyza).

5 obrázků v textu a 3 tabulky.

Les yeux composés des Muscides.

Avec 5 figures et 3 planches.

(Se stručným úvodem do studia složených očí.)



PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

PRAHA II., U KARLOVA.

NA SKLADĚ MÁ

EN VENTE CHEZ

PRAHA, PŘÍKOPY F. ŘIVNÁČ, PRAGUE, PŘÍKOPY.

TISKEM KNIHTISKÁRNY JEDNOTY ČESKOSLOV. MATEMATIKŮ A FYSIKŮ V PRAZE.



Facetové oči Muscid.

(r. *Sapromyza*.)

(Se stručným úvodem do studia složených očí.)

V této práci předkládám část výsledků studia o anatomii a histologii rodu *Sapromyza*. Nebylo původně mým úmyslem zabývat se otázkou složených očí, ne snad proto, že bych pokládal problem ten za definitivně rozřešený, ale poněvadž jsem si byl vědom toho, že k úspěšnému řešení je třeba důkladných znalostí anatomických a fyziologických, že dále je nutno ovládnouti i základy optiky, avšak pro jiné práce na to vše se mi nedostávalo času. Když jsem však našel v literatuře protichůdné názory, rozmanité kontroverze a často i závěry, které jsem nemohl uvést v soulad s vlastními nálezy, pokládal jsem za vhodné, pokud je to ovšem možno při nedostatečném srovnávacím materiálu, popsat anatomickou skladbu složených očí *Sapromyz* a nadhodit několik myšlenek, které, třebaš by snad měly jen cenu negativní, mohou být pobídkou k důkladnému studiu tohoto problému.

Materiál a fixace. Rod *Sapromyza* je velmi uniformní jak po stránce zevní, tak i pokud se týká vnitřní organizace. K studiu bylo použito druhů nejhojnějších, jako jsou: *S. rorida* Fll., *praeusta* Fll., *multipunctata* Fll., *quadripunctata* L., *thoracica*, méně již druhů *apicolis* R. a *plumicornis* Fll. Většina obrázků pořízena z praeparátů prvních tří druhů.

K fixaci se nejlépe osvědčily tekutiny alkoholické, v jiných objekty plovaly na povrchu a byly špatně pronikány. Z toho důvodu bylo upuštěno od Bouina, fixace formol-Flemming (chrom-formol-octová) i sublimátu, který obzvlášť ukázal se jako velmi málo vhodný, neboť působil značné deformace pletiv. Nejlépe možno doporučit Carnoy, fixaci Dietrichovu (6 dílů formolu, 15 dílů 96% alkoholu, 1 díl octové kyseliny, 30 dílů vody: fixace asi 12 hod.), dále sublimát-alkohol-octovou kyselinu a alkohol-octovou.

Veliké obtíže působí i zalévání do parafinu, u *Muscid* hlavně tím, že v objektu zůstává vzduch a parafin poměrně těžko proniká chitinem. Pomůžeme si buď tak, že objekty rozřežeme a tím usnadníme pronikání te-

kutin, nebo použijeme metody kombinované. K histologickým pracím na *Arthropodech* vše doporučuji kombinovanou metodu celloidin-parafinovou. Není mým úmyslem obšírně se rozepisovati o této metodě, podrobnosti najde každý v příručkách nebo literatuře,*) chci jen stručně promluvit o způsobu, kterého jsem sám užíval. Připravíme si 1% roztok celloidinu v hřebíčkovém oleji**) nejlépe tak, že smícháme 2% roztok celloidinu v ether-alkoholu se stejným dílem oleje. Objekty dobře odvodněné byly ponořeny do této tekutiny 12 hodin; staly se průsvitnými a klesly ke dnu. Pak byla nádobka otevřena po 12 hod., aby se z roztoku vypařil ether. Tedy celkem byly ponechány objekty v celloidinu 24 hodiny, pak osušeny na filtračním papíře od nadbytečné tekutiny a praeparovány dále methodou parafinovou. Za převodní tekutinu byl použit xylool, neboť chloroform prechal rychleji nežli mohl parafin pronikati, tetralin pak příliš pomalu. V čistém xyloolu ponechány asi hodinu a pak pokračováno zcela normálně.

Touto methodou docílil jsem dobrých výsledků, neboť bylo možno řezati objekty na 3μ , tedy při materiálu chitinovaném tloušťka dosti uspokojivá. Řezy byly nejčastěji barveny hoematoxylinem Heidenhainovým, Delafieldovým, barvivy karmínovými a dle Malloryho. Hlavně barvení poslední doporučuji pro elektivní tinkci a z toho plynoucí přehlednost praeparátu.

Studium facettových očí není bez určitých obtíží a proto je myšlena tato práce zároveň jako stručné uvedení do tohoto thematu. Budiž mi proto dovoleno předeslati několik všeobecných poznámek anatomických a fysiologických, ovšem jen pro první orientaci, neboť chce-li se někdo zabývatí tímto thematem, nemůže se přirozeně obejítí bez studia klasického díla Exnerova a Müllerova.

Facetové oko, které charakterisuje *Arthropody*, můžeme rozdělití ve tři zony: 1. dioptrickou, 2. percepční, 3. katoptrickou.

Zona první představuje světlolomný aparát, jehož úkolem je sbíratí světelné paprsky z okolí a soustředití, po případě usměrnití kužel paprsků k zoně percepční, tedy k retině. V nejjednodušším případě skládá se z chitinové spojky různého tvaru (plankonvexní, bikonvexní) a různé křivosti, jak toho prostředí vyžaduje. Všeobecně možno říci, že živočichové vodní proti suchozemským mají čočku o menším radiu křivosti, aby tak korigovali vyšší index lomu vody. Čočka tvořena je chitinem, který rozpadá se více méně ve dvě vrstvy, zevní tvrdší a vnitřní pod-

*) Péterfi: Zeitsch. f. w. Mikroskopie, Bd. 83. 1921. — Zool. Anz. Bd. 56.

**) Možno použití i methylbenzoatu, který má tu výhodu, že nehnědne.

dajnější, tedy podobně jak i u normálního pokryvu těla nalézáme. Poměr obou vrstev je rozmanitý. Čočka vyloučena je změněnými buňkami hypodermálními, t. zv. buňkami korneagenními. Ty zachovávají si někdy svoji původní polohu i funkci po celý život, jak je tomu na př. u *Crustacei*, neboť při svlékání obnovuje se i cornea, která tedy opět a opět musí být vylučována. U některých *Orthopter* však buňky opouštějí sousedství čočky, sestupují doleji ke »krystalovému kuželi« a slouží pak k světelné izolaci, neboť uvnitř vytvoří se pigment. Poměry takové se typicky vytvářejí na př. u *Dipter*, kde korneagenní buňky přeměňují se v »pigmentové buňky prvního řádu« (Hauptpigmentzellen). Počet korneagenních buněk je různý, původnější stav je více buněk sestavených bez určitého pořádku (*Phyllopoda* s výjimkou *Branchipus*, u něhož se počet buněk redukuje na 5); nejobvyklejší číslo je 2, které se typicky u vyššího hmyzu (i *Decapoda*) všude vyskytuje.

Oči, jejichž dioptrický aparát skládá se pouze z čočky, slují aconí, neboť chybí jim druhá část světlolomného zařízení, t. zv. conus (lomný kužel). Oči takové shledáváme na př. u *Thysanura*, *Forficulidae*, *Rhynchot* i u některých *Coleopter*.

Druhou kategorií jsou t. zv. »eucóní oči« charakterisované přítomností conu (Kristallkegel). Ten skládá se ze 4 částí seskupených těsně kol optické osy ommatidia. Čtyřdílnost dokumentuje původ lomného kužele ze čtyř buněk, které jako plášť celý útvar obklopují. Plasma jejich je silně redukována, tvoří často jen jakýsi povlak s jádry obyčejně na straně k čočce uloženými (Sempersche Kerne). I počet »krystalových buněk« nebývá stejný, též zde bylo původně více buněk, u *Estherie* a *Limnadia* na př. 5, u vyšších forem pak došlo k redukcí na 4. Lomný kužel sestává z kutikulární masy, pevné konsistence, která dle názoru *Exnerova* (1891) skládá se z vrstev nestejně optické hustoty, různé optické mohutnosti, které ubývá směrem od optické osy k plášti (podrobně v kap. o fyziologii oka). U *Crustacei* žijících v temnu nastává redukce kužele, po případě mizí úplně, tedy oko jejich vrací se k stavu původnějšímu, aconím očím. Eukóní oči jsou nejrozšířenějším typem u *Insect*, nalézáme je od *Apterygot* přes *Orthoptery*, *Coleoptery*, *Lepidoptery* až k *Hymenopterám*.

Pseudocóní oči liší se od předcházejících tím, že jejich kužel není pevný, kutikulární, nýbrž je tvořen hmotou měkkou, rosolovitou, někdy až tekutou, která je úplně se stran obklopena pigmentovými buňkami prvního řádu. Další rozdíl tkví v tom, že krystalové buňky leží proximálně od kužele, tvoříce jaksi dno pohárku vytvořeného pigmentovými buňkami. Oči tohoto typu jsou charakteristické pro *Diptery*.

Je ovšem přirozeno, ježto všechny typy představují nám jaksi vývojovou řadu, že hranice mezi nimi nejsou ostré, existují přechody, tak pseudoconus u r. *Laphria* blíží se svojí konsistencí čočce, u *Forficula auricularia* (aconí oči) nasedají krystalové buňky na corneu ze spoda jako pohárek, tvoříce tak jakýsi primitivní kužel, u *Elateridů* pak (mají aconí oči) t. zv. processus corneae zastupuje conus. Vzdor tomu je dobře zachovávatí tyto typy stanovené Grenacherem (1878), neboť přes nepopíratelné poněnáhlé odstupňování jsou ve své morfolické skladbě a hlavně rozšíření charakteristickými a jak ve fyziologické části uvidíme, i pokud se týče dioptrických vlastností je podstatný rozdíl mezi jednotlivými typy. My pojednáme o rozdílech mezi očimi pseudoconimi a euconimi.

2. Vlastní percepční aparát u oka facettového představuje »retinula«. Složena je z několika buněk protáhlých ve směru optické osy a sestavených do kruhu, takže příčný průřez dává obraz hvězdy. Na vnitřní straně zduřuje každá buňka v hranu, t. zv. rhabdomer, který skládá se z čípků (zřetelně u *Periplaneta*); zduřené hrany spojují se dohromady v rhabdom. Počet buněk není konstantní, u *Lycaenidů* 10, u *Asella* 14, u *Hymenopter* 8. Nejčastěji dochází k redukci jedné nebo i více buněk, a sice hlavně v části proximální, poněvadž zde funkcionální dráždění světla je nejmenší. Z poměrů u *Apterygot* možno souditi, že zrakové buňky byly původně ve dvou vrstvách (3 a 4), což je snad ještě vyjádřeno u některých hmyzů proximálním a distálním seskupením jader. Buňky zrakové nejčastěji redukovány jsou na 7, ale i tu pak nezřídka nalézáme osmou redukovanou buňku, často jen již jako jádro. Z toho můžeme souditi, že původní počet buněk byl osm. Srovnáme-li počet buněčných elementů v jednotlivých zonách, shledáme, že se objevují nejčastěji čísla 2, 4, 8, což snad poukazuje na původ z jediné mateřské buňky.

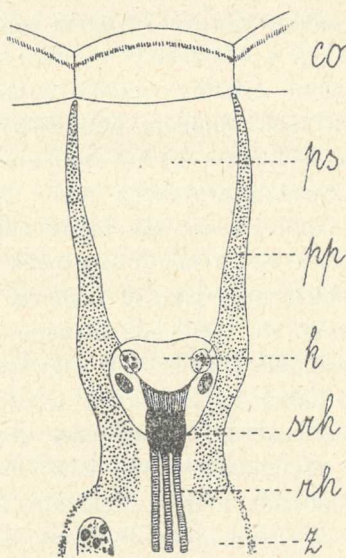
3. Jednotlivá ommatidia jsou navzájem izolována pigmentem, který je uložen jednak v buňkách prvního řádu (Hauptpigmentzellen), jednak v b. druhého řádu (Nebenpigmentzellen), jichž počet je velmi různý, až 48 (Dietrich 1909); kromě toho i v samotných buňkách smyslových někdy nalézáme pigment. K izolaci slouží dále tapetové buňky uložené mezi retinulami interomaerně, po případě pod nimi. Pigment jejich bývá složen z větších zrnek. Původu jsou asi mesodermálního. Z proximální části zrakových buněk vycházejí nervová vlákna, která skrze ganglia optická (v počtu 1—4) vedou podráždění do mozku. Mezi ommatidia vstupují i trachee, které ztrácejí však chitinové spirální vystužení.

Anatomie oka rodu *Sapromyza*. Složením oka zachovává *Sapromyza* typ *pseudocóni*. Čočka bikonvexní složená ze dvou vrstev nevykazuje žádné novum, jen tolik poznamenávám, že v temném poli zřejmě vystoupí její dvouvrstvnost, neboť povrchová tužší část intensivně září, kdežto měkkí, objemnější vrstva úplně se ztrácí (na praeparátu nebarveném). Na řezích barvených dle Mallory-ho hranice obou vrstev (povrchová se barví žlutavě, spodní modře) je značena červenou linií (obr. 1.), tedy se zdá, že chitin je zde trojvrstevný jako nalézáme v kloubech hmyzu.

Pigmentové buňky prvního řádu jsou v počtu 2 a tvoří nálevku zajímavě formovanou (obr. 1., 13., 14.). Jsou to mateřské buňky, které vyloučily corneou a pak přejaly funkci aparátu isolačního. Jádra jejich jsou oválná a uložena jsou asi uprostřed těsně nad krystalovými buňkami. Tak tomu je u *S. praeusta* i *rorida*, u *multipunctata* však jsou protáhlá a sestupují doleji a se stran obklopují buňky krystalové. Poloha jader vůči šestiúhelníkovému obrysu čočky vysvítá ze schematu 19., leží tedy v ose druhořadé. Buňky pigmentové se v dolejší části vakovitě rozšiřují (obr. 14.) a těsně objímají krystalové buňky, dosahující pod nimi až skoro k rhabdomu. Hranice jejich v těchto místech je nezřetelná.

Krystalové buňky jsou jaksi pevně vklíněny na spodu pohárku pigmentového, tvoříce tak dno nálevky, kterou vyplňuje polotekutá hmota — *pseudocónus*. Na fixovaných praeparátech *pseudocónus* je sražen v podobě centrálního sloupku, který zůstává v souvislosti buď s corneou nebo krystalovými buňkami. Mallorym barví se modře, jeví tedy jakousi příbuznost se spodní vrstvou chitinovou.

Dle názoru Grenacherova (1879) je *pseudocónus* vyloučen čtyřmi krystalovými buňkami, které leží na spodu. Carrière (1886) však tvrdí, že *pseudocónus* není nic jiného než část čočky a na základě svých studií na *Bibio hortulanus* popírá rozdíl mezi typem *pseudocónim* a *euconím* a zdůrazňuje, že *euconí* očí jsou jen zvláštním stupněm očí *aco-ních*. Grenacher kladl důraz na to, že *pseudocónus* je hmota tekutá, podstatně se lišící svojí konzistencí od chitinu čočky a která jen pasivně je



Obr. 1.

udržována mezi oběma pigmentovými buňkami. Ovšem při dalším studiu očí *Dipter* se ukázalo, že v některých případech neplatí definice Grenacherova, neboť pseudoconus je podstatně tužší, i při fixaci zachovává svůj tvar, nebo jen málo se smrštuje (Dietrich 1909). Proto Carrière je přesvědčen, že pseudoconus je jen částí corney. K názoru tomu se přiklání i Dietrich na základě studií na r. *Laphria*, ale hlavně r. *Simulium* a *Chrysogaster*, u nichž není možno stanovit přesných hranic mezi facetou a pseudoconem, neboť oba útvary přecházejí v sebe zcela neznatelně. Nepokládám za vhodné činit konsekvence z toho, zda pseudoconus a cornea se barví souhlasně, či různě, nebo zda pseudoconus zůstává v souvislosti s corneou, po případě zase s krystalovými buňkami, neboť případy obojího druhu najdeme hojně dle materiálu i způsobu barvení. Mnohem přesvědčivější je předpoklad, že jestliže pseudoconus je vyloučen čtyřmi buňkami krystalovými, musíme očekávat, že i na příčných průřezech tento čtyřnásobný původ se nějak projeví. Carrièrovi se však nikdy nepodařilo něco podobného zjistiti, rovněž ani Dietrich nebyl šťastnější při studiu i velice vhodného materiálu (jak sám praví), jako je *Laphria*. Sice tu a tam objevovala se jakási čtyřdílnost, ale poněvadž neméně často přicházelo zaškrcení ve tři i pět dílů, pokládá Dietrich zjev ten za produkt smrštní pseudoconu. Proto přidává se k mínění Corrièrovi, že pseudoconus jest jen »eine zapfenartige Vorwölbung der Cornea«. Poněvadž tedy dle něj cornea i pseudoconus jsou jedno a totéž, nutně musí býti vylučovány týmiž buňkami, to jest pigmentovými buňkami prvního řádu, jejichž homologii s corneagenními buňkami, jak je nalézáme u *Crustacei* nebo *Ephemer* (Zimmer), dokázal Hesse (1901). Jest ovšem překvapující, že by jedna buňka během vývoje vykonávala tolikou funkci. Tedy především vyloučila by chitinovou pevnou corneou, pak pseudoconus, který, krom několika celkem vzácných případů, jest konsistence tekuté, a posléze by vyloučila pigment a převzala službu isolační. Sám pokládám za správnější názor Grenacherův a odůvodňuji to jednak dříve řečeným, jednak tím, že nedostatek stop po čtyřnásobném původu není celkem pro otázku tu směrodatným, neboť pro hmotu polotekutou nebo zcela tekutou je to úplně pochopitelné, a že ani u hmoty pevné nemusí se nijak projevit několikanásobný původ (dle počtu buněk jí vyloučivších), dokazuje cornea, která, ač jest vyloučena dvěma buňkami, nezachovává nijakých hranic, které by prozrazovaly její dvojitý vznik. A konečně podařilo se mi u *S. praeusta* na příčném průřezu pseudoconem a sice jen v jeho dolejší části nalézt zřetelné rozdělení ve čtyři stejné části, při čemž kříž dělicí přesně odpovídal svojí polohou čtyřem buňkám krystalovým. Že se zde nejedná o artefakt, je patrné z toho, že ve všech zjištěných

případech dělicí linie pseudoconů na témž řezu ležely souhlasně. Pokládám tedy za jisto, že pseudoconus vylučován je čtyřmi buňkami krystalovými a nikoli pigmentovými buňkami prvního řádu.

Krystalové buňky jsou tedy čtyři, jsou průhledné a mají jádra položena úplně distálně v části buňky, která je jaksi zapuštěna do pigmentových buněk. Jsou tak umístěna proto, aby svojí lomností, odchylnou od optické mohutnosti vlastního plasmatu, nebránila průchodu světelných paprsků. Jejich rozložení kol osy ommatidia i poloha jader vzhledem k ostatním elementům je patrna na schematu 19. Tvar buněk je význačný, nikde v literatuře nezdůrazněný a jak uvidíme v části fyziologické, velmi důležitý pro pochopení funkce celého oka. Při pohledu se strany mají tvar srdčitý (obr. 1., 13.). Takový tvar buněk nalézáme i na obrázcích Grenacherových u *Musca vomitoria*, i Dietrichových u *Oxycera pulchella*, *Microchrysa polita*, *Haematopa*, *Chrysogaster cemeteriorum*, *Laphria ilava* atd., takže můžeme předpokládati, že je to vůbec charakteristický tvar pro všechny *Diptery*. Ovšem takto jeví se tyto buňky jen při pohledu se strany. Máme-li však řez jejich středem (podélný), nebo stačí již, když v prvném případě zaostříme (máme-li ovšem tlustší řezy) na hlubší rovinu optickou, tu se ukáže, že čtyři krystalové buňky tvoří dokonalou miskou nejsilnější uprostřed, tedy jakousi konkavkonvexní čočku, jejíž dutá strana je obrácena k pseudoconu (obr. 1., 13., 14.). Na příčném průřezu, asi ve výši jader, zastihneme tuto miskou v podobě mezikruží, jehož zevní kruh je tvořen vnějšími stěnami buněk, vnitřní pak průřezem konkávní stěny obrácené k pseudoconu (obr. 16. dole). Nutno zdůrazniti, že tvar těchto buněk je zjevem sui generis, že není určován tvarem pseudoconu, neboť ten je tekutý, bez určité formy, takže krystalové buňky formují pseudoconus a ne naopak. Řez, který je zobrazen obr. 14., je trochu šikmý, takže tvar krystalových buněk je poněkud zkreslen.

Pak následují vlastní buňky zrakové značně protáhlé, sestavené normálně do kruhu a opatřené rhabdomery. Ty zdají se homogenními, ale po maceraci v zředěné vodě formolové objeví se příčné čárkování (Vigier u *Calliphora vomitoria*). I při barvení Heidenhainem vystoupí někdy tato struktura. Buňky zrakové uzavírají tedy kanál, který však nemá po celé délce stejné světlosti, nýbrž asi v jedné třetině délky je nejširší a zužuje se opět poněkud směrem proximálním (obr. 13.). V horní třetině blíže krystalových buněk jest skupina několika jader (přesné poměry zjistíme na příčných řezech, o čemž později bude jednáno), v dolejší pak jádro jediné. Nejzajímavější jsou oba konce rhabdomerů. Distální konce poněkud naduřují a silně se sbližují a zdá se, že

spolu splývají, neboť ani na příčných řezech neznamenáme hranic mezi jednotlivými rhabdomery. Tvoří se zde jakási kulovitá zduřenina, z níž vybíhají jednotlivé rhabdomery, jak dobře je patrné na praeparátech barvených haematoxylinem Heidenhainovým (obr. 14.). Celý útvar je zasazen do krystalových buněk, což pozoroval již Grenacher u *Musca vomitoria*. Poněvadž stav tento nalézáme mimo *Muscid* též i u rodu *Syrphidae*, *Asilidae* i *Lipoptena*, možno souditi, že zjev ten je u *Dipter* všeobecný. Ovšem je otázka, zda rhabdomery vstupují jen mezi buňky krystalové, či vnikají přímo do nich. Dle mého názoru je pravděpodobnější stav druhý, že totiž jsou přímo zapařeny do buněk, čemuž by nasvědčovaly příčné i podélné průřezy. Na příčném řezu vypadají sblížené rhabdomery jako čtyřboký sloupek s hranami zakulacenými, který postupuje skoro až pod konkávní stěnu krystalových buněk. Z něj vystupují pak jemná vlákénka, která se táhnou až ke konkávní stěně buněk a zde tvoří temnější linii složenou ze zrnčec. Jsou to snad primární fibrilly zduřelé na konci v čípký (obr. 1., 14.); i na příčném průřezu vedeném ve výši jader krystalových buněk postřehneme tmavší linii kol vnitřního kruhu (obr. 16. dole).

Již dříve jsme se zmínili, že distální konec rhabdomerů zasazený do buněk krystalových barví se intensivně haematoxylinem Heidenhainovým, zatím co ostatní část rhabdomerů postupující proximálně, zbarvena je poměrně málo, ovšem že přec intensivněji, než plasma zrakových buněk. Od této zduřeniny postupuje pak až ke konkávní hranici buněk krystalových jemněji zbarvený conus, který se poněmáhu rozšiřuje. Ještě nápadněji projeví se tento stav při barvení dle Mallory-ho. Kdežto rhabdomery barví se šedomodře, zbarví se zduřenina oranžově-červeně a od ní vychází conus zbarvený v tónu přecházejícím do šedomodré; těsně pod pseudoconem nalezneme tmavší linii, jak již dříve bylo podotknuto. Toto shodné zbarvení s proximální částí rhabdomerů, které jsou složeny ze zrakových čípků, svědčilo by pro názor, že i tento conus je tvořen fibrillami, které na konci zduřují v čípký.

Vnikání rhabdomerů do krystalových buněk popisoval již před Grenacherem Ciaccio (1876), ale poněkud nepřesně, důkladný popis podal teprve Vigier (1907). Tvrdí, že rhabdomery jsou distálnímu koncem zapařeny mezi b. krystalové, nevstupují tedy do nich, a zde zduřují. Prostor mezi buňkami je vyplněn zvláštní fibrillovou hmotou, která hraničí nahoře s pseudoconem. V ní uloženy jsou zduřelé konce rhabdomerů a jsou ještě navzájem izolovány hmotou, která v podobě trnů přesahuje konce rhabdomerů; na podélném řezu se zdá, jakoby sám rhabdomer pokračoval v trnovitý výběžek. Ale na příčných řezech »on reconnaît alors qu'il ne s'agit nullement d'un prolongement épineux propre

à chaque baguette de rhabdomère, mais que cet aspect est dû à la section d'une bandelettes obturantes (Kittleiste) qui unissent, près de leur surface libre, les cellules épithéliales».

Poněvadž jsem nepoužíval speciálních method k barvení blány buněčné, nechávám prozatím nerozhodnuto, zda zduřené rhabdomery vnikají do buněk či leží mezi nimi (proč však konkávní hranice buněk krystalových tvoří jedinou souvislou linii?), neboť nepokládám okolnost tu pro naše účely za věc zásadní důležitosti. Zde budiž jen zdůrazněno, že nenalezl jsem nijaké hmoty izolující a že fibrillový conus je pokračováním pozměněných konců rhabdomerů. O významu tohoto zařízení bude promluveno ve fyziologické části.

Na příčných průřezích ommatidiem zdůrazňuje Dietrich (1909) konstantní assymetrické rozložení jednotlivých rhabdomerů. Poněvadž míním důkladněji pojednati o těchto zjevech, uvádím příslušný passus doslovně. Dietrich praví: »Es zeigt sich, dass die Rhabdomere 1—3 stets in einer geraden Linie angeordnet und nach der Mediane des Körpers zu gelegen sind; 3—5 bilden ebenfalls eine Gerade, die in einem spitzen Winkel zur ersteren geneigt ist, während die Verbindungslinie von 5 und 6 der von 1—3 parallel läuft. Das siebente Rhabdomer schiebt sich zwischen 1 und 6 nach dem inneren Lumen zu vor. Diese assymetrische Zusammensetzung ist für alle Ommatidien eines Auges konstant, dagegen wechselt die Orientierung je nach dem Bezirke des Auges, in dem sie auftreten. Wie bereits erwähnt, ist die Gerade von Rhabdomer 1—3 nach der Mediane zu gelegen, die Linie 5—6 nach den Seiten zu. Diese Regel erleidet keine Ausnahme. Das siebente Rhabdomer jedoch tritt in der dorsalen Augenhälfte von unten her zwischen die übrigen hinein, im ventralen Teil aber von oben her. Das Facettenauge der Dipteren besteht demnach aus zwei spiegelbildlich gleichen Teile.«

Jest příznačno, že Dietrich zakresluje assymetrii rhabdomerů jen na svém textovém obrázku, na ostatních obrázcích není po ní ani stopy. Sám ovšem studoval jsem jen rod *Sapromyza*, ale přes to na základě svých výsledků tvrdím, že assymetrie rhabdomerů není nikterak konstantní, nýbrž spíše zjevem náhodným, pravděpodobně způsobeným fixací; k tomu by poukazovaly i obrázky Dietrichovy, které někdy činí dojem, jakoby byly kresleny z praeparátů ne nejlépe konservovaných, jak ještě zdůrazníme u systému tracheálního v oku. Jednotlivé zrakové buňky jsou sestaveny přibližně do kruhu, resp. do šestiúhelníku, jak také ani není jinak možno, uvážíme-li těsné sousedství jednotlivých ommatidií (blíže o tom bude pojednáno při počtu zrakových elementů).

Mnohem zajímavější než-li assymetrie rhabdomerů je rozdělení facettového oka na dvě poloviny, dorsální a ventrální, v nichž ommatidia jsou k sobě orientována jako předmět ke svému zrcadlovému obrazu. Tuto konstantní polohu sedmého rhabdomeru mohu potvrdit i u r. *Sapromyza*, ale našel jsem ji jen v distální části ommatidií, kdežto v proximální třetině svíraly »význačné rhabdomery« sousedních ommatidií úhel 90°, aniž by zachovávaly rozdělení oka na dvě poloviny (obr. 26.). Zdá se tedy, že ani v poloze tohoto rhabdomeru není stálosti, je pravděpodobně výsledkem organogenetických pochodů (viz dále).

Dietrich na základě zvláštní polohy sedmého rhabdomeru v oku *Dipter* polemizuje s názorem Rádlovým o morfologické hodnotě dvojitých očí, to je očí buď úplně nebo jen částečně rozdělených ve dvě polovice, horní a dolní. Rádl klade si otázku: co je původnější, jednoduché oko či dvojitě? — Je zajímavé, že již Patten (1887) dospěl na základě studia očí *Acilia* k názoru, že dvojitě očí složené nevznikly rozdělením původního, homogenního oka, nýbrž užším spojením dvou původně od sebe oddělených částí. Poněvadž však podkladem pro tento názor byla mu nesprávná fakta, vzdal se jej později. Teprve Rádl (1901) navazuje na myšlenku Pattenovu, resp. dochází k podobnému závěru na podkladě celé řady zjevů bohatě v jeho práci snesených, i na základě vlastních pozorování. Zdůrazňuje, že příčiny dvojitosti očí jsou čistě povahy morfologické, stavě se tak proti fyziologickému výkladu Chunově, Zimmerově atd. Chun vidí v dvojitosti očí jen přizpůsobení zvláštním podmínkám. Nalezl je totiž u hlubinných korýšů volně plujících a to ho vedlo k výkladu, že tyto očí jsou jen zvláštním účelným zařízením, aby v šeru, které v hloubce panuje, našli svou kořist. Ovšem tím, že i denní hmyz má podobné zařízení, stává se názor Chunův pochybným.

Dle Rádla složené oko vzniká ze dvou základů. Ty během fylogenetického vývoje buď úplně splynuly aniž zachovala se hranice, nebo jeden ze základů byl redukován, takže v obojím případě resultuje oko jediné, ovšem různého morfologického významu. Později doplnil svoji teorii tak, že předpokládá trojí základ očí. Pro tuto teorii nalézá Zavřel (1907, 1916) další potvrzení u celé řady larev a pup *Dipter*, u nichž během vývoje objevují se buď dva nebo tři základy očí se samostatnou inervací.

Dietrich se rozhodně staví proti tomuto výkladu a ukazuje, že základy očí larev nesúčasní se tvoření očí imaga ani tam, kde facettové oko zůstává jednoduché (*Tipulidae*, *Culicidae*, *Chironomidae*), ani tam, kde diferencuje se v útvar dvojitý (*Stratiomyidae*, *Tabanidae*, *Bibionidae*...). Kdyby byl názor Rádla v správný, museli bychom předpo-

kládati, že samičky, jichž samečkové mají dvojité oči, musely by míti o jeden rudimenterní základ oka více než samečkové, čemuž ale tak není. Mimo to sameček r. *Simulium* mimo rozdělené oko má ještě dva rudimenty, takže bychom museli konsekventně předpokládati 4 základy. Dle Dietricha dvojitost oka má základ v morfologické skladbě jednoduchého facettového oka, které je stavěno ze dvou polovin isoucíh v vztahu předmětu a jeho zrcadlového obrazu. Poněvadž, jak výslovně praví, je jakékoliv vysvětlení dvojitých očí z motivů čistě biologických nemožné, ale na druhé straně »die Differenzierung der Augen immer in Anpassung an der Lebensweise vor sich geht« (na př. snadnější vypátrání kořisti nebo samičky), spočívá dvojitost očí na dvou příčinách, na morfologické a biologické, která vyvolává resp. sesiluje dvojitost již morfologicky danou.

Názor Dietrichův je ovšem velmi pravděpodobným, ale platí snad jen pro *Diptery*, ač ani u nich všude nebyly zjištěny podobné poměry (Zavřel na př. u *Tendipedid*); ani vývoj oka dvojitého u jiných skupin nepřispívá k sevšeobecňování názoru Dietrichova, neboť u larvy *Cloë* (Carrière 1886) jest jen dolní oko vyvinuto a teprve ke konci larválního stadia počnou se na jeho horní straně prodlužovati hypodermální buňky, z nichž vznikne základ horního oka. I u *Libellulid* děje se něco podobného (Rádl 1901). Hoření oko *Libellulid* a *Ephemer* vyvíjí se tedy později než dolní a sice ke konci larválního stadia (jinde po př. se odehrává opačný vývoj). Dvojitost očí má hlubší kořeny, neboť u některých forem zasahuje i ganglia optická. U *Microchrysa polita* ♂, *Dilophus vulgaris* ♂, *Chrysophilus auratus*, *Bicellaria spuria* a j. pod každým rozděleným okem je samostatné první ganglion. Podobně i u r. *Gyrinus* (Carrière) první oční ganglion je rozděleno, druhé ganglion je sice párové, ale obě části splývají. Dle Rádla u *Musca* je druhá oční zauzlina spojena s prvními dvěma svazky nervovými. Oba tyto svazky v horizontální rovině se kříží, v příčné ale jsou odděleny širokými tracheemi. Dle Johansena (citováno z Rádla) vznikají u *Vanessa* dva nervy zrkové, dorsální a ventrální. Poněvadž je zde jakási samostatnost inervace jednotlivých částí (příkladů nalezlo by se více) a je známo, že inervace je důležitým kriteriem pro posouzení původu, po př. příslušnosti, nějakého orgánu, vyplývá tedy z toho, i z dříve řečeného, že ani v otázce dvojitosti očí není vysloveno poslední slovo, tím spíše, že u *Arthropodů* najdeme spíše tendenci k splývání původně samostatných očí než naopak. Zejména u *Dipter* (Zavřel 1916) možno konstatovati takovou snahu na očích larválních i na frontálním orgánu. Něco podobného platí i o temeném oku u *Vespa*, které vzniká ze dvou z počátku oddělených jamek a v době dospělosti má dvě ganglia a dvojitý nerv (Zavřel 1902).

Je zajímavo, že Zavřel poznamenává, zda by se stavba složeného oka ze dvou zrcadelně stejných polovin nedala pochopiti fyziologicky i tehdy, kdy krom zvláštní polohy sedmého rhabdomeru oko představuje orgán jednoduchý; nezdá se mu totiž nemožným předpoklad, že následkem tohoto ustrójení máme zde jakési stereoskopické zření jediným takovým okem. Pak by dle něj i chiasma nervů z jediného oka vycházejících mohla míti analogický význam fyziologický jako chiasma očních nervů u obratlovců. Ovšem je otázka (nehledě k jiným námitkám) co s druhým chiasmatem? Pak pro stereoskopické vidění jedním okem padaly by na váhu jen ommatidia těsně u hranice mezi oběmi polovinami, neboť divergence vzdálenějších je tak značná, že zorná pole nemohou se krýti. A pak i u ommatidií ležících těsně u rozhraní obou polovin možno těžko mluvit o stereoskopickém vidění, když vlastně týž předmět pozorují z jednoho místa. Neboť k stereoskopii jsou vhodné konvergentní osy optické, jaké mají u některých hmyzů na př. frontální ommatidia levého a pravého oka složeného, ne však jejich divergence.

Shrneme-li naše úvahy, můžeme říci, že pokládáme-li názor Dietrichův za správný pro *Diptery*, nemůžeme jej tak beze všeho aplikovati i na ostatní hmyz, pro nějž namnoze vysvětlení Rádlovo a Zavřelovo není bez určité oprávněnosti. (K věci se ještě vrátíme o něco níže.)

Příčné řezy ommatidiiem objasní nám rozložení jednotlivých zrakových buněk. Směrodatnými jsou pro nás řezy vedené v rovinách *c* a *d* (obr. 13.). Především zdůrazňujeme znovu, že neexistuje assymetrie v rozložení rhabdomerů jak vykládá Dietrich na svém textovém obrázku a že ani v poloze sedmého, význačného rhabdomeru není takové pravidelnosti, jak týž autor tvrdí (obr. 26.), takže dedukce jeho musíme i v tomto ohledu bráti s rezervou. Řezem v rovině *c* (obr. 17.) zastihneme 7 zrakových buněk, z nichž 6 jest sestaveno do kruhu (přihlížíme-li k rhabdomerům); sedmá buňka zraková je jaksi stísněna, její rhabdomer vystupuje z kruhu ostatních a zaujímá zvláštní postavení. Kdežto normálně ležící buňky mají příslušné jádro, schází toto význačnému rhabdomeru (v rovině *c*). Na řezu vedeném těsně pod skupinou šesti jader narazíme však na příslušné jádro sedmé zrakové buňky (obr. 24., 25.). Nemůžeme se proto ubrániti dojmu, že zvláštní poloha sedmé buňky je vyvolána čistě mechanicky z nedostatku místa a proto i jádro její je jaksi vytlačeno z kruhu ostatních šesti do nižší polohy.

Když sledujeme příčné řezy na serii dále, nezjistíme celkem nic zajímavého, jen že kanál retikulární se rozšiřuje a pak zas zvolna zužuje, jak je patrné na podélném řezu ommatidiiem (obr. 13.). Interes náš bude vzbuzen až řezem *d* (obr. 18.), vedeným asi na rozhraní druhé a třetí

třetiny (proximálně). Zde zastihneme opět jádro, tedy již jádro osmé, takže vidíme, že i v našem případě retinula jest tvořena osmi zrakovými buňkami. I zde tedy byla původně založena dle čísla 8, jak vůbec nejčastěji přichází (srovnej na př. jen práci Dietrichovu, kde u všech jím zkoumaných *Dipter* zjistil obdobné poměry). Všimněme si však vztahu jádra k zrakovým buňkám. Kdežto Dietrich ve všech případech, kdy našel osmé jádro, zjistil, že toto bylo obyčejně menší a ať nalézalo se nad skupinou šesti jader (*Dilophus vulgaris*), nebo v části proximální (*Laphria flava*), vždy bylo to jádro buňky redukované, ke které nepatřil žádný rhabdomer. Jádro toto, resp. tato osmá buňka, vsouvala se mezi 1. a 2. buňku smyslovou (viz schema Dietrichovo). V našem případě však narážíme na zajímavou okolnost, tu totiž, že osmé jádro náleží buňce, která je opatřena rhabdomerem, který k tomu ještě zaujímá zvláštní postavení, neboť vystupuje z kruhu šesti ostatních rhabdomerů a leží blíže středu rhabdomového kanálu (obr. 18., 26.). Tedy v našem případě i osmé jádro, resp. buňka smyslová opatřena je rhabdomerem. Ale jak na řezu rovinou *d* je viděti (obr. 18.), i zde je celkem jen sedm rhabdomerů. Jest tu tedy jakási záhada, máme zde totiž 7 rhabdomerů ale 8 jader, z nichž každému odpovídá zraková buňka opatřená rhabdomerem, kromě toho sedmé význačné buňce zrakové náleží 2 jádra. Vysvětlení tohoto zjevu není tak nesnadné, ovšem jen theoreticky, neboť velmi těžko můžeme na praeparátu sledovati řez za řezem tímž ommatidiem, nemáme skoro vodítka, abychom poznali, že jedná se o jedno a totéž ommatidium. Již dříve jsme zdůraznili, že je zde místo jen pro šest smyslových buněk, proto pravděpodobně sedmá buňka je jaksi stlačena a jádro její sestupuje pod šest ostatních. Buňka konečně úplně vykličuje, aniž by došla až k proximálnímu konci oka a na její místo nastupuje buňka osmá, kterou stihne částečně podobný osud, je zas ostatními stísněna, takže rhabdomer zaujímá opět význačné postavení. Proto zdánlivě buňka sedmá má dvě jádra. Nedovedu však pověděti, zda osmá buňka zraková přímo pokračuje v poloze buňky sedmé, zda tedy běží význačný rhabdomer (složený tedy dvěma b.) kontinuálně od distálního konce až k proximálnímu, či vsouvá se mezi buňku 1 a 2 (Dietrich), takže by význačné rhabdomery téhož ommatidia (sedmý a osmý) promítnuty do jedné roviny svíraly přibližně úhel 90°. Poměry nalezené v proximální části oka (obr. 26.) by spíše svědčily pro názor druhý, resp. pro neustálenost polohy rhabdomeru osmé buňky zrakové.

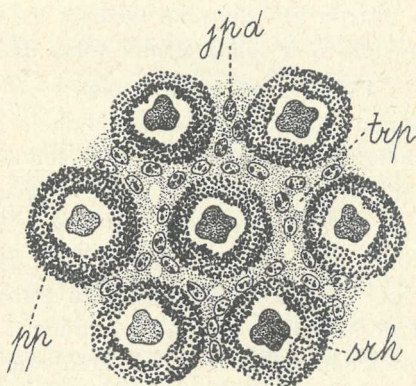
Neméně zajímavý jest v našem případě i proximální konec ommatidia. U normálního oka všech sedm rhabdomerů nasedá v pravém slova smyslu na basi trojúhelníčku (resp. kužele) rovnoramenného, který vrcho-

lem míří k basální membráně a je vyplněn pigmentem (obr. 13.). Z vrcholu jeho pak vybíhá svazek nervových vláken, který proráží membránu a zřetelně se dá sledovati i v gangliích optických (obr. 28.). Tedy nalezáme zde poměry poněkud jiné, než jaké Dietrich popisuje u celé řady *Dipter*, neboť kreslí dolní pigment po stranách ommatií těsně na membrana fenestrata, takže rhabdom dotýká se přímo blanky. Nikdy se mi nepodařilo najíti nějaké jádro, které by příslušelo k této rozšíření, takže nemyslím, že bychom mohli pokládati tento trojúhelníkový útvar za samostatnou buňku. Zvláště oči jednoho individua *S. praeusta* byly vhodné k studiu, neboť pigment byl spoře vyvinut a dolní (retinální) chyběl úplně. Ani v tomto případě nebylo jádro zjištěno (obr. 28.). Je otázka, jak máme tomu rozuměti. U Hesseho (1901) čteme při popisu oka *Dytiscus marginalis*: »An der Basis jeder Retinula hört das Rhabdom eine Strecke weit auf; die an die Retinazellen ansetzenden Nervenfasern weichen auseinander, und in dem so geschaffenen Raum liegt axial eine Zelle mit grossen Kern — die Basalzelle — die sich proximal in eine Nervenfasern auszieht, distal aber einen stark färbaren Aufsatz trägt, der besonders da, wo er der Zelle aufsitzt, eine Längsstreifung erkennen lässt; an Querschnitten erscheint dieser Aufsatz zweiteilig — ich kann aber keine Erklärung für diese Teilung geben.« Kirchhoffer, který též studoval oči potápníka, našel, že basální rhabdomer je v úzkém styku s rhabdomerem ostatních šesti buněk. Mezi oběma však na řezech zjistil jasnější mezeru, takže spojení jest vlastně jen zdánlivé. Basální rhabdomer je úplně uzavřen basální buňkou. Názor Güntherův (1912) se podstatně neliší od vysvětlení Kirchhoffera, jen neuznává rozdělení obou částí; dle něj jest rhabdom produktem všech sedmi zrakových buněk (basální buňky a šesti radiárních) a představuje jednotný útvar. Pigment (kromě irispigmentu) leží zvláště nahromaděn v blízkosti basální buňky.

Srovnáme-li tyto poměry s dříve popsáním stavem u rodu *Sapromyza*, je velice pravděpodobno, že i zde nalézáme něco podobného, že totiž osmá buňka v dolejší části své rozšiřuje se v trojúhelníkový útvar. I to souhlasí, že rhabdomer této zvláštní buňky zúčastní se na tvorbě retinuly, která u *Dytisca* ovšem má podobu čtyřhranného sloupku, u *Sapromyz* však tvořena jest sedmi rhabdomery samostatnými. Jedině v tom nalezáme rozdíl, že jádro neleží v dolní rozšířené části osmé buňky, nýbrž nahoře, ale to bychom mohli vysvětliti tím, že i zde je poměrně dosti místa, kdežto u *Dytisca* je již sedmá zraková buňka úplně vytlačena z kruhu ostatních šesti, takže neúčastní se ani na tvorbě rhabdomu (viz Güntherův obr. 32.). To, že v našem případě je pigment uložen v basální části, není tak překvapující, neboť stává se často, že samotné buňky zrakové vytvářejí si pigment. I u *Lepidopter* (Johnas 1911) nedosahuje

rhabdom až k basální membráně, nýbrž vzniká dole dutina, do které může vnikati pigment, uložený pod membránou. Tím reguluje se intenzita podráždění, při prudkém osvětlení vniká totiž pigment do dutiny a pohlcuje paprsky, při slabém světle však sestupuje pod membránu, takže paprsky prostoupivší rhabdomem se odrážejí zpět a znovu dráždí percepční elementy. Snad byl by možný i v našem případě podobný výklad, tím spíše, že *Sapromyzy* zdržují se často na okraji lesa, kde intenzita světelná se velmi náhle mění a proto pro ně byla by výhodnou takováto regulace. Poněvadž však jsem dosud nezjistil přítomnost pigmentu pod membránou, ani jsem nedělal přímých experimentů, nechávám prozatím otázku tu nerozřešenou.

Na konec promluvíme ještě o světelné izolaci jednotlivých ommatidií. *Sapromyzy* mají oči opoziční s dokonalou izolací po celé délce jednotlivých oček. Jak již dříve jsme se zmínili, jest pseudoconus obalen dvěma pigmentovými buňkami prvního řádu. V rovině buněk krystalových přikládají se k nim pigmentové buňky druhého řádu (Nebenpigmentzellen). Co se jejich počtu týče, zdá se, že jsou zde poměry jako u *Syrphidů*, neboť napočítal jsem kolem jednoho ommatidia 12 jader (obr. 2., 16.), jichž pří-



Obr. 2.

slušnost k jednotlivým ommatidiím není patrna. Na počtu jejich ovšem tak mnoho nezáleží, mají čistě za úkol izolovati a zároveň vyplňovati prostory mezi jednotlivými elementy. Isolace mezi jednotlivými očky v proximálnější části je poměrně slabá, není jí ani tak zapotřebí, za to je dobře vyvinut retinální pigment, který pohlcuje paprsky prostoupivší retinulou.

Zmíníme se ještě krátce o tracheální soustavě ve vlastním oku mezi jednotlivými ommatidiy. Pod basální membránou nalézáme normální větve tracheální se spirálním vláknem; jemné větvičky vstupují těsně až poú samotnou membránu (obr. 28.), nepodařilo se mi však nikdy zjistiti nezvratně jejich vstup do vlastního oka. Jsem však přesvědčen, že tracheální prostory i u *Sapromyz* se rozprostírají mezi ommatidia, ztrácejíce ovšem stužné vlákénko, neboť na příčných řezích jsem pozoroval mezi zrakovými buňkami sousedních ommatidií jakési štěrbiny bez patrné kontury (obr. 2., 16.); naprosto ale popírám, třeba jsem pracoval na jiném materiálu než Dietrich, že by zde tracheální prostory byly rozloženy v takovém rozsahu, jak uvádí tento autor (srovnej na př. jeho obr.

5, 14, 16, 17, 18, 41, 46, 53). Vždyť již čistě z poměrů prostorových je to nemožno, neboť jeho trachee jsou skoro širší nežli samotná ommatidia (na př. řezech). Poněvadž ale šířka ommatidia rovná se přibližně asi rozměrům facetty (i na zmíněných obr. *Dietrichových*) a ta, jak víme, jest šestiúhelníková a těsně se řadí k facettám sousedním, — kde mohlo by se najít dosti místa pro jeho trachee? Krátce mám dojem, že pracoval s materiálem nedobře fixovaným, takže struktury jsou zachovány nedokonale. Vede mne k tomu i to, že na vlastních praeparátech, když jsem zkoušel různé metody a praeparáty byly vadné, nalezl jsem úplně stejné poměry jako vidíme na některých obrázcích *Dietrichových* (na př. 18.). Pro srovnání zhotovil jsem dvě mikrofotografie jednak z praeparátu dobrého, jednak ze špatného, kdy řez je veden týž asi místem a u téhož druhu (obr. 25., 27.).

Počet zrakových buněk: Srovnáváme-li počet smyslových buněk ommatidia v různých skupinách *Arthropodů*, překvapí nás to, že nejčastěji se vyskytuje číslo 8. Jenom namátkou z práce *Hesseho* vybírám některé příklady: Zcela pravidelně nalézáme číslo 8 u *Hymenoptera* a r. *Cicada*. Podobně i u r. *Apus*, kdež některé buňky jsou částečně redukovány. Totéž nalézáme i u r. *Dytiscus*, *Phryganea*, *Ascalaphus*. I pravidelně čtyřhranný rhabdom *Decapodů* poukazuje na původní číslo 8. Toto pravidlo potvrzují i práce *Kirchhoffovy* na pentamerních broucích, podobný stav zjištěn dále i u *Dipter*, kde byla nalezena též osmá buňka, třebaš silně degenerovaná. Jest zcela přirozeno, že pro tento stálý počet hledalo se nějaké vysvětlení více méně pravděpodobné. Tak již *Weismann* (1895) vykládal mnohobuněčnost retinuly jako příčinu veliké ostrosti zrakové. Dle něj jest tato bystrost tak veliká, že hmyzi dovedou rozpoznat známé okolí na dálku jednoho kilometru. Ovšem pro tento výklad nehodila se mu *Müllerova* theorie musivického vidění, dle níž rhabdom funguje jako celek a proto předpokládal, že v očku netvoří se jediný bod přímého obrazu, nýbrž bodů více podle počtu rhabdomerů, čímž se ostrost zraková zmnohonásobňuje (*Vigier* r. 1907 též tvrdí, že v oku se tvoří 7 obrázků). Ovšem pokusy ukázaly, že o takové bystrosti u hmyzu není ani památky, nýbrž že sféra vidění je velmi malá, průměrně asi 1·5 *m* od oka. *Hesse* (1908) klade otázku, proč rhabdom skládá se z několika zrakových buněk, když vlastně k přijmutí jediného podráždění stačila by jediná. Vidí tu tři příčiny: předně historickou, neboť facettové oko vzniklo z ocellu, v němž je počet buněk větší, dále větším počtem buněk je podráždění sesilováno a konečně jest možno, že zrakové buňky nejsou stejnocenné, nýbrž zařízeny na různou délku světelných vln. — Názor *Hesseho*, hlavně jeho třetí bod, přejímá i *Dietrich*, který hlavně zdůrazňuje assymetrickou polohu rhabdo-

merů, takže každá buňka je zcela určitě orientována k sousedním a není tudíž nemyslitelná i různost fyziologická, dále každá buňka zraková má vlastní nerv, který až do zevního ganglia možno sledovati. Z toho vyzvozuje, že »morphologisch erweist sich also jede Retinulazelle nach ihrer Orientierung, wie in bezug auf den ihr entsprechenden Nerv als ein Individuum«. Při tomto pojetí (dle Dietricha) dala by se pak dobře vysvětliti redukce smyslových buněk, neboť neznamenalo by to zeslabení receptoru, nýbrž jen vypadnutí specificky působícího rhabdomeru. Při názoru o jednotě rhabdomu je prý nepochopitelné, proč vlastně dochází k redukci, když tím se stav vlastně zhoršuje, ač by se měl vývojem zdokonalovat. Poněvadž je dále dokázáno, že někteří hmyzi vidí skutečně barvu, uvažuje dále Dietrich, »so liegt wohl kaum ein anderer Schluss näher als der, dass jedes Rhabdomer für Aetherwellen von bestimmter Länge sich spezialisiert hat«. Bylo by prý naivní domnívati se, ježto my vidíme 7 barev, že i hmyz rozeznává tolikery barvy a proto jeví se u něj snaha redukovati počet rhabdomerů na sedm, ale a priori nedá se to vylučovat, neboť hmyz žije za týchž podmínek jako my »und es ist schwer vorzustellen, dass gleiche äussere Bedingungen verschiedene Potenzen ausgelöst haben sollten«. Poněvadž také Loebl a Bechtel tvrdí, že nervy jsou jen drahami lepší vodivosti a že nemají kvalitativního vlivu na vedení podráždění, musí tedy také i zde již v samotných rhabdomerech nastati diferenciací pochodů fyziologických, neboť by jinak bylo nepochopitelné, proč dochází k redukci elementů retinuly.

Myslím, že vysvětlení, které podává Dietrich, je příliš spekulativní a pak ani s jeho logikou nemůžeme souhlasiti. Přec nemůžeme dělati nějaké závěry jen z toho, že hmyz i člověk žijí za týchž podmínek, tím přece nedokážeme, že musí stejně viděti nebo aspoň rozeznávati tytéž barvy. Nechci dělati drastických poznámek a raději uvedu některé věcné. Jsou-li rhabdomery specialisovány na barvy, proč na př. u *Dytiscus marginalis* splývají v jediný čtverhranný sloupek, u r. *Panorpa* v jediný útvar kruhovitého obrysu, proč u *Lepidoptera* tvoří rhabdom rourku, proč u celé řady *Crustacei* je retinula složena z terčků nad sebou uložených, proč u hmyzu, žijícího v šeru (mrávenci, královna včelí), spíše zakrňují celé oči, než aby se zredukovala retinula a vyvinul se jen rhabdomer specifikovaný na příslušné paprsky, když vlastně různobarevné paprsky do oka nevnikají, takže při předpokládané specialisaci rhabdomerů jsou některé zbytečné, proč i hmyz, u něhož je dokázáno, že nerozeznává barev, má více rhabdomerů, proč totéž nalézáme i u hlobomořských raků, kteří přec žijí v šeru? Tak bychom mohli položit ještě celou řadu otázek, na něž by bylo asi těžko odpověděti ve smyslu výkladů Dietrichových.

Dle mého mínění má celá věc čistě mechanickou příčinu. Přijmeme výklad Hesse-ho, že mnohobuněčnost retinuly je podmíněna historicky, tu následkem těsného postavení ommatidií muselo dojít k určité redukci, k volbě takového čísla, které by daným poměrům nejlépe vyhovovalo. Víme z geometrie, že jen dvěma obrazci můžeme úplně zastaviti plochu, ať již rovnou, či křivou a to čtvercem a šestiúhelníkem (necháme-li stranou trojúhelník rovnostranný, který ostaně je již obsažen v šestiúhelníku, nebo tvary nepravidelné). Proto tvar facett je šestiúhelníkový (nejčastěji), nebo čtverečný (*Musca domestica*), vzácně pak nepravidelný (*Silpha litoralis*); někdy nalezneme kombinace různých typů v jednom a témž oku. Do tohoto počtu 6 snadno zařadíme číslo 2 (pigmentové buňky prvního řádu), rovněž i 4 (krystalové buňky), obtížněji však již číslo 8, a proto vidíme zde tendenci k redukci zrakových buněk. Proto na př. osmá buňka u většiny *Dipter* je skoro úplně redukována a jádro sedmé b. vytlačeno z kruhu šesti ostatních a celá buňka vsunuta jaksi do středu rhabdomového kanálu, což jde někde tak daleko, že rhabdomer sedmý je úplně odříznut a nalézá se izolovaně uprostřed rhabdomu; podobně i u *Dytiscus marginalis* je osmá buňka vtlačena až na basi ommatidia, sedmá pak úplně vyřazena z kruhu ostatních buněk, takže netvoří ani rhabdomer. I z jiných skupin mohli bychom uvést řadu příkladů. Jest sice pravda, že u *Hymenoptera* nalézáme všech osm buněk, ale tím ještě se nevyvrací náš názor, rovněž ani ne tím, že u některých *Arthropodů* jest počet zrakových buněk zvětšen, neboť tento stav je druhotně způsobený nějakými vlivy, které zde blíže nebudeme analysovat, neboť zmnožení elementů zrakových je celkem výjimkou.

Není nepravděpodobno, že i zvláštní poloha sedmého rhabdomeru v oku *Dipter*, resp. rozdělení oka na dvě zrcadelné poloviny, mohlo by se vykládati čistě mechanicky. Je přirozeno, že je velmi výhodno, má-li nastati dokonalé směstnání ommatidií sedmibuněčných, aby sedmá buňka byla jaksi vtlačena mezi ostatní a docílen tak obrys šestiúhelníkový (obr. 17.) a aby zároveň byla to vždy buňka určitá, stejně u všech ommatidií položená vzhledem k ostatním buňkám; proto také nalézáme jedno-
směrné vysunutí sedmého rhabdomeru (máme-li na mysli jen horní, nebo dolní polovinu oka). Jest nyní ovšem otázka, jak se mohla vytvořiti uprostřed oka horizontální hranice, kde význačné rhabdomery jsou orientovány k sobě o 180° otočeny. Příčný řez okem je skoro pravidelný (srovnej s assymetrickým horizontálním řezem, obr. 23.), nejkrajnější ommatidia (horní a dolní) stojí k povrchu poněkud šikmo (schema 23.); představme si nyní jedno ommatidium, třebaž z dorsálního kraje, ve formě trojúhelníku, tu následkem šikmého postavení roviny corneální vzhledem k ose ommatidia (obr. 22.) byl jaksi vykonáván tlak na stranu *a*, a proto

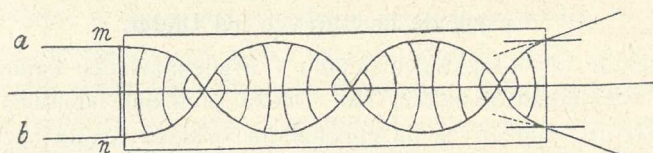
zde vsunula se sedmá buňka dovnitř. Na straně ventrální stihl tento proces stranu *b*; tedy na krajích (horním a dolním) byl dán popud, zde jaksi buňka byla vybrána a nyní ostatní srovnaly se dle ní, takže uprostřed oka utvořila se horizontální hranice obou sfér. Že se tak nestalo ve směru kolmém, spočívá asi v tom, že křivost oka ve směru horizontálním jest daleko menší, krajní ommatidia sice i zde jsou silně skloněna k povrchu facett, někdy více než ve směru vertikálním, ale obrys oka tvoří obrazec vertikálně protáhlý, který se již jaksi sám sebou podává rozdělení ve směru horizontálním. Jsem si přirozeně vědom nedostatečnosti tohoto výkladu, vím, že je možna celá řada námitek proti danému vysvětlení, ale snad myšlenka ta bude někomu popudem k najití pravděpodobnější, po případě jisté příčiny těchto zjevů.

Fysiologie facettových očí Dipter.

Na základě morfologických detailů v předcházejících kapitolách projednaných vykládám fysiologii oka *Dipter* poněkud odchylně od dnes běžných názorů, založených na epochálním výkladu *Exnerově* (1891), neztotožňuji se však ani s výkladem *Vigierovým* (1907), jehož práce, opravdu hodná zřetele, nedošla skoro povšimnutí; *Dietrich* jí vůbec nezná, *Demolli* *Plate* jen třemi či čtyřmi řádky se o ní zmíní. Není možno ovšem pojednat o těchto věcech, aniž bychom se nezmínili stručně o několika autorech, kteří svými názory se stali směrodatnými pro další badání na tomto poli. Je to především *Joh. Müller* (1826), jehož *theorie »musivického vidění«* složeného oka stala se základem výkladů o mechanismu vidění u členovců, které vyvrcholily klasickým dílem *Exnerovým*. *Müller* předpokládá, že zrakové pocity u všech zvířat jsou podobné jako u člověka, že tedy hlavní podstatou vidění je rozeznávání předmětů v prostoru. Dle něj v oku facettovém vzniká jediný, přímý obraz předmětu, konstruovaný všemi ommatidii; každé omma zobrazí než část pozorovaného předmětu v podobě bodu, takže výslednicí je obraz složený z tolika bodů, kolik zúčastní se ommatidií (mosaikové vidění). Proti *Müllerovi* tvrdil *Gottsche* (1852) pravý opak, že totiž v každém ommatidii tvoří se samostatný převrácený obrázek. Poněvadž pak proti jeho důkazu bylo obtížno co namítati, neboť ukazoval takový obrázek přímo pod mikroskopem, vzdal se i sám *Müller* svého názoru. Později se ovšem ukázalo, že závěry *Gottscheovy* jsou chybné, neboť při praeparaci nevědomky poškodil lomný kužel, takže vlastně pozoroval obrázky vytvořené pouze corneou. Byl zde tedy vyřazen vliv krystalového kužele, který právě převrací obrácený obrázek vržený corneou a působí, že oko facettové funguje nezávisle na vzdálenosti předmětu i na poloze obrazové roviny,

ač vlastně není schopno akkomodace v běžném slova smyslu. Poměry tyto vysvětlil Exner v důkladném pojednání z r. 1891 a můžeme s klidným svědomím říci, že od té doby naše vědomosti o složeném oku, resp. jeho funkci, mnoho nepostoupily a bylo-li něco napsáno, znamená to většinou potvrzení pozorování Exnerových. Zmíním se jedině o práci Vigierové, ať již je správná či nikoli, neboť proráží jaksí sféru Exnerových výkladů, osvobozuje se od dosud platných názorů a vychází od morfologických detailů, pro něž hledá fyziologické vysvětlení a ne naopak, jak velmi často se děje, kdy na daný výklad hledí se aplikovati každý nový objev.

Exner staví na theorii Müllerově o musivistickém vidění. Hlavní úloha tu připadá krystalovému kuželi (Kristallkegel, conus), neboť činností



Obr. 3.

jeho vzniká přímý obraz. Conus není útvarem homogenním, nýbrž skládá se z vrstev anisotropních různé optické hustoty. K vůli jednoduchosti představme si válec ohraničený nahoře i dole plochami rovnými a složený z celé řady válců do sebe zasunutých (obr. 20.). Největší index lomu mají vrstvy kol optické osy, čím blíže k plášti, tím více se zmenšuje mohutnost optická. Prochází-li tedy světelný paprsek šikmo válcem, prostupuje vrstvami různé optické síly, různě se tedy láme, po případě totálně odráží, probíhá tedy určitou křivku, čímž právě je způsobeno vzpřímení (obrácení) obrázku. Pro lepší názor stůjž zde schema takového válce (obr. 20.). Z bodu A vycházejí paprsky x a y a poněvadž vnikají do prostředí hustšího, lámou se ke kolmici. Při svém průběhu válcem postupují však z prostředí hustšího do řídkého, lámou se tedy od kolmic až nastane v některé zoně totální reflex. Nyní postup paprsků je obrácený a proto lámou se ke kolmici. V našem případě volili jsme málo vrstev, proto křivka je hranatá, při větším počtu obdrželi bychom čáru kontinuální. Vzájemný vztah vystupujících paprsků záleží ovšem na délce válce, je-li týž přiměřeně dlouhý, může jím postupovat paprsek úplně vlnitě (obr. 3.). Tím, že conus de facto nekončí plochami rovnými, nýbrž na jedné straně leží cornea, proximální konec jeho pak je zaokrouhlen nebo zašpičatěn, zesiluje se značně jeho optická mohutnost. Podobných výsledků jako vrstevnatostí conu o podélné ose docílíme též

kombinováním tohoto způsobu s etageovými čočkami Mathiessenovými (obr. 4).

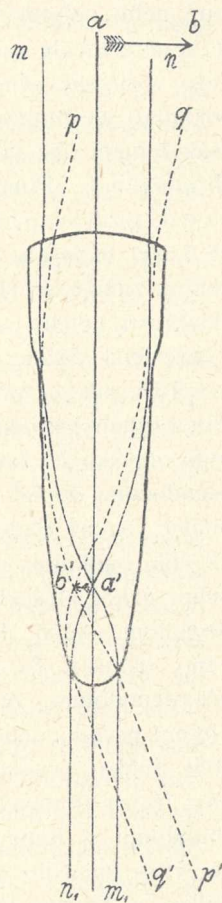
Jak vlastně tvoří se obrázek v ommatidiu, ukazuje obr. 5. Cornea i conus jsou zde kresleny jako jediný útvar, neboť opticky funkce jejich se summuje.

Šipka ab značí vzdálený předmět. Z bodu a vychází rovnoběžné paprsky, které se protínají v conu v bodě a' , kde tedy vzniká skutečný obrácený obraz bodu a . Totéž platí pro bod b a b' ; tedy $a'b'$ je skutečný obrácený obraz předmětu ab . Vlivem další části lomného kužele stanou se paprsky, původně z bodu a' rozbíhavě vycházející, rovnoběžnými, totéž postihne i paprsky bodu b' , takže z kužele vycházejí dva svazky rovnoběžných paprsků, uložené vzhledem k vzestupným paprskům ab zcela symetricky. Vzniká tedy v retinule obrázek přímý. Kdyby nebyl mezi corneou a rhabdom vsunut krystalový kužel, vstupoval by

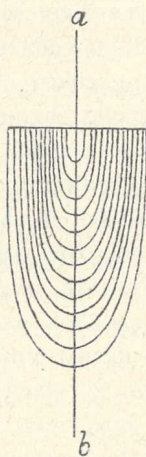
do kanálu rhabdomového silně rozbíhavý kužel paprsků, čímž by se ztížilo vedení světla. Tím pak, že paprsky zobrazující bod jsou rovnoběžné, usnadňuje se jednak postup paprsků, jednak můžeme zachytiti obrázek kdekoli, nejsme tudíž vázáni na jedinou stabilní rovinu obrazovou (bližší v práci Exnerově, po případě Demollově 1917). Tento přímý obraz realisuje se v retinule dvojným způsobem: 1. *Apposicí*, kdy jednotlivé obrázky, vytvořené dioptrickými aparáty ommatidii a zachycené retinulami kladou se

vedle sebe, tvoříce tak mosaikový obraz celkový, 2. *superposicí*, při níž jednotlivé obrázky částečně se kladou na sebe a skládají tak jediný obraz: proto obraz tímto druhým způsobem vytvořený je mnohem světlejší. Vidění takové přichází v úvahu za šera a vyžaduje zvláštní úpravy oka (viz Demoll, Hesse).

Z předchozího tedy vyplývá, že lomný kužel je aparátem sui generis, velmi komplikovaným a důležitým. Nerozřešeno však zůstává,



Obr. 5.



Obr. 4.

jakým způsobem vidí aconi oči, a k jakým modifikacím dochází u pseudoconích očí *Dipter*. Je nesporno, že pseudoconus nemůže míti tentýž význam jako krystalový kužel, že na základě své konstituce nemůže tak zasahovat do funkce facetty. Základní vlastností conu je vrstevnatost, nestejná optická hustota, která však nemůže najíti vyjádření v hmotě tekuté nebo polotekuté, jakou představuje pseudoconus. Není možno, aby se v něm trvale zachovaly vrstvy různé optické síly, které by vzpřímovaly obrácený obraz, vytvořený corneou. Pseudoconus můžeme jediné pokládati za hmotu s optickou mohutností větší než vzduch, s menším však lomem než cornea; snad je možno srovnávatí jej se sklivcem oka obratlovčího. Poněvadž optická síla pseudoconu je větší než vzduchu, prodlužuje ohniskovou délku facetty. Má to význam ten, že kužel paprsků, který by jinak vstupoval do rhabdomu příliš divergentní, zužuje se vlivem pseudoconu. Aby byly lépe vystiženy dioptrické vlastnosti celého aparátu, bylo zhotoveno schema 21. Kamerou byla vykreslena čočka i buňky krystalové, za základ pak vzat index lomu $n = 1.55$, jak jej vypočítal Exner (původně udával číslo 1.8) a vyrýsován průběh paprsků, dopadajících rovnoběžně na facettu. Tak nalezeno bylo ohnisko F_1 , bod, v němž by se profaly paprsky x, y , kdyby nebylo pseudoconu. Kužel paprsků, vycházejících z F_1 , dopadl by na krystalové buňky značně rozbíhavě a jelikož iris, to je průhledné místo pod krystalovými buňkami, ohraničené pigmentovými elementy prvního řádu, je velmi úzká, ztrácela by se značná část intenzity světelné, beztak malé. Abychom aspoň do jisté míry vystihli vliv pseudoconu, bylo stanoveno ohnisko F_2 následující úvahou (ovšem jen aproximativně): Je pravděpodobno, že rovnoběžné paprsky, dopadající na facettu, budou vlivem pseudoconu lámány tak, aby kužel, vycházející z ohniska F_2 , zastihl buňky krystalové plochou odpovídající svou rozlohou šířce iris, aby, byvši zlomeny do směru rovnoběžného, nerušeně mohly vstoupit do rhabdomu. K tomu ovšem by stačila i cornea menší křivosti, ale tím by se příliš zmenšilo zorné pole facetty, beztak již nepatrné. F_1F_2 značí pak délku, o kterou byla pseudoconem prodloužena ohnisková vzdálenost corney. Netvrdím ovšem, že schema 21. vystihuje přesně poměry, neboť je zcela možno, že ohnisko F_2 leží blíže buněk krystalových, nebo přímo na distální hranici jejich, takže zde by se tvořil obrázek předmětu, ležícího v nekonečnu (resp. předmětu ve větší vzdálenosti od oka), pro naše úvahy však zatím stačí.

Dříve ještě, než promluvíme o vidění, resp. o tvoření se obrázku v pseudoconích očích, zmíníme se stručně o názorech Vigierových. V morfologické části bylo pojednáno o jeho nálezech v souvislosti s naším názorem. Vigier tvrdí, že rhabdomery jsou samostatné, že každý fun-

guje sám pro sebe jako nezávislé individuum; k dokonalejší izolaci jsou od sebe odděleny zvláštní hmotou. Již Vigier zdůrazňuje, že »pseudocône est donc incapable de modifier sensiblement la petite image cornéulaire«. Obrázek v oku pseudoconím se tvoří následujícím způsobem: »Il se produit donc, dans une aire centrale de même dimension (myslí distální konec rhabdomerů), non pas impression diffuse d'une tache lumineuse, mais sélection de rayons qualitativement différents concentrés en sept points voisins de l'image projetée. La présence des courtes bandelettes qui surmontent les interstices séparant l'extrémité des baguettes réfringentes, augmente sans doute la netteté de l'impression, en isolant les baguettes les unes des autres. Les rayons recueillis par chaque baguette sont déviés à l'intérieur de celle-ci, grâce à sa réfringence, et dirigés vers le rhabdomère correspondant qu'ils parcourent suivant sa longueur: Il en résulte sept excitations de qualité différente, qui suffisent, étant donné le peu d'étendue de l'aire centrale utilisée, à la réception d'une petite image.« — Důležitý úkol připadá pak gangliu optickému: v perioticum (I. nebo retinální ganglion) splývají souhlasná podráždění sousedních ommatidií, pak nastává redukce vodivých drah, vedení do mozku, kde tvoří se obrázek, díky dvěma chiasmatům vsunutým mezi oko a mozek.

I kdybych na svých praeparátech našel úplnou izolaci rhabdomerů, byla by na místě námitka, že se může jednat jen o izolaci morfologickou a ne fyziologickou. Kdyby vedení podráždění bylo v každém rhabdomeru tak samostatné, aby vznikalo sedm obrázků, k čemu by pak byla tak důkladná izolace jednotlivých ommatidií? Rhabdomery byly by vlastně jen drahami vodivými, tedy jakýmisi nervy, o nichž přec víme, že nejsou nijak opticky izolovány; když by totiž světlo prostupovalo rhabdomerem tak, že by naprosto nerušilo vedení v rhabdomeru sousedním, byla by tím spíše zbytečná izolace celých ommatidií. A konečně víme, že světelný paprsek prostupuje rhabdomem jako skleněnou trubicí, odráží se od jednotlivých rhabdomerů a přeskakuje jaksi z jednoho na druhý.

Mají-li pak chiasmata v oku *Dipter* takovou důležitost, k čemu jsou u ostatního hmyzu, kde přec se tvoří obrázek přímý? Potom nikdy jsem se nepřesvědčil o spojování nervů z různých zrakových buněk, nýbrž svazek vláken z ommatidia postupuje samostatně. Plně ovšem souhlasím s Vigierem, že zdůrazňuje vliv ganglií optických, na což ostatně upozorňoval již Rádl a bylo by třeba opravdu důkladné práce, která by řešila tyto otázky.

Uvážíme-li tedy všechno, co již dříve bylo řečeno o morfologii a fyziologii oka složeného, můžeme stanovit tři názory o vidění, resp.

tvoření se obrázku v pseudoconím oku *Dipter*, z nichž první je jaksi modifikací názoru Exnerova, druhý pak Vigierova a třetí konečně spojuje jaksi oba:

1. Pseudoconí oko *Dipter* liší se od oka euconího tím, že pseudoconus nemá za úkol sbíratí světelné paprsky a působiti rovnoběžnost paprsků původně do oka rovnoběžně přicházejících, ani vzpřímí obrácený obraz vytvořený corneou, nýbrž prodlužuje ohniskovou vzdálenost facetty. Rovnoběžnost paprsků, vycházejících z dioptrického aparátu, je způsobena krystalovými buňkami, které působí jako čočka konkavkonvexní, sbírajíce opět kužel paprsků. Rovnoběžný svazek paprsků z nich vystupující je proti rovnoběžným paprskům, dopadajícím na corneou, značně koncentrovaný. Srovnáme-li schemata 5. a 21., poznáme, že není tu tak podstatného rozdílu, neboť i v našem případě může býti obrazová rovina libovolně umístěna (díků rovnoběžnosti paprsků). Jest zde ovšem bod x a y vzhledem k schematu Exnerově obrácený, ale není to věc tak zásadní důležitosti, neboť »jedem Omma entspricht nur ein Bildpunkt« (Exner) a pak de facto ani o obrázku nemůže býti řeči, neboť paprsky postupují rovnoběžně, jedná se tedy jen o jakousi světelnou skvrnu a tu nezáleží, je-li obrázek přímý či obrácený.

2. Výklad druhý vlastně se stotožňuje s názorem Vigierovým, jenže na místo zobrazování sedmi izolovaných bodů zavádí jediný obraz jediného bodu (z důvodů dříve řečených).

3. Skutečný obrácený obraz bodu tvoří se na distální hranici krystalových buněk, kam rhabdomery vysílají fibrilly stluštělé na konci v čípky. Distální konce rhabdomerů odchylné skladby (barvením vyjádřené) sesilují jaksi činnost krystalových buněk, pomáhajíce usměrňovat paprsky vstupující do rhabdomu, kdežto ostatní jejich části nezměněné mají funkci sesilovačů určitého, jediného podráždění (tedy jediného obrázku jediného bodu), neboť skládají se z čípků, uložených napříč délky rhabdomerů.

Pro svou osobu přijímám výklad třetí, bylo by ovšem třeba vystihnouti vztah obráceného obrázku k definitivnímu přímému obrazu, což není možno bez experimentů a důkladného studia nervové soustavy. Kdyby ovšem vztahy jednotlivých částí dioptrického systému byly takové, jak zakresleno na schematu 21., vytvořil by se de facto neostřý difusní obrázek a poměry byly by tytéž (co se týče přímosti nebo obrácenosti obrazu) jako v případě prvé.

Na konec dovoluji si poznamenati, že nesouhlasím ve všem s theoretickým výkladem Exnerovým, proti jehož názorům (na př. mnoho-

násobnému lomu v krystalovém kuželi) dalo by se lecos namítati; ale k odůvodnění jest třeba pečlivých studií i experimentálního řešení problému, k čemuž dosud se mi nedostává vhodného materiálu. Snad v některé pozdější práci vrátím se znovu k tomuto thematicu.

V červenci 1924.

Zoologický ústav Karlovy university,
odd. prof. Dr. Jar. Weniga.

Résumé.

Nous pouvons diviser l'oeil composé des Insectes en trois zones, c'est à dire 1^o en zone dioptrique, 2^o perceptible, 3^o catoptrique.

La zone dioptrique nous présente un appareil réfringent, qui en notre cas est composé d'une cornéule, d'un pseudocone et de quatre cellules cristallines (fig. 1., 13.). La cornéule qui a la forme d'une lentille convexe, est secretée des deux cellules de l'hypoderme cornéen; ces deux cellules prennent plus tard la fonction catoptrique comme les cellules pigmentaires principales. Le pseudocone est remplacé par une sécrétion liquide des quatre cellules cristallines; c'est une masse demi-liquide qui est fermée des côtés par les cellules pigmentaires principales et au dessous par les cellules mères. Ces quatre cellules forment ensemble une lentille convexe concave (fig. 1., 13., 14.), dont le bord est enfoncé dans les cellules pigmentaires. Les noyaux des cellules cristallines se trouvent au bord pour qu'ils n'empêchent pas aux rayons lumineux d'entrer dans le canal de la rétine.

La rétine (zone perceptible) est formée de huit cellules visuelles. A chaque de ces cellules appartient une rhabdomère. Les huit noyaux des cellules sont groupés ainsi (fig. 13.): six de ceux-ci sont placés dans le tiers distale des cellules visuelles en même niveau; étroitement sous eux nous trouvons le septième. La huitième cellule possède son noyau dans le tiers proximale de la rétine prolongée. Une coupe transversale nous montre seulement sept rhabdomères, dont six sont juxtaposées autour de la septième qui prend tellement une place extraordinaire (fig. 17., 18., 24., 25.). Cette cellule avec la rhabdomère particulière possède selon toutes les apparences deux noyaux, le septième et le huitième. Nous pouvons expliquer ce phénomène très facilement mais seulement dans la théorie, car il est presque impossible d'observer toutes les coupes transversales d'une seule ommatidie. Il y a ici seulement place pour six cellules visuelles (fig. 17.), la septième est pressée et pour cela son noyau descend sous les six autres. La cellule enfin échappe sans toucher la membrane

basilaire et la huitième cellule la remplace. Celle-ci est de nouveau pressée des autres et à cause de cela sa rhabdomère prend aussi une situation caractéristique.

Je ne peux pas décider si la situation de la huitième cellule fait une continuation directe de la septième, si alors la rhabdomère particulière, formée de deux cellules, s'étend des cellules cristallines jusqu' à la membrane basilaire, ou si le huitième élément prend la place parmi la 1-ière et 2-ième cellule, tellement que la septième et la huitième rhabdomère projetées sur la même plaine formeraient plus ou moins 90° . Selon les rapports que j'ai trouvé dans la partie proximale de la rétine (fig. 26.) c'est la seconde explication qui me semble d'être plus juste.

La situation asymétrique des sept rhabdomères (de coupe transversale — d'après Dietrich) n'est pas très constante — je crois, que c'est un phénomène occasionnel, dont la cause je trouve dans la manière de la fixation. Je pense que l'asymétrie se montre d'une telle façon à cause de la situation constante de rhabdomère extraordinaire. Selon la situation de cette rhabdomère nous pouvons diviser l'oeil composé des Diptères en deux parties: ventrale et dorsale, dont les ommatidies sont situées réciproquement comme l'objet vers son image mirée. Nous trouvons cette situation de septième rhabdomère aussi chez le genre *Sapromyza*, mais seulement dans la partie distale; dans la partie proximale les rhabdomères des deux ommatidies voisines forment l'angle des 90° sans conserver la division l'oeil en deux parties mirées (fig. 26.).

Nous pouvons peut-être expliquer la situation de septième rhabdomère dans l'oeil des Diptères, spécialement la division des yeux en deux parties, comme le résultat des forces mécaniques. Si toutes les sept cellules visuelles doivent entrer dans le contour hexagone, il sera avantageux qu'une seule cellule serait pressée parmi les autres et que ce serait une cellule spéciale placée d'une même manière dans toutes les ommatidies. Nous pouvons demander comment se pourraient former au milieu des yeux les limites autour de quelles toutes les rhabdomères sont placées l'une à l'autre tournées de 180° . — La coupe transversale d'un oeil composé est presque régulière (fig. 23.), les ommatidies du côté sont un peu de travers à la surface; si nous supposons maintenant qu'une ommatidie du côté dorsal a la forme d'un triangle (fig. 22.), nous pouvons expliquer la situation de la septième cellule qui est intercalée en dedans, par une pression sur la partie *a* qui est le fait de la position oblique de la plaine cornéenne (à l'égard de l'axe d'une ommatidie). Au côté ventral c'est la part *b* qui a reçu par la même cause une place particulière. Alors c'était au côté ventral et dorsal d'où sont venu les impulsions pour choisir des éléments extraordinaires et pour les ranger d'une façon qu'au milieu

d'oeil s'étaient formées les limites des deux sîeres. La courbure de l'oeil dans la direction horizontale est plus petite, son contour forme une figure allongée dans la direction verticale qui même donne la tendance de la division horizontale.

La cause de la situation de la septième rhabdomère est tout à fait mécanique, et non la différenciation physiologique.

Les bords distales des rhabdomères sont un peu renflés et si rapprochés, qu'ils semblent être joints (fig. 1., 14.). Cela témoigne aussi la coupe transversale: elle est quadrangulaire avec les angles arrondis (fig. 1., 2., 24., 25.). Les bords distales des rhabdomères sont mis dans les cellules cristallines. La suite des bords fusionnés est un cône des fils qui finissent par les petits grains sous la surface concave des cellules cristallines. Ces sont peut être les fibrilles élémentaires qui sont gonflées en languettes. Les bords proximales des rhabdomères sont attachés sur la base du triangle (resp. du cône) qui est rempli du pigment et dont le sommet vise à la membrane basilaire (fig. 13., 28.). De ce sommet sort un faisceau des nerfs qui perce la membrane et traverse encore les ganglions optiques. D'après les travaux de Kirchhoffer, Günther et Johnas nous pouvons juger que chez le genre *Sapromyza* le bord inférieur de la huitième cellule s'élargit aussi en forme d'un cône, qui rempli du pigment absorbe les rayons entrant par le canal de la rétine. Nous ne pouvons par encore prouvé si ce phénomène est un arrangement pour accommodation à l'intensité lumineuse.

L'oeil pseudocone des Diptères et l'oeil eucone des autres Arthropodes différent l'un de l'autre très considérablement: le pseudocone (au contraire du cône) ne collectionne pas les rayons et ne les fait pas parallèles; il ne tourne non plus l'image renversée formée de cornéule — il allonge seulement la distance focale de la facette (fig. 21.). Le parallélisme des rayons qui sortent d'un appareil réfringent est fait par les cellules cristallines qui jouissent la rôle d'une lentille concave-convexe. Les cellules cristallines sont alors une partie très importante de l'appareil réfringent.

Le faisceau parallèle des rayons qui sort de cet appareil est fort concentré en comparaison avec les rayons qui tombent sur la cornea. Le schéma 5. et 21. nous montre, qu'il n'y a pas ici une grande différence dans l'effet final, car aussi dans notre cas la surface d'image peut être placée arbitrairement. Nous avons ici sans doute les points y , x qui sont renversés à l'égard du schéma d'Exner, mais la chose est peu importante car »jedem Omma entspricht nur ein Bildpunkt« (Exner) et en effet on ne peut pas parler ici d'une image, car les rayons sont parallèles et il

s'agit seulement d'une plage lumineuse et c'est égal si elle est droite ou renversée.

L'image réelle d'un point (en forme d'une tache lumineuse) est renversée et elle se produit aux limites distales des cellules cristallines ou nous trouvons les renflements à l'extrémité des fibrilles en forme des petits grains. Les bords renflés des rhabdomères d'une composition différente (exprimée par la coloration) renforcent la fonction des cellules cristallines en formant la direction des rayons qui entrent dans le canal de la rétine, tandis que l'autre part des rhabdomères renforce une seule irritation lumineuse (alors une image d'un seul point).

Si les rapports des divers parties du système réfringent ne seront pas tels que en schéma 21., il faudrait trouver la relation des images partielles (renversées) à l'image totale (droite), et cela n'est pas possible sans expérimenter et sans étudier profondément le système nerveux.

Dans le texte tchèque je fais encore mention des autres explications du mode de fonctionnement des yeux des Diptères, dans lesquelles je modifie les hypothèses d'Exner et de Vigier à l'égard des mes recherches morphologiques.

Výklad vyobrazení. — Explication des figures.

bb = basální buňka — cellule basale.

bp = basální pigment — pigment basale.

co = cornea — cornéule.

f = hranice facetty — limites de la facette.

h = hypodermis — hypoderme.

jh = jádro b. hypodermální — noyau de la cellule hypodermique.

jk = jádro b. krystalové — noyau de la cellule cristalline.

jpd = jádro pigmentové b. II. řádu — noyau de la c. pigmentaire de deuxième ordre.

jz = jádro b. zrakové — n. de la c. visuelle.

k = krystalová buňka — cellule cristalline.

mb = membrana basilaris (fenestrata) — membrane basilaire.

nv = nervové vlákno — nerf.

pd = pigm. b. II. řádu — cellule pigmentaire de deuxième ordre.

pp = pigm. b. I. řádu — c. p. principales.

ps = pseudoconus — pseudocône.

rh = rhabdomer — rhabdomère.

srh = splynutí rhabdomerů — fusionnement des rhabdomères.

tra = trachea — trachée.

trp = tracheální prostor — espace trachéen.

z = zraková buňka — cellule visuelle.

Textové obrázky. — Figures.

1. *Sapromyza praeusta*: sagitální řez dioptrickým aparátem — coupe sagitale d'un appareil réfringent. Cornea jest trojvrstevná. Krystalové buňky mají se strany tvar srdčitý, při hlubším zastavení jsou miskovité. Do téhož obrázku jsou zakresleny dvě optické roviny (ok. komp. 12., hom. im. $\frac{1}{12}$. Mallory). Poněkud schematisováno.
2. *Sapromyza praeusta*: Příčný řez okem těsně pod jádru krystalových buněk — coupe transversale d'un oeil étroitement sous les noyaux des cellules cristallines (comp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$. — Mallory). Poněkud schematisováno.
- 3., 4., 5. dle Exnera — d'après Exner.

Tabulka I. — Planche I.

13. *Sapromyza praeusta*: Podélný řez třemi ommaty — coupe longitudinale des trois ommatidies. Obě krajní ommatidia jsou říznuta mediálně, prostřední sagitálně; pseudocnus nezakreslen (komp. ok. 12., obj. 5. — Mallory).
14. *S. praeusta*: mediální řez dioptrickým aparátem — coupe mediale d'un appareil réfringent. Levá buňka p. I. řádu je vakovitě rozšířena; z distálního konce rhabdomerů vycházejí fibrilly na konci stluštělé v čípky. Řez je poněkud šikmý, proto krystalové b. (*k*) nemají charakteristického tvaru (komp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$ — Mallory). Poněkud schematisováno.
15. *S. praeusta*: příčný řez složeným okem ve výši jader pigmentových b. I. řádu — coupe transversale d'un oeil à facettes dans le niveau des noyaux des cellules pigmentaires principales (komp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$ — Mallory).
16. *S. praeusta*: příčný řez okem ve výši jader krystalových buněk — coupe transversale d'un oeil composé dans le niveau des noyaux des cellules cristallines. Uprostřed pigmentového prstenu (pigmentové b. I. řádu) leží splynuté rhabdomery; stěny krystalových buněk jsou zřetelné. Mezi ommaty leží jádra pigmentových buněk II. řádu, jichž hranice jsou nezřetelné. Mezi nimi leží tracheální prostory. Ommatidium dole je říznuto poněkud výše, takže krystalové b. jsou tu v podobě mezikruží, podél jehož vnitřního kruhu jsou patry čípky (komp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$ — Mallory).
17. *S. praeusta*: příčný řez okem v rovině šesti jader buněk zrakových — coupe transversale d'un oeil à facettes dans la plaine des six noyaux des cellules visuelles. Zraková buňka, jejíž rhabdomer je vysunut do rhabdomového kanálu, postrádá na tomto řezu jádra. Mezi ommaty jsou tracheální prostory (komp. ok. 12., kcm. im. $\frac{1}{10}$ — Heidenhain).
18. *S. praeusta*: příčný řez okem v rovině *d* — coupe transversale dans la plaine *d*. Zastihnuta jest osmá zraková buňka se svým jádrem; rhabdomer její zaujímá význačnou polohu jako na obr. 24. a 25. u buňky sedmé. Rhabdomový kanál se zužuje (komp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$ — Heidenhain).

Tabulka II. — Planche II.

19. Schema jednotlivých elementů složeného oka, jak by se jevíly při pohledu shora ve svém vzájemném vztahu. — Schéma des éléments d'un oeil composé dans la projection verticale.
Jádra pigmentových b. I. řádu leží v sekundární ose šestiúhelníkové fa-

etty. Stěny krystalových buněk jsou orientovány tak, že jedno rameno kříže jest v primerní ose facetty, druhé pak k němu kolmo, tedy v ose sekunderní (primerní osa směřuje ze středu šestiúhelníku do prostřed jeho strany, sekunderní pak do úhlu dvou stran).

20. Schema krystalového kužele, resp. válce s vrstvami různé optické hustoty (modifikováno dle Exnera) — schéma d'un cône cristallin (modifié d'après Exner). Optická mohutnost se zmenšuje směrem k plášti, jak naznačují šipky. *T* jest místo, kde nastává totální reflex; v horní polovině, označené —, láme se paprsek od kolmice, v dolní + ke kolmici.
21. Schema fyzikálních pochodů v oku Dipter — schéma d'une brèche des rayons dans l'oeil des Diptères. Cornea i krystalové buňky jsou nakresleny kamerou přesně ve svém tvaru i vztahu, podobně i průběh paprsků je přesně vyrýsován pro n corney = 1:55. Bližší v textu.
22. Schema ommatidia z ventrálního kraje — schéma de l'ommatidie du bord ventral. *a*, *b* jsou příslušné strany, dorsální a ventrální, *c* rovina corneální. Bližší v textu.
23. Frontální řez složeným okem — coupe frontale d'un oeil composé. Na dorsálním a ventrálním kraji stojí ommatidia šikmo k povrchu corneálnímu.

Tabulka III. — Planche III.

24. *S. rorida*: příčný řez střední částí složeného oka — coupe transversale d'une partie mediale d'un oeil composé. Mikrophotographie. Poněvadž oko je silně zakřiveno a divergence ommatidií poměrně malá, jsou ommatidia říznuta v různé výši. V prvních řadách jsou profaty pigmentové buňky I. řádu, pak následuje řada ommatidií říznutých ve výši krystalových buněk (splynulé rhabdomery zřetelně vystupují), pak jest řada ommatidií profatých v rovině šesti jader (to odpovídá řezu *c*, obr. 17.); těsně pod nimi je jádro sedmé zrakové buňky.
25. *S. rorida*: tentýž řez zvětšený — la même. Mezi jednotlivými ommatidii nejsou trachee v takovém rozsahu, jako tvrdí Dietrich. V horních řadách sice zdánlivě existují širší mezery, ale to jsou jen nevykreslené, modravě zbarvené struktury.
26. *S. rorida*: příčný řez ve výši osmého jádra (rovina *d*, obr. 18.) — coupe transversale d'un oeil composé dans la plaine *d*. Jádro toto přísluší osmé buňce zrakové, jejíž rhabdomer je opět význačný. Ommatidia uprostřed obrázku jsou říznuta přesně kolmo. Zde vidíme bezpodstatnost Dietrichova tvrzení o asymetrickém rozestavení rhabdomerů. Zároveň pozorujeme, že význačné rhabdomery neleží v souhlasném směru nebo otočeny o 180°, nýbrž že svírají úhel 90°, buď míříce k sobě, nebo jsouce od sebe odvráceny. Bližší v textu.
27. *S. rorida*: mikrofotografie špatného praeparátu — microphotographie d'une coupe défectueuse. Mezi ommaty jsou veliké prostory, ohraničené jen úzkými proužky pigmentovanými, nejsou to však trachee, nýbrž zde by měla být výplň interomární, která však je špatně fixována. Bližší v textu.
28. *S. praeusta*: podélný řez proximální částí složeného oka — coupe longitudinale d'un oeil composé. Dans la proximale partie de la rétine manque le pigment. Oko je silně pigmentováno, dolní pigment chybí úplně (komp. ok. 12., hom. im. $\frac{1}{10}$ — Mallory). Bližší v textu.

Literatura.

1. Alwerds F.: Beobachtungen an Ephemeren- und Libellenlarven. Biol. Zentrbl. Bd. 43, 1924.
2. Bedau Kurt: Das Facettenauge der Wasserwanzen. Z. f. w. Z. Bd. 97, 1911.
3. Becker Th.: Dipterologische Studien. Berl. Ent. Zeit. Bd. 39, 1894.
4. Berlese: Gli Insetti, Milano 1909.
5. Carrière: Die Sehorgane der Tiere. München 1885.
6. Carrière: Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. 9, 1886.
7. Ciaccio G. V.: Sur la forme de la structure des facettes de la cornée et sur les milieux réfringentes des yeux composés des Muscides. Journ. Microsc. Paris 13, année.
8. Demoll R.: Ueber die Wanderung des Irispigments im Facettenauge. Zool. Jahrb. Phys. Bd. 30.
9. Demoll R.: Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917.
10. Dietrich W.: Die Facettenauge der Dipteren. Z. f. w. Z. Bd. 92, 1909.
11. Dietrich W.: Ueber Doppelaugen bei Dipteren. Zool. Anz. Bd. 32, 1908.
12. Exner S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien, 1891.
13. Friesch K.: Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Zentralbl. Bd. 28, 1908.
14. Friesch K.: Ueber den Einfluss der Lichtfarben. Biol. Zentralbl. Bd. 33, 1913.
15. Grenacher: Sehorganen der Arthropoden. Göttingen 1878.
16. Gottsche: Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852.
17. Günther K.: Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*. Z. f. w. Z. Bd. 100, 1912.
18. Hess C.: Ueber die Lichtreaktion bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 177, 1919.
19. Hesse R.: Untersuchungen über die Organe-Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Z. f. w. Z. Bd. 70, 1901.
20. Hesse R.: Das Sehen der niederen Tieren. Jena 1908.
21. Hesse R.: Sinnesorgane. Handwörterbuch 1913.
22. Hesse R. u. F. Doflein: Tierbau und Tierleben. Leipzig u. Berlin, 1914.
23. Johansen: Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae*. Zool. Jahrb. Morph. Bd. 6.
24. Johnas W.: Das Facettenauge der Lepidopteren. Z. f. w. Z. Bd. 97, 1911.
25. Kirchhoffer O.: Untersuchungen über die Augen pentameren Käfer. Arch. f. Biontologie. Bd. 2, 1908.
26. Lang A.: Handbuch der Morphologie. Jena 1913.
27. Müller J.: Zur vergl. Physiol. des Gesichtssinnes des Menschen und Tiere. Leipzig 1826.
28. Plate L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. II. Jena 1924.
29. Rádl E.: Ueber den Bau und die Bedeutung der Nervenkreuzungen in Tractus opticus der Arthropoden. Král. Sp. Nauk, Praha 1899.
30. Rádl E.: Ueber die Krümmung der zusammengesetzten Arthropodenaugen. Zool. Anz. Bd. 23, 1900.

31. Rád l E.: O morfologickém významu dvojí tých očí členovců. Král. Sp. Nauk, Jub. spis XIII. 1901.
32. Rád l E.: Etude sur les yeux doubles des Arthropodes. Čas. Čes. Sp. Ent. III. 1906.
33. Rád l E.: Nová nauka o ústředním nervstvu. Čas. lékařů čes. 1911.
34. Schröder: Handbuch der Entomologie. Jena 1913.
35. Tiebe: Plateau's Versuche über die Fähigkeit der Insekten Bewegung wahrzunehmen. Biol. Zentralbl. Bd. 9. 1890.
36. Weismann M.: Entwicklung des Fliegenauges. Z. f. w. Z. Bd. 14. 1864.
37. Vigier Pierre: Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés des Muscides. C. R. Ac. Sc. Paris, I. 145. 1907.
38. Vigier Pierre: Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes, en particulier chez les Muscides. Ibid.
39. Wimmer Ant.: Seznam čes. hmyzu dvojkřídleho. Ent. příručky čes. Sp. Ent., Praha 1913.
40. Zavřel J.: Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen von Vespa. Praha 1902.
41. Zavřel J.: Die Augen einiger Dipterenlarven und -Puppen. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
42. Zavřel J.: Oči Tendipedid. Lékařské rozhledy. 1916.
43. Zimmer C.: Die Facettenaugen der Ephemeriden. Z. f. w. Z. Bd. 63. 1897.



