© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Sehorgane der Wirbeltiere.

Vortrag, gehalten beim Jahresfeste
der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
am 17. Mai 1903

von
Dr. med. **Otto Schnaudigel.**

Hochansehnliche Festversammlung!

Unter allen Systemen, welche vom Ektoderm stammend als Sinnesorgane Reize der Außenwelt dem Organismus sinnfällig übermitteln, ist das Studium der Sinneszellengruppe eines der anziehendsten, die, durch Ätherschwingungen, durch das Licht erregt, den empfangenen Reiz der Nervenzentrale zuführt. Es wäre überflüssig, alle die Faktoren aufzuzählen, welche das am weitesten in der Tierreihe verbreitete Sinnesorgan, das Auge, zu einem so wichtigen Werkzeug für seinen Träger machen, ein Werkzeug, das Umriß der Gestalt, Helligkeit und Farbe, Tiefenwahrnehmung und Bewegungsmaße blitzschnell und kontinuierlich angibt.

Bei der vergleichenden Betrachtung des anatomischen Baues und der physiologischen Funktion der Organe ist es nicht angängig, einen Typus als besonders bevorzugt hinzustellen; denn würdigt man die Organe des Einzelwesens nach den Anforderungen, welche gerade dieses Individuum an sie stellen muß und beurteilt man sie nach dem jeweiligen Anpassungsgrad, wie sie ein Optimum und nicht ein Maximum von Arbeitsleistung bieten, so sind alle animalischen Einrichtungen gleich zu bewerten.

Aber trotz des Bestrebens der relativen Gleichschätzung sind wir bei der Durchmusterung der Tieraugen überrascht von ihrer weitgehenden Differenzierung, von den zahlreichen An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

passungsformen und von den analogen Befunden an Augen von Lebewesen, die in der Tierreihe weit von einander stehen.

Allerdings stellen Lebensweise und Aufenthaltsort die verschiedensten Aufgaben an den Sehakt; der spähende Fernblick, den der Raubvogel auf hunderte von Metern hat, das rasche Taxieren der Entfernungen, wie es der Vogel im Flug, das Raubtier auf der Jagd übt, das scharfe Einstellen in Medien von wechselnder Brechung, in Luft und Wasser — bei Wassersäugetieren und Amphibien —, das Sehen in der Nacht oder in den finstern Tiefen des Meeres haben Gestalt und Ausrüstung des Auges in der mannigfachsten Weise abgewandelt. Dabei weist das Vertebratenauge immer dasselbe Grundprinzip auf: eine Camera obscura mit Schutz- und Bewegungsorganen, deren nach der Außenwelt gerichtete Seite durchsichtig ist, die Cornea; hinter der Cornea die Kristallinse, mit der Cornea zu einem dioptrischen System vereinigt, abzublenden durch die kontraktile Iris; eine lichtperzipierende Schicht, die Netzhaut, deren Eindrücke der Sehnerv dem Gehirn zuleitet, und endlich die Stoffwechselorgane zur Ernährung.

Wenngleich in dem engen Rahmen dieses Vortrags nur eine Vergleichung der Wirbeltieraugen versucht werden soll, sei es doch gestattet, einige Worte über das Auge der Wirbellosen zu sagen und besonders das Cameraauge derselben kurz zu skizzieren.

Ob das Protoplasma der Protozoen wie auf andere Reize so auch auf das Licht zu reagieren vermag, bleibe dahingestellt; sicher ist das Auftreten von Lichtsinnesorganen erst bei den Metazoen. Sinneszellen in Ektodermverdickungen mit Pigmentanhäufung und Cuticulabildung werden als Augen gedeutet, so die Gebilde am Scheibenrand der Medusen. Einzelne Lichtsinneszellen oder die aus mehreren Lichtsinneszellen zusammengesetzten pigmentierten Sehgruben des Epithels sind häufig bei niederen Tieren anzutreffen, oft neben höher differenzierten Sehorganen. Wachsen die Sehzellen im Sinne von Kugelradien über die Körperoberfläche aus, so entstehen die vielliusigen zusammengesetzten Fächeraugen der höheren Insekten, als Hauptaugen und Nebenaugen in wechselnder Anzahl; das Epithel geht entweder direkt in die Sehzellen über — das einschichtige Fächerauge, oder das Epithel zieht über dem Auge hinweg —

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das zweischichtige Fächerauge. Bildet der Chitinmantel über dem zweischichtigen Auge eine linsenartige Verdickung, so haben wir das Stemma vieler Arthropoden. Der Formen- und Strukturenreichtum dieser Augen ist ein ungeheuerer.

Eine Sonderstellung nimmt das unpaare Auge der Ascidienlarve ein, indem es sekundär aus dem Ektoderm entsteht. Ähnlich der Anlage des Wirbeltierauges entwickelt sich aus der oberen und hinteren Wand der Hirnblase ein als Sehorgan zu deutendes Gebilde mit radiär gestellten Sinneszellen und einem lichtbrechenden Körper; auch die Salpen, sie aber im ausgebildeten Zustand, erzeugen verwandte Lichtperzeptoren aus der Gehirnwandung und geben so einen Beleg für engere Beziehungen zwischen den Tunikaten und den Wirbeltieren.

Die Hohlaugen sind im Tierreich durch zwei streng zu sondernde Typen vertreten, deren anatomische Unterschiede sich durch die Ontogenese erklären. Senken sich die Sehzellen, Fühlung suchend mit dem Zentralnervensystem grubenförmig in die Epidermis ein, so haben wir das Napfauge, das primitivste Hohlauge, wie es die Prosobranchier aufweisen. Das freie Ende der Sehzellen ist pigmentiert und überzogen von einer schützenden Cuticularschicht, deren Bildung den die Sinneszellen stützenden Zwischenzellen zufällt. Diese ektodermale Sehgrube ist der Ausstülpung des Vorderhirns analog, die bei den Wirbeltieren zur Bildung der primären Augenblase führt. Schnürt sich die Ektodermgrube durch Annäherung und Verwachsung der Grubenränder als geschlossene Blase ab, über die das durchsichtige Epithel hinwegzieht, so ist das Cameraauge der Gastropoden fertig. Sein hinterer Pol wird vom Sehnerv umfaßt. Die vollendete primäre Augenblase der Vertebraten ist das Analogon dieser Bildung, die, um bei dem vielgebrauchten Vergleich mit photographischen Instrumenten zu bleiben, einer Lochkamera entsprechen würde. Die lichteinlassende Epithelschicht baut bei den Cephalopoden Iris und Linse auf. Die Sehzellen stehen konvergent nach dem Augenlumen zu, mit ihren Endigungen, den Stäbchen, nach innen.

Die Erstanlage des Vertebratenauges ist auch eine abgeschnürte, ektodermale Blase, der Ort ihres Entstehens aber ist das Vorderhirn, welches diese primäre Augenblase nach der Haut zuschickt. Die primäre Augenblase tritt mit der Haut

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Kontakt und stülpt sich becherförmig ein. Dadurch werden seine Sehzellen divergent mit ihren Enden dem Gehirn zugerichtet. Der Becherrand umfängt die Linse, welche vom Integument abgeschnürt und in den Augenbecher, die sekundäre Augenblase, eingesenkt wird. Das über der Linse sich schließende Epithel wird zur durchsichtigen Hornhaut.

Diese Ontogenese beherrscht die ganze Wirbeltiergruppe; nur der Amphioxus macht eine Ausnahme, der am Vorderende des Vorderhirnbläschens einen unpaaren Pigmentfleck führt, eine dem Ascidienlarvenauge vielleicht verwandte Anlage.

Außer den paarigen Augen entstehen aus demselben Vorderhirnteil, dem späteren Zwischenhirn, unpaarige, aber auch paarige Augenblasen, die dem Scheitel zustreben und die sich in mehr oder weniger ausgesprochener Rückbildung durch die ganze Wirbeltiergruppe nachweisen lassen.

Dieses mediane Auge (Parietalauge, Pinealauge, Epiphysenauge) war sicherlich bei vielen fossilen Amphibien und Reptilien ein wohlausgebildetes Cyklopenauge, da bei den paläozoischen Stegocephalen ein Parietalloch in der Schädeldecke vorhanden ist, das bei *Anthrakosaurus raniceps,* wie die Orbita der paarigen Augen, der Hautbedeckung entbehrte.

Während das Pinealauge bei den Myxinoïden eine weitgehende Rückbildung erfahren hat, weisen die Petromyzonten zwei Scheitelbläschen auf, ein dorsales und ein ventrales, über denen das Schädeldach pigmentfrei ist. Bei den Selachiern ist ein Parietalorgan nicht nachweisbar, wohl aber eine bis in die Schädeldecke reichende Epiphyse; den Teleostiern kommt ein verkümmertes Parietalorgan zu. Zweifelhaft ist es bei den Amphibien, während von den Reptilien besonders die Lacertilier ausgesprochene Stirnaugenreste besitzen. Bei den Vögeln ist die Glandula pinealis (Zirbeldrüse) bereits in einen bindegewebigen Sack umgewandelt, dessen distales Ende noch Fühlung mit der Dura mater gewinnt. Die mächtige Entwickelung der Großhirnhemisphären der Säuger legt die Zirbel nach hinten um und drängt sie so weit vom Schädeldach ab, daß jede Verbindung mit demselben unterbrochen wird.

Im Anschluß an diese Rückbildungen seien auch diejenigen Vertebraten angeführt, welche durch das Leben im Dunkeln eine Verkümmerung der bilateralen Augen erlitten haben: die blinden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Höhlenfische Kentuckys und Kaliforniens, der Olm des Karstes, die Wurmschlangen und der Maulwurf; vielleicht sind auch die auf niederer Stufe stehenden Augen der Cyklostomen Rudimente.

Schon bei der Nebeneinanderstellung der relativen Größen und der Formen des Augapfels ergeben sich beträchtliche Differenzen: das menschliche Auge wiegt $^1/_{10000}$ des Körpergewichtes, ebensoviel das des Pferdes; das Auge der Glattnatter wiegt $^1/_{3000}$; unter allen Vertebraten haben die Vögel die relativ größten Augen, so wiegt das Auge der Rauchschwalbe $^1/_{30}$ des Körpergewichtes.

Die kugelige Bulbusform mit annähernd gleicher Skleradicke treffen wir bei den landbewohnenden Säugern; bei den Wassersäugetieren, deren vier Ordnungen auch am Sehorgan phylogenetisch konvergente Anpassungsmerkmale tragen, ist der Bulbus flacher durch Verkürzung des antero-posterioren Durchmessers; die Sklera ist am Äquator und am Fundus mächtig verdickt, der Optikus stark eingescheidet. Auch die Reptilien- und Amphibienbulbi nähern sich der sphärischen Form; ihr vorderer Abschnitt ist abgeflacht bei den Fischen. Anders die Konfiguration vieler Vogelaugen, besonders die der Nachtraubtiere: der Augengrund mit großem Radius ist mit dem stark gewölbten Cornealteil durch einen kegelartigen Tubus verbunden, dessen Ansatz an den Augengrund dem Organ eine kantige, äquatoriale Ausladung verleiht. Das Teleskopauge der Tiefseefische ähnelt im Längsschnitt einem Rechteck; seine schmale Seite liegt nach vorn zu, überragt von der kugeligen Cornea, die entgegengesetzte Schmalseite trägt die Hauptretina; beide tubusartige Augen sind durch ein dünnes Septum getrennt, ihre Längsachsen sind parallel. Bei einem Tiefseefisch, dem Stylophthalmus, sind die Augen auf Stielen vorgeschoben, die $^1/_5$ der Körperlänge messen.

Bis zu den Monotremen, in aufsteigender Linie, sind knorpelige und knöcherne Umwandlungsprodukte in die Sklera eingelagert. Bei den Selachiern geht sie eine gelenkartige Verbindung in der Nähe der Optikusinsertion mit einem vom Kranium geschickten Knorpelfortsatz ein.

Die Cornea, in wechselndem Verhältnis die Bulbusoberfläche einnehmend, schmiegt sich im allgemeinen der Fläche eines dreiachsigen Rotationsellipsoides an, dessen längste Achse mit der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bulbusachse zusammenfällt. Bei den Wassersäugetieren bedingen statische Momente Verdickungen der Randteile. Vielfach wird, mit Unrecht, die Hornhaut der Fische als flachgebaut angegeben; sie ist meistens gut gewölbt und beim Tiefseefisch oft kugelig.

Die Schutzorgane des Augapfels sind bei den Fischen muskellose Falten, auch die Lider der Amphibien und Reptilien weisen einfache Verhältnisse auf; das Lid des Chamäleons ist ringförmig wie eine Iris. Den Selachiern und Landwirbeltieren kommt ein drittes Lid, die Nickhaut zu, die bei den Säugern mit der höheren Entwickelung der Lidmuskulatur zurückgebildet wird. Bei den Schlangen geht die durchsichtige Körperhaut lose über die Hornhaut weg und diese Pseudohornhaut unterliegt der Häutung. Außer den Lid- und Tränendrüsen, die den Fischen fehlen, haben die Vertebraten von den Anuren ab bis in die Säuger hinein eine Nickhautdrüse, die Hardersche Drüse.

Die glättende Tätigkeit der Lider wird bei den Fischen durch die Muskeln des Augapfels in der Weise ersetzt, daß sie den Bulbus um einen rechten Winkel nach abwärts zu stülpen und so am untern Orbitalrand zu glätten vermögen.

Zwischen der starren Bulbuskapsel und der lichtempfindlichen Netzhaut liegt die Blutgefäßhaut, die Chorioidea, die aus dem Mesoderm stammend durch einen Spalt in den ektodermalen Augenbecher eindringt. Gegen die Sklera zu ist sie oft durch eine Pigmentschicht oder durch eine silberglänzende Membran, die Argentea, abgegrenzt und häufig gegen die Retina zu durch eine metallschimmernde Haut, das Tapetum lucidum. Aus der Chorioidea entsteht vor der Linse die Augenblende und um den Äquator der Linse herum das ringförmige Corpus ciliare mit zirkulärem und meridionalem Muskel, der erst bei den Reptilien in höhere Entwickelungsstadien tritt.

Aus der Mesodermeinschiebung gehen bei den Fischen, Reptilien und Vögeln noch andere Gebilde hervor: bei den Fischen ein dünner vom Augengrund nach vorn zum untern Linsenrand verlaufender Strang mit einem aus glatten Muskelfasern bestehenden Zwischenstück, der Campanula, besser Retractor lentis genannt: bei den Vögeln und Reptilien — die Chelonier ausgenommen — ein pyramidenförmig der Optikuseintrittstelle aufsitzendes und gegen die Linse wachsendes Konvolut von Gefäßen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Pecten, nach Denissenkos Untersuchungen ein Blut- und Lymphorgan für die hier gefäßlose Retina.

Nach dieser vergleichenden Übersicht über die Figuration des Auges erübrigt uns die Besprechung des bildentwerfenden Apparates und der bildempfangenden und -fortleitenden Netzhaut.

Die Linse, jenes vom Integument abgeschnürte, aus meridionalen, kompliziert verlaufenden Fasern aufgebaute durchsichtige Gebilde, ist bei dem Menschen und den Primaten bikonvex mit einer mehr gekrümmten Hinterfläche und einer flacheren Vorderfläche; bei den übrigen Wirbeltieren finden sich alle Übergänge von der Linsenform zur Kugelform, letztere besonders bei den Wassersäugetieren und Fischen, bei denen der Linsenkern zudem einen sehr hohen Brechungsexponenten besitzt.

Die Linse der Vögel und Saurier besteht in einem Linsenkern, den Meridionalfasern aufbauen, und einem äquatorialen Linsenwulst, der aus radiären Fasern gebildet wird; der weiche Innenkern erlaubt eine ausgiebige Formveränderung der Linse und ist wahrscheinlich infolge seiner Weichheit weniger der Starbildung ausgesetzt.

Das Hornhaut-Linsensystem ist bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Fische, derart konstruiert, daß das Auge beim Blick in die Ferne scharf sieht, daß also parallel einfallende Strahlen sich in der perzipierenden Netzhaut oder, was noch häufiger ist, hinter derselben schneiden; mit andern Worten, die Tieraugen sind emmetropisch oder hypermetropisch. Das Fischauge dagegen ist unter Wasser eingestellt für divergent einfallende Strahlen, für die Nähe; es ist kurzsichtig.

Um die Augen zu befähigen, in verschieden großen Entfernungen klar zu sehen, also für beliebige Distanzen einzustellen, wären vier physikalische Möglichkeiten gegeben:

1) durch stärkere Linsenkrümmung,
2) durch Annäherung der Linse an die Hornhaut,
3) bei kurzsichtigen Augen durch Annäherung der Linse an die Retina,
4) durch Annäherung der Retina an das dioptrische System.

Nur diese letztere Einstellung, es ist die der photographischen Camera mit beweglicher Mattscheibe, ist bei der Starrheit der Bulbuswandung nicht möglich. Die drei ersten Einstellungsmodi

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden wir als positive und negative Akkommodation bei fast allen Wirbeltieren.

Die stärkere Linsenkrümmung kommt dadurch zu stande, daß die in dem elastischen Ringband des Ciliarmuskels aufgehängte elastische Linse durch den radiären Zug des Ringmuskels flach gespannt wird. In dem Maße als sich der Ciliarmuskel kontrahiert, geht die Linse in den mehr konvexen Ruhezustand zurück. Als klassischer Beweis dieser Akkommodationstheorie sei das Experiment von Heine angeführt. Reizt man in dem einen Auge eines dreijährigen Javaaffen den Akkommodationsmuskel durch ein Medikament und lähmt ihn durch ein entgegengesetzt wirkendes Mittel in dem andern Auge, so kann man nach Herausnahme der Augäpfel durch ein geeignetes Härtungsverfahren den Ciliarmuskel, die Linse und die Iris fixieren: das Muskelprofil und der Irisrand rücken vor und die Linse verdickt sich in axialer Richtung. Die aufeinandergelegten Durchschnitte veranschaulichen am besten den Vorgang.

Die Akkommodation wird um so schärfer sein müssen, je größer das Auge, je weiter die Pupille und je feiner das Netzhautmosaik ist.

In schwankender Amplitude ist dieser Einstellungsmodus eigen den Eidechsen, den Schildkröten — insonderheit den amphibisch lebenden Teichschildkröten —, den Krokodilen, von den Schlangen sicher der Würfelnatter, den Vögeln in hohem Maße und allen Säugern. Sehr ausgiebig ist die Akkommodation beim Menschen, Affen, bei den Raubtieren, außerordentlich kräftig bei der Fischotter, deren Hornhautkrümmung unter Wasser wirkungslos wird, bei den Robben. Wenig entwickelt erscheint sie bei allen Nachttieren, den Haustieren, Wiederkäuern, Huftieren, Nagern und Walen.

Als Hilfsmittel zur Erzielung eines scharfen Bildchens dient die Pupille, welche bei den Reptilien und Vögeln durch einen quergestreiften Ringmuskel, also durch einen dem Willen unterworfenen Apparat, verengert werden kann. Während bei glatter Irismuskularis die Verengerung der Pupille unabhängig vom Willen zeitlich nach der Akkommodation erfolgt, schließt der Vogel blitzschnell, synchron mit der Einstellung seine Blende. Die häufig auftretende Spaltform derselben dient zudem bei Hornhäuten mit unregelmäßiger Krümmung zur Ausschaltung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieses Fehlers und gibt senkrecht oder wagrecht stehend je nach den Lebensmodalitäten des Tieres ein mehr vertikal oder horizontal ausgedehntes Gesichtsfeld.

Anders läuft der Einstellungsmechanismus bei den Amphibien und den Schlangen ab, sofern ihnen ein solcher überhaupt zukommt. Hier übt der an der Corneoskleralgrenze liegende Ringmuskel — bei den Schlangen ein quergestreifter Muskel der Iriswurzel — durch Kontraktion einen Druck auf den Glaskörper aus, der die starre Linse nach dem vorderen Augenpol zutreibt. Dieser Mechanismus ist übrigens auch bei einigen Schildkröten vorhanden, kombiniert mit einer Linsenverdickung, wodurch diese Tiere eine außerordentlich große Akkommodationsbreite erlangen und befähigt sind, auf dem Land und unter Wasser scharf zu sehen.

Viele Amphibien vermögen angeblich nicht zu akkommodieren.

Das Auge der Fische, im Ruhezustand angepaßt für divergent einfallende Strahlen, sieht in der nächsten Umgebung deutlich, in der weiteren schlecht. Es ist also kurzsichtig unter Wasser und über Wasser durch Hinzutreten der Hornhautbrechung noch kurzsichtiger. Die kugelige Linse ist nicht zirkulär am Aquator befestigt, sondern hängt oben an einem breiten Band, während an die untere Partie vom Augengrund her der Processus falciformis mit der kontraktilen Campanula tritt. Zieht sich dieselbe zusammen, so bewegt sich die Linse der Retina zu und zugleich etwas temporal unter leichter Drehung um die Querachse. Ihr hinterer Brennpunkt wird daher der Retina genähert, so daß der Fisch bei maximaler Campanulakontraktion für parallele Strahlen, also für die Ferne, einzustellen vermag; mit andern Worten: der Fisch akkommodiert im Gegensatz zu allen übrigen Vertebraten aktiv für die Ferne und passiv durch Nachlassen des Campanulatonus für die Nähe. Die Pupillenverengerung hält gleichen Schritt mit der Einstellung, sie ist bei den Haien sehr energisch.

Der linsenbewegende Muskel wird, ähnlich dem glatten Ciliarmuskel, durch Atropin gelähmt.

Es bleibe nicht unerwähnt, daß oftmals bei querovaler Fischpupille — auch bei der Ceylonbaumschlange ist es beobachtet — die Linse nicht ganz das Pupillargebiet ausfüllt und nasal ein linsenloser Pupillenraum besteht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei den Tiefseefischen, deren Kenntnis durch die Ausbeute der Valdiviaexpedition erweitert worden ist, liegen die vorhin geschilderten Augenröhren parallel nebeneinander und die Linse entwirft auf der mächtig entwickelten Retina am Ende des Tubus ein Bild der näheren Gegenstände, die möglicherweise von beiden Augen zugleich gesehen werden. An der medialen Wand haben diese Augen noch eine dünnere Retina, die Nebenretina, die wahrscheinlich zum einseitigen Sehen für die weitere Umgebung dient.

Im Jugendzustand haben die Horizontalschnitte dieser Augen einen von der Linie Sehnervenkopf—Hornhautscheitel aus annähernd symmetrischen Bau; durch Verlegung der Hornhaut nach vorn zu, durch Ausziehung des langen Mittelstücks zwischen Cornea und Fundus wird der temporale Netzhautabschnitt zur Hauptretina, der nasale zur Nebenretina. Die weit von den Wirbeltieren abstehenden in der Tiefsee lebenden Crustaceen haben in ihren Frontaugen und Seitenaugen, die zu den Fächeraugen zählen, durch Anpassung ganz konvergent gebildete Organe.

Die Dunkelheit in den Tiefen des Weltmeeres ist eine absolute. Eine versenkte photographische Platte zeigt selbst nach tagelangem Verweilen in solchen Tiefen keine Belichtung mehr. Die Beutetiere der Tiefseefische phosphoreszieren und gelangen dadurch dem Tiefseefisch zur Wahrnehmung. Unter diesen hat der Argyropelecus selbst Leuchtapparate seitlich von seinen Augen, die merkwürdigerweise seine Cornea und Linse beleuchten.

Bei der Schilderung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse der Netzhaut muß ich in Anbetracht des großen Materialumfangs für die kursorischen Daten um Ihre besondere Nachsicht bitten. Edinger hat an dieser Stelle vor 11 Jahren dieses Thema behandelt.

Die Netzhaut, das innere Blatt der sekundären Augenblase, ist, um mit Fürbringer zu sprechen, ein vom Gehirn detachiertes Organ; der Stiel der Augenblase, der Sehnerv, ist die Verbindungsbrücke zwischen diesem vorgeschobenen Ganglion und der Zentrale, also kein peripherer Nerv. Das Außenblatt der sekundären Augenblase wird zum pigmenthaltigen Isolierapparat der Sehzellen, zum Tapetum nigrum, oder bei vielen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tieren, besonders bei den Nachttieren, zum reflektierenden Tapetum lucidum, welches die schwachen Lichtstrahlen nochmals durch Reflexion auf die Sehzellenschicht wirken läßt. Das Tapetum führt bei Fischen und Reptilien zuweilen Guaninkalk und erscheint dadurch blendend weiß.

Durch die ganze Vertebratenkette ist die Struktur der Retina im Prinzip dieselbe; Fische und Säugetiere einerseits, Reptilien und Vögel andererseits lassen nähere Beziehungen erkennen. Die Sehzellen, Stäbchen und Zapfen, liegen mit ihren Endgliedern nach außen in der Peripherie der Netzhaut, sie senden in die Netzhaut hinein einen Zellenfortsatz. Die großen Ganglienzellen liegen an der Innenseite der Netzhaut; sie entsenden die Sehnervenfasern, deren Gesamtheit die innerste Retinaschicht bilden, zum Sehnerven. Nur beim Petromyzon liegt die Sehnervenfaserschicht inmitten der Retina. Zwischen die peripheren Sehzellen und die großen Ganglienzellen schalten sich als Vermittler die bipolaren Zellen ein.

Der Leitungsanschluß unter den Zelleinheiten ist verschieden: die Stäbchen enden mit einer Keule, die von dem aufgefaserten Bipolarenfortsatz umsponnen wird, auch der andere Bipolarenfortsatz fasert sich auf und umklammert den Ganglienzellenleib. Die Zapfenfaser endet in einer kurzfaserigen Basalwurzel und gewinnt mit dem Bipolarenfortsatz Kontakt; der andere Bipolarenfortsatz geht aber nicht zum Ganglienzellen*leib*, sondern tritt in Berührung mit einem entgegengeschickten, ebenfalls aufgefaserten Ganglienzellen*fortsatz*.

Man bezeichnet jede Nervenbahn, die durch *ein* Zellindividuum gebildet wird, als Neuron. Der einfachste Sehakt ist für eine Sehzelle folgender. Das vom Licht gereizte Außenglied zieht sich zusammen und verdickt sich; das isolierende Pigmentepithel, in welches die Außenglieder eintauchen, fließt dem sich zurückziehenden Außenglied nach. Die Sehzelle leitet den Reiz bis zum Ende ihres Zellfortsatzes: erstes Neuron. Der Reiz durchläuft die Bipolare, zweites Neuron, welches die Ganglienzelle induziert. Die Ganglienzelle schickt den Reiz durch den Achsencylinderfortsatz via Sehnerv zum zentralen Höhlengrau: drittes Neuron. Hier im Höhlengrau ist bei Fischen und Amphibien die Zentrale zu lokalisieren, in der das Gesehene zum Bewußtsein kommt, die Sehseele; von hier aus gehen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Associationen nach den anderen Zentren des Gehirns. Mit der Ausbildung der Hirnrinde bei den Reptilien, Vögeln und Säugern wandert die Sehsphäre nach dem Hinterhauptslappen und die im Höhlengrau differenzierten Gebilde: Kniehöcker, vorderes Vierhügelpaar, das Pulvinar des Sehhügels werden zu primären optischen Ganglien. Die Verbindungsfasern derselben mit dem sekundären optischen Ganglion, eben der Hinterhauptsrindenregion, werden zum vierten Neuron und die Associationsbahnen der Sehsphäre zu den Denkzentren das fünfte.

Dieses Schema: ein Zapfen, eine Bipolare, eine Ganglienzelle, eine Sehnervenfaser hat nur Gültigkeit für diejenige Netzhautstelle, die als Bezirk des schärfsten Sehens, als Fixierpunkt, bei höheren Tieren am hinteren Augenpol oder in dessen Nähe liegt, für die Macula. Hier nimmt das Zapfenmosaik das Bildchen punktförmig auf und leitet jeden Punkt isoliert zum Gehirn. In den übrigen Netzhautbezirken leiten mehrere Sehzellen zu einer Bipolaren, mehrere Bipolare zu einer Ganglienzelle, oder: das dritte Neuron leitet den Reiz von x Neuronen zweiter × y Neuronen dritter Ordnung.

Den geschilderten Reiztransport bezeichnet man als direkte Querleitung der Retina.

Die Retina besitzt aber als echter Hirnabkömmling auch Horizontalleitungen oder Associationen, und wie wir ein Gehirn für mehr oder weniger entwickelt erachten, je nachdem seine Associationen mehr oder weniger zahlreich sind, so halten wir den Aufbau derjenigen Netzhaut für den vollkommensten, welcher neben einem Maximum von Querleitungen die meisten Horizontalleitungen aufweist. Ihr Wert muß steigen, je weiter sie nach innen in der Retina liegen. Wir kennen drei solcher Associationen.

1. Die Association einer Gruppe a von Stäbchen und Zapfen mit einer Gruppe b derselben vermitteln die horizontalen Zellen, bei allen Vertebraten vorhanden, am zahlreichsten bei den Säugern.

2. Mehr nach der Retinamitte zu liegen als tiefste einzellige Schicht der inneren Körnerschicht Nervenzellen — Amakrinen —, die unter sich verbunden werden durch ähnliche Zellen — Associationsamakrinen. Die Amakrinen stehen in Kontakt mit einem aufgefaserten Zellfortsatz einer im primären optischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ganglion liegenden Ganglienzelle, die diesen Fortsatz durch den Sehnerven zentrifugal nach der Retina schickt und dadurch einen Reflexring schließt: Ganglienzelle im Höhlengrau — zentrifugale Sehnervenfaser — Associationsamakrine — Schichtamakrine — Netzhautganglienzelle — zentripetale Sehnervenfaser — Höhlengrau. Das Vogelauge zeichnet sich durch die Häufigkeit dieser Bahnen aus.

3. Eine dritte Art von Netzhautassociationen bilden die direkten Strangverbindungen der Ganglienzellen.

Die perzeptorischen Zellen, Stäbchen und Zapfen, variieren in ihrer Form bei den einzelnen Individuen je nach dem Ort in der Netzhaut wie unter den Einzelwesen beträchtlich. Nach der Theorie Schultze-v. Kries gehören die Stäbchen der Retina einem Dunkelapparat an, der sehr lichtempfindlich, aber farbenblind ist, die Zapfen einem Hellapparat, der nicht sehr lichtempfindlich ist, aber gute Sehschärfe und Farbensinn besitzt.

Die Stäbchen aller Wirbeltiere beherbergen in ihren Außengliedern den Sehpurpur, einen Farbstoff, der als Adaptionsstoff für Licht, als Sensibilisator gedeutet wird. Besonders schön ist er bei den Nachttieren zu erkennen, bei den Fischen hat er einen Stich ins Violette. Der Frosch hat neben roten auch grasgrüne Stäbchen. Nur eine Fledermaus und einige Tagvögel entbehren den Sehpurpur. Belichtung bleicht das Sehrot aus, Dunkelheit läßt es wieder entstehen, eine Beobachtung, welche man am lebenden Auge machen kann. Der Alligator beispielsweise hat hinter der gefäßlosen Retina im oberen Teil des Augenhintergrundes eine durch Einlagerung von Guanin kalkweiße Membran, welche das Sehrot deutlich hervortreten läßt. Leuchtet man längere Zeit mit dem Augenspiegel in das Auge hinein, so bleicht unter den Augen des Beobachters die belichtete Stelle aus. Eine Stunde Aufenthalt im Dunkeln genügt zur Wiederherstellung des Purpurs.

Die Zapfen stellen histogenetisch höher entwickelte Stäbchen dar, welche der Farbenperzeption und dem scharfen Formensehen dienen und dementsprechend nur bei Tagetieren anzutreffen sind. Rochen und Haie entbehren sie ebenfalls und einige Nachttiere haben sie in verkümmertem Zustand. Selbst unter den Reptilien, deren Netzhaut fast nur Zapfen besitzt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haben die nachtlebenden Geckonen, Krokodile und Schlangen zahlreiche Stäbchen.

Bei den Vögeln, Reptilien und bei einzelnen Amphibien liegen im Innenglied des Zapfens farbige Kugeln, durch welche die Lichtreize passieren müssen. Man nennt sie wegen der Osmiumreaktion Ölkugeln und hat ihre physiologischen Funktionen noch nicht ergründet. Am zahlreichsten sind die roten Kugeln in dem hinteren oberen Netzhautquadranten, im „roten Feld"; alle Übergänge bis zum hellen Gelb sind vorhanden, auch grüne und ab und zu blaue. Auch feinkörniges rotes und diffuses grünes und gelbes Pigment ist in den Vögel- und Reptilienzapfen vielfach anzutreffen.

Die Anzahl aller Stäbchen in der Retina des Menschen wird auf 130 Millionen, die der Zapfen auf 7 Millionen angegeben. Wir haben erwähnt, daß nur an der Stelle des schärfsten Sehens das Ideal einer Retinaquerleitung, ein Zapfen, eine bipolare und eine Ganglienzelle erreicht ist. Nach der Peripherie zu wird die Domäne einer Ganglienzelle im Bipolaren- und die der Bipolaren im Sehzellengebiet immer größer. Im Fixierpunkt trifft ein Zapfen auf eine Ganglienzelle, in der Peripherie der menschlichen Retina treffen 130 Sehzellen auf eine Ganglienzelle; die Verhältniszahl variiert in der Tierreihe außerordentlich, so beträgt sie beim Tiger 2700 : 1, beim Hyperoodon, einem bis zu 1000 Meter tief tauchenden Zahnwal, 1 : 7200.

In den allermeisten Wirbeltieraugen finden sich Netzhautstellen, welche durch die hohe Entwickelung ihrer Querleitung als areae centrales bezeichnet werden; sie sind bestimmt, die Bilder der Außenwelt mosaikartig aufzunehmen und dem Gehirn zuzuschicken; die übrige Netzhautpartie bezeichnet man als motorezeptorisches Organ: die area centralis sieht die Form, die Peripherie sieht die Bewegung. Die Gestalt der area centralis ist bei den meisten Tieren rund, oft grubenförmig vertieft, häufig streifenförmig. Die Vögel sind die einzigen Tiere, welche in einer und derselben Retina mehrere Areae haben, und zwar kommen vor: zwei runde, eine runde und eine streifenförmige und zwei runde und eine streifenförmige. Es ist wohl möglich, daß eine area dem einäugigen, und zwei korrespondierende areae im rechten und linken Auge zum zweiäugigen, stereoskopischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sehen dienen, und daß die horizontal verlaufende, streifenförmige area das im Flug vorbeiziehende Panorama im ganzen Gesichtsfeld scharf erkennen läßt.

Dem stumpferen motorezeptorischen Teil der Netzhaut kommen noch einige außerhalb der Netzhaut liegende Einrichtungen zu Hilfe. Bei vielen Tieren ist die Linse unregelmäßig brechend im Sinne einer in der Mitte verdickten Scheibe, einer Butzenscheibe, wie Berlin sich ausdrückt. Dieser Linsenastigmatismus vermindert die Bildschärfe, steigert aber durch die unproportionale Verschiebung des Bildes die Perzeption der Bewegung; dabei wächst nicht nur der Bildweg auf der Netzhaut, sondern auch die Bildgeschwindigkeit. Da die Bahnlänge um das 1,57fache gesteigert wird, kann in einem Auge mit „ablenkendem Linsenastigmatismus“ ein sich bewegender Gegenstand noch eine Empfindung auslösen, welcher in einem idealen Auge wegen der Kleinheit der Bewegung, die unter der Empfindungsschwelle liegt, nicht mehr in Bewegung gesehen würde.

Sonach ist die Netzhautperipherie ein Signalapparat, der das Tier veranlaßt, durch eine Augen- oder Kopfbewegung das vage empfundene Bewegungsbild der area zuzuführen, wo es scharf erfaßt werden kann.

Der Sinneseindruck wird durch den Sehnerv dem Gehirn übermittelt. Die beiden Sehnerven kreuzen sich, bei den Myxinoiden, Dipnoern und einigen Petromyzonten in der Hirnsubstanz, bei den übrigen Vertebraten an der Hirnbasis. Bei den Teleostiern liegen die Stämme einfach übereinander, beim Hering tritt der eine Nerv durch einen Schlitz des andern und in der Reihe der Wirbeltiere aufwärts wird die Verflechtung immer komplizierter. Bei den Nagetieren ist die Kreuzung wahrscheinlich noch eine vollständige, alle übrigen Säuger haben neben den gekreuzten auch ungekreuzte Fasern, die bei den Affen und dem Menschen mehr wie ein Drittel der gekreuzten ausmachen.

70% aller Sehnervenfasern enden bei den letzteren im äußeren Kniehöcker, zu gleichen Teilen aus rechtsseitigen und linksseitigen gemischt. Der Rest verteilt sich auf das vordere Vierhügelpaar und den Sehhügel. Des Anschlusses dieser primären optischen Zentren an die Sehsphäre im Hinterhauptslappen (von den Reptilien aufwärts) wurde bereits gedacht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Trotz der Gedrängtheit meiner Darstellungen ersehen Sie, welch wunderbar kompliziertes Organ in zahllosen Strukturformen aus der einfachen Lichtsinneszelle sich entwickelt und sich den allerverschiedensten Einflüssen angepaßt hat, so daß es, wie ich zu Beginn meiner Ausführungen hervorhob, dem jeweiligen Individuum ein vollendetes Werkzeug hat werden können.

Bei der Erforschung dieses Werkzeuges mit seinen Millionen der feinsten Elemente, bei der ahnenden Erkenntnis, daß in der $^1/_3$ mm dicken Sehmembran ungezählte Rätsel ungelöst verborgen sind, drängt sich uns der sokratische Gedanke auf:

„Je reicher unsere Erfahrung wird, desto klarer kommt es uns zum Bewußtsein, wie lückenhaft unser Wissen ist.“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verzeichnis der demonstrierten Tafeln.

1. Schematisches Wirbeltierauge.
2. Schematische Entwickelung
   a. des Gastropodenauges
   b. „ Cephalopodenauges
   c. „ Wirbeltiers. (Nach Carrière.)
3. Längsschnitt durch das Auge von *Tritonium nodiferum*. (Nach Carrière.)
4. Ascidienembryo. (Nach v. Kupffer.)
5. Gehirn von *Sphenodon punctatus*. (Nach Wiedersheim.)
6. Parietalauge von *Sphenodon punctatus*. (Nach Baldwin Spencer.)
7. Vergleichender Durchschnitt durch das Auge des Menschen und des *Hyperoodon rostratus*. (Nach Pütters.)
8. Auge von *Strix bubo*. (Nach Soemmerring.)
9. Fischauge, vorn geöffnet. (Nach Th. Beer.)
10. Schlangenauge
    a. in Ruhe
    b. akkommodierend. (Nach Th. Beer.)
11. Kopf der Ceylonbaumschlange. (Nach Th. Beer.)
12. Schema der Netzhaut mit den Quer- und Horizontalleitungen.
13. Längsschnitt durch das Auge von *Dissoma* (Jugendzustand). (Nach A. Brauer.)
14. Längsschnitt durch das Auge von *Dissoma* (Erwachsenes Tier). (Nach A. Brauer.)
15. Stäbchen und Zapfen beim Menschen, Frosch, Schwein, Barsch, Sperling, Ratte. (Nach Greeff.)
16. Rotes Feld des Hahns. (Nach Waelchli.)
17. Unbelichteter und belichteter Augenhintergrund des Alligators. (Nach Abelsdorff.)
18. Area centralis des Pferdes, der Seeschwalbe und der Landschwalbe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht über die Senckenbergische naturforschende Gesellschaft

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 1903_II

Autor(en)/Author(s): Schnaudigel

Artikel/Article: Die Sehorgane der Wirbeltiere. 187-203