3. Leydig: Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müller's Archiv 1860.
4. Perris: Mémoire sur le siège de l'odorat chez les articulés. Ann. d. Sc. nat. III Sér. Zool. T. 14.
5. vom Rath: Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Archiv. f. mikrosk. Anatomie Bd 27, 1886.
6. Sazepin: Über den histologischen Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriopoden. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg VII. Sér. T. 32, Nr. 9, 1884.
7. Vogt-Yung: Lehrbuch der prakt. vergl. Anatomie II, 1889—94.
8. Zograf: Sur les organes céphaliques latéraux des *Glomeris*. Comptes rendus 1899.

Theoretisches über die Bedeutung des Pigmentes für den Sehakt der Wirbellosen, speziell der Protozoen.

Von Dr. R. Halben.
Assistent an der kgl. Univ.-Augenklinik und Privatdozent der Ophthalmologie in Greifswald.

In dem Schlussheft seiner schönen „Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren" (Heft VIII, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 72, 1902) spricht sich R. Hesse sehr entschieden gegen die Bedeutung des Pigmentes für die Lichtperzeption aus (S. 610ff.). und im selben Sinne äußert sich ein um die vergleichende Physiologie der Augen sehr verdienter Forscher, Th. Beer, in seinem Vortrag „Über primitive Sehorgane" (Wiener klin. Wochenschrift 1901, Nr. 11, 12 u. 13). Denselben Standpunkt findet man in mehreren anderen Arbeiten vertreten entgegen der in der älteren zoologischen Literatur verbreiteten, allerdings vielfach sehr mangelhaft begründeten, Anschauung, nach der jede pigmentierte Stelle zur Lichtempfindung besonders geeignet sein sollte.

Hesse stimmt Hensen zu (Über d. Bau des Schneckenauges und über die Entwickelung der Augenteile in der Tierreihe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II, p. 399—429), der die Wirkungen des Pigmentes auf zwei einschränkt, nämlich 1. Absorption überschüssigen, durch die Retina hindurchgegangenen Lichtes und 2. Abhalten des äußeren Lichtes.

Es ist nun nicht zweifelhaft, dass Sehen auch ohne Pigment möglich ist. Eine Zelle, welche eben vermöge von Einrichtungen, die sich unserer analytischen Kenntnis noch entziehen, die Eigenschaft hat, Ätherschwingungen in Nervenreiz, oder noch allgemeiner ausgedrückt, in Lebensvorgänge umzusetzen, muss natürlich auch ohne Pigment auf solche Ätherschwingungen geeigneter Wellenlänge und ausreichender Energie reagieren. Pigment ist also durchaus keine conditio sine qua non.

Denkt man sich aber eine Zelle, welche die besprochene Fähigkeit, durch Ätherwellen erregt zu werden, wohl besitzt, in der aber

diese Fähigkeit nur so schwach entwickelt ist, dass etwa alle oder die meisten Lichtintensitäten, welche das Tier unter natürlichen Bedingungen treffen, unter dem Reizschwellenwert bleiben, so kann doch zweifellos in der pigmentierten Stelle durch eine Art Lichtkonzentration oder Summation eine Überschreitung dieser Reizschwelle stattfinden. Denn nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie, dessen ausnahmslose Gültigkeit auch für die Lebensvorgänge in der Tierwelt wohl weder von Zoologen noch von Physiologen bestritten ist, kann sich Licht nur unter Einbuße[1]) an Energie in Nervenerregung, in Zellenerregung umsetzen, und zur Überschreitung der Reizschwelle muss das Energiequantum einen gewissen, individuell verschiedenen Minimalwert erreichen. So lange das Licht an der reizbaren Stelle nicht mindestens dieses Minimalquantum Energie einbüßt, findet keine Erregung statt. Das Licht gibt aber an die durchsichtigen Stellen des Tierleibes, durch die es wenig geschwächt passiert, viel weniger Energie als an pigmentierte. In den vollkommen schwarzen Stellen lässt es seine Gesamtenergie, in einer farbigen die Energie all der Wellen, welche in ihr absorbiert werden. Es ist aus diesen Überlegungen wohl verständlich, wie bei sonst gleicher (geringer) Empfindlichkeit eine pigmentierte Zelle (resp. die pigmentierte Stelle ein und derselben Zelle) durch Lichtintensitäten erregt werden kann, welche für die andere pigmentfreie (resp. für alle lichtdurchlässigen Teile derselben Zelle) unter der Energieschwelle bleiben.

Liegt also das Pigment in lichtreizbarer Substanz, so wirkt es als Lichthäufer. Ob das Licht dabei in dem Pigment erst in Wärme umgewandelt wird und dann durch diese zellerregend wirkt — und implizite begegnet man der Ansicht, als müsste daran die Bedeutung des Pigmentes für den Sehakt scheitern — oder direkt als Licht zellerregend wirkt, ist dabei ganz gleichgültig. Auf welchem Wege, vermittelst welcher Energieumsetzungen im Sinnesorgan aus Ätherschwingung Nervenreiz resp. Zellreiz wird, wissen wir doch auch beim Menschen nicht. Wenn sich herausstellte, dass beim Menschen in den perzipierenden Elementen erst eine Umsetzung aus Licht in Wärme oder Elektrizität oder in chemische Kräfte stattfinden müsste, so wäre nach der angedeuteten Ansicht die menschliche Retina kein Lichtperzeptionsorgan, sondern ein Thermo-, Elektro- oder Chemorezeptor. Aus solch absurden Konsequenzen wird die Fehlerhaftigkeit der Deduktion sofort evident. Für die Klassifizierung eines Sinnesorgans, das Aufschlüsse

1) Diese Einbuße kann wohl unter Umständen eine äußerst geringe sein, dann nämlich, wenn der Energiestrom im Nerven von in den Endapparaten schon aufgespeicherter potentieller Energie geliefert wird, auf deren Aktivierung das Licht nur auslösend wirkt. Ohne jeglichen Energieverlust des Lichtes ist aber selbst dieses Auslösungswerk nicht denkbar.

über die Außenwelt geben soll, muss natürlich in erster Linie die Natur der Kräfte der Außenwelt, welche das betreffende Sinnesorgan wahrnehmen soll, maßgebend sein. Die Methode der Analyse von Qualität und Quantität dieser Kräfte darf erst sekundäre Bedeutung haben. Ein Apparat, mit dem wir den Zuckergehalt einer Zuckerlösung bestimmen, bleibt ein Sacharimeter, gleichgültig, nach welchem Prinzip es arbeitet, ob es uns aus dem Geschmack, dem Reduktionsvermögen, aus dem spezifischen Gewicht, dem Brechungsindex, dem Drehungsvermögen oder der Gefrierpunktslage, Aufschluss über den Prozentgehalt an Zucker geben würde.

Der Einwand gegen die Bedeutung des Pigmentes ist also hinfällig. Er ist — bei richtiger physikalischer Begründung — auf eine irrige Auffassung von dem Kriterium eines spezifischen Sinnesorganes zurückzuführen.

Vielfach — ja fast in den meisten Fällen — erscheint er aber verquickt mit unrichtigen physikalischen Vorstellungen. Man begegnet da immer wieder einer Konfusion des Begriffes der Wärme mit dem der sogen. Wärmestrahlen. Für ein Sehorgan soll das Licht auch nach Abzug seiner „Wärmestrahlen" allein ausreichender Reiz sein; diesen Abzug glaubt man z. B. durch Filtration des Lichtes durch eingeschaltete Alaunschichten zu bewirken, welche die ultraroten Strahlen absorbieren. Man glaubt dann mit „reinem", „wärmefreiem" Licht zu experimentieren. Umgekehrt würde nach dieser Auffassung ein Sinneswerkzeug, das nur durch die sogen. Wärmestrahlen (Ultrarot) gereizt würde, kein Sehorgan, sondern ein Wärmesinnesorgan sein. Das ist natürlich unrichtig.

Zu vergleichend-physiologischen Untersuchungen kann man Licht — wenn man das Wort schon beibehalten will — natürlich nicht definieren als etwas, was dem Menschen Empfindungen von Helligkeit oder Farbe gibt, da man nicht weiß, ob die niederen Tiere derartige Empfindungen haben, sondern man muss sich objektiv an die physikalische Definition des Lichtes halten[1]).

---

1) Vorhanden sind Ätherschwingungen, „Licht" wird daraus erst in unseren nervösen Apparaten. Es ist natürlich statthaft, dem Sprachgebrauch entsprechend und der Kürze wegen „Licht" für das objektiv in der Außenwelt Vorhandene, die Ätherschwingungen, zu setzen. Man muss sich nur bewusst bleiben, dass diese Begriffsvertretung streng genommen als eine pars pro toto aufzufassen ist und dass man bei zoologisch-physiologischen Untersuchungen solange das totum in Rechnung ziehen, d. h. Licht in weitestem Sinne als alle von der Sonne ausgestrahlte Energie, also mit Einschluss des ganzen Ultrarot und des ganzen Ultraviolett, verstehen muss, als man nicht für die betreffende Spezies den Nachweis erbracht hat, dass sie gerade nur einen bestimmten Abschnitt des Spektrums als „Licht" empfindet (resp. dass ihre Sehorgane nur durch einen bestimmten Abschnitt erregt werden). Dann kann man für dieses Tier das Wort „Licht" in physiologischem Sinn brauchen.

Es zieht sich durch die ganze zoologische Literatur und merkwürdigerweise auch noch durch neuere vergleichend-physiologische Arbeiten der grundlegende

Darnach besteht aber kein Wesensunterschied zwischen Licht- und Wärmestrahlen (oder, wie man noch weniger exakt sagt: strahlender Wärme). Da wir doch nicht erwarten können, dass das physiologische Spektrum des Menschen sich mit denen aller Tiere

Irrtum, als ob Licht und Wärmestrahlung, Lichtstrahlen und chemische Strahlen etwas Wesensungleiches wären, etwas das man trennen könnte und dessen Wirkungen getrennt studierbar wären. Alles, was unter obigen Namen verstanden wird, stellt die gleiche Energieform, nur durch die Wellenlänge unterschieden, dar. Es ist natürlich, dass die Strahlen der Wellenlängen des sichtbaren Spektrums auch in der wissenschaftlichen physikalischen Literatur „Licht" heißen, aber es ist reiner Zufall, dass die ultraroten Strahlen den Namen Wärmestrahlen, die ultravioletten den Namen Chemischwirksame erhalten haben. Nur weil zufällig die ultraroten zuerst aus ihren Wärmewirkungen, die ultravioletten aus ihren chemischen Wirkungen erkannt sind, ist das geschehen. Alle Strahlen sind in jenem Sinne „Wärmestrahlen", die „Licht"strahlen und die ultravioletten so gut wie die ultraroten. Wo sie absorbiert werden, liefern sie Wärme; d. h. Ätherschwingungsenergie setzt sich um in ungeordnete Molekularbewegung, die durch Temperaturerhöhung kenntlich ist. Die „Wärmestrahlen" sind also nicht etwa warm, sondern sie liefern Wärme, wo sie absorbiert werden. Das tun die sichtbaren Strahlen aber ebensogut, je nach der Menge ihrer absoluten Energie. Die sogen. „Wärmestrahlen" liefern im Sonnenlicht nicht einmal etwa besonders reichlich Wärme. Sondern das Maximum der Wärmewirkung, mithin das Maximum der Energie, liegt im Sonnenlicht im Gelb, gerade in der Gegend, wo auch unser helladaptiertes Auge sein Empfindlichkeitsmaximum hat. Nach Lummer, Die Ziele der Leuchttechnik. München und Berlin 1903).

In Lichtquellen von niedrigerer Temperatur als die Sonne wandert allerdings das Energiemaximum immer weiter ins Bereich der langwelligen Strahlen, um etwas unterhalb der Bogenlampentemperatur (ca. 4200°; also in den meisten künstlichen Temperatur-Lichtquellen) ins ultrarote Bereich zu rücken, während es umgekehrt in Lichtquellen von Über-Sonnentemperatur (ca. 6000°), in den Spektren einiger Fixsterne (Baron A. Harkányi, Über die Temperaturbestimmung der Fixsterne auf spektralbiologischem Wege. Astronom. Nachrichten Nr. 3770, Bd. 158, Febr. 1902, zit. nach Lummer l c.) mehr zum Violett wandert. Für zoologisch-physiologische Untersuchungen kommt aber natürlich nur die Sonne als Lichtquelle in Frage (wenigstens bei Tagtieren).

Mit dem gleichen Recht wie man alle Sonnenstrahlen als Wärmestrahlen bezeichnen könnte, kann man auch alle chemisch wirksam nennen. Hat man doch selbst ultrarotes Licht photographisch aufgenommen. Man mag also noch so viel Alaunschichten in den Weg eines Lichtbündels setzen, um die „Wärmestrahlen" abzufangen, das zurückbleibende „reine Licht" ist nie ohne Wärmewirkung. Seine ganze Energie setzt sich in Wärme um, überall wo es absorbiert wird. Eine reinliche Trennung von „Licht" und „Wärme" unserer Sonnenstrahlen ist absolut unmöglich.

Nehmen wir homogenes Licht, sagen wir der D-Linie, so können wir seinem „Licht" keinen Bruchteil nehmen, ohne es um den gleichen Bruchteil in seiner Wärmewirkung zu schwächen. Genau gesprochen, dürfen wir nur sagen, wir machen einen Abzug von seiner Gesamtenergiemenge; diesen Abzug empfindet unser Auge als Lichtverminderung, die Thermosäule als Wärmeabzug. Eine große Zahl in Neapel und anderswo angestellter vergleichend-physiologischer Experimente basiert somit auf durchaus irrigen Voraussetzungen. Die Verbreitung dieser Ungenauigkeiten bei Zoologen und Medizinern möge mich dem Physiker gegenüber rechtfertigen, der sich wundern möchte, dass jemand derartige Selbstverständlichkeiten so ausführlich darzulegen für nötig erachtet.

deckt oder sie auch nur umfasst, so müssen wir als Licht bei Betrachtung seiner Bedeutung als Reiz für die organische Tierwelt unserer Erde all das und nur das auffassen, was unsere Sonne aussendet, also die sogen. Wärmestrahlen so gut wie alle anderen. Ein Sehorgan ist dann ein solches, welches besonders eingerichtet ist, gerade diese Ätherwellen zu perzipieren, während es der Einwirkung anderer Reize keinen Prädilektionsangriffspunkt bietet. Ein in der Haut gelegener Thermorezeptor, der zur Perzeption der Wärme seiner Umgebung eingerichtet ist, wird deshalb noch lange kein Sehorgan, weil er auch die durch direkte Sonnenbestrahlung in ihm und seiner Umgebung erzeugte Wärme perzipiert. Er ist eben weniger spezifiziert, zur Perzeption jeglicher Art Wärme geeignet, sei sie schon von außen als Wärme zugeleitet, oder mag sie erst in ihm oder seiner Nachbarschaft durch Umsatz aus anderen Energieformen, Sonnenlicht, mechanischer Arbeit (Reibung, Druck, Stoß), oder chemischen Kräften entstehen. Wird dann ein solcher durchsichtiger Thermorezeptor in einem durchsichtigen Tier pigmentiert, so wird er dadurch schon Sehorgan, denn er wird für die Perzeption von Ätherwellen gegenüber den unpigmentierten vervollkommnet, während er den anderen Energieformen gegenüber unverändert bleibt. Je mehr er in der weiteren Entwickelung den Einwirkungen dieser anderen Energieformen ganz entzogen wird, um so ausgesprochener wird dadurch sein Charakter als Sehorgan. Eine ganz scharfe Abgrenzung zwischen Photorezeptor und Thermorezeptor wird nicht immer möglich sein. Aber über die Prinzipien einer Scheidung müsste man sich klar werden können. Keinesfalls kann die Wellenlänge der das Tier treffenden Ätherschwingungen für die Differentialdefinition entscheidend sein. Die lichtverstärkende oder sensibilisierende Bedeutung des Pigmentes wird überall da eine Rolle spielen, wo das Pigment fein verteilt in lichtempfindlichem (wenn auch ohne das Pigment durch vorkommende Lichtstärken untererregbar lichtempfindlichem) Protoplasma liegt. Ich erinnere an aus der wissenschaftlichen Photographie Bekanntes, wonach bei der chemischen Wirkung des Lichtes nicht nur die Absorption in der lichtempfindlichen Substanz selbst, sondern auch das Absorptionsvermögen beigemengter Stoffe eine wichtige Rolle spielt (H. W. Vogel und J. M. Eder)[1]).

Viele Pigmente sensibilisieren Brom-, Jod- und Chlorsilber für die Spektralfarben, welche sie absorbieren. Darauf gründet sich die technische Möglichkeit, jetzt die photographische Platte für

1) H. W. Vogel, Über optische Sensibilisatoren. Poggendorf's Annalen, 153, S. 218. J. M. Eder, Ausführliches Handbuch der Photographie. 2. Aufl., Bd. I. Beide zitiert nach Grunert, Über angeborene totale Farbenblindheit. Graefe's Archiv f. Ophthalmologie, 56. Bd., Leipzig 1903.

gelbes und rotes Licht, das früher als photographisch unwirksam galt, empfänglich zu machen.

Aber selbst für Fälle, wo das Pigment als grober Klumpen wie eine leblose Masse in der Protozoenzelle oder im durchsichtigen Metazoenleib liegt, ist ihm seine Bedeutung als „Sehorgan", als zum Licht orientierender Körper, theoretisch zu retten. Er kann da als Schattengeber funktionieren. Trifft paralleles Licht auf einen beispielsweise kugeligen Pigmentklumpen in einem durchsichtigen Tier, so wird das Tier in dem jenseits des Pigmentklumpens befindlichen Leibesabschnitt von einem Schattenzylinder vom Umfang eines größten Kugelkreises durchsetzt. Es kann nun sehr wohl der Zelle das Bestreben innewohnen, sich zu diesem Schattenzylinder in eine bestimmte Orientierung zu setzen, also z. B. so, dass der Schatten gerade mit der Hauptleibesaxe zusammenfällt, das Tier also sein „Auge" gerade dem Lichte zuwendet, oder aber es sich dem Schatten ganz zu entziehen sucht, also das „Auge" gerade abwendet. Ob derartige Einrichtungen bei wirbellosen Tieren vorkommen, ist mir nicht bekannt.

Diese kurzen theoretischen Betrachtungen sollen der Bedeutung des Pigmentes in dem von Hensen[1]) (l. c.) festgelegten Sinne keinen Abbruch tun, sie sollen nur hindern, dass die Frage nach der Rolle des Pigmentes in der eigentlichen Lichtperzeption auf Grund der theoretischen Ausführungen der neueren Arbeiten schon negativ entschieden wird. Eine Entscheidung in negativem Sinne kann da nur die experimentelle Forschung bringen, der diese Dinge doch wohl nicht ganz unzugänglich sein werden. Bloße theoretische Spekulation macht es im Gegenteil nur wahrscheinlich, dass das Pigment bei geeigneter Verteilung als Lichthäufer, als Energiesammler funktioniert.

---

1) Es scheint mir übrigens nicht ganz gerechtfertigt, wenn Hesse l. c. bei der allgemeinen Frage nach der Bedeutung des Pigmentes für das Sehen im Tierreich Hensen's Autorität (l. c.) ins Feld führt, da Hensen an jener Stelle nur von Augen spricht (Molluskenaugen), die grobmorphologisch den Wirbeltieraugen ähneln, die er selbst sogar bis ins Detail (*Sklera, Cornea, Chorioidea, Retina* etc.) mit den Wirbeltieraugen vergleicht. Außerdem setzt er sich an jener Stelle durchaus nicht mit der hier entwickelten Anschauung von der energiesammelnden Wirkung des in lichtempfindlicher Substanz gelegenen Pigmentes auseinander, sondern er weist nur die allerdings sehr konfuse Annahme zurück, „es reflektiere das Pigment, je nach Verschiedenheit der Farbe des Lichtes, Wärme" auf die perzipierende Stäbchenschicht.

Ebensowenig hat Helmholtz mit den Worten, die Hesse zitiert, dem Pigment die ihm hier hypothetisch zugewiesene Bedeutung abgesprochen, sondern er sagt nichts, als dass Pigment ohne empfindliche Substanz noch kein Sehorgan ist und dass lichtempfindliche Apparate nicht pigmentiert zu sein brauchen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Halben R.

Artikel/Article: Theoretisches uỳˆber die Bedeutung des Pigmentes fuỳˆr den Sehakt der Wirbellosen, speziell der Protozoen. 283-288