

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXVIII.

15. Juli 1908.

N^o 14.

Inhalt: Franz, Das Pecten, der Fächer, im Auge der Vögel. — Knoblauch, Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der „sinken“ und „tragen“ Muskelfasern. — Brandt, Ein neuer Besuch des Faust- oder Steppenuhulns (*Syrhaptus paradoxus*) in Europa. — Arrhenius, Das Werden der Welten. — Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik.

Das Pecten, der Fächer, im Auge der Vögel.

Von Dr. V. Franz (Helgoland).

Da ich noch gar nicht abzusehen vermag, wann ich genug Mußestunden finden werde, um meine Untersuchungen über das Vogelauge zum Abschluss zu bringen, so will ich im folgenden einiges von den Entdeckungen mitteilen, die vermutlich die interessantesten von allen bleiben werden. Es handelt sich um das Pecten (den Fächer).

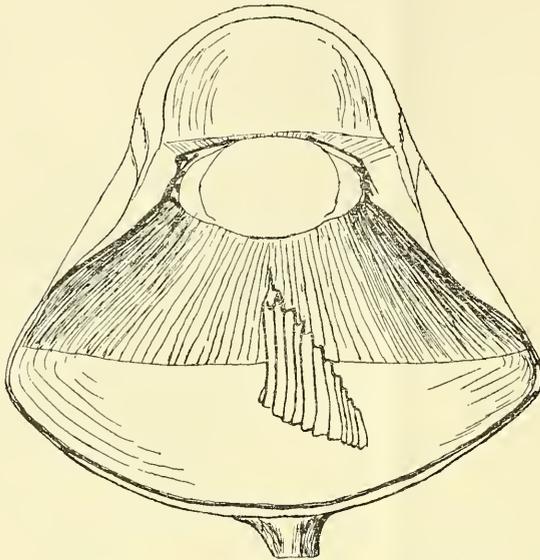
Das Pecten ist bekanntlich ein aus der Schnerveneintrittsstelle frei in den Glaskörperraum hineinragendes, wellblechähnlich gefaltetes Blatt, meist tiefschwarz pigmentiert. Sein Reichthum an Blutgefäßen ist seit langer Zeit bekannt, unschwer kann man, wie z. B. in meiner Fig. 6, den Verlauf der Gefäßstämme mit bloßem Auge verfolgen, und ein Mikrotomschnitt, wie der in Fig. 10 etwas schematisch wiedergegebene, zeigt eine Unmenge von Gefäßen. Sonst aber wissen wir fast so gut wie nichts über den Bau dieses für alle Vogel- und einige Reptilienaugen so außerordentlich charakteristischen Organs.

Was die Funktion des Pecten betrifft, so hat Rabl¹⁾ in seinen Arbeiten über die Linse (1899) eine Hypothese ausgesprochen, die

1) Literaturverzeichnis am Schlusse.

vielfach Anklang findet: dass nämlich das Pecten ein Regulator für den inneren Druck sei. Nicht nur der außerordentliche Gefäßreichtum des Pecten macht diese Vermutung wahrscheinlich, sondern auch der ausgesprochene Parallelismus, der nach Rabl zwischen der

Fig. 1.



Aquila chrysaetus, Auge. $2 \times$ nat. Größe.

Ausbildung des Pecten und dem Akkommodationsvermögen besteht. So sagt Rabl (l. c. S. 114): „Es ist vielleicht nicht ganz zufällig, dass ich ihn (den Fächer) unter den Sauriern gerade bei jenen von ganz besonderer Größe gefunden habe, bei welchen der Ringwulst an der Linse am stärksten entwickelt ist: bei Scheltopusik und Chamäleon.“ Den Ringwulst der Linse hält nämlich Rabl für ein Akkommodationsorgan. Weiterhin erwähnt Rabl,

Fig. 2.

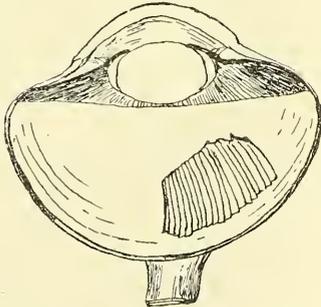


Fig. 2. *Pavo cristatus*, Auge.
 $2 \times$ nat. Größe.

Fig. 3.

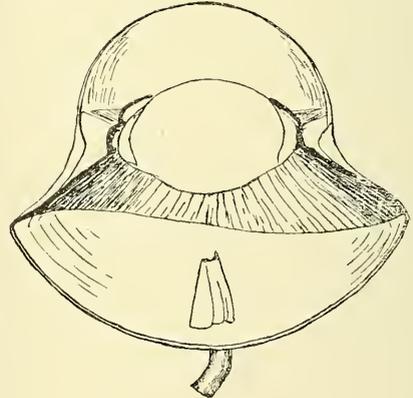


Fig. 3. *Podargus australis*, Auge.
 $2 \times$ nat. Größe.

dass bei den bekanntlich stark akkommodierenden Vögeln einerseits der Ringwulst, andererseits das Pecten ganz allgemein besonders hochgradig ausgebildet sind, und er fügt den Satz an: „Es wäre von Interesse, zu untersuchen, ob und welche Beziehungen zwischen

der Ausbildung dieses Fächers und der Entwicklung des Ringwulstes bestehen.“

Ein Parallelismus zwischen Ringwulst- und Pectenbildung scheint mir nun tatsächlich zu bestehen. Er wird schon einigermaßen verdeutlicht durch die Figuren 1—3²⁾. Im Adlerauge (Fig. 1) erscheint das Pecten (trotz der perspektivischen Verkürzung) mächtig, ebenso der Ringwulst der Linse. Ähnlich ist es im Auge des Pfau (Fig. 2). Dagegen ist im Auge des australischen Eulenschwalm, *Podargus australis* (Fig. 3), das Pecten winzig und auch der Ringwulst der Linse relativ dünn.

Rabl's Ansicht über die Funktion des Ringwulstes dürfte nun im wesentlichen richtig sein, wie überhaupt seine Vorstellung über die Akkommodation des Vogel Auges³⁾. Nicht nur durch den Nachweis eines Parallelismus zwischen der Entwicklung des Ringwulstes und der Fluggeschwindigkeit bei Vögeln wird die Annahme, dass der Ringwulst ein Akkommodationsorgan sei, wahrscheinlich, sondern auf Grund feineren Details im Bau des Ringwulstes kam Rabl zu der sehr einleuchtenden Vorstellung, dass die Cilienfortsätze auf den Ringwulst einen Druck ausüben und die Linse dadurch bei der Akkommodation komprimieren (Rabl, 1898). Diese Meinung Rabl's hat sich allerdings bisher nicht Bahn gebrochen, man pflegte vielmehr Beer beizupflichten, welcher (1892) allerdings hatte nachweisen wollen, dass die Akkommodation im Vogelauge durch Entspannung der Linse erfolge, wie man es seit Helmholtz meist auch für das Menschenauge annimmt. Aber ganz so einfach liegen die Verhältnisse keineswegs. Neuerdings (1906) ist v. Pflugk in einer sehr ansprechenden Arbeit lebhaft für die entgegengesetzte Ansicht eingetreten, wie er überhaupt für Säugetiere und Vögel nicht der Helmholtz'schen, sondern der Schoen'schen Akkommodationstheorie huldigt. Die drei Autoren: Rabl, Beer und v. Pflugk stehen also alle miteinander in Widerspruch. Aber weder Beer noch v. Pflugk sind den Rabl'schen Darlegungen so weit nachgegangen, dass sie etwas zu deren Widerlegung beigesteuert hätten. Sollte also v. Pflugk gegenüber Beer im Recht sein, was nicht unwahrscheinlich ist, so wäre es immer noch sehr möglich, dass auch Rabl's Vorstellungen zutreffen, und die morphologisch-histologischen Befunde Rabl's erachte ich als nicht zu unterschätzende Momente zugunsten seiner Hypothese, dass der Ringwulst die Bedeutung eines Akkommodationsorgans habe. So verdienen also auch die weiteren Rabl'schen Schlussfolgerungen ein nicht geringes

2) Inwieweit diese Figuren Kunstprodukte zur Abbildung bringen, ist von mir an anderer Stelle genau gesagt worden (1907); v. Pflugk ist es zum ersten Male gelungen, das Vogelauge besser zu fixieren.

3) Ich spreche hier nur von der Linsenakkommodation. Außerdem hat bekanntlich das Vogelauge eine Hornhautakkommodation.

Vertrauen, und ich halte es tatsächlich für sehr möglich, dass das Pecten ein Organ ist, welches mit seinen leicht kompressiblen Blutgefäßen die beim Akkommodieren entstehenden intraokularen Druckschwankungen abdämpft⁴⁾. Damit ist aber die Funktion des Pecten noch lange nicht erschöpft.

Eine ganz andere Reihe von Tatsachen führte mich dazu, den Beziehungen zwischen Pecten und Sehnerv weiter nachzugehen. Mich leitete der Gedanke, dass das Pecten den intraokularen Druckschwankungen gegenüber vielleicht nicht nur eine regulatorische, sondern auch eine **sensorische** Funktion verrichten könne, was mir durch mancherlei Gründe nahegelegt wurde.

Den physikalischen Vorgang dieser Druckschwankungen stelle ich mir folgendermaßen vor: Es ist erwiesen, dass sich bei der Akkommodation die Krümmung der hinteren Linsenfläche und bei Vögeln auch der Ort des hinteren Linsenpols verändert (v. Pflugk). Sowie diese Bewegungen vor sich gehen, müssen Druckänderungen im Glaskörper vor sich gehen, die sich von der Linse aus ein Stück weit (je nach ihrer Stärke) in das Innere des Glaskörpers hinein fortsetzen. Es ist mir aber bei der geringen Kompressibilität aller Flüssigkeiten nicht wahrscheinlich, dass sich die Druckschwankungen nur nach Art einer Schallwelle fortpflanzen. Denn die Lageveränderungen des hinteren Linsenkontours erreichen weit größere als molekuläre Dimensionen. Daher werden sich die Druckschwankungen fast momentan in geringen Verschiebungen innerhalb des Glaskörpers auslösen. Ich spreche von Verschiebungen und nicht von Strömungen, da der Glaskörper keine bloße Flüssigkeit ist, sondern ein mit Flüssigkeit getränktes, schwammähnliches, aus ungemein feinen Fäden bestehendes Gerüst. Ich möchte von hydrodynamischen Druckschwankungen sprechen, im Gegensatz zu Schwankungen des hydrostatischen Druckes. Ein hydrodynamischer Druck ist ein solcher, der durch strömende Flüssigkeit oder in unserem Falle durch die sich verschiebenden Glaskörperpartien hervorgerufen wird.

Solche hydrodynamische Druckschwankungen müssen es also sein, die das Pecten empfindet.

Die sensorische Funktion des Pecten schien mir von vornherein aus folgenden Gründen wahrscheinlich:

Sinnesorgane bergen stets ektodermale Bestandteile, nämlich meist Sinneszellen und stets Nervenfasern. Nun wissen wir neuer-

4) Leuckart's Annahme von der ernährenden Funktion des Pecten ist bis jetzt so wenig bewiesen wie widerlegt. Schleich's Auffassung (nach Rabl [1889] zitiert), das Pecten solle das monokulare und das binokulare Gesichtsfeld gegeneinander abgrenzen, erklärt wohl kaum etwas, sondern beschreibt nur den Tatbestand. Auf die Ansichten noch älterer Autoren brauche ich wohl hier nicht einzugehen.

dings, dass der Retina viel mehr entwicklungsmechanische Potenzen zukommen, als man ehemals annahm und je vermutet hätte. Die Retina kann die Linse regenerieren. Von den ektodermalen Zellen der Retina stammt regelmäßig die Irismuskulatur, der Muskel der Campanula im Fischeuge, ferner (ganz oder zum Teil) die Zonula zinnii und der Glaskörper. Von der einschlägigen Literatur habe ich einiges in einer früheren Arbeit (1905) zusammengestellt, in welcher ich auch einige Beiträge zu diesen Fragen liefern konnte. Sollte es unmöglich sein, dass auch dem Pecten ektodermale Bestandteile eigen sind?

Dieser Gedanke ging mir häufig durch den Kopf. Er wurde mir auch durch den recht bemerkenswerten Umstand wahrscheinlicher, dass der Glaskörper, der ja selbst retinalen Ursprungs ist⁵⁾, sich nie glatt vom Pecten ablösen lässt; sondern er hängt stets am obersten First des Pecten⁶⁾ fest.

Sodann ist der nahen räumlichen Beziehungen zwischen Sehnerv und Pecten zu gedenken.

Es besteht ferner nicht nur ein Parallelismus zwischen dem Ausbildungsgrade von Ringwulst und Pecten, sondern in gleichem Sinne variiert bei den verschiedenen Vogelarten die Hornhautdicke und die Dicke des Sehnerven (vgl. Fig. 1—3).

Das Verhalten der Hornhaut lässt sich verstehen, da sie im Vogelauge gleich der Linse bei der Akkommodation wirksam ist. Das Verhalten des Sehnerven ist nicht so leicht verständlich. Sollte es nur dadurch zu erklären sein, dass besser akkommodierende Augen auch eine feiner organisierte und stärker innervierte Retina besitzen? Der Sehnerv ist im Pfauauge (Fig. 2) verhältnismäßig noch dicker als im Adlerauge (Fig. 1). Der Adler wird wohl schärfer sehen als der Pfau, aber der Pfau hat ein größeres Pecten. Bei *Podargus* hingegen (Fig. 3) ist das Pecten nicht nur winzig, es macht überhaupt einen beinah rudimentären Eindruck, da es gar nicht gefaltet ist und nur ein paar kniffähnliche Biegungen zeigt, und bei diesem Vogel fand ich auch den dünnsten Sehnerven von allen bisher untersuchten (ca. 20 Arten). So scheint zwischen Sehnerv und Pecten eine noch unmittelbarere Beziehung zu bestehen als zwischen Linsenringwulst und Pecten.

Weiter spricht für die Vermutung, dass das Pecten ein Sinnesorgan sei, der Bau des Pecten. Derselbe ist höchst variabel, und zwar in dem Maße, dass er für jede Spezies durchaus charakteristisch ist, obwohl er auch innerhalb der Spezies individuellen

5) Cirincione's Darstellung der Glaskörperfrage halte ich nicht für so klar und einleuchtend wie die Arbeiten von v. Koelliker, v. Szily und Wolfrum, welche den ektodermalen Ursprung des Glaskörpers fortschreitend mit immer größerer Gewissheit erweisen.

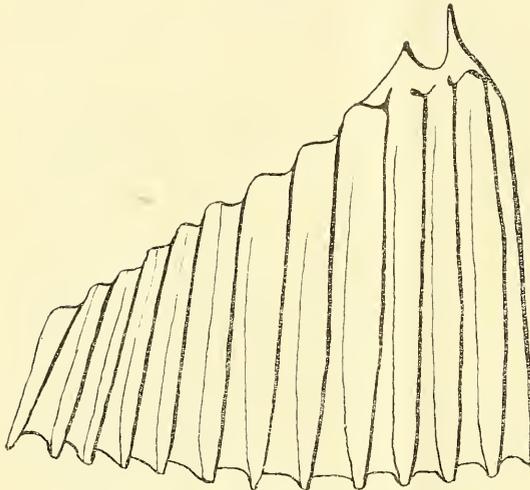
6) „Kamm des Pecten“ zu sagen, wäre eine Tautologie.

Variationen unterliegt. Ein paar besonders markante Beispiele stellen die Figuren 4—9 dar.

Allen gemeinsam ist, dass die aufstrebenden Falten oben etwas gegeneinander konvergieren. (Wo es nicht so scheint und wo z. B. die Falten etwas gekrümmt sind, wie in Fig. 6, beruht dies auf postmortalen Deformationen.) Jede Falte strebt nämlich der hinteren Linsenfläche zu!

Ferner sind niemals alle Falten gleich hoch, sondern sie sind abgestuft wie Orgelpfeifen. Dadurch werden, wenn das Pecten ein Drucksinnesorgan ist, stärkere Druckschwankungen von anderen Teilen empfunden als schwächere, da die stärkeren sich auch bis zu den kürzeren Falten fortpflanzen werden. Stärkere Reize werden

Fig. 4.



Aquila chrysaetus; Pecten. 6 × nat. Größe.

also nicht nur an sich stärker wirken als schwächere, sondern außerdem eine größere Zahl von perzipierenden Elementen treffen.

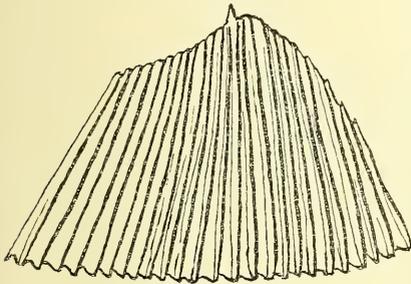
Noch niemand hat ferner die kleinen Spitzchen gesehen, die sich auf fast jedem Pecten finden. Dass sie wegen der tiefschwarzen Färbung sehr schwer zu erkennen sind, weiß keiner besser als ich selbst. Ich habe in meiner früheren Zeichnung vom Steinkauzauge (1907) lange

Zeit ein solches Spitzchen stehen gehabt, glaubte es aber nach wiederholter Prüfung des Präparats fortradieren zu müssen. Jetzt habe ich es aber mit aller Bestimmtheit gesehen. Im Adlerauge hat das Pecten sogar zwei solche Spitzchen (Fig. 4), die auf den höchsten Falten stehen. Ähnlich ist es bei dem (hier nicht abgebildeten) Pecten des Seeadlers (*Haliaeetus albicilla*). Ein Spitzchen finde ich bei *Corvus corone* (Nebelkrähe, Fig. 5, ähnlich beim Raben, *Corvus corax*), auch bei *Pavo cristatus* (Fig. 6). Bei *Pavo* sieht man auch noch scharfe, schneideähnliche Aufsätze und undeutliche Spitzchen. Ein undeutliches Spitzchen ist beim Flamingo (Fig. 7) vorhanden. Ich will hier nicht auf alle Verschiedenheiten eingehen, die ich fand. Die prägnantesten Beispiele sind erwähnt, wenn wir noch zwei hinzunehmen: *Podargus australis* mit seinem winzigen, aber mit zwei feinen Spitzchen besetzten Pecten

(Fig. 8), und das ganz eigentümlich gestaltete Pecten vom Uhu (*Bubo maximus*, Fig. 9).

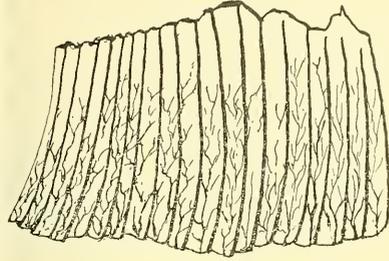
All die kleinen, gegen die Linse gerichteten Spitzchen werden jedem Zoologen den Eindruck von sensorischen Organen hervorrufen. Sieht man nun noch, wie beim Uhu das Spitzchen lang fingerförmig ausgezogen ist und in ein kleines Knöpfchen endigt

Fig. 5.



Corvus corone, Pecten.
6 × nat. Größe.

Fig. 6.



Pavo cristatus, Pecten.
6 × nat. Größe.
Blutgefäße eingezeichnet.

Fig. 7.

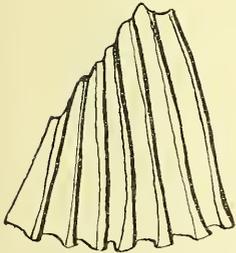


Fig. 7. *Phoenicopterus roseus*, Pecten.
6 × nat. Größe.

Fig. 8.

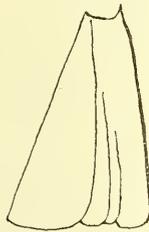


Fig. 8. *Podargus australis*, Pecten.
6 × nat. Größe.

Fig. 9.

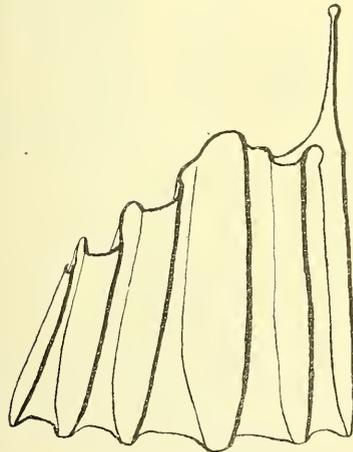


Fig. 9. *Bubo maximus*, Pecten.
6 × nat. Größe.

(Fig. 9), so ist an der sensorischen Funktion des Pecten wohl kaum mehr ein Zweifel.

Alles spricht vielmehr schon mit großer Wahrscheinlichkeit dafür, dass das Pecten ein Sinnesorgan ist, befähigt, die bei der Akkommodation entstehenden Druckschwankungen zu empfinden.

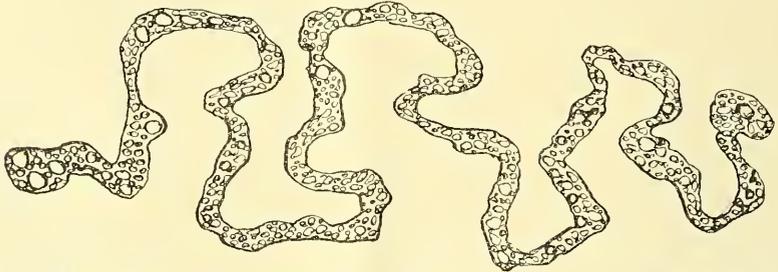
Den Beweis erbringt aber erst die histologische Untersuchung.

Ich fragte mich, warum denn gerade immer Spitzchen ausgebildet seien, während doch zum Empfangen von hydrodynamischen Druckschwankungen ein platten- oder tellerähnliches Gebilde viel

geeigneter schiene? Der erste Mikrotomschnitt, den ich durch das (erste) Spitzchen von *Aquila* legte, gab die überraschende Antwort:

Das Spitzchen ist an seinen Seiten dicht mit Sinneshaaren besetzt. Man kann dieselben deutlich in Fig. 11 sehen. Man sieht auch viele feinste Fasern im Innern des Spitzchens, und manchmal kann man den Übergang einer Faser in ein Sinneshaar verfolgen. Offenbar sind die Fasern Neurofibrillen. Sie liegen in anscheinend etwas gröbere Gewebsbestandteile eingebettet, und die ganze Faserung des Gewebes verrät, dass die feinen Fasern zu den Sinneshaaren hin verlaufen. Der Faserverlauf geht nämlich vom Innern aus strahlenförmig nach allen Seiten und trifft steil, häufig sogar senkrecht auf die Oberfläche, so dass die Sinneshaare ihn gleichsam nach außen fortsetzen. Auch die massenhaften schwarzen Pigmentkörnchen schließen sich im ganzen unverkennbar diesem Faserverlauf an. (Der blasse Ton (*g*), welcher die Fig. 11 sowie manche der folgenden umgibt, deutet den festhaftenden Glaskörper an.)

Fig. 10.



Bubo maximus, Pecten. Querschnitt, etwas schematisiert. ca. 15–20 \times nat. Größe.

Die quer zum Pectenstapfen stehenden Sinneshaare werden offenbar höchst geeignet sein, um Druckschwankungen zu empfinden, die von der Linse herkommend, sich parallel der Längsrichtung des Spitzchens fortpflanzen.

Auch im Pecten des Uhu findet man, wie die Fig. 12 bei sehr starker Vergrößerung zeigt, Sinneshaare am Schaft des fingerähnlichen, knöpfchentragenden Spitzchens. Aber in viel größerer Zahl sah ich beim Uhu eine andere Art von Reizperzeptoren: winzig kleine Kölbchen. Solche sind z. B. in Fig. 13 u. 14 dargestellt (*k*). Sie besetzen im ganzen First des Pecten die Oberfläche, und zwar nicht nur die der Linse zugewandten, sondern auch die abgewandten Partien, z. B. Fig. 15, *k*. (Hierbei ist zu bemerken, dass die Falten sehr häufig ganz oder zum Teil in der Längsrichtung des Pecten oben wie mit einer Brücke überdacht und — ich sprach oben schon von schneideähnlichen Aufsätzen beim Pecten von *Paro* — eine Tatsache, welche zum Verständnis der Fig. 15 beitragen wird.) Sehr oft kann man den Zusammenhang eines Kölbchens mit einer

Nervenfasern deutlich erkennen. An den senkrechten Wänden findet sich dann wieder zwischen vielen Kőlbchen hier und da ein einzelnes Sinneshaar (Fig. 16).

Was weiterhin recht bemerkenswert ist, das sind die Beziehungen solcher Kőlbchen zu den Gefäßen. Die Wandung der

Fig. 11.



Aquila chrysaetus, Längsschnitt durch den obersten Teil des ersten Pectenspitzchens. Winkel, Oc. 1, Obj. 7, Zeichenapp. *G* = Glaskörper, *h* = Sinneshärchen.

Gefäße ist nämlich mit solchen Kőlbchen dicht umstellt, wie aufs deutlichste Fig. 17 u. 18 lehren (*L* = Gefäßlumen, *e* = Endothel, *bx* = Blutzelle).

Ich glaube, aus der Funktion des Pecten als eines Drucksinnesorgans lassen sich alle diese Eigentümlichkeiten leicht verstehen: Sinneshaare nur an den vertikalen Wänden (quer zur Richtung der

Druckwellen), an den horizontalen Wänden aber ausschließlich Kölbchen, und solche Kölbchen auch an den offenbar leicht kompressiblen Gefäßen!

Auch ist es zu verstehen, dass diese Reizperzeptoren sich nur in den oberen Teilen, am und nahe beim First des Pecten finden, während sie weiter unten stets fehlen (Fig. 19). Weiter unten sieht man nämlich keine Kölbchen oder Sinneshaare. Sie nehmen vielmehr nur diejenigen Partien ein, an welchen der Glaskörper festhängt.

Fig. 12.

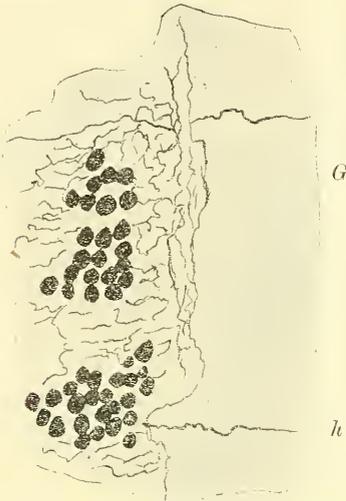


Fig. 12. *Bubo maximus*. Längsschnitt durch die Pecten Spitze.

Fig. 12—21 Winkel, Oc. 1, Obj. hom. Immersion $\frac{1}{14}$. Zeichenapp.

G = Glaskörper, *h* = Sinneshaarechen.

Fig. 13 u. 14. *Bubo maximus*. Längsschnitt durch den First des Pecten.

G = Glaskörper, *k* = Sinneskölbchen.

Fig. 13.

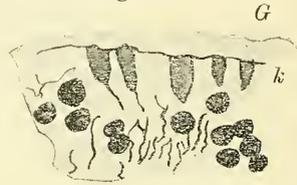


Fig. 14.



Ich glaubte nun anfangs auf Querschnitten durch das Pecten nach Nervenstämmen suchen zu müssen, und diese an solchen Stellen, wie z. B. Fig. 20 bei *x* zu erkennen, wo vielleicht ein parallelfaseriges Gewebe im Querschnitt getroffen ist. Aber dies erwies sich bald als verfehlt; sondern das ganze Pecten ist nervöses Gewebe von einerlei Art, sehr ähnlich dem der Nervenfaserschicht in der Retina, ausgenommen die Blutgefäße.

Zunächst lässt sich nämlich auch bei den stärksten Vergrößerungen und in recht dünnen Schnitten (5μ) bei guter Färbung (Heidenhain'sches oder Delafield'sches Hämatoxylin) nirgends ein Bindegewebe erkennen, sondern nur feine, durcheinander ziehende

Fasern, wie sie auch mit den Sinneselementen in Verbindung treten. Das ganze Gewebe ist außerordentlich arm an Kernen, ja im oberen Teile des Pecten konnte ich solche überhaupt nicht sehen. Auch

Fig. 15.

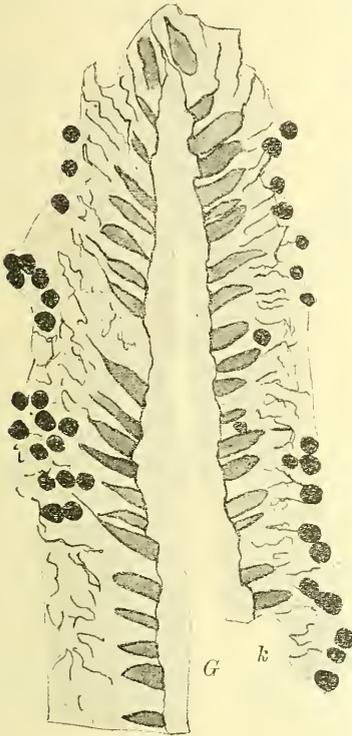


Fig. 16.

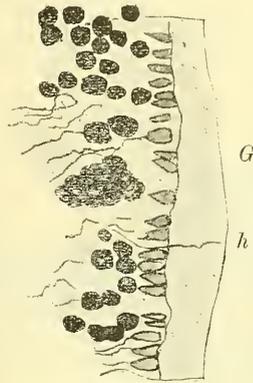


Fig. 16.

Längsschnitt durch das Pecten von *Bubo maximus*.

Fig. 15.

Bubo maximus. Längsschnitt durch die Brücke des Pecten.

Fig. 17.

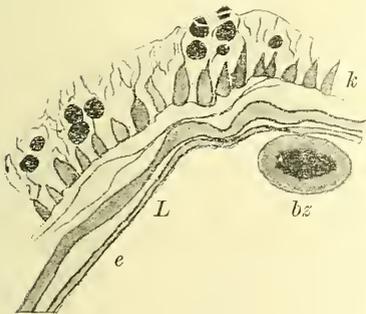


Fig. 18.

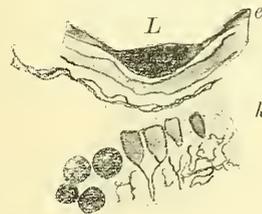


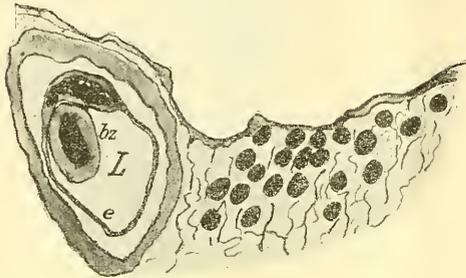
Fig. 17 u. 18. *Bubo maximus*. Schnitt durch das Pecten. L = Gefäßlumen, e = Endothel, bz = Blutzelle.

dies spricht für den nervösen Charakter des Gewebes. Ferner ist das Pigment überall in einzelnen Körnern vorhanden (vgl. die Figuren), welche denen des Retinapigmentes bis auf ihre bedeutendere

Größe ähneln, jedoch sind gar keine Pigmentzellen sichtbar, wie sie in der mesodermalen Chorioidea sehr leicht erkennbar sind.

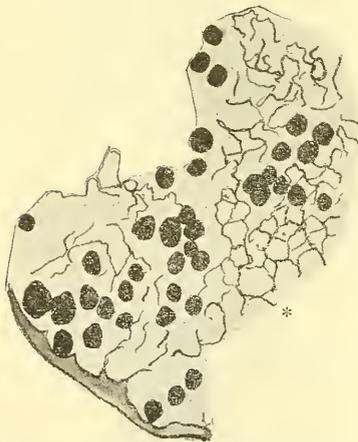
Von großem Interesse müssen nun natürlich Schnitte durch die Wurzel des Pecten im Augengrunde sein, und ein solcher Schnitt ist in beistehender Figur 22 abgebildet. Die Gewebe sind allerdings in Wirklichkeit ungleich viel zarter und feiner, als sie hier dargestellt werden konnten.

Fig. 19.



Bubo maximus. Schnitt durch das Pecten.

Fig. 20.



Bubo maximus. Schnitt durch das Pecten.

Man sieht folgendes: Der Nervus opticus (*no*) tritt mit seinen zahlreichen Fasern von unten her in das Auge ein. Links sieht man noch ein Stück Dura (*d*), Arachnoidea (*a*) und Pia mater (*p*) des Sehnerven, darüber die Sehnervenfaser (*no*) selbst, dann folgt die Sklera (*sc*), die Chorioidea (*ch*), das Pigmentepithel (*p*), die Stäbchen und Zapfen

(*st, z*) und die übrigen Netzhautschichten bis zur Nervenfaserschicht (*nf*). Rechts ist nur der eintretende Sehnerv (Nervus opticus, *no*) zu sehen, der sich übrigens noch sehr weit über die Grenzen des Bildes hinaus erstreckt. Denn es liegt ein Längsschnitt durch das Pecten vor, welcher alle Falten trifft, von welchen aber nur die äußerste dargestellt ist, und der Sehnerv verbreitet sich hier flächenartig, senkrecht zur Sklera, unter die ganze Länge des Pecten.

Sehr auffällig ist besonders, dass in der Nervenfaserschicht der Netzhaut (*nf*) die senkrecht (radial) verlaufenden Fasern überwiegen, während dies sonst die horizontal (tangential) verlaufenden tun. Diese Fasern kommen (was sich bei den meisten verfolgen lässt) direkt aus dem Sehnerven und sammeln sich über die Nervenfaserschicht zu einer eigenen „Pectenfaserschicht“, *pf* in Fig. 22. In der Mitte der Pecten, weiter rechts als die Figur reicht, fehlen sogar die horizontalen Fasern so gut wie gänzlich, ohne dass dadurch die Abgrenzung einer Pectenfaserschicht aufhörte. Es ändert

sich nämlich an dieser Grenze vielfach, wie auch in Fig. 22. die Richtung des Faserverlaufes, und vor allem liegt hier eine Kernzone in der Pectenfaserschicht. Namentlich am untersten Rande liegen in ihr kleine Zellkerne sehr dicht, etwas mehr nach oben nehmen sie sehr rasch an Dichtigkeit ab.

Diese „Pectenfaserschicht“ verdient nun deshalb diesen Namen, weil sie alle ihre Fasern in das aufstrebende Pecten hinein entsendet, wie es aus Fig. 22 ersichtlich ist. Man kann also auch hier an der untersten Wurzel des Pecten, wo das Pigment etwas lockerer ist, aufs deutlichste erkennen, dass das ganze Pecten aus nervösem Gewebe besteht, mit Ausnahme natürlich der Blutgefäße.

Beiläufig bemerke ich — was sich ja fast von selbst versteht —, dass nicht nur die Pectenfaserschicht in nächster Entfernung vom Pecten schon aufhört (in Fig. 22 links ist sie nur noch ganz dünn), sondern dass im übrigen Netzhautbereich auch die Nervenfaserschicht der Retina die gewöhnliche, parallel-faserige Struktur hat.

Die Blutgefäße des Pecten kommen aus dem Sehnerven, in welchem sie, wie mir Sehnervenquerschnitte zeigen, schon keinen einheitlichen Stamm mehr bilden, sondern viele kleine Stämmchen. In Fig. 22 sieht

man kaum Blutgefäße im Sehnerven; das liegt daran, dass sie vor dem Foramen opticum des Auges mehr in die Peripherie des Sehnerven eindringen, während jener Schnitt durch die Mitte geführt ist.

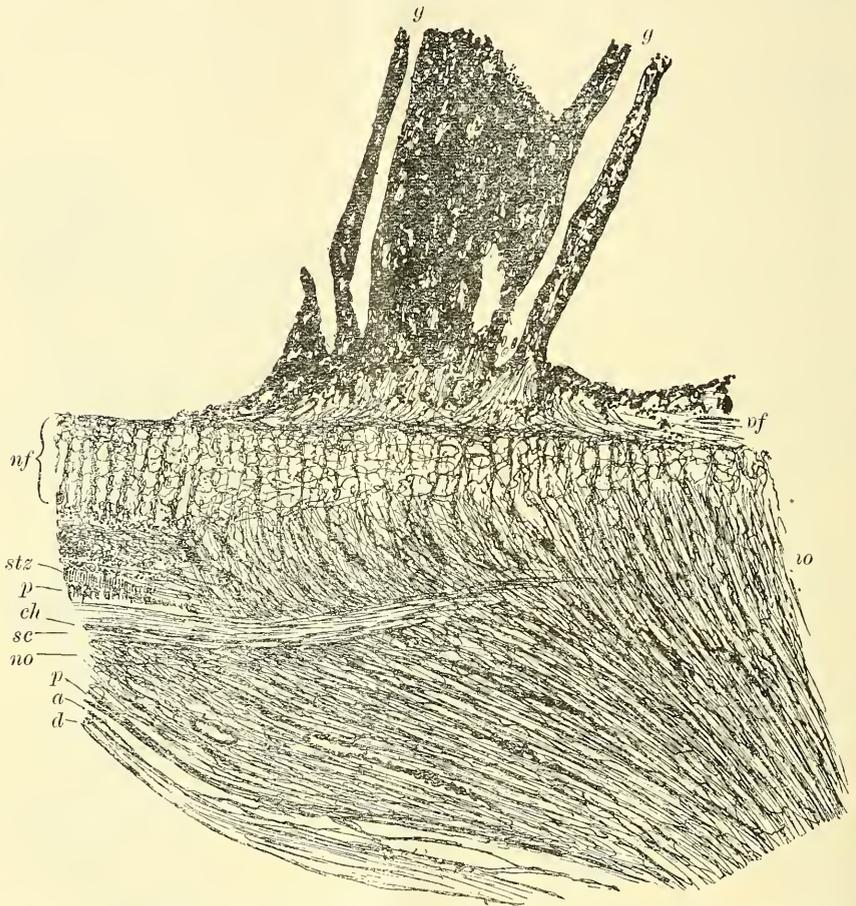
Von Interesse ist die höchst eigenartige Struktur der Gefäßwandungen im Pecten. Man sieht immer, dass das Gefäßlumen *L* von einem gewöhnlichen Endothel begrenzt ist (*e* in Fig. 17, 18, 19, 21). Auf dieses folgt dann ein äußerst dünnes Häutchen, welches zwar manchmal nicht erkennbar ist (da es wohl im Naturzustande nicht so isoliert daliegt), manchmal aber auch verdoppelt erscheint: feinste Membranen; weiter nach außen liegt eine dickere, gelatinöse strukturlose Gefäßhülle. Letztere ist in Fig. 21 breit angeschnitten. Wir haben hier augenscheinlich ganz eigenartige Gefäßhüllen vor uns, die gleichfalls nervösen Ursprungs sind, denn anders könnte man sich ihre besondere Beschaffenheit

Fig. 21.

*Bubo maximus*. Schnitt durch das Pecten.

nicht erklären. Media, Muscularis und Adventitia fehlen stets. Es ist also gar nicht daran zu denken, dass zugleich mit den Gefäßen noch weitere Bindegewebsbestandteile in das Pecten eingedrungen seien.

Fig. 22.



Bubo maximus. Schnitt durch die Wurzel des Pecten, Winkel, Oc. 1, Obj. 7. Zeichenapp. *d* = Dura, *a* = Arachnoidea, *p* = Pia mater, *sc* = Sclera, *ch* = Chorioidea, *p* = Pigmentepithel, *st, z* = Stäbchen und Zapfen, *nf* = Nervenfaserschicht, *no* = Nervus opticus, *pf* = Pectenfaserschicht, *g* = Gefäße.

Es ändert sich auf Grund aller hier aufgeführten Befunde nicht nur unsere physiologische, sondern auch unsere morphologische Auffassung vom Pecten. Man pflegt das Pecten bisher als ein Derivat der Chorioidea und als einen Rest von in die fötale Augenspalte eingedrungenem Mesodermgewebe aufzufassen, ähnlich wie den Processus falciformis der Fische. Das Pecten hat aber mit dem Processus falciformis nichts gemein, ist auch nicht ein Derivat

der Chorioidea, sondern des Sehnerven⁷⁾ und der Arteria ophthalmica. Insoweit es vom Sehnerven stammt, hat es mit der Retina enge Verwandtschaft, ja man kann sagen, es ist mit seinem Blutgefäßreichtum geradezu ein Geschwisterorgan der Säugetierretina, welche ja gleichfalls Gefäße birgt.

Eine höchst interessante, aber für mich noch nicht sicher gelöste Frage ist die, ob die Sinneselemente des Pecten gleich denen der Retina erst sekundär innerviert werden; oder ob diese Sinneselemente die unmittelbaren Endigungen von Nervenfasern sind. Im ersteren Falle wäre das Pecten in erster Linie ein Derivat der Retina und damit in zweiter Linie ein solches des Sehnerven. Im zweiten Falle ist es ein unmittelbares Derivat des Sehnerven, und eigentlich retinale Bestandteile wären ihm nicht eigen.

Hier könnte vielleicht eine embryologische Untersuchung Klarheit schaffen, zu welcher ich z. Zt. leider kein Material habe. Einstweilen scheint mir die letztere Vermutung die zutreffende zu sein, und zwar auf Grund des Verhaltens der Kerne im Pecten. Die Kerne sind im Pecten nur sehr spärlich vorhanden mit Ausnahme der untersten Wurzel, ja in den oberen Teilen fehlen sie, wie schon gesagt, gänzlich. Sie würden also von den zugehörigen Zellkörpern sehr weit entfernt sein. Aber ein sicherer Beweis liegt darin keineswegs, und wir wollen bedenken, dass die (heute bejahte) Frage, ob die äußeren Körner der Retina die Kerne zu den Stäbchen und Zapfen vorstellen, auch nicht an einem Tage entschieden wurde.

Sensible Nervenendigungen ohne ektodermale Sinneszellen sind ja allerdings selten, aber sie sind sicher bekannt, z. B. in den Tastkörperchen (Vater-Pacini'schen Körperchen) oder in den freien Nervenendigungen in Muskeln. Jedenfalls aber liegt hier noch eine ungelöste Frage.

Auch darüber bin ich unsicher, ob die Kölbchen alle von einerlei Art sind oder vielleicht von mehrerlei, wie die Retinaelemente. Die Figuren zeigen nur, was ich deutlich erkennen konnte, ich habe mich bemüht, nichts hineinzusehen. Jedenfalls sind die Kölbchen des Uhu von sehr verschiedener Größe.

Noch ein paar Bemerkungen über die funktionelle Bedeutung einiger Eigentümlichkeiten aller Pectina.

Die wellblechähnliche Faltung, die nur bei dem winzigen Pecten

7) Ich muss die Frage nach dem Nervenzentrum der Pectenfasern unerörtert lassen. Wenn auch das Pecten morphologisch ein Derivat des Sehnerven ist, so sind die Pectenfasern dennoch keine optischen Fasern. Solche kommen vielmehr erst durch die Verbindung mit Lichtperzeption zustande.

von *Podargus australis* fehlt, hat vermutlich dieselbe Bedeutung, wie beim wirklichen Wellblech, welches man zu Bauzwecken benutzt. Sie dient zur Versteifung des ganzen Organs.

Die verschieden hohen Falten sind stets so angeordnet, dass die niedrigsten dem Netzhautzentrum zunächst liegen, die höchsten viel weiter außen, oft zu alleräußerst. Offenbar wird bei diesem Bau des Pecten die Sehfunktion möglichst wenig gestört.

Die Pigmentierung des Pecten dürfte einerseits die Nervenfasern vor Belichtung schützen. Die Anordnung der Körnchen macht dies vielfachwahrscheinlich; andererseits dämpft sie sicher das auffallende Licht ab und verhütet zugleich sein Eindringen in die Blutgefäße und bewahrt damit die Netzhaut vor störenden Lichtreflexen.

Ich möchte einige Bemerkungen über die Konservierung einschalten und zugleich Herrn Prof. Fritz Roemer in Frankfurt a./M. meinen wärmsten Dank dafür sagen, dass er mir viel kostbares, teils ihm selbst, teils dem Senckenbergischen Museum gehörendes Material zur Bearbeitung anbot. Die von ihm mir überlassenen Augen waren teils in Formol, teils in Müller'scher Lösung konserviert. Das Formol hatte überall vortrefflich konserviert und fixiert. Die makroskopischen Deformationen der Augen sind nur relativ gering (zum Teil sind sie nur durch die Kontraktion der Linse bedingt), und die im Vorstehenden gegebenen Abbildungen von mikroskopischen Schnitten beweisen wohl die Fixiertüchtigkeit des Formols für das Pecten. Man eröffnet den *Bulbus* gar nicht, sondern legt ihn ganz in Formol. Bei der bekannten Fähigkeit des Formols, das Nervenfasergewebe gut zu konservieren, und bei dem im Vorstehenden dargestellten Bau des Pecten ist es ja leicht zu verstehen, dass die Lösung schnell den Weg durch den Nervus opticus zum Pecten findet und das letztere bis in seine sehr feinen Bestandteile, wie die Kölbchen, gut fixiert. Höchstens die Struktur der Zellkerne ermangelt in den Präparaten der vollen Schärfe, worauf es aber hier nicht ankommt. — Die mit Müller'scher Lösung konservierten *Bulbi* zeigen meist gröbere Deformationen, welche naturgemäß auf Deformationen der Elementarbestandteile der Gewebe beruhen werden. Mikrotomschnitte durch das Pecten von *Corvus corax* (Rabe), fixiert in *Solutio mülleri*, zeigen mir durchaus nicht klarere Verhältnisse als die Schnitte durch Formolmaterial. Doch hoffe ich, noch klarere Bilder erhalten von Augen, die ich selbst in verschiedenen Sublimatlösungen konservierte.

Eins der interessantesten Kapitel der Biologie ist die vergleichende Betrachtung der Morphologie der Sinnesorgane von physiologischen Gesichtspunkten aus. Man kann sich auch in unserem

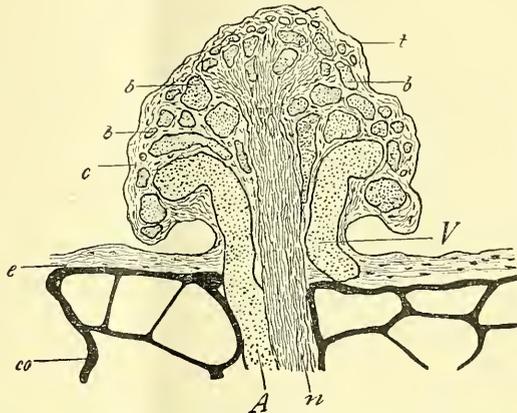
Falle fragen, ob Organe, die dem Pecten funktionell gleichartig oder ähnlich sind, Organe also, die in ähnlicher Weise wie das Pecten Schwankungen des umgebenden Flüssigkeitsdruckes perzipieren, auch sonst im Tierreich vorkommen. Mir sind aus der Literatur zwei Beispiele bekannt, die hier zum Vergleiche herangezogen werden dürfen.

Zunächst die „bud-like organs“ am Kiefer des zu den Halieutaeiden gehörenden Fisches *Malthopsis spinulosa*. Diese Organe hat E. Trojan mikroskopisch untersucht und als Anhang zu der v. Lendenfeld'schen Bearbeitung der Leuchtorgane bei Tiefseefischen der Albatrossexpedition beschrieben und abgebildet (siehe Literaturverzeichnis unter von Lendenfeld). Diese kleinen Knöpfchen sind, wie die von Trojan gegebene Abbildung (Fig. 23) zeigt, sehr reich an Blutgefäßen sowie auch an Nerven.

Außerdem sind ihnen Bestandteile des Coriums eigen. Die Nervenendigungen konnte Trojan nicht

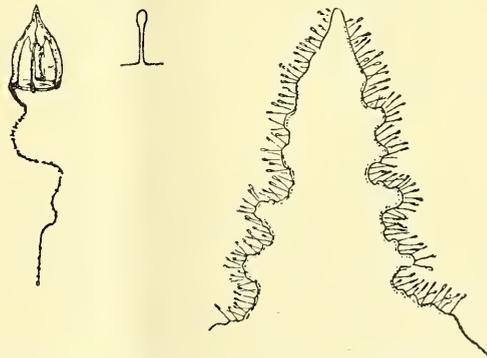
sehen. Das Organ erinnert durch seinen Reichtum an Nervenfasern und Blutgefäßen entschieden an das Pecten im Auge der Vögel. Über die Funktion äußert Trojan, es sei wahrscheinlich, „that the function performed by them is the perception of hydrostatic pressure.“ Ich würde zwar weniger an den hydrostatischen Druck, als an hydrodynamische Druckschwankungen denken, halte aber jedenfalls die Trojan'schen Angaben für sehr

Fig. 23.



„Axial section through a Bud-like Organ,“ *Malthopsis spinulosa*. Nach Trojan.

Fig. 24.



Steenstrupia rubra Forbes in natürlicher Größe. Rechts der stark vergrößerte Scheitelaufsatz etwas kontrahiert mit ausgestreckten borstenähnlichen Organen. Nach Hartlaub.

beachtenswert. Es ist ein Sinnesorgan ganz eigener Art, dem eben höchstens das Pecten an die Seite gestellt werden kann.

Zweitens möchte ich auf ein eigentümliches Organ hinweisen, welches Cl. Hartlaub bei der Hydromeduse *Steenstrupia rubra* fand und in den „Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen“ sowie im „Nordischen Plankton“ abbildete. Wir sehen diese Meduse in Fig. 24 in natürlicher Größe abgebildet. Die Glocke der Meduse trägt einen Scheitelaufsatz, ein Spitzchen, welches nebenstehend vergrößert abgebildet ist. Es ist mit vielen, geknöpften Sinnesborsten besetzt — denn um etwas anderes als um ein Sinnesorgan kann es sich hier garnicht handeln. erinnert dieser Scheitelaufsatz mit seinen kleinen Borsten nicht auffallend an das oben beschriebene Spitzchen am Pecten des Adlerauges? Ich meine, die Analogie ist unverkennbar und man kann es wohl für möglich halten, dass auch die Funktion in beiden Fällen eine ähnliche ist. Denn eine Empfindung für den stärkeren oder schwächeren Anprall des Wassers wird man bei Tieren, die von den Bewegungen des Wassers so abhängig sind wie die Quallen, sicher annehmen dürfen. — Merkwürdig ist, dass nach Hartlaub der Scheitelaufsatz bei *Steenstrupia* sich ausdehnen und zusammenziehen kann, und dass er nur im kontrahierten Zustande den bürstenartigen Besatz mit kurzen Stäbchen zeigt. „Keinesfalls“, bemerkt Hartlaub noch, „handelt es sich bei letzteren um Nesselfäden“.

Die Eigentümlichkeiten der beiden ganz verschiedenartigen Organe, der bud-like organs von *Malthopsis* und des Scheitelaufsatzes von *Steenstrupia*, finden sich im Pecten der Vögel kombiniert.

Ist es also als entschieden anzusehen, dass das Pecten eine Empfindung von intraokularen Druckschwankungen vermittelt, so muss doch noch einer höchstwahrscheinlich irrthümlichen Vorstellung vorgebeugt werden. Wir verlassen damit das Gebiet der Morphologie und Physiologie und betreten dasjenige der Psychologie; und wir können wohl behaupten, nur selten lässt sich auf dem Gebiet der Psychologie der Tiere etwas so Bestimmtes und so Klares aussagen wie in diesem Falle — wenn es auch selbstverständlich zuletzt hypothetisch bleibt.

Man darf gewiss nicht glauben, dass die Empfindung der intraokularen Druckschwankungen den Vögeln zu Bewusstsein kommt. Der Vogel wird von diesen Druckschwankungen so wenig wissen, wie überhaupt von seinem Pecten, oder wie der Mensch von seinem Akkommodationsapparate. Diese Empfindungen gelangen jedenfalls ebensowenig „ins Oberbewusstsein“ wie bei uns Menschen die Innervationsmuskelpfindungen im Müller'schen Muskel, sie bleiben „unbewusst“, werden „im Unterbewusstsein“ verarbeitet und als etwas ganz anderes „in die Außenwelt projiziert“. Mit anderen

Worten, sie geben dem Tiere unbewussten Aufschluss über die in jedem Momente zum scharfen Erkennen von Gegenständen erforderlichen Akkommodationsbewegungen und bringen damit die Entfernung der gesehenen Gegenstände zum Bewusstsein.

R. Hesse unterscheidet in seinem auf der letzten Naturforscherversammlung gehaltenen Vortrage verschiedene Arten des Sehens: Helldunkelsehen, Richtungssehen, Bewegungssehen, Entfernungssehen, Farbensehen. Entsprechend können wir die Sehorgane einteilen, und zwar einigermaßen auch diejenigen der Wirbeltiere. Bei den Selachiern bin ich (1905, 1906) zu der Ansicht gekommen, dass deren Augen weder ein hervorragendes Farbensehen, noch eine Akkommodation und damit ein Entfernungssehen ermöglichen. Sie sind in erster Linie Helldunkelaugen. Natürlich sind die verschiedenen Arten von Augen nicht scharf voneinander getrennt, sondern durch Übergänge und Kombinationen miteinander verbunden. Die Teleostieraugen sind nach Beer (1894), dessen schöne Versuche ich zu bestätigen Gelegenheit fand (1895), schon in viel höherem Grade Entfernungs- oder Akkommodationsaugen. Im Vogelauge erreicht aber die Akkommodation das höchste Maß (ein viel höheres als beim Menschen), und zahlreiche Teile des Auges (Hornhaut, Linse, intraokulare Muskulatur) zeigen dies schon bei bloß morphologischer Betrachtung an. Nachdem nunmehr im Pecten ein eigenes Organ zur Empfindung der Entfernungen gefunden ist, können wir wohl sagen, das Vogelauge ist das Akkommodationsauge *κατ' ἐξοχήν*.

Zusammenfassung.

Das Pecten im Auge der Vögel ist nicht ein Derivat der Chorioidea, sondern es besteht mit Ausnahme seiner aus der Arteria ophthalmica stammenden Gefäße nur aus nervösem Gewebe, es ist somit ein Derivat des Sehnerven. Selbst die Gefäßscheiden sind, mit Ausnahme des Endothels, nervösen Ursprungs. An seiner Oberfläche trägt das Pecten Sinneshaare und Sinneskölbchen. Es ist also ein intraokulares Sinnesorgan, und alle seine makroskopischen wie mikroskopischen Baueigentümlichkeiten zeigen an, dass es zur Perception von intraokularen Druckschwankungen dient, welche beim Akkommodieren durch die Bewegungen der Linse entstehen. Dem Vogel kommt dadurch höchstwahrscheinlich die Entfernung der gesehenen Objekte schärfer zum Bewusstsein.

Literatur.

- Beer, Th., Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53, 1892.
— Die Akkommodation des Fischauges. Pflüg. Arch. Bd. 58, 1894.

- Cirincione, S., Über den gegenwärtigen Stand der Frage hinsichtlich der Genese des Glaskörpers. Arch. f. Augenheilkunde (Knapp u. Schweigger), Wiesbaden 1904. Vgl. auch Verhandl. d. anat. Ges. 17. Vers., Bd. 23, 1905, Ergänzungsheft.
- Franz, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 40, 1905.
- Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jen. Zeitschr. Bd. 41, 1906.
- Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Centralbl. 1907.
- Hartlaub, Cl., Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, N. F., Bd. 5, Abt. Helgoland, 1904.
- Nordisches Plankton.
- v. Helmholtz, H., Über die Akkommodation des menschlichen Auges. Graefe's Archiv I, 1855.
- Handb. d. physiol. Opt., 2, Aufl., Hamburg und Leipzig 1896.
- Hesse, R., Das Sehen der niederen Tiere. Erweiterte Bearbeitung eines auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Dresden 1907 gehaltenen Vortrags. Jena, Gustav Fischer, 1908.
- v. Koelliker, A., Über die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers. Z. f. wiss. Zool. Bd. 76, 1904 und Verh. d. anat. Ges. 17. Vers., Bd. 23, 1903, Ergänzungsheft.
- v. Lendenfeld, R., The radiating organs of the deep sea fishes. With an appendix on the structure of the bud-like organs of *Malthopsis spinulosa* Garman, by Emanuel Trojan. Report on an exploration etc. by the steamer „Albatross“, in Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Vol. XXX, Nr. 2, Cambridge 1905.
- Leuckart, R., Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilkunde Bd. 2, Leipzig 1876.
- v. Pflugk, A., Über die Akkommodation des Auges der Taube, uebst Bemerkungen über die Akkommodation des Affen (*Macacus cynomolgus*) und des Menschen. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1906.
- Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse, II. Teil. Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67, 1898.
- Über den Bau und die Entwicklung der Linse, III. Teil. Die Linse der Säugetiere, Rückblick und Schluss. Dasselbst Bd. 65, 1899.
- Schleich, G., Das Sehvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede bei Übernahme der Professur f. Augenheilk. zu Tübingen 1896. Zitiert nach Rabl (1899).
- Schoen, L'Accommodation dans l'oeil humain. Arch. d'ophtalmol. Févr. 1901.
- v. Szily, A., Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz. Bd. 64, 1904.
- Wolfrum, Zur Entwicklung der normalen Struktur des Glaskörpers. Graefe's Archiv f. Ophthalmol., Bd. 65, 1907.

Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der „flinken“ und „trägen“ Muskelfasern.

Von Prof. Dr. med. August Knoblauch.

Das Vorkommen verschieden stark gefärbter Muskeln in der Wirbeltierreihe ist längst bekannt und seit mehr als hundert Jahren von den Anatomen beschrieben worden. Krause (1) hat die topographische Verteilung der roten und blassen Skelettmuskeln des Kaninchens eingehend geschildert. Ranvier (2) hat das Ver-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Franz Viktor

Artikel/Article: [Das Pecten, der Fächer, im Auge der Vögel. 448-468](#)