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

Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge.

Von Karl v. Frisch.

(Aus dem Physiologischen Institut der Wiener Universität.)

(Schluss.)

Versuche über den Einfluss des Lichtes auf abgeschnittene Augen und isolierte Pigmentzellen.

Da die Mittel, durch welche man sonst kontraktile Organe und solche, die unter dem Einfluss des Nervensystems stehen, in Erregung versetzen kann, hier vollständig versagen, muss man wohl annehmen, dass die Pigmentverschiebung im Facettenauge nicht durch kontraktile Organe im gewöhnlichen Sinne des Wortes bedingt ist und dass sie unabhängig vom Nervensystem durch direkte Einwirkung des Lichtes veranlasst wird.

Die Dunkelaugen von *Deilephila* und *Chaerocampa* zeigen zwar eine große Selbständigkeit, indem sie nicht nur an sagittal halbierten Köpfen, sondern auch nachdem sie mit einem scharfen Messer vom Kopf abgekappt worden sind, wie normale Augen unverletzter Tiere reagieren; sie bleiben im Dunkeln noch stundenlang leuchtend und werden, wenn man sie ans Licht bringt, in der gewöhnlichen Zeit zu Lichtaugen. Jedoch könnte es sich hier um einen Reflex im Augenganglion, also doch um einen nervösen Vorgang handeln. Abgekappte Augen von Tagtieren wurden im Dunkeln nicht leuchtend.

Bei *Palaemon* habe ich mich vergeblich bemüht, einen direkten Einfluss des Lichtes festzustellen. Es wurden folgende Versuche gemacht[9]):

a) Augen von frisch getöteten Tieren wurden in Meerwasser[10]) zerzupft und bei Belichtung von einer Seite unterm Mikroskop betrachtet. Dazu diente folgende einfache Vorrichtung: Auf einem Objektträger sind vier ungefähr 1 mm dicke Glasstreifen mit Kanadabalsam so aufgekittet, dass sie miteinander ein Diaphragma bilden,

---

9) Parker machte ähnliche Versuche an einem anderen Krebs („Pigment migration in the eyes of Palaemonetes" a preliminary notice. Zool. Anz., 19. Bd., p. 281—284); er fand, dass sowohl samt dem Stiel abgeschnittene, als auch vom Stiel getrennte Augen noch Pigmentverschiebung zeigen und schließt daraus, dass der Vorgang vom Hirn und vom Ganglion opticum unabhängig sei. Daran, dass die Verschiebung oft nur teilweise stattfinde, sei das Absterben der Gewebe schuld. Dass in einigen Fällen die Verschiebung vollkommen stattfand, beweise die Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem. Er sagt aber nicht, ob auch abgeschnittene Lichtaugen, dunkel gestellt, entsprechende Pigmentverschiebung zeigten und wie sich abgeschnittene Dunkelaugen verhielten, wenn man sie nicht dem Licht aussetzte. Vielleicht steht hierüber etwas in seiner späteren Publikation („Photomechanical changes in the retinula pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system"), die ich nur aus der Besprechung im Neapeler Jahresbericht (1897, Arthropoden, S. 25) kenne.

10) Die Körperflüssigkeit der Krebse ist dem Meerwasser, in dem sie sich durch längere Zeit befinden, isoton.

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

dessen Innenraum durch Auflegen eines Deckglases abgeschlossen werden kann. In diesen Raum kommt das zu beleuchtende Präparat. Einer von den vier Glasstreifen ist an seinem äußeren Rande unter einem Winkel von 45° abgeschliffen. Durch einen Spalt wird von unten auf die Schlifffläche intensives Licht geworfen, das an ihr total reflektiert wird und parallel der Oberfläche des Objektträgers in den Innenraum des Diaphragmas gelangt. Es wurden im Zupfpräparat Teile von Iris- und Retinapigment und Tapetum eingestellt, gezeichnet und während 1—2stündiger einseitiger Belichtung beobachtet. Fremdes Licht war natürlich abgesperrt. In sechs Versuchen konnte eine Gestaltsveränderung an diesen Massen, die auf die Wirkung des Lichtes zu beziehen gewesen wäre, nicht bemerkt werden.

b) Es wurden Dunkelaugen distal vom Kalkstiel mit einem scharfen Messer durchschnitten und der abgekappte Teil in einem Schälchen mit Meerwasser in vier Fällen dunkel gestellt, in sieben Fällen ans Licht gegeben, 1—2 Stunden (in drei Fällen kürzer) so stehen gelassen, dann fixiert und geschnitten. Da beim Abkappen das hinter der Membrana fenestrata gelegene Retinapigment verletzt wurde, konnte an ihm eine Verschiebung nicht erwartet werden und es kam nur das Irispigment in Betracht. Die Membran selbst und alles, was vor ihr gelegen ist, blieb, wie die Untersuchung der Schnitte lehrte, in der Regel unverletzt. Das Irispigment befand sich entweder ganz zwischen den Kristallkegeln, also in vollkommener Dunkelstellung, oder es war etwas von der Cornea zurückgewichen und ragte dann um die entsprechende Strecke nach hinten über die Kristallkegelenden hinaus. Da dies bei den dunkel gestellten und bei den belichteten Augen in gleichem Maße vorkam, war auch hier ein Einfluss des Lichtes nicht zu konstatieren.

c) Proximal vom Kalkstiel, also an ihrem Ursprung abgeschnittene Augen verhielten sich sehr verschieden, ohne dass ich dafür, trotz zahlreicher Versuche, einen Grund finden konnte.

Sie wurden nach dem Abschneiden entweder in ein Schälchen mit Meerwasser oder in eine „feuchte Kammer“ gelegt, so dass sie vor dem Vertrocknen geschützt waren. So behandelte Dunkelaugen verloren ihr Leuchten, gleichgültig, ob sie ins Dunkle oder ans Licht gestellt wurden. Die Zeit vom Abschneiden der Augen bis zum Schwinden des Leuchtens betrug im Mittel ca. 1 Stunde, variierte aber sehr, und zwar in gleicher Weise bei dunkel gestellten wie bei belichteten Augen. Manchmal war nach $^1/_2$ Stunde vom Leuchten nichts mehr zu sehen, manchmal leuchteten sie noch nach mehreren Stunden. Dass abgeschnittene und dann dunkel gestellte Lichtaugen nicht leuchtend wurden, braucht wohl kaum erwähnt zu werden.

d) Bei einigen Tieren habe ich den Nervus opticus im Körper,

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

vor seinem Eintritt in den Augenstiel durchgeschnitten. Es traten dann an diesen Augen die Pigmentverschiebungen nicht mehr ein. Jedoch weiß man nicht, ob nicht daran die gestörte Ernährung schuld ist, da mit den Nerven auch die Blutgefäße durchschnitten wurden.

Ich habe deshalb versucht, auf andere Weise darüber Aufschluss zu erhalten, ob hier nervöse Vorgänge im Spiele sind. Auf solche wird man schließen dürfen, wenn es sich herausstellt, dass durch Belichtung oder Verdunkelung eines Auges auch das andere beeinflusst wird oder dass sich die Belichtung einer kleinen Stelle eines Auges in ihrer Wirkung auf das ganze Auge gleichmäßig verteilt; allerdings wird man nicht umgekehrt aus dem Bestehen einer lokalen Lichtwirkung die Unabhängigkeit vom Nervensystem folgern dürfen, da es sich ja um lokale Reflexe handeln könnte.

Versuche über lokale Lichtwirkung am lebenden Tier[11]).

Am Irispigment der Schmetterlinge hat bereits S. Exner[12]) eine lokale Lichtwirkung nachgewiesen: „. . . Man kann sich von dieser lokalen Lichtwirkung auf das Augenleuchten und somit auf das Irispigment leicht dadurch überzeugen, dass man ein in der Dunkelheit gefangenes Tier von einer gewählten Richtung aus mit dem Augenspiegel untersucht. Wenn dann die betreffende Augenstelle ihr Leuchten eingebüßt hat, so leuchten noch andere Stellen des Auges, die man nun, indem man das Tier dreht, der Beobachtung zugänglich macht.

„Am schlagendsten habe ich mich von der lokalen Lichtwirkung durch folgenden Versuch überzeugt. Ein großer Windenschwärmer (*Sphinx convolvuli*) wurde an einem Abend, während seine Augen leuchteten, auf einer Korkplatte fast unbeweglich so befestigt, dass eines seiner Augen in der oberen Gesichtsfeldhälfte die Lampe und von dieser beleuchtetes weißes Papier sah, während die untere Hälfte des Auges einem möglichst dunkel gehaltenen Raume gegenüberstand. Die beiden Sehfeldhälften stießen in einer scharfen horizontalen Linie aneinander. Nach ca. 10 Minuten zeigte das Auge, mit dem Augenspiegel untersucht, in der oberen Hälfte kein Leuchten mehr, während die untere Hälfte noch schön leuchtete.

---

11) Auch hierüber hat Parker Versuche an Palaemonetes angestellt und sagt in seiner vorläufigen Mitteilung (l. c.): „. . . When in a given animal one eye is exposed to light at the same time that the other is kept in the dark, the pigment of each eye adjusts itself to its appropriate condition, thus demonstrating the independence of the two eyes in this respect . . .“ In einer späteren Arbeit (s. Neapler Jahresber. l. c.) teilt er auch noch mit, dass die Pigmentverschiebungen ebenso unabhängig voneinander in einzelnen Teilen desselben Auges vor sich gehen; zum Verkleben diente eine Mischung von Lampenruß und Kanadabalsam.

12) l. c., p. 149 ff.

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

Bei passender Stellung des Auges zum Beobachter konnte man die Grenze der beiden Hälften einstellen und gewahrte nun einen korrekten Halbmond mit scharfer horizontaler Grenze und nach unten gewendeter Konvexität . . . Diesen Versuch habe ich zweimal mit demselben Erfolg ausgeführt."

„Auch habe ich ihn in folgender Weise modifiziert. Ich sorgte dafür, dass die ganze Umgebung der Lampe und das Zimmer möglichst dunkel waren und das Tier, ruhig gehalten, die Lampe immer mit derselben Facettengruppe sehen musste. Das Resultat war, dass, während das ganze Auge noch leuchtete, eine beschränkte Stelle dunkel geworden war . . ."

Meine Versuche sind an Krebsen angestellt und führten zu etwas anderen Resultaten. Eine Verschiedenheit im Verhalten zwischen Schmetterlingen und *Palaemon*[13]) wird nicht sehr wundernehmen, wenn man — abgesehen von den morphologischen Differenzen — die Verschiedenheit der Vorgänge in ihren Augen berücksichtigt: Während in dem Dunkelauge des Krebses unter dem Einfluss des Lichts sich die beiden Pigmente entgegenwandern, das Retinapigment nach vorn, das Irispigment nach hinten (wobei seine Hauptmasse beisammen bleibt und es sich von der Cornea so viel entfernt als es nach hinten fortschreitet), ferner das Iristapetum sich mit dem Irispigment verschiebt und wahrscheinlich auch ein Abströmen von Retinatapetum nach hinten stattfindet, ist im Schmetterlingsauge die Stellung des (Tracheen-)Tapetums und des Retinapigmentes eine fixe und es breitet sich nur das Irispigment nach hinten aus[14]) (es verteilt sich dabei auf eine größere Strecke, während es im Dunkelauge vorn zwischen den Kristallkegeln konzentriert ist).

Das partielle Verdunkeln der Krebsaugen ist nicht ganz leicht. Ihre Gestalt, glatte Beschaffenheit und ihre große Empfindlichkeit selbst gegen geringe Lichtmengen sind erschwerende Umstände. Ich bin nach einigen missglückten Versuchen folgendermaßen verfahren: Eine 5prozentige Lösung von Celloidin in Ätheralkohol wird mit Ruß (durch eine Terpentinflamme erzeugt) zu einem dicken, rasch erstarrenden Brei gemischt und mit diesem werden die Augen verklebt. Da die Tiere die lästige Kappe mit ihren Füßen geschickt abzulösen verstehen, muss man auch den Augenstiel mit einschließen, so dass sich die zusammenhängende Celloidinmasse über den vorderen, verdickten Teil des Auges nicht abstreifen lässt. Die Augen

13) Von einigen Versuchen an Hummern sehe ich ganz ab. Die Augen waren durch wiederholtes Experimentieren so geschädigt, dass keine sicheren Resultate erlangt werden konnten.

14) Das Schwinden des Leuchtens wird also hier durch das zurückwandernde Irispigment, bei *Palaemon* dagegen zunächst durch das beweglichere Retinapigment veranlasst.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wurden dann samt der Kappe, die sich bei der weiteren Behandlung auflöst und nicht stört, fixiert und geschnitten.

Zunächst will ich bemerken, dass die Verdunkelung beider Augen dieselbe Wirkung hat wie Dunkelhaft des ganzen Tieres, dass also nicht, wie dies Engelmann für den Frosch angibt (1885), die Belichtung des Körpers bei verdunkelten Augen Lichtstellung des Augenpigments zur Folge hat. Von vier Versuchen hatte einer ein negatives Resultat: Einem Tagtier wurden beide Augen verklebt, das Tier 2 Stunden am Licht gelassen, dann getötet und die Augen fixiert, beide befinden sich in Lichtstellung. Aber abgesehen davon, dass man nicht sehr selten auf Individuen stößt, deren Augen im Dunkeln überhaupt nicht leuchtend werden, kann hier leicht der Rußüberzug nicht vollkommen dicht gewesen sein. Es dürfte daher dieser Fall gegenüber den folgenden nicht schwer ins Gewicht fallen: 1. Ein Dunkeltier bekam über beide Augen Rußkappen, wurde so über 1 Stunde im diffusen Tageslicht gelassen und dann getötet. In beiden Augen war das Pigment vollkommen in der Dunkelstellung geblieben. 2. Einem Tagtier wurden beide Augen verklebt und dasselbe $2^1/_4$ Stunden am Tageslicht gelassen, dann getötet. Beim Herausfangen aus dem Aquarium fiel eine Kappe ab, das Auge leuchtete. Die mikroskopischen Präparate zeigten das Retinapigment in Dunkelstellung, das Irispigment zwar nach vorn gerückt, aber noch nicht zwischen den Kristallkegeln, sondern in einem Auge an ihrem hinteren Rande, im andern meist noch etwas weiter zurück. 3. Ein Tagtier blieb mit verdeckten Augen 6 Stunden am diffusen Tageslicht. Iris- und Retinapigment sind in Dunkelstellung.

Sehr sonderbare Resultate lieferten die Versuche, in denen ein Auge verklebt wurde, während das andere offen blieb:

1. Einem Dunkeltier wurde ein Auge verklebt, dann kam es 1 Stunde ans diffuse Tageslicht, wurde dann getötet und seine Augen fixiert. Das verklebte Auge ist ein vollkommenes Dunkelauge. Im freigebliebenen Auge befinden sich die Pigmente auf einer Seite in Tagstellung (ca. $^2/_3$), auf der anderen Seite in Dunkelstellung. 2. Genau ebenso wurde ein zweites Dunkeltier behandelt, wieder ist das Pigment des verdeckten Auges in Dunkelstellung, von den Schnitten durch das freie Auge zeigt ein Teil das Irispigment vorn an den Kristallkegeln, bei den übrigen liegt es hinten (da die Augen nicht in einer bestimmten Orientierung geschnitten wurden, kann ich nicht sagen, ob sich dieselben Stellen gleich verhielten); das Retinapigment liegt ohne erhebliche Differenzen überall mäßig dicht vor den Rhabdomen. 3. Einem Tagtier wurde das eine Auge verklebt, das andere nicht, es blieb 6 Stunden am Tageslicht. In beiden Augen befinden sich die Pigmente auf einer Seite in einer anderen Stellung als auf der anderen Seite, und

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

zwar im verklebten Auge zur Hälfte in vollkommener Dunkelstellung, zur Hälfte in Übergangsstellung, im freien Auge zur Hälfte in vollkommener Lichtstellung, zur Hälfte in Übergangsstellung. 4. Bei einem zweiten, ebenso behandelten Tagtier sind die Pigmente des verklebten Auges annähernd, nicht vollkommen, in Dunkelstellung, die des offenen in (nicht überall vollkommener) Lichtstellung.

Bei zwei anderen Tagtieren, die mit einem verkappten und einem offenen Auge 26 Stunden am Leben gelassen wurden und (die Nacht ausgenommen) am Licht standen, kann ich über die dunkel gehaltenen Augen wegen ihres schlechten Erhaltungszustandes nichts sagen, die unverdeckten sind vollkommene Lichtaugen.

Schließlich sind noch folgende drei Versuche mitzuteilen: 1. Einem Tagtier wurde ein Auge teilweise verklebt, am nächsten Tag fiel beim Fangen des Tieres die Kappe ab, trotz sofortiger Untersuchung mit dem Augenspiegel war nirgends ein Leuchten zu bemerken. 2. Einem Dunkeltier wurden beide Augen teilweise verklebt, dann kam es ans Licht und wurde nach 1 Stunde getötet und seine Augen fixiert; in beiden befinden sich die Pigmente überall in Lichtstellung. 3. Einem anderen Dunkeltier wurde ein Auge teilweise verklebt, das andere frei gelassen und auch nach 1stündigem Aufenthalt im Tageslicht beide fixiert. Das partiell belichtete Auge zeigt eine gleichmäßige Mittelstellung seiner Pigmente: Das Irispigment hat sich von der Cornea entfernt, reicht aber überall noch zwischen die Kristallkegel ungefähr um dieselbe Strecke hinein, um die es sie nach hinten überragt. Das Retinapigment liegt in mäßiger Dichte vor den Rhabdomen. Das Retinapigment des anderen Auges ist überall, das Irispigment aber nur auf einer Seite in Lichtstellung, auf der anderen Seite liegt es am hinteren Rand der Kristallkegel.

Überblickt man die Befunde, so scheinen sie am klarsten in jenen Fällen, wo Dunkeltiere, mit den Rußkappen versehen, nach einstündiger Belichtung getötet wurden. Waren beide Augen verklebt, so blieben sie in Dunkelstellung; war nur eines verdeckt, so blieb dieses in Dunkelstellung, während das andere auf einer Seite in Lichtstellung überging, auf der anderen nicht oder nicht so vollkommen; partielle Belichtung eines Auges verteilte sich in ihrer Wirkung gleichmäßig auf das ganze Auge.

Unregelmäßiger reagierten die Pigmente bei denselben Versuchen an Tagtieren, welche nach dem Verkleben der Augen viel länger (6—26 Stunden) am Leben gelassen wurden.

Sehr auffallend ist die Wirkung, die das Verkleben eines Auges auf einen Teil des andern ausübt: Bei den Dunkeltieren, die mit einem verklebten Auge 1 Stunde am Licht blieben,

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

ist das vollständig freie andere Auge nur zum größreen Teil zum Lichtauge geworden, auf einer Seite sind die Pigmente in mehr oder minder vollkommener Dunkelstellung verblieben; bei den Tagtieren, welche 6 Stunden mit einem verdunkelten Auge am Licht standen, ist das offene Auge nur zum Teil ein vollkommenes Lichtauge geblieben, auf einer Seite ist das Irispigment nach vorn, das Retinapigment nach hinten gewandert; wurden die Tiere aber erst am nächsten Tag getötet, so zeigte das unbedeckte Auge eine gleichmäßige Lichtstellung des Pigmentes.

Die Versuche sind nicht so zahlreich, dass man die Befunde verallgemeinern könnte. Vielleicht erklärt sich manche Unregelmäßigkeit in den Ergebnissen und das Fehlen einer lokalen Wirkung bei partieller Belichtung durch Diffusion des Lichtes innerhalb des Auges und des ganzen Körpers. Es ist nämlich nicht außer acht zu lassen, dass der Körper von *Palaemon* durchscheinend ist und dass in trüben Massen das Licht weithin geleitet werden kann. Hat doch Steinach gezeigt, dass selbst bei Wirbeltieren das in ein Auge eindringende Licht diffus in das andere gelangen und für die Größe der Pupille bestimmend sein kann.

Wie man sieht, ist es mir nicht gelungen, etwas Sicheres darüber zu erfahren, auf welche Art die Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen im Facettenauge vor sich geht. Handelt es sich um eine reflektorische Auslösung der Pigmentverschiebung durch die Lichtwirkung, so ist eine Nervenerregung ihre unmittelbare Veranlassung; warum bleibt es dann ganz erfolglos, wenn man die Nerven des Auges durch ein anderes Mittel, z. B. Induktionsschläge, in den Erregungszustand versetzt? Ist die Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen eine unmittelbare, dann hätte man wohl von den Versuchen an abgeschnittenen Augen und isoliertem Pigment mehr als negative Resultate erwarten dürfen. Auch spricht der merkwürdige Einfluss, den bei *Palaemon* das Verkleben eines Auges auf das andere ausübt, gegen ein solches Verhalten. Doch erscheint es, besonders wenn man die große Wirksamkeit der kurzwelligen Strahlen berücksichtigt, nicht ausgeschlossen, dass durch das Licht im Augeninnern hervorgerufene chemische Veränderungen das erregende Moment seien.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. 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: 1908

Band/Volume: 28

Autor(en)/Author(s): Frisch Karl von

Artikel/Article: Studien uÌˆber die Pigmentverschiebung im Facettenauge. 698-704