

# DIE NATURWISSENSCHAFTEN

WOCHENSCHRIFT FÜR DIE FORTSCHRITTE DER NATURWISSENSCHAFT, DER MEDIZIN UND DER TECHNIK

HERAUSGEGEBEN VON

DR. ARNOLD BERLINER UND PROF. DR. AUGUST PÜTTER

Achter Jahrgang.

12. März 1920.

Heft 11.

## Die Grenzen der Sichtbarkeit des Spektrums in der Tierreihe<sup>1)</sup>.

Von C. v. Hess, München.

### I.

In einem lesenswerten Vortrage über die Erweiterung unserer Sinne hat O. Wiener an einer Reihe von Beispielen ausgeführt, wie Wissenschaft und Technik den Wirkungsbereich unserer Sinnesorgane mit Hilfsmitteln mannigfacher Art nach vielen Richtungen erweitert haben.

Wie die Natur selbst in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Lebewesen die Leistungsfähigkeit der Lichtsinnesorgane weit über die ihnen durch lange Zeiträume gesetzten Grenzen gesteigert hat, zeigt das Folgende.

Bei den niedersten Metazoen, den Stachelhäutern, konnte ich (4) neue, höchst eigenartige Lichtreaktionen einmal an den Füßchen gewisser Seesterne, dann an merkwürdigen kölbchenartigen Gebilden auf dem Rücken gewisser Seeigelarten nachweisen. Für diese letzteren, deren Bedeutung bisher unbekannt war, fand ich, daß sie durch äußerst geringe Lichtstärkenabnahme, wie z. B. flüchtige Beschattung mit der zwischen Fenster und Aquarium rasch bewegten Hand, in lebhafteste Rotation versetzt werden. Photometrische Messung ergab, daß die geringsten vom normalen Menschenauge noch eben wahrnehmbaren Helligkeitsminderungen von diesen Seeigelskölbchen schon mit Sicherheit wahrgenommen werden. Solche feine Unterschiedsempfindlichkeit machte es mir weiterhin möglich, die durch Strahlungen verschiedener Wellenlänge ausgelösten Helligkeitsempfindungen hier, wo die Zoologie noch vergebens nach Organen der Lichtempfindung sucht, mit nahezu der gleichen Genauigkeit messend zu bestimmen, wie in unserem eigenen Auge: jene Kölbchen verhalten sich den für uns verschiedenen farbigen Strahlungen gegenüber annähernd oder genau so, wie das total farbenblinde und wie das normale dunkeladaptierte Menschenauge. Im Laufe der letzten 12 Jahre konnte ich eine größere Reihe von Wirbellosen mit ähnlicher oder gleich feiner Unterschiedsempfindlichkeit ausfindig machen; alle zeigten, ebenso wie auch die Fische, den für uns sichtbaren spektralen Strahlungen gegenüber das für den total farbenblinden Menschen charakteristi-

sche Verhalten, insbesondere eine beträchtliche Verkürzung des langwelligen Spektrumendes und Verschiebung des Helligkeitsmaximums, das beim Normalen in der Gegend des rötlichen Gelb, ungefähr bei 589  $\mu$  (*D*-Linie) liegt, nach dem gelblichen Grün bei etwa 530  $\mu$ .

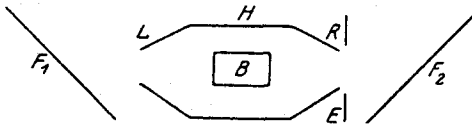
Nun hatte Lubbock vor 40 Jahren die Beobachtung gemacht, daß Ameisen und gewisse kleine Krebse (*Daphnien*) auch auf ultraviolette Strahlen reagieren; er hatte daraus geschlossen, daß das Spektrum bei ihnen eine andere Begrenzung zeige als bei uns und daß sie das Ultraviolett als eine besondere Farbe sähen, von der wir uns keine Vorstellung zu machen vermöchten. Angesichts der von mir gefundenen Übereinstimmung des Verhaltens der fraglichen Tiere in dem für uns sichtbaren Spektrum mit dem total farbenblinden Auge war mir jene Hypothese Lubbocks wenig wahrscheinlich; eine andere Deutung für die Wirkung des Ultraviolett ergab sich aus der von mir gefundenen Tatsache (3), daß bei Insekten und Krebsen, die allein jene Reaktion gegenüber dem Ultraviolett zeigen, der brechende Apparat des Auges (siehe Abschn. II) im ultravioletten Lichte lebhaft grün fluoresziert. Ich konnte wahrscheinlich machen, daß die Wirkung jener kurzwelligen Strahlen nicht durch direkte Reizung der nervösen Elemente des Sehorgans, sondern eben durch Fluoreszenz zustande kommt, die die an sich für jene Tiere ebenso wie für uns unsichtbaren Strahlen in solche von größerer, vorwiegend dem Grün entsprechender Wellenlänge verwandelt, welche für die Tiere besonders große Helligkeit haben.

Man mußte sich bisher auf Feststellung der Tatsache beschränken, daß die fraglichen Tiere auf Ultraviolett reagieren. Klarere Vorstellungen von den einschlägigen physikalischen Verhältnissen wie auch von der etwaigen biologischen Bedeutung der merkwürdigen Erscheinungen konnten erst gewonnen werden, wenn es gelang, einen Maßausdruck einerseits für die von den ultravioletten Strahlen ausgelösten Helligkeitsempfindungen, andererseits für die Grenzen ihrer Wirksamkeit nach der kurzwelligen Seite hin zu gewinnen, was noch nicht versucht worden war. Von den von mir ausgearbeiteten Methoden zur Lösung der ersten Aufgabe sei nur eine besonders einfache geschildert; sie hat mir bei jungen Rüpchen (7), die ich besonders empfindlich für Ultraviolett fand, vielfach gute Dienste getan.

Die Tiere befinden sich in einem Glasbehälter *B* in dem mattschwarzen Blechgefäße *H*, das zwischen zwei mattweißen, unter gleichem Winkel

<sup>1)</sup> Mit den folgenden Zeilen entspreche ich einer Bitte der Schriftleitung um ein kurzes Referat über den vorwiegend physikalischen Teil einer meiner Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.

zum einfallenden Lichte aufgestellten Flächen  $F_1$  und  $F_2$  so steht, daß das von diesen diffus zurückgeworfene Licht nur durch die seitlichen konischen Ansätze bei  $L$  und  $R$  zu den Tieren gelangen kann. Ist die Lichtstärke beiderseits gleich, so verteilen sich die Raupen, die lebhaft Neigung haben, zum Hellen zu laufen, annähert gleichmäßig in ihrem Behälter, bei sehr geringer Mehrung oder Minderung der Licht-



stärke auf einer Seite kriechen sie sofort nach der helleren Seite. Wenn ich nun bei beiderseits gleicher Stärke des für uns sichtbaren Lichtes z. B. bei  $L$  ein nahezu farbloses Schwerstflintglas vorsetze, das fast nur die ultravioletten Strahlen, diese aber so gut wie vollständig zurückhält, so gehen die Tiere sofort alle nach rechts. Wenn ich nun die Stärke des von rechts kommenden Lichtes ohne Änderung seiner Zusammensetzung allmählich mindere, so bleiben die Tiere zunächst noch rechts, und erst bei einem bestimmten Grade der Minderung verteilen sie sich wieder gleichmäßig. Zur messenden Minderung der Lichtstärken dient mir ein Episkotister, d. i. eine rotierende schwarze Scheibe mit meßbar variablem sektorförmigen Ausschnitte. Bei einer solchen Messung verteilten sich die von links her mit dem ultraviolettarm gemachten Tageslichte bestrahlten Tiere erst dann gleichmäßig, wenn der Episkotister rechts mit einem Ausschnitte von  $10^\circ$  rotierte; es war also an dem fraglichen sonnigen Tage dieses ultraviolettthaltige Grau dem ultraviolettarmen Weiß erst dann motorisch gleichwertig, wenn seine Lichtstärke auf  $\frac{1}{30}$  des Weiß herabgesetzt wurde.

Solche Messungen stellte ich insbesondere an, um eine Vorstellung von der Wirkung des Ultraviolett unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen der Tiere zu bekommen. Weitere Messungen wurden mit entsprechenden Ergebnissen im Dunkelzimmer mit Lichtquellen vorgenommen, die besonders reich an ultravioletten Strahlen sind, wie z. B. die Quecksilberdampflampe. Versuche an Krebsen (Daphnien) ergaben (6), daß das Ultraviolett auch hier deutliche Helligkeitwirkung hat, die aber hinter jener bei Raupen weit zurücksteht. Ich darf einschalten, daß mir die geschilderte Methode auch bei messender Untersuchung der Wirkung ultraviolettreichen und -armen Lichtes auf heliotropische Krümmungen junger Pflanzen gute Dienste getan hat (8).

Wirken im Spektrum auf die Raupen einerseits Strahlen von etwa  $600 \mu$ , die uns hellrot erscheinen, andererseits solche von etwa  $480 \mu$ , die uns blau und viel dunkler erscheinen, so zeigen die auf uns blau wirkenden Strahlen auf die Raupen, ebenso wie auf das total farbenblinde Men-

schenauge, viel größere Helligkeitwirkung als die roten. Wenn man in dem eben beschriebenen Apparate an Stelle der beiden weißen eine rote und eine blaue Fläche bringt, so gehen die Raupen gleichfalls nach dem Blau. Daraus dürfen wir aber hier noch nicht schließen, daß die blau wirkenden Strahlen allein diese größere Helligkeitsempfindung auslösen, denn die blaue Papierfläche könnte größere Mengen von Ultraviolett zurückwerfen als die rote; in der Tat gehen, wenn wir auf der Seite der blauen Papierfläche das Ultraviolett durch die Schwerstflintplatte ausschalten, die Raupen nach der roten Papierfläche, die also trotz des sehr geringen Helligkeitwertes roter Strahlungen für die Raupen ihnen nur infolge der kleinen Beimengungen von Ultraviolett heller erscheint als das ultraviolettarme Blau.

Daraus folgt unter anderem die wichtige Tatsache, daß unter den gewöhnlichen Lebensbedingungen, wo ja nie homogene Strahlungen, sondern immer nur Strahlungsmische zu den Raupen kommen, für deren Bewegungen zum Lichte der Ultraviolettgehalt des jeweils wirkenden Lichtes vielfach ausschlaggebend sein muß, nicht aber die jeweils für uns sichtbare Strahlung.

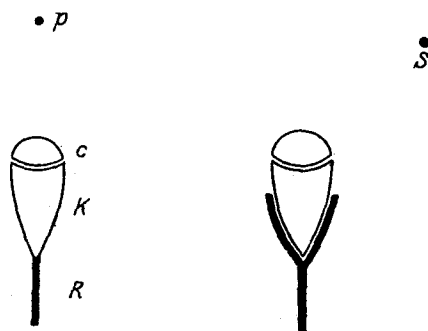
## II.

Auch die Versuche zur Bestimmung der Grenzen der Wahrnehmbarkeit des Ultraviolett auf der kurzwelligen Seite des Spektrums bei Insekten und Krebsen führten zu neuen, überraschenden Ergebnissen. Für unser Auge liegt, wenn wir ein Spektrum ohne besondere Hilfsmittel betrachten, die Grenze auf der kurzwelligen Seite ungefähr bei  $400 \mu$ . Die kürzesten ultravioletten Strahlen unseres Tageslichtes haben nach den üblichen Angaben eine Wellenlänge von etwa  $291 \mu$ . Gewöhnliches Fensterglas läßt im allgemeinen noch Strahlen bis zu  $313 \mu$  durch, hält aber die kürzerwelligen zurück; es gibt aber Glassorten, wie z. B. farbloses Uviolkronglas, die (wie ja auch Quarz) für kurzwelliges Ultraviolett wesentlich durchlässiger sind; ich benütze meist ein farbloses „Uviolkronglas“, das die Strahlen bis zu  $309 \mu$  so gut wie vollständig, bis zu  $280 \mu$  noch zu mehr als der Hälfte durchläßt. Ich konnte nun nachweisen, daß selbst die von gewöhnlichem Fensterglase absorbierten Strahlen von weniger als  $313 \mu$  bei Raupen noch eine für ihre Bewegungsrichtung maßgebende Helligkeitsempfindung auslösen: Sie gehen in einem zur Hälfte mit gewöhnlichem Fensterglase, zur Hälfte mit Schwerstflint bedeckten Behälter sofort nach der ersten, uns gleich hell erscheinenden Hälfte, in einem zur Hälfte mit Fensterglase, zur Hälfte mit Uviolkronglas bedeckten oder ganz unbedeckten nach der letzteren usw. Ein Gleiches konnte ich für Krebse (Daphnien, Polyphemus) nachweisen, wo durch besondere physiologische Verhältnisse der Adaptation des Sehorganes die Erscheinungen noch merkwürdiger werden (6).

Untersuchungen über die Helligkeitswirkung des Ultraviolett im Tageslichte auf unsere Tiere müssen somit bei offenen Fenstern bzw. im Freien vorgenommen werden, die Behälter für die Tiere dürfen nicht aus gewöhnlichem Glase, sondern nur aus Uviolkronglas hergestellt sein; auch bei Versuchen mit Spiegeln ließ ich solche aus dieser Glasart anfertigen usw. Es wird Aufgabe der Einzelforschung sein, die fragliche Helligkeitswirkung bei verschiedenen Arten auf dem eingeschlagenen Wege systematisch zu verfolgen, um die Beziehungen zwischen der Art des brechenden Apparates und der durch Ultraviolett ausgelösten Helligkeitsempfindung weiter zu klären.

### III.

Auch für das Verständnis der *Dioptrik* des Arthropodenauges ergeben sich aus den im ersten Abschnitte geschilderten Tatsachen wichtige neue Gesichtspunkte. Die etwas verwickelten Verhältnisse können vielleicht auf folgendem Wege dem Verständnisse näher gebracht werden, hinsichtlich der Einzelheiten muß ich auf meine Abhand-



lung (7) verweisen. Die hier wesentlichen Teile des Facettenauges der Gliederfüßer lassen sich halbschematisch etwa durch Fig. 2 wiedergeben. Der brechende Apparat besteht aus der mehr oder weniger stark gewölbten Cornealinse *C* und dem dicht dahinter liegenden Kristallkörper *K*, der im allgemeinen nach rückwärts sich konisch zuspitzt; an ihn setzt sich dann bei vielen Tieren, z. B. Bienen, der unseren Stäbchen und Zapfen entsprechende nervöse Empfangsapparat, das „Rhabdom“ *R* (in den beiden Figuren durch dicke schwarze Striche gekennzeichnet) so an, wie Fig. 2 zeigt. Bei Raupen bleibt das Auge dauernd auf dieser einfachen Stufe stehen, bei Schmetterlingen usw. schließen sich Hunderte oder Tausende solcher Elementaraugen zu dem bekannten halbkugeligen „Facettenauge“ zusammen. Die herkömmliche, in der Zoologie auch heute noch übliche Betrachtungsweise beschränkt sich darauf, den Gang der für uns sichtbaren Strahlen so, wie man es von der Dioptrik des Wirbeltierauges gewohnt ist, zu erörtern. Man nimmt an, daß ein etwa vom Punkte *p* ausgehen-

des Strahlenbüschel an den Seitenwänden von *c* und *k* durch totale Reflexion gegen die Spitze des Kristallkegels gesammelt werde und nur von hier aus auf *R* wirke. Aber schon aus der geschilderten großen Helligkeitswirkung der ultravioletten Strahlen und der durch letztere bedingten Fluoreszenz von Linse und Kristallkörper folgt das Unzulängliche der herkömmlichen Betrachtungsweise: Nach dieser sollte z. B. ein Lichtstrahl, der von einem mehr seitlich gelegenen Punkte, etwa *S* (Fig. 3), auf ein solches Element fällt, entweder wieder aus dem Auge zurückgeworfen oder, wenn er an den Seiten austritt, hier von einer Pigmenthülle absorbiert werden, die in vielen Augen Linse und Kristallkörper mehr oder weniger weit umhüllt. Aber bei einer Reihe von Insekten endigt der nervöse Empfangsapparat nicht, wie Fig. 2 zeigt, an der Spitze des Kristallkegels, sondern *umschließt* diesen kelchartig mehr oder weniger weit nach oben, etwa so, wie Fig. 3 zeigt.

In der Zoologie hat man diese bisher unerklärliche Erscheinung seltsamerweise als einen primitiven oder Rückbildungszustand aufgefaßt, anscheinend ohne zu bedenken, daß unverständlich wäre, wie es zur Entwicklung so vielen wertvollen nervösen Materials an einer Stelle kommen konnte, wo es ohne jeden Nutzen für den Träger war. Aus unseren Beobachtungen ergibt sich leicht die richtige Deutung für jene merkwürdigen anatomischen Befunde: Ein Lichtstrahl, der schräg z. B. von *S* her auf Cornea und Kristallkegel fällt, versetzt beide in starke Fluoreszenz, macht sie also gewissermaßen zu selbstleuchtenden Körpern, die Licht nicht nur durch die feine Spitze nach rückwärts, sondern in großen Mengen auch durch die Seitenwände des Kegels ausstrahlen und daher die hier gelegenen nervösen Empfangselemente in entsprechendem Maße zu reizen vermögen; danach haben wir in diesen nervösen Kelchen nicht eine Rückbildung, sondern im Gegenteil eine besonders *hohe* Entwicklungsstufe vor uns. Daß die Arten, bei welchen sie bisher gefunden wurden, Nacht- bzw. Dämmerungstiere sind, dient unserer Auffassung zur Stütze.

Die Leistung des brechenden Apparates im Auge der Gliederfüßer ist nach meiner Auffassung eine vierfache, er dient 1. der Sammlung der für das Auge unmittelbar sichtbaren Strahlen, 2. der Umwandlung der für es unsichtbaren kurzwelligen Strahlungen durch Fluoreszenz in solche von größerer Wellenlänge, die für es sichtbar sind; 3. einer beträchtlichen Erweiterung des Gesichtsfeldes vermöge der Fluoreszenz durch tangential auffallende Strahlen, ähnlich wie von der Antenne eines Apparates für Hertzsche Wellen die von allen Seiten kommenden, für uns an sich nicht wahrnehmbaren Schwingungen in solche verwandelt werden, die auf unsere Sinne wirken; 4. durch Absorption der kurzwelligen Strahlungen dem Schutze der nervösen Substanz

der Augen vor einer schädlichen Wirkung der ersteren.

#### IV.

Für die nicht mit Facettenaugen sehenden Wirbellosen ist das Spektrum in ähnlicher oder gleicher Ausdehnung sichtbar wie für den total farbenblinden Menschen: Es reicht von etwa 665  $\mu$  bis ungefähr 400  $\mu$ <sup>1)</sup>. Dies entspricht offenbar dem ursprünglichen und einem in der Reihe der Wirbellosen weit verbreiteten Zustande. Bei den mit Facettenaugen sehenden Gliederfüßern sind nun diese Grenzen nach der kurzwelligen Seite bis nahe an 300  $\mu$  hinausgeschoben, nicht etwa durch Änderung der spezifischen Erregbarkeit der nervösen Empfangselemente, sondern vielmehr auf dem Umwege der Fluoreszenz. Am langwelligen Spektrumende hat selbst eine so tiefgreifende Änderung der Umwelt, wie der Übergang zum Luftleben, bei den Wirbellosen keine Änderung herbeigeführt. Anders bei den Wirbeltieren: Hier finden wir, solange ihr Dasein auf das Wasser beschränkt ist (Fische), ähnliche oder die gleichen Grenzen des Spektrums wie bei den nicht mit Facettenaugen sehenden Wirbellosen. Aber zum Unterschiede von diesen führt bei den Wirbeltieren der Übergang zum Luftleben mit der viel größeren Mannigfaltigkeit der nunmehr auf das Sehorgan wirkenden Strahlungen zu einer wesentlichen Verschiebung der Spektrumgrenzen am langwelligen Ende, bis über 700  $\mu$  hinaus in unserem Auge und in jenem der Tagvögel (1), bei welchen ich durch Pickversuche im Spektrum dessen Sichtbarkeitsgrenzen wieder mit ähnlicher Genauigkeit wie für unser eigenes Auge bestimmen konnte.

Diese Erweiterung ist Folge einer tiefgreifenden Änderung der nervösen Substanz des Sehorgans, die insbesondere auch in der Entwicklung farbiger Sehqualitäten zum Ausdruck kommt.

Die ultravioletten Strahlen sind für das Wirbeltierauge ohne besondere Hilfsmittel bekanntlich nicht wahrnehmbar; bei einem Teile der Wirbeltiere finden wir sogar eine Verkürzung des violetten Endes an den höchstorganisierten Stellen der Netzhaut, beim Menschen und Affen durch Vorlagerung gelben Farbstoffes, bei Tagvögeln in viel höherem Grade durch Entwicklung farbiger roter und gelber „Ölkugeln“ vor dem nervösen Empfangsapparat, vorwiegend an der Stelle des deutlichsten Sehens. Die Absorption des Blau beträgt hier nach meinen Messungen (5) beim Huhn bis zu 98 %, bedingt also relative Blaublindheit des Tieres. Eine interessante Be-

stätigung dieser Befunde ergab sich, als es mit dem von mir konstruierten Differential-Pupillooskop (9) gelang, die pupillomotorischen Reizwerte farbiger Lichter für das Tagvogelauge messend zu bestimmen. Auch in diesen Einrichtungen haben wir wahrscheinlich einen Schutz gegen Schädigung der Empfangselemente durch kurzwellige Strahlen zu sehen.

Wir haben im vorstehenden zwei verschiedene Wege kennen gelernt, auf welchen es in der Tierreihe zu beträchtlicher Erweiterung des ursprünglichen Wirkungsbereiches spektraler Strahlungen gekommen ist. Von ganz anderer Art sind jene Vorgänge, die zur Anpassung des Sehorgans an verschiedene Intensitäten eines und desselben Strahlgemisches führen und damit zur Erweiterung der Grenzen seiner Leistungsfähigkeit bei Mehrung oder Minderung der Allgemeinbeleuchtung über bzw. unter ein gewisses Durchschnitsmaß. Auch diese adaptativen Vorgänge waren bisher ausschließlich am Menschenauge untersucht worden; hat man doch noch vor kurzem das Vorkommen solcher z. B. im Tagvogelauge auf Grund gewisser theoretischer Erwägungen nachdrücklich in Abrede gestellt.

Mit den von mir entwickelten Methoden ist es auch hier möglich geworden, nicht nur das Vorkommen ausgiebiger adaptativer Änderungen bei Tieren überhaupt, insbesondere bei Tagvögeln, und damit die Unrichtigkeit jener theoretischen Voraussetzungen nachzuweisen, sondern sogar Art und Umfang dieser Änderungen messend ziemlich genau zu bestimmen. Auch solche Messungen können wir (z. B. bei gewissen Muscheln) heute selbst da vornehmen, wo die mikroskopische Forschung noch vergebens nach den Organen der Lichtempfindung sucht.

#### Literatur.

1. Heß, Über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. Archiv f. Augenheilkunde Bd. 574 (1907).
2. — Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Pflügers Archiv Bd. 136 (1910).
3. — Über Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Ebenda Bd. 137 (1911).
4. — Untersuchungen über den Lichtsinn bei Echinodermen. Ebenda Bd. 160 (1914).
5. — Der Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. Ebenda Bd. 166 (1917).
6. — Der Lichtsinn der Krebse. Ebenda Bd. 174 (1919).
7. — Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen. Ebenda Bd. 177 (1919).
8. — Messende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Heliotropismus der Pflanzen und den Lichtreaktionen der Tiere. Zeitschr. f. Botanik, 11. Jahrg. (1919).
9. — Messende Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Pupillenspieles. Archiv f. Ophthalm. Bd. 90 (1915).

<sup>1)</sup> Diese Zahlen geben selbstverständlich nur annähernde Durchschnittswerte. Es bedarf keiner Betonung, daß die Grenzen mit Lichtstärke und Adaptationszustand wechseln. Untersucht man die verschiedenen Augen unter gleichen Bedingungen mit dem gleichen Spektrum in möglichst gleichem Adaptationszustande, so erhält man genügend vergleichbare Werte.